

ISSN 2079-0333

**ВЕСТНИК
Камчатского
государственного
технического
университета**



Научный
журнал

Основан в 2002 г.

16+

ВЫПУСК

72

2025

Издательство



КамчатГТУ

Петропавловск-Камчатский

ISSN 2079-0333

**ВЕСТНИК
Камчатского
государственного
технического
университета**



**Научный
журнал**

Основан в 2002 г.

Bulletin of Kamchatka State Technical University

**Журнал включен в действующий Перечень рецензируемых научных изданий (ВАК РФ).
Информация о включении журнала представлена на официальном сайте ВАК
(<https://vak.minobrnauki.gov.ru>)**

**Journal is included in List of peer-reviewed publications (State Commission
for Academic Degrees and Titles of the Russian Federation).
Information is available on the official website of State Commission
for Academic Degrees and Titles (<https://vak.minobrnauki.gov.ru>)**

**Журнал размещается
в Научной электронной библиотеке (договор № 22-02/2011 R от 01.02.2011),
в международной информационной системе по водным наукам и рыболовству ASFIS
(Aquatic Sciences and Fisheries Information System) (соглашение от 17.05.2011)**

**Journal is indexed in Scientific electronic library (contract № 22-02/2011 R of 01.02.2011),
in Aquatic Sciences and Fisheries International Information System ASFIS
(agreement on 17.05.2011)**

ВЫПУСК

72

2025

Петропавловск-Камчатский

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

- Клочкова Т.А.** (главный редактор) доктор биологических наук, доктор философии биологии (Ph.D.), профессор кафедры экологии и природопользования Камчатского государственного технического университета
- Царенко С.Н.** (научный редактор, технический раздел) доктор физико-математических наук, доцент, профессор кафедры технологических машин и оборудования Камчатского государственного технического университета
- Васильев М.В.** (научный редактор, технический раздел) кандидат технических наук, капитан 1 ранга, начальник военного учебного центра при Камчатском государственном техническом университете
- Ольхина О.В.** (ответственный секретарь) заведующий издательством Камчатского государственного технического университета
- Белавина О.А.** (технический секретарь) кандидат химических наук, заведующий сектором патентования и научно-квалификационной деятельности отдела науки и инноваций Камчатского государственного технического университета
- Артемова Е.Н.** доктор технических наук, профессор, профессор кафедры технологии продуктов питания и организации ресторанного дела Орловского государственного университета имени И.С. Тургенева
- Водинчар Г.М.** кандидат физико-математических наук, доцент, ведущий научный сотрудник Института космофизических исследований и распространения радиоволн Дальневосточного отделения Российской академии наук
- Голохваст К.С.** доктор биологических наук, профессор РАН, член-корреспондент РАО, директор Сибирского федерального научного центра агrobiотехнологий Российской академии наук
- Йотсукура Н.** доктор философии биологии (Ph.D.), профессор, директор Морской станции Ошоро, научно-исследовательский центр по изучению северной биосферы Университета Хоккайдо (Япония)
- Кадникова И.А.** доктор технических наук, старший научный сотрудник, главный научный сотрудник лаборатории безопасности и качества морского растительного сырья Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра
- Ким Г.Х.** доктор философии биологии (Ph.D.), профессор, заведующий лабораторией альгологии Национального университета Конджу (Республика Корея)

- Климова А.В.** кандидат биологических наук, заведующий сектором коллективного использования научного оборудования научно-образовательного центра «Экология и природопользование» Камчатского государственного технического университета
- Клочкова Н.Г.** доктор биологических наук, главный научный сотрудник Камчатского филиала Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения Российской академии наук
- Лобков Е.Г.** доктор биологических наук, профессор кафедры водных биоресурсов, рыболовства и аквакультуры Камчатского государственного технического университета
- Максимова С. Н.** доктор технических наук, профессор, заведующий кафедрой технологии продуктов питания Дальневосточного государственного технического рыбохозяйственного университета
- Манаков Ю.А.** доктор биологических наук, заместитель директора по научной деятельности Сибирского федерального научного центра агроботехнологий Российской академии наук
- Потапов В.В.** доктор технических наук, главный научный сотрудник Научно-исследовательского геотехнологического центра Дальневосточного отделения Российской академии наук
- Приходько Ю.В.** доктор технических наук, профессор, профессор Передовой инженерной школы «Институт биотехнологий, биоинженерии и пищевых систем» Дальневосточного федерального университета
- Седова Н.А.** доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры водных биоресурсов, рыболовства и аквакультуры Камчатского государственного технического университета
- Сенкевич Ю.И.** доктор технических наук, доцент, ведущий научный сотрудник Института космофизических исследований и распространения радиоволн Дальневосточного отделения Российской академии наук
- Токранов А.М.** доктор биологических наук, старший научный сотрудник, главный научный сотрудник Камчатского филиала Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения Российской академии наук
- Усов А.И.** доктор химических наук, главный научный сотрудник Института органической химии имени Н.Д. Зелинского Российской академии наук
- Швецов В.А.** доктор химических наук, доцент, профессор кафедры энергетических установок и электрооборудования судов Камчатского государственного технического университета

EDITORIAL BOARD

- Klochkova T.A.** Doctor of Biological Sciences, Doctor of Philosophy in Biology (Ph.D.),
(Editor-in-Chief) Professor of Ecology and Nature Management Chair, Kamchatka State
Technical University
- Tzarenko S.N.** Doctor of Physical and Mathematical Sciences, Associate Professor, Pro-
(Scientific Editor, fessor of Technical Machines and Equipment Chair, Kamchatka State
technical sciences) Technical University
- Vasilev M.V.** Candidate of Technical Sciences, Captain 1st rank, Head of Military
(Scientific Editor, Training Center of Kamchatka State Technical University
technical sciences)
- Olkhina O.V.** Head of Publishing House, Kamchatka State Technical University
(Executive Secretary)
- Belavina O.A.** Candidate of Chemical Sciences, Head of the Patenting and Scientific
(Technical Secretary) Qualification Activity Sector of Science and Innovation Department,
Kamchatka State Technical University
- Artemova E.N.** Doctor of Technical Sciences, Professor, Professor of Food Technology
and Organization of Restaurant Business Chair, Orel State University
named after I.S. Turgenev
- Vodinchar G.M.** Candidate of Physical and Mathematical Sciences, Associate Professor,
Leading Scientific Researcher of Institute of Cosmophysical Research
and Radio Wave Propagation of the Far Eastern Branch of Russian
Academy of Sciences
- Golokhvast K.S.** Doctor of Biological Sciences, Professor of Russian Academy of
Sciences, Corresponding Member of Russian Academy of Education,
Director of Siberian Federal Scientific Center for Agrobiotechnologies of
Russian Academy of Sciences
- Yotsukura N.** Doctor of Philosophy in Biology (Ph.D.), Professor, Director of Oshoro
Marine Station, Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido
University (Japan)
- Kadnikova I.A.** Doctor of Technical Sciences, Senior Researcher, Chief Researcher,
Laboratory of Safety and Quality of Marine Plant Materials, Pacific
Research Fisheries Center
- Kim G.H.** Doctor of Philosophy in Biology (Ph.D.), Professor, Head of Phycology
Laboratory, Kongju National University (South Korea)

- Klimova A.V.** Candidate of Biological Sciences, Head of Sector of Collective Use of Scientific Equipment of the Scientific and Educational Center “Ecology and Nature Management”, Kamchatka State Technical University
- Klochkova N.G.** Doctor of Biological Sciences, Chief Scientific Researcher of Kamchatka Branch of the Pacific Institute of Geography of the Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences
- Lobkov E.G.** Doctor of Biological Sciences, Professor of Water Bioresources, Fishery and Aquaculture Chair, Kamchatka State Technical University
- Maksimova S.N.** Doctor of Technical Sciences, Professor, Head of Food Technology Chair of Far Eastern State Technical Fisheries University
- Manakov Yu.A.** Doctor of Biological Sciences, Director Deputy for Scientific work of Siberian Federal Scientific Center for Agrobiotechnologies of Russian Academy of Sciences
- Potapov V.V.** Doctor of Technical Sciences, Chief Scientific Researcher of Research Geotechnological Center of the Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences
- Prikhodko Yu.V.** Doctor of Technical Sciences, Professor, Professor of the Advanced Engineering School “Institute of Biotechnology, Bioengineering and Food Systems”, Far Eastern Federal University
- Sedova N.A.** Doctor of Biological Sciences, Associate Professor, Professor of Water Bioresources, Fishery and Aquaculture Chair, Kamchatka State Technical University
- Senkevich Y.I.** Doctor of Technical Sciences, Associate Professor, Leading Scientific Researcher of Institute of Cosmophysical Research and Radio Waves Propagation of the Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences
- Tokranov A.M.** Doctor of Biological Sciences, Senior Researcher, Chief Scientific Researcher of Kamchatka Branch of the Pacific Institute of Geography of the Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences
- Usov A.I.** Doctor of Chemical Sciences, Chief Scientific Researcher of N.D. Zelinsky Institute of Organic Chemistry of Russian Academy of Sciences
- Shvetsov V.A.** Doctor of Chemical Sciences, Associate Professor, Professor of Power Plants and Electrical Equipment of Ships Chair, Kamchatka State Technical University

Содержание

РАЗДЕЛ I. ТЕХНИЧЕСКИЕ НАУКИ

Елина В.М., Благодирова М.В.

Высокобелковая лапша из минтая – новый камчатский продукт.....8

РАЗДЕЛ II. БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

Ковалев Н.Н., Барсова Е.А., Михеев Е.В., Лескова С.Е.

Динамика липидного состава *Tetraselmis suecica* и *Phaeodactylum tricornutum*
под влиянием индолил-3-масляной кислоты.....24

Овчарук А.С., Судник С.А.

Репродуктивное состояние, тип репродуктивной стратегии самцов и самок
краба *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (Brachyura: Panopeidae)
из Таманского залива Азовского моря в 2011 году39

Лескова С.Е., Ковалев Н.Н., Злобина А.С.,

Ларилова М.В., Михеев Е.В.

Влияние гормональной модификации состава микроводорослей
на развитие личинок беспозвоночных61

Ширяева Н.С., Судник С.А.

Биология *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894)
(Malacostraca: Amphipoda: Pontogammaridae)
из озера Виштынецкого в 2018–2019 годах.....87

Курбанова Л.В., Клочкова Т.А.

Видовой состав фитопланктона Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка)
в поздневесенний, летний и осенний периоды 2024 года107

Правила направления, рецензирования и опубликования рукописей статей.....117

Правила оформления рукописей статей.....121

Contents

SECTION I. TECHNICAL SCIENCES

Elina V.M., Blagonravova M.V.

High-protein pollock noodles – a new product from Kamchatka8

SECTION II. BIOLOGICAL SCIENCES

Kovalev N.N., Barsova E.A., Mikheev E.V., Leskova S.E.

Lipid composition of *Tetraselmis suecica* and *Phaeodactylum tricornutum*
under the influence of indolyl-3-butyric acid.....24

Ovcharuk A.S., Sudnik S.A.

Reproductive status, type of reproductive strategy of males and females
of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (Brachyura: Panopeidae)
from the Taman Bay of the Azov Sea in 201139

Leskova S.E., Kovalev N.N., Zlobina A.S.,

Larikova M.V., Mikheev E.V.

The effect of hormonal modification of microalgae composition
on the development of invertebrate larvae61

Shiryaeva N.S., Sudnik S.A.

Biology of *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894)
(Malacostraca: Amphipoda: Pontogammaridae)87
from Lake Vishtynetsky in 2018-2019

Kurbanova L.V., Klochkova T.A.

Species composition of phytoplankton from the Avacha Bay (Southeast Kamchatka)
in late spring, summer and autumn in 2024107

Regulations for manuscript preparation, review and publication.....117

Manuscripts guidelines.....121

Научная статья

УДК 664.952/.957

DOI: 10.17217/2079-0333-2025-72-8-23

ВЫСОКОБЕЛКОВАЯ ЛАПША ИЗ МИНТАЯ – НОВЫЙ КАМЧАТСКИЙ ПРОДУКТ

Елина В.М., Благоднравова М.В.

Камчатский государственный технический университет, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35.

В статье приведены результаты исследований по разработке технологии нового вида формованных изделий из фарша минтая, имитирующих макаронные. С целью коррекции органолептических показателей в рецептуре используется молочная сыворотка. Приведены результаты обоснования рациональных рецептур изделий, позволяющих имитировать внешний вид макаронных изделий. Показано, что новый вид продукции отличается высоким содержанием белка и невысокой калорийностью. Приведен проект норм расхода сырья при производстве нашего нового продукта.

Ключевые слова: минтай, молочная сыворотка, нормы расхода сырья, органолептические свойства, пищевая ценность, рыбный фарш, технология, формованные изделия.

Original article

HIGH-PROTEIN POLLOCK NOODLES – A NEW PRODUCT FROM KAMCHATKA

Elina V.M., Blagonravova M.V.

Kamchatka State Technical University, Petropavlovsk-Kamchatsky, Klyuchevskaya Str. 35.

In this paper, we discuss the development of technology for a new type of molded product, which imitates pasta, but is made from minced pollock. The organoleptic parameters were corrected by the addition of whey in the receipt. The results of substantiation of optimal product receipt allowing to simulate the appearance of pasta are presented. As demonstrated, our new product is characterized by a high protein content and low calories. The draft norms of raw material consumption in the production of this new product is provided.

Key words: pollock, whey, raw material consumption norms, organoleptic properties, nutritional value, minced fish, technology, molded products.

ВВЕДЕНИЕ

Ключевой отраслью Дальнего Востока России является рыбная. Подавляющий вклад в добычу водных биологических ресурсов вносит Дальневосточный федеральный округ (73% от общей добычи в РФ).

Российские рыбаки уже несколько лет удерживают рекорды по вылову минтая, так, в 2023 г. добыча минтая выросла на 3%, по сравнению с предыдущим годом, и составила 1,96 млн тонн, достигнув 36% от всероссийского вылова, определив минтай как главный промысловый ресурс

[В России..., 2024, Колончин и др., 2022]. При этом только 32% уловов минтая пошло на производство продукции глубокой переработки – филе, фарша, сурими, снизившись на 13% к прошлому году.

Известно, что в Российской Федерации потребление морепродуктов существенно отстает от других индустриальных стран [Рыжкова, Кручинина, 2020]. Существующий дефицит полноценного белка в рационе населения увеличивает спрос на продукты животного происхождения, особенно на рыбу [Gorbatovskiy et al., 2021]. Современный потребитель нацелен на приобретение готовых блюд и полуфабрикатов, приготовление которых не занимает много времени.

В связи с вышесказанным важной задачей является расширение ассортимента продукции из рыбы, в частности из минтая, создание новых продуктов, пользующихся спросом населения за счет привлекательных органолептических характеристик, высокой биологической ценности и адекватной цены [Сёмин, Труба, 2023; Ефимов и др., 2024]. Решить данную задачу позволит разработка способа производства формованных рыбных изделий из непромытого фарша минтая, имитирующих внешний вид макаронных изделий. Подобный продукт будет иметь привычный внешний вид, присущий традиционным макаронным изделиям. Важной задачей является создание продукта, рыбный вкус и запах которого подверглись корректировке с помощью простых технологических приемов, что позволит внедрить новый продукт в рацион людей, редко включающих в меню рыбные блюда. Решить задачу, вероятно, позволит имитация макаронных изделий, как одного из базовых продуктов питания, с применением молочной сыворотки в качестве компонента, оказывающего значительное влияние на

восприятие вкусоароматических свойств и консистенцию продукта при органолептической оценке, маскирующего специфический рыбный вкус и запах. Данный прием не предусматривает излишнюю промывку рыбного фарша, обычно используемую для придания ему необходимых органолептических свойств. Молочную сыворотку можно рассматривать как полифункциональную добавку профилактической направленности с естественным набором жизненно важных соединений [Прянишников, 2016; Мустафаева и др., 2022]. Ее внесение в формованные изделия позволит значительно повысить биологическую ценность конечного продукта.

Целью работы являлась разработка технологии формованных изделий, имитирующих макаронные, из непромытого фарша минтая.

Задачи исследований:

- обоснование рациональных рецептур формованных изделий, имитирующих макаронные, из фарша минтая;
- определение пищевой и энергетической ценности формованных изделий, имитирующих макаронные, из фарша минтая с добавлением молочной сыворотки;
- разработка проекта норм расхода сырья при производстве формованных изделий, имитирующих макаронные, из минтая с добавлением молочной сыворотки.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследования рассматривали технологию формованных изделий, имитирующих макаронные, на основе рыбного фарша с добавлением молочной сыворотки. Предметами исследования являлись филе минтая мороженое, соответствующее требованиям ГОСТ 3948 «Филе рыбы мороженое. Технические условия», молочная сыворотка (ГОСТ 33958 «Сыво-

ротка молочная сухая. Технические условия» и ГОСТ 34352 «Сыворотка молочная – сырье. Технические условия»), альгинат натрия (ТУ 15-544 «Альгинат натрия пищевой. Технические условия»), куриные яйца (ГОСТ 27583 «Яйца куриные пищевые. Технические условия»), крахмал картофельный (ГОСТ Р 53876 «Крахмал картофельный. Технические условия») и тапиоковый (ГОСТ Р 70129 «Крахмал экструзионный. Технические условия»).

Для проведения исследований использовали современные аналитические, органолептические, физические, физико-химические, расчетные методы. Экспериментальные исследования проводили в лабораториях ФГБОУ ВО «КамчатГТУ».

Отбор и подготовку проб для проведения лабораторных анализов осуществляли в соответствии с требованиями нормативной документации. При отборе образцов для определения органолептических показателей и качества готовой продукции следовали указаниям ГОСТ 31339 «Рыба, нерыбные объекты и продукция из них. Правила приемки и методы отбора проб» и ГОСТ 7631 «Рыба, нерыбные объекты и продукция из них. Методы определения органолептических и физических показателей».

При исследовании химического состава готовых изделий руководствовались

требованиями ГОСТ 7636 «Рыба, морские млекопитающие, морские беспозвоночные и продукты их переработки. Методы анализа».

Все экспериментальные исследования были проведены на поверенном оборудовании не менее чем в трехкратной повторности. Исследования проходили поэтапно согласно методологической схеме.

Общая методологическая схема по проведению исследований представлена на рисунке 1.

Математическую и графическую обработку полученных количественных данных осуществляли с применением общепринятых методов математической статистики при доверительной вероятности вывода 95% с помощью программ Microsoft Office (Microsoft Excel 2019, Microsoft Word 2019). Повторяемость экспериментальных исследований подтверждает достоверность полученных данных и их репрезентативность. Степень достоверности результатов подтверждается использованием современных методов исследований и современной приборно-измерительной базой. Итоговые показатели, приведенные в работе, представляют собой арифметическое среднее с доверительным интервалом ($\Delta \pm 10$)% и надежностью $P 0,95$.

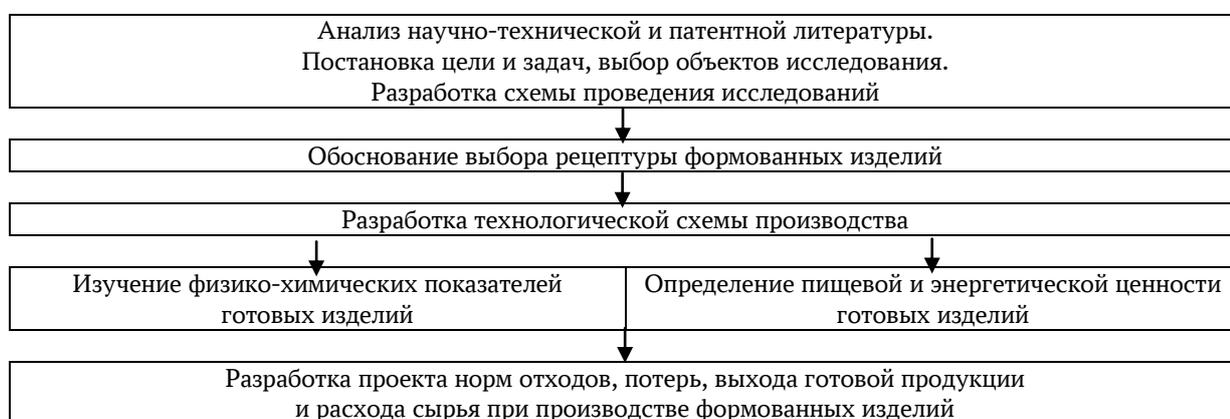


Рис. 1. Общая методологическая схема проведения исследований

Fig. 1. General methodological research scheme

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При разработке многокомпонентных пищевых продуктов необходимо проводить обоснование использования ингредиентов путем введения различных сырьевых компонентов, в том числе биологически активных добавок, основываясь на принципах пищевой комбинаторики [Lisitsyn et al., 2020; Tokhiriyon et al., 2019]. При этом необходимо добиться целевых органолептических показателей, физико-химических и пищевых свойств. В качестве корректоров структуры при разработке рецептур рассматривали крахмалы картофельный и тапиоковый, яйцо куриное и альгинат натрия. Молочную сыворотку применяли с целью нивелирования рыбно-

го вкуса и придания продукции молочного, более нейтрального вкуса.

С целью обоснования состава авторами было разработано 18 рецептурных композиций как основы для производства формованных изделий из фарша минтая, имитирующих макаронные, в том числе с добавлением молочной сыворотки. Разработанные рецептуры представлены в таблице 1. Формованные изделия доводили до кулинарной готовности обработкой горячим паром в течение 10–12 минут. Органолептические показатели образцов оценивали по пятибалльной шкале. Внешний вид образцов формованных изделий, имитирующих макаронные, из фарша минтая представлен на рисунке 2.

Таблица 1. Рецептуры формованных изделий из фарша минтая, имитирующих макаронные

Table 1. Recipes of molded products from minced pollock imitating pasta

Рецептура	Количество сырья, %							
	Фарш минтая	Вода питьевая	Крахмал картофельный	Крахмал тапиоковый	Яйцо куриное	Соль пищевая	Альгинат натрия	Сухая молочная сыворотка
№ 1	82,6	8,3	8,3	–	–	0,8	–	–
№ 2	70,9	14,2	14,2	–	–	0,7	–	–
№ 3	62,1	18,6	18,6	–	–	0,6	–	–
№ 4	55,2	22,1	22,1	–	–	0,6	–	–
№ 5	52,4	23,6	23,6	–	–	0,5	–	–
№ 6	49,8	24,9	24,9	–	–	0,5	–	–
№ 7	55,2	22,1	11,0	11,0	–	0,6	–	–
№ 8	47,4	19,0	14,2	4,7	14,2	0,5	–	–
№ 9	47,4	19,0	12,3	6,6	14,2	0,5	–	–
№ 10	47,4	19,0	6,6	12,3	14,2	0,5	–	–
№ 11	47,4	19,0	4,7	14,2	14,2	0,5	–	–
№ 12	47,2	18,9	14,2	4,7	14,2	0,5	0,5	–
№ 13	46,9	18,8	14,1	4,7	14,1	0,5	1,0	–
№ 14	46,7	18,7	14,0	4,7	14,0	0,5	1,4	–
№ 15	45,6	18,3	13,7	4,6	13,7	0,5	1,0	2,7
№ 16	44,4	17,8	13,3	4,4	13,3	0,4	0,9	5,3
№ 17	43,1	17,2	12,9	4,3	12,9	0,4	0,9	8,2
№ 18	42,0	16,8	12,6	4,2	12,6	0,4	0,9	10,5



Рис. 2. Внешний вид образцов формованных изделий, имитирующих макаронные, из фарша минтая

Fig. 2. The appearance of samples of molded products imitating pasta made from minced pollock

Безусловно, добавление куриных яиц в состав формованных рыбных изделий влияет на структуру фаршевой массы, повышая вязкость и «склеивание» рецептурных компонентов, при этом внесение большого количества куриных яиц может привести к излишней плотности продукта. Проведенные исследования показали положительное влияние включения куриных яиц, в качестве связующего компонента, в рецептурный состав экспериментальных образцов, при дозировании 30 кг на 100 кг фарша минтая. Нами отмечено получение необходимой плотности и структуры образцов, способствующих предотвращению «разваливания» изделий.

Внесение соли в рыбные фаршевые изделия необходимо для улучшения реологических и вкусовых характеристик готового изделия, количество соли 1 кг на 100 кг фарша минтая.

Известно, что крахмалы обладают свойствами гидроколлоидов, их достаточно часто используют для формирования требуемой структуры фаршевой системы (в основном за счет связывания свободной

влаги) [Хвыля и др., 2019]. Крахмал внесли в рецептурную смесь изделия в качестве связующего вещества с целью формирования структуры формованной продукции. В процессе дегустации образцов, приготовленных по рецептурам № 1, 2, 3, 5, 6 (см. табл. 1) из фарша минтая с добавлением картофельного крахмала, установлены неудовлетворительные органолептические показатели – наблюдалась плохая сохраняемость формы и крошливость. Положительные отзывы получил образец № 4 (рис. 3) с содержанием крахмала 40 кг на 100 кг фарша минтая, у данного образца наблюдались сохранность формы изделий и однородность структуры фарша, влияющие на органолептические свойства.

С целью корректировки органолептических показателей было решено использовать молочную сыворотку для предварительной выдержки фарша из минтая. Предложенный технологический прием позволил добиться приемлемых органолептических показателей формованных изделий, приготовленных из обработанного сывороткой минтая (рецептура № 6 табл. 1). Образец

имел едва уловимый рыбный вкус и запах с легким молочным привкусом и ароматом.

При обосновании дозировки тапиокового крахмала (рис. 4) выявлено, что

наилучшую органолептическую оценку получили изделия, приготовленные по рецептуре № 8, приведенной в таблице 1.

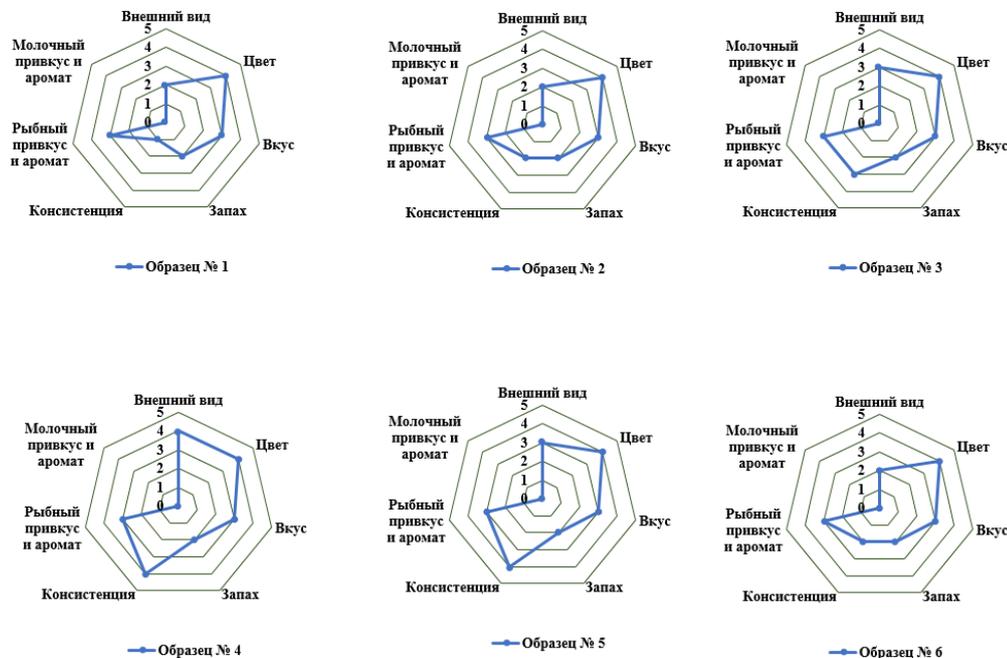


Рис 3. Профилограммы формованных изделий из фарша минтая, имитирующих макаронные, обосновывающие дозировку картофельного крахмала (рецептуры приведены в табл. 1)

Fig. 3. Profilograms of molded products imitating pasta made from minced pollock justifying the dosage of potato starch (recipes are given in Table 1)

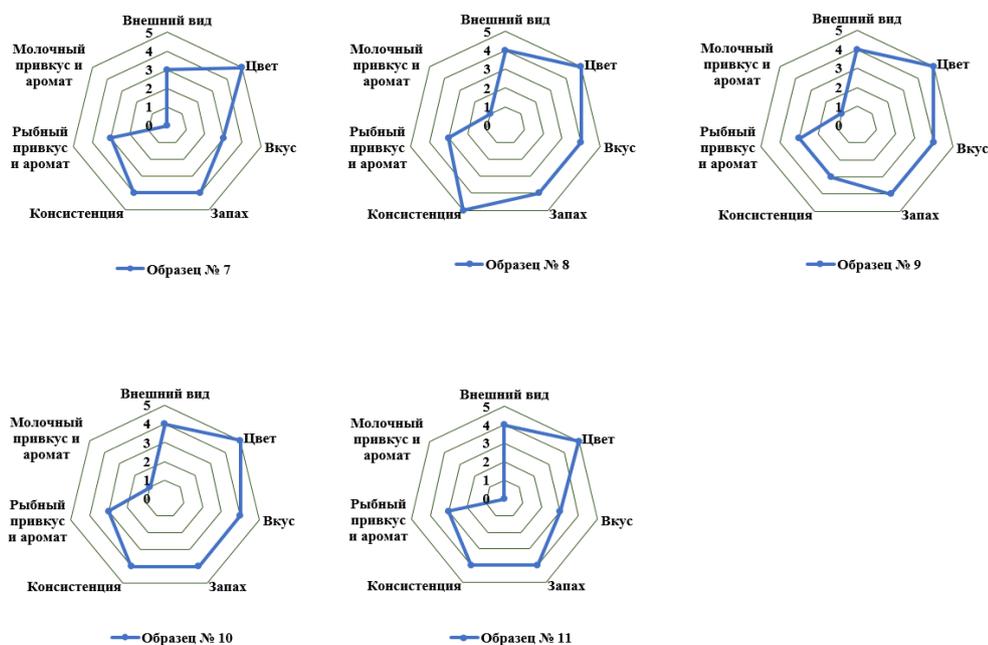


Рис 4. Профилограммы формованных изделий из фарша минтая, имитирующих макаронные, обосновывающие дозировку тапиокового крахмала (рецептуры приведены в табл. 1)

Fig. 4. Profilograms of molded products imitating pasta made from minced pollock, justifying the dosage of tapioca starch (recipes are given in Table 1)

Использование тапиокового крахмала обусловлено рядом его преимуществ, в частности низким количеством примесей и низкой аллергенностью, а также стабильностью при замораживании и оттаивании [Цыганов, Никитина, 2017]. С учетом изготовления в перспективе формованных изделий, имитирующих макаронные, в замороженном виде, это свойство представляется немаловажным и способным влиять на качество. Внесение крахмалов картофельного и тапиокового в соотношении 3 : 1 в количестве 40% от массы фарша в образце, с предварительной обработкой размороженного минтая и фарша из него молочной сывороткой с последующим ее удалением, позволило достигнуть, по мнению дегустационной комиссии, наилучшей консистенции, привлекательного внешнего вида, приятного вкуса и запаха, а именно приятного рыбного привкуса и аромата. В то же время дегустаторы отметили наличие расслоенных образцов с обломанными концами. Был сделан вывод о том, что необходимо применить дополнительные стабилизирующие добавки для улучшения консистенции продукта. В качестве такой добавки применили альгинат натрия, известный своим свойством стабилизировать реологические показатели продукции, в том числе в холодном состоянии [Ишевский и др., 2019].

При обосновании дозировки альгината натрия наивысшую органолептическую

оценку получил образец № 13 (рис. 5). Внесение альгината позволило стабилизировать консистенцию в экспериментальных образцах, наблюдалось снижение количества сломанных концов лапши и отсутствие расслаивания. Приготовленные по рецептуре № 13 изделия не слипались, не крошились и сохраняли форму.

При обосновании дозировки сухой молочной сыворотки наивысшую органолептическую оценку получили образцы № 16 и 17. Внесение сухой сыворотки в разрабатываемые образцы позволило скорректировать рыбный вкус и запах, придав продукции приятный молочный привкус и аромат (рис. 6).

Доказано, что рациональный объем основного сырья, филе минтая, в формованных фаршевых изделиях составляет 56%. Молочная кислота сыворотки оказывает денатурирующее воздействие на рыбный белок и таким образом влияет на вкус и аромат. У образцов с добавлением сухой молочной сыворотки в количестве 6% от массы фарша минтая (рецептура № 16) и 9% (рецептура № 17) самые высокие «идеальные» характеристики. Отмечено, что добавление молочной сыворотки «маскирует» рыбный вкус и запах, что соответствовало предпочтениям большинства дегустаторов. Вероятно, умеренно выраженный молочный привкус и аромат, относительно остальных образцов, повлиял на восприятие общего впечатления.



Рис 5. Профилограммы формованных изделий из фарша минтая, имитирующих макаронные, обосновывающие дозировку альгината натрия (рецептуры приведены в табл. 1)

Fig. 5. Profilograms of molded products imitating pasta made from minced pollock, justifying the dosage of sodium alginate (recipes are given in Table 1)

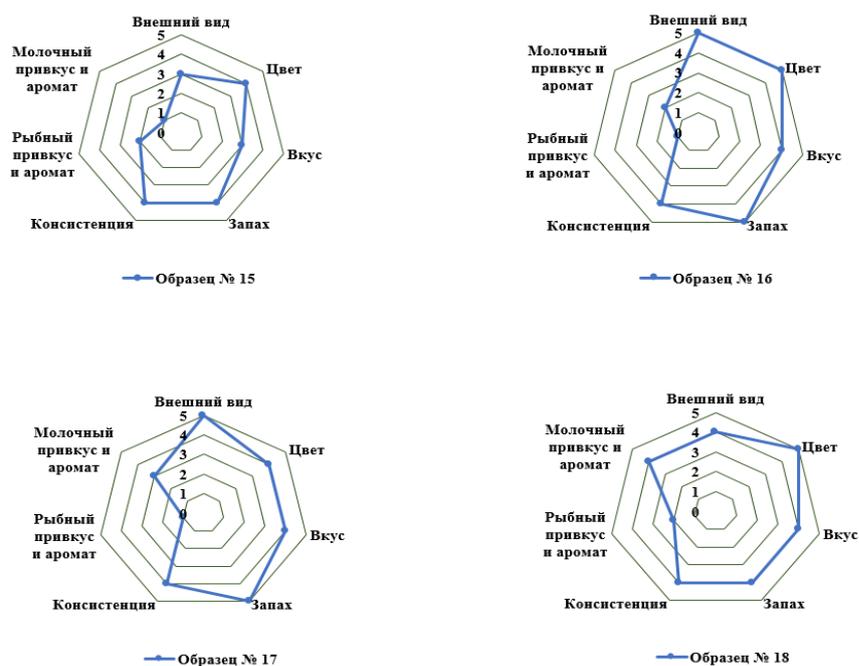


Рис. 6. Профилограммы формованных изделий из фарша минтая, имитирующих макаронные, с добавлением молочной сыворотки, обосновывающие дозировку сухой молочной сыворотки (рецептуры приведены в табл. 1)

Fig. 6. Profilograms of molded products imitating pasta made from minced pollock with the addition of whey, justifying the dosage of dry whey (recipes are given in Table 1)

По показателям консистенции наиболее благоприятное впечатление произвели образцы с добавлением сухой сыворотки в количестве 6%, консистенция этих образцов характеризовалась как плотная и упругая. На основании проведенных органолептических исследований рецептура № 13 определена как наиболее рациональная без применения сухой молочной сыворотки, а рецептура № 16 – с применением сухой молочной сыворотки.

Таким образом, на основании дегустационных оценок рецептура № 13 определена как наиболее рациональная без применения сухой молочной сыворотки (в данном случае использовали только предварительное выдерживание минтая в молочной сыворотке), а рецептура № 16 – с применением как предварительного выдерживания в молочной сыворотке, так и внесения сухой молочной сыворотки непосредственно в состав.

На основании ранее проведенных исследований (СТО 00471585-001-2024 «Формованные изделия, имитирующие макаронные, из минтая» и ТИ) разработана рациональная технологическая схема производства формованных изделий из фарша минтая, имитирующих макаронные изделия, в том числе с добавлением молочной сыворотки, представленная на рисунке 7.

Подготовку минтая проводили путем дефростации при температуре не выше 20°C до температуры сырья не выше минус 3°C, затем промывали проточной водой температурой не выше 15°C. Подготовку сухих ингредиентов проводили путем пропускания через магнитный сепаратор для удаления металлических примесей с последующим просеиванием через сито. Крахмал картофельный растворяли в небольшом количестве горячей воды температурой 55–65°C при непрерывном перемешивании до получения однородной

консистенции. Сухую молочную сыворотку (творожную) разводили в горячей воде температурой 75–90°C в соотношении 1 : 1 при непрерывном перемешивании до получения однородной консистенции в виде суспензии.

Размороженный минтай направляли на грубое измельчение через волчок с диаметром отверстий решетки не более 4 мм.

Фарш минтая выдерживали в молочной сыворотке при температуре 10°C в течение 5–15 мин (в зависимости от массы рецептурной смеси) с последующим стеканием. Затем фарш минтая прессовали для удале-

ния излишней влаги до содержания влаги (51 ± 5)%.

После фарш минтая дополнительно подвергали тонкому измельчению в куттере через волчок с диаметром отверстий решетки не более 2 мм.

Ингредиенты в соответствии с применяемой рецептурой добавляли в фарш и перемешивали в течение 10–12 мин до получения пастообразной массы. Окончание процесса определяли по однородности консистенции фаршевой смеси с равномерным распределением рецептурных компонентов, при этом температура фаршевой смеси должна быть не выше 8–10°C.



Рис. 7. Технологическая схема производства формованных изделий, имитирующих макаронные, из фарша минтая

Fig. 7. Technological scheme for the production of molded products imitating pasta made from minced pollock

Раскатывали фаршевую смесь в тонкие пласты толщиной 2–4 мм, осуществляли продольную резку вручную пластом с приданием формы в виде лапши с шириной лент 3–6 мм, длиной не менее 15 см (рис. 8, 1). Также параллельно проводили иной способ формования: с помощью матрицы, формой имитирующей макаронные изделия, тщательно вымешенную фаршевую смесь загружали в формовочную машину с соответствующей насадкой, придающей форму лапши (рис. 8, 2). После формования сырые изделия интенсивно обдували воздухом температурой 20–25°C в течение 5–7 мин для формирования подсушенной корочки на их поверхности. Термическую обработку формованных изделий проводили паром температурой 96–98°C до

кулинарной готовности. По окончании термической обработки изделия направляли в камеру для охлаждения, где обдували холодным воздухом температурой 2–6°C до достижения изделиями температуры 20–25°C. Формованные изделия взвешивали, помещали в формы и направляли на упаковку под вакуумом, маркировку и хранение.

На следующем этапе исследований проводили изучение физико-химических показателей, определяли пищевую и энергетическую ценность исследуемой продукции.

В таблице 2 представлены результаты лабораторных исследований физико-химических показателей образцов № 13, 16 (рецептуры приведены в табл. 1) формованных изделий из фарша минтая, имитирующих макаронные изделия.



Рис. 8. Внешний вид образцов формованных изделий, имитирующих макаронные, на этапе формования: 1 – изделия, полученные путем нарезки вручную; 2 – изделия, полученные с помощью формовочной машины

Fig. 8. Appearance of samples of molded products imitating pasta made from minced pollock at the molding stage: 1 – products obtained by cutting by hand; 2 – products obtained using a molding machine

Таблица 2. Физико-химические показатели формованных изделий из фарша минтая, имитирующих макаронные, с добавлением молочной сыворотки (рецептуры приведены в табл. 1)

Table 2. Physico-chemical parameters of molded products imitating pasta made from minced pollock, with the addition of whey (recipes are given in Table 1)

Показатель	Результат лабораторного исследования, %	
	Образец № 13	Образец № 16
Массовая доля белка	18,0 ± 0,3	20,6 ± 0,2
Массовая доля минеральных веществ	1,2 ± 0,1	2,5 ± 0,1
Массовая доля хлористого натрия	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,1
Массовая доля липидов	2,0 ± 0,6	3,0 ± 0,5
Массовая доля углеводов	13,0 ± 1	16,0 ± 1
Влажность готовых изделий	66,0 ± 2	59,0 ± 2

При проведении лабораторных исследований физико-химических показателей установлено, что в исследуемых образцах содержится значительное количество белка: в образце № 13 – 18,0%, № 16 – 20,6%, что говорит о том, что полученный продукт относится к высокобелковым. Массовая доля липидов в образцах незначительна: в образце № 16 – 3,0%, в образце № 13 – 2,0%. Следующим по содержанию классом веществ являются минеральные озольемые вещества – в образце № 13 их массовая доля составляет 1,2%, в образце № 16 – 2,5%. Содержание хлористого натрия составляет 0,2–0,4%. Определение углеводов проводили косвенным методом, в образце № 13 содержание составило 13%, а в образце № 16 – 16%.

Необходимо отметить, что структура фаршевой смеси образца № 16 (с применением сухой молочной сыворотки) относительно образца № 13 (сухая молочная сыворотка не применяется), более нежная и упругая.

На основании результатов исследования химического состава (табл. 5) производили расчет энергетической ценности образцов № 13, 16 по формуле

$$ЭЦ = B \times 4,0 + Ж \times 9,0 + У \times 4,0, \quad (1)$$

где ЭЦ – энергетическая ценность 100 г пищевого продукта, ккал;

B – содержание в г/100 г продукта белков;

Ж – содержание в г/100 г продукта жиров;

У – содержание в г/100 г продукта углеводов.

Округление полученных значений проводили в соответствии с правилами округления, предусмотренными пунктом 13 части 4.9 ТР ТС 022 «Пищевая продукция в части ее маркировки». При получении результатов в кДж общее количество ккал переводили в кДж путем умножения на коэффициент 4,184.

В таблице 3 представлены полученные данные о пищевой и энергетической ценности формованных изделий из фарша минтая, имитирующих макаронные изделия, с добавлением сухой молочной сыворотки и без.

Показана высокая биологическая ценность полученных изделий. При изучении пищевой ценности продукта отмечено высокое содержание белка, что позволяет отнести данный вид продукции к диетическому питанию. Получены данные, свидетельствующие о сниженном, по сравнению с традиционными макаронными изделиями (70–75%), содержании углеводов в экспериментальных изделиях. Калорийность (энергетическая ценность) образца № 16 (с сухой молочной сывороткой) составляет 170 ккал / 700 кДж, образца № 13 (без сухой молочной сыворотки, предварительно выдержанного в сыворотке) 140 ккал / 600 кДж, что значительно ниже, чем в традиционных макаронных изделиях (330–350 ккал в среднем), и позволяет отнести новый продукт к продуктам со сниженной калорийностью.

Таблица 3. Пищевая и энергетическая ценность 100 г формованных изделий из фарша минтая, имитирующих макаронные (рецептуры приведены в табл. 1)

Table 3. Nutritional and energy value of 100 g of molded minced pollock products imitating pasta (recipes are given in Table 1)

Наименование показателя	Содержание в 100 г	
	рецептура № 13	рецептура № 16
Белок	18 г	20 г
Липиды	2 г	3 г
Углеводы	13 г	16 г
Энергетическая ценность	140 ккал / 600 кДж	170 ккал / 700 кДж

Анализ полученных данных (табл. 4) демонстрирует высокие значения в части удовлетворения потребности в белке: полученная продукция является источником белка – при употреблении в пищу 100 г формованных изделий, приготовленных по рецептуре № 16, приведенной в таблице 1, удовлетворяется среднесуточная физиологическая потребность в белке для мужчин на 17,5–26,7%, для женщин – на 22,2–33,4%.

Суточная физиологическая потребность для взрослого населения в белке согласно

МР 2.3.1.0253 «Нормы физиологических потребностей в энергии и пищевых веществах для различных групп населения Российской Федерации» представлена в таблице 5.

На основании проведенных исследований разработана технология формованных изделий, имитирующих макаронные, из минтая, нормативная документация (СТО 00471585-001-2024 «Формованные изделия, имитирующие макаронные, из минтая» и ТИ), а также разработан проект норм расхода сырья, который представлен в таблице 6.

Таблица 4. Показатели удовлетворения суточной потребности в белке, жирах и энергии для взрослого населения при употреблении 100 г формованных изделий, приготовленных по рецептуре № 16 (рецептуры приведены в таблице 1)

Table 4. Indicators of satisfaction of daily protein, fat and energy requirements for the adult population when consuming 100 g of molded products prepared according to recipe № 16 (recipes are given in Table 1)

Наименование рецептуры	Степень удовлетворения суточной потребности, %					
	в белке		в жирах		в энергии	
	для женщин	для мужчин	для женщин	для мужчин	для женщин	для мужчин
Рецептура № 16	22,2–33,4	17,5–26,7	3,2–5,4	2,5–4,4	5,7–10,0	4,5–7,9

Таблица 5. Суточная физиологическая потребность для взрослого населения в белке, липидах и энергии (МР 2.3.1.0253 «Нормы физиологических потребностей в энергии и пищевых веществах для различных групп населения Российской Федерации»)

Table 5. Daily physiological requirements for protein, lipids and energy for the adult population (МР 2.3.1.0253 “Norms of physiological needs for energy and nutrients for various population groups of the Russian Federation”)

Наименование показателя	Суточная физиологическая потребность для взрослого населения	
	для женщин	для мужчин
Белки, г/сут	60–90	75–114
Жиры, г/сут	57–100	72–127
Энергия, ккал/сут	1 700–3 000	2 150–3 800

Таблица 6. Проект норм отходов, потерь, выхода готовой продукции и расхода сырья при производстве формованных изделий, имитирующих макаронные, из минтая с добавлением молочной сыворотки

Table 6. Draft standards for waste, losses, finished product yield and raw material consumption in the production of molded products imitating pasta from pollock with the addition of whey

Наименование вида рыбы, характеристика сырья	Отходы и потери, в % к массе сырья, поступившего на данную операцию								В % к массе направленного сырья		Коэффициент расхода сырья на единицу готовой продукции
	размораживание, мойка	грубое измельчение	выдержка в сыворотке, стечка, отжим	тонкое измельчение	добавление компонентов (привес)	куттерование	формование	термическая обработка, охлаждение	всего отходов и потерь	выход готовой продукции	
Минтай – филе без кожи мороженое	-1,0	-5,0	-45,8	-5,3	+ 306,1	-2,7	-6,8	-11,2	57,8	157,8	0,6335

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенных исследований разработан принципиально новый продукт питания, который позволяет реализовать биологический потенциал гидробионтов путем наполнения привычной формы (макаронные изделия) нетрадиционным наполнением (мышечная ткань минтая). Коррекции органолептических характеристик продукта удалось добиться использованием молочной сыворотки. Разработанный способ не предусматривает длительной промывки рыбного фарша, обычно применяемой для удаления рыбного вкуса и запаха. Подобный подход, вероятно, позволит снизить потери биологически ценных веществ, происходящие при производстве промытого фарша, и удешевить производство. Проведены аналитические исследования, подтвердившие целесообразность использования молочной сыворотки при производстве формованных изделий, имитирующих макаронные, из минтая для корректировки органолептических свойств.

Научно обоснованы рациональные рецептуры, позволяющие имитировать внешний вид макаронных изделий (лапши). Разработанная технология позволяет получать продукт, внешне похожий на лапшу, с тонким и приятным молочным привкусом, и ароматом, имеющий характерные для макаронных изделий свойства.

Показана высокая биологическая ценность полученных изделий – при изучении пищевой ценности 100 г продукта отмечены высокое содержание белка, низкое содержание жира, а также невысокая калорийность (140–170 ккал), что в сумме позволяет отнести данный вид продукции к диетическому питанию. Анализ полученных данных свидетельствует о том, что при употреблении в пищу 100 г экспериментальных формованных изделий удов-

летворяется среднесуточная физиологическая потребность в белке для мужчин на 17,5–26,7%, для женщин – на 22,2–33,4%.

Разработан проект норм расхода сырья при производстве формованных изделий, имитирующих макаронные, из минтая с добавлением молочной сыворотки.

ЛИТЕРАТУРА

- В России вылов минтая в 2023 году вырос на 3%. URL: <http://minvr.gov.ru/mery-podderzhki-i-importozameshchenie/v-rossii-vylov-mintaya-v-2023-godu-vyros-na-3/> (дата обращения: 18.03.2024).
- Ефимов А.А., Мустафаева В.М., Ефимова М.В. 2024. Применение творожной сыворотки в технологии колбасно-сосисочных изделий с рыбной составляющей как направление рационального использования вторичного пищевого сырья. *Вестник Камчатского государственного технического университета*. № 67. С. 21–35.
- Ишевский А.Л., Успенская М.В., Гунькова П.И. и др. 2019. Направления использования альгинатов в пищевой промышленности (обзор). *Известия Санкт-Петербургского государственного технологического института (технического университета)*. № 50 (76). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/napravleniya-ispolzovaniya-alginatov-v-pischevoy-promyshlennosti> (дата обращения: 20.03.2024).
- Колончин К.В., Павлова А.О., Бетин О.И. и др. 2022. Минтай как объект российского и мирового промысла. *Труды ВНИРО*. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/mintay-kak-obekt-rossiyskogo-i-mirovogo-promysla> (дата обращения: 17.03.2024).
- Мустафаева В.М., Ефимов А.А., Ефимова М.В. 2022. Качество комбинирован-

- ных пищевых продуктов на основе рыбного фарша с добавлением творожной сыворотки. *Материалы Национальной (всероссийской) научно-практической конференции «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промышленное и техническое использование»*. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. С. 233–237.
- Прянишников В.В. 2016. Молочная сыворотка в производстве колбас повышенной биологической ценности. *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*. № 11. Ч. 1. С. 21–23.
- Рыжкова С.М., Кручинина В.М. 2020. Тенденции потребления рыбы и продуктов ее переработки в России. *Вестник Воронежского университета инженерных технологий*. № 2 (84). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/tendentsii-potrebleniya-ryby-i-produktov-ee-pere-rabotki-v-rossii> (дата обращения: 17.03.2024).
- Сёмин А.Н., Труба А.С. 2023. Российский рынок минтая: современное состояние и пути его развития. *Труды ВНИРО*. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/rossiyskiy-rynok-mintaya-sovremennoe-sostoyanie-i-puti-ego-razvitiya> (дата обращения: 23.04.2024).
- Хвьяля С.И., Лапшин В.А., Корешков В.Н. 2019. Использование крахмала в мясной промышленности. Инновационные процессы в пищевых технологиях: наука и практика: *Материалы Международной научно-практической конференции*, Москва, 19–20 февраля 2019 года. Москва: Федеральный научный центр пищевых систем им. В.М. Горбатова РАН. С. 376–383.
- Цыганов М.С., Никитина Е.В. 2017. Влияние нагревания на гистологические свойства тапиоковых крахмалов, модифицированных разными амилолитическими бактериальными препаратами. *Вестник Казанского технологического университета*. № 20. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/vliyanie-nagrevaniya-na-gistologicheskie-svoystva-tapiokovyh-krahmalov-modifitsirovannyh-raznymi-amiloliticheskimi-bakterialnymi> (дата обращения: 20.03.2024).
- Gorbatovskiy A.A., Rakityanskaya I.L., Kale-dina M.V. 2021. Minced products from undersized sea fish: new industrial technology. *Foods and Raw Materials*. № 9(1). P. 87–94. URL: <https://doi.org/10.21603/2308-4057-2021-1-87-94> (дата обращения: 11.04.2024).
- Lisitsyn A., Chernukha I., Nikitina M. 2020. Russian methodology for designing multicomponent foods in retrospect. *Foods and Raw materials*. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/russian-methodology-for-designing-multicomponent-foods-in-retrospect> (дата обращения: 11.08.2024).
- Tokhiriyon B., Poznyakovskiy V., Vyalyh E. et al. 2019. Innovative technology of natural raw materials processing and biologically active complexes with systemic effect development. URL: <https://www.atlantipress.com/proceedings/ispc-19/125909526> (дата обращения: 19.08.2024).

