

На правах рукописи

ШУЛЬГИНА МАРИЯ АЛЕКСАНДРОВНА

**ВИДОВОЙ СОСТАВ, СЕЗОННАЯ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА
КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПАРАМЕТРОВ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ РОДА
THALASSIOSIRA В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО, ЯПОНСКОЕ МОРЕ**

1.5.16. Гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Владивосток – 2023

Работа выполнена в лаборатории морской микробиоты и в научно-образовательном комплексе «Приморский океанариум» Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской академии наук

Научный руководитель:

кандидат биологических наук, доцент **Шевченко Ольга Геннадьевна**

Официальные оппоненты:

Цой Ира Борисовна, доктор геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник, главный научный сотрудник Лаборатории геологических формаций, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН

Никулина Татьяна Владимировна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Лаборатории пресноводной гидробиологии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Мурманский морской биологический институт РАН

Защита диссертации состоится 26 сентября 2023 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета 24.1.191.02 (Д 005.008.02) при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской академии наук по адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, д. 17

Электронный адрес: dissovetd_005_008_02@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской академии наук: <http://www.wimb.dvo.ru/misc/dissertations/index.php/sovet-d-005-008-02/65-shulgina-mariya-aleksandrovna>

Автореферат разослан « ____ » _____ 2023 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета, кандидат
биологических наук



Е.Е. Костина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Род *Thalassiosira* Cleve – один из основных компонентов морского фитопланктона. Виды рода широко распространены во всех климатических зонах Мирового океана, вызывают «цветения» воды в умеренных и полярных широтах, в том числе вредоносные для гидробионтов (Hasle, Syvertsen, 1997; Fryxell, Hasle, 2004; Ianora et al., 2004). По оценкам различных исследователей род объединяет от 100 до 400 видов и внутривидовых таксонов, большинство из которых являются представителями морского планктона (Round et al., 1990; Alverson et al., 2006; Guiry, Guiry, 2022). По видовому разнообразию среди центрических диатомовых водорослей *Thalassiosira* находится на втором месте после рода *Chaetoceros*.

Составляя в определенные сезоны значительную долю планктона, виды рода обуславливают продуктивность экосистем, формируют структуру сообщества. Так, *Thalassiosira nordenskioldii* вызывает зимние и ранневесенние «цветения» воды в прибрежной зоне северо-западной части Японского моря подо льдом и в открытой части акватории, с декабря по март доля вида может составлять 70–90% от общей численности фитопланктона. В летний и осенний периоды представители *Thalassiosira* также отмечены в числе доминирующих видов микроводорослей (Коновалова, 1987; Stonik et al., 2009; Shevchenko et al., 2019; Шевченко и др., 2020б).

Одной из особенностей рода *Thalassiosira* является наличие большого числа мелкоклеточных видов. В публикациях гидробиологической направленности отсутствует фокус на идентификацию видов диаметром менее 15 мкм из-за сложности и трудоемкости определения их видовой принадлежности. Трудности в идентификации неизбежно приводят к недооценке их роли в сообществе. В целом, в гидробиологических работах существуют проблемы достоверного определения клеток *Thalassiosira* из-за ограниченных возможностей световой микроскопии – традиционного метода в таких исследованиях. Для четкого определения основных диагностических признаков необходимо использование методов электронной микроскопии.

Результатом данной работы является комплексное изучение рода *Thalassiosira* в зал. Петра Великого, Японское море, с привлечением современных методов исследования, выявление таксономического состава, определение роли рода в планктоне района исследования.