REFERENCES

- In Russia, pollock catch increased by 3% in 2023. URL: <http://minvr.gov.ru/mery-podderzhki-i-importozameshchenie/v-rossii-vylov-mintaya-v-2023-godu-vyros-na-3/> (accessed: 18.03.2024) (in Russian).
- Efimov A.A., Mustafayeva V.M., Efimova M.V. 2024. The use of curd whey in the technology of sausage and sausage products with a fish component as a direction for the rational use of secondary food raw materials. *Vestnik Kamchatskogo*

- gosudarstvennogo tehničeskogo universiteta (*Bulletin of Kamchatka State Technical University*). № 67. P. 21–35 (in Russian).
- Ishevsky A.L., Uspenskaya M.V., Gunkova P.I. et al. 2019. Directions of using alginates in the food industry. *Izvestija Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo tehnologičeskogo instituta (tehničeskogo universiteta) (Bulletin of the Saint Petersburg State Institute of Technology (Technical University))*. № 50(76). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/napravleniya-ispolzovaniya-alginatov-v-pischevoy-promyshlennosti> (accessed: 20.03.2024) (in Russian).
- Kolonchin K.V., Pavlova A.O., Betin O.I. et al. 2022. Pollock as an object of Russian and world fishing. *Trudy Vserossijskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta morskogo rybnogo hozjajstva i okeanografii (Proceedings of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography)*. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/mintay-kak-obekt-rossiyskogo-i-mirovogo-promysla> (accessed: 17.03.2024) (in Russian).
- Mustafayeva V.M., Efimov A.A., Efimova M.V. 2022. The quality of combined food products based on minced fish with the addition of curd whey. *Proceedings of the National (All-Russian) scientific and practical Conference “Natural resources, their current state, protection, commercial and technical use”*. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatGTU Publ. P. 233–237 (in Russian).
- Pryanishnikov V.V. 2016. Whey in the production of sausages of increased biological value. *Mezhdunarodnyj zhurnal prikladnyh i fundamental'nyh issledovanij (International Journal of Applied and Fundamental Research)*. № 11. Part 1. P. 21–23 (in Russian).
- Ryzhkova S.M., Kruchinina V.M. 2020. Trends in the consumption of fish and processed products in Russia. *Vestnik Voronezskogo gosudarstvennogo universiteta inženernyh tehnologij (Bulletin of the Voronezh State University of Engineering Technologies)*. № 2(84). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/tendentsii-potrebleniya-ryby-i-produktov-ee-pererabotki-v-rossii> (accessed: 17.03.2024) (in Russian).
- Semin A.N., Truba A.S. 2023. The Russian pollock market: the current state and ways of its development. *Trudy Vserossijskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta morskogo rybnogo hozjajstva i okeanografii (Proceedings of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography)*. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/rossiyskiy-rynok-mintaya-sovremennoe-sostoyanie-i-puti-ego-razvitiya> (accessed: 04.23.2024) (in Russian).
- Khvylyya S.I., Lapshin V.A., Koreshkov V.N. 2019. The use of starch in the meat industry. In: Innovative processes in food technologies: science and practice. *Proceedings of the International Scientific and Practical Conference, Moscow, February 19-20, 2019*. Moscow: Federal State Budgetary Scientific Institution “V.M. Gorbatov Federal Scientific Center for Food Systems” of the Russian Academy of Sciences. P. 376–383 (in Russian).
- Tsyganov M.S., Nikitina E.V. 2017. The effect of heating on the histological properties of tapioca starches modified with various amylolytic bacterial preparations. *Vestnik Kazanskogo tehnologičeskogo universiteta (Bulletin of Kazan Technological University)*. № 20. URL: <https://cyber-leninka.ru/article/n/vliyanie-nagrevaniya-na-gistologičeskie-svoystva-tapiokovyh-krahmalov-modifitsirovannyh>

- raznymi-amiloliticheksimi-bakterialnymi (accessed: 20.03.2024) (in Russian).
- Gorbatovskiy A.A., Rakityanskaya I.L., Kaledina M.V. 2021. Minced products from undersized sea fish: new industrial technology. *Foods and Raw Materials*. № 9(1). P. 87–94. URL: <https://doi.org/10.21603/2308-4057-2021-1-87-94> (accessed: 11.04.2024).
- Lisitsyn A., Chernukha I., Nikitina M. 2020. Russian methodology for designing multicomponent foods in retrospect. *Foods and Raw Materials*. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/russian-methodology-for-designing-multicomponent-foods-in-retrospect> (accessed: 11.08.2024).
- Tokhiriyon B., Poznyakovskiy V., Vyalyh E. et al. 2019. Innovative technology of natural raw materials processing and biologically active complexes with systemic effect development. URL: <https://www.atlantipress.com/proceedings/ispc-19/125909526> (accessed: 19.08.2024).

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Елина Вероника Михайловна – Камчатский государственный технический университет; 683003, Россия, Петропавловск-Камчатский; заведующий аспирантурой, ассистент кафедры «Технологии пищевых производств»; veronika_mus@list.ru. SPIN-код: 3167-1975, Author ID: 1116222.

Elina Veronika Mikhailovna – Kamchatka State Technical University; 683003, Russia, Petropavlovsk-Kamchatsky; Head of Postgraduate Studies, Assistant the Food Production Technologies Chair; veronika_mus@list.ru. SPIN-code: 3167-1975, Author ID: 1116222.

Благонравова Майя Владимировна – Камчатский государственный технический университет; 683003, Россия, Петропавловск-Камчатский; кандидат технических наук, доцент, начальник отдела науки и инноваций, доцент кафедры «Технологии пищевых производств»; mblagonravova@mail.ru. SPIN-код: 6628-4016, Author ID: 652574.

Blagonravova Maya Vladimirovna – Kamchatka State Technical University; 683003, Russia, Petropavlovsk-Kamchatsky; Candidate of Technical Sciences, Docent, Head of the Department of Science and Innovation, Associate Professor of the Food Production Technologies Chair; mblagonravova@mail.ru. SPIN-code: 6628-4016, Author ID: 652574.

Статья поступила в редакцию 23.01.2025; одобрена после рецензирования 17.03.2025; статья принята к публикации 23.06.2025.

The article was submitted 23.01.2025; approved after reviewing 17.03.2025; accepted for publication 23.06.2025.

Для цитирования: Елина В.М., Благонравова М.В. 2025. Высокобелковая лапша из минтая – новый камчатский продукт. *Вестник Камчатского государственного технического университета*. Вып. 72. С. 8–23. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2025-72-8-23>.

For citation: Elina V.M., Blagonravova M.V. 2025. High-protein pollock noodles – a new product from Kamchatka. *Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tehnikeskogo universiteta (Bulletin of Kamchatka State Technical University)*. Iss. 72. P. 8–23. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2025-72-8-23>.

Научная статья

УДК 582.261/.279

DOI: 10.17217/2079-0333-2025-72-24-38

**ДИНАМИКА ЛИПИДНОГО СОСТАВА *TETRASELMIS SUECICA*
И *PHAEODACTYLUM TRICORNUTUM* ПОД ВЛИЯНИЕМ
ИНДОЛИЛ-3-МАСЛЯНОЙ КИСЛОТЫ**

Ковалев Н.Н.¹, Барсова Е.А.¹, Михеев Е.В.², Лескова С.Е.¹

¹ Дальневосточный федеральный университет, г. Владивосток, о. Русский, п. Аякс, 10.

² Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет, г. Владивосток, ул. Луговая, 52Б.

В настоящее время микроводоросли считаются одним из наиболее перспективных источников сырья для различных отраслей промышленности. Внесение в питательную среду гормонов экзогенного происхождения позволяет контролировать ростовые и биохимические показатели культур микроводорослей. Целью данного исследования являлось определение влияния оптимальных концентраций индолил-3-масляной кислоты (ИМК) на ростовые показатели и динамику липидного состава культур *Tetraselmis suecica* (Kylin) Butcher, 1959 и *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin, 1897. Проведенным исследованием установлены стимулирующие рост концентрации ИМК для *T. suecica* – $0,4 \times 10^{-5}$ моль/л, для *Ph. tricornutum* – $0,6 \times 10^{-5}$ моль/л. Для *Ph. tricornutum* показано снижение содержания полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК). Выявлен стимулирующий эффект фитогормона на накопление хлорофилла и липидов в культуре *T. suecica*. Показано снижение содержания моногалактозилдиацилглицерола (МГДГ) и увеличение дигалактозилдиацилглицерола (ДГДГ), сульфохинозилдиацилглицерола (СХДГ). Обсуждается возможность регулирования продукционных характеристик микроводорослей под действием ИМК в накопительной культуре.

Ключевые слова: ауксины, жирные кислоты, индолил-3-масляная кислота, липиды, микроводоросли, *Phaeodactylum tricornutum*, *Tetraselmis suecica*.

Original article

**LIPID COMPOSITION OF *TETRASELMIS SUECICA*
AND *PHAEODACTYLUM TRICORNUTUM* UNDER THE INFLUENCE
OF INDOLYL-3-BUTYRIC ACID**

Kovalev N.N.¹, Barsova E.A.¹, Mikheev E.V.², Leskova S.E.¹

¹ Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russky Island, Ajax 10.

² Far Eastern State Technical Fisheries University, Vladivostok, Lugovaya Str. 52B.

Currently, microalgae are considered one of the most promising sources of raw materials for various industries. Hormones of exogenous origin make it possible to control the growth and biochemical parameters of microalgae. The purpose of this study was to determine the effect of optimal concentrations of indolyl-3-butyric acid (IBA) on the growth parameters and dynamics of the lipid composition of *Tetraselmis suecica* (Kylin) Butcher, 1959 and *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin, 1897 cultures. The study established growth-promoting concen-

trations of IBA for *T. suecica* at $0.4 \times 10^{-5} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ and for *Ph. tricornutum* at $0.6 \times 10^{-5} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$. A decrease in the content of polyunsaturated fatty acids (PUFA) is indicated for *Ph. tricornutum*. The stimulating effect of phytohormone on the accumulation of chlorophyll and lipids of *T. suecica* was revealed. The content of monogalactosyldiacylglycerol (MGDG) decreased, but digalactosyldiacylglycerol (DGDG), sulfoquinovosyldiacylglycerol (SQDG) increased. The prospects of regulating the production characteristics of microalgae under the influence of IMC in an enrichment culture is discussed.

Key words: auxins, fatty acids, indolyl-3-butyric acid, lipids, microalgae, *Phaeodactylum tricornutum*, *Tetraselmis suecica*.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время микроводоросли считаются одним из наиболее перспективных источников сырья для аквакультуры, нутрицевтической, косметической и фармацевтической промышленности. Микроводоросли обладают разнообразным составом биохимических компонентов, среди которых особое внимание уделяется жирным кислотам, пигментам и антиоксидантам. Концентрации каждого компонента зависят от природы организма, условий окружающей среды и физиологического состояния самой культуры [Ohse et al., 2015; Ambati et al., 2019].

Липиды водорослей делят в соответствии с их полярностью на две категории: полярные и нейтральные. Основой полярных липидов является глицерин, этерифицированный по двум гидроксильным группам остатками жирных кислот, к третьему гидроксилу присоединена полярная группа. К основным нейтральным липидам водорослей относят моно-, ди-, триацилглицериды и свободные жирные кислоты [Хотимченко, 2003]. Синтез жирных кислот микроводорослей находится как под генотипическим, так и под фенотипическим контролем, поэтому варьирует среди таксономических групп и может регулироваться, по крайней мере, частично, путем манипулирования условиями роста микроводорослей [Guedes et al., 2011].

Tetraselmis suecica (Chlorophyta) и *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyta) хорошо известные, простые в культивировании виды, обладающие уникальным липидным профилем, способны накапливать значительные количества липидов, в связи с чем характеризуются как олеиногенные виды [Hildebrand et al., 2012; Li-Beisson, Peltier, 2013; Isdepsky, Borowitzka, 2019].

На примере рода *Tetraselmis* показано, что разные штаммы одного рода могут иметь различный биохимический состав при невысокой скорости роста. Высокая скорость роста (30%) увеличивает продуктивность общих липидов, но оказывает негативное влияние на накопление нейтральных липидов. При 10%-ном обновлении отмечено значительно более низкое содержание общих липидов, и значительно более высокая доля нейтральных липидов [Carneiro et al., 2019].

Для *Phaeodactylum* также показано, что состав липидов данной группы микроводорослей зависит от штамма и условий культивирования [Breuer et al., 2012; Abida et al., 2015]. Кроме того, *Ph. tricornutum* содержит значительное количество эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК), фукоксантина, β -каротина [Domergue et al., 2002], что делает его выгодным источником для получения высокоценных природных соединений.

Водоросли способны увеличивать выработку липидов в условиях абиотического стресса, однако стрессовые условия часто

приводят к замедлению роста культуры. Одной из потенциальных стратегий улучшения производства биомассы и продукционных характеристик микроводорослей является использование экзогенных стимуляторов роста – фитогормонов. Различные фитогормоны были идентифицированы как важные химические вещества, которые усиливают рост и биохимический метаболизм микроводорослей [Ajayan et al., 2022; Fierli et al., 2022]. Также имеются сведения о стимулирующем влиянии ауксинов на продукцию липидов у данной группы организмов [Zhang et al., 2021].

Ответ водорослей на внешние стимулы гораздо быстрее, чем у наземных растений, поэтому гормоны, даже в низких концентрациях, играют важную роль в метаболических процессах [Цавкелова и др., 2006]. Однако механизмы действия большинства фитогормонов еще выясняются. Проведенные ранее исследования не всегда показывают эффективную концентрацию фитогормонов, оцененную по росту биомассы и выходу основных компонентов.

Целью данного исследования являлось определение влияния оптимальных концентраций индолил-3-масляной кислоты (ИМК) на ростовые показатели и динамику липидного состава культур *Tetraselmis suecica* (Kylin) Butcher, 1959 и *Phaeodactylum tricornerutum* Bohlin, 1897.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве исходного материала для культивирования были использованы альгологически чистые культуры *Tetraselmis suecica* и *Phaeodactylum tricornerutum*. Используемые в эксперименте культуры выращивали в конических колбах объемом 1 000 мл с объемом культуральной суспензии 500 мл на питательной среде Гольдберга [Кабанова, 1961] с добавлением стимуля-

тора в исследуемых концентрациях. Микроводоросли содержались в шейкер-инкубаторе Excella E25 (New Brunswick) при температуре воды 22°C, освещенности 8–10 кЛк, фотопериоде 8 : 16 ч (свет : темнота).

В качестве стимулятора роста использовали индолил-3-масляную кислоту в концентрациях $(0,1-1,0) \times 10^{-5}$ моль (Hebei Guanlang Biotechnology Co., Ltd, КНР).

Динамику роста клеточных культур исследовали методом проточной цитометрии. Анализ проводили на проточном цитофлуориметре CytoFLEX (Beckman Coulter, США), используя для возбуждения синий лазер (длина волны 488 нм). Сбор и автоматическую запись данных производили при постоянной скорости движения клеточной суспензии в проточной ячейке (50 мкл/мин), лимитируя время сбора образца (60 с). Одиночные клетки (синглеты) дифференцировали от клеточных агрегатов по соотношению площади (A) и высоты (H) всех регистрируемых сигналов, после чего получали распределение синглетов по уровню автофлуоресценции хлорофилла a в области спектра 690 нм, а также по параметрам светорассеяния – прямого (FSC) и бокового (SSC), отражающих размер и уровень внутренней неоднородности клеток соответственно. Концентрацию клеток определяли как абсолютное количество синглетов в 1 мл образца; дебрис учитывали отдельно и выражали в процентах от всех событий в исследуемом объеме.

Сумму хлорофиллов выделяли методом экстракции ацетоном из предварительно замороженной биомассы водорослей. Количественное содержание хлорофиллов определяли спектрофотометрически при длинах волн 630, 647, 664 и 750 нм. В качестве контроля использовали 90%-ный ацетон [Aminot, Ray, 2001].

Для получения общего липидного экстракта 400 мл клеточной культуры центрифугировали при 1 500 об/мин в течение 10 минут. Надосадочную жидкость сливали. Экстракцию проводили по методу Блайя и Дайера [Bligh, Dyer, 1959]. Количественное содержание общих липидов определяли гравиметрическим методом (мг) с последующим пересчетом на единицу культуры (пкг/кл).

Количественный анализ состава классов липидов проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) на жидкостном хроматографе LC-20 Prominence (Shimadzu, Япония) с испарительным детектором светорассеивания ELSD-LTII (Shimadzu, Япония) (температура – 65°C, давление – 300 кПа). Разделение проводилось с использованием колонки «Ascentis Si» (Sigma-Aldrich, США) (зернение – 5 мкм, длина – 25 см и диаметр – 2,1 мм) в режиме гидрофильной хроматографии. Элюенты: А – ацетонитрил + 50 мМ муравьиной кислоты, В – ацетонитрил : вода (1 : 1, об.) + 100 мМ муравьиной кислоты + 40 мМ аммиака. Элюирование градиентное по следующей программе: старт (2% В, суммарный поток 0,2 мл/мин), 2,5 мин (24% В), 3 мин (снижение потока с 0,2 до 0,15 мл/мин), 5 мин (26% В), 10 мин (40% В), 15 мин (100% В), 19 мин (повышение потока с 0,15 до 0,3 мл/мин), 21 мин (снижение концентрации с 100 до 2% В), 24 мин (снижение потока с 0,3 до 0,2 мл/мин), 26 мин (стоп). Идентификацию классов липидов выполняли при помощи масс-спектрометрического (МС) детектора, как описано в работе [Chadova, Velansky, 2023]. Результаты приведены как проценты от суммарного содержания всех классов липидов.

Этерификацию липидов для получения метиловых эфиров жирных кислот (МЭЖК) выполняли с использованием метилирующей системы ацетилхлорид/метанол

(1 : 10, об/об). К 0,5 мг липидов, растворенных в 100 мкл хлороформа, добавляли 1 мл метилирующей системы и выдерживали в термостате при температуре 90°C в течение 60 мин. МЭЖК извлекали н-гексаном 3 раза по 1 мл. Очистку метиловых эфиров проводили при помощи тонкослойной хроматографии (ТСХ) на силикагеле, подвижная фаза – бензол.

Анализ МЭЖК проводили на газовом хроматографе «Agilent 6890» с пламенно-ионизационным детектором. Для разделения использовалась капиллярная колонка «HP Innowax» (30 м × 0,25 мм). Параметры разделения: температура испарителя – 230°C, температура детектора – 240°C, температура колонки – 200°C (изотермический режим). В качестве газа-носителя использовался гелий (He) с линейной скоростью потока 35 см/с. Идентификацию МЭЖК проводили на основании сравнения относительных времен удерживания МЭЖК пробы со стандартными значениями «углеродных чисел», исходя из расчета эквивалентной длины цепи (ESL) [Christie, 2003], и путем сравнения с известными стандартами. Результаты приведены как проценты от суммарного содержания всех ЖК.

Статистический анализ проводился с использованием программы STATISTICA 12.0. При анализах использовались данные трех измерений. Результаты измерений представлены как среднее значение ± стандартное отклонение (*SD*). Данные были оценены с помощью двустороннего *t*-критерия Стьюдента (*t*-test). Порогом значимости считали $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика плотности культуры *T. suecica* при выращивании на средах с внесением ИМК в исследуемом диапазоне концентраций ((0,1–1,0) × 10⁻⁵ моль/л) отраже-

на на рисунке 1, А. Использование фитогормона в концентрации $0,4 \times 10^{-5}$ моль/л стимулировало пролиферацию клеток микроводоросли в период с 7-го по 9-й день эксперимента. Прирост культуры с добавлением ИМК в концентрации $0,4 \times 10^{-5}$ моль/л был выше, чем в контрольной группе, в среднем на 43%. Меньшие и большие концентрации фитогормона не оказывали стимулирующего и ингибирующего эффекта в тот же период. Прирост плотности культуры в контрольной группе на 12-й день составил 573%. За тот же период низкая концентрация ИМК ($0,1 \times 10^{-5}$ моль/л) не оказывала влияния на ростовые характеристики культуры. В то же время концентрации $(0,2 \text{ и } 0,4) \times 10^{-5}$ моль/л незначительно замедляли рост микроводоросли. Эффект высоких концентраций фитогормона ($(0,6 \text{ и } 1,0) \times 10^{-5}$ моль/л) проявлялся в ингибировании роста культуры.

Анализ динамики роста *Ph. tricornutum* под влиянием ИМК показал, что внесение в культуральную среду фитогормона в концентрациях $(0,1-0,6) \times 10^{-5}$ моль/л (рис. 1, Б) стимулировало рост микроводоросли. Наибольший эффект стимуляции роста отмечен при внесении ИМК в концентрации $0,6 \times 10^{-5}$ моль/л, при которой плотность клеток в культуре к концу эксперимента была выше на 260% по сравнению с контролем. Также отмечено, что с увеличением концентрации ИМК в диапазоне $(0,1-0,6) \times 10^{-5}$ моль/л увеличивалась плотность культуры, так, конечный прирост составлял 800–951%, что на 109–260% выше по сравнению с контролем. При использовании более высоких концентраций ($1,0 \times 10^{-5}$ моль/л) отмечалась тенденция к замедлению роста культуры по сравнению с эффективной концентрацией.

От интенсивности процесса фотосинтеза зависят процессы анаболизма основ-

ных веществ растительной клетки. Проведена оценка влияния фитогормонов на концентрацию хлорофилла в процессе 9-суточного культивирования *T. suecica* и 12-суточного культивирования *Ph. tricornutum*. У *T. suecica* на протяжении семи дней культивирования в контрольной группе отмечался рост концентрации хлорофилла в 8,5 раза по сравнению с количественным содержанием хлорофилла в клетках стартовой культуры (см. рис. 2). Так, на 7-й день культивирования содержание хлорофилла в клетках микроводоросли составляло 1,7 пкг/кл. Дальнейшее культивирование контрольной группы микроводорослей не оказывало влияния на концентрацию хлорофилла в культуре. Содержание хлорофилла в клетках *T. suecica* с внесением фитогормона в концентрации $0,4 \times 10^{-5}$ моль/л достоверно возрастало в период с 3-го по 9-й день эксперимента и достигало 2,4 пкг/кл. Внесение ИМК способствовало увеличению концентрации хлорофилла в 12 раз на 9-е сутки культивирования, что превышает показатель в контрольной группе в 1,5 раза.

Исследование показало, что в первые семь суток культивирования *Ph. tricornutum* концентрация хлорофилла в экспериментальной и контрольной культуре увеличивалась. Внесение фитогормона в культуральную среду не оказывало влияния на содержание хлорофилла в клетках *Ph. tricornutum* по сравнению с контролем (см. рис. 3).

Липиды являются энергетическим, запасным и структурным компонентом растительных клеток. Накопление липидов в контрольной группе *T. suecica* носило нелинейный характер. Определено, что культивирование контрольной культуры в течение трех дней сопровождалось ростом концентрации липидов с 64 до 91 пкг/кл (см. рис. 4).

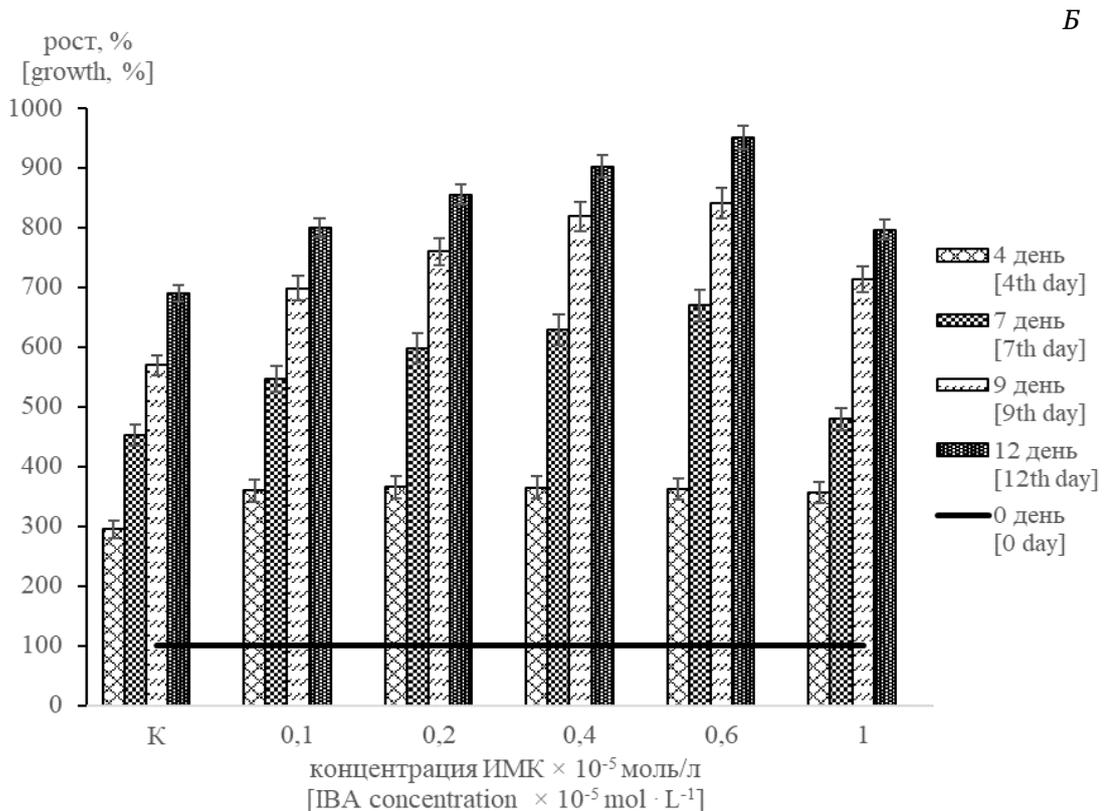
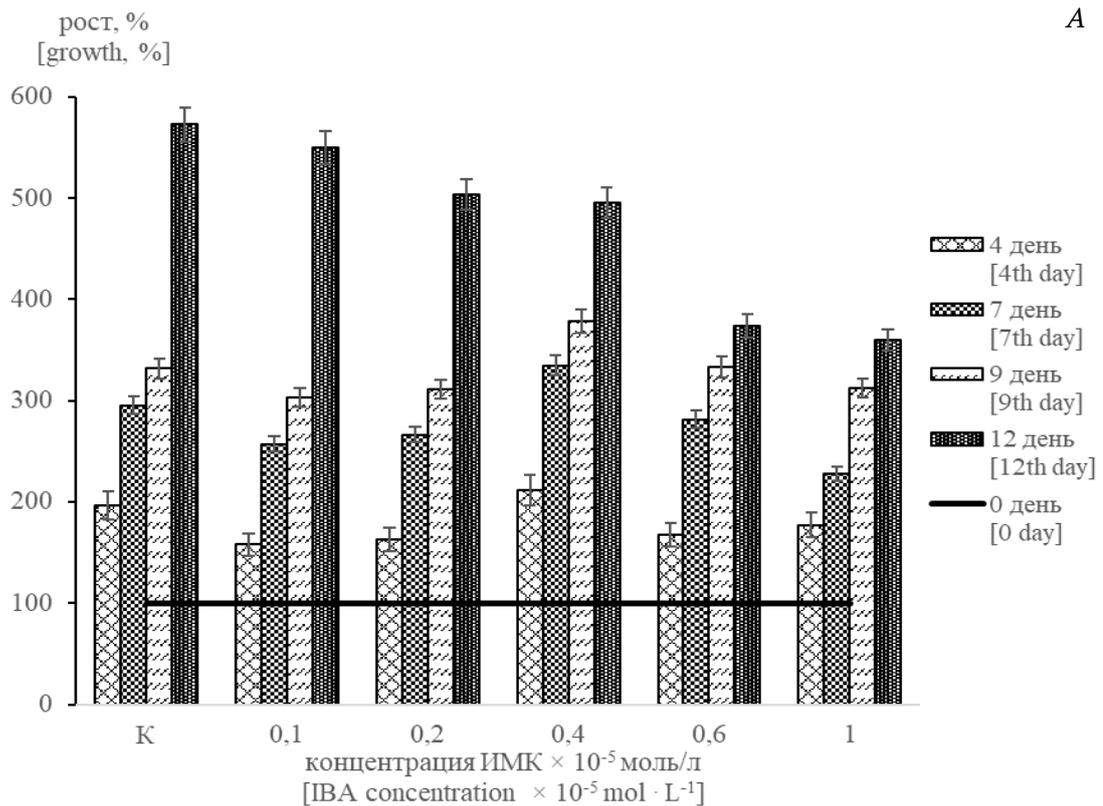


Рис. 1. Влияние различных концентраций индолил-3-масляной кислоты ($(0,1-1,0) \times 10^{-5}$ моль/л) на динамику роста культуры *Tetraselmis suecica* (А) и *Phaeodactylum tricornutum* (Б). Примечание. Значения количества клеток переведены в проценты от контрольных (исходных) значений, которые были приняты за 100%

Fig. 1. Effect of different concentrations of indolyl-3-butyric acid ($(0.1-1.0) \times 10^{-5}$ mol \cdot L $^{-1}$) on the density dynamics of *Tetraselmis suecica* (A) and *Phaeodactylum tricornutum* (B) culture. Note. The cell count values are converted into percentages of the control (initial) values, designated as 100%

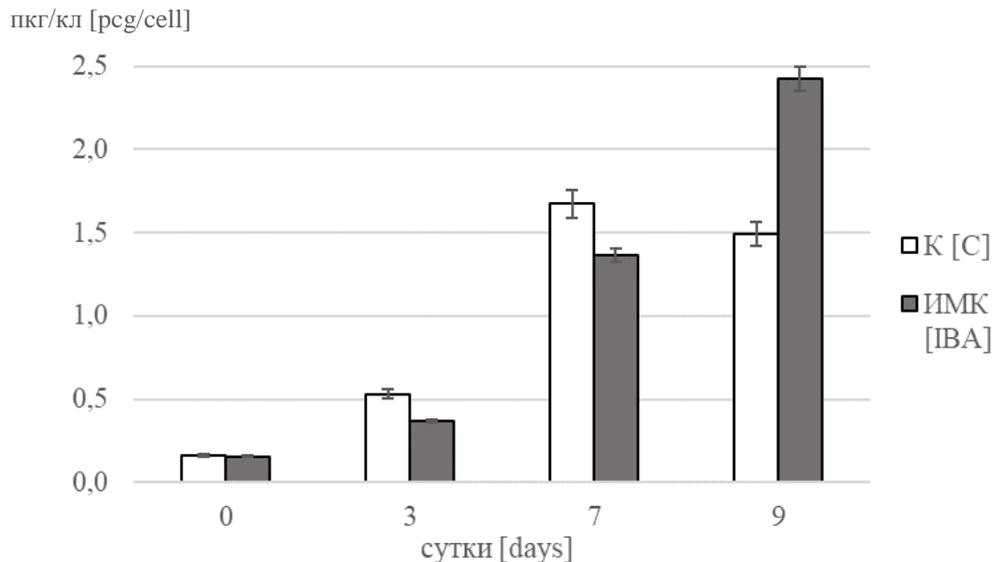


Рис. 2. Динамика накопления хлорофилла в культуре *Tetraselmis suecica* при добавлении $0,4 \times 10^{-5}$ моль/л индолил-3-масляной кислоты (ИМК), по сравнению с контролем (К) (пкг/кл)

Fig. 2. Dynamics of chlorophyll accumulation in *Tetraselmis suecica* culture upon addition of $0.4 \times 10^{-5} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ indolyl-3-butyric acid (IBA), compared to control (C) (pcg/cell)

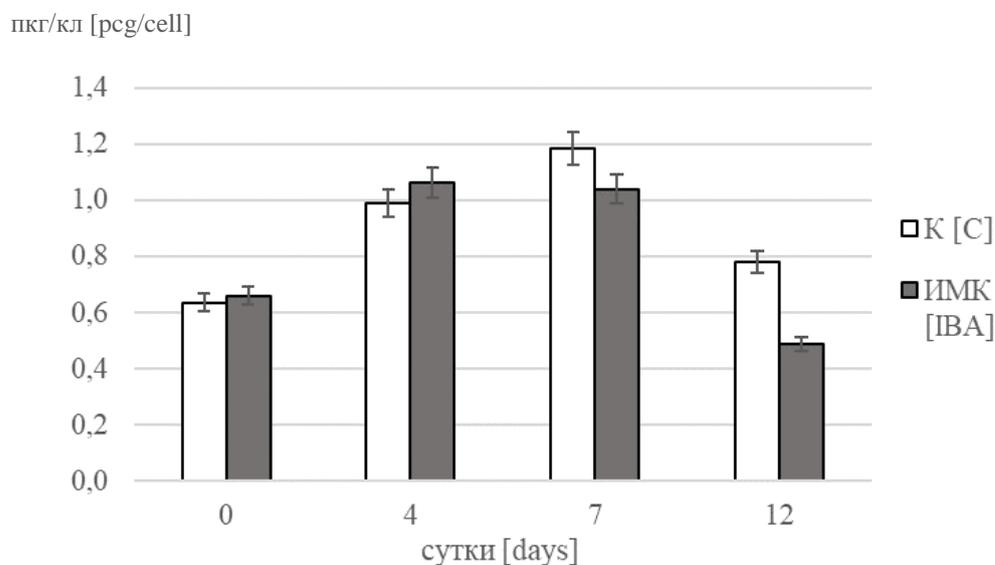


Рис. 3. Динамика накопления хлорофилла в культуре *Phaeodactylum tricornutum* при добавлении $0,6 \times 10^{-5}$ моль/л индолил-3-масляной кислоты (ИМК), по сравнению с контролем (К) (пкг/кл)

Fig. 3. Dynamics of chlorophyll accumulation in *Phaeodactylum tricornutum* culture upon addition of $0.6 \times 10^{-5} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ indolyl-3-butyric acid (IBA), compared to control (C) (pcg/cell)

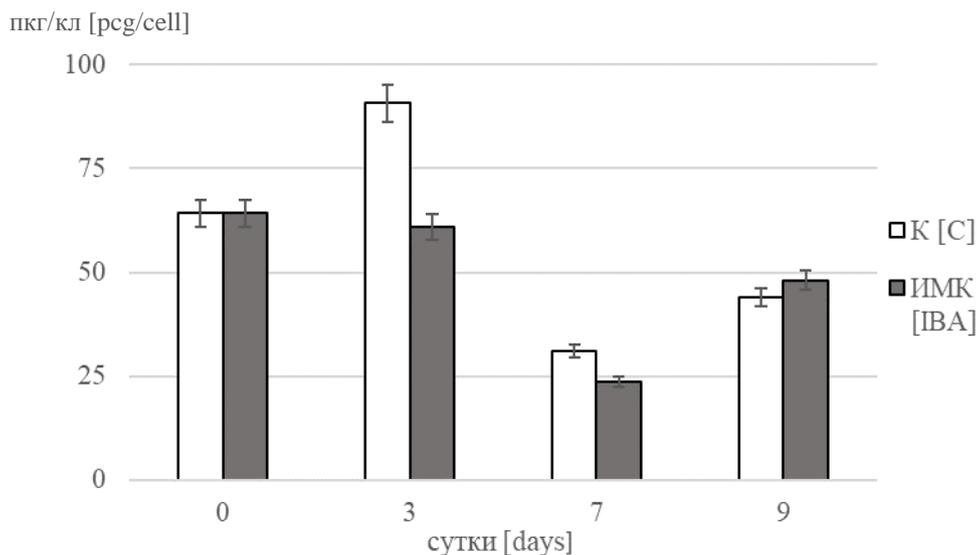


Рис. 4. Динамика накопления липидов в культуре *Tetraselmis suecica* при добавлении $0,4 \times 10^{-5}$ моль/л индолил-3-масляной кислоты (ИМК), по сравнению с контролем (К) (пг/кл)

Fig. 4. Dynamics of lipids accumulation in *Tetraselmis suecica* culture upon addition of 0.4×10^{-5} mol · L⁻¹ indolyl-3-butyric acid (IBA), compared to control (C) (pg/cell)

При внесении в культуральную среду фитогормона в первые три дня не отмечалось динамики показателя по сравнению со стартовой культурой. Дальнейшее культивирование с ИМК в контрольной и экспериментальной группах показало общую тенденцию снижения содержания липидов в клетках *T. suecica*. Оценка влияния фитогормона на стимуляцию накопления липидов в культуре *Ph. tricornutum* показала, что ИМК не оказывала влияния на данный показатель, по сравнению с контролем, в течение всего времени культивирования (рис. 5). Обнаруженная тенденция снижения липидов в культурах микроводорослей, по-видимому, объясняется фазой активного роста, в которой не формируется запас энергетических компонентов. Микроводоросли, как и другие фотосинтезирующие организмы, имеют уникальный и высококонсервативный липидный состав. Высокая скорость роста микроводорослей оказывает негативное влияние на накопление нейтральных липидов. Данный факт объясняется тем, что

нейтральные липиды преимущественно выполняют роль запасных питательных веществ в клетках, в то время как полярные липиды непосредственно участвуют в формировании липидного бислоя мембран. Для *T. suecica* исследование показало незначительное снижение содержания нейтральных липидов (табл. 1). В то же время для данной микроводоросли отмечено увеличение вклада полярных липидов, что на фоне увеличения концентрации хлорофилла в клетках свидетельствует о формировании фотосинтетических мембран.

Липидный состав фотосинтетических мембран микроводорослей представлен в основном галактолипидами: моногалактозилдиацилглицеролом (МГДГ) и дигалактозилдиацилглицеролом (ДГДГ), а также анионными глицеролипидами: сульфохиновозилдиацилглицеролом (СХДГ) и фосфатидилглицеролом (ФГ). Для зеленых водорослей характерно высокое содержание галактолипидов (МГДГ, ДГДГ). Липиды мембран тилакоидов диатомовых водорослей, напротив, обогащены сульфо-

липидом (СХДГ), который содержится в равных или даже больших количествах по отношению к ДГДГ [Lepetit et al., 2012]. Результаты исследования показали, что у *T. suecica* основными структурными липидами являлись МГДГ и ДГДГ (36,73 и 13,83% соответственно, от суммы всех классов липидов), в то время как у *Ph. tricornutum* основная доля мембранных липидов представлена МГДГ (24,96%) и СХДГ (12,16%) (табл. 1). Под действием ИМК

содержание МГДГ снижалось на 12%, в то время как значительно увеличивалась концентрация ДГДГ и СХДГ на 5 и 8% соответственно. По-видимому, индолил-3-масляная кислота способна оказывать влияние на активацию биосинтеза тилакоидов, ранняя стадия которого ингибирует синтез МГДГ [Kobayashi et al., 2013]. Также ИМК оказывает не прямое влияние на ксантофилловый цикл, в котором МГДГ играет ключевую роль [Jahns et al., 2009].

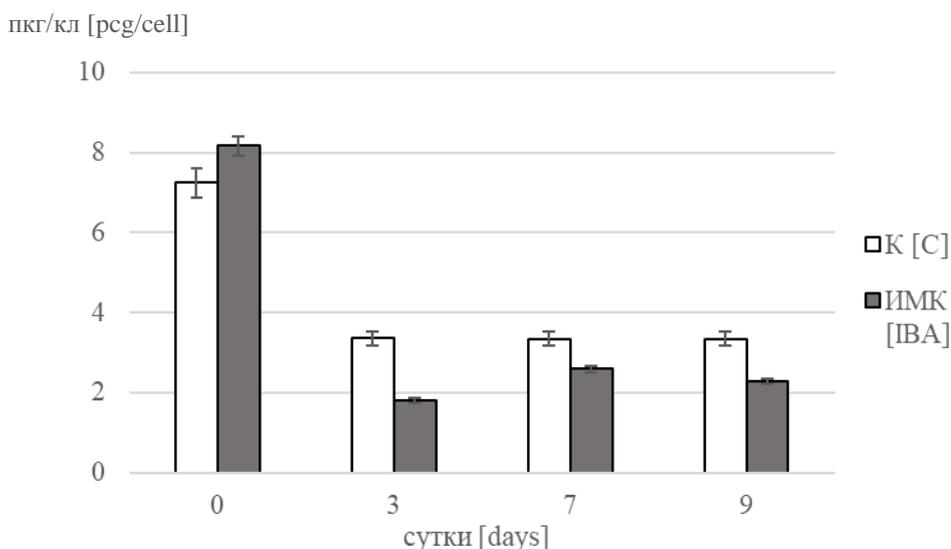


Рис. 5. Динамика накопления липидов в культуре *Phaeodactylum tricornutum* при добавлении $0,6 \times 10^{-5}$ моль/л индолил-3-масляной кислоты (ИМК), по сравнению с контролем (К) (пкг/кл)

Fig. 5. Dynamics of lipids accumulation in *Phaeodactylum tricornutum* culture upon addition of $0.6 \times 10^{-5} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ indolyl-3-butyric acid (IBA), compared to control (C) (pg/cell)

Таблица 1. Динамика липидного состава *Tetraselmis suecica* и *Phaeodactylum tricornutum* при добавлении индолил-3-масляной кислоты (% от суммы всех классов липидов)

Table 1. Dynamics of lipid composition in *Tetraselmis suecica* and *Phaeodactylum tricornutum* upon addition indolyl-3-butyric acid (% of the sum of all lipid classes)

Классы липидов	<i>Tetraselmis suecica</i>		<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	
	К [C]	ИМК [IBA]	К [C]	ИМК [IBA]
НЛ [NL]	37,12	34,59	55,23	56,7
ПЛ [PL]	62,88	65,41	44,77	43,21
МГДГ [MGDG]	36,73	24,36	24,96	24,38
ДГДГ [DGDG]	13,83	18,21	5,14	4,95
СХДГ [SQDG]	6,87	14,98	12,16	11,32
ФГ [PG]	3,58	2,81	0,62	0,59

Примечание. Представлены средние значения исследуемого показателя трех экспериментов ($p \leq 0,05$). ИМК – индолил-3-масляная кислота, К – контроль, НЛ – нейтральные липиды, ПЛ – полярные липиды, МГДГ – моногалактозилдиацилглицерол, ДГДГ – дигалактозилдиацилглицерол, СХДГ – сульфохиново-зилдиацилглицерол, ФГ – фосфатидилглицерол

Note. The table shows the mean values of three experiments ($p \leq 0.05$). IBA – indolyl-3-butyric acid, C – control, NL – neutral lipids, PL – polar lipids, MGDG – monogalactosyldiacylglycerol, DGDG – digalactosyldiacylglycerol, SQDG – sulfoquinovosyldiacylglycerol, PG – phosphatidylglycerol

Исследование показало, что внесение фитогормона в культуральную среду не оказало значимого влияния на соотношение классов липидов *Ph. tricornutum* (табл. 1). Аналогичные данные получены Zhang с соавторами [Zhang et al., 2021] для двух-фазной культуры *Ph. tricornutum* при исследовании влияния дихлорфеноксисуксунной и абсцизовой кислот. Однако Chu с соавторами [Chu et al., 2021] установили, что метилжасмонат и салициловая кислота увеличивают производство триацилглицеридов (ТАГ) в культуре *Ph. tricornutum*.

Результаты исследования показали, что главными жирными кислотами *T. suecica* являются 16:0, 16:3n-3, 16:4n-3, 18:1n-9, 18:2n-6 и 18:3n-3 независимо от состава среды культивирования (табл. 2). Внесение в среду культивирования ИМК в концентрации $0,4 \times 10^{-5}$ моль/л индуцировало накопление 16:0, 16:3n-3, 18:1n-9 и 18:2n-6

ЖК в культуре *T. suecica* и снижало количество 16:4n-3 и 18:3n-3 кислот. Однако внесение в культуральную среду фитогормона в концентрации $1,0 \times 10^{-5}$ моль/л имело полностью противоположный эффект. Главными ЖК диатомовой водоросли *Ph. tricornutum* являются 16:1n-7, 16:3n-4 и 20:5n-3 (табл. 2). Кроме того, для культуры *Ph. tricornutum* также установлено высокое содержание насыщенной ЖК 16:0. Внесение в культуральную среду ИМК в концентрациях $(0,6-1,0) \times 10^{-5}$ моль/л показало увеличение концентрации МНЖК 16:1n-7, 18:1n-9 и насыщенной кислоты 16:0 при снижении общего содержания ПНЖК в культуре *Ph. tricornutum*. Напротив, самая низкая концентрация фитогормона ($0,1 \times 10^{-5}$ моль/л) оказывала положительный эффект на накопление ПНЖК, в частности на ЖК 20:5n-3 (ЭПК).

Таблица 2. Влияние различных концентраций индолил-3-масляной кислоты $(0,1-1,0) \times 10^{-5}$ моль/л на жирнокислотный состав *Tetraselmis suecica* и *Phaeodactylum tricornutum* (% от суммы всех ЖК)

Table 2. Effect of different concentrations of indolyl-3-butyric acid $((0.1-1.0) \times 10^{-5} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1})$ on the fatty acid content in *Tetraselmis suecica* and *Phaeodactylum tricornutum* culture (% of the total FAs)

Жирная кислота [Fatty acid]	<i>Tetraselmis suecica</i>						<i>Phaeodactylum tricornutum</i>					
	К [C]	ИМК [IBA]					К [C]	ИМК [IBA]				
		0,1	0,2	0,4	0,6	1		0,1	0,2	0,4	0,6	1
14:0	0,61	0,44	0,51	0,5	0,45	0,42	5,83	5,94	6,61	6,33	6,36	6,37
16:0	20,91	21,52	22,33	23,05	21,12	19,61	14,79	13,34	14,85	14,96	15,43	17,32
16:1n-7	0,4	0,37	0,28	0,3	0,32	0,34	24,16	20,83	24,93	23,83	26,1	28,9
16:3n-3	6,16	7,4	7,63	7,37	6,2	4,6	4,49	4,48	4,75	4,33	4,16	2,89
16:3n-4	-	-	-	-	-	-	11,61	12,26	11,99	11,82	11,03	7,26
16:4n-3	12,84	10,96	10,43	10,06	13,22	15,91	-	-	-	-	-	-
18:0	0,52	0,54	0,61	0,59	0,38	0,35	3,01	3,24	2,84	2,91	2,66	2,55
18:1n-9	7,29	9,02	9,83	10,12	7,4	5,93	1,3	1,09	0,99	1,04	1,1	2,67
18:2n-6	15,59	18,05	18,35	18,25	15,6	12,43	1,48	1,58	1,49	1,59	1,38	1,38
18:3n-3	12,5	10,53	9,75	9,55	13,22	16,68	0,47	0,51	0,52	0,49	0,47	0,39
18:4n-1	7,0	5,67	5,35	5,39	7,19	8,95	0,47	0,48	0,5	0,46	0,47	0,41
20:5n-3	4,51	4,79	4,87	4,84	4,47	4,47	25,56	29,67	24,08	25,81	23,99	23,67
Σ НЖК [SFA]*	22,24	22,68	23,64	24,29	22,18	20,61	24,24	23,28	24,78	24,73	24,98	26,94
Σ МНЖК [MUFA]*	12,15	13,07	13,66	13,99	11,37	10,07	26,54	22,9	26,93	25,81	28,34	32,66
Σ ПНЖК [PUFA]*	65,2	63,97	62,43	61,44	65,98	68,68	48,98	53,57	47,99	49,32	46,36	40,25

Примечание. Жирные кислоты, процентное содержание которых было ниже 3%, в таблице не представлены, но учтены в расчетах общих параметров. Представлены средние значения исследуемого показателя трех экспериментов ($p \leq 0,05$). ИМК – индолил-3-масляная кислота, К – контроль, НЖК – насыщенные жирные кислоты, МНЖК – мононенасыщенные жирные кислоты, ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты

Note. Fatty acid with content below 3% are excluded but considered in calculations of total values. The table shows the mean values of three experiments ($p \leq 0.05$). IBA – indolyl-3-butyric acid, C – control, SFA – saturated fatty acids, MUFA – monounsaturated fatty acids, PUFA – polyunsaturated fatty acids

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенным исследованием установлены стимулирующие рост концентрации индолил-3-масляной кислоты для двух видов микроводорослей: *T. suecica* – $0,4 \times 10^{-5}$ моль/л, *Ph. tricornutum* – $0,6 \times 10^{-5}$ моль/л. Эффективное время культивирования менялось под действием фитогормона и составило для *T. suecica* – 9 дней, для *Ph. tricornutum* – 12 дней.

Выявлен стимулирующий эффект фитогормона на накопление хлорофилла в культуре *T. suecica*. Однако не установлено прямой зависимости роста биомассы от динамики концентрации хлорофилла в культурах *Ph. tricornutum*.

Накопление липидов в клетках *T. suecica* носит нелинейный характер, сопровождающийся увеличением концентрации только в течение первых трех дней культивирования в среде без внесения ИМК. При дальнейшем культивировании в клетках контрольной и экспериментальной групп отмечена тенденция к истощению запаса липидов в клетках липидов у *T. suecica*. ИМК не оказывает влияния на накопление липидов в культуре *Ph. tricornutum*.

Соотношение ЖК в исследованных видах микроводорослей не имеет концентрационной зависимости. Однако сравнение ЖК состава экспериментальных и контрольных групп микроводорослей позволило выявить, что внесение в культуральную среду ИМК в концентрации 1×10^{-5} моль/л приводит к незначительному увеличению ПНЖК у *T. suecica* и значительному снижению ПНЖК у *Ph. tricornutum* на фоне активации синтеза МНЖК.

Таким образом, показана возможность регулирования продукционных характеристик микроводорослей под действием экзогенного фитогормона в накопительной культуре.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБОУ ВО «Дальрыбвтуз» по теме «Биотехнология микроводорослей для устойчивого воспроизводства объектов марикультуры» (гос. рег. № НИОКТР 124041000087-2).

ЛИТЕРАТУРА

- Кабанова Ю.Г. 1961. О культивировании в лабораторных условиях планктонных диатомовых и перидиниевых водорослей. *Труды Института океанологии Академии наук СССР*. Т. 47. С. 203–216.
- Хотимченко С.В. 2003. Липиды морских водорослей-макрофитов и трав: структура, распределение, анализ. Владивосток: Дальнаука. 234 с.
- Цавкелова Е.А., Климова С.Ю., Чердынцева Т.А., Нетрусов А.И. 2006. Микроорганизмы – продуценты стимуляторов роста растений и их практическое применение (обзор). *Прикладная биохимия и микробиология*. Т. 42. С. 133–143.
- Abida H., Dolch L-J., Mei C. et al. 2015. Membrane glycerolipid remodeling triggered by nitrogen and phosphorus starvation in *Phaeodactylum tricornutum*. *Plant Physiology*. № 167. P. 118–136.
- Ajayan K.V., Saranya K., Harilal C.C. 2022. Indole-3-butyric acid mediated growth and biochemical enhancement in three Selenastracean green microalgae under limited supply of nitrogen source. *Journal of Biotechnology*. № 351. P. 60–73.
- Ambati R.R., Gogisetty D., Aswathanarayana R.G. et al. 2019. Industrial potential of carotenoid pigments from microalgae: Current trends and future prospects. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. Vol. 59. № 12. P. 1880–1902.
- Aminot A., Ray F. 2002. Standard procedure for the determination of chlorophyll *a* by

- spectroscopic methods. ICES techniques in marine environmental sciences. № 30. 17 p.
- Bligh E.G., Dyer W.I. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*. Vol. 37. P. 911–918.
- Breuer G., Lamers P.P., Martens D.E. et al. 2012. The impact of nitrogen starvation on the dynamics of triacylglycerol accumulation in nine microalgae strains. *Bioresource Technology*. № 124. P. 217–226.
- Carneiro M., Pojo V., Malcata F.X., Otero A. 2019. Lipid accumulation in selected *Tetraselmis* strains. *Journal of Applied Phycology*. Vol. 31. № 3. P. 2845–2853.
- Chadova K., Velansky P. 2023. Lipidome of the brown macroalga *Undaria pinnatifida*: influence of season and endophytic infection. *Marine Drugs*. Vol. 21. № 9. P. 466.
- Christie W.W. 1988. Equivalent chain-lengths of methyl ester derivatives of fatty acids on gas chromatography. *Journal of Chromatography*. № 447. P. 305–314.
- Chu J., Li Y., Cui Y., Qin S. 2019. The influences of phytohormones on triacylglycerol accumulation in an oleaginous marine diatom *Phaeodactylum tricorutum*. *Journal of Applied Phycology*. Vol. 31. P. 1009–1019.
- Domergue F., Lerchl J., Zähringer U., Heinz E. 2002. Cloning and functional characterization of *Phaeodactylum tricorutum* front-end desaturases involved in eicosa-pentaenoic acid biosynthesis. *European Journal of Biochemistry*. Vol. 269. № 16. P. 4105–4113.
- Fierli D., Aranyos A., Barone M.E. et al. 2022. Influence of exogenous phytohormone supplementation on the pigment and fatty acid content of three marine diatoms. *Applied Microbiology and Biotechnology*. Vol. 106. № 18. P. 6195–6207.
- Guedes A.C., Amaro H.M., Malcata F.X. 2011. Microalgae as sources of high added-value compounds – a brief review of recent work. *Biotechnology Progress*. Vol. 27. № 3. P. 597–613.
- Hildebrand M., Davis A.K., Smith S.R. et al. 2012. The place of diatoms in the biofuels industry. *Biofuels*. Vol. 3. № 2. P. 221–240.
- Isdepsky A., Borowitzka M.A. 2019. In-pond strain selection of euryhaline *Tetraselmis* sp. strains for reliable long-term outdoor culture as potential sources of biofuel and other products. *Journal of Applied Phycology*. Vol. 31. № 6. P. 3359–3370.
- Jahns P., Latowski D., Strzalka K. 2009. Mechanism and regulation of the violaxanthin cycle: the role of antenna proteins and membrane lipids. *Biochimica et Biophysica Acta*. Vol. 1787. P. 3–14.
- Kobayashi K., Narise T., Sonoike K. 2013. Role of galactolipid biosynthesis in coordinated development of photosynthetic complexes and thylakoid membranes during chloroplast biogenesis in *Arabidopsis*. *Plant*. Vol. 73. P. 250–261.
- Lepeti B., Goss R., Jakob T., Wilhelm C. 2012. Molecular dynamics of the diatom thylakoid membrane under different light conditions. *Photosynthesis Research*. Vol. 111. P. 245–257.
- Li-Beisson Y., Peltier G. 2013. Third-generation biofuels: current and future research on microalgal lipid biotechnology. *Oilseeds and Fats, Crops and Lipids*. Vol. 20. № 6. D606.
- Ohse S., Derner R., Ozorio R.A. et al. 2015. Lipid content and fatty acid profiles in ten species of microalgae. *Idesia (Arica)*. Vol. 33. № 1. P. 93–101.
- Zhang H., Yin W., Ma D. et al. 2021. Phytohormone supplementation significantly increases fatty acid content of *Phaeodactylum tricorutum* in two-phase culture. *Journal of Applied Phycology*. Vol. 33. P. 13–23.

REFERENCES

- Kabanova Yu.G. 1961. On the cultivation of planktonic diatoms and peridinium algae in laboratory conditions. *Trudy Instituta okeanologi i Akademii nauk SSSR (Proceedings of institute of oceanology AS USSR)*. Vol. 47. P. 203–216 (in Russian).
- Khotimchenko S.V. 2003. Lipids of marine algae-macrophytes and grasses: structure, distribution, and analysis. Vladivostok: Dal'nauka Publ. 234 p. (in Russian).
- Tsavkelova E.A., Klimova S.Yu., Cherdynseva T.A., Netrusov A.I. 2006. Microorganisms – producers of plant growth stimulants and their practical application (review). *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya (Applied Biochemistry and Microbiology)*. Vol. 42. P. 133–143 (in Russian).
- Abida H., Dolch L.-J., Mei C. et al. 2015. Membrane glycerolipid remodeling triggered by nitrogen and phosphorus starvation in *Phaeodactylum tricorutum*. *Plant Physiology*. № 167. P. 118–136.
- Ajayan K.V., Saranya K., Harilal C.C. 2022. Indole-3-butyric acid mediated growth and biochemical enhancement in three Selenastracean green microalgae under limited supply of nitrogen source. *Journal of Biotechnology*. № 351. P. 60–73.
- Ambati R.R., Gogisetty D., Aswathanarayana R.G. et al. 2019. Industrial potential of carotenoid pigments from microalgae: Current trends and future prospects. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. Vol. 59. № 12. P. 1880–1902.
- Aminot A., Ray F. 2002. Standard procedure for the determination of chlorophyll *a* by spectroscopic methods. ICES techniques in marine environmental sciences. № 30. 17 p.
- Bligh E.G., Dyer W.I. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*. Vol. 37. P. 911–918.
- Breuer G., Lamers P.P., Martens D.E. et al. 2012. The impact of nitrogen starvation on the dynamics of triacylglycerol accumulation in nine microalgae strains. *Bioresource Technology*. № 124. P. 217–226.
- Carneiro M., Pojo V., Malcata F.X., Otero A. 2019. Lipid accumulation in selected *Tetraselmis* strains. *Journal of Applied Phycology*. Vol. 31. № 3. P. 2845–2853.
- Chadova K., Velansky P. 2023. Lipidome of the brown macroalga *Undaria pinnatifida*: influence of season and endophytic infection. *Marine Drugs*. Vol. 21. № 9. P. 466.
- Christie W.W. 1988. Equivalent chain-lengths of methyl ester derivatives of fatty acids on gas chromatography. *Journal of Chromatography*. № 447. P. 305–314.
- Chu J., Li Y., Cui Y., Qin S. 2019. The influences of phytohormones on triacylglycerol accumulation in an oleaginous marine diatom *Phaeodactylum tricorutum*. *Journal of Applied Phycology*. Vol. 31. P. 1009–1019.
- Domergue F., Lerchl J., Zähringer U., Heinz E. 2002. Cloning and functional characterization of *Phaeodactylum tricorutum* front-end desaturases involved in eicosapentaenoic acid biosynthesis. *European Journal of Biochemistry*. Vol. 269. № 16. P. 4105–4113.
- Fierli D., Aranyos A., Barone M.E. et al. 2022. Influence of exogenous phytohormone supplementation on the pigment and fatty acid content of three marine diatoms. *Applied Microbiology and Biotechnology*. Vol. 106. № 18. P. 6195–6207.
- Guedes A.C., Amaro H.M., Malcata F.X. 2011. Microalgae as sources of high added-value compounds – a brief review of recent work. *Biotechnology Progress*. Vol. 27. № 3. P. 597–613.

- Hildebrand M., Davis A.K., Smith S.R. et al. 2012. The place of diatoms in the biofuels industry. *Biofuels*. Vol. 3. № 2. P. 221–240.
- Isdepsky A., Borowitzka M.A. 2019. In-pond strain selection of euryhaline *Tetraselmis* sp. strains for reliable long-term outdoor culture as potential sources of biofuel and other products. *Journal of Applied Phycology*. Vol. 31. № 6. P. 3359–3370.
- Jahns P., Latowski D., Strzalka K. 2009. Mechanism and regulation of the violaxanthin cycle: the role of antenna proteins and membrane lipids. *Biochimica et Biophysica Acta*. Vol. 1787. P. 3–14.
- Kobayashi K., Narise T., Sonoike K. 2013. Role of galactolipid biosynthesis in coordinated development of photosynthetic complexes and thylakoid membranes during chloroplast biogenesis in *Arabidopsis*. *Plant*. Vol. 73. P. 250–261.
- Lepetit B., Goss R., Jakob T., Wilhelm C. 2012. Molecular dynamics of the diatom thylakoid membrane under different light conditions. *Photosynthesis Research*. Vol. 111. P. 245–257.
- Li-Beisson Y., Peltier G. 2013. Third-generation biofuels: current and future research on microalgal lipid biotechnology. *Oilseeds and Fats, Crops and Lipids*. Vol. 20. № 6. D606.
- Ohse S., Derner R., Ozorio R.A. et al. 2015. Lipid content and fatty acid profiles in ten species of microalgae. *Idesia (Arica)*. Vol. 33. № 1. P. 93–101.
- Zhang H., Yin W., Ma D. et al. 2021. Phytohormone supplementation significantly increases fatty acid content of *Phaeodactylum tricornutum* in two-phase culture. *Journal of Applied Phycology*. Vol. 33. P. 13–23.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Ковалев Николай Николаевич – Дальневосточный федеральный университет; 690922, Россия, Владивосток; доктор биологических наук, профессор Кафедры биохимии и биотехнологии Института Мирового океана (Школы); kovalevnn61@yandex.ru. SPIN-код: 4406-9654, Author ID: 96894; Scopus ID: 7005804649.

Kovalev Nikolay Nikolaevich – Far Eastern Federal University; 690922, Russia, Vladivostok; Doctor of Biological Sciences, Professor of the Biochemistry and Biotechnology Chair of Institute of the World Ocean (School); kovalevnn61@yandex.ru. SPIN-code: 4406-9654, Author ID: 96894; Scopus ID: 7005804649.

Барсова Екатерина Андреевна – Дальневосточный федеральный университет; 690922, Россия, Владивосток; заведующий лабораторией Кафедры биохимии и биотехнологии Института Мирового океана (Школы); barsova.ea@dvfu.ru. SPIN-код: 3891-9427, Author ID: 1204304; Scopus ID: 57196417972.

Barsova Ekaterina Andreevna – Far Eastern Federal University; 690922, Russia, Vladivostok; Head of the Laboratory of the Biochemistry and Biotechnology Chair of Institute of the World Ocean (School); barsova.ea@dvfu.ru. SPIN-code: 3891-9427, Author ID: 1204304; Scopus ID: 57196417972.

Михеев Евгений Валерьевич – Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет; 690087, Россия, Владивосток; кандидат технических наук, старший научный сотрудник Научно-исследовательского института инновационных биотехнологий; zhenyasuper79@mail.ru. SPIN-код: 1244-4962, Author ID: 964637; Scopus ID: 6602626984.

Mikheev Evgeny Valerievich – Far Eastern State Technical Fisheries University; 690087, Russia, Vladivostok; Candidate of Technical Sciences, Senior Researcher of the Research Institute of Innovative Biotechnology; zhenyasuper79@mail.ru. SPIN-code: 1244-4962, Author ID: 964637; Scopus ID: 6602626984.

Лескова Светлана Евгеньевна – Дальневосточный федеральный университет; 690922, Россия, Владивосток; кандидат биологических наук, доцент Кафедры биоразнообразия и морских биоресурсов Института Мирового океана (Школы); leskova.se@dvfu.ru. SPIN-код: 5124-2384, Author ID: 960459; Scopus ID: 58500521600.

Leskova Svetlana Evgenievna – Far Eastern Federal University; 690922, Russia, Vladivostok; Candidate of Biological Sciences, Assistant Professor of the Biodiversity and Marine Bioresources Chair of Institute of the World Ocean (School); leskova.se@dvfu.ru. SPIN-code: 5124-2384, Author ID: 960459; Scopus ID: 58500521600.

Статья поступила в редакцию 06.05.2025; одобрена после рецензирования 14.05.2025; статья принята к публикации 23.06.2025.

The article was submitted 06.05.2025; approved after reviewing 14.05.2025; accepted for publication 23.06.2025.

Для цитирования: Ковалев Н.Н., Барсова Е.А., Михеев Е.В., Лескова С.Е. 2025. Динамика липидного состава *Tetraselmis suecica* и *Phaeodactylum tricornerutum* под влиянием индолил-3-масляной кислоты. *Вестник Камчатского государственного технического университета*. Вып. 72. С. 24–38. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2025-72-24-38>.

For citation: Kovalev N.N., Barsova E.A., Mikheev E.V., Leskova S.E. 2025. Lipid composition of *Tetraselmis suecica* and *Phaeodactylum tricornerutum* under the influence of indolyl-3-butyric acid. *Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tehnikeskogo universiteta (Bulletin of Kamchatka State Technical University)*. Iss. 72. P. 24–38. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2025-72-24-38>.

Научная статья

УДК [595.384.2:574.2+574.5](262.54)

DOI: 10.17217/2079-0333-2025-72-39-60

**РЕПРОДУКТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ, ТИП РЕПРОДУКТИВНОЙ СТРАТЕГИИ
САМЦОВ И САМОК КРАБА *RHITHROANOPEUS HARRISII* (GOULD, 1841)
(BRACHYURA: PANOPEIDAE) ИЗ ТАМАНСКОГО ЗАЛИВА АЗОВСКОГО МОРЯ
В 2011 ГОДУ**

Овчарук А.С., Судник С.А.

Калининградский государственный технический университет, г. Калининград, Советский проспект, 1.

Анализ репродуктивного состояния краба Харриса Таманского залива показал: июль был частью нерестового периода 2011 г. вида, за время которого самки могли нереститься минимум дважды. Возраст самцов достигал пяти, самок – трех лет. Ряд черт репродукции вида получены впервые: ширина карапакса первого созревания самцов – 9,8 мм, самок – 9,1 мм; гонадосоматический индекс зрелых самок достигал 18% ($12,6 \pm 4,8\%$), абсолютная индивидуальная плодовитость составила 414–2 314 зрелых ооцитов размерами $(0,22 \pm 0,03) \times (0,26 \pm 0,04)$ мм; у 65% самок выявлены признаки порционного нереста, реализованная плодовитость достигала 2 805 яиц, размеры недавно отложенных яиц составили $(0,25 \pm 0,01) \times (0,26 \pm 0,01)$ мм; за время эмбриогенеза объем яиц увеличился в два раза.

Ключевые слова: краб Харриса, плодовитость, порционный нерест, размеры ооцитов, размеры яиц, репродуктивная стратегия, созревание, Таманский залив, *Rhithropanopeus harrisi*.

Original article

**REPRODUCTIVE STATUS, TYPE OF REPRODUCTIVE STRATEGY OF MALES
AND FEMALES OF THE CRAB *RHITHROANOPEUS HARRISII* (GOULD, 1841)
(BRACHYURA: PANOPEIDAE) FROM THE TAMAN BAY OF THE AZOV SEA IN 2011**

Ovcharuk A.S., Sudnik S.A.

Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad, Sovetskiy Prospekt 1.

Analysis of the reproductive status of the Taman Bay Harris crab showed that July was part of its spawning period in 2011, during which females could spawn at least twice. The age of males was up to five years, females – three years. Some reproductive features of the species were obtained for the first time: carapace width of the first maturation of males was 9.8 mm, females – 9.1 mm; gonadosomatic index of mature females amounted to 18% ($12.6 \pm 4.8\%$), absolute individual fecundity amounted to 414–2 314 mature oocytes with sizes $(0,22 \pm 0,03) \times (0,26 \pm 0,04)$ mm; 65% of females revealed signs of portion spawning, realized fecundity reached 2 805 eggs, sizes of recently laid eggs were $(0,25 \pm 0,01) \times (0,26 \pm 0,01)$ mm; during embryogenesis the size of eggs increased twice.

Key words: Harris crab, fecundity, batch spawning, oocyte sizes, egg sizes, reproductive strategy, maturation, Taman Bay, *Rhithropanopeus harrisi*.

ВВЕДЕНИЕ

Краб Харриса – широко распространенный вид [Залота, 2017]. Его естественным ареалом являются Атлантические воды Северной Америки (от Канады (залив Святого Лаврентия) до Мексики через Мексиканский залив), откуда он широко расселился [Залота, 2017; Самые опасные..., 2018]. Его расселению способствовали широкий спектр питания краба, высокая плодовитость, планктонная личинка, а также толерантность к широкому диапазону температуры и солености [Залота, 2017].

После вселения в воды Северного моря краб попал в Средиземное море, расселившись в Великобритании, Бельгии, Франции и Португалии. Через воды Германии и Дании он вселился в Балтийское море. В России, кроме Балтийского моря, обитает в Черном, Азовском, Каспийском морях. Попав из Атлантики в Панамский канал, а далее – в Тихий океан, краб Харриса расселился в тихоокеанских водах Северной и Центральной Америки, обнаружен у берегов Японии [Резниченко, 1967; Залота, 2017; Самые опасные..., 2018].

Впервые в Азовском море *R. harrisii* был обнаружен в 1948 г. (в Таганрогском заливе). К 1950-м годам он в Азовском море встречался уже повсеместно. Сейчас мелководная часть Таманского залива почти полностью им заселена [Резниченко, 1967; Залота, 2017].

Это – эвригалинный вид, толерантный к широкому диапазону солености, предпочитающий воды от солоноватых до пресных. Соленость воды для взрослых особей обычно находится в пределах 0–18‰, в некоторых случаях они могут выживать при солености до 40‰. Предпочтение отдает водоемам эстуариевого типа. В водах с низкой соленостью краб эффективно осу-

ществляет осморегуляцию, увеличивая выделение мочи и регулируя проницаемость тонких участков покровов тела [Резниченко, 1967; Niebert et al., 2016; Залота, 2017].

Взрослые особи и личинки вида устойчивы к широкому диапазону температур – от 7 до 35°C [Niebert et al., 2016].

R. harrisii встречается на песчаном, илистом грунте, ведет преимущественно скрытый образ жизни, прячась в укрытиях и норах, местах, где есть ракушки, камни, различные сваи, закапываясь в грунте, в растительности в прибрежных и мутных водах (за что его часто зовут ильным крабом), на глубине, чаще всего до 10 м (в нативном ареале может спускаться на глубины до 37 м) [Резниченко, 1967; Залота, 2017; Самые опасные..., 2018]. В Черном море краб обитает в лиманах при солености до 7‰ на глубинах 0–12 м, а в открытой его части (при солености до 19‰) – до глубины 19 м [Залота, 2017; Zalota et al., 2016]. В устьях рек Вулан и Шапсухо, впадающих в Черном море, особи найдены на прибрежных мелководьях (на глубине до 3 м, солености 9‰), чаще всего они прятались среди растительности, реже под камнями [Залота, 2017; Zalota et al., 2016].

В Азовском море на крымском побережье крабы встречаются на глубине 3–4 м, где на открытых пространствах отмечаются редко, возможно, ввиду наличия большого количества потенциальных хищников бычков-кругляков [Резниченко, 1967; Залота, 2017]. В Таманском заливе *R. harrisii* обитает на глубине до 4 м при солености до 18‰ [Zalota et al., 2016].

Крабы Харриса в Азово-Черноморском бассейне – важные пищевые объекты многих рыб-бентофагов, в том числе ценных промысловых пород (например, севрюги, судака, леща, рыбца, тарани, азовской хамсы, тюльки и многих других) [Резниченко, 1967].

Это сильно инвазивный вид, входящий в топ 100 самых опасных видов России [Самые опасные..., 2018]. Будучи активными хищниками, часто влияют на местное бентосное сообщество, способны изменять его структуру и траекторию эволюции местных видов – выселить их, как это случилось, например, с крабиком брахинотусом в Азово-Черноморском регионе – краб Харриса заместил его во многих районах [Залота, 2017].

Биология и экология краба Харриса в водоемах России [Резниченко, 1967; Залота, 2017; Чаузова, 2021] и мира [Turoboyski, 1973; Czerniejewski, 2009; Hegele-Drywa et al., 2014; Weaver, Bass, 2022] изучалась крайне неравномерно, с использованием зачастую полевых сокращенных методик биологического анализа. Данные о репродуктивной биологии вида фрагментарны, ряд из них получены в основном в давнее время [Kinne, Rotthauwe, 1952; Turoboyski, 1973; Morgan et al., 1983; Залота, 2017; Чаузова, 2021]. Целью работы стало изучение основных репродуктивных характеристик самцов и самок *R. harrisii* из Таманского залива в 2011 г. с предварительной оценкой черт его репродуктивной стратегии. Для вида Таманского залива впервые описаны размер полового созревания самцов и самок, признаки порционного нереста, охарактеризованы гонадосоматический индекс, величины абсолютной и реализованной индивидуальной плодовитости, размеры зрелых ооцитов и яиц, ряд черт эмбриогенеза.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом исследований послужила проба особей краба *Rhithropanopeus harrisii* (224 особи), собранная сотрудниками Института океанологии им. П.П. Ширшова 13–14 июля 2011 г. в Таманском заливе

Азовского моря, и переданная нам для изучения их биологии. Сбор крабов производился со стандартных 100 м (100 м в длину, 1 м в ширину) трансект, которые прокладывались перпендикулярно берегу на мелководье залива у пос. Сенного. Сборщик проходил 100 м от берега и плыл назад, наблюдая и собирая всех крабов, которые находились в пределах 1 м вокруг него. Максимальная глубина сбора – около 1 м. Все норы были прощупаны вручную, при этом крабы обычно покидали убежище из противоположного входа и были собраны, как и оставшиеся в норе. Пустые раковины, камни и другие возможные для крабов убежища были обследованы. Корни макрофитов прощупывались, грунт, ими не покрытый, также изучался в поисках укрывшихся крабов (методика сбора по [Залота, 2017]). Собранные крабы были сразу зафиксированы в 10%-ном формалине. Величина реализованной плодовитости и размеры яиц были оценены в 2011 г., остальные данные получены в современный период.

Для комплексного исследования биологии крабов использован ряд методик [Майер и др., 1968; Клитин, 2002; Шагинян, 2006; Sudnik, Falkenhaus, 2014; Hiebert et al., 2016; Судник, Поддубева, 2019; Чаузова, 2021].

Определение пола крабов проводилось по вторичным половым признакам (форма абдомена, строение брюшных ножек (плеоподов)) и, при вскрытии особи, – по первичным (тип гонад: семенники или яичники). У самцов абдомен узкий, почти треугольный; имеет шесть сегментов, сегменты со второго по четвертый объединены, пятый и шестой сегменты заужены; тельсон почти квадратный с округленными углами. У самок абдомен расширен в области третьего и четвертого сегментов; тельсон имеет почти треугольную форму [Майер и др., 1968; Hiebert et al., 2016].

Для определения размера половозрелости крабов использован гистологический метод, который у самцов основан на определении степени зрелости семенников или наличия сперматофоров в семяпроводах на их гистологических срезах; у самок – на определении степени зрелости яичников. Этот метод позволяет оценить размеры особей, при которых наступает созревание гонад, размеры достижения состояния зрелых гонад назвали размерами физиологического созревания [Клитин, 2002; Шагинян, 2006]. Стадия зрелости гонад была определена у 51 самки и 172 самцов. Для определения *стадии зрелости яичников* крабов использовалась шестибальная шкала, разработанная для настоящих крабов (*Brachyura*) [Судник, Поддужева, 2019]:

Стадия I – яичники полупрозрачные, очень узкие, маленькие, трудно отличимы на фоне других тканей тела; имеют Н-образную форму; гранулярности тканей гонад не отмечается;

Стадия II – гонады различаются на фоне других тканей органов полости цефалоторакса; яичники имеют беловатый цвет; Н-образной формы; их отростки становятся более длинными и узкими; в длину яичники занимают до 40–60% длины карапакса (ДК), в ширину – до 20–40% ширины карапакса (ШК);

Стадия III – у яичников наблюдается цвет, часто это несильно выраженные оттенки желтого или оранжевого – гонады вступают в процесс вителлогенеза; имеют Н-образную форму, приобретают гранулированную структуру; занимают до 70% ДК и до 50–60% ШК;

Стадия IV – окраска яичников и гранулированность их структуры более выражены; форма остается Н-образной; занимают до 80–90% ДК и до 70–80% ШК;

Стадия V – цвет гонад интенсивный; яичники крупные, Н-образной формы; за-

нимают практически целиком свободное внутреннее пространство головогруды;

Стадия VI–II (у посленерестовых самок) – яичники ясно отличимы на фоне других тканей тела; Н-образной формы, слабо развитые; их гранулярная структура не очевидна, на этом фоне могут встречаться крупные яркоокрашенные зрелые ооциты, не выметанные самкой при предыдущем нересте; занимают до 40–60% ДК и до 40% ШК.

Для определения величины гонадосоматического индекса (ГСИ) преднерестовых самок гонады всех встреченных восьми зрелых (стадия зрелости V) и шести предзрелых (стадия зрелости IV) особей после кратковременного их подсушивания на фильтровальной бумаге были взвешены с точностью 0,01 г. Индекс рассчитывался как отношение массы зрелого яичника к массе тела самки за исключением массы желудка с пищей, у яйценосных особей – еще без массы кладки яиц (в %) [Судник, Поддужева, 2019].

Для 16 самок определены размеры предзрелых и зрелых ооцитов. Ооциты, взятые у предзрелых и зрелых самок (стадия зрелости IV и V), фиксированные формалином, имели округло-овальную форму. Измерялись с помощью окуляр-микрометра бинокулярного микроскопа с точностью 0,001 мм большой (длина) и малый (ширина) диаметры не менее 10 ооцитов (предзрелых; зрелых), и подсчитывались их средние величины [Судник, Поддужева, 2019].

У яйценосных самок определялись по пятибалльной шкале *стадии развития эмбрионов в яйцах, вынашиваемых на плеоподах* (ориг.):

Стадия 1 – яйцо полупрозрачное; желток гомогенный, занимает 100% объема яйца; визуальными различимыми признаками развития эмбриона не наблюдается;

Стадия 2 – яйцо начинает мутнеть; наблюдаются процессы дробления, четко видны многочисленные бластомеры, образуется зародышевый диск;

Стадия 3 – яйцо мутное; присутствует некоторое количество бластомеров, начинает формироваться эмбрион полулунной формы, может очерчиваться область глаз (выпуклая); хвост не достигает головы эмбриона;

Стадия 4 – яйцо начинает светлеть; бластомеров нет, можно различить сегменты тела эмбриона, занимающего теперь все свободное пространство яйца; область глаз эмбриона хорошо очерчена, глаза начинают пигментироваться, пигмент еще нетемный; хвост эмбриона может достигать головы и даже заворачиваться на нее;

Стадия 5 – строение эмбриона усложняется, детализируется; глаза приобретают более округлую форму, становятся крупнее и темнее; в результате – внутри яйца находится полностью сформированная личинка, готовая к вылуплению. На этой стадии на плеоподах самки могут встречаться как яйца с хорошо развитыми личинками зоза, так и недавно вылупившиеся личинки.

Размеры яиц (большой и малый диаметры) определены для всех встреченных яйценосных самок (17 особей). Для этого с помощью окуляр-микрометра бинокулярного микроскопа с точностью 0,001 мм измерялись большой (длина) и малый (ширина) диаметры не менее 10 яиц из кладки яйценосной самки и подсчитывались их средние величины.

Объем яйца рассчитывался по формуле (1):

$$V = \frac{3,14 \times X \times Y}{6}, \quad (1)$$

где X – большой диаметр яйца, мм;

Y – малый диаметр яйца, мм.

Для определения реализованной плодовитости (РП, количество яиц с плеоподов самки) вся кладка яиц переносилась в камеру Богорова, и производился ручной подсчет количества яиц [Sudnik, Falkenhaug, 2014].

Вручную проводился подсчет в кладке у яйценосных самок мертвых яиц. Они отличались от яиц с развивающимися эмбрионами – были непрозрачными, беловатыми или темноокрашенными, возможно, отличной от эллипсоидной формы. Выметанные, но неоплодотворенные ооциты (полигональной формы, беловатые или темноокрашенные) в исследованных кладках не встречены.

Для определения степени зрелости семенников краба Харриса использовалась пятибалльная шкала [Чаузова, 2021], откорректированная с учетом особенностей созревания вида:

Стадия I – семенники и их придатки совсем неразвитые, трудно отличимые на фоне других тканей тела;

Стадия II – семенники и их придатки в начале развития, имеют цвет бледно-молочных оттенков, вид извитых трубочек; по длине занимают около 30% ДК, по ширине – до 30–40% ШК;

Стадия III – семенники с придатками имеют слабовыраженную X-образную форму, вид извитых трубочек; занимают до 50–60% свободного пространства цефалоторакса по ширине, по длине – до 40–50% в районе придатков и до 10% в боковых отростках семенников;

Стадия IV – семенники с придатками имеют выраженную X-образную форму, отчетливую извитую структуру; занимают до 70–80% свободного пространства цефалоторакса по ширине, по длине до 50% в районе придатков и до 20–30% в боковых отростках семенников;

Стадия V – зрелые семенники с придатками занимают все свободное простран-

ство цефалоторакса по ширине и свыше 50% по его длине (как в районе придатков, так и в районе боковых отростков); верхняя часть семенников может закрывать собой желудок.

Оценка полученных количественных биологических параметров выполнена с применением стандартных статистических методов с использованием возможностей «Microsoft Office Excel». Для определения статистической значимости различий средних величин использованы стандартное отклонение и *t*-критерий Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Репродуктивное состояние самцов

Оценка репродуктивного состояния 172 самцов краба Харриса, собранных в июле 2011 г., показала отсутствие особей с неразвитыми или находящимися в начале раз-

вития семенниками (стадии зрелости I и II) (табл. 1).

Встречены самцы с семенниками на всех трех стадиях созревания (с III по V) (рис. 1). Несколько преобладали (доля – 44%) самцы с гонадами в начале созревания (стадия зрелости III). Доля зрелых самцов (стадия зрелости V) была наименьшей (18%).

Минимальный размер зрелых самцов, полученный гистологическим методом, составил по ДК 7,7 мм. Его можно принять за размер полового созревания вида в заливе или размер достижения самцами физиологической зрелости [Клитин, 2002; Шагинян, 2006].

Доминирование самцов с созревающими и зрелыми семенниками указывает на то, что июль был частью нерестового сезона вида в 2011 г. В целом известно, что в средних широтах нерестовый сезон у краба Харриса может длиться с апреля по сентябрь [Niebert et al., 2016].

Таблица 1. Репродуктивное состояние самцов *R. harrisi*, Таманский залив, 2011 г. (*N* – количество; *r* – диапазон значений; *m* – среднее значение; *SD* – стандартное отклонение)

Table 1. Reproductive condition of *R. harrisi* males, Taman Bay, 2011 (*N* – quantity; *r* – range of values; *m* – mean value; *SD* – standard deviation)

Стадия развития гонад	<i>N</i>		ДК самцов, мм		ШК самцов, мм	
	экз.	%	<i>r</i>	<i>m</i> ± <i>SD</i>	<i>r</i>	<i>m</i> ± <i>SD</i>
III	76	44	7,1–13,4	10,3 ± 1,5	9,0–18,1	13,5 ± 2,1
IV	65	38	6,7–14,0	11,1 ± 1,6	8,5–18,6	14,6 ± 2,1
V	31	18	7,7–15,1	12,4 ± 1,7	9,8–26,3	16,6 ± 3,0

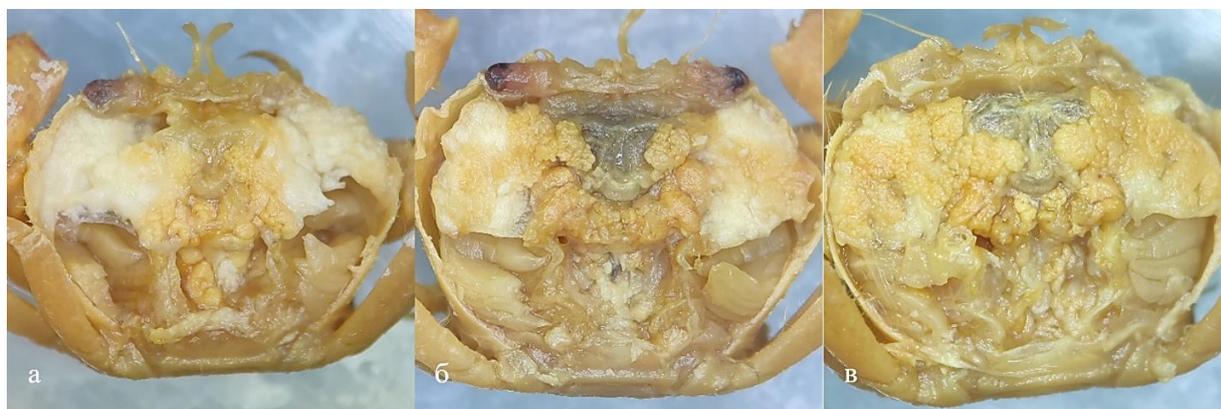


Рис. 1. Вид семенников *R. harrisi* на разных стадиях зрелости (а – стадия III; б – стадия IV; в – стадия V) (фото А.С. Овчарук)

Fig. 1. View of *R. harrisi* testes at different stages of maturity (а – stage III; б – stage IV; в – stage V) (photo by A.S. Ovcharuk)

Оценка средних размеров самцов на разных стадиях зрелости, выполненная с применением критерия Стьюдента, показала достоверные различия в них (табл. 2): разница в их размерах на трех стадиях зрелости варьировала от 7,5 до 18,7%, что свидетельствует о проходящих во время созревания самцов линьках. Самых крупных размеров достигали самые зрелые самцы (ШК до 26,3 мм).

Согласно данным по возрасту крабов вида, полученным по оценке размеров их тела для особей из природных (р. Мертвой Вислы) и лабораторных условий при температуре содержания, схожей с таковой в реке [Turboyski, 1973]: годовики – особи имели ШК до 11,5 мм, двухгодовалые – 11,5–13,4 мм, трехгодовалые – 13,5–16,6 мм, на четвертый год – 16,7–20,0 мм. Тогда более крупные особи имели или также возраст четырех лет, или были уже на пятом году жизни.

Исходя из данных [Turboyski, 1973], в нашем исследовании численно доминировали самцы трехлетки (51% от всех самцов: ШК 13,5–16,6 мм). Меньше всего было встречено первогодок (11%: ШК 8,5–11,4 мм). Двухлеток (ШК 11,5–13,4 мм) отмечено в два раза больше (21%). Сбор небольшого количества самцов младших возрастов может быть связан с особенностями их местообитаний в заливе. Доля четырехлеток (ШК 16,8–19,9 мм) была в 3,2 раза меньше (16%), чем трехлеток, это может объясняться естественной смертностью крабов старших возрастов. Встреча единственного самого крупного самца (ШК 26,3 мм) позволяет предположить возможность самцов крабов Таманского залива достигать пятилетнего возраста или более высоких темпов роста крабов залива, по сравнению с Мертвой Вислой, тогда максимальный возраст самцов залива может составлять четыре года [Turboyski, 1973; Залота, 2017].

Учитывая широкий диапазон размеров тела зрелых самцов (стадия зрелости V; ШК 9,8–26,3 мм), единицы из них начинали принимать участие в нересте в возрасте первого и второго годов жизни (3 и 7% соответственно), но доминировали в поселении самцы, участвующие в нересте в возрасте трех и четырех лет (42–45% соответственно). Готовые к нересту самцы старших возрастов (5 лет) встречены единично, что должно отражать влияние естественной смертности особей самых старших возрастов.

Репродуктивное состояние самок

В пробе июля 2011 г. доминировали самки без яиц (67%), яйценосных самок было в два раза меньше (33%) (рис. 2).

Среди самок, не вынашивающих яйца (ШК 7,7–15,3 мм), доминировали (доля от всех самок пробы 29%) межнерестовые особи (стадия зрелости VI–II) средних размеров (ШК 9,2–13,3 мм) (рис. 2). Доли созревающих (стадии зрелости III и IV) и зрелых самок (стадия зрелости V) были сравнимы (18 и 14% соответственно) и в 1,6–2,0 раза меньше, чем у самок с неразвитыми гонадами предыдущей категории, размеры в целом были близки (ШК 8,8–15,3 и 9,1–12,8 мм соответственно) (рис. 3). Встречено три (6%) мелкоразмерные самки (ШК 7,7–8,9 мм), готовящиеся к первому созреванию (стадия зрелости II) (см. табл. 3).

Минимальный размер (ШК) самки без яиц со зрелыми гонадами (стадии зрелости V) составил 9,1 мм – его мы предварительно принимаем за размер первого созревания.

Среди яйценосных самок чуть больше половины особей имели неразвитые яичники (посленерестовые особи, стадия зрелости VI–II, доля от всех самок 18%), остальные (доля – 14%) имели созреваю-

щие гонады (стадии зрелости III и IV); размеры самок в целом схожи с таковыми у самок без яиц (ШК 9,2–13,4 и 9,2–13,3 мм

соответственно) (табл. 3, рис. 2). Встречена всего одна повторно преднерестовая яйценосная самка.

Таблица 2. Сравнение средних размеров самцов *R. harrisia* на разных стадиях зрелости (*SD* – стандартное отклонение)

Table 2. Comparison of mean sizes of *R. harrisia* males at different maturity stages (*SD* – standard deviation)

Сравниваемые категории самцов (стадии зрелости гонад и средние ШК ± SD, мм)		Критерий Стьюдента		Достоверная разница в средних значениях, %
		<i>t</i> _{расч}	<i>t</i> _{табл}	
III 13,5 ± 2,1	IV 14,6 ± 2,1	3,01	1,98	7,5
IV 14,6 ± 2,1	V 16,6 ± 3,0	3,53	2	12,0
III 13,5 ± 2,1	V 16,6 ± 3,0	2,58	2,01	18,7

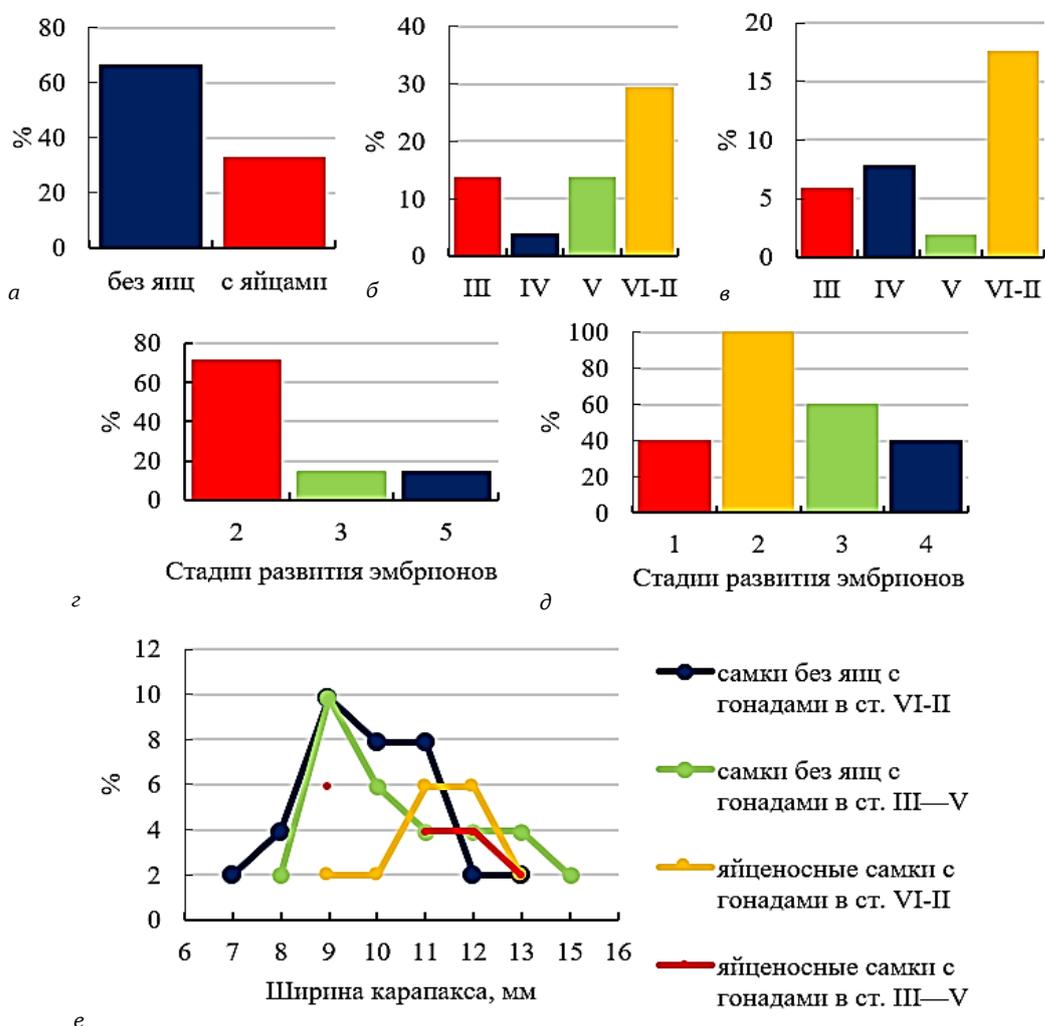


Рис. 2. Репродуктивное состояние самок *R. harrisia*: а – соотношение самок с яйцами и без; б, в – стадии зрелости гонад у самок без яиц (б) и с яйцами (в); г, д – стадии развития эмбрионов у самок с единообразной (г) и смешанной кладкой (с разнокачественными по степени развития эмбрионами, д); е – размерный состав самок

Fig. 2. Reproductive state of *R. harrisia* females: а – ratio of females with and without eggs; б, в – stages of gonad maturity in females without eggs (б) and with eggs (в); г, д – stages of embryo development in females with uniform (г) and mixed clutches (with embryos of different developmental quality, д); е – size composition of females



Рис. 3. Вид яичников самок *R. harrisii* на разных стадиях зрелости: *a* – стадия II; *б* – стадия III; *в* – стадия IV; *з* – стадия V; *д* – стадия VI-II (фото А.С. Овчарук)

Fig. 3. View of ovaries of *R. harrisii* females at different stages of maturity: *a* – stage II; *б* – stage III; *в* – stage IV; *з* – stage V; *д* – stage VI-II (photo by A.S. Ovcharuk)

Таблица 3. Репродуктивное состояние самок *R. harrisii*, Таманский залив, 2011 г. (*N* – количество; *r* – диапазон значений; *m* – среднее значение; *SD* – стандартное отклонение)

Table 3. Reproductive status of females of *R. harrisii*, Taman Bay, 2011 (*N* – quantity; *r* – range of values; *m* – mean value; *SD* – standard deviation)

Стадия развития гонад	<i>N</i>		ДК, мм		ШК, мм	
	экз.	%	<i>r</i>	<i>m</i> ± <i>SD</i>	<i>r</i>	<i>m</i> ± <i>SD</i>
Самки без яиц						
II	3	6	6,2–6,7	6,5 ± 0,3	7,7–8,9	8,4 ± 0,6
III	7	14	6,8–11,5	8,9 ± 1,8	8,8–15,3	11,6 ± 2,4
IV	2	4	7,5–8,7	8,1 ± 0,8	9,8–11,4	10,6 ± 1,1
V	7	14	7,1–9,7	8,3 ± 1,0	9,1–12,8	10,8 ± 1,4
VI-II	15	29	6,9–11,1	8,3 ± 1,1	9,1–13,3	10,6 ± 1,3
Самки с яйцами						
III	3	6	9,3–10,0	9,5 ± 0,4	11,9–13,3	12,5 ± 0,7
IV	4	8	7,2–9,1	7,8 ± 0,9	9,3–12,4	10,1 ± 1,5
V	1	2	8,2	8,2	11,0	11,0
VI-II	9	18	7,1–9,7	8,8 ± 0,9	9,2–13,4	11,6 ± 1,3

Вариация размеров яйценосных самок была небольшой (ШК 9,1–13,4 мм). Это может говорить о доминировании в нерестовой части поселения в июле 2011 г. самок схожих возрастов.

Сравнительный анализ с помощью критерия Стьюдента средних размеров самок (с яйцами и без них) на разных стадиях зрелости не выявил их достоверных отличий.

Сравнение результатов анализа размеров яйценосных самок вида и самок без яиц из вод Таманского залива в 2011–2015 гг. показало, что к 2015 г. размеры (как средние, так и максимальные) самок обеих категорий стали достигать больших значений, чем в 2011 г. (табл. 4). Более поздних задокументированных наблюдений нет.

Если исходить из данных о расчете возраста особей вида, выполненном для крабов р. Мертвой Вислы и в лабораторных условиях [Turoboyski, 1973], в нашем исследовании доминировали самки первого года жизни (ШК менее 11,5 мм; 67% от всех самок): к ним относилась большая часть самок без яиц (51% от всех самок; ШК 7,7–11,4 мм) и почти половина яйценосных особей (16%; ШК 9,2–11,1 мм). Доля двухлетних самок (ШК менее 13,5 мм) была в два раза меньше (32%): 14% составили самки без яиц (ШК 11,8–13,4 мм) и 18% – яйценосные самки (ШК 11,6–13,4 мм). Лишь одна особь без яиц с гонадами в начале созревания (1%, ШК 15,3 мм) могла быть трехлетней.

Сравнение возраста самцов и самок показало: самцы достигали значительно больших размеров (ШК до 26,3 мм), соответствующих возрасту четырех и иногда

даже пяти лет, в отличие от самок – с максимальным возрастом трех лет.

По совокупности признаков (преобладание среди яйценосных самок и самок без яиц межнерестовых и недавно отнерестившихся особей, присутствие немалочисленных созревающих и зрелых самок, собирающихся вскоре нереститься) можно заключить, что июль для самок краба Харриса Таманского залива был временем активного нереста, в котором они собирались принимать участие и в августе. Этот период – часть в целом продолжительного нерестового сезона (с апреля по сентябрь [Hiebert et al., 2016]).

Анализ эмбрионального развития

Среди яйценосных самок доминировали (82%) особи, вынашивающие единообразные кладки (все эмбрионы находились в одной или близких стадиях развития), но встречены также единичные самки (18%), вынашивающие кладки с разнокачественными по степени развития эмбрионами («смешанные / неединообразные» кладки). Диапазон размеров самок обеих категорий был близок (ШК 9,2–13,4 и 11,1–12,6 мм соответственно)

Таблица 4. Размеры самок с яйцами и без *R. harrisii* в Таманском заливе в разные годы (*N* – количество; *r* – диапазон значений; *m* – среднее значение; *SD* – стандартное отклонение)

Table 4. Size of *R. harrisii* females with and without eggs in the Taman Bay in different years (*N* – quantity; *r* – range of values; *m* – mean value; *SD* – standard deviation)

Время исследования	Самки без яиц			Яйценосные самки			Источник
	<i>N</i>	ШК, мм		<i>N</i>	ШК, мм		
		<i>r</i>	<i>m</i> ± <i>SD</i>		<i>r</i>	<i>m</i> ± <i>SD</i>	
Июль 2011	34	7,7–15,3	10,7 ± 1,7	17	9,2–13,4	11,4 ± 1,4	наши данные [Залота, 2017]
	40	9,5–14,5	11,6 ± 1,2	40	9,0–15,0	12,0 ± 1,4	
Апрель 2014	–	–	–	23	8,1–16,7	13,4 ± 1,9	[Чаузова, 2021]
Апрель 2015	–	10,2–19,4	17,3 ± 2,9	–	14,6–15,8	15,3 ± 0,6	
Май, декабрь 2015	–	15,8–19,4	17,6 ± 2,5	–	13,8–21,3	17,6 ± 2,6	

Среди самок с единообразными кладками сильно доминировали особи (доля от всех яйценосных самок – 59%) только с эмбрионами в начале развития (стадия эмбриогенеза 2; ШК 9,2–13,4 мм), в целом их яичники были на разных стадиях созревания (табл. 5): логично доминировали посленерестовые самки с неразвитыми яичниками; по две самки имели созревающие и предзрелые гонады; яичники одной особи были преднерестовыми – самки готовились к повторному нересту. Наличие у этих самок предзрелых и зрелых яичников при вынашивании ими эмбрионов в начале развития говорит в пользу возможности порционного нереста у вида – они собирались отложить вторую порцию яиц в эту же кладку.

Две некрупные (ШК 9,4 мм) особи с предзрелыми гонадами (стадия зрелости IV) вынашивали очень развитые эмбрионы (в состоянии готовых к вылуплению личинок) (табл. 5) – они готовились к повторному нересту.

Также встречены две самки, вынашивающие одновременно эмбрионов в двух близких стадиях развития (2 и 3): одна имела неразвитые посленерестовые яичники (стадия зрелости VI–II, ШК 12,2 мм), гонады второй были в начале созревания

(стадия III, ШК 11,9 мм) (табл. 5). Оба варианта – довольно типичные: некоторое опережение в развитии части эмбрионов одной кладки вполне объяснимо и часто встречается у десятиногих раков. Степень развития гонад первой особи могла говорить о том, что еще раз нереститься в ближайшее время она не собиралась.

По другим данным [Чаузова, 2021], большая часть самок вида (за исключением одной с ШК 16,1 мм) в Таманском заливе в начале нерестового сезона (!) (апрель, май 2014 и 2015 гг.) вынашивала только единообразные кладки (ШК 13,8–21,3 мм). При этом эмбрионы разных самок были на разных стадиях развития (от начала до конца эмбриогенеза), то есть самки приступили к нересту неодновременно, и нерест каких-то из них мог начаться в конце марта – начале апреля. По состоянию яичников многих яйценосных самок (созревающих и зрелых) было понятно, что они вскоре собирались нереститься повторно, отложив в эту кладку вторую порцию яиц. Отмечена также одна особь, в кладке которой было две порции из разноразвитых эмбрионов [Чаузова, 2021].

При этом известно, что в целом по ареалу самкам вида запаса спермы одной копуляции хватает на оплодотворение до четырех порций яиц [Залота, 2017].

Таблица 5. Синхронность процессов созревания яичников и эмбриогенеза краба Харриса, Таманский залив, 2011 г.

Table 5. Synchrony of ovarian maturation processes and embryogenesis of the Harris crab, Taman Bay, 2011.

Стадия зрелости гонад	Количество самок, экз.	ШК, мм	Стадии развития эмбрионов и их сочетания
Самки с единообразными кладками			
VI–II, III, IV, V	10	9,2–13,4	2
IV	2	9,4	5
VI–II	1	12,2	2 и 3
III	1	11,9	2 и 3
Самки со нееднообразными кладками			
VI–II	1	12,6	1, 2 и 3
	1	11,1	1, 2 и 4
	1	11,6	2, 4

В нашем исследовании единообразные кладки наблюдались чаще всего у самок меньших возрастов: средние размеры их тела были несколько меньше таковых у самок с неединообразными кладками (ШК 11,3 и 11,8 мм соответственно), однако, возможно, из-за малого объема выборки критерий Стьюдента показал недостоверность этих различий. То есть единообразные кладки могли быть первыми кладками самок. При этом запаса спермы еще достаточно, чтобы оплодотворить значительное количество яйцеклеток, что должно результативаться большей величиной плодовитости первой порции яиц, а следующих порций, возможно, – меньшей плодовитостью.