Степень разработанности темы. Сведения о видах рода *Thalassiosira* в северо-западной части Японского моря крайне ограничены; в нескольких работах представлены морфологические описания, иллюстрированные микрофотографиями (Коновалова, 1987;

Макарова, 1988; Шевченко и др., 2003). Информация о видах рода приведена в публикациях, посвященных исследованию видового состава фитопланктона в целом (Коновалова и др., 1989; Коновалова, Орлова, 1991; Орлова и др., 2009; Shevchenko et al., 2018). В отечественной литературе существует единственный труд, посвященный роду в морях России (Макарова, 1988). С тех пор сведения о видах рода *Thalassiosira* в мировой научной литературе значительно приумножились. В юго-восточной части Японского моря детально изучен видовой состав рода *Thalassiosira*, составлены диагнозы, опубликованы микрофотографии каждого вида (Park et al., 2009; Park et al., 2016b).

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы – исследовать, оценить и показать роль рода *Thalassiosira* в заливе Петра Великого, Японское море. Для ее осуществления были поставлены следующие задачи:

1. Изучить сезонную и межгодовую динамику численности и биомассы микроводорослей и основных гидрохимических параметров на мониторинговой станции в б. Парис в 2016–2019 гг.

2. Изучить сезонную, межгодовую и многолетнюю динамику видов рода *Thalassiosira*, в том числе доминирующих видов.

3. Провести инвентаризацию видов рода *Thalassiosira* в Японском море на основании оригинальных исследований и данных литературы.

4. Определить эколого-географическую характеристику представителей рода *Thalassiosira* в районе исследования.

Научная новизна. На основе оригинальных исследований и данных литературы впервые составлен аннотированный список видов *Thalassiosira*, включающий сведения о 41 виде и внутривидовом таксоне в Японском море, из них 11 видов являются новыми для морей России, 5 – новыми для Японского моря. Для 23 видов составлены диагнозы с учетом данных, полученных с помощью электронной микроскопии. Показано, что *Thalassiosira aestivalis*, *T. allenii* var. *allenii*, *T. binata*, *T. lundiana*, *T. tenera*, *T. pseudonana* являются доминирующими видами фитопланктона в районе исследования. Впервые в зал. Петра Великого изучена сезонная и межгодовая динамика видов рода *Thalassiosira*, описана роль рода в сообществе.

Теоретическое и практическое значение работы. 1. Установлен видовой состав обширного рода, играющего важную роль в фитопланктоне прибрежных вод северо-западной части Японского моря. 2. Исследована сезонная и межгодовая динамика видового состава и количественных характеристик рода *Thalassiosira*. 3. Показана незаменимость применения методов электронной микроскопии при изучении структуры диатомовых водорослей, в том числе для идентификации видов рода в пробах при обработке гидробиологических сборов.

4. Расширен таксономический список видов, полученные сведения дополняют знания о фитопланктоне в районе исследования.

Методология и методы исследования. Методы исследования описаны в главе 4. Пробы фитопланктона отбирали и обрабатывали по стандартной гидробиологической методике. Для идентификации и исследования морфологии применяли методы световой и электронной микроскопии. Полученные данные анализировали с помощью стандартных математических методов.

Личный вклад автора. Сбор и обработка проб материала, определение видовой принадлежности фитопланктона с применением методов электронной микроскопии; выделение альгологически чистых культур, поддержание клонов *Thalassiosira* в культуре; графическое представление данных, анализ и обобщение полученных материалов и сопоставление их с данными, представленными в литературе.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Виды рода *Thalassiosira* являются постоянным компонентом планктона, доминируя в разные сезоны.

2. Виды *T. allenii* var. *allenii*, *T. allenii* var. *striata*, *T. hispida*, *T. levanderi*, *T. lundiana*, *T. minicosmica*, *T. ordinaria*, *T. conferta*, *T. minima*, *T. oceanica*, *T. tealata* – новые для морей России. Виды *T. allenii* var. *striata*, *T. favosa*, *T. hispida*, *T. levanderi* и *T. conferta* – впервые отмечены в Японском море.

3. Изучение видов *Thalassiosira* в прибрежных водах зал. Петра Великого Японского моря расширило сведения по морфологии, экологии и распределению рода в Мировом океане.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов обеспечена репрезентативностью материала, положенного в основу работы; применением современных апробированных методик; использованием методов математической статистики для количественной оценки полученных результатов.