Кроме того, нами встречены три самки, эмбрионы в кладках которых находились на существенно разных стадиях развития (самки вынашивали неединообразные, смешанные кладки): одновременно встречались эмбрионы на стадиях 1 и 3 или на стадиях 1 и 4, или на стадиях 2 и 4 (табл. 5), что свидетельствует о присутствии у вида порционного нереста и хорошо иллюстрирует предположение о порционности у вида, полученное нами выше при анализе некоторых самок с единообразными кладками.

Результаты наших и других [Чаузова, 2021] исследований указывают на достаточно обычную для самок вида Таманского залива откладку двух порций яиц в одну кладку.

Время между откладкой каждой порции яиц, судя по данным общей продолжительности эмбриогенеза у вида в Азовском море (15–23 дня при температуре воды 25°C [Залота, 2017], а температура воды в июле в Тамани за последние семь лет составляла 22–29°C [<https://seatemperature.ru/current/russia/taman-krasnodarskiy-russia-sea-temperature>]), может составлять около 8–12 дней.

Порционность нереста теоретически может реализовываться двумя способами:

1) каждая порция яиц формируется за счет целого гонадного цикла (цикла созревания гонад; так происходит при синхронном вителлогенезе);

2) каждая порция яиц формируется за счет реализации части гонадного цикла (так может происходить при определенном типе асинхронного вителлогенеза). Имеющимися у нас средствами на этот вопрос дать однозначный ответ невозможно, для прояснения его рекомендованы исследования с привлечением гистологического анализа оогенеза вида.

Значение порционного нереста

В результате порционного нереста увеличивается индивидуальная плодовитость: за сезон, постепенно расходуя энергию на репродукцию, самки рыб, например, способны выметать в два-три раза больше икры, чем при единовременном нересте.

Откладка порций яиц способствует обеспеченности потомства (у крабов – личинок) пищей: совпадает со временем увеличения биомассы их кормовых объектов, обеспечивает выход каждой новой генерации личинок только после того, как первая генерация перешла на питание другими кормами.

Порционный нерест позволяет лучше выживать молоди в изменяющихся или неблагоприятных условиях обитания, лучше избегать хищников.

В целом в разных условиях обитания даже для одного вида гидробионтов (рыб, например) известна как реализация единовременного, так и порционного нереста, при этом – с разным количеством порций. Некоторые рыбы (лещ, карп) в южной части своего ареала нерестуют порционно, в северной – единовременно. Порционность

икрометания характерна больше для гидробионтов тропиков и субтропиков, в умеренных широтах их меньше, в Арктике – почти нет [Анисимова, Лавровский, 1983].

Гонадосоматический индекс преднерестовых самок

В целом гонадосоматический индекс (ГСИ) посчитан для 14 самок *R. harrisii* из вод Таманского залива в 2011 г.: восьми преднерестовых особей (стадия зрелости V; ШК 9,1–12,8 мм) и шести предзрелых самок (стадия зрелости IV; ШК 9,3–12,4 мм).

У семи зрелых самок без яиц ГСИ варьировал от 7% (самка с ШК 12,7 мм) до 18% (самка с ШК 10,6 мм), в среднем составляя $(12,6 \pm 4,8)\%$.

У единственной яйценосной зрелой самки (ШК 11,0 мм) ГСИ составил 9%, что сравнимо с нижней границей ГСИ у зрелых самок без яиц сходных размеров тела, и должно свидетельствовать об уменьшении величины энергетических трат на репродукцию у самок вида при повторных созреваниях.

Интересно, что ГСИ предзрелых самок, как без яиц, так и яйценосных, был очень схож и невысок: 3–5% у самок с ШК 9,8–11,4 мм $((4,0 \pm 1,4)\%)$ и 3–5% у самок с ШК 9,2–12,4 мм $((4,1 \pm 0,8)\%)$ (рис. 4).

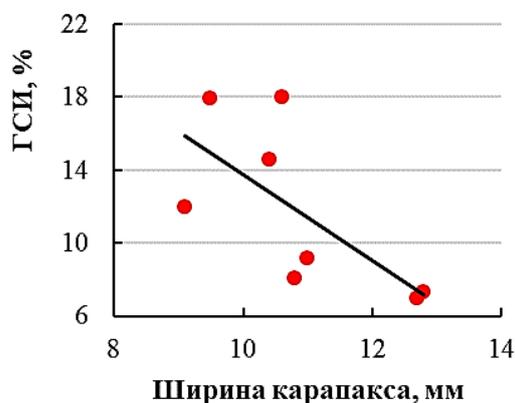


Рис. 4. Связь гонадосоматического индекса зрелых самок *R. harrisii* с размерами их тела

Fig. 4. Relationship between the gonadosomatic index of mature *R. harrisii* females to their body size

Сравнительный анализ средних значений ГСИ с помощью критерия Стьюдента показал: ГСИ зрелых самок был на 65% достоверно больше ГСИ самок предзрелых ($t_{\text{стат}} = 4,63$, $t_{\text{табл}} = 2,31$), что закономерно отражает разницу в этапе созревания гонад.

Предварительный анализ изменчивости ГСИ у самок разных размеров показал присутствие для зрелых особей выраженной тенденции к обратной связи этих показателей (рис. 4): с увеличением размеров (а значит и возраста) тела самок ГСИ снижался. Тогда каждая последующая кладка будет содержать меньшее количество яиц. Возможно, это связано с особенностями спаривания и возможностями хранения и расходования спермы самками вида. Это дополняет формируемую картину возрастной изменчивости репродуктивных характеристик самок вида.

Проверка этих предположений будет выполняться при анализе величины плодовитости у самок вида. И, конечно, для уточнения изменчивости величины ГСИ у вида необходимы более объемные материалы зрелых самок.

Полученные нами данные по ГСИ зрелых самок вида сравнимы с таковыми результатами из другого исследования [Чаузова, 2021], где ГСИ зрелых, в том числе более крупных, самок (ШК 11,0–21,3 мм) из вод Азово-Черноморского бассейна в 2013–2015 гг., составил 6–16% $((11,0 \pm 3,3)\%)$. Была отмечена та же тенденция к уменьшению ГСИ с увеличением ШК самок.

Плодовитость, размеры зрелых ооцитов

Для восьми преднерестовых самок *R. harrisii* (ШК 9,1–12,8 мм) оценены размер зрелых ооцитов и величина АИП (абсолютной индивидуальной плодовитости) (табл. 6).

Размер зрелых ооцитов составил $(0,167-0,300) \times (0,175-0,366)$ мм (ширина \times длина), $(0,215 \pm 0,030) \times (0,257 \pm 0,037)$ мм соответственно (табл. 6).

Средние размеры зрелых ооцитов у самок нашего исследования оказались несколько меньше (по ширине на 16%, по длине на 22%), чем у самок, собранных в заливе в 2013–2015 гг. $((0,26 \pm 0,06) \times (0,33 \pm 0,06)$ мм) [Чаузова, 2021], что может быть связано с оценкой в 2013–2015 гг. размеров ооцитов у более крупных самок (ШК 11,0–21,4 мм) [Чаузова, 2021].

Кроме того, в гонадах самок – одной яйценосной посленерестовой (стадия

зрелости VI–II) с ШК 11,6 мм и двух повторно созревающих самок (стадия зрелости III) без яиц с ШК 11,8 и 13,1 мм (табл. 6) – отмечено небольшое количество (до 13 экз.) вителлогенных ооцитов схожих размеров с таковыми наиболее развитыми в преднерестовых яичниках (стадия зрелости V) (сравнительный анализ с помощью критерия Стьюдента показал: все $t_{расч} < t_{табл}$ (табл. 7)). Следовательно, это оставшиеся невыметанными во время прошедшего нереста зрелые ооциты; обычно они подлежат так называемой финальной резорбции [Нигматулин, 2000].

Таблица 6. Размеры вителлогенных ооцитов, размеры яиц у самок *R. harrisii*, Таманский залив, 2011 г. (*r* – диапазон значений; *m* – среднее значение; *SD* – стандартное отклонение)

Table 6. Vitellogenic oocyte sizes, egg sizes in females of *R. harrisii*, Taman Bay, 2011 (*r* – range of values; *m* – mean value; *SD* – standard deviation)

Количество самок	Количество ооцитов / яиц		Размеры ооцитов / яиц, мм			
			длина		ширина	
	<i>r</i>	<i>m</i> ± <i>SD</i>	<i>r</i>	<i>m</i> ± <i>SD</i>	<i>r</i>	<i>m</i> ± <i>SD</i>
<i>Зрелые ооциты</i> в гонадах преднерестовых самок (стадия зрелости V)						
8	414–2 314	1 613 ± 559	0,175–0,366	0,257 ± 0,037	0,167–0,300	0,215 ± 0,030
<i>Невыметанные вителлогенные ооциты</i> в гонадах посленерестовых самок (стадия зрелости VI–II)						
1	2	–	0,275–0,300	0,288 ± 0,018	0,225–0,250	0,238 ± 0,018
<i>Невыметанные вителлогенные ооциты</i> в гонадах в начале повторного созревания (стадия зрелости III)						
2	11, 13	–	0,133–0,333	0,254 ± 0,040	0,133–0,266	0,222 ± 0,035
<i>Вителлогенные ооциты</i> в гонадах самок в середине созревания (стадия зрелости IV)						
5	615–1 531	976 ± 353	0,150–0,333	0,202 ± 0,040	0,125–0,250	0,178 ± 0,029
Только что отложенные <i>яйца</i> (стадия эмбриогенеза 1)						
2	91–216	154 ± 88	0,240–0,280	0,263 ± 0,012	0,240–0,260	0,252 ± 0,010

Таблица 7. Сравнение размеров вителлогенных ооцитов в гонадах самок *R. harrisii* разных стадий зрелости, Таманский залив, 2011 г.

Table 7. Comparison of vitellogenic oocytes sizes in gonads of *R. harrisii* females of different maturity stages, Taman Bay, 2011

Размеры (средние длина \times ширина ± <i>SD</i> , мм) вителлогенных ооцитов (по 10 шт.) в гонадах разных стадий зрелости		Значения критерия Стьюдента			
		для длины		для ширины	
		<i>t</i> _{расч}	<i>t</i> _{табл}	<i>t</i> _{расч}	<i>t</i> _{табл}
III $((0,254 \pm 0,040) \times (0,222 \pm 0,035))$	V $((0,257 \pm 0,037) \times (0,215 \pm 0,030))$	0,32	2,03	0,89	2,03
VI–II $((0,288 \pm 0,018) \times (0,238 \pm 0,018))$	V $((0,257 \pm 0,037) \times (0,215 \pm 0,030))$	2,33	12,71	1,74	12,71
IV $((0,202 \pm 0,040) \times (0,178 \pm 0,029))$	V $((0,257 \pm 0,037) \times (0,215 \pm 0,030))$	7,72	1,98	6,91	1,98

Вителлогенные ооциты из гонад самок в середине созревания (стадия зрелости IV; ШК 9,3–11,4 мм), как яйценосных, так и без яиц, были достоверно меньших размеров, по сравнению с вителлогенными ооцитами из зрелых яичников (табл. 6).

Важно, что одновременно в одной гонаде, как в зрелой, так и в созревающей, вителлогенные ооциты были схожих размеров и визуально находись только в каком-то одном состоянии развития и созревания. Это – признаки существования у вида *R. harrisii* синхронного вителлогенеза и должно указывать на единовременную откладку порции яиц, сформировавшейся за время одного гонадного цикла (цикла созревания гонады от стадии III до стадии V).

Плодовитость (АИП) восьми самок (ШК 9,1–12,8 мм) варьировала от 414 до 2 314 зрелых ооцитов ((1 613 ± 559) экз.) (табл. 6). Данных по АИП вида в литературе для сравнительного анализа нами не обнаружено.

Сравнение размеров зрелых ооцитов (самки с ШК 9,1–12,8 мм) и размеров только что отложенных яиц (две самки

с ШК 11,1 и 12,6 мм) (табл. 6), выявило достоверно бóльшую длину яиц (на 15%).

Реализованная плодовитость, размеры яиц

Размеры яиц были определены для 17 самок с ШК 9,2–13,4 мм.

Среди яйценосных самок в пробе июля 2011 г. доминировали особи (82%), вынашивающие яйца с эмбрионами в одной или очень близких стадиях развития: у 10 самок (ШК 9,2–13,4 мм) эмбрионы в яйцах были в начале развития (стадия развития 2), у двух особей (ШК 11,9–12,2 мм) – в середине развития (стадии 2–3) и у еще двух особей (ШК 9,4 мм) – в конце эмбриогенеза (стадия 5).

Остальные малочисленные самки (18%; ШК 11,1–12,6 мм) вынашивали в одной кладке эмбрионы на разных стадиях развития – в сочетаниях: стадии 2 и 4; стадии 1, 2 и 3 и в стадиях 1, 2 и 4 (табл. 8). Развитие эмбрионов у этих особей отличалось существеннее, что заставляет предполагать, что это должны быть результаты порционного нереста самок вида.

Таблица 8. Плодовитость краба *R. harrisii* (*r* – диапазон значений; *m* – среднее значение; *SD* – стандартное отклонение)

Table 8. Fecundity of the crab *R. harrisii* (*r* – range of values; *m* – mean value; *SD* – standard deviation)

Стадия эмбриогенеза	Количество самок	ШК, мм		Плодовитость, количество яиц	
		<i>r</i>	<i>m</i> ± <i>SD</i>	<i>r</i>	<i>m</i> ± <i>SD</i>
Единообразных кладки					
2	10	9,2–13,4	11,0 ± 1,6	433–2 805	1 557 ± 782
2–3	2	11,9; 12,2	–	1 324; 598	–
5	2	9,4	–	104; 292	–
Неединообразные кладки					
2	1	11,6	–	81 (14,2%)	–
4				491 (85,8%)	
Всего яиц у данной самки				572	
1	1	12,6	–	91 (14,9%)	–
2–3				378 (61,8%)	
3				143 (23,3%)	
Всего яиц у данной самки				612	
1	1	11,1	–	216 (43,7%)	–
2				42 (8,5%)	
4				236 (47,8%)	
Всего яиц у данной самки				494	

Анализ данных двух таблиц (см. табл. 5 и 8) показал, что самки вида в целом предпочитают порционный нерест: у 50% самок с единообразными кладками, состоящими из эмбрионов в начале развития (стадия 2), гонады были созревающими и зрелыми (стадии от III до V) – особи готовились к откладке второй порции. И если бы они были выловлены несколько позднее, их кладки содержали бы эмбрионы в двух близких стадиях развития. Самка в стадии зрелости IV с эмбрионами в стадии развития 5 тоже могла бы еще успеть отложить вторую порцию яиц в эту же кладку.

Итого 65% яйценосных самок *R. harrisii* из вод Таманского залива демонстрировали признаки порционного нереста.

Отмечено, что размеры и объем яиц с эмбрионами на стадии развития 2 у самок, вынашивающих одновременно эмбрионы на разных стадиях развития, не отличались от таковых у самок, которые несли только эм-

брионы в стадии 2 (для длины: $t_{\text{стат}} = 0,09$, $t_{\text{табл}} = 1,98$; для ширины: $t_{\text{стат}} = 0,08$, $t_{\text{табл}} = 1,98$; для объема: $t_{\text{стат}} = 0,03$, $t_{\text{табл}} = 1,98$). Также как не было обнаружено различий в размерах эмбрионов (длине и ширине, объеме) на стадиях развития 1, 3 и 4 у разных самок (встречены только в «смешанных» кладках (табл. 8)). Значит, размеры яиц не зависели от того, в составе первой или второй порции они производятся – они остаются неизменными.

Сравнительный анализ, с привлечением критерия Стьюдента, показал достоверное увеличение размеров и объема яиц между соседними стадиями развития эмбрионов (табл. 9 и 10): длины яиц – на 2,8–8,4%, ширины – на 2,3–9%, объема – на 6,3–25%. Итого за время эмбриогенеза со стадии 1 (только что отложенные яйца) по стадию 5 (конец эмбриогенеза) размеры яиц достоверно увеличились: яйца стали длиннее и шире на 23%, а их объем увеличился на 53%.

Таблица 9. Размеры яиц краба *R. harrisii* с эмбрионами на разных стадиях развития (r – диапазон значений; m – среднее значение; SD – стандартное отклонение)

Table 9. Size of *R. harrisii* crab eggs with embryos at different development stages (r – range of values; m – mean value; SD – standard deviation)

Стадия эмбриогенеза	Размеры яиц, мм/мм ³					
	длина		ширина		объем	
	r	$m \pm SD$	r	$m \pm SD$	r	$m \pm SD$
1	0,240–0,280	0,263 ± 0,012	0,240–0,260	0,252 ± 0,010	0,007–0,010	0,009 ± 0,001
2	0,260–0,325	0,287 ± 0,013	0,240–0,300	0,277 ± 0,013	0,008–0,015	0,012 ± 0,001
3	0,300–0,320	0,309 ± 0,010	0,280–0,320	0,302 ± 0,010	0,012–0,017	0,015 ± 0,001
4	0,300–0,325	0,318 ± 0,010	0,300–0,325	0,309 ± 0,011	0,014–0,018	0,016 ± 0,001
5	0,320–0,360	0,340 ± 0,011	0,300–0,340	0,327 ± 0,013	0,015–0,022	0,019 ± 0,002

Таблица 10. Сравнение с помощью критерия Стьюдента размеров яиц самок *R. harrisii* с эмбрионами на разных стадиях развития, Таманский залив, 2011 г.

Table 10. Comparison of egg sizes of *R. harrisii* females with embryos at different development stages using the Student's criterion, Taman Bay, 2011

Стадии эмбриогенеза		Значения критерия, достоверная разница в размерах яиц, %								
		длина яиц			ширина яиц			объем яиц		
		$t_{\text{расч}}$	$t_{\text{табл}}$	%	$t_{\text{расч}}$	$t_{\text{табл}}$	%	$t_{\text{расч}}$	$t_{\text{табл}}$	%
1	2	8,50	2,06	8,4	10,08	2,05	9,0	11,45	2,04	25,0
2	3	10,42	2,01	7,1	12,36	2,01	8,3	12,45	2,02	20,0
3	4	3,07	2,02	2,8	2,26	2,03	2,3	2,83	2,03	6,3
4	5	6,68	2,03	6,5	4,57	2,03	5,5	5,93	2,03	15,8
1	5	21,19	2,02	22,6	20,01	2,03	22,9	21,77	2,05	52,6

Абсолютная индивидуальная реализованная плодовитость (АРП, количество яиц в кладке) у самок варьировала от 104 яиц (самка с эмбрионами перед вылуплением, ШК 9,4 мм) до 2 805 яиц (самка с эмбрионами в начале развития, ШК самки 12,4 мм).

Начальная реализованная плодовитость (НРП, количество недавно отложенных яиц) варьировала от 433 до 2 805 яиц. Такой разброс может быть связан с тем, что для некоторых особей это была первая кладка за сезон, а у других – повторная. Известно, что после единственной за нерестовый сезон копуляции, весной количество яиц у самок краба Харриса уменьшалось с каждой последующей кладкой [Залота, 2017].

Нами произведен расчет порций у двух самок с разнородными кладками:

1. У самки с эмбрионами в начале и почти в конце развития (стадии 2 и 4) эмбрионы в стадии 4 составляли первую, более крупную порцию (из 491 яйца), в шесть раз численно превышающую вторую порцию (сейчас представленную эмбрионами в стадии 2) из 81 яйца.

2. У самки с эмбрионами в трех соседних стадиях развития (от начала до середины развития: стадии 1–3) эмбрионы в стадиях конца второй и в третьей составляли первую, чуть более крупную (на 22%), порцию отложенных яиц (278 шт.), эмбрионы в только что отложенных яйцах (стадия 1) – вторую порцию (216 шт.).

Нами отмечена связь между величиной плодовитости и размерами тела самок: наблюдалась тенденция к наличию большей величины плодовитости у более крупных самок (рис. 5), проверить которую необходимо при дальнейших исследованиях.

Прямую пропорциональную зависимость количества яиц в кладке от размеров тела яйценосных самок у вида отмечали и другие авторы [Hines, 1982; Чаузова, 2021].

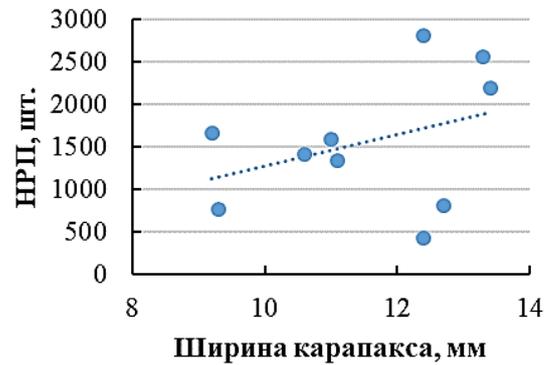


Рис. 5. Связь начальной плодовитости (количество недавно отложенных яиц в кладке) с размерами яйценосных самок *R. harrisii*

Fig. 5. Relationship of the initial fecundity (number of recently hatched eggs in a clutch) with the size of *R. harrisii* egg-bearing females

Максимальные значения плодовитости яиц в кладке самок вида, полученные нами, оказались значительно меньше известных таковых, полученных другими авторами (табл. 11), что в первую очередь должно быть связано с более мелкими размерами самок нашего исследования.

Разнокачественность развития эмбрионов одной кладки у самок вида – следствие реализуемого ими порционного нереста (65% от всех яйценосных самок имели прямые и косвенные признаки порционного нереста).

Приводим этапы формирования индивидуальной плодовитости и факторы, влияющие на эти процессы:

1. Если внутренние репродуктивные ресурсы самки или/и запас спермы в семяприемниках позволяют, то за один, как правило, первый, гонадный цикл производится сразу много/побольше яиц. Так, первая большая порция в кладке с единообразно развитыми эмбрионами (в стадиях 2 или 3, или 5) наблюдалась у 82% яйценосных самок (см. табл. 8); при этом состояние гонад у 57% из них показывало готовность к скорому повторному нересту – откладке яиц в эту же кладку (см. табл. 5).

Таблица 11. Плодовитость (количество яиц) самок *R. harrisii* в разных частях ареалаTable 11. Fecundity (number of eggs) of *R. harrisii* females in different parts of the area

Водоем	Плодовитость, количество яиц	Размеры самок (ШК), мм	Стадия развития эмбрионов	Источник
Таманский залив	104–2 805	9,2–13,4	1–5	наши данные
	182–7 635	8,9–19,0	1–2	[Залота, 2017]
	104–10 302	13,8–21,3	1	[Чаузова, 2021]
Северная Каролина	54–7 500	–	–	[Morgan et al., 1983]
Кильский залив	7 700–16 000	–	–	[Kinne, Rotthauwe, 1952]

2. Совместная работа факторов, оказавшихся на репродукцию ресурсов, запаса спермы, условий окружающей среды, приводят к следующим результатам:

- вторая порция содержит меньше, чем в первой порции, количество яиц: первая порция чаще была на 22–86% больше, чем вторая (см. табл. 8). Уменьшение количества яиц в каждой последующей порции у крабов наблюдалось и другими авторами – как для краба Харриса [Залота, 2017], так и для других видов [Калинина, 2015];

- повторной порции может не быть: треть (35%) яйценосных особей, вынашивая единообразно развивающиеся эмбрионы, имели неразвивающиеся яичники, что указывало на их неготовность нереститься повторно (откладывать вторую порцию яиц в эту кладку) в ближайшее время (табл. 5 и 8).

Обобщая результаты, у самок краба Харриса Таманского залива предполагаем возможность откладки только двух порций в одну кладку. Для особей других водоемов описана возможность откладки четырех порций в одну кладку за нерестовый сезон, что авторами не всегда хорошо доказывается или получено в искусственных (экспериментальных) условиях [Залота, 2017].

На размеры яиц указанные факторы имеющихся репродуктивных ресурсов и запаса спермы, вероятно, не влияют.

Выдвигаем гипотезу: судя по косвенным признакам, откладка каждой порции

яиц у краба Харриса обеспечивается реализацией полного цикла созревания яичников (от стадии III до стадии V). Данная гипотеза требует проверки на большем материале с применением гистологических исследований оогенеза вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ данных по репродукции самок и самцов вида Таманского залива показал, что период июнь – август 2011 г. был временем нереста вида, что составляет часть нерестового сезона, характерного для вида (апрель – сентябрь).

Самцы *R. harrisii* в Таманском заливе в 2011 г. достигали физиологической зрелости (развития зрелых семенников) при ШК от 9,8 мм, самки – при ШК от 9,1 мм.

Самцы краба Харриса достигали значительно больших размеров тела (ШК до 26,3 мм), соответствующих возрасту четырех-пяти лет, в отличие от самок – с максимальным возрастом три года (ШК до 15,3 мм). Среди яйценосных самок преобладали особи возрастом один-два года.

В июле самки без яиц на плеоподах (межнерестовые, созревающие и зрелые особи) двухкратно доминировали над яйценосными, чаще недавно отнерестившимися, особями.

У 65% яйценосных самок вида отмечены прямые и косвенные признаки порционного нереста – в одной кладке встречались две порции яиц, при этом количество яиц во второй порции чаще было меньше, чем в первой; время между откладкой порций могло составлять 8–12 дней. У остальных 35% самок, чаще меньших размеров, кладки были с одинаково развитыми эмбрионами, они могли быть их первыми кладками в этом сезоне; часть их, обладая созревающими и зрелыми гонадами, собиралась отложить вторую порцию яиц в эту кладку.

Гонадосоматический индекс зрелых самок составил 7–18% (в среднем $(12,6 \pm 4,8)\%$). С возрастанием размеров самок (а значит – возраста) ГСИ демонстрировал тенденцию к снижению. Это, вероятно, связано с особенностями формирования плодовитости при реализации порционного нереста. Сравнение размеров зрелых ооцитов и размеров только что отложенных яиц выявило достоверные признаки обводнения яиц при их откладке на плеоподы.

Реализованная индивидуальная плодовитость достигала 2 805 яиц, что было близко к максимальной наблюдаемой абсолютной индивидуальной плодовитости зрелых ооцитов (2 314 шт.) и свидетельствует о максимальной плодовитости вида – около 3 000 яиц. Размер только что отложенных яиц составил 0,24–0,26 мм × 0,24–0,28 мм. У разных самок размер яиц с эмбрионами на одинаковых стадиях развития не зависел от того, в составе какой порции они были отложены. За полное время эмбриогенеза размеры яиц в длину и ширину увеличились на 23%, в объеме в два раза.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках научного сотрудничества ФГБОУ ВО «КГТУ» с Институтом океанологии им. П.П. Ширшова

РАН (г. Москва) и как часть темы ИП НИР «КГТУ» «Систематика, зоогеография и экология ракообразных Мирового океана» (Рег. № 13.13.029.2).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают большую благодарность А.К. Залота (ИО РАН, г. Москва) за сбор материалов и передачу их для изучения, а также анонимному рецензенту за ценные замечания и совет.

ЛИТЕРАТУРА

- Анисимова И.М., Лавровский В.В. 1983. Икhtiология: Учебное пособие для с.-х. вузов под редакцией Орловой А.С. Москва: Высшая школа. 255 с.
- Залота А.К. 2017. Чужеродные виды десятиногих ракообразных (Crustacea Decapoda) в морях России и сопредельных водах. Диссертация ... канд. биол. наук. Москва. 255 с.
- Калинина М.В. 2015. Плодовитость и уровень эмбриональной смертности японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonica* (Crustacea: Decapoda: Varunidae) в Приморье. *Онтогенез*. Т. 46. № 6. С. 393–401.
- Клитин А.К. 2002. Распределение, биология и функциональная структура ареала камчатского краба в водах Сахалина и Курильских островов. Диссертация ... канд. биол. наук. Южно-Сахалинск. 215 с.
- Майер Е.М., Колтун В.М., Наумов Д.В. и др. 1968. Атлас беспозвоночных Каспийского моря. Под ред. Я.А. Бирштейна и др. Москва: Пищевая пром-ть. 415 с.
- Нигматулин Ч.М. 2000. Резорбция ооцитов у головоногих: история вопроса, предварительная типизация и гипотеза о роли в регуляции уровня реализуете-

- мой плодовитости. 5-е совещание по изучению моллюсков, посвященное памяти А.О. Скарлато «Морские моллюски: вопросы таксономии, экологии и филогении». Авторефераты докладов. Санкт-Петербург. С. 65–67.
- Резниченко О.Г. 1967. Трансокеаническая аутоакклиматизация ритропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisi*: Crustacea, Brachyura). *Труды Института океанологии АН СССР*. № 85. С. 136–177.
- Самые опасные инвазионные виды России (Топ-100). 2018. Ред. Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. Москва: Т-во научных изданий КМК. 688 с.
- Судник С.А., Поддубева Е.А. 2019. Биология крабов *Lyphira perplexa* Galil, 2009 (Crustacea: Brachyura: Leucosiidae) Южно-Китайского моря. *Известия КГТУ*. № 52. С. 43–59.
- Чаузова Д.В. 2021. Биология краба *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (Decapoda: Brachyura: Panopeidae) в Азово-Черноморском бассейне в 2013–2015 гг. *Бакалаврская работа*. Калининград. 71 с.
- Шагинян Э.Р. 2006. Размер половозрелости самок и самцов равношипного краба восточной части Охотского моря. *Труды международной конференции «Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами»*. Мурманск. С. 109–111.
- Czerniejewski P. 2009. Some aspects of population biology of the mud crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) in the Odra estuary, Poland. *Oceanological and Hydrobiological Studies*. Vol. 38. № 4. P. 49–62.
- Hegele-Drywa J., Normant M., Szwarc B., Podlaska A. 2014. Population structure, morphometry and individual condition of the non-native crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841), a recent coloniser of the Gulf of Gdańsk (southern Baltic Sea). *Oceanologia*. Vol. 56. № 4. P. 805–824.
- Hiebert T.C., Butler B.A., Shanks A.L. 2016. Oregon Estuarine Invertebrates: Rudys' Illustrated Guide to Common Species, 3rd ed. P. 404–409.
- Hines A.H. 1982. Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Marine Biology*. Vol. 69. P. 309–320.
- Kinne O., Rotthauwe It.W. 1952. Biologische Beobachtungen und Untersuchungen fiber die Blutkonzentration an Heteropanope tridentatus Maitland (Decapoda). *Kieler Meeresforsch.* Vol. 8. P. 212–217.
- Morgan S.G., Goy J.W., Costlow J.D. 1983. Multiple ovipositions from single matings in the mud crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Journal of Crustacean Biology*. Vol. 3. № 4. P. 542–547.
- Sudnik S.A., Falkenhaus T. 2014. The method of biological analysis for caridean shrimps (Decapoda: Natantia: Caridea) with emphasis on pelagic shrimps. *Материалы международной научно-практической конференции «Наука и общество в условиях глобализации»*. Уфа. С. 7–11.
- Turoboyski K. 1973. Biology and Ecology of the Crab *Rhithropanopeus harrisi* sp. tridentatus. *Marine Biology*. Vol. 23. P. 303–313.
- Weaver Sh., Bass D. 2022. Morphometric Analysis of the Harris Mud Crab (*Rhithropanopeus harrisi*) in Lake Texoma. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*. Vol. 102. P. 57–62.
- Zalota A.K., Spiridonov V.A., Kolyuchkina G.A. 2016. In situ observations and census of invasive mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea: Decapoda: Panopeidae) applied in the Black Sea and the Sea of Azov. *Arthropoda Selecta*. Vol. 25. № 1. P. 39–62.

REFERENCES

- Anisimova I.M., Lavrovsky V.V. 1983. Ichthyology: manual for agricultural universities, edited by Orlova A.S. Moscow: High School Publ. 255 p. (in Russian).
- Zalota A.K. 2017. Alien species of decapod crustaceans (Crustacea Decapoda) in the seas of Russia and adjacent waters. *Candidacy dissertation for technical sciences*. Moscow. 255 p. (in Russian).
- Kalinina M.V. 2015. Fecundity and embryonic mortality rate of the Japanese mossy crab *Eriocheir japonica* (Crustacea: Decapoda: Varunidae) in Primorye. *Ontogenez (Ontogeny)*. Vol. 46. № 6. P. 393–401 (in Russian).
- Klitin A.K. 2002. Distribution, biology and functional structure of the range of the Kamchatka crab in the waters of Sakhalin and the Kuril Islands. *Candidacy dissertation for technical sciences*. Yuzhno-Sakhalinsk. 215 p. (in Russian).
- Mayer E. M., Koltun V. M., Naumov D. V. et al. 1968. Atlas of invertebrates of the Caspian Sea. Ed. by Y. A. Birshtein [and others]. Moscow: Food industry Publ. 415 p. (in Russian).
- Nigmatulin Ch.M. 2000. Oocyte resorption in cephalopods: background, preliminary typing and hypothesis on the role in regulation of the level of realized fecundity. *The 5th Meeting on Mollusca Studies in Memory of A.O. Scarlato* "Marine Mollusca: Issues of Taxonomy, Ecology and Phylogeny". St. Petersburg. P. 65–67 (in Russian).
- Reznichenko O.G. 1967. Transoceanic auto-acclimatization of *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea, Brachyura). *Proceedings of the Institute of Oceanology, USSR Academy of Sciences*. № 85. P. 136–177 (in Russian).
- Russia's most dangerous invasive species (Top 100). 2018. Ed. by Y. Dgebuadze, V.G. Petrosyan, L.A. Khlyap. Moscow: TMK Scientific Publishing House. 688 p. (in Russian).
- Sudnik S.A. Poddueva E.A. 2019. Biology of crabs *Lyphira perplexa* Galil, 2009 (Crustacea: Brachyura: Leucosiidae) of the South China Sea. *Izvestiya KGTU (KSTU News)*. № 52. P. 43–59 (in Russian).
- Chauzova D.V. 2021. Biology of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (Decapoda: Brachyura: Panopeidae) in the Azov-Black Sea basin in 2013–2015. *Bachelor's thesis*. Kaliningrad. 71 p. (in Russian).
- Shaginyan E. R. 2006. Size of sexually mature females and males of the equal-spined crab of the eastern part of the Okhotsk Sea. *Proceedings of the international conference* "Current state of Barents Sea crab populations and their interaction with bottom biocenoses". Murmansk. P. 109–111 (in Russian).
- Czerniejewski P. 2009. Some aspects of population biology of the mud crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) in the Odra estuary, Poland. *Oceanological and Hydrobiological Studies*. Vol. 38. № 4. P. 49–62.
- Hegele-Drywa J., Normant M., Szwarc B., Podłuska A. 2014. Population structure, morphometry and individual condition of the non-native crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841), a recent coloniser of the Gulf of Gdańsk (southern Baltic Sea). *Oceanologia*. Vol. 56. № 4. P. 805–824.
- Hiebert T.C., Butler B.A., Shanks A.L. 2016. Oregon Estuarine Invertebrates: Rudys' Illustrated Guide to Common Species, 3rd ed. P. 404–409.
- Hines A.H. 1982. Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Marine Biology*. Vol. 69. P. 309–320.

- Kinne O., Rotthauwe It.W. 1952. Biologische Beobachtungen und Untersuchungen fiber die Blutkonzentration an *Heteropanope tridentatus* Maitland (Decapoda). *Kieler Meeresforsch.* Vol. 8. P. 212–217.
- Morgan S.G., Goy J.W., Costlow J.D. 1983. Multiple ovipositions from single matings in the mud crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Journal of Crustacean Biology.* Vol. 3. № 4. P. 542–547.
- Sudnik S.A. Falkenhaus T. 2014. The method of biological analysis for caridean shrimps (Decapoda: Natantia: Caridea) with emphasis on pelagic shrimps. *Materials of the international scientific-practical conference “Science and society in the conditions of globalization”*. Ufa. P. 7–11.
- Turoboyski K. 1973. Biology and Ecology of the Crab *Rhithropanopeus harrisi* spp. *Tridentatus*. *Marine Biology.* Vol. 23. P. 303–313.
- Weaver Sh., Bass D. 2022. Morphometric Analysis of the Harris Mud Crab (*Rhithropanopeus harrisi*) in Lake Texoma. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science.* Vol. 102. P. 57–62.
- Zalota A.K., Spiridonov V.A., Kolyuchkina G.A. 2016. In situ observations and census of invasive mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea: Decapoda: Panopeidae) applied in the Black Sea and the Sea of Azov. *Arthropoda Selecta.* Vol. 25. № 1. P. 39–62.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Овчарук Анастасия Сергеевна – Калининградский государственный технический университет; 236022, Россия, Калининград; магистрант; arveyzer@mail.ru. SPIN-код: 9433–5502, Author ID: 1268005.

Ovcharuk Anastasia Sergeevna – Kaliningrad State Technical University; 236022, Russia, Kaliningrad; Master's Student; arveyzer@mail.ru. SPIN-code: 9433–5502, Author ID: 1268005.

Судник Светлана Александровна – Калининградский государственный технический университет; 236022, Россия, Калининград; кандидат биологических наук, доцент кафедры «Водные биоресурсы и аквакультура»; svetlana.sudnik@klgtu.ru. SPIN-код: 1762–4196, Author ID: 504370; Scopus ID: 6506749999.

Sudnik Svetlana Alexandrovna – Kaliningrad State Technical University; 236022, Russia, Kaliningrad; Candidate of Biological Sciences, Associate Professor at the Aquatic Bioresources and Aquaculture Chair; svetlana.sudnik@klgtu.ru. SPIN-code: 1762–4196, Author ID: 504370; Scopus ID: 6506749999.

Статья поступила в редакцию 18.02.2025; одобрена после рецензирования 21.03.2025; статья принята к публикации 23.06.2025.

The article was submitted 18.02.2025; approved after reviewing 21.03.2025; accepted for publication 23.06.2025.

Для цитирования: Овчарук А.С., Судник С.А. 2025. Репродуктивное состояние, тип репродуктивной стратегии самцов и самок краба *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (Brachyura: Panopeidae) из Таманского залива Азовского моря в 2011 году. *Вестник Камчатского государственного технического университета*. Вып. 72. С. 39–60. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2025-72-39-60>.

For citation: Ovcharuk A.S., Sudnik S.A. 2025. Reproductive status, type of reproductive strategy of males and females of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (Brachyura: Panopeidae) from the Taman bay of the Azov sea in 2011. *Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tehničeskogo universiteta (Bulletin of Kamchatka State Technical University)*. Iss. 72. P. 39–60. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2025-72-39-60>.

Научная статья

УДК 582.261/.279+574.52

DOI: 10.17217/2079-0333-2025-72-61-86

ВЛИЯНИЕ ГОРМОНАЛЬНОЙ МОДИФИКАЦИИ СОСТАВА МИКРОВОДОРОСЛЕЙ НА РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Лескова С.Е.¹, Ковалев Н.Н.¹, Злобина А.С.², Ларикова М.В.², Михеев Е.В.²

¹ Дальневосточный федеральный университет, г. Владивосток, о. Русский, п. Аякс, 10.

² Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет, г. Владивосток, ул. Луговая, 52Б.

Микроводоросли являются источником пищи и энергии для всех живых организмов водных экосистем. В аквакультуре гидробионтов микроводоросли широко применяются в качестве добавки комплексных кормовых диет. Для некоторых видов культивируемых водных организмов микроводоросли являются единственным и незаменимым кормом. В целях повышения эффективности культивирования микроводорослей применяют фитогормоны, оказывающие влияние на метаболизм, рост и дифференцировку клеток. В работе проведена оценка влияния комплексных диет с микроводорослями *Isochrysis galbana* и *Chaetoceros muelleri*, выращенными на средах с добавлением различных фитогормонов, на морфогенез и выживаемость личинок тихоокеанской устрицы и дальневосточного трепанга. Описан размерный состав и выживаемость личинок на каждой стадии развития.

Ключевые слова: выживаемость, дальневосточный трепанг, личинки, микроводоросли, развитие, рост, тихоокеанская устрица, фитогормоны, *Crassostrea gigas*, *Apostichopus japonicus*.

Original article

THE EFFECT OF HORMONAL MODIFICATION OF MICROALGAE COMPOSITION ON THE DEVELOPMENT OF INVERTEBRATE LARVAE

Leskova S.E.¹, Kovalev N.N.¹, Zlobina A.S.², Larikova M.V.², Mikheev E.V.²

¹ Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russky Island, Ajax 10.

² Far Eastern State Technical Fisheries University, Vladivostok, Lugovaya Str. 52B.

Microalgae are a source of food and energy for all living organisms in aquatic ecosystems. In aquaculture of hydrobionts, microalgae are widely used as a supplement to complex feed diets. For some farmed aquatic species microalgae are the only and irreplaceable food. In order to improve the efficiency of microalgae cultivation, phytohormones affecting the metabolism, growth and differentiation of cells are used. The effect of complex diets with microalgae *Isochrysis galbana* and *Chaetoceros muelleri* grown on media with the addition of various phytohormones, on morphogenesis and survival of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) and sea cucumber (*Apostichopus japonicus*) larvae was evaluated. The size composition and survival of larvae at each developmental stage are described.

Key words: survival, Pacific oyster, larvae, microalgae, development, growth, Pacific oyster, phytohormones, *Crassostrea gigas*, *Apostichopus japonicus*.

ВВЕДЕНИЕ

Микроводоросли – фотосинтезирующие микроорганизмы, обитающие в морских и пресных водоемах. Они являются источником пищи и энергии для всех живых организмов водных экосистем. Как фототрофы микроводоросли являются продуцентами белка, углеводов и липидов, а также витаминов, полифенолов, флавоноидов и каротиноидов [Tibbetts et al., 2015; Barkia et al., 2019]. Практическое использование микроводорослей связано с развитием технологий, обеспечивающих снижение выбросов углерода, производством биотоплива, биоремедиации [Suresh Kumar et al., 2015], а также для получения функциональных пищевых продуктов, кормовых добавок для аквакультуры и сельского хозяйства.

Микроводоросли привлекают к себе внимание своими полезными свойствами в различных областях биотехнологии благодаря их политрофному метаболизму, включая автотрофию, миксотрофию и гетеротрофию, что позволяет им использовать различные источники энергии для роста. Метаболическая адаптивность микроводорослей позволяет выращивать их в различных режимах и условиях.

Достижения в области выделения штаммов, оптимизации технологии культивирования позволили получить высокопродуктивные штаммы с повышенным содержанием компонентов основного биохимического состава (липидов, углеводов, белков). Основной тенденцией исследований микроводорослей является увеличение производства биомассы, которая может быть использована в качестве источника получения широкого спектра продуктов [Mutanda et al., 2020].

Повышение эффективности культивирования микроводорослей может быть

достигнуто за счет применения фитогормонов – низкомолекулярных органических соединений, которые в естественных условиях синтезируются растениями для регуляции физиологических процессов на клеточном, тканевом и организменном уровнях. Несмотря на крайне низкие концентрации, эти биологически активные вещества оказывают выраженное влияние на метаболизм, включая стимуляцию роста и дифференцировку клеток. Применение экзогенных стимуляторов в биотехнологии микроводорослей позволяет не только интенсифицировать накопление биомассы, но и модифицировать биохимический состав культуры, повышая содержание целевых компонентов. Это связано со способностью фитогормонов активировать ключевые ферментативные системы, регулирующие фотосинтез, деление клеток и синтез вторичных метаболитов, что открывает перспективы для управления продуктивностью микроводорослевых штаммов в контролируемых условиях [Kovalev et al., 2022a, б; Saud Shah et al., 2022].

Большинство фитогормонов водорослей охарактеризовано для таких отделов водорослей, как *Chlorophyta*, *Phaeophyta*, *Rhodophyta* [Романенко и др., 2016; Wang et al., 2022].

Состав гормонов микроводорослей различается, как и эффекты их физиологического действия. Наиболее часто обнаруживаемые фитогормоны микроводорослей – ауксины, гиббереллиновая и салициловая кислоты. Фитогормоны проявляют определенную специфичность действия на биохимические процессы различных микроводорослей. Так, гиббереллиновая кислота стимулирует рост клеток *Isochrysis galbana* на 148%, по сравнению с контролем, повышая в них концентрацию белков и липидов. В то же время влияние на культуру *Tetraselmis suecica* выразилось в ак-

тивации накопления углеводов, белков и хлорофилла, но не оказывало влияния на содержание липидов в культуре. В малых концентрациях гиббереллиновая кислота оказывала защитный эффект биоаккумуляции токсичных металлов (свинец, кадмий), чего не наблюдалось при высоких концентрациях фитогормона. При этом отмечается рост содержания белка, фотосинтетических пигментов и моносахаридов [Falkowska et al., 2011; Madani et al., 2021; Лескова и др., 2022; Kovalev et al., 2022a].

Эффективность влияния фитогормонов на микроводоросли определяется их химической природой и концентрацией. Так, добавление салициловой кислоты в культуру *Tetraselmis suecica* повышает скорость роста на 415%, а концентрацию белка – в 3,2 раза. Для *Chaetoceros muelleri* прирост белка под действием фитогормона составил 45,1%, углеводов – в 4,5 раза, липидов – 146,8%, по сравнению с контролем. У *Isochrysis galbana* максимальное содержание белка, под влиянием фитогормона, достигается на 7-е сутки (увеличение на 76,9%), а пик концентрации липидов и углеводов – на 5-е сутки (41,7 и 87% соответственно) [Гостюхина, Захарова, 2002; Ковалев и др., 2022; Kovalev et al., 2022a].

Добавление ауксинов к культурам *P. purpureum* и *D. salina* эффективно увеличивает накопление биомассы и липидов, богатых ПНЖК. Например, индол-3-уксусная кислота увеличивает продукцию линоленовой (12,67%), эйкозапентаеновой (23,25%) и докозагексаеновой (26,11%) кислот у *Chlorella vulgaris*. Она также усиливает фиксацию CO₂ при ртутном стрессе и повышает уровень водорастворимых белков, моносахаридов и хлорофиллов. Комбинация с диэтиламиноэтилгексаноатом и *Dunaliella salina* увеличивает биомассу в 2–3,5 раза, липиды – до 1,4 раза, а ПНЖК – в 1–2 раза. При комбинирова-

нии фитогормоны увеличивали рост микроводорослей, в том числе *Chlorella vulgaris*, по сравнению с ростом на средах без фитогормонов [Jusoh et al., 2015; Salama et al., 2017; Seemashree et al., 2022; Новошюнова и др., 2023]. Кроме того, ауксины активируют антиоксидантные системы (аскорбатпероксидаза, каталаза, супероксиддисмутаза, аскорбат, глутатион), подавляя перекисное окисление липидов и накопление перекиси водорода [Piotrowska-Niczyporuk et al., 2014].

Микроводоросли используются в качестве базового корма при получении молоди многих видов двустворчатых моллюсков. Использование микроводорослей как самостоятельного корма и в составе добавок к искусственным кормам обеспечивает их обогащение необходимыми микронутриентами, что обеспечивает высокие выживаемость и темпы роста молоди объектов марикультуры [Marshall et al., 2010; Лескова, Ковалев, 2020].

Целью исследования являлось изучение влияния микроводорослей, выращенных с применением фитогормонов на рост и развитие личинок тихоокеанской устрицы и дальневосточного трепанга.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Молодь исследованных животных получали в искусственных условиях на предприятии по выращиванию гидробионтов ООО «Дальстам-Марин».

Нерест трепанга происходил в искусственно созданных условиях с применением дополнительной стимуляции (смена температуры). На личиночной стадии ранней аурикулярии, при переходе на экзогенное питание, личинок порциями пересаживали в экспериментальные емкости (V = 20 л) с идентичными условиями. Личинки содержались при температуре 21–22°C, со-

лености воды 34–35%. Смена воды в экспериментальных емкостях производилась ежедневно на 100%. Корм в виде смеси микроводорослей подавали три раза в день, аэрация воды происходила круглосуточно.

Нерест устрицы происходил в искусственно созданных условиях с применением дополнительной стимуляции (смена температуры). При появлении личиночной стадии велигер, личинок пересаживали порциями в заранее подготовленные экспериментальные емкости объемом 20 л с идентичными условиями. Температура воды при выращивании личинок составляла 24–26°C, соленость 34–35%. Смена во-

ды производилась ежедневно на 50% и раз в два дня на 100%, аэрация воды происходила круглосуточно.

Вода для выращивания личинок очищалась механически через каскад фильтров и обеззараживалась с помощью ультрафиолетовых ламп.

Рецептура кормовой смеси для личинок устрицы состояла из *Isochrysis galbana*, *Chaetoceros muelleri*, *Phaeodactylum tricornutum*, *Tetraselmis suecica* (табл. 1). В рецептуре кормовой смеси дальневосточного трепанга использовали микроводоросли *Chaetoceros muelleri*, *Dunaliella salina* и *Phaeodactylum tricornutum* (табл. 2).