Апробация работы и публикации. Материалы диссертации представлены на российских и международных конференциях. По теме диссертации опубликовано 10 работ, из них 5 статей в рецензируемых журналах.

Структура работы. Диссертация изложена на 192 страницах и включает введение, 8 глав с 29 рисунками и 9 таблицами, заключение, основные выводы и приложения. Список литературы состоит из 276 источников, из которых 185 на иностранных языках.

Благодарности. Выражаю глубокую признательность своему научному руководителю к.б.н. Ольге Геннадьевне Шевченко за всестороннее содействие, опытное руководство и поддержку на протяжении всех лет работы. Благодарю коллегу и верного друга к.б.н. Пономареву Анну Андреевну за ценную помощь и абсолютное взаимопонимание. Искренне

признательна коллективу Лаборатории морской микробиоты ННЦМБ ДВО РАН и ее руководителю к.б.н. Татьяне Юрьевне Орловой, а также заведующему лабораторией геохимии ТИГ ДВО РАН д.б.н. Владимиру Марковичу Шулькину за консультирование и сотрудничество. Особую благодарность выражаю сотрудникам отдела электронной микроскопии ННЦМБ ДВО РАН Денису Владимировичу Фомину и Кириллу Александровичу Шеферу за помощь в освоении методов электронной микроскопии. Отдельно хочу выразить признательность отделу Центральной научной библиотеки в ННЦМБ ДВО РАН и его руководителю Ермоленко Виктории Владимировне за помощь в поиске литературы. Исследования были выполнены на площадке ЦКП «Приморский океанариум».

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РОДА *THALASSIOSIRA*

Приведены сведения об истории открытия рода *Thalassiosira*, описаны три этапа его изучения и добавлен четвертый период, включающий в себя обязательное применение электронной микроскопии и молекулярно-генетических методов для видовой идентификации. В отдельной подглаве указаны сведения об изучении рода *Thalassiosira* в Японском море, в частности в зал. Петра Великого.

ГЛАВА 2. СИСТЕМАТИКА И МОРФОЛОГИЯ РОДА *THALASSIOSIRA*

Рассмотрены общие представления о положении рода в таксономических системах и внутривидовая классификация. Приведены и дополнены описания секций, основанные на различии строения и расположения ареол. Также описаны основные морфологические признаки рода.

ГЛАВА 3. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Дана информация о географическом положении, климатических характеристиках, сезонном изменении температуры и солености, режиме течений в зал. Петра Великого, в частности в прол. Босфор Восточный и б. Парис.

ГЛАВА 4. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В основу работы легли количественные сборы фитопланктона, выполненные в прибрежных водах зал. Петра Великого в 2016–2021 гг. Исследования сезонной и межгодовой динамики фитопланктона выполнены на материале, собранном на мониторинговой станции в б. Парис, северо-западная часть о-ва Русский, с января 2016 г. по декабрь 2018 г. (рис. 1).

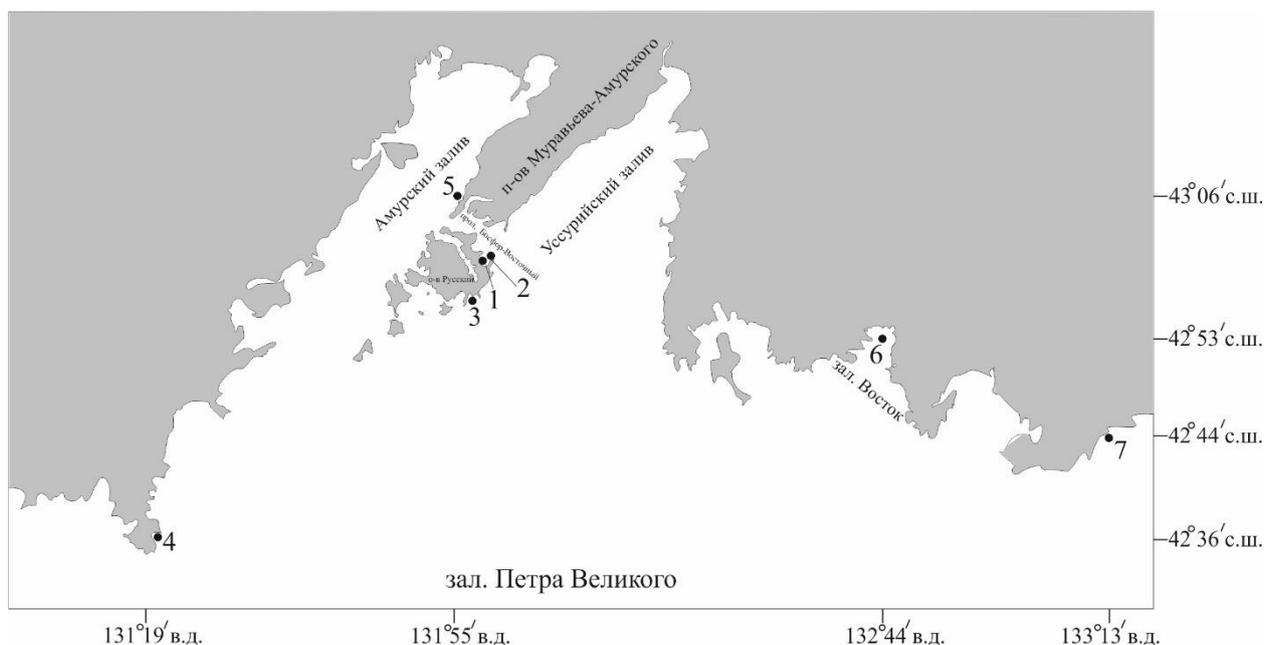


Рисунок 1 – Карта-схема района исследования: 1 – б. Парис, 2 – б. Житкова, 3 – б. Чернышева, 4 – б. Теляковского, 5 – гавань Спортивная, 6 – б. Восток, 7 – б. Триозерье.

Наряду с отбором проб фитопланктона на мониторинговой станции, осуществляли сбор проб в различных бухтах зал. Петра Великого, с целью выделения клоновых культур микроводорослей.

Пробы фитопланктона на мониторинговой станции собирали с горизонта 0,5 м при помощи 5-ти литрового батометра Нискина два раза в месяц круглогодично. Температуру и соленость поверхностного слоя воды измеряли с помощью многопараметрического зонда HORIBA U-52G (HORIBA Advanced Techno Co, Япония).

Для исследования микроводорослей материал фиксировали раствором Утермеля до бледно-желтого цвета. Концентрирование проб объемом 1 литр производили методом осаждения (Utermöhl, 1958).

Одновременно с отбором проб фитопланктона отбирали пробы воды для гидрохимических исследований в полиэтиленовые емкости с глубины 0,5 м. Содержание и концентрацию биогенных элементов (растворенный кремний, нитраты, нитриты, фосфаты и

органические формы фосфора) определяли сотрудники Лаборатории геохимии Тихоокеанского института географии ДВО РАН.

Изучение полевого материала проводили с помощью светового микроскопа (СМ) Carl Zeiss Scope A1. (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Jena, Германия). Численность клеток микроводорослей подсчитывали в счетной камере типа Нажотта объемом 0,05 мл (Федоров, 1979; Andersen, Thronsen, 2003). Микропланктон подсчитывали в камере «Сэдвик-Рафтер» (Sedgewick Rafter Counting cells) объемом 1 мл, с учетом минимальной репрезентативной выборки просчитанного числа клеток (Кольцова и др., 1971).