Таблица 1. Состав и концентрация корма для личинок тихоокеанской устрицы (*Crassostrea gigas*)

Table 1. Composition and concentration of feed for Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) larvae

№ экспериментальной группы	Стадия развития личинок	Видовой состав кормовой смеси	Концентрация микроводорослей в емкостях с личинками, кл/мл	Соотношение видов микроводорослей	Режим подачи корма
№ 1 (<i>I. galbana</i> , выращенный с применением салициловой кислоты)	Велигер	<i>I. galbana</i>	20 000	Один вид	3 раза в сутки
	Великонхи	<i>I. galbana</i> , <i>Ch. muelleri</i> , <i>T. suecica</i>	100 000	2 : 1 : 1	
	Педивелигер	<i>I. galbana</i> , <i>Ch. muelleri</i> , <i>Ph. tricornutum</i> , <i>T. suecica</i>	150 000	2 : 1 : 1 : 1	
№ 2 (<i>I. galbana</i> , выращенный с применением гиббереллиновой кислоты)	Велигер	<i>I. galbana</i>	20 000	Один вид	3 раза в сутки
	Великонхи	<i>I. galbana</i> , <i>Ch. muelleri</i> , <i>T. suecica</i>	100 000	2 : 1 : 1	
	Педивелигер	<i>I. galbana</i> , <i>Ch. muelleri</i> , <i>Ph. tricornutum</i> , <i>T. suecica</i>	150 000	2 : 1 : 1 : 1	
№ 3 (<i>I. galbana</i> , выращенный с применением индол-3-уксусной кислоты)	Велигер	<i>I. galbana</i>	20 000	Один вид	3 раза в сутки
	Великонхи	<i>I. galbana</i> , <i>Ch. muelleri</i> , <i>T. suecica</i>	100 000	2 : 1 : 1	
	Педивелигер	<i>I. galbana</i> , <i>Ch. muelleri</i> , <i>Ph. tricornutum</i> , <i>T. suecica</i>	150 000	2 : 1 : 1 : 1	
№ 4 (<i>I. galbana</i> , выращенный с применением индол-3 масляной кислоты)	Велигер	<i>I. galbana</i>	20 000	Один вид	3 раза в сутки
	Великонхи	<i>I. galbana</i> , <i>Ch. muelleri</i> , <i>T. suecica</i>	100 000	2 : 1 : 1	
	Педивелигер	<i>I. galbana</i> , <i>Ch. muelleri</i> , <i>Ph. tricornutum</i> , <i>T. suecica</i>	150 000	2 : 1 : 1 : 1	

Окончание табл. 1

The end of the Table 1

№ экспериментальной группы	Стадия развития личинок	Видовой состав кормовой смеси	Концентрация микроводорослей в емкостях с личинками, кл/мл	Соотношение видов микроводорослей	Режим подачи корма
№ 5 Контроль (<i>I. galbana</i> , выращенный без применения стимулятора роста)	Велигер	<i>I. galbana</i>	20 000	Один вид	3 раза в сутки
	Великонхи	<i>I. galbana</i> , <i>Ch. muelleri</i> , <i>T. suecica</i>	100 000	2 : 1 : 1	
	Педивелигер	<i>I. galbana</i> , <i>Ch. muelleri</i> , <i>Ph. tricornutum</i> , <i>T. suecica</i>	150 000	2 : 1 : 1 : 1	

Таблица 2. Состав и концентрация корма для личинок дальневосточного трепанга (*Apostichopus japonicus*)Table 2. Composition and concentration of feed for sea cucumber (*Apostichopus japonicus*) larvae

№ экспериментальной группы	Стадия развития личинок	Видовой состав кормовой смеси	Концентрация микроводорослей в емкостях с личинками, кл/мл	Соотношение видов микроводорослей	Режим подачи корма
№ 1 (<i>Ch. muelleri</i> , выращенный с применением гиббереллиновой кислоты)	Ранняя аурикулярия	<i>Ch. muelleri</i> , <i>D. salina</i>	10 000	1 : 1	3 раза в сутки
	Поздняя аурикулярия, долиолярия, пентактула	<i>Ch. muelleri</i> , <i>D. salina</i> , <i>Ph. tricornutum</i>		1 : 1 : 1	
№ 2 (<i>Ch. muelleri</i> , выращенный с применением салициловой кислоты)	Ранняя аурикулярия	<i>Ch. muelleri</i> , <i>D. salina</i>	10 000	1 : 1	3 раза в сутки
	Поздняя аурикулярия, долиолярия, пентактула	<i>Ch. muelleri</i> , <i>D. salina</i> , <i>Ph. tricornutum</i>		1 : 1 : 1	
№ 3 (<i>Ch. muelleri</i> , выращенный с применением индол-3-уксусной кислоты)	Ранняя аурикулярия	<i>Ch. muelleri</i> , <i>D. salina</i>	10 000	1 : 1	3 раза в сутки
	Поздняя аурикулярия, долиолярия, пентактула	<i>Ch. muelleri</i> , <i>D. salina</i> , <i>Ph. tricornutum</i>		1 : 1 : 1	
№ 4 (<i>Ch. muelleri</i> , выращенный с применением индол-3 масляной кислоты)	Ранняя аурикулярия	<i>Ch. muelleri</i> , <i>D. salina</i>	10 000	1 : 1	3 раза в сутки
	Поздняя аурикулярия, долиолярия, пентактула	<i>Ch. muelleri</i> , <i>D. salina</i> , <i>Ph. tricornutum</i>		1 : 1 : 1	
№ 5 Контроль (<i>Ch. muelleri</i> , выращенный без применения стимулятора роста)	Ранняя аурикулярия	<i>Ch. muelleri</i> , <i>D. salina</i>	10 000	1 : 1	3 раза в сутки
	Поздняя аурикулярия, долиолярия, пентактула	<i>Ch. muelleri</i> , <i>D. salina</i> , <i>Ph. tricornutum</i>		1 : 1 : 1	

Водоросли *I. galbana*, *Ch. muelleri* и *Ph. tricornutum* выращивали в накопительном режиме на питательной среде *f/2*. Для приготовления питательной среды вода предварительно фильтровалась, стерилизовалась и добавлялись растворы основных минеральных солей, микроэлементов и витаминов. *D. salina* и *T. suecica* выращивали в накопительном режиме на питательной среде Гольдберга. Все время выращивания водорослей условия содержания были постоянны: температура 21–23°C, освещенность 8–10 кЛк, фотопериод 24 ч, при периодическом перемешивании (4–5 раза в сутки). В качестве культиваторов использовались стеклянные термостойкие конические колбы объемом 5 литров.

Проведенные ранее исследования выявили эффективные концентрации таких фитогормонов, как салициловая, гиббереллиновая, индол-3-уксусная и индол-3-масляная кислоты, которые использовали в качестве стимуляторов при выращивании кормовых микроводорослей для личинок трепанга и устрицы [Mutanda et al., 2020; Ковалев и др., 2024].

Для чистоты эксперимента со стимулятором роста культивировали только один вид микроводоросли, который входил в рацион на протяжении всего процесса выращивания личинок дальневосточного трепанга и тихоокеанской устрицы – *Chaetoceros muelleri* и *Isochrysis galbana* соответственно.

Для наращивания массы микроводорослей использовали стерильные колбы. Каждую колбу наполняли 3 000 мл чистой фильтрованной и стерилизованной морской водой, добавляли 500 мл культуры водорослей. Фитостимуляторы добавляли в концентрациях, указанных в таблице 3.

Микроводоросли для личинок контрольной группы выращивали без добавления стимулятора роста. Культивирование кормовых культур осуществляли в монокультуре. Прирост биомассы водорослей определяли по увеличению числа клеток, просчитанных в каждом опыте в трех камерах Горяева под световым микроскопом. Продолжительность выращивания составляла 5–7 дней.

Количество подаваемого корма рассчитывали в зависимости от концентрации клеток в культуре выращиваемых микроводорослей и плотности личинок, находящихся в выростной емкости. Концентрация микроводорослей в емкостях с личинками трепанга составляла 10 тыс. кл/мл на всем протяжении выращивания. Концентрация микроводорослей в емкостях с личинками устрицы увеличивалась в процессе их развития с 20 тыс. кл/мл до 150 тыс. кл/мл (см. табл. 1).

В целях изучения развития и роста личинок фиксировали время перехода от стадии к стадии, размеры, выживаемость и время оседания молоди.

Таблица 3. Эффективные концентрации фитостимуляторов (М/л) для *Isochrysis galbana* и *Chaetoceros muelleri* [Ковалев и др., 2022; Лескова и др., 2022; Ковалев и др., 2023; Ковалев и др., 2024]

Table 3. Effective concentrations of phytostimulants (M · L⁻¹) for algae *Isochrysis galbana* and *Chaetoceros muelleri* [Kovalev et al., 2022; Leskova et al., 2022; Kovalev et al., 2023; Kovalev et al., 2024]

Вид	Стимулятор			
	Салициловая кислота	Гиббереллиновая кислота	Индол-3-масляная кислота	Индол-3-уксусная кислота
<i>Isochrysis galbana</i>	$2,8 \times 10^{-7}$	$0,39 \times 10^{-8}$	$0,4 \times 10^{-5}$	$0,1 \times 10^{-5}$
<i>Chaetoceros muelleri</i>	$2,8 \times 10^{-7}$	$0,2 \times 10^{-8}$	$0,4 \times 10^{-5}$	$0,2 \times 10^{-5}$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Диатомовая водоросль *Chaetoceros muelleri* и золотистая водоросль *Isochrysis galbana* являются оптимальным кормом при выращивании личинок морских беспозвоночных в искусственных условиях благодаря своим морфолого-биохимическим характеристикам. Их размеры, тонкая оболочка, форма клеток способствуют легкому заглатыванию и быстрому перевариванию личинками морских беспозвоночных. Питательная ценность микроводоросли обусловлена высоким содержанием белка до 38%; липидов до 15%; углеводов до 43% (по сухому веществу) для фазы замедления (или завершающей фазы экспоненциального роста) скорости роста численности клеток в культуре [Патент № 2793471].

Личинки тихоокеанской устрицы переходят на экзогенное питание на стадии велигера, на второй день после оплодотворения, когда уже сформирована пищеварительная система.

На стадии раннего велигера главным фактором в подборе пищи личинкам является размер клеток водорослей и их перева-

риваемость. Подходящей по размеру (около 6 мкм) и перевариваемости является *I. galbana*. Поэтому на стадии велигера и на протяжении всего выращивания в качестве корма традиционно используют *I. galbana* [Marshall et al., 2010; Пиркова и др., 2020].

На стадии великонхи в рацион питания вводят *Chaetoceros muelleri* (размеры клеток не превышают 8 мкм, оболочка тонкая). По литературным данным, эти микроводоросли содержат максимальное количество белка, благодаря чему личинки быстро растут [Пиркова и др., 2020]. Темп роста и выживаемость личинок на монодиете из изохризиса или хетоцероса значительно ниже, чем на смешанной диете. Монокультуры, как правило, имеют ограниченный состав питательных веществ, поэтому для удовлетворения пищевых потребностей личинок необходимо использовать смешанные водорослевые диеты [Marshall et al., 2010; Пиркова и др., 2020].

Установлено, что на начальной стадии – велигер – размер личинок устрицы составлял в среднем 94 мкм в экспериментальных группах № 1, 2 и 3, в группе № 4 – 93,41 мм, в контрольной – 98,89 мкм (табл. 4).

Таблица 4. Показатели развития личинок тихоокеанской устрицы (*Crassostrea gigas*)

Table 4. Developmental parameters of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) larvae

№ экспериментальной группы	Вид применяемого фитогормона	День развития	Стадия развития	X, мкм	X _{max} , мкм	X _{min} , мкм
1	Салициловая кислота	2	Велигер	94,91 ± 2,46	121,5	67,5
		12	Великонхи	198,41 ± 5,32	310,5	121,5
		34	Педивелигер	271,95 ± 12,17	351	189
2	Гиббереллиновая кислота	2	Велигер	94,5 ± 2,04	121,5	67,5
		12	Великонхи	190,05 ± 5,39	297	94,5
		34	Педивелигер	243,93 ± 15,72	337,5	175,5
3	Индол-3-уксусная кислота	2	Велигер	94,14 ± 1,73	121,5	81
		12	Великонхи	192,29 ± 5,29	324	94,5
		35	Педивелигер	234,91 ± 14,68	337,5	175,5
4	Индол-3-масляная кислота	2	Велигер	93,41 ± 1,98	121,5	67,5
		12	Великонхи	193,39 ± 5,08	297	108
		35	Педивелигер	251,59 ± 16	337,5	189
5	Контроль	2	Велигер	98,89 ± 1,77	121,5	81
		13	Великонхи	161,59 ± 4,94	270	67,5
		28	Педивелигер	276,29 ± 7,05	378	189

На 12-13-й день развития в экспериментальных группах личинки достигли стадии великонхи. В это время у личинок появляется асимметрия раковины, образуется макушка, наблюдается интенсивный линейный рост. Примерно через 28–35 дней после оплодотворения личинки готовятся к оседанию на субстрат. Переход от стадии к стадии у личинок во всех экспериментальных группах проходил равномерно. Стадии педивелигер личинки в контрольной партии достигли раньше – на 28-й день, в остальных – на 34-35-й день.

Средний размер личинок на стадии великонхи в экспериментальных емкостях сильно не различался и варьировал от 190,05 до 198,41 мкм, в контрольной – (161,59 ± 4,94) мкм. Максимальные размеры наблюдались в экспериментальных группах № 3 и № 1, где присутствовали в рационе микроводоросли, выращенные с применением салициловой и индол-3-уксусной кислоты, составив 310,5 и 324 мкм соответственно. Личинки с такими крупными размерами в данных группах были единичны, их можно было бы отнести к следующей стадии развития – педивелигер, но кроме размеров о переходе на стадию педивелигер никакие морфологические признаки не выявлены.

Пройдя стадию великонхи, личинка устрицы переходит на последнюю личиночную стадию – педивелигер. В это время

у личинки формируется нога, которая участвует в поиске субстрата для прикрепления, и в течение недели она прикрепляется к субстрату. Средние размеры личинок на этой стадии развития в экспериментальных группах и в контрольной варьировали от (234,91 ± 14,68) до (276,29 ± 7,05) мкм.

Линейный рост личинок в экспериментальных группах был неравномерным (табл. 5).

На стадии велигер среднесуточный прирост личинок во всех исследуемых группах был от 8,24 мкм/сут в контрольной группе до 8,63 мкм/сут в группе с салициловой кислотой. На стадии великонхи среднесуточный прирост личинок составил 4,18 мкм/сут в контрольной группе и от 4,27 до 4,7 мкм/сут в группах с фитогормонами.

При переходе на стадию педивелигер среднесуточный прирост в исследуемых группах варьировал от 11,47 мкм/сут в контрольной группе до 19,4 мкм/сут в экспериментальной группе с индол-3-масляной кислотой.

Рост и развитие личинок зависят от плотности посадки в выростных емкостях. Согласно литературным данным, оптимальная плотность личинок в емкости на стадии велигера составляет 20 тыс. экз/л, при достижении личинками стадии педивелигер – 2 тыс. экз/л [Холодов и др., 2010; Пиркова и др., 2020].

Таблица 5. Средний прирост и выживаемость личинок тихоокеанской устрицы (*Crassostrea gigas*)

Table 5. Average growth and survival rates of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) larvae

Вид применяемого фитогормона	Салициловая кислота		Гиббереллиновая кислота		Индол-3-уксусная кислота		Индол-3-масляная кислота		Контроль	
	Ср. сут. прирост, мкм	Выживаемость, %	Ср. сут. прирост, мкм	Выживаемость, %	Ср. сут. прирост, мкм	Выживаемость, %	Ср. сут. прирост, мкм	Выживаемость, %	Ср. сут. прирост, мкм	Выживаемость, %
Велигер	8,63	41,6	8,59	52,43	8,56	43,47	8,49	48,36	8,24	88,4
Великонхи	4,7	65,65	4,34	58,56	4,27	46,82	4,35	51,41	4,18	45
Педивелигер	14,7	43,03	13,45	70,42	14,2	63,22	19,4	60,33	11,47	65,7

Изменения плотности личинок в экспериментальных емкостях протекало плавно, единовременной массовой гибели не наблюдалось.

Выживаемость личинок в экспериментальных группах на протяжении всего выращивания была стабильна. На последней личиночной стадии – педивелигер – в экспериментальных группах максимальная выживаемость наблюдалась в группе № 2. В этой группе применяли микроводоросли, выращенные с применением гиббереллиновой кислоты, выживаемость составила 70,42%. Самая низкая выживаемость на стадии педивелигер наблюдалась в группе № 1, где применялась салициловая кислота – 43,03%.

В контрольной группе на всем протяжении выращивания выживаемость личинок устрицы от стадии к стадии резко изменялась. Так, на стадии велигер выживаемость составила 88,4% и была самой высокой из всех исследованных групп. Стадия великонха оказалась в этой группе критической, выживаемость была самой низкой из всех исследуемых групп и составила 45%. На стадии педивелигер вы-

живаемость личинок составила 65,7%. Согласно литературным данным [Пиркова и др., 2013], выход педивелигеров составляет в среднем 25% (от 17 до 32% в разные годы). По данным Калининой и др. [Калинина и др., 2023], выживаемость личинок при температуре 24-25°C на стадии педивелигер составляла 55%, так же как и на стадии великонхи, что близко к полученным нами данным.

Выживаемость личинок тихоокеанской устрицы в контролируемых условиях может варьировать в пределах 50–94% от яйца до D-велигера, от стадии D-велигера до педивелигера от 15 до 71%, в зависимости от условий содержания [Helm et al., 2004; Choi, 2008; Wallace et al., 2008; Ginger et al., 2013; Крючков, 2014; Пиркова и др., 2020; Калинина и др., 2023].

Личинки дальневосточного трепанга переходят на экзогенное питание спустя четыре дня после оплодотворения при переходе на стадию ранняя аурикулярия (табл. 6). С этого момента в экспериментальные емкости с личинками подавали кормовую смесь.

Таблица 6. Показатели развития личинок дальневосточного трепанга (*Apostichopus japonicus*)

Table 6. Developmental parameters of sea cucumber (*Apostichopus japonicus*) larvae

№ экспериментальной группы	Вид применяемого фитогормона	День развития	Стадия развития	$X \pm m_x$, мкм	X_{min} , мкм	X_{max} , мкм
№ 1	Гиббереллиновая кислота	4	Ранняя аурикулярия	513 ± 15,6	486	540
		5	Средняя аурикулярия	677,8 ± 20,1	550	837
		9	Поздняя аурикулярия	963 ± 18,4	750	1 100
		15	Долиолярия	325 ± 25	300	400
		16	Пентактула	337,5 ± 23,9	300	400
№ 2	Салициловая кислота	4	Ранняя аурикулярия	448 ± 32,7	351	486
		5	Средняя аурикулярия	659 ± 16,1	550	750
		9	Поздняя аурикулярия	980,4 ± 16,6	750	1 150
		15	Долиолярия	401,25 ± 20,5	350	450
		16	Пентактула	330 ± 40,6	270	450

Окончание табл. 6

The end of the Table 6

№ экспериментальной группы	Вид применяемого фитогормона	День развития	Стадия развития	$X \pm m_x$, мкм	X_{min} , мкм	X_{max} , мкм
№ 3	Индол-3-уксусная кислота	4	Ранняя аурикулярия	490,5 ± 9	472,5	499,5
		5	Средняя аурикулярия	664,8 ± 16,1	575	750
		9	Поздняя аурикулярия	932,6 ± 20,5	800	1100
		15	Долиолярия	350 ± 28,9	300	400
		16	Пентактула	333,3 ± 33,3	300	400
№ 4	Индол-3-масляная кислота	4	Ранняя аурикулярия	472,5 ± 60,9	351	540
		5	Средняя аурикулярия	657 ± 18,6	525	750
		9	Поздняя аурикулярия	945 ± 20,1	800	1150
		15	Долиолярия	375 ± 47,9	300	500
		16	Пентактула	333,3 ± 60,1	250	450
№ 5	Контроль	4	Ранняя аурикулярия	573,3 ± 16,6	500	700
		9	Средняя аурикулярия	795 ± 22,9	750	875
		10	Поздняя аурикулярия	945 ± 33,9	800	1 125
		13	Долиолярия	466,6 ± 16,6	450	500
		14	Пентактула	357,7 ± 31,3	300	450

На пятый день развития все экспериментальные группы личинок перешли на следующую стадию – средняя аурикулярия, контрольная группа на четыре дня позже.

На стадию поздняя аурикулярия экспериментальные группы перешли на девятый день развития, контрольная группа – на десятый день.

Стадии долиолярия контрольная группа достигла на тринадцатый день развития в отличие от экспериментальных. У экспериментальных групп стадия поздней аурикулярии немного затянулась и на стадию долиолярии они перешли на два дня позже – на пятнадцатый день.

Личинки трепанга, в рационе которых были микроводоросли, выращенные с применением фитогормонов, достигли стадии оседания (пентактула) на 16-й день развития, а личинки, в рационе которых

были микроводоросли, выращенные без применения фитогормонов, осели на два дня раньше.

Переход от стадии к стадии во всех экспериментальных группах занимал в среднем пять дней, в контрольной группе – три дня. Развитие в контрольной группе протекало одинаково, аномальных явлений не наблюдалось. Существенных отличий по темпу развития между контрольной и экспериментальными группами личинок трепанга выявлено не было. Минимальные размеры у личинок наблюдались на стадии диплеврула, а максимальных они достигли на стадии поздняя аурикулярия. Переход личинок на стадию долиолярия сопровождался уменьшением линейных размеров (табл. 6).

На стадии ранняя аурикулярия средние размеры личинок в экспериментальных группах варьировали от 448 до 573,3 мкм.

На стадии поздняя аурикулярия размеры личинок во всех группах были около 1 000 мкм.

Согласно литературным данным [Мокрецова и др., 2012], нормально развивающиеся пелагические личинки на разных стадиях развития имеют следующие размеры: диплеврула от 260 до 490 мкм; аурикулярия — от 450–480 до 800–1 320 мкм; долиолярия от 390 до 470 мкм; пентактула от 360 до 450 мкм, чему соответствуют полученные нами данные.

Личинки на стадии поздняя аурикулярия характеризуются наиболее крупными размерами и достигают 1 000 мкм и более. По литературным данным [Мокрецова и др., 2012], личинки на этой стадии наиболее уязвимы, и отход может достигать 60% и более. Поэтому достижение личинками стадии поздняя аурикулярия является признаком скорого оседания и завершения личиночного развития.

На стадии поздняя аурикулярия, личинки, питавшиеся живыми микроводорослями, выращенными с добавлением салициловой кислоты, имели длину в среднем ($980,4 \pm 16,6$) мкм. Минимальные средние размеры у личинок ($(945 \pm 33,9)$ мкм) наблюдались при питании микроводорослями, выращенными без стимуляторов роста.

Сравнивая размеры личинок, питающихся микроводорослями, выращенными

с добавлением фитогормонов и без, можно отметить, что они не имели достоверных различий.

Выживаемость в исследованных группах личинок трепанга при переходе на разные стадии различается. Так, от эмбриона до первой личиночной стадии выживаемость составляет до 90%, от ранней аурикулярии до средней – от 63,3 до 97%, от средней аурикулярии до поздней – от 43 до 81,5%, от поздней аурикулярии до долиолярии – 53,5 до 59% и от долиолярии до пентактулы – от 80 до 90,1%.

Но зачастую переход на следующую стадию не синхронен. Поэтому для получения более точных данных выживаемость подсчитывается за более длительный период: от диплеврулы до пентактулы – до 37% (ср. = 28%), от появления пентактул до осевшей молоди – до 75% (ср. = 34%), от диплеврулы до осевшей молоди – до 21% (ср. = 9%) [Гостюхина, Захарова, 2002; Li L. et al., 2011; Ларикова, 2022.]

На стадии средняя аурикулярия наибольшая выживаемость, более 90%, наблюдалась в экспериментальных группах № 1, 2 и 4, составив 93, 97 и 98% соответственно. В контрольной группе этот показатель составил 63,3% (рисунок).

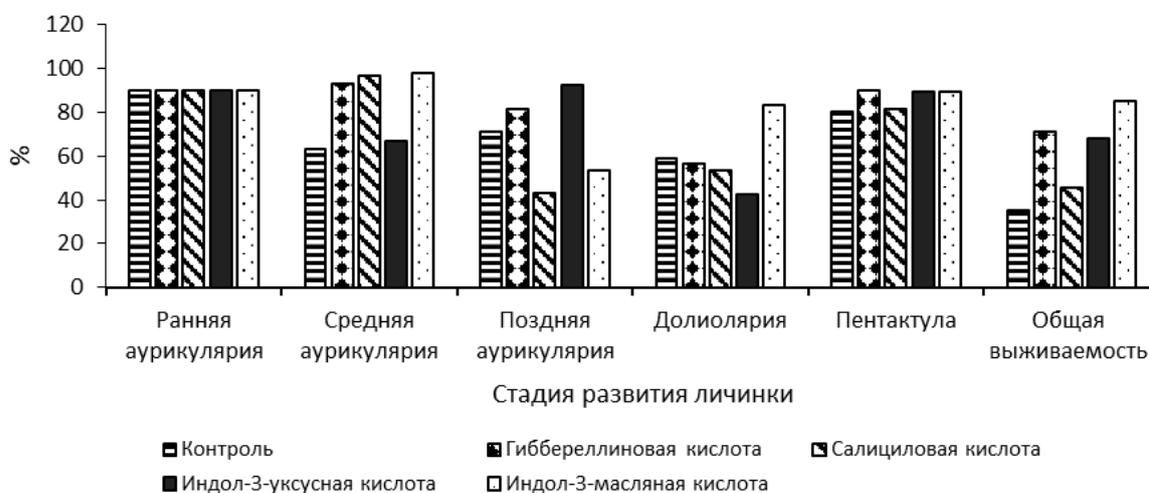


Рис. Выживаемость личинок дальневосточного трепанга (*Apostichopus japonicus*) на разных стадиях развития
Fig. Survival rate of sea cucumber (*Apostichopus japonicus*) larvae at different developmental stages

На стадии поздняя аурикулярия наибольшая выживаемость наблюдалась в группе № 3 – 92,2%. В контрольной группе выживаемость на этой стадии наблюдалась также на высоком уровне, составив 71,4%.

На стадии долиолярия максимальная выживаемость наблюдалась в экспериментальной группе № 4 – 83,3%.

На стадии пентакула выживаемость во всех исследуемых группах была высокая – от 80% в контрольной группе до 90,1% в экспериментальной группе № 1.

Общая выживаемость личинок дальневосточного трепанга (от диплеврулы до пентакулы) оказалась самой высокой в экспериментальной группе № 4 – 85%. Самая низкая выживаемость личинок была в контрольной группе – 35%.

Известно, что основной пищей личинок беспозвоночных является растительный компонент нанопланктона. Другими источниками пищи могут быть мелкие частицы неживого органического вещества (детрит) вместе с бактериями, а также растворенное органическое вещество. Максимальный рост личинок наблюдается при оптимальной концентрации микроводорослей и зависит от их видового состава. Микроводоросли различаются по калорийности – наиболее калорийными считаются диатомовые и золотистые, менее – зеленые [Пиркова и др., 2020].

Темп роста и выживаемость личинок устриц на монодиете из изохризиса или из хетоцероса значительно ниже, чем на смешанной диете. Монокультуры, как правило, имеют ограниченный состав питательных веществ; поэтому для удовлетворения пищевых потребностей личинок необходимо использовать смешанные водорослевые диеты. Питательная ценность микроводорослей изохризиса и хетоцероса обусловлена высоким содержанием белка,

липидов, углеводов и полиненасыщенных жирных кислот. Питательная ценность микроводоросли *I. galbana* определяется высоким уровнем содержания белка. При проточном культивировании этой водоросли максимальное количество белка составляет 49,8% от сырого веса. Личинки на ранних стадиях развития, питающиеся водорослями с высоким содержанием белка, имеют высокий темп роста и хорошую выживаемость [Холодов и др., 2010; Costa et al., 2015].

Главным источником энергии в личиночный период развития являются липиды. Кормление спата устриц микроводорослями с высоким содержанием липидов обеспечивает более высокую скорость роста и выживаемость [Холодов и др., 2010; Costa et al., 2015; Лескова и др., 2020].

Биохимические показатели *Isochrysis galbana* и *Chaetoceros muelleri*, выращенных с использованием фитогормонов, представлены в таблице 7.

По нашим данным, наибольшей калорийностью обладали микроводоросли *Isochrysis galbana*, выращенные с применением индол-3-масляной кислоты – 367,4 кДж, гиббереллиновой кислоты – 344,3 кДж и индол-3-уксусной кислоты – 324,4 кДж. Микроводоросли, выращенные с этими фитогормонами, обладали близкими биохимическими показателями в отличие от водорослей, растущих с применением салициловой кислоты (табл. 7).

Личинки устрицы, получающие в составе корма *Isochrysis galbana*, выращенного с применением салициловой кислоты, показали самый низкий показатель выживаемости на стадии, предшествующей оседанию моллюсков на субстрат, составив 43,03%. Этот корм был наименее калорийным по сравнению с остальными – 144,5 кДж (табл. 8).

Таблица 7. Биохимические показатели *Isochrysis galbana* и *Chaetoceros muelleri* в зависимости от воздействия стимулятора [Ковалев и др., 2022; Лескова и др., 2022; Ковалев и др., 2023; Ковалев и др., 2024]Table 7. Biochemical parameters of algae *Isochrysis galbana* and *Chaetoceros muelleri* under stimulant treatment [Kovalev et al., 2022; Leskova et al., 2022; Kovalev et al., 2023; Kovalev et al., 2024]

	<i>Isochrysis galbana</i>	<i>Chaetoceros muelleri</i>
Салициловая кислота	$2,8 \times 10^{-7}$ М/л	$2,8 \times 10^{-7}$ М/л
Белки, мкг · мл ⁻¹	6,9	26,5
Углеводы, мкг · мл ⁻¹	15,5	16,9
Липиды, мкг · мл ⁻¹	6,1	18,8
Калорийность кДж	144,5	342,8
Гибберелиновая кислота	$0,39 \times 10^{-8}$ М/л	$0,2 \times 10^{-8}$ М/л
Белки, мкг · мл ⁻¹	25,7	23,8
Углеводы, мкг · мл ⁻¹	27,3	12,4
Липиды, мкг · мл ⁻¹	14,7	14,0
Калорийность кДж	344,3	270,8
Индол-3-масляная кислота	$0,4 \times 10^{-5}$ М/л	$0,4 \times 10^{-5}$ М/л
Белки, мкг · мл ⁻¹	33,5	22,3
Углеводы, мкг · мл ⁻¹	17,4	12,5
Липиды, мкг · мл ⁻¹	18,2	32,4
Калорийность кДж	367,4	430,8
Индол-3-уксусная кислота	$0,1 \times 10^{-5}$ М/л	$0,2 \times 10^{-5}$ М/л
Белки, мкг · мл ⁻¹	29,9	21,6
Углеводы, мкг · мл ⁻¹	18,8	11,3
Липиды, мкг · мл ⁻¹	14,4	13,5
Калорийность кДж	324,4	253,1
Контроль		
Белки, мкг · мл ⁻¹	20,45	20,57
Углеводы, мкг · мл ⁻¹	16,25	16,57
Липиды, мкг · мл ⁻¹	9,97	13,67
Калорийность кДж	236,6	271,1

Таблица 8. Показатели личинок тихоокеанской устрицы (*Crassostrea gigas*) в зависимости от энергетической ценности кормаTable 8. Impact of feed energy value on the parameters of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) larvae

Стадия развития	<i>Isochrysis galbana</i>		
	Выживаемость, %	Время развития, сут	Ср. сут. прирост, мкм
Салициловая кислота – $2,8 \times 10^{-7}$ М/л (144,5 кДж)			
Велигер	41,6	11	8,63
Великонхи	65,65	22	4,70
Педивелигер	43,03	5	14,70
Велигер-педивелигер	11,75	38	4,66
Гибберелиновая кислота – $0,39 \times 10^{-8}$ М/л (344,3 кДж)			
Велигер	52,43	11	8,59
Великонхи	58,56	22	4,34
Педивелигер	70,42	4	13,45
Велигер-педивелигер	21,62	37	4,04
Индол-3-масляная кислота – $0,4 \times 10^{-5}$ М/л (367,4 кДж)			
Велигер	48,36	11	8,49
Великонхи	51,41	23	4,35
Педивелигер	60,33	3	19,4
Велигер-педивелигер	15	37	4,27

Окончание табл. 8

The end of the Table 8

Стадия развития	<i>Isochrysis galbana</i>		
	Выживаемость, %	Время развития, сут	Ср. сут. прирост, мкм
Индол-3-уксусная кислота – $0,1 \times 10^{-5}$ М/л (324,4 кДж)			
Велигер	43,47	11	8,56
Великонхи	46,82	23	4,27
Педивелигер	63,22	3	14,2
Велигер-педивелигер	12,87	37	3,8
Контроль (236,6 кДж)			
Велигер	88,4	12	8,24
Великонхи	45	15	4,18
Педивелигер	65,7	10	11,47
Велигер-педивелигер	10,47	37	4,79

Самая высокая и стабильная выживаемость наблюдалась у личинок, получающих в корм *Isochrysis galbana*, выращенный с применением гиббереллиновой кислоты, – 70,42% на стадии педивелигер и 21,62% за весь период выращивания. Калорийность у микроводоросли составляла 344,3 кДж.

Isochrysis galbana, выращенный с применением индол-3-масляной кислоты, индол-3-уксусной кислоты и без применения фитогормонов, имели калорийность 367,4; 324,4 и 236,6 кДж соответственно. Выживаемость личинок устрицы на таких кормах на стадии педивелигер варьировала от 60 до 65%, за весь период выращивания от 10 до 15% (табл. 8). В отличие от всех экспериментальных групп в контрольной наблюдались нестабильные показатели выживаемости на всем протяжении выращивания.

Время развития личинок устриц до стадии оседания на экспериментальном корме не отличалось, составив 37-38 суток. Но время развития стадий отличалось. Так, стадия великонхи во всех группах личинок, которые получали водоросли, выращенные с применением фитогормонов, продолжалась 22-23 суток, в контрольной группе она длилась на 7 суток меньше (табл. 8). Стадия педивелигер в контроль-

ной группе длилась 10 суток в экспериментальной она длилась от 3 до 5 суток.

Личинки *C. gigas*, как правило, имеют наилучшие показатели роста (> 4,5 мкм/день) при скормливании биспецифичной комбинации кормов с *Chaetoceros calcitrans* в качестве одного из компонентов [Marshall et al., 2010]. Наши данные показали, что на смешанной диете среднесуточный прирост личинок составил от 3,8 мкм/сут в экспериментальной группе с применением индол-3-уксусной кислоты до 4,79 мкм/сут в контрольной группе (табл. 8).

Chaetoceros muelleri имел самую высокую калорийность в результате применения индол-3-масляной кислоты, составив 430,8 кДж (см. табл. 7). Также при применении данного фитогормона *Ch. muelleri* обладал самым высоким показателем содержания углеводов. Личинки дальневосточного трепанга, получавшие в рационе эту микроводоросль, имели самые высокие и стабильные показатели выживаемости (табл. 9).

Близкие показатели по выживаемости были получены в экспериментальных группах личинок трепанга, в которых подавали в рацион микроводоросли, выращенные с применением гиббереллиновой и индол-3-уксусной кислоты, составив 71,4 и 68% соответственно.

Таблица 9. Показатели личинок дальневосточного трепанга (*Apostichopus japonicus*) в зависимости от энергетической ценности кормаTable 9. Impact of feed energy value on the parameters of sea cucumber (*Apostichopus japonicus*) larvae

Стадия развития	<i>Chaetoceros muelleri</i>	
	Выживаемость, %	Время развития, сут
Салициловая кислота – $2,8 \times 10^{-7}$ М/л (342,8 кДж)		
Ранняя аурикулярия	90	1
Средняя аурикулярия	97	4
Поздняя аурикулярия	43	6
Долиолярия	53,5	1
Пентактула	81,6	4
Р. аурикулярия-пентактула	45,4	16
Гиббереллиновая кислота – $0,2 \times 10^{-8}$ М/л (270,8 кДж)		
Ранняя аурикулярия	90	1
Средняя аурикулярия	93	4
Поздняя аурикулярия	81,5	6
Долиолярия	56,6	1
Пентактула	90,1	4
Р. аурикулярия-пентактула	71,4	16
Индол-3-масляная кислота – $0,4 \times 10^{-5}$ М/л (430,8 кДж)		
Ранняя аурикулярия	90	1
Средняя аурикулярия	98	4
Поздняя аурикулярия	53,3	6
Долиолярия	83,3	1
Пентактула	89,7	4
Р. аурикулярия-пентактула	85	16
Индол-3-уксусная кислота – $0,2 \times 10^{-5}$ М/л (253,1 кДж)		
Ранняя аурикулярия	90	1
Средняя аурикулярия	66,8	4
Поздняя аурикулярия	92,2	6
Долиолярия	42,2	1
Пентактула	89,3	4
Р. аурикулярия-пентактула	68	16
Контроль (271,7 кДж)		
Ранняя аурикулярия	90	3
Средняя аурикулярия	63,3	3
Поздняя аурикулярия	71,4	3
Долиолярия	59	1
Пентактула	80	4
Р. аурикулярия-пентактула	35	14

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К настоящему времени проведено достаточно большое количество исследований питания взрослых моллюсков фильтраторов [Ward et al., 2004; Shumway et al., 2014; Rosa et al., 2017a, б]. Питание может быть доминирующим фактором, влияющим на рост личинок двустворчатых моллюсков, в отличие от других беспозвоночных.

Из-за своей важности для развития личинок питание изучалось на протяжении многих десятилетий. Большая часть запасов, хранящихся в яйцеклетках во время гаметогенеза, расходуется во время эмбриогенеза, поэтому существует особенно высокая потребность в экзогенных источниках питательных веществ в период личиночного развития вплоть до оседания [Marshall et al., 2010].

Mapstone (1970) предположил, что различия в пищевом поведении личинок моллюсков является реакцией на высокое качество питания живыми микроводорослями. Так, личинки двусторчатого моллюска *C. gigas* выбирают пищу не только по размеру клеток микроводорослей, но и избирательны в поглощении определенных их видов, о чем свидетельствуют различная скорость поглощения микроводорослей в моно- и бидиетах [Rosa, Padilla, 2020].

Для определения влияния изменений биохимического состава и качества пищи на развитие личинок у *C. gigas* была разработана модель типа «сеть – производитель» [Bochenek et al., 2001; Powell et al., 2002, Hofmann et al., 2004]. Модель предполагает немедленную доступность части усвоенной энергии для поддержания общего метаболизма и преобразования остальной части в структурные компоненты (рост) или энергетические резервы [Bochenek et al., 2001].

Более механистическая энергетическая модель, основанная на теории динамического энергетического бюджета (DEB) [Kooijman et al., 2000], описывает скорость, с которой индивидуальный организм усваивает энергию из пищи и сохраняет ее в виде резервов для распределения на физиологические функции поддержания, роста, развития и размножения.

Указанные модели в основном оценивают влияние условий внешней среды на развитие личинок и не оценивают реакцию на количество и качество пищи в онтогенезе [Ren, Schiel, 2008].

Универсальным показателем энергетической ценности корма является калорийность. Расчет калорийности основан на расчете концентрации основных питательных компонентов – белка, углеводов, липидов. В данном исследовании для контрольной группы *I. galbana* соотношение компонентов составляет 43,8; 34,8 и 21,4%

соответственно. Под влиянием салициловой кислоты структура компонентов в данной культуре изменилась в связи со значительным уменьшением концентрации белка и липидов. Результатом изменений является снижение калорийности культуры в 1,6 раза. Однако изменение химического состава и калорийности микроводоросли при скармливании не оказало влияния на размер личинок устрицы по сравнению с контрольной группой.

Двукратное увеличение выживаемости личинок устрицы отмечено при скармливании *I. galbana*, выращенной под влиянием гиббереллиновой кислоты. Влияние фитогормона выразилось в значительном увеличении концентрации белка, углеводов культуры и повышении общей калорийности в 1,5 раза. В то же время отмечено, что среднесуточный прирост размеров личинок стадии педивелигер отличался от контрольной группы на 14,7%.

Изменение калорийности культуры под влиянием индол-3-масляной кислоты выразилось в увеличении концентрации белка и липидов на 63,8 и 82,5% соответственно. Общая калорийность культуры при этом увеличивалась в 1,5 раза. Такое изменение биохимического состава микроводоросли не оказывало значительного влияния на выживаемость личинок устрицы, однако среднесуточный прирост личинок на стадии педивелигер наблюдался максимальным – на 40,9% больше, чем в контрольной группе.

Результаты, полученные при введении в корм личинкам устрицы *I. galbana*, культивированной под влиянием индол-3-уксусной кислоты, показали, что среднесуточный прирост личинок на стадии педивелигер был на 19,2% выше, чем в контрольной группе, но среднесуточный прирост личинок за весь период роста до оседания был самым низким – 3,8 мкм/сут.

При культивировании всех групп личинок тихоокеанской устрицы отмечен равномерный линейный рост до стадии педивелигер, и максимальные приросты от 11,47 до 19,4 мкм/сут. В группе, где применяли индол-3-масляную кислоту, на стадии педивелигер был самый высокий прирост, самый низкий – в контрольной. Сравнительный анализ размерных характеристик экспериментальных групп, по сравнению с контролем, позволил выявить особенность влияния модифицированного корма. Во всех экспериментальных группах среднесуточный прирост на всех стадиях развития был выше, чем в контрольной, так же как и выживаемость. По литературным данным, быстрый рост, как правило, является надежным показателем благоприятных условий выращивания, что коррелирует обычно с более высокой выживаемостью, быстрым оседанием личинок и более высокой скоростью метаморфоза [Marshall et al., 2010].

Выявленный факт, по-видимому, объясняется наличием в раннем онтогенезе пелагической стадии так называемого обратимого голодания, при котором основным резервом энергии являются липиды и в меньшей степени белки [Сытник, 2010; Costa et al., 2015].

Первыми видами микроводорослей, использованными в рационе личинок трепанга *H. scabra*, были *Chaetoceros calcitrans*, *Rhodomonas sp.*, *Tetraselmis spp.* и *Isochrysis galbana* [Morgan, 2001; Agudo, 2006; Asha, Muthiah, 2006; Ivy, Giraspy, 2006; Duy, 2010]. Позже было предложено использовать *Chaetoceros muelleri* в качестве монодиеты [Duy, 2010].

Постулируется, что комбинированные рационы из микроводорослей положительно влияют на развитие личинок трепанга [Ivy, Giraspy, 2006; Dabbagh, Sedaghat, 2012]. В качестве критериев оценки пригодности

пищи для личинок использовались такие показатели, как рост личинок, развитие до стадии оседания и выживаемость на личиночной стадии. Отмечается, что личинки трепанга на монодиете *Chaetoceros calcitrans* имели более крупные размеры на стадии средней и поздней аурикулярии [Garpa et al., 2024].

В целом, как и в других исследованиях, выживаемость личинок прогрессивно снижалась от ранней к поздней аурикулярии [Knauer, 2011; Hu et al., 2013; Duy et al., 2016; Militz et al., 2018]. Это может быть связано с неспособностью личинок проглотить *Chaetoceros spp.* на ранней стадии из-за водорослевых нитей, препятствующих прохождению через пищевод [Duy et al. 2015].

Во влиянии культуры *Chaetoceros muelleri*, выращенной с использованием различных фитогормонов, на выживаемость личинок трепанга можно выделить несколько тенденций. Меньший прирост выживаемости отмечен при использовании культуры микроводоросли, выращенной под влиянием салициловой кислоты. Влияние фитогормона выражалось в увеличении калорийности в 1,3 раза при незначительном росте концентрации белка и липидов. Более значительный рост выживаемости личинок трепанга (1,9 раза), по сравнению с контролем, отмечен при использовании *Ch. muelleri*, культивированной с индол-3-уксусной кислотой. При этом биохимический состав культуры отличался от контрольной более низкой концентрацией углеводов и общей калорийности, при равном количестве белка и липидов.

Уменьшение концентрации углеводов, отмеченное при культивировании *Ch. muelleri* с гибберелиновой кислотой, при кормлении личинок трепанга способствовало увеличению их выживаемости в два раза по сравнению с контролем. Однако макси-

мальный эффект выживаемости личинок отмечен при скармливании микроводоросли, культивируемой с индол-3-масляной кислотой. Изменение биохимического состава в данном случае связано с увеличением концентрации липидов в 2,4 раза по сравнению с контрольной группой. По-видимому, поддержание энергетического обмена у личинок трепанга за счет метаболизма углеводов и липидов является определяющим в стратегии выживания на личиночной стадии.

Полученные результаты подтверждают сделанные ранее утверждения о том, что смешанное питание лучше для культуры личинок трепанга. Однако для оценки этих результатов необходимы дальнейшие исследования различных комбинаций микроводорослей в качестве личиночного корма для трепанга (*Apostichopus japonicus*).

ЛИТЕРАТУРА

- Гостюхина О.Б., Захарова Е.А. 2002. Особенности получения и выращивания личинок и молоди дальневосточного трепанга (*Apostichopus japonicus*) в заводских условиях. *Тезисы докладов VII Всероссийской конференции по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова)*. Владивосток. С. 278–280.
- Калинина М.В., Табельская А.С., Сухин И.Ю. 2023. Роль внешних факторов при культивировании тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* в питомнике Приморья. 1. Влияние температуры на скорость развития, рост и выживаемость эмбрионов и личинок. *Известия ТИНРО*. Т. 203. № 2. С. 427–442.
- Ковалев Н.Н., Лескова С.Е., Михеев Е.В., Барсова Е.А. 2024. Оценка влияния ауксинов на рост и биохимические показатели *Chaetoceros muelleri*. *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*. Т. 16. № 3. С. 205–226.
- Ковалев Н.Н., Лескова С.Е., Михеев Е.В. 2022. Хетоцерос: модуляция роста и состава под действием салициловой кислоты. *Аграрная Россия*. № 10. С. 13–18.
- Ковалев Н.Н., Лескова С.Е., Михеев Е.В. 2023. Рост *Isochrysis galbana* Parke, 1949 (*Haptophyta*) в миксотрофных условиях с использованием салициловой кислоты. *Морской биологический журнал*. Т. 8. № 1. С. 56–63.
- Крючков В.Г. 2014. Устричное хозяйство. Пояснительная записка (ПЗ) и экономические расчеты (ЭР). Керчь. 92 с.
- Ларикова М.В. 2022. Рост и развитие личинок дальневосточного трепанга на различных кормах. *Материалы VII Международной научно-технической конференции «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана»*. Владивосток. С. 119–123.
- Лескова С.Е., Михеев Е.В., Ковалев Н.Н. 2022. Рост *Isochrysis galbana* в миксотрофных условиях с использованием гиббереллиновой кислоты. *Journal of Agriculture and Environment*. №. 2 (22).
- Лескова С.Е., Ковалев Н.Н. 2020. Микроводоросли как объекты питания для аквакультурантов. *Материалы III Национальной научно-технической конференции «Инновационное развитие рыбной отрасли в контексте обеспечения продовольственной безопасности Российской Федерации»*. Владивосток. С. 61–65.
- Мокрецова Н.Д., Викторовская Г.И., Сухин И.Ю. и др. 2012. Инструкция по технологии получения жизнестойкой молоди трепанга в заводских условиях. Владивосток: ТИНРО-Центр. 81 с.
- Новокшонова А.Д., Храмцов П.В., Раев М.Б. 2023. Применение культур хлореллы обыкновенной в биотехнологии и пи-

- щевой промышленности. *Вестник Пермского федерального исследовательского центра*. №. 1. С. 32 - 42.
- Патент № 2793471 С1 РФ. Способ культивирования одноклеточных микроводорослей *Chaetoceros muelleri* и *Isochrysis galbana* – живого корма для личинок морских беспозвоночных. Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (В.Д. Дзизюров, И.Ю. Сухин, О.Б. Гостюхина и др.)
- Пиркова А.В., Ладыгина Л.В., Холодов В.И. 2020. Биологические и биотехнические аспекты организации и функционирования устричного питомника на Черном море. *Монография*. Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ, 120 с.
- Пиркова А.В., Холодов В.И., Ладыгина Л.В. 2013. Биотехника выращивания гигантской устрицы *Crassostrea gigas* Th. (*Bivalvia*) в Чёрном море. *Рыбное хозяйство Украины*. № 2 (85). С. 36–42.
- Романенко Е.А., Косаковская И.В., Романенко П.А. 2016. Фитогормоны микроводорослей: биологическая роль и участие в регуляции физиологических процессов. Ч. II. Цитокинины и гиббереллины. *Альгология*. Т. 26. № 2 С. 203–229.
- Сытник Н.А. 2010. Рост и энергетический бюджет плоской устрицы (*Ostrea edulis*) в раннем онтогенезе. *Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія*. Т. 1. Вип. 18. С. 110–116.
- Холодов В.И., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. 2010. Выращивание мидий и устриц в Чёрном море. Национальная академия наук Украины, Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского. Севастополь. 424 с.
- Agudo N. 2006. Sandfish hatchery techniques. Australian Centre for International Agricultural Research, Secretariat of the Pacific Community and the WorldFish Center, Noumea, New Caledonia. 44 p.
- Asha P.S., Muthiah P. 2006. Effects of single and combined microalgae on larval growth, development and survival of the commercial sea cucumber *Holothuria spinifera*. *Aquaculture Research*. 37(2). P. 113–118.
- Barkia I., Saari N., Manning S.R. 2019. Microalgae for high-value products towards human health and nutrition. *Marine Drugs*. V. 17. № 5. P. 304.
- Bochenek E.A., Klinck J.M., Powell E.N., Hofmann E.E. 2001. A biochemically based model of the growth and development of *Crassostrea gigas* larvae. *Journal of Shellfish Research*. Vol. 20. № 1. P. 243–265.
- Choi K.S. 2008. Oyster capture-based aquaculture in the Republic of Korea. In: A. Lovatelli and P.F. Holthus (eds). Capture-based aquaculture. Global overview. FAO Fisheries Technical Paper. № 508. Rome, FAO. P. 271–286.
- Costa F.D., Petton B., Mingant C. et al. 2015. Influence of one selected *Tisochrysis lutea* strain rich in lipids on *Crassostrea gigas* larval development and biochemical composition. *Aquaculture Nutrition*. № 22. P. 813–836.
- Duy N.D.Q. 2010. Seed production of sandfish (*Holothuria scabra*) in Vietnam. Southeast Asian Fisheries Development Center. Aquaculture Department.
- Duy N.D.Q., Pirozzi I., Southgate P.C. 2015. Ingestion and digestion of live microalgae and microalgae concentrates by sandfish, *Holothuria scabra*, larvae. *Aquaculture*. № 448. P. 256–261.
- Duy N.D.Q., Francis D.S., Pirozzi I., Southgate P.C. 2016. Use of micro-algae concentrates for hatchery culture of sandfish, *Holothuria scabra*. *Aquaculture*. № 464. P. 145–152.