Изолирование и мониторинг культур *Thalassiosira* выполняли в инвертированном микроскопе Carl Zeiss AxioVert. A1 (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Jena, Germany), оснащенный фотокамерой ZeissAxioCam 105 color camera (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Jena, Германия). Для получения клоновых культур *Thalassiosira* клетки или цепочки изолировали с помощью стеклянной пипетки из свежей, не фиксированной пробы воды. Каждую клетку/цепочку отмывали 5–7 раз в стерильной морской воде, затем помещали в лунку 96-луночного планшета для дальнейшего культивирования, предварительно заполненную 200 мкл среды f/2. Планшеты помещали в климатическую камеру (BINDER, Германия) в условия: температура $20\pm 2^\circ\text{C}$ или $15\pm 2^\circ\text{C}$, освещение 3500 лк лампами флюоресцентного света, световой период 12 ч свет : 12 ч темнота (Andersen, 2005).

Исследование тонкой структуры панцирей *Thalassiosira* проводили с помощью сканирующего электронного микроскопа Carl Zeiss Sigma 300 (СЭМ) (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Jena, Германия) и трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) Carl Zeiss Libra 120 (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Jena, Германия). Подготовка материала проводилась по стандартным методикам (Truby, 1997; Hasle, Fryxell, 1970).

Всего с помощью СЭМ изучили 231 полевую пробу фитопланктона и 61 культуральный клон.

Для проведения фитогеографического анализа использовали типы ареалов, предложенные Г.И. Семиной (Семина, 1967, 1974) на основе различий в широто-зональном распространении видов микроводорослей. По типам биотопов придерживались следующих групп: неритические, океанические виды (Киселев, 1969) и панталасные (Hart, Currie, 1960).

Для изучения параметров видовой разнообразия, оценки сходства и различия видового состава и количественных характеристик анализа взаимосвязи были использованы стандартные математические методы (Margalef, 1958; Clarke, Gorley, 2006; Hammer et al., 2001).

ГЛАВА 5. ДИНАМИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФИТОПЛАНКТОНА И ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ СРЕДЫ В БУХТЕ ПАРИС

Сезонный ход температуры воды изменялся от $-1,8^{\circ}\text{C}$ с декабря по март до $22,4\text{--}25,6^{\circ}\text{C}$ в июле-августе. Сезонная изменчивость солености поверхностного слоя воды в период исследования изменялась в пределах $24,7\text{--}35,05\text{‰}$ (рис. 2).

Максимумы сезонной изменчивости

растворенного кремния (DSi) и химического потребления кислорода (COD), отражающих количество органического вещества в воде, совпадали с минимумами солености на протяжении всего периода исследования (рис. 3). Наиболее резкие скачки солености ($35,0\text{--}24,7\text{‰}$), DSi ($1,3\text{--}57,5\ \mu\text{M}$) и

COD ($0,4\text{--}3,28$), а также максимальные значения DSi и COD за весь период исследования отмечали в 2018 г. Общее сходство сезонного распределения DSi и COD (рис. 3) в водах б. Парис обусловлено единым доминирующим источником этих соединений в прибрежных водах, а именно стоком с суши.

Сезонное изменение минерального растворенного фосфора (DIP) характеризовалось пониженным уровнем в летний период и постепенным повышением с максимумом в конце осени для всего периода исследования (рис. 4). С конца весны до августа регистрировали значительное снижение DIP до значений, не превышающих $0,02\ \mu\text{M}$. Наблюдаемое снижение

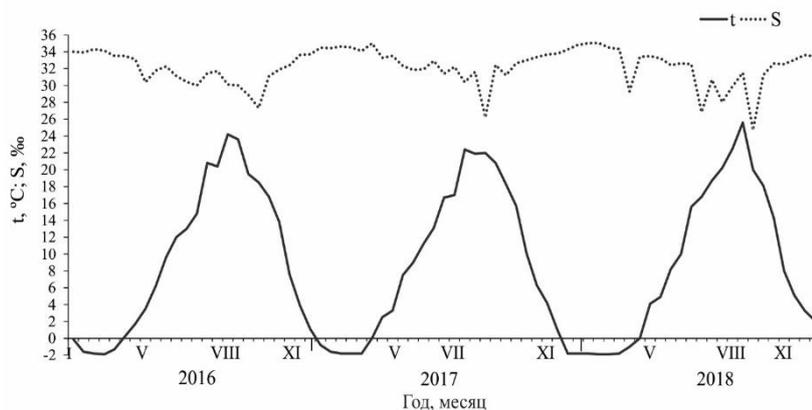


Рисунок 2 – Динамика температуры (t , $^{\circ}\text{C}$) и солености (S , ‰) воды на станции в б. Парис в 2016–2018 гг.

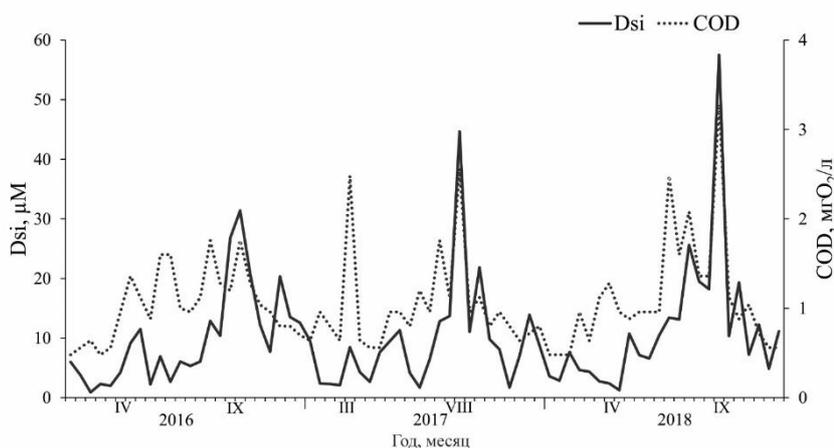


Рисунок 3 – Динамика уровня содержания растворенного кремния (DSi, μM) и химического потребления кислорода (COD, mgO_2/l) на станции в б. Парис в 2016–2018 гг.

концентрации фосфора в летнее время ранее было отмечено в прибрежных водах северо-западной части Японского моря (Звалинский и др., 2008; Шулькин и др., 2013).

Сезонная изменчивость

содержания фосфатов в водах исследуемой акватории

определяется, в первую очередь, его поступлением за счет адвекции вод внешней части зал. Петра

Великого, содержащих 0,8–0,9 μM фосфатов (Тищенко и др., 2003). Этот процесс доминирует во

второй половине осени и в начале зимы, в результате чего концентрация фосфатов в б. Парис повышается в это время до 0,52–0,65 μM , максимум за весь период исследования был отмечен в ноябре 2016 г. (рис. 4). Повышенная концентрация органического фосфора (DOP) так же была характерна для осеннего периода (рис. 4), максимальный пик этого показателя (31,1 μM) регистрировали в сентябре 2018 г. Пики максимумов растворенного минерального и органического фосфора преимущественно совпадали.

Сезонное изменение

содержания растворенного неорганического азота (DIN) в водах б. Парис характеризовалось повышенным уровнем в холодное время года с абсолютным максимумом 10,02 μM в конце марта 2017 г., и с понижением

концентрации до нуля в теплый период. Наблюдались межгодовые различия. Так, летом 2017 г.

наблюдали однократный пик концентрации DIN, а в 2016 г. характер его сезонной динамики в