- Dabbagh A.R., Sedaghat M.R. 2012. Breeding and rearing of the sea cucumber *Holothuria scabra* in Iran. *SPC Beche-de-Mer Information Bulletin*. № 32. P. 49–52.
- Falkowska M., Pietryczuk A., Piotrowska-Niczyporuk A. et al. 2011. The effect of gibberellic acid (GA₃) on growth, metal biosorption and metabolism of the green algae *Chlorella vulgaris* (Chlorophyceae) Beijerinck exposed to cadmium and lead stress. *Polish Journal of Environmental Studies*. Vol. 20. № 1. P. 53–59.
- Garpa T.J., Caasi O.J., Juinio-Meñez M.A. 2024. Metamorphic Success and Production cost of *Holothuria scabra* Reared on Microalgae Concentrates Compared with Live Microalgae. *The Philippine Journal of Fisheries*. Vol. 31. № 1. P. 109–125.
- Ginger W.K.K., Vera Chan, Dineshran R. et al. 2013. Larval and Post-Larval Stages of Pacific Oyster (*Crassostrea gigas*) Are Resistant to Elevated CO₂. *PLOS ONE*. V. 8. № 5. e64147.
- Helm M.M., Bourne N., Lovatell A. 2004. Hatchery culture of bivalves. A practical manual: FAO Fisheries Technical Paper. Rome: FAO. № 471. 177 p.
- Hofmann E.E., Powell E.N., Bochenek E.A., Klinck J.M. 2004. A modelling study of the influence of environment and food supply on survival of *Crassostrea gigas* larvae. *Journal of Marine Science. Technol.* № 61. P. 596–616.
- Hu C., Li H., Xia J. et al. 2013. Spawning, larval development and juvenile growth of the sea cucumber *Stichopus horrens*. *Aquaculture* s 404–405. P. 47–54.
- Ivy G., Giraspy D.A.B. 2006. Development of large-scale hatchery production techniques for the commercially important sea cucumber *Holothuria scabra* versicolor (Conand, 1986) in Queensland, Australia. *Beche-de-Mer Information Bulletin*. № 24. P. 28–34.
- Jusoh M., Loh S.H., Chuah T.S. et al. 2015. Indole-3-acetic acid (IAA) induced changes in oil content, fatty acid profiles and expression of four fatty acid biosynthetic genes in *Chlorella vulgaris* at early stationary growth phase. *Phytochemistry*. № 111. P. 65–71.
- Knauer J. 2011. Growth and survival of larval sandfish, *Holothuria scabra* (Echinodermata: Holothuroidea), fed different microalgae. *Journal of the World Aquaculture Society*. V. 42. № 6. P. 880–887.
- Kooijman S.A.L.M. 2000. Dynamic energy and mass budgets in biological systems. Cambridge University Press, Cambridge. 444 p.
- Kovalev N.N., Leskova S.E., Mikheev E.V. 2022a. Evaluation of salicylic acid effect on *Tetraselmis suecica* growth, biochemical composition and caloric value. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. IOP Publishing. Vol. 981. № 4. P. 042001.
- Kovalev N.F., Leskova S.Y., Mikheev Y.V. et al. 2022b. The effect of gibberellic acid on the production characteristics and biochemical parameters of *Tetraselmis suecica* in an enrichment culture. *KnE Life Sciences*. P. 228–235.
- Li L., Li Q., Sun X., Kong L. 2011. Effects of temperature and salinity on larval growth, survival, and development of the sea cucumber *apostichopus japonicu*. *North American Journal of Aquaculture*. Vol. 73. № 3. P. 296–303.
- Madani N.S.H. Shamsaie Mehrgan M., Hoszeini Shekarabi S.P., Pourang N. 2021. Regulatory effect of gibberellic acid (GA₃) on the biomass productivity and some metabolites of a marine microalga, *Isochrysis galbana*. *Journal of Applied Phycology*. Vol. 33. № 1. P. 255–262.
- Mapstone G.M. 1970. Feeding activities of veligers of *Nassarius reticulatus* and

- Crepidula fornicata* and the use of artificial foods in maintaining cultures of these larvae. *Helgolander Wiss. Meeresunters.* № 20. P. 505–575.
- Marshall R., McKinley S., Pearce C.M. 2010. Effects of nutrition on larval growth and survival in bivalves. *Reviews in Aquaculture.* Vol. 2. № 1. P. 33–55.
- Morgan A.D. 2001. The effect of food availability on early growth, development and survival of the sea cucumber *Holothuria scabra* (Echinodermata: Holothuroidea). *SPC Beche-de-Mer Information Bulletin.* № 14. P. 6–12.
- Militz T.A., Leini E., Duy N.D.Q., Southgate P.C. 2018. Successful large-scale hatchery culture Advances in sea cucumber aquaculture and management. *FAO Fisheries Technical Paper* № 463. Rome, Italy: FAO. P. 333–346.
- Mutanda T., Naidoo D., Bwapwa J.K., Anandraj A. 2020. Biotechnological applications of microalgal oleaginous compounds: Current trends on microalgal bioprocessing of products. *Frontiers in Energy Research.* № 8.
- Piotrowska-Niczyporuk A., Bajguz A. 2014. The effect of natural and synthetic auxins on the growth, metabolite content and antioxidant response of green alga *Chlorella vulgaris* (Trebouxiophyceae). *Plant Growth Regulation.* Vol. 73. P. 57–66.
- Powell E.N., Bochenek E.A., Klinck J.M., Hofmann E.E. 2002. Influence of food quality and quantity on the growth and development of *Crassostrea gigas* larvae: a modeling approach. *Aquaculture.* № 210. P. 89–117.
- Ren J.S., Schiel D.R. 2008. A dynamic energy budget model: parameterisation and application to the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in New Zealand waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* № 361. P. 42–48.
- Rosa M., Padilla D.K. 2020. Changes in Food Selection through Ontogeny in *Crassostrea gigas* Larvae. *The Biological Bulletin.* Vol. 238. № 1. P. 54–63.
- Rosa M., Ward J.E., Frink A., Shumway S.E. 2017a. Effects of surface properties on particle capture by two species of suspension-feeding bivalve molluscs. *American Malacological Bulletin.* № 35. P. 181–188.
- Rosa M., Ward J.E., Holohan B.A., Shumway S.E., Wikfors G. H. 2017b. Physicochemical surface properties of microalgae and their combined effects on particle selection by suspension-feeding bivalve molluscs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* № 486. P. 59–68.
- Seemashree M.H., Chauhan V.S., Sarada R. 2022. Phytohormone supplementation mediated enhanced biomass production, lipid accumulation, and modulation of fatty acid profile in *Porphyridium purpureum* and *Dunaliella salina* cultures. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology.* Vol. 39. P. 102253.
- Salama E.S. et al. 2017. Interactive effect of indole-3-acetic acid and diethyl aminoethyl hexanoate on the growth and fatty acid content of some microalgae for biodiesel production. *Journal of Cleaner Production.* Vol. 168. P. 1017–1024.
- Shumway S.E., Ward J.E., Heupel E. et al. 2014. Observations of feeding in the common Atlantic slipper snail *Crepidula fornicata* L., with special reference to the “mucus net”. *Journal of Shellfish Research.* № 33. P. 279–291.
- Saud Shah, Xiuling Li, Zhaoyu Jiang et al. 2022. Exploration of the phytohormone regulation of energy storage compound accumulation in microalgae. *Food Energy Secur.* № 11. e418.
- Suresh Kumar K., Dahms Hans Uwe, Won Eun Ji et al. 2015. Microalgae – A promising tool for heavy metal remediation.

- Ecotoxicology and Environmental Safety*. Vol. 113. P. 329–352.
- Tibbetts S.M., Milley J.E., Lall S.P. 2015. Chemical composition and nutritional properties of freshwater and marine microalgal biomass cultured in photobioreactors. *Journal of Applied Phycology*. Vol. 27. № 3. P. 1109–1119.
- Wang C., Qi M., Guo J., Zhou C. et al. 2022. The Active Phytohormone in Microalgae: The Characteristics, Efficient Detection, and Their Adversity Resistance Applications. *Molecules*. Vol. 27. № 1. 46 p.
- Wallace R.K., Waters P., Rikard F.S. 2008. Oyster Hatchery Techniques: SRAC Publication. № 4302. 6 p.
- Ward J.E., Shumway S.E. 2004. Separating the grain from the chaff: particle selection in suspension- and deposit-feeding bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. № 300. P. 83–130.
- REFERENCES**
- Gostyukhina O.B., Zakharova E.A. 2002. Technology of the sea cucumber (*Apostichopus japonicus*) larvae and juveniles rearing in the industrial conditions. *Abstracts of the VII All-Russian Conference on Commercial Invertebrates (in memory of B.G. Ivanov)*. Vladivostok. P. 278–280 (in Russian).
- Kalinina M.V., Tabelskaya A.S., Sukhin I.Yu. 2023. Role of external factors for cultivation of pacific oyster *Crassostrea gigas* at a hatchery in Primorye. 1. The influence of temperature on development, growth and survival of embryos and larvae. *Izvestiya TINRO*. V. 203. № 2. P. 427–442 (in Russian).
- Kovalev N.N., Leskova S.E., Mikheev E.V., Barsova E.A. 2024. Evaluation of the effect of auxins on growth and biochemical parameters of *Chaetoceros muelleri*. *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*. V. 16. № 3. P. 205–226 (in Russian).
- Kovalev N.N., Leskova S.E., Mikheev E.V. 2022. *Chaetoceros muelleri*: modulation of growth and composition by salicylic acid. *Agrarian Russia*. № 10. P. 13–18 (in Russian).
- Kovalev N.N., Leskova S.E., Mikheev E.V. 2023. Growth of *Isochrysis galbana* Parke, 1949 (*Haptophyta*) under mixotrophic conditions using salicylic acid. *Marine Biological Journal*. Vol. 8. № 1. P. 56–63 (in Russian).
- Kryuchkov V.G. 2014. Oyster farming. Explanatory Note (PP) and Economic calculations (ER). Kerch. 92 p. (in Russian).
- Larikova M.V. 2022. Growth and development of larvae of the *Apostichopus japonicus* on various feeds. *Proceedings of the VII International Scientific and Technical Conference “Actual problems of the development of biological resources of the World Ocean”*. Vladivostok. P. 119–123 (in Russian).
- Leskova S.E., Mikheev E.V., Kovalev N.N. 2022. Growth of *Isochrysis galbana* in mixotrophic conditions using gibberellic acid. *Journal of Agriculture and Environment*. № 2(22) (in Russian).
- Leskova S.E., Kovalev N.N. 2020. Microalgae as objects of nutrition for aquaculture. *Proceedings of the III National Scientific and Technical Conference “Innovative development of the fishing industry in the context of ensuring food security of the Russian Federation”*. Vladivostok. P. 61–65.
- Mokretsova N.D., Viktorovskaya G.I., Sukhin I.Yu. et al. 2012. Instructions on the technology of obtaining resilient trepang juveniles in the factory. Vladivostok: TINRO Center. 81 p. (in Russian).
- Novokshonova A.D., Khramtsov P.V., Rayev M.B. 2023. Application of *Chlorella*

- vulgaris* cultures in biotechnology and the food industry. *Bulletin of the Perm Federal Research Center*. № 1. P. 32-42.
- Patent № 2793471 C1 of the Russian Federation. Method of cultivation of unicellular microalgae *Chaetoceros muelleri* and *Isochrysis galbana* – live food for larvae of marine invertebrates. All-Russian Scientific Research Institute of Fisheries and Oceanography (V.D. Dzizyurov, I.Yu. Sukhin, O.B. Gostyukhina [and others]) (in Russian).
- Pirkova A.V., Ladygina L.V., Kholodov V.I. 2020. Biological and Biotechnical Aspects of Organization and Functioning of the Oyster Hatchery in the Black Sea. *Monograph*. Sevastopol: FITZ InBUM, 120 p. (in Russian).
- Romanenko E.A., Kosakovskaya I.V., Romanenko P.A. 2016. Phytohormones of microalgae: Biological role and involvement in the regulation of physiological processes. Pt. II. Cytokinins and gibberellins. *Algologiya*. V. 26. № 2. P. 203–229 (in Russian).
- Sitnik N.A. 2010. Growth and the energy budget of flat oyster (*Ostrea edulis*) in early ontogenesis. *Bulletin of the Dnipro State University. Biology. Ecology*. Vol. 1. № 18. P. 110–116 (in Russian).
- Kholodov V.I., Pirkova A.V., Ladygina L.V. 2010. Cultivation of mussels and oysters in the Black Sea. National Academy of Sciences of Ukraine, A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the South Seas. Sevastopol. 424 p. (in Russian).
- Agudo N. 2006. Sandfish hatchery techniques. Australian Center for International Agricultural Research, Secretariat of the Pacific Community and the WorldFish Center, Noumea, New Caledonia. 44 p.
- Asha P.S., Muthiah P. 2006. Effects of single and combined microalgae on larval growth, development and survival of the commercial sea cucumber *Holothuria spinifera*. *Aquaculture Research*. 37(2). P. 113–118.
- Barkia I., Saari N., Manning S.R. 2019. Microalgae for high-value products towards human health and nutrition. *Marine Drugs*. Vol. 17. № 5. P. 304.
- Bochenek E.A., Klinck J.M., Powell E.N., Hofmann E.E. 2001. A biochemically based model of the growth and development of *Crassostrea gigas* larvae. *Journal of Shellfish Research*. V. 20. № 1. P. 243–265.
- Choi K.S. 2008. Oyster capture-based aquaculture in the Republic of Korea. In A. Lovatelli and P.F. Holthus (eds). Capture-based aquaculture. Global overview. *FAO Fisheries Technical Paper*. № 508. Rome, FAO. P. 271–286.
- Costa F.D., Petton B., Mingant C. et al. 2016. Influence of one selected *Tisochrysis lutea* strain rich in lipids on *Crassostrea gigas* larval development and biochemical composition. *Aquaculture Nutrition*. № 22. P. 813–836.
- Duy N.D.Q. 2010. Seed production of sandfish (*Holothuria scabra*) in Vietnam. Southeast Asian Fisheries Development Center. Aquaculture Department.
- Duy N.D.Q., Pirozzi I., Southgate P.C. 2015. Ingestion and digestion of live microalgae and microalgae concentrates by sandfish, *Holothuria scabra*, larvae. *Aquaculture*. № 448. P. 256–261.
- Duy N.D.Q., Francis D.S., Pirozzi I., Southgate P.C. 2016. Use of micro-algae concentrates for hatchery culture of sandfish, *Holothuria scabra*. *Aquaculture*. № 464. P. 145–152.
- Dabbagh A.R., Sedaghat M.R. 2012. Breeding and rearing of the sea cucumber *Holothuria scabra* in Iran. *SPC Beche-de-mer information Bulletin*. № 32. P. 49–52.

- Falkowska M., Pietryczuk A., Piotrowska-Niczyporuk A. et al. 2011. The effect of gibberellic acid (GA₃) on growth, metal biosorption and metabolism of the green algae *Chlorella vulgaris* (Chlorophyceae) Beijerinck exposed to cadmium and lead stress. *Polish Journal of Environmental Studies*. Vol. 20. № 1. P. 53–59.
- Garpa T.J.S., Caasi O.J.C., Juinio-Meñez M.A. 2024. Metamorphic Success and Production cost of *Holothuria scabra* Reared on Microalgae Concentrates Compared with Live Microalgae. *The Philippine Journal of Fisheries*. Vol. 31. № 1. P. 109–125.
- Ginger W.K.K., Vera Chan, Dineshram R. et al. 2013. Larval and Post-Larval Stages of Pacific Oyster (*Crassostrea gigas*) Are Resistant to Elevated CO₂. *PLOS ONE*. Vol. 8. № 5. e64147.
- Helm M.M., Bourne N., Lovatell A. 2004. Hatchery culture of bivalves. A practical manual: FAO Fisheries Technical Paper. Rome: FAO. № 471. 177 p.
- Hofmann E.E., Powell E.N., Bochenek E.A., Klinck J.M., 2004. A modelling study of the influence of environment and food supply on survival of *Crassostrea gigas* larvae. *Journal of Marine Science. Technol.* № 61. P. 596–616.
- Hu C., Li H., Xia J. et al. 2013. Spawning, larval development and juvenile growth of the sea cucumber *Stichopus horrens*. *Aquaculture* s 404–405. P. 47–54.
- Ivy G., Giraspy D.A.B. 2006. Development of large-scale hatchery production techniques for the commercially important sea cucumber *Holothuria scabra* versicolor (Conand, 1986) in Queensland, Australia. *Beche-de-Mer Information Bulletin*. № 24. P. 28–34.
- Jusoh M., Loh S.H., Chuah T.S. et al. 2015. Indole-3-acetic acid (IAA) induced changes in oil content, fatty acid profiles and expression of four fatty acid biosynthetic genes in *Chlorella vulgaris* at early stationary growth phase. *Phytochemistry*. № 111. P. 65–71.
- Knauer J. 2011. Growth and survival of larval sandfish, *Holothuria scabra* (Echinodermata: Holothuroidea), fed different microalgae. *Journal of the World Aquaculture Society*. Vol. 42. № 6. P. 880–887.
- Kooijman S.A.L.M. 2000. Dynamic energy and mass budgets in biological systems. Cambridge University Press, Cambridge. 444 p.
- Kovalev N.N., Leskova S.E., Mikheev E.V. 2022a. Evaluation of salicylic acid effect on *Tetraselmis suecica* growth, biochemical composition and caloric value. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. IOP Publishing. Vol. 981. № 4. P. 042001.
- Kovalev N.F., Leskova S.Y., Mikheev Y.V. et al. 2022b. The effect of gibberellic acid on the production characteristics and biochemical parameters of *Tetraselmis suecica* in an enrichment culture. *KnE Life Sciences*. P. 228–235.
- Li L., Li Q., Sun X., Kong L. 2011. Effects of temperature and salinity on larval growth, survival, and development of the sea cucumber *apostichopus japonicu*. *North American Journal of Aquaculture*. Vol. 73. № 3. P. 296–303.
- Madani N.S.H., Shamsaie Mehrgan M., Hosseini Shekarabi S.P., Pourang N. 2021. Regulatory effect of gibberellic acid (GA₃) on the biomass productivity and some metabolites of a marine microalga, *Isochrysis galbana*. *Journal of Applied Phycology*. Vol. 33. № 1. P. 255–262.
- Mapstone G.M. 1970. Feeding activities of veligers of *Nassarius reticulatus* and *Crepidula fornicata* and the use of artificial foods in maintaining cultures of these larvae. *Helgolander Wiss. Meeresunters*. № 20. P. 505–575.

- Marshall R., McKinley S., Pearce C.M. 2010. Effects of nutrition on larval growth and survival in bivalves. *Reviews in Aquaculture*. Vol. 2. № 1. P. 33–55.
- Morgan A.D. 2001. The effect of food availability on early growth, development and survival of the sea cucumber *Holothuria scabra* (Echinodermata: Holothuroidea). *SPC Beche-de-Mer Information Bulletin*. № 14. P. 6–12.
- Militz T.A., Leini E., Duy N.D.Q., Southgate P.C. 2018. Successful large-scale hatchery culture Advances in sea cucumber aquaculture and management. *FAO Fisheries Technical Paper* № 463. Rome, Italy: FAO. P. 333–346.
- Mutanda T., Naidoo D., Bwapwa J.K., Anandraj A. 2020. Biotechnological applications of microalgal oleaginous compounds: Current trends on microalgal bioprocessing of products. *Frontiers in Energy Research*. № 8.
- Piotrowska-Niczyporuk A., Bajguz A. 2014. The effect of natural and synthetic auxins on the growth, metabolite content and antioxidant response of green alga *Chlorella vulgaris* (Trebouxiophyceae). *Plant Growth Regulation*. Vol. 73. P. 57–66.
- Powell E.N., Bochenek E.A., Klinck J.M., Hofmann E.E. 2002. Influence of food quality and quantity on the growth and development of *Crassostrea gigas* larvae: a modeling approach. *Aquaculture*. № 210. P. 89–117.
- Ren J.S., Schiel D.R. 2008. A dynamic energy budget model: parameterisation and application to the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in New Zealand waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. № 361. P. 42–48.
- Rosa M., Padilla D.K. 2020. Changes in Food Selection through Ontogeny in *Crassostrea gigas* Larvae. *The Biological Bulletin*. Vol. 238. № 1. P. 54–63.
- Rosa M., Ward J.E., Frink A., Shumway S.E. 2017a. Effects of surface properties on particle capture by two species of suspension-feeding bivalve molluscs. *American Malacological Bulletin*. № 35. P. 181–188.
- Rosa M., Ward J.E., Holohan B.A. et al. 2017b. Physicochemical surface properties of microalgae and their combined effects on particle selection by suspension-feeding bivalve mollusks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. № 486. P. 59–68.
- Seemashree M.H., Chauhan V.S., Sarada R. 2022. Phytohormone supplementation mediated enhanced biomass production, lipid accumulation, and modulation of fatty acid profile in *Porphyridium purpureum* and *Dunaliella salina* cultures. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. Vol. 39. P. 102253.
- Salama E.S. et al. 2017. Interactive effect of indole-3-acetic acid and diethyl aminoethyl hexanoate on the growth and fatty acid content of some microalgae for biodiesel production. *Journal of Cleaner Production*. V. 168. P. 1017–1024.
- Shumway S.E., Ward J.E., Heupel E. et al. 2014. Observations of feeding in the common Atlantic slipper snail *Crepidula fornicata* L., with special reference to the “mucus net”. *Journal of Shellfish Research*. № 33. P. 279–291.
- Saud Shah, Xiuling Li, Zhaoyu Jiang et al. 2022. Exploration of the phytohormone regulation of energy storage compound accumulation in microalgae. *Food Energy Secur.* № 11. e418.
- Suresh Kumar K., Dahms Hans Uwe, Won Eun Ji et al. 2015. Microalgae – A promising tool for heavy metal remediation. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. V. 113. P. 329–352.
- Tibbetts S.M., Milley J.E., Lall S.P. 2015. Chemical composition and nutritional

- properties of freshwater and marine microalgal biomass cultured in photobioreactors. *Journal of Applied Phycology*. Vol. 27. № 3. P. 1109–1119.
- Wang C., Qi M., Guo J., Zhou C. et al. 2022. The Active Phytohormone in Microalgae: The Characteristics, Efficient Detection, and Their Adversity Resistance Applications. *Molecules*. Vol. 27. № 1. 46 p.
- Wallace R.K., Waters P., Rikard F.S. 2008. Oyster Hatchery Techniques: SRAC Publication. № 4302. 6 p.
- Ward J.E., Shumway S.E. 2004. Separating the grain from the chaff: particle selection in suspension- and deposit-feeding bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. № 300. P. 83–130.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ INFORMATION ABOUT THE AUTHOR

Лескова Светлана Евгеньевна – Дальневосточный федеральный университет; 690922, Россия, Владивосток; кандидат биологических наук, доцент кафедры биоразнообразия и морских биоресурсов Института Мирового океана (Школа); leskova.se@dvfu.ru. SPIN-код: 5124-2384, Author ID: 960459; Scopus ID: 58500521600.

Leskova Svetlana Evgenievna – Far Eastern Federal University FEFU; 690922, Russia, Vladivostok; Candidate of Biological Sciences, Assistant Professor of the Biodiversity and Marine Bioresources Chair of Institute of the World Ocean (School); leskova.se@dvfu.ru. SPIN-code: 5124-2384, Author ID: 960459; Scopus ID: 58500521600.

Ковалев Николай Николаевич – Дальневосточный федеральный университет; 690922, Россия, Владивосток; доктор биологических наук, старший научный сотрудник, профессор кафедры биохимии и биотехнологии Института Мирового океана (Школа); kovalevnn61@yandex.ru. SPIN-код: 4406-9654, Author ID: 96894; Scopus ID: 7005804649.

Kovalev Nikolay Nikolaevich – Far Eastern Federal University FEFU, 690922, Russia, Vladivostok; Doctor of Biological Sciences, Senior Researcher, Professor of the Biochemistry and Biotechnology Chair of Institute of the World Ocean (School); kovalevnn61@yandex.ru. SPIN-code: 4406-9654, Author ID: 96894; Scopus ID: 7005804649.

Злобина Анастасия Сергеевна – Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет; 690089, Россия, Владивосток; студент; arlycaunce97@mail.ru. SPIN-код: 7573-7276, Author ID: 1291891.

Zlobina Anastasia Sergeevna – Far Eastern State Technical Fisheries University; 690089, Russia, Vladivostok; Student; arlycaunce97@mail.ru. SPIN-code: 7573-7276, Author ID: 1291891.

Ларикова Мария Валерьевна – Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет; 690089, Россия, Владивосток; студент; larikova_mariya@mail.ru. SPIN-код: 6744-6915, Author ID: 1290458.

Larikova Maria Valeryevna – Far Eastern State Technical Fisheries University; 690089, Russia, Vladivostok; Student; larikova_mariya@mail.ru. SPIN-code: 6744-6915, Author ID: 1290458.

Михеев Евгений Валерьевич – Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет; 690087, Россия, Владивосток; кандидат технических наук, старший научный сотрудник Научно-исследовательского института инновационных биотехнологий; zhenyasuper79@mail.ru. SPIN-код: 1244-4962, Author ID: 964637; Scopus ID: 6602626984.

Mikheev Evgeny Valerevich – Far Eastern State Technical Fisheries University; 690089, Russia, Vladivostok; Candidate of Technical Sciences, Senior Researcher of the Research Institute of Innovative Biotechnology; zhenyasuper79@mail.ru. SPIN-code: 1244-4962, Author ID: 964637; Scopus ID: 6602626984.

Статья поступила в редакцию 12.05.2025; одобрена после рецензирования 20.06.2025; статья принята к публикации 23.06.2025.

The article was submitted 12.05.2025; approved after reviewing 20.06.2025; accepted for publication 23.06.2025.

Для цитирования: Лескова С.Е., Ковалев Н.Н., Злобина А.С., Ларикова М.В., Михеев Е.В. 2025. Влияние гормональной модификации состава микроводорослей на развитие личинок беспозвоночных. *Вестник Камчатского государственного технического университета*. Вып. 72. С. 61–86. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2025-72-61-86>.

For citation: Leskova S.E., Kovalev N.N., Zlobina A.S., Larikova M.V., Mikheev E.V. 2025. The effect of hormonal modification of microalgae composition on the development of invertebrate larvae. *Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tehnikeskogo universiteta (Bulletin of Kamchatka State Technical University)*. Iss. 72. P. 61–86. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2025-72-61-86>.

Научная статья

УДК [574.2+ 574.5: 595.36]"2018-2019"(470.26)

DOI: 10.17217/2079-0333-2025-72-87-106

**БИОЛОГИЯ *PONTOGAMMARUS ROBUSTOIDES* (G.O. SARS, 1894)
(MALACOSTRACA: AMPHIPODA: PONTOGAMMARIDAE)
ИЗ ОЗЕРА ВИШТЫНЕЦКОГО В 2018–2019 ГОДАХ**

Ширяева Н.С., Судник С.А.

Калининградский государственный технический университет, Калининград, Советский проспект, 1.

Pontogammarus robustoides – понто-каспийский вид, важный в донных гидробиоценозах, в том числе озера Виштынецкого Калининградской области, имеющего ледниковое происхождение. Анализ 462 особей показал различие в половом составе (равное соотношение полов в ноябре 2018 г. и численное доминирование самок в 1,5 раза в апреле 2019 г.); ювенильные особи не встречены. Общая длина тела особей составила 3,5–17,1 мм; самцы достигали более крупных размеров, чем самки, но их преобладающие размеры были близки. Среди самок численно доминировали особи без яиц (3,5–14,6 мм). Яйценосные самки в апреле 2019 г. вынашивали эмбрионы на ранних стадиях развития; размер первого нереста – 8,6 мм. Начало нерестового сезона вида в озере – конец марта – начало апреля. Плодовитость достигала 60 яиц, длина только что отложенных яиц (0,4–0,60) × (0,3–0,54) мм.

Ключевые слова: амфиподы, Виштынецкое озеро, плодовитость, размеры яиц, соотношение полов, *Pontogammarus robustoides*.

Original article

**BIOLOGY OF *PONTOGAMMARUS ROBUSTOIDES* (G.O. SARS, 1894)
(MALACOSTRACA: AMPHIPODA: PONTOGAMMARIDAE)
FROM LAKE VISHTYNETSKY IN 2018–2019**

Shiryayeva N.S., Sudnik S.A.

Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad, Sovetskiy Prospekt 1.

Pontogammarus robustoides – a Ponto-Caspian species important in bottom hydrobiocenoses, including Lake Vishtynetsky in the Kaliningrad region, having glacial origin. Analysis of 462 individuals showed a difference in sexual composition (equal sex ratio in November 2018 and dominance of females by 1.5 times in April 2019); juvenile individuals were not encountered. The total body length of individuals was 3.5–17.1 mm; males reached larger sizes than females, but their predominant sizes were close. Females nonbearing eggs (3.5–14.6 mm) were numerically dominant among females. Females in April 2019 carried embryos in early stages of development; the first spawning size was 8.6 mm. The beginning of spawning season was late March to early April. Fecundity reached 60 eggs; length of newly laid eggs was (0.4–0.6) × (0.3–0.54) mm.

Key words: amphipods, Vishtynets Lake, fecundity, egg sizes, sex ratio, *Pontogammarus robustoides*.

ВВЕДЕНИЕ

Разноногие раки (амфиподы, Amphipoda) – одна из крупнейших групп высших раков (Malacostraca), по числу видов уступающая лишь десятиногим и равноногим ракам, играют важную роль в процессах трансформации веществ и энергии в биологических процессах водоемов, в питании ряда рыб, в том числе промысловых пород, и водных птиц [Грезе, 1977; Kelleher et al., 2000; Kostrzewa, Grabowski, 2003; Любина, Саяпин, 2008].

Pontogammarus robustoides (G.O. Sars, 1894) принадлежит к комплексу понто-каспийских реликтовых гаммарид, характерен для солоноватых и опресненных заливов, прибрежных озер и лагун, эстуариев рек, хорошо переносит условия существования в стоячих водоемах. Отнесен к хищным животным или полифагам; молодь и особи среднего размера вида потребляют в основном растительный детрит и водоросли. Живет на различных грунтах, часто встречается массово среди зарослей макрофитов. В естественном ареале *P. robustoides* обнаружен в солоноватых и пресноводных заливах Черного, Азовского и Каспийского морей, прибрежных озерах, лагунах, низовьях и лиманах крупных рек Понто-Каспийского бассейна: Волги, Дона, Буга, Террека, Куры, Кубани, Днепра, Днестра, Дуная, Прута [Мордухай-Болтовской, 1960; Grabowski et al., 2007; Grabowski, 2011].

Распространение вида в новые регионы в России и мире в целом – результат как естественного распространения амфипод по водотокам, так и деятельности человека (судоходства, преднамеренной интродукции и т. п.) [Березина, Фенева, 2018].

На территории бывшего СССР в 1960-х годах вид был интродуцирован в несколько плотинных водохранилищ в Грузии, Украине и Литве, в том числе в Каунасское

искусственное водохранилище на реке Неман (Немунас, Литва), а затем в Куршский залив Балтийского моря и многие озера в Литве [Gasiunas, 1965; Arbaciauskas, 2002]. В 1999 г. *P. robustoides* впервые обнаружили в Финском заливе Балтийского моря [Berezina, Panov, 2003], и уже в 2011 г. в заливе встречался массово [Березина, Петряшев, 2012].

За период 1999–2005 гг. вид зарегистрирован в большинстве латвийских рек, впадающих в Балтийское море [Grudule et al., 2007], в 2009 г. найден в прибрежной зоне Рижского залива, отмечается в водоемах северной Польши и Германии [Kalinina, Berezina, 2010; Grabowski, 2011; Гусев и др., 2012]. Встречается в водоемах Турции, Кавказа, Румынии, Болгарии и Украины [Мордухай-Болтовской и др., 1969; Jazdzewski, 1980]. В последнее время *P. robustoides* активно расширяет свой ареал в бассейне р. Дунай и в 2017 г. впервые отмечен в Нидерландах [Moedt, Naaren, 2018].

Успешной интродукции этого вида амфипод способствуют его быстрая адаптация к изменениям солености воды, устойчивость к загрязнению, формирование крупных популяций с высокой плотностью особей [Мордухай-Болтовской, 1960]. Большинство авторов [Gumuliauskaitė, Arbaciauskas и др., 2008] отмечают негативное влияние *P. robustoides* на богатство, биоразнообразие и биомассу аборигенных видов макрозообентоса водоемов Европы: он – агрессивный хищник, способный подавлять местные виды, переносчик целого ряда паразитов рыб, в частности трематод. Получил статус вида с высоким уровнем воздействия на нативные сообщества, занесен в «черный список» видов для внутренних вод Европы [Panov et al., 2009; Курина, 2014].

В настоящее время в водах Калининградской области *P. robustoides* – обычный

и массовый компонент донных зооценозов в Вислинском и Куршском заливах, отмечен в реках Преголе, Дейме, Немане, Приморской, Шешупе, в озере Виштынецком, а также Форелевом, Шенфлиз [Гусев и др., 2014; Березина, 2018; Буруковский, Судник, 2018].

Есть данные о распространении, размерном и половом составе, особенностях размножения, плодовитости вида из других мест обитания [Мордухай-Болтовской и др., 1969; Jażdżewska, Jażdżewski, 2008; Семенченко и др., 2013; Курина, 2014; Макаренко, 2015; Курина, 2018]. Для *P. robustoides* из вод региона описана только встречаемость в ряде водоемов и известна численность в Куршском заливе [Буруковский и др., 2019]. О биологии вида из Виштынецкого озера данных нет.

Целью нашей работы было охарактеризовать особенности полового, размерного состава и размножения *Pontogammarus robustoides* из озера Виштынецкого по состоянию на ноябрь 2018 г. и апрель 2019 г.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал исследования – восемь проб (462 особи) *P. robustoides*, собранных сотрудниками кафедры ихтиологии и экологии ФГБОУ ВО «КГТУ» в ходе экспедиционных исследований озера Виштынецкого Калининградской области в ноябре 2018 г. и апреле 2019 г. (табл. 1). Материал собран в прибрежной зоне озера (глубина 0,6–1,0 м) вручную гидробиологическим скребком,

протягивая его в пределах изучаемой площади на расстояние 0,3–1,0 м и отбирая грунт вместе с песком и галькой.

Выбранных из грунта рачков фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Станции отбора проб (они – часть стандартных мониторинговых станций на озере) показаны на рисунке 1.

Характеристика станций отбора проб: № 42 – район базы отдыха «ЮЭС»; № 5 – вход в Утиный залив, зарослевый участок озера; № 6 – район гостевого дома «Виштынец», рядом – неорганизованный кемпинг; № 21 – район Научной-экспериментальной базы промышленного рыболовства «МариНПО»; № 11 – исток реки Писсы с зоной пляжного отдыха. С начала 1980-х годов в прибрежной части водоема по причинам возросшей антропогенной нагрузки, значительного снижения уровня озера отмечается увеличение трофического статуса – до мезотрофного [Кривоускова и др., 2017; Шибалева, Кривоускова, 2019].

Биологические характеристики бокоплавов анализировались с помощью бинокулярного микроскопа Micray BS-200. Анализ включал видовую идентификацию [Буруковский и др., 2019], определение пола, измерение длины тела, у яйценосных самок – описание состояния репродуктивной системы: оценку стадии развития эмбрионов, вынашиваемых в выводковой (марсупиальной) сумке, величины плодовитости (количество вынашиваемых эмбрионов и молоди).

Таблица 1. Материал *P. robustoides*, собранный из озера Виштынецкого в ноябре 2018 и апреле 2019 гг.

Table 1. Specimens of *P. robustoides* collected from Lake Vishtynetsky in November 2018 and April 2019

Номер станции	Кол-во особей, экз.		Глубина отбора, м		Протяжка орудия лова по дну, м	
	24.11.2018	11.04.2019	24.11.2018	11.04.2019	24.11.2018	11.04.2019
42	7	106	1,0	0,9	0,7	1,0
5	11	47	0,7	0,6	0,7	1,0
6	64	163	1,0	0,6	1,0	1,0
21	45	—	0,9	—	0,3	—
11	—	19	—	0,6	—	1,0
Всего особей, экз.	127	335				

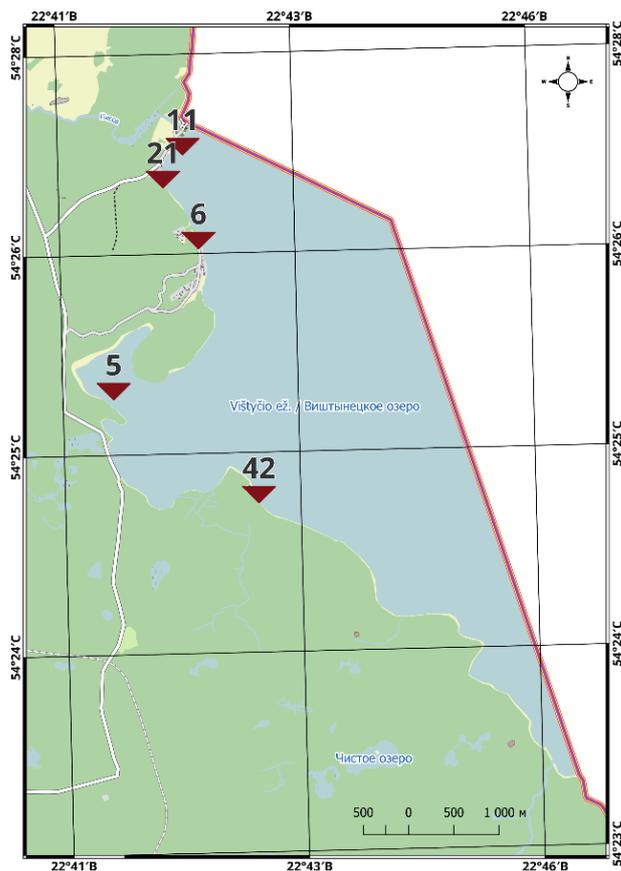


Рис. 1. Станции отбора проб *P. robustoides* в озере Виштынецком в 2018–2019 гг. (42, 5, 6, 21 и 11 – номера мониторинговых станций) [ориг., автор – Е.М. Панкратов]

Fig. 1. Sampling stations in Lake Vishtynetsky in 2018–2019 for collecting *P. robustoides* (42, 5, 6, 21 and 11 – monitoring station numbers) [original, author – Е.М. Pankratov]

Пол амфипод определялся по наличию (характеризовало самок) или отсутствию (характеризовало самцов) оостегитов [Grabowski et al., 2007].

При оценке длины тела (ДТ) измерялось расстояние вдоль средней линии спины особи (при выпрямленном теле рачка) от переднего края головы, включая рострум, до основания тельсона, то есть до конца последнего сегмента тела [Грезе, 1977; Williams, 1978].

При анализе состояния репродуктивной системы самок подразделяли на пять групп (описание шкалы приведено в тексте). У яйценосных самок проводили оценку стадии развития эмбрионов, вынашиваемых в выводковой сумке, по оригинальной пятибалльной шкале [Ширяева,

Судник, 2024], составленной с использованием таких шкал для ряда других видов амфипод [Dahl, 1946; Scarpini, 2002]. Величина разовой реализованной плодовитости (количество яиц с эмбрионами) определялась прямым подсчетом объектов в камере Богорова. При оценке размеров яиц не менее чем у 10 яиц с точностью 0,01 мм измеряли большой и малый диаметр, определяли их средние значения; объем яиц рассчитывали по формуле (1):

$$V = 3,14 \times X \times Y^2 / 6, \quad (1)$$

где X – большой диаметр яйца, мм;
 Y – малый диаметр яйца, мм.

Статистическая обработка выполнена в программе Excel-2016 для Windows 10.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Нужно отметить, что в ноябре 2018 г. на всех станциях отбора проб собрано меньше особей *P. robustoides*, чем в апреле 2019 г. (рис. 1), при этом – как самцов, так и самок (табл. 2). Наиболее количественно обильные пробы вида, как в 2018 г., так и в 2019 г., собраны на станции № 6. На двух соседних станциях (№ 11 и № 21) в два соседних года наблюдалась разная встречаемость рачков вида: в 2018 г. особи вида не отмечены в пробе со станции № 11, а в 2019 г. – со станции № 21. Возможно, условия среды обитания на станции отбора пробы № 6 были более подходящими для обитания вида *P. robustoides*, или же рачки на станциях их отсутствия или малочисленного сбора при опасности быть пойманными могли зарыться в грунт или спрятаться в укрытиях на дне озера, что описано для вида [*Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894)].

Половой состав

Соотношение полов в пробах ноября 2018 г. варьировалось незначительно, в среднем приближаясь к равному (табл. 2). В апреле 2019 г. половой состав проб существенно отличался от такого в ноябре 2018 г.: количество самок превышало количество самцов в 1,2–1,8 раза (табл. 2).

В других частях ареала, например Великих Мазурских озерах (Северо-Восточная Польша) в 2007 г., в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах в 2009–2012 гг., численность самок *P. robustoides*

в 1,5 раза превышала таковую самцов [Курина, 2016; Jażdżewska, Jażdżewski, 2008]. Также и для популяций ряда других видов гаммарид (*Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) и *Dikerogammarus caspius* (Pallas, 1771)) из Куйбышевского и Саратовского водохранилищ в период размножения отмечено численное доминирование самок [Курина, 2016]. Это схоже с наблюдаемым нами в апрельских пробах *P. robustoides* 2019 г. из оз. Виштынецкого. В целом считается, что преобладание в популяциях самок свидетельствует о стабильности развития и воспроизводства вида [Kurandina, 1975].

Размерный состав

В целом в ноябре 2018 и апреле 2019 гг. общая длина тела *P. robustoides* из озера Виштынецкого составила 3,5–17,1 мм. Максимальные размеры тела самцов достигали более крупных, чем у самок, значений: ДТ самок 3,5–14,7 мм, самцов 4,0–17,1 мм (табл. 3), что наблюдалось и другими авторами для вида в целом (у самок – 15,5 мм, самцов – 18 мм) [Буруковский, Судник, 2018]. Для водоемов Беларуси описаны случаи достижения самками вида размеров тела 18 мм, кроме того, здесь минимальные размеры тела *P. robustoides*, при которых возможно было определить половую принадлежность, равнялись 4,5 мм [*Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894)]. Ювенильные особи в пробах, исследованных нами, не встречены, но, очевидно, что их преобладающие размеры должны быть менее 3,5 мм.

Таблица 2. Половой состав *P. robustoides* в озере Виштынецком в 2018 и 2019 гг.

Table 2. Sexual composition of *P. robustoides* in Lake Vishtynetsky in 2018 and 2019

№ станции	Ноябрь 2018 года			Апрель 2019 года		
	Кол-во особей, экз.		Соотношение полов (♂♂ : ♀♀)	Кол-во особей, экз.		Соотношение полов (♂♂ : ♀♀)
	самцы	самки		самцы	самки	
42	4	3	1,3 : 1	37	69	1 : 1,8
5	6	5	1,2 : 1	18	29	1 : 1,6

Окончание табл. 2

The end of the Table 2

№ станции	Ноябрь 2018 года			Апрель 2019 года		
	Кол-во особей, экз.		Соотношение полов (♂♂ : ♀♀)	Кол-во особей, экз.		Соотношение полов (♂♂ : ♀♀)
	самцы	самки		самцы	самки	
6	33	31	1,1 : 1	72	91	1 : 1,2
21	21	24	1 : 1,1	-	-	-
11	-	-	-	7	12	1 : 1,7

Таблица 3. Длина тела самцов и самок *P. robustoides* из озера Виштынецкого в 2018–2019 гг. (*SD* – стандартное отклонение)

Table 3. Body length of males and females of *P. robustoides* from Lake Vishtynetsky in 2018–2019 (*SD* – standard deviation)

№ станции	Ноябрь 2018 года		Апрель 2019 года	
	Диапазон длины тела, среднее ± <i>SD</i> , мм			
	самцы	самки	самцы	самки
42	4,0–9,1	3,5–6,5	9,3–14,2	4,7–14,6
	6,1 ± 2,33	5,1 ± 1,51	12,1 ± 1,21	11,5 ± 1,60
5	10,4–14,2	4,8–13,5	8,0–16,3	6,1–12,5
	11,8 ± 1,32	10,3 ± 3,33	10,7 ± 2,00	9,8 ± 1,82
6	5,7–13,4	4,9–12,7	6,7–13,7	4,0–14,0
	10,2 ± 1,94	8,2 ± 2,10	10,3 ± 1,82	9,9 ± 2,2
21	5,1–17,1	5,1–14,4	-	-
	11,8 ± 3,06	10,8 ± 2,45	-	-
11	-	-	10,1–13,7	7,8–14,7
	-	-	11,6 ± 1,08	11,9 ± 1,75
Всего	4,0–17,1	3,5–14,4	6,7–16,3	4,0–14,7
	10,6 ± 2,71	9,2 ± 2,74	10,9 ± 1,83	10,5 ± 2,09

Вид *P. robustoides* – широко распространенный вид в ряде водоемов Европы. Известно, что максимальная длина его тела в Каспийском море достигала 18,0 мм, в водохранилищах Средней и Нижней Волги – 20,2 мм, а в реке Висле – 21,0 мм [Курина, 2018]. Все эти значения превышают полученный нами максимальный размер тела особей *P. robustoides* из озера Виштынецкого Калининградской области (17,1 мм), но это может измениться по результатам следующих исследований биологии этой популяции.

Самые крупные самцы и крупные самки встречены нами в пробе из оз. Виштынецкого за ноябрь 2018 г. со станции № 21 (ДТ 17,1 мм), а самки – в апреле 2019 г. (ДТ 14,7 мм), со станции № 11, располо-

женной рядом со станцией № 21; на станции № 42 в апреле 2019 г. тоже отмечены крупные самки вида. Наименьшие размеры тела самок и самцов в ноябре 2018 г. наблюдались на станции № 42, а в апреле 2019 г. – на станции № 6 (табл. 3).

В малочисленном сборе ноября 2018 г. наибольшее количество самок относилось к размерной группе 9–13 мм и малой группе 6–7 мм; в сборе апреля 2019 г. преимущественно преобладали самки этой же группы – 9–13 мм с модой 11–12 мм (рис. 2). Что касается самцов, то и в ноябре 2018 г., и в апреле 2019 г. преобладали в целом мужские особи схожей с самками размерной группы – 9–13 мм, а мода 11–12 мм наблюдалась в 2018 г. (рис. 2). Можно сделать вывод в целом о достаточно

близких преобладающих размерах у самцов и самок вида из оз. Виштынецкого в 2018 и 2019 гг.

Оценка отличий размерного состава самок и самцов в более многочисленных сборах с разных станций в апреле 2019 г. (рис. 3) показала следующее: на станциях

преобладали довольно крупные самки достаточно схожих размеров (с модами 10 и 11–13 мм), на станции № 42 доминировали более крупные особи (мода 12–13 мм), чем особи с других станций, а на станции № 6 – более мелкие особи (мода 9–10 мм), что отражено и в таблице 3.

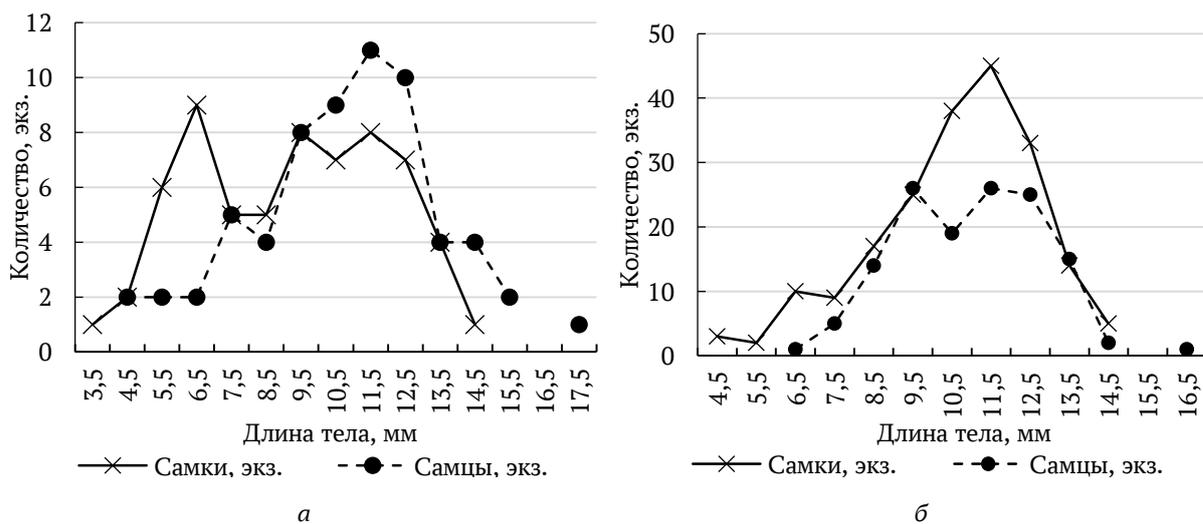


Рис. 2. Размерный состав самок и самцов *P. robustoides* из озера Виштынецкого: а – ноябрь 2018 г.; б – апрель 2019 г.

Fig. 2. Size composition of females and males of *P. robustoides* from Lake Vishtynetsky: а – November 2018; б – April 2019

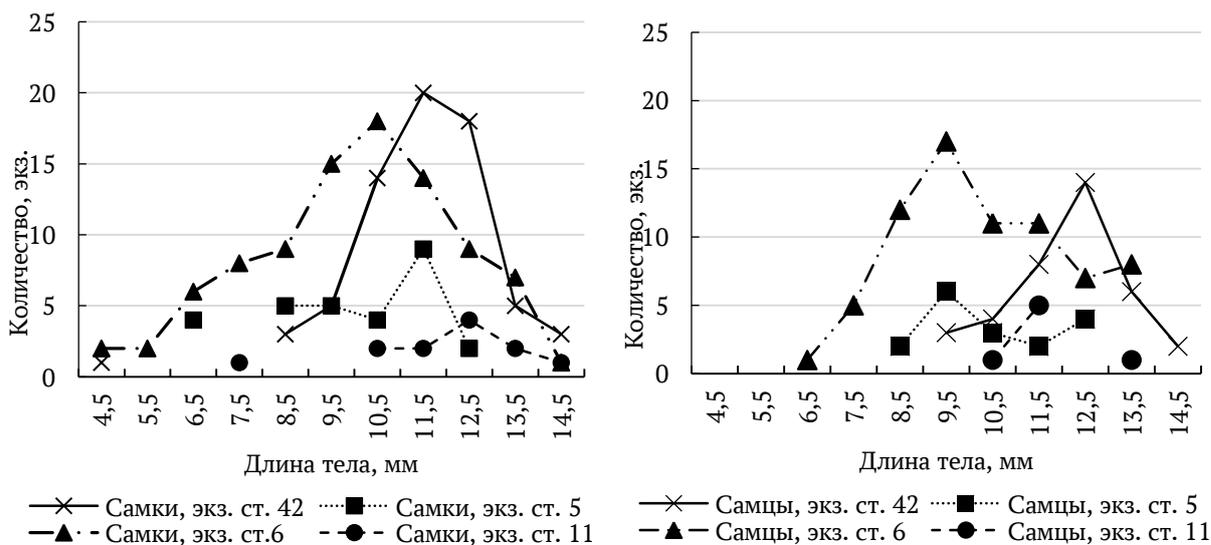


Рис. 3. Размерный состав самок и самцов *P. robustoides* с четырех станций в озере Виштынецком в апреле 2019 г.

Fig. 3. Size composition of *P. robustoides* females and males from four stations in Lake Vishtynetsky in April 2019

Сравнительный анализ средних размеров разнополых особей, собранных с разных станций, выполненный с применением критерия Стьюдента, показал достоверные различия ($t_{\text{стат}} > t_{\text{табл}}$) размеров самок и размеров самцов на ряде станций (табл. 3 и 4): размеры самцов в ноябре 2018 г. могли отличаться в 1,2–1,9 раза, самок – схожим образом – в 1,3–2,1 раза; в апреле 2019 г. размеры как самцов, так и самок отличались мало – в 1,1–1,2 раза.

Особи *P. robustoides* из оз. Виштынецкого достигали не самых крупных максимальных размеров тела из возможных для особей вида в разных частях ареала (табл. 5). А более крупные, по сравнению с особями вида из других водоемов, средние размеры

самцов и самок из оз. Виштынецкого, вероятно, объясняются малым количеством пойманных из этого озера мелких особей *P. robustoides*, что требует проверки при продолжении исследований популяции вида оз. Виштынецкого.

Репродуктивная характеристика самок

Для оценки стадий репродуктивного состояния самок за основу взяты шкалы, разработанные рядом исследователей, доработав их, в соответствии с нашими наблюдениями, выполненными при исследовании самок *P. robustoides* (табл. 6).

Яйценосные самки встречены только в пробах за апрель 2019 г. (табл. 7).

Таблица 4. Результаты сравнительного анализа с применением критерия Стьюдента ($t_{\text{стат}}$; $t_{\text{табл}}$) средних размеров особей *P. robustoides* из озера Виштынецкого в 2018–2019 гг. (x – кратное сравнение средних размеров тела)

Table 4. Results of a comparative analysis using the Student's criterion (t_{stat} ; t_{able}) of the average size of *P. robustoides* individuals from Lake Vishtynetsky in 2018–2019 (x – fold comparison of average body size)

Номер станции для сравнения	Ноябрь 2018						Апрель 2019					
	Самцы			Самки			Самцы			Самки		
	$t_{\text{стат}}$	$t_{\text{табл}}$	x									
(№ 42) и № 5	4,49	2,78	1,9	3,02	2,45	2,0	2,67	2,07	1,1	4,19	2,01	1,2
(№ 42) и № 6	3,37	2,78	1,7	3,27	3,18	1,6	6,15	1,98	1,2	5,31	1,98	1,2
№ 5 и № 6	2,64	2,26	1,2	1,37	2,57	–	0,83	2,06	–	0,09	2,00	–
№ 42 и № 21	4,27	2,57	1,9	5,65	2,78	2,1	–	–	–	–	–	–
№ 5 и № 21	0,05	2,09	–	0,30	2,57	–	–	–	–	–	–	–
№ 6 и № 21	2,19	2,04	1,2	4,10	2,01	1,3	–	–	–	–	–	–
№ 42 и № 11	–	–	–	–	–	–	1,11	2,26	–	0,80	2,14	–
№ 5 и № 11	–	–	–	–	–	–	1,38	2,09	–	3,40	2,08	1,2
№ 6 и № 11	–	–	–	–	–	–	2,81	2,23	1,1	3,66	2,12	1,2

Таблица 5. Размеры (длина тела, мм) *P. robustoides* в разных частях ареала (SD – стандартное отклонение)

Table 5. Sizes (body length, mm) of *P. robustoides* in different parts of areal (SD – standard deviation)

Водоем	Диапазон		Среднее $\pm SD$		Источник
	♀	♂	♀	♂	
Виштынецкое озеро	3,5–14,7	4,0–17,1	10,2 \pm 2,32	10,7 \pm 2,15	[наши данные]
р. Сож (Беларусь)	5,9–10,2	5,7–11,5	8,1	8,6	[Макаренко, 2015]
р. Днепр (Беларусь)	–	12,2	–	–	[Семченко и др., 2013]
Великие Мазурские озера	5,5–13,5	5,0–11,5	–	–	[Jażdżewska, Jażdżewski, 2008]
Куйбышевское водохранилище	2,2–20,2		7,8 \pm 0,4		[Курина, 2018]
Саратовское водохранилище	1,5–19,2		6,2 \pm 0,3		[Курина, 2018]

Таблица 6. Стадии репродуктивного состояния самок амфипод

Table 6. Stages of reproductive condition of female amphipods

Стадия репродуктивного состояния	Шкала Ченнеруд Kjennerud (1952) [Икко, 2009] для видов рода <i>Gammarus</i>	Шкала Дитрих, Джабриилова (2005) для <i>Talitrus saltator</i> (Montagu, 1808)	Шкала Базикалова (1941) для видов рода <i>Gammarus</i>	Шкала Ширяева, Судник (2024) для <i>Pontogammarus robustoides</i>
I	молодые самки с зачатками пластинок выводковой камеры	молодые самки, у которых отсутствуют даже зачаточные признаки выводковой камеры	молодые самки с едва заметными зачатками пластинок выводковой камеры	молодые самки с едва заметными пластинками выводковой камеры (марсупиальной сумки), лишенными волосков; самки яйца не вынашивают
II	самки, вынашивающие яйца	самки имеют зачатки пластинок выводковой камеры	самки с развитыми, но лишенными волосков пластинками выводковой камеры	самки с развитой выводковой камерой, но ее пластинки лишены волосков; яйца не вынашивают
III	самки, вынашивающие яйца с развивающимися эмбрионами	самки, готовящиеся к откладке яиц: зачатки пластинок их выводковой камеры тонкие, могут иметь ответвления, достигают жаберных пузырьков	самки с яйцами в выводковой камере	половозрелые самки, вынашивающие в выводковой камере яйца с эмбрионами на разных стадиях развития; пластинки камеры имеют волоски
IV	в выводковой камере самок вынашивается уже сформированная молодь, готовая к выходу из камеры	яйценосные самки: «ветви» пластинок выводковой камеры скреплены между собой крючками, камера заполнена эмбрионами	самки с молодью в выводковой камере	в выводковой камере самок вынашивается уже сформированная молодь
V	самки с пустыми выводковыми камерами, выметавшие молодь	выводковая камера демонстрирует максимальную степень своего развития, но вылупившихся из яиц ювенильных рачков уже нет – они покинули камеру	самки с уже опустевшей выводковой камерой, еще не успевшие перелинять после выхода молоди и сохранившие большие, снабженные волосками пластинки выводковой камеры	самки с уже опустевшей выводковой камерой, еще не успевшие перелинять после выхода молоди и сохранившие снабженные волосками пластинки выводковой камеры
VI	–	длина широких пластинок камеры максимальная, но волосков на них нет	–	–

Таблица 7. Репродуктивное состояние самок *P. robustoides* из озера Виштынецкого в ноябре 2018 г. и апреле 2019 г. (*SD* – стандартное отклонение)Table 7. Reproductive condition of female *P. robustoides* from Lake Vishtynetsky in November 2018 and April 2019 (*SD* – standard deviation)

Дата сбора	Самки без яиц, стадия I		Самки без яиц, стадия II		Яйценосные самки, стадия III			
	<i>N</i> , экз.	размер, мм (диапазон, среднее ± <i>SD</i>)	<i>N</i> , экз.	размер, мм (диапазон, среднее ± <i>SD</i>)	<i>N</i> , экз.	размер, мм (диапазон, среднее ± <i>SD</i>)	ст. эмбриогенеза	плодовитость (диапазон, среднее ± <i>SD</i>)
Ноябрь 2018 г.	62	3,5–13,7 9,1 ± 2,68	1	14,4	–	–	–	–
Апрель 2019 г.	129	4,0–13,8 9,9 ± 2,09	45	8,3–14,6 11,6 ± 1,62	27	8,6–14,7 11,9 ± 1,53	1–2	1–60 29 ± 17

В пробах ноября 2018 г. среди самок, не вынашивающих яйца, доминировали молодые особи на стадии репродуктивного состояния I, также встречена одна самка на стадии II.

В более многочисленных пробах апреля 2019 г. тоже сильно преобладали молодые самки на стадии репродуктивного состояния I, доля репродуктивно несколько более развитых самок (стадия II) была почти в три раза меньше. Появились самки, вынашивающие в выводковой камере эмбрионы (стадия III) (табл. 7).

Достоверных отличий средней длины тела молодых самок без яиц на **стадии** репродуктивного состояния I в ноябре 2018 г. и в апреле 2019 г. не обнаружено (табл. 7; критерий Стьюдента: $t_{\text{стат}} = 1,96$, $t_{\text{табл}} = 1,98$).

В апреле 2019 г. средние размеры репродуктивно более развитых самок без яиц

(**стадия II**, 11,6 мм) и яйценосных самок (**стадия III**, 11,9 мм) были в 1,2 раза достоверно крупнее ($t_{\text{стат}} = 5,78-6,21$, $t_{\text{табл}} = 1,98-2,00$), чем у самых молодых самок (**стадия I**, 9,9 мм). Достоверных различий размеров самок на **стадиях II и III** не выявлено ($t_{\text{стат}} = 0,45$, $t_{\text{табл}} = 2,00$) (табл. 7), что косвенно указывает на начало репродуктивного сезона этого года (нет более крупных яйценосных самок) и в целом на короткий срок жизни вида в водоеме (максимальные размеры яйценосных самок близки к таковым у самок, репродуктивно слабо развитых).

Размерный состав самок *P. robustoides* на стадии репродуктивного состояния I из проб ноября 2018 г. отличался равномерным, немногочисленным для каждого размерного класса (доля – 5–10%), представлением особей разного размера (рис. 4).

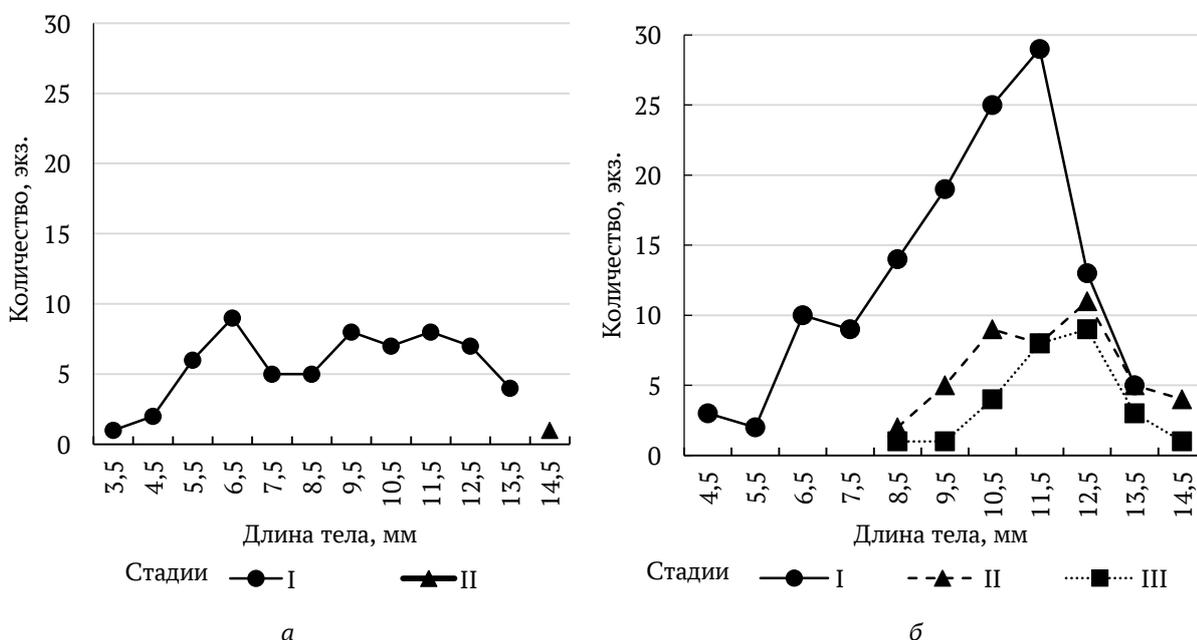


Рис. 4. Размерный состав самок *P. robustoides* в разном репродуктивном состоянии (стадии I, II и III) из озера Виштынецкого: а – ноябрь 2018 г.; б – апрель 2019 г.

Fig. 4. Size composition of *P. robustoides* females in different reproductive condition (stages I, II, and III) from Lake Vishtynetsky: а – November 2018; б – April 2019

В апреле 2019 г. среди самок, находящихся на этой же стадии репродуктивного состояния (стадия I), наблюдалось возрастание количества особей, с размерами тела начиная от 8 до 12 мм; количество более крупных молодых самок (12,0–13,8 мм) резко снижалось; модальные размеры самок этой репродуктивной категории составили 11–12 мм (рис. 4). Изменения в размерном составе репродуктивно несколько более продвинутых самок (стадия II) напоминали таковые у самок на стадии I – увеличение количества особей до достижения ими чуть более крупных размеров – 12–13 мм, а далее, вплоть до достижения длины тела 14,6 мм, – резкое снижение количества более крупных самок; также отмечены более крупные, чем у самок на стадии I, минимальные размеры тела самок на стадии II, что биологически вполне закономерно (рис. 4). Начальные размеры яйценосных самок, так же как изменение их размерного состава по возрастанию длины тела, были близки к таковым у самок предыдущей репродуктивной категории (табл. 7; рис. 4). В Куйбышевском водохранилище значительное количество встреченных половозрелых самок относи-

лись к размерной группе 8,1–12,0 мм [Куркина, 2018], что в целом схоже с нашими данными.

Плодовитость, размеры яиц

В пробах, собранных в озере Виштынецком в апреле 2019 г. (в один день с разных станций), доминировали самки *P. robustoides*, вынашивающие эмбрионы на стадии развития 1 (68%; к стадии 1 относят только что отложенные яйца, прозрачного цвета, желток гомогенный, следов дробления нет), остальные яйценосные особи вынашивали эмбрионы на стадии развития 2 (32%; к стадии 2 – яйца с признаками начала дробления, появления зародышевой полоски) [Ширяева, Судник, 2024] (рис. 5; табл. 8).

Минимальная длина тела яйценосных самок *P. robustoides* в озере Виштынецком составила 8,6 мм, что для вида отмечалось и другими авторами [*Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894)]; средняя длина тела яйценосных самок была около 12 мм (табл. 8), что оказалось близким к таковым данным для вида из водоемов Беларуси – 12,65 мм [*Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894)].

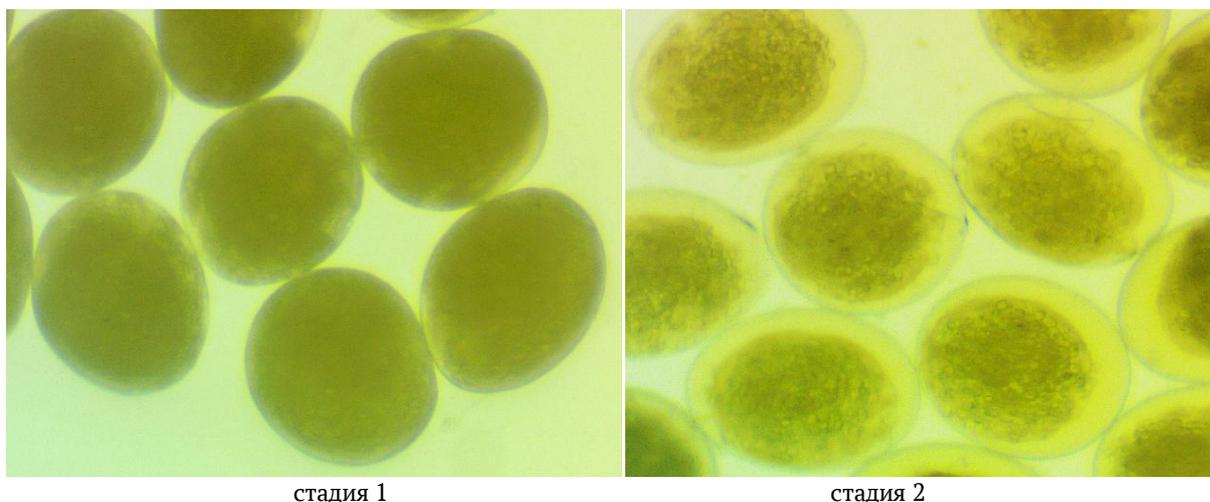


Рис. 5. Внешний вид яиц на стадиях развития эмбрионов 1 и 2 у *P. robustoides* из озера Виштынецкого

Fig. 5. External view of eggs at embryonic development stages 1 and 2 in *P. robustoides* from Lake Vishtynetsky

Таблица 8. Плодовитость, размеры яиц *P. robustoides* в озере Виштынецком, апрель 2019 г.

Table 8. Fecundity, egg sizes of *P. robustoides* in Lake Vishtynetsky, April 2019

Стадии развития	N ♀♀ экз. / % от всех самок с потомством	Размер тела ♀♀, мм (диапазон, среднее ± SD)	Плодовитость количество яиц (диапазон, среднее ± SD)	Размеры яиц		
				длина, мм (диапазон, среднее ± SD)	ширина, мм (диапазон, среднее ± SD)	объем, мм ³ (диапазон, среднее ± SD)
1	16 / 62	9,5–13,2 11,7 ± 1,18	2–60 32 ± 18	0,4–0,6 0,52 ± 0,05	0,30–0,54 0,42 ± 0,05	0,02–0,08 0,05 ± 0,02
2	10 / 3	8,6–14,7 11,9 ± 1,53	1–59 26 ± 16	0,5–0,6 0,52 ± 0,04	0,38–0,54 0,44 ± 0,05	0,04–0,09 0,06 ± 0,02

Величины максимальной и средней плодовитости на стадиях развития эмбрионов 1 и 2 были схожими – до 59–60 яиц ($t_{\text{стат}} = 0,90$, $t_{\text{табл}} = 2,08$), как и размеры тела яйценосных самок (табл. 8).

Размеры только что отложенных яиц составили $(0,4–0,6) \times (0,30–0,54)$ мм. Достоверного увеличения размеров яиц за период со стадии развития эмбрионов 1 до стадии 2 не наблюдалось: по длине ($t_{\text{стат}} = 0,24$, $t_{\text{табл}} = 2,08$), ширине ($t_{\text{стат}} = 0,90$, $t_{\text{табл}} = 2,09$), объему ($t_{\text{стат}} = 0,24$, $t_{\text{табл}} = 2,07$), хотя тенденция к их увеличению наблюдалась (табл. 8).

Максимальная плодовитость *P. robustoides* из озера Виштынецкого оказалась в два раза ниже, чем у самок вида из водоемов других частей ареала, правда, обладающих более крупными размерами тела (табл. 9).

P. robustoides считается одним из наиболее плодовитых видов амфипод: при средних размерах особей 13,5 мм приводится количество от 16 до 201 (в среднем 53) отложенных яиц, но в основном самки откладывают 20–50 яиц [*Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894)], при этом есть данные, что максимальных величин плодовитость вида достигает в первых пометах [Березина, 2009].

Плодовитость *P. robustoides* выше, чем, например, у ряда других инвазивных понто-каспийских амфипод: *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895) – 2–15 яиц, *Dikerogammarus haemobaphes* – 5–44 яиц,

Pontogammarus obesus (Sars, 1896) – 3–45 яиц, *Chaetogammarus warpachowskyi* (Sars, 1894) – 2–11 яиц [Курина, 2016].

Таблица 9. Плодовитость *P. robustoides* в разных частях ареала

Table 9. Fecundity of *P. robustoides* in different parts of areal

Водоем	Длина тела, мм (диапазон // средняя величина)	Плодовитость, количество яиц (диапазон // средняя величина)	Источник
озеро Виштынецкое	8,6–14,7	2–60	[наши данные]
водохранилища Куйбышевское и Саратовское	9,0–19,2	7–122	[Курина, 2016]
река Нева	8,5–15,5	14–128	[Березина, 2009]
водоемы Центральной Европы	средняя – 12,65	средняя – 64	[Rewicz et al., 2014]

Судя по нашим данным, начало нерестового периода у *P. robustoides* озера Виштынецкого в 2019 г. пришлось на начало апреля. А у *P. robustoides* из реки Сож (Беларусь) начало размножения пришлось на конец апреля, средний период размножения определили равным семи месяцам с возможностью производства за этот период трех генераций [*Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894)]. Для вида из эстуа-

рия р. Невы тоже описывали поливольтийный жизненный цикл с двумя-тремя генерациями в год [Березина, 2009], а для особей вида из р. Дон – до четырех поколений в год (нерестовый сезон: с конца апреля – начала мая до второй половины сентября) и еще одну-две – весной и в начале лета следующего календарного года, что складывается в общую продолжительность жизни вида р. Дон – около двух лет [Иоффе, Максимова, 1968].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биологический анализ 462 особей амфиподы *Pontogammarus robustoides* из Виштынецкого озера показал доминирование самок в пробах апреля 2019 г., в отличие от равного соотношения полов в более малочисленных пробах ноября 2018 г., что в первом случае, видимо, – следствие периода размножения вида, вынашивания самками эмбрионов в прибрежье озера. При близких минимальных размерах самцов и самок (3,5–4,0 мм) длина тела самцов достигала более крупных значений (17,1 мм), чем у самок (14,7 мм), что отражает известные для вида черты полового диморфизма. Преобладающие размеры самцов и самок в оба года исследований были близки (9–13 мм); для ряда станций отмечены достоверные различия в размерах мужских и женских особей амфипод, для трактовки чего требуется ряд мониторинговых наблюдений. В целом среди самок численно доминировали особи, яиц не вынашивающие, размерами 3,5–14,6 мм. Оценка репродуктивного состояния самок с помощью составленной авторами для *P. robustoides* пятибалльной шкалы, выявила сильное доминирование, как в пробах ноября, так и апреля, близкоразмерных ($9,1 \pm 2,6$) и ($9,9 \pm 2,09$) мм) молодых самок с недоразвитыми вторичными половыми

признаками; доля репродуктивно несколько более развитых самок ($11,6 \pm 1,62$) мм) в апреле была намного выше. В апреле встречены самки, вынашивающие в выводковой камере эмбрионы на ранних стадиях развития ($11,9 \pm 1,53$) мм), их минимальный размер (8,6 мм) принят за размер первого нереста вида в озере. Начало нерестового сезона вида в озере в 2019 г. пришлось на период конец марта – начало апреля. Достоверное отличие размеров тела самок группы самых молодых особей и яйценосных самок доказывает присутствие у вида преднерестовой линьки. Плодовитость достигала 60 яиц (в среднем 29 ± 17) яиц); это как по максимальным, так и по средним значениям меньше, чем известно для близкоразмерных самок вида из ряда других частей ареала, что может быть связано с небольшим пока исследованным материалом. Длина только что отложенных яиц составила $(0,4-0,6) \times (0,3-0,54)$ мм. Совокупный анализ полового и размерного состава репродуктивной структуры указывали на, вероятно, короткий срок жизни вида в озере – около двух лет, что отмечено для вида и другими авторами. В целом целый ряд характеристик вида был близок к таковым известным для *P. robustoides* из некоторых других частей ареала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы ИП НИР ФГБОУ ВО «КГТУ» (Пер. № 13.13.036.2) «Эколого-фаунистическая характеристика гидробионтов из водоемов Калининградской области и некоторых районов Мирового океана».

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают большую благодарность за сбор материалов Е.В. Кривопус-

ковой, Т.С. Федотовой, М.С. Федотову (ФГБОУ ВО «КГТУ») и Е.М. Панкратову (ФГАОУ ВО «Казанский (Приволжский) федеральный университет», ИГиНГТ) – за помощь с изготовлением карты-схемы сбора материалов.

ЛИТЕРАТУРА

- Базикалова А.Я. 1945. Амфиподы озера Байкала. *Труды Байкальской лимнологической станции*. Т. 11. Москва, Ленинград: Изд-во академии наук СССР. 440 с.
- Березина Н.А. 2009. Понто-Каспийский бокоплав *Pontogammarus robustoides* в эстуарии р. Нева: биологические особенности и значение в зооценозах. В сб. Отчётная научная сессия по итогам работ 2008 г. Санкт-Петербург: ЗИН РАН. С. 10–12.
- Березина Н.А., Петряшев В.В. 2012. Инвазии высших ракообразных (Crustacea: Malacostraca) в водах Финского залива (Балтийское море). *Российский журнал биологических инвазий*. № 1. С. 2.
- Березина Н.А., Фенева И.Ю. 2018. *Pontogammarus robustoides* – понтогаммарус выносливый. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). Москва: Тов-во научных изданий КМК. С. 435.
- Буруковский Р.Н., Судник С.А. 2018. Атлас-определитель амфипод (Crustacea, Amphipoda) юго-восточной Балтики и эстуариев Калининградской области. *Учебное пособие*. Калининград: Промышленная типография «Бизнес-Контакт». 106 с.
- Буруковский Р.Н., Судник С.А., Гусев А.А. 2019. Определитель амфипод (Crustacea, Amphipoda) водоёмов Калининградской области. *Монография*. Калининград: Промышленная типография «Бизнес-Контакт». 172 с.
- Грезе И.И. 1977. Амфиподы Чёрного моря и их биология. *Наукова думка*. 156 с.
- Гусев А.А., Гусева Д.О., Рудинская Л.В. 2014. Предварительные итоги изучения зообентоса предустьевых участков некоторых рек Калининградской области. *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии*. Т. 23. № 2. С. 61–71.
- Гусев А.А., Гусева Д.О., Рудинская Л.В. 2012. Чужеродные виды Malacostraca и Mollusca в водах Калининградской области. *Сборник лекций и докладов Международной школы-конференции «Актуальные проблемы гидробиологии и ихтиологии (6 декабря 2011 г.)»*. Казань: Казанский университет. С. 25–28.
- Дитрих А.Н., Джабраилова Г.М. 2007. Экология морской блохи (*Talitrus saltator* Montagu, 1808) на побережье юго-восточной Балтики. *Монография*. Калининград: Изд-во КГТУ. 173 с.
- Икко Н.В. 2009. Особенности биологии массовых литоральных гаммарид (Crustacea: Amphipoda) в Кольском заливе. *Автореферат диссертации ... канд. биол. наук*. Петрозаводск. 25 с.
- Иоффе Ц.И., Максимова Л.П. 1968. Биология некоторых ракообразных, перспективных для акклиматизации в водохранилищах. *Известия ГосНИОРХ*. Т. 67. С. 81–104.
- Кривоускова Е.В., Берникова Т.А., Агаркова Т.С. 2017. Оценка экологического состояния озера Виштынецкого (Калининградская область) по гидрохимическим показателям. Балтийский морской форум. *Материалы V Международного Балтийского морского форума 23–24 мая 2017 года «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов»*. Калининград: Изд-во ФГБОУ ВО «КГТУ». С. 192–196.

- Курина Е.М. 2014. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. Т. 16. № 1. С. 236.
- Курина Е.М. 2018. Сравнительная оценка размерных характеристик чужеродных видов макрозообентоса Куйбышевского и Саратовского водохранилищ. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. Т. 20. № 2. С. 73–84.
- Курина Е.М. 2016. Чужеродные виды амфипод (Amphipoda, Gammaridea) в составе донных сообществ Куйбышевского и Саратовского водохранилищ: особенности распространения и стратегий жизненных циклов. *Российский журнал биологических инвазий*. № 2. С. 69–80.
- Любина О.С., Саяпин В.В. 2008. Амфиподы (Amphipoda, Gammaridea) из различных географических районов: видовой состав, распределение, экология. Отв. ред. Г.Г. Матишов. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 182 с.
- Макаренко А.И. 2015. Развитие чужеродных амфипод (Crustacea, Gammaridae) в весенний период в реке Сож. *Материалы III Международной научно-практической конференции, посвященной 110-летию со дня рождения академика Н.В. Смольского «Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов»*. В 2 ч. Ч. 2. Минск. С. 181–185.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. Москва-Ленинград: Академия наук СССР. 288 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Гезе И.И., Василенко С.В. 1969. Отряд амфиподы, или разноногие, – Amphipoda. В кн. *Определитель фауны Черного и Азовского морей*. Т. 2. Свободноживущие беспозвоночные. Ракообразные. Киев. С. 440–524.
- Семенченко В.П., Вежновец В.В., Липинская Т.П. 2013. Чужеродные виды понто-каспийских амфипод (Crustacea, Amphipoda) в бассейне реки Днепр (Беларусь). *Журнал биологических инвазий*. № 3. С. 88–97.
- Шибяева М.Н., Кривопускова Е.В. 2019. Оценка экологического состояния прибрежной части озера Виштынецкого по гидробиологическим показателям. Балтийский морской форум. *Материалы VII Международного Балтийского морского форума 7–12 октября 2019 года*: в 6 томах. Т. 3. «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов». Калининград: Изд-во БГАРФ. С. 306–312.
- Ширяева Н.С., Судник С.А. 2024. Особенности биологии *Gammarus varsoviensis* Jazdzewski, 1975 (Crustacea, Amphipoda, Gammaridea) в среднем течении реки Преголи в июле – сентябре 2021 года. *Вестник Камчатского государственного технического университета*. № 70. С. 54–72.
- Arbaciauskas K. 2002. Ponto-Caspian amphipods and mysids in the inland waters of Lithuania: history of introduction, current distribution and relations with native malacostracans. In: Leppakoski E., Gollasch S. & Olenin S. (eds). *Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management*. KLUWER Academic Publishers. P. 104–115.
- Berezina N.A., Panov V.E. 2003. Establishment of new gammarid species in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) and their effects on littoral communities. *Proceedings of the Estonian Academy*

- of Sciences. Biology and Ecology*. Vol. 52(3). 284 p.
- Dahl E. 1946. The Amphipoda of the Sound. Terrestrial amphipoda. *Lunds Universitets Årsskrift*. № 42. Part. 1. P. 1–53.
- Gasiūnas I. 1965. On the results of the acclimatization of food invertebrates of the Caspian complex in Lithuanian water bodies. *Zoologicheskij Zhurnal*. № 44. P. 340–343.
- Grabowski M. 2011. Invasive Alien Species Fact Sheet – *Pontogammarus robustoides*. Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS. URL: www.nobanis.org.
- Grabowski M., Bcela K., Konopacka A. 2007. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits. *Hydrobiologia*. Vol. 590. P. 75–84.
- Grudule N., Parele E., Arbaciauskas K. 2007. Distribution of Ponto-Caspian Amphipod *Pontogammarus robustoides* in Latvian Waters. *Acta Zoologica Lituanica*. Vol. 17. 28 p.
- Gumuliauskaite S., Arbaciauskas K. 2008. The impact of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* on littoral communities in Lithuanian lakes. *Hydrobiologia*. Vol. 599. 127 p. URL: <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9209-8>.
- Jazdzewska A., Jazdzewski K. 2008. *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894) (Crustacea, Amphipoda), a new Ponto-Caspian invader in Great Masurian Lakes (NE Poland). *Fragmenta Faunistica*. Vol. 51(1). P. 1–7.
- Jazdzewski K. 1980. Range Extension of Some Gammaridean Species in European Inland Waters Caused by Human Activity. *Crustaceana*. Vol. 6. P. 84–107.
- Kalinkina N.M., Berezina N.A. 2010. First record of *Pontogammarus robustoides* Sars, 1894 (Crustacea: Amphipoda) in the Gulf of Riga (Baltic Sea). *Aquatic Invasions*. Vol. 5. Sup. 1. P. 5. URL: <https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.S1.002>.
- Kelleher B., Vaate A. bij de, Swarte M. et al. 2000. Identification, invasion and population development of the Ponto-caspian isopod *Jaera istri* Veuille (Janiridae) in the lower Rhine. *The Netherlands*. Vol. 50. P. 89–94.
- Kostrzewa J., Grabowski M. 2003. Opportunistic feeding strategy as a factor promoting racer goby (*Neogobius gymnotrachelus* Pallas, 1811) expansion in the Vistula basin. *Lauterbornia*. Vol. 48. P. 91–100.
- Kurandina D.P. 1975. Some data on the reproduction and fecundity of the Caspian Gammarids in the Kremenchug Reservoir. *Hydrobiological Journal*. Vol. 11. № 5. P. 35–41.
- Moedt S., Haaren van T. 2018. *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), a new non-indigenous amphipod in the Netherlands (Crustacea: Amphipoda). *Lauterbornia*. Vol. 85. P. 123. URL: <https://www.researchgate.net/publication/330384640>.
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbaciauskas K. et al. 2009. Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators. *Integrated Environmental Assessment and Management (IEAM)*. Vol. 5(1). P. 110–126. URL: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1897/IEAM_2008-034.1/full.
- Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894). В: Ракообразные Беларуси. URL: <https://crustacea-g2n.mozello.com/amphipoda/pontogammarus-robustoides/> (дата обращения: 20.11.2024).
- Rewicz T., Grabowski M., MacNeil C., Baćela-Spychalska K. 2014. The profile of a ‘perfect’ invader – the case of killer shrimp, *Dikerogammarus villosus*. *Aquatic Invasions*. Vol. 9. Iss. 3. P. 267–288.

- Scappini F. 2002. And the partners of the ECO project. Baseline research for the integrated sustainable management of mediterranean sensitive coastal ecosystems. *A manual for coastal managers, scientists and all those studying coastal processes and management in the Mediterranean*. Istituto Agronomico per l'Oltremare. 223 p.
- Williams J.A. 1978. The annual pattern of reproduction of *Talitrus saltator* (Crustacea: Amphipoda: Talitroidea). *Journal of Zoology*. № 184. P. 231–244.

REFERENCES

- Bazikalova A. Ya. 1945. Amphipods of Lake Baikal. *Trudy Bajkal'skoj limnologicheskoy stancii (Proceedings of the Baikal Limnological Station)*. Vol. 11. Moscow, Leningrad: Akad. Nauk SSSR Publ. 440 p. (in Russian).
- Berezina N.A. 2009. Ponto-Caspian bokoplav *Pontogammarus robustoides* in the Neva River estuary: biological features and significance in zoocenoses. In: Reporting scientific session on the results of work in 2008. Saint Petersburg: ZIN RAS. P. 10–12 (in Russian).
- Berezina N.A., Petryashev V.V. 2012. Invasions of higher crustaceans (Crustacea: Malacostraca) in the waters of the Gulf of Finland (Baltic Sea). *Rossijskij zhurnal biologicheskikh invazij (Russian Journal of Biological Invasions)*. № 1. P. 2 (in Russian).
- Berezina N.A., Feneva I.Y. 2018. *Pontogammarus robustoides* – pontogammarus hardy. The most dangerous invasive species of Russia (TOP 100). Moscow: KMC Scientific Publications. 435 p.
- Burukovsky R.N., Sudnik S.A. 2018. Atlas for identification of amphipods (Crustacea, Amphipoda) of the Southeastern Baltic and estuaries of the Kaliningrad region. *Study guide*. Kaliningrad: Industrial printing house “Business Contact”. 106 p. (in Russian).
- Burukovsky R.N., Sudnik S.A., Gusev A.A. 2019. Atlas for identification of amphipods (Crustacea, Amphipoda) of Kaliningrad region water bodies. *Monograph*. Kaliningrad: Industrial printing house “Business Contact”. 172 c. (in Russian).
- Grese I.I. 1977. Amphipods of the Black Sea and their biology. Naukova dumka Publ. 156 p. (in Russian).
- Gusev A.A., Guseva D.O., Rudinskaya L.V. 2014. Preliminary results of the study of the zoobenthos of the pre-estuary sections of some rivers of the Kaliningrad region. *Samarskaja Luka: problemy regionalnoj i glodal'noj (Samara Luka: Problems of Regional and Global Ecology)*. Vol. 23. № 2. P. 61–71 (in Russian).
- Gusev A.A., Guseva D.O., Rudinskaya L.V. 2012. Alien species of Malacostraca and Mollusca in the waters of the Kaliningrad region. *Collection of lectures and reports of the International School-Conference. “Actual problems of hydrobiology and ichthyology”* (December 6, 2011). Kazan: Publishing house “Kazan University”. P. 25–28 (in Russian).
- Dietrich A.N., Dzhabrailova G.M. 2007. Ecology of the sea flea (*Talitrus saltator* Montagu, 1808) on the coast of the southeastern Baltic. *Monograph*. Kaliningrad: KSTU Publ. 173 p. (in Russian).
- Ikko N.V. 2009. Features of the biology of massive littoral gammarids (Crustacea: Amphipoda) in the Kola Bay. *Candidacy dissertation for biological sciences*. Petrozavodsk. 25 p. (in Russian).
- Ioffe Ts.I., Maksimova L.P. 1968. Biology of some crustaceans promising for acclimatization in reservoirs. *Izvestiya Gosudarstvennogo nauchno-issledovatel'skogo*

- instituta ozernogo i rechnogo rybnogo hozyajstva (Proceedings of the State Scientific Research Institute of Lake and River Fisheries)*. Vol. 67. P. 81–104 (in Russian).
- Krivopuskova E.V., Bernikova T.A., Agarkova T.S. 2017. Assessment of the ecological state of Lake Vishtynetsky (Kaliningrad region) according to hydrochemical indicators. The Baltic Sea Forum. *Proceedings of the V International Baltic Marine Forum on May 23–24, 2017 “Aquatic bioresources, aquaculture and ecology of reservoirs”*. Kaliningrad: KSTU Publ. P. 192–196 (in Russian).
- Kurina E.M. 2014. The spread of alien macrozoobenthos species in the tributaries of the Kuibyshev and Saratov reservoirs. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk (Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences)*. Vol. 16. № 1. 236 p. (in Russian).
- Kurina E.M. 2018. Comparative assessment of the dimensional characteristics of alien macrozoobenthos species in the Kuibyshev and Saratov reservoirs. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk (Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences)*. Vol. 20. № 2. P. 73–84 (in Russian).
- Kurina E.M. 2016. Alien species of amphipods (Amphipoda, Gammaridea) in the bottom communities of the Kuibyshev and Saratov reservoirs: distribution features and life cycle strategies. *Rossijskij zhurnal biologicheskikh invazij (Russian Journal of Biological Invasions)*. № 2. P. 69–80 (in Russian).
- Lyubina O.S., Sayapin V.V. 2008. Amphipods (Amphipoda, Gammaridea) from various geographical areas: species composition, distribution, ecology. Ed. by G.G. Matishov. Apatity: Publishing house of KSC RAS. 182 p. (in Russian).
- Makarenko A.I. 2015. Development of alien amphipods (Crustacea, Gammaridae) in the spring in the Sozh River. In: Problems of conservation of biological diversity and use of biological resources. *Proceedings of the III International Scientific and Practical Conference, dedicated to the 110th anniversary of the birth of Academician N.V. Smolsky*. At 2 p. M. 2. Minsk. P. 181–185 (in Russian).
- Mordukhai-Boltovskiy F.D. 1960. The Caspian fauna in the Azov-Black Sea basin. Moscow: Academy of Sciences of the USSR. 288 p. (in Russian).
- Mordukhai-Boltovskiy F.D., Geze I.I., Vasilenko S.V. 1969. The order amphipods, or bipeds, is Amphipoda. In: Determinant of the fauna of the Black and Azov Seas. Vol. 2. Free-living invertebrates. Crustaceans. Kiev. P. 440–524 (in Russian).
- Semenchenko V.P., Vezhnovets V.V., Lipinskaya T.P. 2013. Alien species of Ponto-Caspian amphipods (Crustacea, Amphipoda) in the Dnieper River basin (Belarus). *Rossijskij zhurnal biologicheskikh invazij (Russian Journal of Biological Invasions)*. № 3. P. 88–97 (in Russian).
- Shibaeva M.N., Krivopuskova E.V. 2019. Assessment of the ecological state of the coastal part of Lake Vishtynetsky by hydrobiological indicators. In: The Baltic Sea Forum. *Proceedings of the VII International Baltic Marine Forum on October 7–12, 2019*: in 6 volumes. Vol. 3. “Aquatic bioresources, aquaculture and ecology of reservoirs”. Kaliningrad: BGARF Publishing house. P. 306–312 (in Russian).
- Shiryayeva N.S., Sudnik S.A. 2024. Features of the biology of *Gammarus varsoviensis* Jazdzewski, 1975 (Crustacea, Amphipoda, Gammaridea) in the middle reaches of the

- Pregoli River in July – September 2021. *Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tehničeskogo universiteta (Bulletin of the Kamchatka State Technical University)*. № 70. P. 54–72 (in Russian).
- Arbaciauskas K. 2002. Ponto-Caspian amphipods and mysids in the inland waters of Lithuania: history of introduction, current distribution and relations with native malacostracans. In: Leppakoski E., Gollasch S. & Olenin S. (eds). *Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management*. KLUWER Academic Publishers. P. 104–115.
- Berezina N.A., Panov V.E. 2003. Establishment of new gammarid species in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) and their effects on littoral communities. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biology and Ecology*. Vol. 52(3). 284 p.
- Dahl E. 1946. The Amphipoda of the Sound. *Terrestrial amphipoda. Lunds Universitets Årsskrift*. № 42. Part. 1. P. 1–53.
- Gasiūnas I. 1965. On the results of the acclimatization of food invertebrates of the Caspian complex in Lithuanian water bodies. *Zoologičeskij Zhurnal*. № 44. P. 340–343.
- Grabowski M. 2011. Invasive Alien Species Fact Sheet – *Pontogammarus robustoides*. Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS. URL: www.nobanis.org.
- Grabowski M., Bcela K., Konopacka A. 2007. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits. *Hydrobiologia*. Vol. 590. P. 75–84.
- Grudule N., Parele E., Arbaciauskas K. 2007. Distribution of Ponto-Caspian Amphipod *Pontogammarus robustoides* in Latvian Waters. *Acta Zoologica Lituanica*. Vol. 17. 28 p.
- Gumuliauskaite S., Arbaciauskas K. 2008. The impact of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* on littoral communities in Lithuanian lakes. *Hydrobiologia*. Vol. 599. 127 p. URL: <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9209-8>.
- Jażdżewska A., Jażdżewski K. 2008. *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894) (Crustacea, Amphipoda), a new Ponto-Caspian invader in Great Masurian Lakes (NE Poland). *Fragmenta Faunistica*. Vol. 51(1). P. 1–7.
- Jażdżewski K. 1980. Range extension of some gammaridean species in European inland waters caused by human activity. *Crustaceana*. Vol. 6. P. 84–107.
- Kalinkina N.M., Berezina N.A. 2010. First record of *Pontogammarus robustoides* Sars, 1894 (Crustacea: Amphipoda) in the Gulf of Riga (Baltic Sea). *Aquatic Invasions*. Vol. 5. Sup. 1. P. 5. URL: <https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.S1.002>.
- Kelleher B., Vaate A. bij de, Swarte M. et al. 2000. Identification, invasion and population development of the Ponto-caspian isopod *Jaera istri* Veuille (Janiridae) in the lower Rhine, The Netherlands. Vol. 50. P. 89–94.
- Kostrzewa J., Grabowski M. 2003. Opportunistic feeding strategy as a factor promoting racer goby (*Neogobius gymnotrachelus* Pallas, 1811) expansion in the Vistula basin. *Lauterbornia* Vol. 48. P. 91–100.
- Kurandina D.P. 1975. Some data on the reproduction and fecundity of the Caspian Gammarids in the Kremenchug Reservoir. *Hydrobiological Journal*. Vol. 11. № 5. P. 35–41.
- Moedt S., Haaren van T. 2018. *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), a new non-indigenous amphipod in the Netherlands (Crustacea: Amphipoda). *Lauterbornia*. Vol. 85. P. 123. URL: <https://www.researchgate.net/publication/330384640>.
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbaciauskas K. et al. 2009. Assessing the risks of aquatic

- species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators. *Integrated Environmental Assessment and Management (IEAM)*. Vol. 5(1). P. 110–126. URL: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1897/IEAM_2008-034.1/full.
- Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894) In: Crustaceans of Belarus. URL: <https://crustacea-g2n.mozello.com/amphipoda/pontogammarus-robustoides/> (accessed: 11.20.2024).
- Rewicz T., Grabowski M., MacNeil C., Baćela-Spychalska K. 2014. The profile of a 'perfect' invader – the case of killer shrimp, *Dikerogammarus villosus*. *Aquatic Invasions*. Vol. 9. Iss. 3. P. 267–288.
- Scappini F. 2002. And the partners of the ECO project. Baseline research for the integrated sustainable management of mediterranean sensitive coastal ecosystems. *A manual for coastal managers, scientists and all those studying coastal processes and management in the Mediterranean*. Istituto Agronomico per l'Oltremare. 223 p.
- Williams J.A. 1978. The annual pattern of reproduction of *Talitrus saltator* (Crustacea: Amphipoda: Talitroidea). *Journal of Zoology*. № 184. P. 231–244.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Ширяева Наталья Сергеевна – Калининградский государственный технический университет; 236022, Россия, Калининград; аспирант, специалист по учебно-методической работе кафедры «Водные биоресурсы и аквакультура»; natalya.pushkina@klgtu.ru. SPIN-код: 2400-2580, Author ID: 1227333.

Shiryayeva Natalia Sergeevna – Kaliningrad State Technical University; 236022, Kaliningrad, Russia; Postgraduate Student, Specialist in Educational and Methodological Work of the Aquatic Bioresources and Aquaculture Chair; natalya.pushkina@klgtu.ru. SPIN-code: 2400-2580, Author ID: 1227333.

Судник Светлана Александровна – Калининградский государственный технический университет; 236022, Россия, Калининград; кандидат биологических наук, доцент кафедры «Водные биоресурсы и аквакультура»; svetlana.sudnik@klgtu.ru. SPIN-код: 1762-4196, Author ID: 504370; Scopus ID: 6506749999.

Sudnik Svetlana Alexandrovna – Kaliningrad State Technical University; 236022, Kaliningrad, Russia; Candidate of Biological Sciences, Associate Professor of the Aquatic Bioresources and Aquaculture Chair; svetlana.sudnik@klgtu.ru. SPIN-code: 1762-4196, Author ID: 504370; Scopus ID: 6506749999.

Статья поступила в редакцию 22.01.2025; одобрена после рецензирования 28.04.2025; статья принята к публикации 23.06.2025.

The article was submitted 22.01.2025; approved after reviewing 28.04.2025; accepted for publication 23.06.2025.

Для цитирования: Ширяева Н.С., Судник С.А. 2025. Биология *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894) (Malacostraca: Amphipoda: Pontogammaridae) из озера Виштынецкого в 2018–2019 годах. *Вестник Камчатского государственного технического университета*. Вып. 72. С. 87–106. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2025-72-87-106>.

For citation: Shiryayeva N.S., Sudnik S.A. 2025. Biology of *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894) (Malacostraca: Amphipoda: Pontogammaridae) from lake Vishtynetsky in 2018–2019. *Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tehnikeskogo universiteta (Bulletin of Kamchatka State Technical University)*. Iss. 72. P. 87–106. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2025-72-87-106>.

Научная статья

УДК 581.526.325(256.52)"2024"

DOI: 10.17217/2079-0333-2025-72-107-116

**ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ
(ЮГО-ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА) В ПОЗДНЕВЕСЕННИЙ,
ЛЕТНИЙ И ОСЕННИЙ ПЕРИОДЫ 2024 ГОДА**

Курбанова Л.В.¹, Клочкова Т.А.²

¹ Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский, ул. Партизанская, 6.

² Камчатский государственный технический университет, Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35.

В статье обсуждаются данные подсчета количества клеток фитопланктона в водах Авачинской губы в регулярные промежутки времени с 12.05.2024 г. по 23.10.2024 г. Проведенное нами исследование показало, что вертикальное распределение (т. е. по глубинам) одних и тех же видов микроводорослей в разных районах Авачинской губы существенно отличается. Возможно, это связано с их адаптацией к специфическим условиям среды, таким как освещенность, повышенная концентрация органических веществ или особенности гидродинамики. Внутри Авачинской губы развитие фитопланктона происходит более интенсивно, чем на выходе из бухты или за ее пределами. Для снижения частоты и интенсивности «цветений» Авачинской губы необходимы постоянный контроль за численностью и структурой планктона и снижение на нее антропогенной нагрузки.

Ключевые слова: Авачинская губы, антропогенная нагрузка, видовой состав, диатомовые, динофлагелляты, «красные приливы», криптомонады, планктон, экосистема.

Original article

**SPECIES COMPOSITION OF PHYTOPLANKTON FROM THE AVACHA BAY
(SOUTHEAST KAMCHATKA) IN LATE SPRING, SUMMER AND AUTUMN IN 2024**

Kurbanova L.V.¹, Klochkova T.A.²

¹ Kamchatka Branch of Pacific Geographical Institute FEB RAS, Petropavlovsk-Kamchatsky, Partizanskaya Str. 6.

² Kamchatka State Technical University, Petropavlovsk-Kamchatsky, Klyuchevskaya Str. 35.

In this paper, we discuss personally collected data on the number of phytoplankton cells from the Avacha Bay estimated at regular intervals from 12.05.2024 to 23.10.2024. Our study showed that the vertical distribution of the same microalgal species in various closely located areas of the Avacha Bay is different. This may be due to their adaptation to specific environmental conditions, such as availability of light required for photosynthesis, increased concentration of organic matter or hydrodynamic peculiarities. Inside the Avacha Bay, phytoplankton development occurs more intense than at the exit from the bay or outside it. To reduce the frequency and intensity of plankton blooming in the Avacha Bay, it is necessary to constantly monitor the number and structure of plankton and reduce the anthropogenic load on the bay.

Key words: Avacha Bay, anthropogenic load, species composition, diatoms, dinoflagellates, “red tides”, cryptomonads, plankton, ecosystem.

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия визуально наблюдаемое изменение цвета воды на поверхности моря, вызванное массовым размножением планктона и получившее название «красные приливы», или «вредоносное цветение водорослей» (ВЦВ; *англ.* harmful algal blooming – НАВ), приобретает характер глобальной эпидемии. Для Камчатки эта проблема является весьма актуальной. В Авачинской губе цветение воды стало практически круглогодичным с 1990-х гг. [Коновалова, 1995]. Вызывают его морская инфузория *Myrionecta rubra* Jankowski и ее пища – криптомонады. Они присутствуют в Авачинской губе круглогодично и распространены по всей водной толще [Курбанова, Клочкова, 2025]. Однако, несмотря на частоту и масштабы этого явления, экологическое состояние планктона прикамчатских вод полноценно не контролируется, и опубликованные данные по его количественному составу имеют скорее эпизодический, чем регулярный, характер [Курбанова, Клочкова, 2025].

В нашей предыдущей работе приводится описание цветения зоопланктона в Авачинской губе – инфузории *M. rubra*, ежегодно окрашивающей воды бухты в красный цвет [Курбанова, Клочкова, 2025]. Однако

поскольку *M. rubra* не цветет в одиночку и представляет собой промежуточное звено в единой трофической цепи видов, формирующих «красный прилив», в настоящей работе мы приводим обобщенные данные по общему видовому составу фитопланктона Авачинской губы в период с 12.05.2024 г. по 23.10.2024 г., т. е. за те 5,5 месяца, когда происходили вспышки цветения *M. rubra*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для проведения подсчетов клеток фитопланктона пробы отбирали батометром Молчанова ГР-18 в поверхностном и придонном слоях на глубине от 12 до 23,3 м, как показали данные судового эхолота. Места сбора проб отмечены на рисунке. Всего было собрано и обработано 46 проб. Клетки фитопланктона просчитывали в счетной камере Sedgewick-Rafter объемом 1 мл. Под плотностью фитопланктона понимали количество клеток микроводорослей в литре воды. Для подсчета подвижных клеток пробы фиксировали в слабом растворе формальдегида. Камеральную обработку проб проводили с помощью микроскопов «VanGuard» 1113 АМН и Olympus BX53 с цифровой фотокамерой Olympus DP73 с программным обеспечением Cell Sens Standard (Olympus, Japan).



● Места сбора проб фитопланктона для определения видового состава (2024 г.).

Рис. Карта районов сбора материала фитопланктона Авачинской губы (с 12.05.2024 г. по 23.10.2024 г.) Ниже в тексте статьи станции приводятся согласно нумерации на карте

Fig. Map of phytoplankton collection sites in the Avacha Bay (collected from 12.05.2024 to 23.10.2024). Below in the text, the stations are listed according to the numbering on the map

Для определения таксонов использовали научные монографии и другие научные труды по фитопланктону [Коновалова, 1995, 2006; Коновалова, Селина, 2010; Орлова и др., 2024]. Современные названия таксонов сверяли с международной базой данных AlgaeBase [Guiry, Guiry, 2025].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам обработки проб в 2024 г. в Авачинской губе нами было выявлено 57 таксонов микроводорослей, из них 44 таксона были определены до уровня вида и 13 – до уровня рода или вида с пометкой *cf.* (лат. – ‘возможно’) (таблица). В случае видов, определенных нами до уровня рода, их более точная видовая идентификация требует применения сканирующей электронной микроскопии, сиквенирования ДНК, либо их определение было затруднено по причине малочисленности клеток в пробах.

Во всех изученных нами пробах во все месяцы наиболее многочисленными были диатомовые микроводоросли (Bacillariophyceae) – 43 таксона. Вторыми по числу видов были динофитовые (Dinoflagellata) – девять таксонов. Золотистые (Chrysophyceae), зеленые (Chlorophyta), эвгленовые (Euglenoidea) и криптомонады (Cryptophyceae) были представлены малым количеством видов – по 1-2 таксона (таблица). Ниже приводится полный видовой состав микроводорослей из Авачинской губы по результатам обработки проб, собранных нами в поздневесенний, летний и осенний периоды 2024 г. в придонном и поверхностном слоях воды на трех исследованных станциях.

Диатомовые (Bacillariophyceae): *Achnanthes* sp.; *Asteroplanus karianus* (Grunow) Gardner et Crawford; *Chaetoceros affinis* Lauder, *Ch. compressus* Lauder, *Ch. conca-*

vicornis Mangin, *Ch. curvisetus* Cleve, *Ch. debilis* Cleve, *Ch. decipiens* Cleve, *Ch. diadema* (Ehrenberg) Gran, *Ch. didymus* Ehrenberg, *Ch. furcellatus* Yendo, *Ch. laciniosus* Schütt, *Ch. mitra* (Bailey) Cleve, *Ch. radicans* Schütt, *Ch. similis* Cleve, *Ch. socialis* Lauder, *Ch. teres* Cleve; *Coscinodiscus granii* Gough; *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann et Lewin; *Cymbella* sp.; *Detonula confervacea* (Cleve) Gran; *Eucampia zodiacus* Ehrenberg; *Fragilariopsis oceanica* (Cleve) Hasle; *Leptocylindrus danicus* Cleve; *Licmophora* sp.; *Melosira inflexa* (Roth) Guiry, *M. nummuloides* Agardh; *Navicula* sp.; *Odontella aurita* (Lyngbye) Agardh; *Porosira glacialis* (Grunow) Jørgensen; *Pseudonitzschia cf. delicatissima*, *Ps. cf. pungens*, *Ps. cf. seriata*; *Rhizosolenia hebetata* f. *semispina* (Hensen) Gran; *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve; *Sundstroemia setigera* (Brightwell) Medlin; *Thalassionema nitzschioides* (Grunow) Mereschkowsky; *Thalassiosira angustelineata* (Schmidt) Fryxell et Hasle, *Th. gravida* Cleve, *Th. nordenskiöldii* Cleve, *Thalassiosira* sp.; *Thalassiothrix longissima* Cleve et Grunow; *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère.

Динофитовые (Dinoflagellata): *Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech; *Amphidinium sphenoides* Wulff; *Amylax triacantha* (Jørgensen) Sournia; *Gymnodinium* sp.; *Protoperidinium brevipes* (Paulsen) Balech, *Pr. granii* (Ostenfeld) Balech, *Pr. oceanicum* (Vanhöffen) Balech, *Pr. pallidum* (Ostenfeld) Balech, *Protoperidinium* sp.

Золотистые (Chrysophyceae): *Octactis speculum* (Ehrenberg) Chang, Grieve et Sutherland; *Ebria tripartita* (Schumann) Lemmermann.

Эвгленовые (Euglenoidea): *Euglena* sp.

Криптомонадовые (Cryptophyceae): *Rhodomonas* sp.

Зеленые (Chlorophyta): *Chlamydomonas* sp.

Таблица. Количество таксонов микроводорослей в планктоне Авачинской губы, собранном с 12.05.2024 г. по 23.10.2024 г.

Table. The number of microalgal taxa in the Avacha Bay's plankton collected from 12.05.2024 to 23.10.2024.

Таксономическая группа	Определены до уровня вида	Определены до уровня рода	Всего таксонов
Диатомовые (Bacillariophyceae)	35	8	43
Динофитовые (Dinoflagellata)	7	2	9
Золотистые (Chrysophyceae)	2	0	2
Эвгленовые (Euglenoidea)	0	1	1
Криптомонадовые (Cryptophyceae)	0	1	1
Зеленые (Chlorophyta)	0	1	1
Всего	44	13	57

Таким образом, в поздневесенний, летний и осенний периоды 2024 г. в Авачинской губе доминирующими таксонами были представители диатомовых (Bacillariophyceae), поскольку они составили 75,4% от всех обнаруженных видов. Вторыми по количеству таксонов были представители динофитовых (Dinoflagellata) – 15,8%. Представители остальных групп микроводорослей составили по 1,7–3,5%.

Среди диатомовых в мае 2024 г. на всех трех станциях доминировал *Chaetoceros socialis* – в среднем он составил 33,3% от общего количества видов микроводорослей в поверхностном и придонном слоях воды. Также повсеместно присутствовал вид *Thalassiosira nordenskioldii* – 18,6%; отметим при этом, что на станции 1 данный вид отсутствовал в поверхностном слое. Близкий по численности вид *Thalassiosira gravida* составил 18,4%; он встречался как в поверхностном, так и придонном слоях воды на всех трех станциях. Вид *Asteroplanus karianus* был обнаружен исключительно в придонном слое на всех трех станциях.

Также в мае 2024 г. на станции 3 были обнаружены два вида динофитовых микроводорослей – *Amphidinium sphenoides* и *Protoperdinium granii*, каждый из которых составил по 50% от общей численно-

сти динофитовых в пробах. На остальных станциях представители динофитовых полностью отсутствовали. Особо отметим, что весной 2024 г. мы не обнаружили в Авачинской губе токсичных динофитовых (т. е. продуцентов нейротоксинов).

В июне 2024 г. на трех станциях в поверхностном и придонном слоях воды были отмечены представители диатомовых, динофитовых и криптомонадовых, при этом диатомовые были представлены 26 таксонами, динофитовые и криптомонады – по одному таксону. Вид *Chaetoceros affinis* был обнаружен на двух станциях и составил 46,3% от общей численности микроводорослей, что указывает на его значительное преобладание на этих двух участках побережья. При этом он полностью отсутствовал на станции 3, расположенной у выхода из Авачинской губы в Авачинский залив, что может свидетельствовать о зависимости его распространения от каких-либо экологических факторов. Другой вид этого рода, *Chaetoceros decipiens*, наоборот присутствовал повсеместно на всех трех станциях и составил 33,3% от общей численности видов микроводорослей на каждой станции. Также на станциях 1 и 2 присутствовал вид *Chaetoceros mitra* (7,4%) и *Skeletonema costatum* (3,3%), однако на станции 3 данные виды отсутствовали.

Также в июне 2024 г. в Авачинской губе были отмечены единичные представители динофитовых водорослей рода *Protoberidinium* и массовое развитие криптонад *Rhodomonas* sp., что неудивительно, поскольку именно криптонады являются пищей для морской инфузории *M. rubra* [Fenchel, 1968; Soulsby et al., 1984; Lindholm, 1985; Hayes et al., 1989; Yoo et al., 1991, 1999; Myung et al., 2007; Liu et al., 2012; Kim et al., 2016], обильное цветение которой началось в начале сентября и продолжилось до конца октября 2024 г. [Курбанова, Клочкова, 2025]. Безусловно, ему должно было предшествовать массовое размножение криптонад, поскольку они обеспечили кормовую базу для развития инфузории. Так, с 11.09.2024 г. по 13.09.2024 г., т. е. всего за двое суток, численность *M. rubra* только в поверхностном слое воды в районе сбора проб в Авачинской губе увеличилась в 2,5 раза – с 182 тыс. кл/л до 456 тыс. кл/л, уже через трое суток, т. е. 16.09.2024 г. численность клеток возросла в пять раз и составила 2 млн 333 тыс. кл/л, а 08.10.2024 г. она составила 8 млн 863 тыс. кл/л на поверхности. Изучение количественного содержания криптонад в клетках *M. rubra* в период ее массового развития в Авачинской губе показало, что среднее количество хлоропластид криптонад в одной инфузории достигало 20–22 штук, т. е. популяция поедаемого вида *Rhodomonas* sp. была в несколько раз больше, чем у вида-потребителя *M. rubra* [Курбанова, Клочкова, 2025].

Из золотистых водорослей в июне 2024 г. присутствовали церкозои *Ebria tripartita*, численность которых составила в поверхностном слое на 2-й и 3-й станциях по 1,3 и 2 тыс. кл/л соответственно.

В июле 2024 г. в поверхностном и придонном слоях воды на всех трех станциях в массовом количестве присутст-

вовал вид диатомовых *S. costatum* – он составил 89,7% от общей численности диатомовых, обнаруженных в этом месяце. Сам по себе этот вид не является токсичным и используется для кормления объектов в аквакультуре, однако в условиях повышенной эвтрофикации его обильное цветение может оказывать крайне негативное воздействие на морские организмы и причинять ощутимый экономический ущерб аквакультуре. Являясь космополитом, этот вид входит в число планктонных микроводорослей практически повсеместно, поэтому во многих регионах мира его связывают с токсичными микроорганизмами, например в Северной и Южной Америке, Европе, странах Азии (Японии, Китае, Гонконге).

Из динофитовых в июле 2024 г. в поверхностном слое на 1-й станции присутствовал *Protoberidinium brevipes*, численность которого составила всего 300 кл/л. Как и в предыдущем месяце, в июле в поверхностном слое воды станций 2 и 3 также присутствовали церкозои *Ebria tripartita* – в среднем по 1,3 и 2 тыс. кл/л соответственно. Также во всех пробах в массе присутствовали криптонады *Rhodomonas* sp.

В первых числах августа 2024 г. видовое разнообразие микроводорослей было очень низким на всех трех станциях. При этом на поверхности Авачинской губы визуально наблюдался неестественный зеленоватый оттенок воды, который был хорошо виден и с аэроснимков, опубликованных в нашей предыдущей работе [Курбанова, Клочкова, 2025]. Наши исследования показали, что в начале августа 2024 г. в пробах воды на всех трех станциях присутствовали представители морских хламиномнад *Chlamydomonas* sp. Численность клеток этого вида в поверхностном слое воды составила в среднем 10 тыс., 2,6 тыс. и 700 кл/л на 1-й, 2-й и 3-й станциях соот-

ветственно. Цветение этого вида мы наблюдали в Авачинской губе впервые, токсичным оно не является, однако вместе с цветением других видов указывает на то, что экологическая устойчивость бухты и ее способность к поддержанию природного равновесия в последние годы снижаются еще более стремительно. Также в августе в массовом количестве присутствовали криптонады *Rhodomonas* sp., численность которых на 1-й станции составила 120 тыс. кл/л, на 2-й станции – 31,2 тыс. кл/л, на 3-й станции – 8,4 тыс. кл/л. Среди представителей диатомовых присутствовали *Achnanthes* sp., *Chaetoceros curvisetus*, *Chaetoceros decipiens*, *Chaetoceros mitra* и *S. costatum*.

В сентябре и октябре 2024 г. среди всех групп микроводорослей также доминировала *S. costatum*, однако наибольший всплеск ее численности пришелся на летний период. Численность криптонад пошла на убыль, что ожидаемо, поскольку одновременно с этим стала возрастать численность инфузории *M. rubra*, которая использует криптонад в качестве пищи. В октябре 2024 г. суммарное количество клеток планктона в пробах, собранных в пик его цветения, составило 58 млн 911 тыс. 600 кл/л, в их число входили криптонады, диатомовые *S. costatum* (42 млн 45 тыс. кл/л), *Amylax triacantha* (Jørgensen) Sournia, *Ebria tripartita* (Schumann) Lemmermann, личинки полихеты *Polydora limicola* Annenkova, брюхооресничная инфузория *Stylonychia mytilus* Ehrenberg, медузы aff. *Eutonina* sp.

Таким образом, наши исследования показали, что вертикальное распределение (т. е. по глубинам) одних и тех же видов микроводорослей в разных районах Авачинской губы существенно отличается. Возможно, это связано с их адаптацией к специфическим условиям среды, таким

как освещенность, повышенная концентрация органических веществ или особенности гидродинамики. Количество клеток микроводорослей на станциях 1 и 2 всегда было выше, чем на станции 3, т. е. внутри Авачинской губы развитие фитопланктона происходит намного более интенсивно, чем на выходе из бухты или за ее пределами. Для снижения частоты и интенсивности «цветений» Авачинской губы необходимы постоянный контроль за численностью и структурой планктона и снижение антропогенной нагрузки на бухту [Мангазеев и др., 2024а, 2024б; Клочкова и др., 2022, 2023].

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа подготовлена в рамках выполнения проектов «Структурно-функциональная организация, динамика и продуктивность наземных и прибрежных экосистем на Дальнем Востоке РФ. Разработка научных основ и экономических инструментов устойчивого природопользования» (Пер. № 124012700496-4) и «Исследование и сохранение уникального морского биоразнообразия Камчатки» (Пер. № 124093000049-8).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотруднику КФ ТИГ ДВО РАН д.б.н. С.Г. Коростелеву за содействие в организации сбора проб.

ЛИТЕРАТУРА

Клочкова Т.А., Кашутин А.Н., Васильев М.В. и др. 2022. Морская экология: Разработка биотехники выращивания бурых водорослей Камчатского края

- для санитарной марикультуры и восстановления их естественных популяций. *Отчет о НИР*. Федеральное агентство по рыболовству. Рег. № НИОКТР 122040600047-4. 112 с. eLIBRARY ID: 50509028, EDN: QPEFQJ.
- Клочкова Т.А., Климова А.В., Васильев М.В. и др. 2023. Морская экология: Разработка биотехники выращивания бурых водорослей Камчатского края для санитарной марикультуры и восстановления их естественных популяций – Этап 2. *Отчет о НИР*. Федеральное агентство по рыболовству. Рег. № НИОКТР 122040600047-4. 85 с. eLIBRARY ID: 64908062, EDN: UNTSVI.
- Коновалова Г.В. 1995. Красные приливы у восточной Камчатки (Атлас-справочник). Петропавловск-Камчатский: Камчат. 56 с.
- Коновалова Г.В. 2006. Планктонная флора прибрежных вод Восточной Камчатки. Жгутиковые водоросли. II. *Труды Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН*. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. Вып. V. С. 8–23.
- Коновалова Г.В., Селина М.С. 2010. Динофитовые водоросли (Dinophyta). Владивосток: Дальнаука. 362 с.
- Курбанова Л.В., Клочкова Т.А. 2025. Цветение фито- и зоопланктона в Авачинской губе (Юго-Восточная Камчатка) в 2024 году. *Материалы Седьмой национальной (всероссийской) научно-технической конференции «Техническая эксплуатация водного транспорта: проблемы и пути развития»*. Петропавловск-Камчатский. С. 157–163.
- Мангазеев А.В., Васильев М.В., Клочкова Т.А. и др. 2024а. Обратнoосмотическая фильтрация молочной творожной сыворотки как способ детоксикации ее выбросов и улучшения функционирования очистных сооружений г. Петропавловска-Камчатского. *Промышленные процессы и технологии*. Т. 4. № 1. С. 28–43.
- Мангазеев А.В., Клочкова Н.Г., Клочкова Т.А. 2024б. Использование дистанционного мониторинга для оценки состояния макрофитобентоса Авачинской губы в районе сброса стоков очистных сооружений. *Вестник научного центра ВОСТНИИ по промышленной и экологической безопасности*. № 3. С. 80–88.
- Орлова Т.Ю., Селина М.С., Стоник И.В. и др. 2024. Фитопланктон прибрежных вод Камчатки и сопредельных акваторий. Ред. А.В. Адрианов. Владивосток: ЛИТ. 184 с.
- Fenchel T. 1968. On “red water” in the Isefjord (inner Danish waters) caused by the ciliate *Mesodinium rubrum*. *Ophelia*. Vol. 5. P. 245–253.
- Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. Worldwide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org> (accessed: 31.05.2025).
- Hayes G.C., Purdie D.A., Williams J.A. 1989. The distribution of ichthyoplankton in Southampton Water in response to low oxygen levels produced by a *Mesodinium rubrum* bloom. *Journal of Fish Biology*. Vol. 34. P. 811–813.
- Kim G.H., Han J.H., Kim B. et al. 2016. Cryptophyte gene regulation in the kleptoplastidic karyokleptic ciliate *Mesodinium rubrum*. *Harmful Algae*. Vol. 52. P. 23–33.
- Lindholm T. 1985. *Mesodinium rubrum* – a unique photosynthetic ciliate. *Advances in Applied Microbiology*. Vol. 3. P. 1–48.
- Liu H., Song X., Huang L. et al. 2012. Potential risk of *Mesodinium rubrum* bloom in aquaculture area of Dapeng’ao cove,

- China: diurnal changes in the ciliate community structure in the surface water. *Oceanologia*. 2012. Vol. 54. P. 109–117.
- Myung G., Kim H.S., Jang K.G. et al. 2007. Importance of the mixotrophic ciliate *Myrionecta rubra* in marine ecosystems. *Sea*. Vol. 12. P. 178–185 (in Korean).
- Soulsby P.G., Mollowney M., Marsh G. et al. 1984. The role of phytoplankton in the dissolved oxygen budget of a stratified estuary. *Water Science and Technology*. Vol. 17. P. 145–156.
- Yoo J.S., Kim Y.H., Lee I.K. 1991. Recolonization of the disturbed benthic algal community in Incheon Dock. *Korean Journal of Botany*. Vol. 34. P. 165–173 (in Korean).
- Yoo J.S., Kim Y.H., Lee I.K. 1999. Succession of benthic algal community in Dock marine ecosystem perturbed by red tide. *Algae*. Vol. 14. P. 181–187 (in Korean).
- lovsk-Kamchatsky: Kamshat Publ. 56 p. (in Russian).
- Konovalova G.V. 2006. Planktonic flora of coastal waters of Eastern Kamchatka. Flagellate algae. II. *Proceedings of Kamchatka Branch of Pacific Institute of Geography, Far Eastern Division, Russian Academy of Sciences*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskij pechatnyj dvor. Iss. V. P. 8–23 (in Russian).
- Konovalova G.V., Selina M.S. 2010. Dinoflagellate algae (Dinophyta). Vladivostok: Dalnauka Publ. 362 p. (in Russian).
- Kurbanova L.V., Klochkova T.A. 2025. Phyto- and zooplankton bloom in the Avacha Bay (Southeast Kamchatka) in 2024. *Proceedings of the Seventh National (All-Russian) Scientific and Technical Conference “Technical operation of water transport: problems and development paths”*. Petropavlovsk-Kamchatsky. P. 157–163 (in Russian).
- Mangazeev A.V., Vasiliev M.V., Klochkova T.A. et al. 2024a. Reverse osmosis filtration of milk curd whey as a way to detoxify its emissions and improve the functioning of wastewater treatment plants in Petropavlovsk-Kamchatsky. *Promyshlennye processy i tehnologii (Industrial Processes and Technologies)*. Vol. 4. № 1. P. 28–43 (in Russian).
- Mangazeev A.V., Klochkova N.G., Klochkova T.A. 2024. Use of remote monitoring in assessment of the macrophytobenthos condition in the Avacha Bay in the area of water discharge from the treatment facilities. *Vestnik nauchnogo centra VOSTNII po promyshlennoj i jekologicheskoj bezopasnosti (Bulletin of Scientific Center VostNII for Industrial and Environmental Safety)*. № 3. P. 80–88 (in Russian).
- Orlova T.Yu., Selina M.S., Stonik I.V. et al. 2024. Phytoplankton of coastal waters

REFERENCES

- Klochkova T.A., Kashutin A.N., Vasiliev M.V. et al. 2022. Marine ecology: Development of biotechnology for growing brown algae of Kamchatka Krai for sanitary mariculture and restoration of their natural populations. *Research Report*. Federal Agency for Fisheries. Reg. № 122040600047-4. 112 p. eLIBRARY ID: 50509028, EDN: QPEFQJ (in Russian).
- Klochkova T.A., Klimova A.V., Vasiliev M.V. et al. 2023. Marine ecology: Development of biotechnology for growing brown algae of Kamchatka Krai for sanitary mariculture and restoration of their natural populations – Stage 2. *Research Report*. Federal Agency for Fisheries. Reg. № 122040600047-4. 85 c. eLIBRARY ID: 64908062, EDN: UNTSVI (in Russian).
- Konovalova G.V. 1995. Red tides in eastern Kamchatka (Atlas-handbook). Petropav-

- of Kamchatka and adjacent waters. Ed. A.V. Adrianov Vladivostok: LIT Publ. 184 p. (in Russian).
- Fenchel T. 1968. On “red water” in the Isefjord (inner Danish waters) caused by the ciliate *Mesodinium rubrum*. *Ophelia*. Vol. 5. P. 245–253.
- Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org> (accessed: 31.05.2025).
- Hayes G.C., Purdie D.A., Williams J.A. 1989. The distribution of ichthyoplankton in Southampton Water in response to low oxygen levels produced by a *Mesodinium rubrum* bloom. *Journal of Fish Biology*. Vol. 34. P. 811–813.
- Kim G.H., Han J.H., Kim B. et al. 2016. Cryptophyte gene regulation in the kleptoplastidic karyokleptic ciliate *Mesodinium rubrum*. *Harmful Algae*. Vol. 52. P. 23–33.
- Lindholm T. 1985. *Mesodinium rubrum* – a unique photosynthetic ciliate. *Advances in Applied Microbiology*. Vol. 3. P. 1–48.
- Liu H., Song X., Huang L. et al. 2012. Potential risk of *Mesodinium rubrum* bloom in aquaculture area of Dapeng’ao cove, China: diurnal changes in the ciliate community structure in the surface water. *Oceanologia*. 2012. Vol. 54. P. 109–117.
- Myung G., Kim H.S., Jang K.G. et al. 2007. Importance of the mixotrophic ciliate *Myrionecta rubra* in marine ecosystems. *Sea*. Vol. 12. P. 178–185 (in Korean).
- Soulsby P.G., Mollowney M., Marsh G. et al. 1984. The role of phytoplankton in the dissolved oxygen budget of a stratified estuary. *Water Science and Technology*. Vol. 17. P. 145–156.
- Yoo J.S., Kim Y.H., Lee I.K. 1991. Recolonization of the disturbed benthic algal community in Incheon Dock. *Korean Journal of Botany*. Vol. 34. P. 165–173 (in Korean).
- Yoo J.S., Kim Y.H., Lee I.K. 1999. Succession of benthic algal community in Dock marine ecosystem perturbed by red tide. *Algae*. Vol. 14. P. 181–187 (in Korean).

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Курбанова Лидия Витальевна – Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН; 683000, Россия, Петропавловск-Камчатский; младший научный сотрудник; kbljxrf1995@mail.ru. SPIN-код: 4693-1399, Author ID: 1241508.

Kurbanova Lidiya Vitalievna – Kamchatka Branch of Pacific Geographical Institute of FEB RAS; 683000, Russia, Petropavlovsk-Kamchatsky; Junior Scientific Researcher; kbljxrf1995@mail.ru. SPIN-code: 4693-1399, Author ID: 1241508.

Клочкова Татьяна Андреевна – Камчатский государственный технический университет; 683003, Россия, Петропавловск-Камчатский; доктор биологических наук, профессор кафедры «Экология и природопользование»; tatyana_algae@mail.ru. SPIN-код: 7534-7736, Author ID: 664379; Scopus ID: 12792241800.

Klochkova Tatyana Andreevna – Kamchatka State Technical University; 683003, Russia, Petropavlovsk-Kamchatsky; Doctor of Biological Sciences; Professor of Ecology and Nature Management Chair; tatyana_algae@mail.ru. SPIN-code: 7534-7736, Author ID: 664379; Scopus ID: 12792241800.

Статья поступила в редакцию 30.04.2025; одобрена после рецензирования 20.06.2025; статья принята к публикации 23.06.2025.

The article was submitted 30.04.2025; approved after reviewing 20.06.2025; accepted for publication 23.06.2025.

Для цитирования: Курбанова Л.В., Клочкова Т.А. 2025. Видовой состав фитопланктона Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) в поздневесенний, летний и осенний периоды 2024 года. *Вестник Камчатского государственного технического университета*. Вып. 72. С. 107–116. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2025-72-107-116>.

For citation: Kurbanova L.V., Klochkova T.A. 2025. Species composition of phytoplankton from the Avacha bay (Southeast Kamchatka) in late spring, summer and autumn in 2024. *Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tehničeskogo universiteta (Bulletin of Kamchatka State Technical University)*. Iss. 72. P. 107–116. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2025-72-107-116>.

ПРАВИЛА НАПРАВЛЕНИЯ, РЕЦЕНЗИРОВАНИЯ И ОПУБЛИКОВАНИЯ РУКОПИСЕЙ, ПРЕДСТАВЛЕННЫХ В НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ «ВЕСТНИК КАМЧАТГТУ»

Журнал «Вестник КамчатГТУ» выпускается четыре раза в год и публикует результаты научных исследований по направлениям:

- 1.5.12. Зоология (биологические науки)
- 1.5.15. Экология (биологические науки)
- 1.5.16. Гидробиология (биологические науки)
- 1.5.20. Биологические ресурсы (биологические науки)
- 2.2.4. Приборы и методы измерения (по видам измерений) (технические науки)
- 2.2.8. Методы и приборы контроля и диагностики материалов, изделий, веществ и природной среды (технические науки)
- 2.2.11. Информационно-измерительные и управляющие системы (физико-математические науки)
- 4.3.3. Пищевые системы (биологические и технические науки)
- 4.3.5. Биотехнология продуктов питания и биологически активных веществ (технические науки)

В рамках общих направлений предпочтение отдается следующим профилям:

- научно-информационное обеспечение развития технических систем, контроля природной среды и использования природных ресурсов;
- аквакультура и охрана водных биологических ресурсов и среды их обитания, воздействие природных и антропогенных факторов на состояние водных экосистем;
- пищевые технологии и рыбоперерабатывающая техника.

Редакция оставляет за собой право отклонять статьи, не соответствующие профилю журнала.

В журнале печатаются результаты, ранее не опубликованные и не предназначенные к одновременной публикации в других изданиях.

Работа должна соответствовать указанным выше направлениям, обладать несомненной новизной, иметь теоретическую и практическую значимость. Рукописи статей должны быть подготовлены на высоком научном уровне и содержать результаты исследований по соответствующей проблематике. Материалы исследований, присланные в журнал, не должны содержать заимствований из работ, принадлежащих другим ученым. Ссылки на исследования других специалистов даются в порядке, определенном традициями научного сообщества.

Рукописи должны быть оформлены в соответствии с правилами оформления, принятыми в журнале. Журнал публикует статьи на русском и английском языках.

Направление рукописей

Рукописи статей в электронном виде направляются в редакцию журнала по адресу: vestnik@kamchatgtu.ru. Название файла должно содержать фамилию автора статьи.

К рукописи статьи в электронном виде (скан-копии) должны быть приложены:

- анкета-заявка на опубликование. Если у статьи несколько авторов, то сведения предоставляются полностью о каждом из них, указывается автор для переписки с редакцией (Приложение 1);

- согласие автора о передаче права на публикацию рукописи и распространение в российских и международных электронных базах данных (Приложение 2);
- согласие автора на обработку и передачу персональных данных (Приложение 3);
- акт экспертизы / экспертное заключение в форме, принятой в направляющей организации;
- разрешение на опубликование материалов от организации, в которой работает автор с подписью руководителя и печатью организации (для внешних авторов).

Рецензирование рукописей

Издание осуществляет рецензирование всех поступающих в редакцию материалов, соответствующих ее тематике, с целью их экспертной оценки. Статьи, присланные в журнал, проходят предварительное (общий допуск) и профильное (официальная рецензия) рецензирование. Вопрос об опубликовании рукописи, ее отклонении решает редакционная коллегия журнала.

Рецензентами журнала являются высококвалифицированные специалисты, имеющие степень доктора или кандидата наук и научные публикации в областях наук по профилю рецензирования.

Рукопись, получившая положительную оценку рецензентов, принимается к опубликованию в журнале на заседании редколлегии журнала.

Рукопись, получившая рекомендации по доработке, отправляется авторам. Исправленная рукопись проходит повторное рецензирование.

В случае получения отрицательной рецензии на рукопись автор получает мотивированный отказ в опубликовании. Решение редколлегии о принятии статьи к печати или ее отклонении сообщается авторам.

Редколлегия оставляет за собой право отклонить материал без указания причин. Отклоненные рукописи авторам не возвращаются.

Рецензии хранятся в редакции журнала в течение 5 лет. При поступлении в редакцию соответствующего запроса редакция издания направляет копии рецензий в Министерство науки и высшего образования Российской Федерации.

Опубликование рукописей

Каждый номер научного журнала комплектуется из рукописей статей, прошедших рецензирование и принятых к опубликованию решением редакционной коллегии с учетом очередности поступления рукописи, ее объема и наполненности разделов.

Преимущественное право на публикацию имеют сотрудники КамчатГТУ, аспиранты, завершающие обучение в аспирантуре, и лица, выходящие на защиту диссертации в ближайшее время.

Автор может опубликовать в одном номере журнала не более одной статьи в качестве единственного автора.

Плата за публикации рукописей не взимается. Гонорар за публикации не выплачивается.

Полнотекстовые электронные версии выпусков журналов размещаются на сайте КамчатГТУ (<http://www.kamchatgtu.ru>), в Научной электронной библиотеке (НЭБ) (<http://elibrary.ru>).

Печатная версия журнала высылается по всем обязательным адресам рассылки.

Аннотации всех публикуемых материалов, ключевые слова, информация об авторах размещаются в свободном доступе на сайте журнала, в электронных системах цитирования (базах данных) на русском и английском языках.

Приложение 1

Анкета-заявка

Полные Ф. И. О.	На русском и английском языках
Название статьи	На русском и английском языках
Ученая степень	На русском и английском языках
Ученое звание	На русском и английском языках
Должность (с указанием структурного подразделения)	На русском и английском языках
Место работы	На русском и английском языках
Адрес места работы (обязательно указать индекс)	На русском и английском языках
Членство в академиях (РАЕН, РАН, МАНЭБ, Военная и др.)	На русском и английском языках
Номера телефонов (мобильный, служебный, домашний)	
Адрес электронной почты (e-mail)	

Приложение 2

Согласие автора

**о передаче права на публикацию рукописи в научном журнале
«Вестник Камчатского государственного технического университета»
и распространение в российских и международных электронных базах данных**

Я, нижеподписавшийся, _____
(Ф. И. О. автора)

автор рукописи _____

_____ (название рукописи)

передаю на безвозмездной основе редакции научного журнала «**Вестник Камчатского государственного технического университета**» неисключительное право на опубликование этой рукописи статьи (далее – Произведение) в печатной и электронной версиях научного журнала «**Вестник Камчатского государственного технического университета**», а также на распространение Произведения путем размещения его электронной копии в базе данных «Научная электронная библиотека» («НЭБ»), представленной в виде информационного ресурса сети Интернет elibrary.ru. Территория, на которой допускается использование вышеуказанных прав на Произведение, не ограничена.

Я подтверждаю, что указанное Произведение нигде ранее не было опубликовано.

Я подтверждаю, что данная публикация не нарушает авторские права других лиц или организаций.

С правилами представления статей в редакцию научного журнала «**Вестник Камчатского государственного технического университета**» согласен / согласна.

наименование
организации

должность

дата

подпись

расшифровка
подписи

**Согласие на публикацию
и обработку персональных данных
авторов научного журнала Вестник КамчатГТУ**

Я, _____, в соответствии с требованиями статьи 9 Федерального закона от 27.07.2006 г. № 152-ФЗ «О персональных данных» даю согласие на обработку моих персональных данных издателю – ФГБОУ ВО «КамчатГТУ», расположенному по адресу: 683003, Камчатский край, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, д. 35, ИНН 4100001140, ОГРН 1024101031790, в рамках процесса опубликования моей статьи в научном журнале «Вестник КамчатГТУ». Представленная статья не публиковалась ранее в других изданиях и не находится на рассмотрении в редакциях других издательств. Все возможные конфликты интересов, связанные с авторскими правами и опубликованием рассматриваемой статьи, урегулированы. Публикация статьи не нарушает авторские права третьих лиц.

Подтверждаю свое согласие на опубликование и размещение полнотекстовой версии статьи и своих персональных данных (фамилия, имя, отчество; сведения о месте работы и занимаемой должности; учёная степень (учёное звание); электронная почта, контактный телефон и другие предоставляемые мной в рамках статьи данные) в открытом доступе на сайте ФГБОУ ВО «КамчатГТУ» (www.kamchatgtu.ru), Научной электронной библиотеки (www.elibrary.ru), в иных базах данных научной информации, электронно-библиотечных системах, научных информационных ресурсах в сети Интернет и доведения до всеобщего сведения, обработки и систематизации в других базах цитирования, а также для включения в аналитические и статистические отчетности без ограничения по сроку.

(подпись)

(Ф. И. О. автора)

ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСЕЙ СТАТЕЙ

Объем

Объем содержательной части рукописи статьи (введение, материалы и методы, результаты и обсуждение, заключение) – не менее 5 страниц (без учёта таблиц, рисунков и списка литературы) для оригинальных статей и не более 24 страниц – для статей-ревизий.

Рекомендуемая структура

Статья должна быть структурирована и включать следующие разделы: введение, материалы и методы, результаты и обсуждение, заключение, литература.

Правила набора

Текстовый редактор – Microsoft Word, шрифт – Times New Roman; размер шрифта: основной – 11,5, вспомогательный – 10,5; абзацный отступ – 0,7 см; междустрочный интервал (множитель) – 1,2. Поля: верхнее – 20 мм, нижнее – 20 мм, правое – 20 мм, левое – 20 мм.

Начало статьи

Через один междустрочный интервал последовательно приводятся следующие сведения:

– индекс универсальной десятичной классификации (УДК), выровненный влево (шрифт 11,5);

на русском языке указываются:

– название статьи прописными (заглавными) полужирными буквами, без переносов, с выравниванием по центру (шрифт 11,5; междустрочный интервал – 1);

– фамилии и инициалы авторов последовательно с выравниванием по левому краю без абзацного отступа (шрифт 11,5; междустрочный интервал – 1);

– название организации, в которой работают авторы, адрес организации (с выравниванием по ширине полосы без абзацного отступа, шрифт 11,5; междустрочный интервал – 1);

– текст краткой аннотации (не менее 75 и не более 120 слов), выровненный по ширине полосы без абзацного отступа (шрифт 10,5; междустрочный интервал – 1); аннотация должна содержать краткое изложение проблемы, указание на технологию или методы исследования, результаты исследования с акцентом на их новизну;

– ключевые слова (не более 10 слов), выровненные по ширине полосы без абзацного отступа (шрифт 10,5; междустрочный интервал – 1);

далее на английском языке через один междустрочный интервал указываются:

– название статьи прописными (заглавными) полужирными буквами, без переносов, с выравниванием по центру (шрифт 11,5; междустрочный интервал – 1);

– фамилии и инициалы авторов последовательно с выравниванием по левому краю без абзацного отступа (шрифт 11,5; междустрочный интервал – 1);

– название организации, в которой работают авторы, адрес организации (с выравниванием по ширине полосы без абзацного отступа, шрифт 11,5; междустрочный интервал – 1);

– текст краткой аннотации, выровненный по ширине полосы без абзацного отступа (шрифт 10,5; междустрочный интервал – 1);

– ключевые слова (не более 10 слов), выровненные по ширине полосы без абзацного отступа (шрифт 10,5; междустрочный интервал – 1).

УДК

**ДЕСТРУКЦИЯ ТКАНЕЙ БУРОЙ ВОДОРОСЛИ *SACCHARINA BONGARDIANA*
В ПРОЦЕССЕ ТЕРМОЩЕЛОЧНОЙ ОБРАБОТКИ ПРИ ПОЛУЧЕНИИ БИОГЕЛЯ**

Иванов А.А.¹, Петрова А.А.²

¹ Камчатский государственный технический университет, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35.

² Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, г. Москва, ул. Красносельская, 17.

Saccharina bongardiana – один из самых массовых видов ламинариевых водорослей камчатского шельфа, характеризующийся широкой экологической пластичностью и морфологической изменчивостью. В работе описаны отличия его морфогенеза и биологии развития от таковых у других камчатских представителей рода *Saccharina* и близкого к нему рода *Laminaria*, рассмотрены особенности внутреннего строения, позволяющие данному виду осваивать литоральную зону шельфа, противостоять воздействию неблагоприятных факторов. Описан разработанный авторами метод контроля процесса деструкции тканей, происходящий под воздействием термощелочной обработки в процессе получения биогеля из этого вида водорослей.

Ключевые слова: *Saccharina bongardiana*, биология развития, морфогенез, водорослевый биогель, термощелочная обработка, деструкция ткани.

**TISSUE DESTRUCTION IN THE BROWN ALGA, *SACCHARINA BONGARDIANA*,
DURING THE PROCESS OF THERMAL-ALKALIN TREATMENT
WHEN PRODUCING BIOGEL**

Ivanov A.A.¹, Petrova A.A.²

¹ Kamchatka State Technical University, Petropavlovsk-Kamchatsky, Klyuchevskaya Str. 35.

² Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Krasnoselskaya Str. 17.

Saccharina bongardiana is one of the most widespread kelp species in Kamchatka, which is characterized by a broad ecological plasticity and morphological variability. We describe differences in its morphogenesis and developmental biology from the other *Saccharina* and *Laminaria* species from Kamchatka, and features of its internal structure that allow this species to develop in the tidal zone and withstand the effects of adverse environmental factors. The method developed by the authors to control the process of *S. bongardiana* tissue destruction occurring in the process of thermo-alkaline treatment when producing biogel from this alga is described.

Key words: *Saccharina bongardiana*, developmental biology, morphogenesis, algal biogel, thermo-alkaline treatment, tissue destruction.

Текст статьи

Основной размер шрифта текста статьи – 11,5; междустрочный интервал (множитель) – 1,2; абзацный отступ – 0,7 см.

Структурные элементы статьи (**введение, материалы и методы, результаты и обсуждение, заключение, литература**) должны быть приведены прописными (заглавными) полужирными буквами с выравниванием по центру.

Ссылки на литературу в тексте должны быть приведены в квадратных скобках с указанием фамилии автора (-ов) и через запятую – года выпуска научного издания (в порядке возрастания года издания; например, [Иванов, 1974; Петров, 1995; Абрамов, 2010]).

Ссылки на рисунки и таблицы должны быть приведены в тексте, при этом сами рисунки и таблицы – в конце статьи (после литературы и информации об авторах) с обязательным переводом названий таблиц и подрисуночных подписей на английский язык.

Все рисунки, кроме единственного, нумеруются. Рисунки должны быть четкими, обозначения и надписи читаемыми. Номер рисунка и подпись к нему печатаются шрифтом 10,5 размера, междустрочный интервал – 1 с выравниванием по ширине полосы без абзацного отступа (выносятся отдельно от рисунка для возможности редактирования). **Дополнительно к комплекту документов должны быть приложены файлы рисунков в формате jpg с разрешением не менее 300 dpi.**

Все таблицы, кроме единственной, нумеруются. Номер таблицы и подпись к нему печатаются 10,5 шрифтом, междустрочный интервал – 1 с выравниванием по ширине полосы без абзацного отступа.

Математические, физические и химические формулы следует набирать в редакторе Microsoft Equation Editor. Все формулы, на которые есть ссылки в тексте, нумеруются, и ссылки на них приводятся в круглых скобках. Формулы выносятся отдельной строкой. Номер формулы вводится в круглые скобки и выравнивается по правому краю.

Образец оформления текста статьи

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время известно, что бурые, главным образом ламинариевые водоросли являются источником получения веществ [Ковалева, 2000; Липатов, 2004; Разумов и др., 2004; Талабаева, 2006; Конева, 2009; Вафина, 2010].

.....

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

.....

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Внутреннее строение *S. bongardiana* подвержено (рис. 1).

.....

Описанная выше последовательность мацерации тканей *S. bongardiana* показана на рисунке 2.

Представленная таблица показывает стадии процесса деструкции

.....

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показывает, что

Образец оформления формул

Полученные из опыта значения коэффициентов передач по каждому из каналов $K1(y_j)$ и $K2(y_j)$ соответственно удовлетворяют неравенствам:

$$\begin{aligned} -1 \leq K1(y_j) \leq 1, \\ -1 \leq K2(y_j) \leq 1. \end{aligned} \tag{1}$$

Учитывая более жесткие ограничения (1), получим систему неравенств:

$$\begin{aligned} K1(y_j \text{ min}) \leq K1(y_j) \leq K1(y_j \text{ max}), \\ K2(y_j \text{ min}) \leq K2(y_j) \leq K2(y_j \text{ max}). \end{aligned} \quad (2)$$

При построении семейства характеристик $K1_j = f(K2_j)$ учет неравенств (9) приведет к ограничению изобарных кривых с обеих сторон и выделению отрезков кривых, пересекающихся в исходной рабочей точке, соответствующей номинальным значениям $y_j^H(x)$.

Оформление литературы

Список литературы приводится последовательно на русском и английском языках и оформляется по алфавиту *строго в соответствии с образцом, представленным ниже, с выступом 0,7 см без нумерации.*

Образец оформления литературы

ЛИТЕРАТУРА

- Алфимов Н.Н., Петров Ю.Е. 1972. О биологических и биохимических особенностях некоторых ламинариевых и фукусовых водорослей (Phaeophyta) острова Беринга (Командорские острова). *Ботанический журнал*. Т. 57. № 6. С. 697–700.
- Аминина Н.М., Ключкова Н.Г. 2002. Перспективы развития производства по переработке водорослей на побережье Камчатки. *Рыболовство России*. № 1. С. 54–56.
- Богданов В.Д., Сафронова Т.М. 1993. Структурообразователи и рыбные композиции. Москва: ВНИРО. 172 с.
- Вафина Л.Х. 2010. Обоснование комплексной технологии переработки бурых водорослей (Phaeophyta) при получении функциональных пищевых продуктов. *Диссертация ... канд. техн. наук*. М. 280 с.
- Вишневецкая Т.Н., Саяпина Т.А., Аминина Н.М. 1999. Химический состав и перспективы использования экстрактов из бурых водорослей. *Тезисы докладов Российской научной конференции «Новые биомедицинские технологии с использованием биологически активных добавок»*. Владивосток. С. 10–12.
- Вялков А.Н., Козлов В.К., Бобровницкий А.И., Михайлов В.И., Подкорытова А.В., Одинец А.Г., Супрун С.В., Тулупов А.М. 2008. Морские водоросли в восстановительной медицине, комплексной терапии заболеваний с нарушением метаболизма. Москва: МДВ. 156 с.
- Зацепина А.Н., Бессонова А.Д. 2016. Обоснование технологии получения продуктов из бурых водорослей. *Материалы Национальной (всероссийской) научно-практической конференции «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промышленное и техническое использование»*. С. 115–119.
- Иванюшина Е.А., Жигадлова Г.Г. 1994. Биология ламинарии *Laminaria bongardiana* на литорали острова Беринга (Командорские острова). *Биология моря*. Т. 20. № 5. С. 374–380.
- Огородников В.С. 2007. Водоросли-макрофиты Северных Курильских островов. *Автореферат диссертации ... канд. биол. наук*. Петропавловск-Камчатский. 25 с.
- Патент № 2041656 РФ. Способ получения пищевого полуфабриката из ламинариевых водорослей. *Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии* (Подкорытова А.В., Ковалева Е.А., Аминина Н.М.).
- Пьянкова А.С. 2012. Получение и использование полисахаридов бурых водорослей. *Вестник Камчатского государственного технического университета*. № 20. С. 62–66.

REFERENCES

- Alfimov N.N., Petrov Yu.E. 1972. On the biological and biochemical characteristics of some kelp and fucalean algae (Phaeophyta) of Bering Island (Commander Islands). *Botanicheskiy zhurnal (Botanical Journal)*. Vol. 57. № 6. P. 697–700.
- Aminina N.M., Klochkova N.G. 2002. Prospects for the development of algae processing on the coast of Kamchatka. *Rybolovstvo Rossii (Russian Fishery)*. № 1. P. 54–56.
- Bogdanov V.D., Safronova T.M. 1993. Structuring agents and fish compositions. Moscow: VNIRO-press. 172 p.
- Vafina L.H. 2010. Justification of the integrated technology for processing of the brown algae (Phaeophyta) in obtaining functional food products. *Candidacy dissertation for technical sciences*. Moscow. 280 p.
- Vishnevskaya T.N., Sayapina T.A., Aminina N.M. 1999. Chemical composition and prospects of using extracts from the brown algae. *Proceedings of Russian scientific conference “New biomedical technologies using biologically active additives”*. Vladivostok. P. 10–12.
- Vyalkov A.N., Kozlov V.K., Bobrovnikskiy A.I. et al. 2008. Seaweed in rehabilitation medicine, complex therapy of metabolic diseases. Moscow: MDV. 156 p.
- Zatsepina A.N., Bessonova A.D. 2016. Justification of technology for obtaining products from brown algae. *Proceedings of National (All-Russian) scientific and practical conference “Natural resources, their present condition, protection, industrial and technical use”*. P. 115–119.
- Ivanyushina E.A., Zhigadlova G.G. 1994. Biology of the kelp species *Laminaria bongardiana* from the tidal zone of Bering Island (Commander Islands). *Biologiya morya (Marine Biology)*. Vol. 20. № 5. P. 374–380.
- Ogorodnikov B.C. 2007. Algae-macrophytes from the Northern Kuril Islands. *Abstract of the candidacy dissertation for biological sciences*. Petropavlovsk-Kamchatsky. 25 p.
- Patent № 2041656 RF. Method of obtaining a food semi-finished product from the laminariacean algae. *Pacific Fisheries and Oceanography Research Institute (Podkoryitova A.V., Kovaleva E.A., Aminina N.M.)*.
- Ryancova A.S. 2012. Production and utilization of brown algae polysaccharides. *Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta (Bulletin of Kamchatka State Technical University)*. № 20. P. 62–66.

Информация об авторах

Информация обо всех авторах размещается в конце статьи (после литературы) и приводится последовательно на русском и английском языках по схеме: фамилия, имя, отчество автора; название организации, индекс, страна, город; степень, звание, должность; электронный адрес (шрифт – 10,5; междустрочный интервал – 1; абзацный отступ – 0,7 см), идентификационные номера авторов в базах данных научного цитирования. **Дополнительно к комплекту документов должны быть приложены файлы-скриншоты с личного кабинета автора на сайте e-library с указанием SPIN-кода (для его подтверждения), а также при наличии – файлы-скриншоты ID-автора с сайта международной базы научного цитирования Scopus.**

Образец оформления информации об авторах

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Клочкова Татьяна Андреевна – Камчатский государственный технический университет; 683003, Россия, Петропавловск-Камчатский; доктор биологических наук, профессор кафедры «Экология и природопользование»; tatyana_algae@mail.ru. SPIN-код: 7534-7736, Author ID: 664379; Scopus ID: 12792241800.

Klochkova Tatyana Andreevna – Kamchatka State Technical University; 683003, Russia, Petropavlovsk-Kamchatsky; Doctor of Biological Sciences; Professor of Ecology and Nature Management Chair; tatyana_algae@mail.ru. SPIN-code: 7534-7736, Author ID: 664379; Scopus ID: 12792241800.

Образец оформления рисунков и таблиц в конце статьи

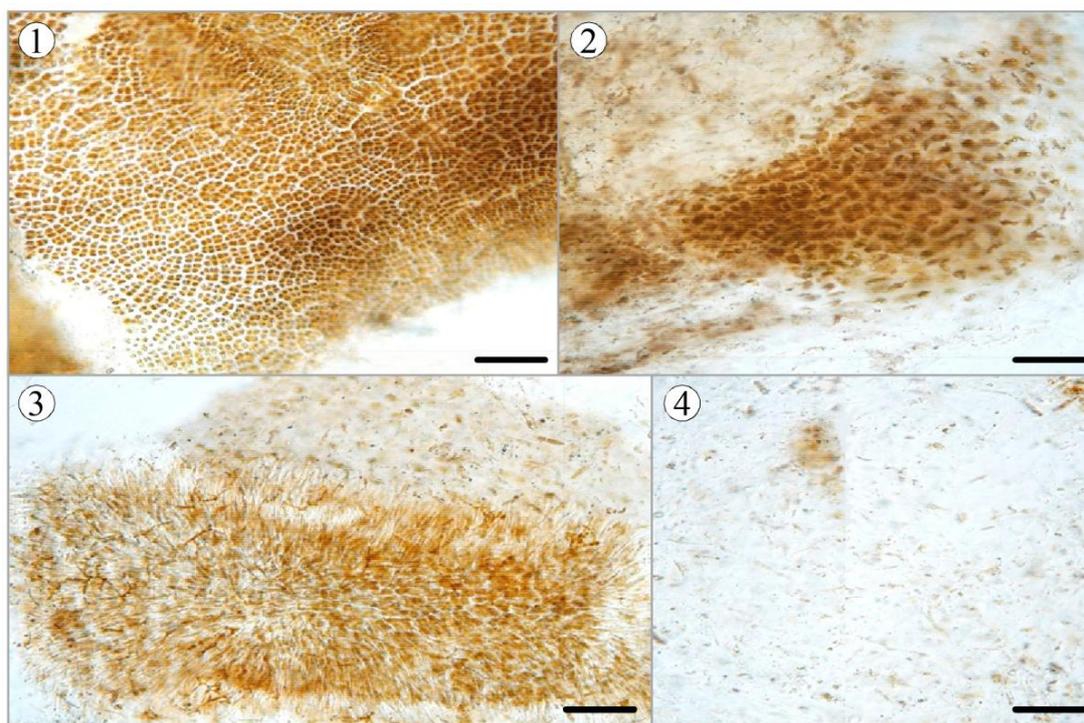


Рис. 1. Последовательность мацерации тканей *Saccharina bongardiana*: 1 – разделение дорсальной и вентральной половин слоевища и разрыхление корового слоя; 2 – разрыхление и дезинтеграция клеток меристодермы и медуллярной ткани; 3 – фрагмент соруса спорангиев с дезинтегрированными зооспорами и парафизами; 4 – мазок водорослевого биогеля в конце варки. Видны разрушенные нити сердцевины, отдельные парафизы и зооспорангии, небольшие скопления клеток меристодермы. Масштаб: 100 мкм (1, 3, 4), 50 мкм (2)

Fig. 1. The sequence of *Saccharina bongardiana* tissue maceration process: 1 – separation of the dorsal and ventral halves of the thallus and loosening of the cortical layer; 2 – loosening and disintegration of the meristoderm cells and medullary tissue; 3 – fragment of sporangial sori with disintegrated zoosporangia and paraphyses; 4 – smear of the algal biogel at the end of preparation. Broken filaments of the medullar tissue, individual paraphyses and zoosporangia, small clusters of meristoderm cells are visible. Scale: 100 µm (1, 3, 4), 50 µm (2)

Таблица 1. Мацерация дробленой *Saccharina bongardiana* в процессе ее термощелочной обработки

Table 1. Maceration of shredded *Saccharina bongardiana* thalli during thermo-alkaline treatment

Этап варки	Время варки (минут)	Средние размеры частиц (мм)	Характеристика изменений
1	10	4,01	Частицы плотные, целостные, без разделения на дорсальную и вентральную части
2	20	3,82	Частицы с начавшимся разделением на дорсальную и вентральную части. Наблюдается дробление крупных частиц
3	25	3,05	Продолжающийся процесс разрушения крупных частиц и расслоения пластины
4	30	2,6	Полное расслоение пластины, дезинтеграция клеток подкормки и сердцевины, дробление пластинок из коровой ткани и меристодермы
5	40	1,98	Продолжающаяся фрагментация частиц водорослей, разрыхление частиц, увеличение вязкости биогеля
6	50	0,83	Сильное набухание оставшихся частиц водорослей, почти полное разрушение оболочек клеток подкормки и меристодермы, увеличение вязкости биогеля

Учредитель:
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Камчатский государственный технический университет»

Издание зарегистрировано в Управлении Федеральной службы по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций по Камчатскому краю
Регистрационный номер ПИ № ТУ41-00321 от 01 декабря 2020 года

Главный редактор Т.А. Ключкова

Редактор О.В. Ольхина
Верстка, оригинал-макет Е.Е. Бабух

Адрес редакции, издателя:

683003, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35
Тел. (4152) 300-953. Факс (4152) 42-05-01
E-mail: kamchatgtu@kamchatgtu.ru
www.kamchatgtu.ru

Дата выхода в свет 30.06.2025 г.
Формат 60*84/8. Печать цифровая. Гарнитура PT Astra Serif
Авт. л. 8,75. Уч.-изд. л. 10,30. Усл. печ. л. 15,34
Тираж 500 экз. Заказ № КХ25-000035

Подписной индекс в каталоге «Почта России» ПН093

Цена свободная

Отпечатано в ООО «Камчатпресс Холдинг»
683017, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Кроноцкая, 12а

ISSN 2079-0333



9 772079 033418 >