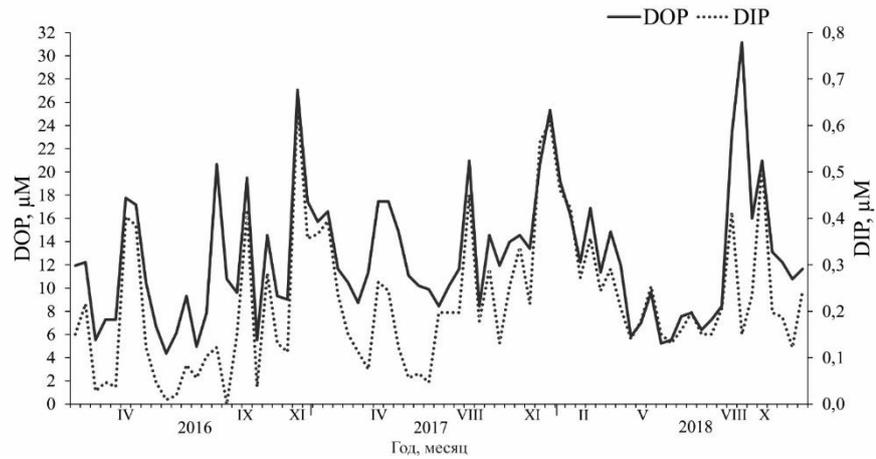


Рисунок 4 – Динамика уровня содержания растворенного неорганического фосфора (DIP, μM) и растворенного органического фосфора (DOP, μM) на станции в б. Парис в 2016–2018 гг.

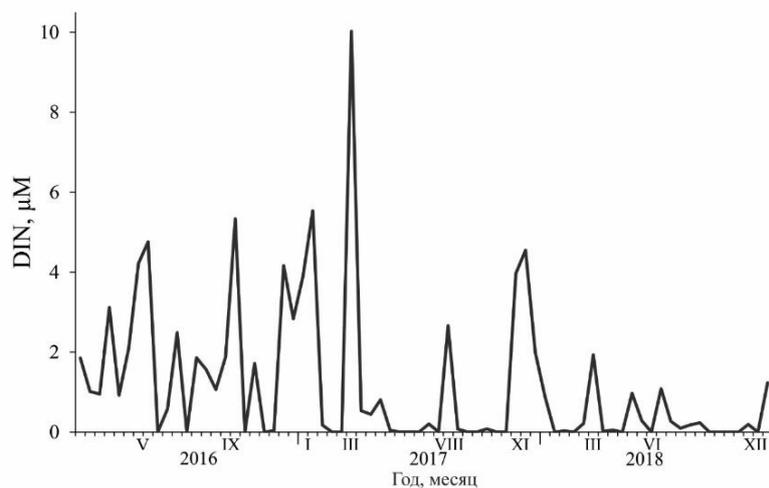


Рисунок 5 – Динамика уровня содержания растворенного неорганического азота (DIN, μM) на станции в б. Парис в 2016–2018 гг.

летне-осенний период характеризовался многовершинной кривой (рис. 5). Для сезонности растворенных неорганических форм азота характерно наличие периода повышенной концентрации в конце осени – начале зимы вследствие адвекции вод открытой части зал. Петра Великого, содержащих 6–7 μM нитратов (Тищенко и др., 2003). Во второй половине зимы содержание DIN устойчиво снижается за счет потребления фитопланктоном (рис. 5). Значительные колебания концентрации этого показателя в б. Парис весной и летом отражают как его активное потребление всеми видами фитопланктона вплоть до полного поглощения, так и его поступление со стоком с суши.

За период исследования обнаружено 163 вида и внутривидовых таксона фитопланктона, относящихся к семи классам: Bacillariophyceae – 99 видов и внутривидовых таксонов, Dinophyceae (52), Chrysophyceae (4), Chlorophyceae (2), Cryptophyceae (2), Euglenophyceae (2), Raphidophyceae (2). Больше половины обнаруженных видов составляли диатомеи – 60,8% от видового богатства всех микроводорослей, среди которых значительное число видов относилось к роду *Thalassiosira* (22). Сравнение видового состава фитопланктона б. Парис с приведенными в литературе данными, показало, что число обнаруженных нами видов больше, чем ранее указано в литературе для этой бухты – 128 видов и внутривидовых таксонов (Shevchenko et al., 2018) и для Уссурийского залива – 119 видов (Бегун, 2004). Доминировали по численности 38 видов микроводорослей из 6 классов, по биомассе доминировал 31 вид микроводорослей из 3 классов.

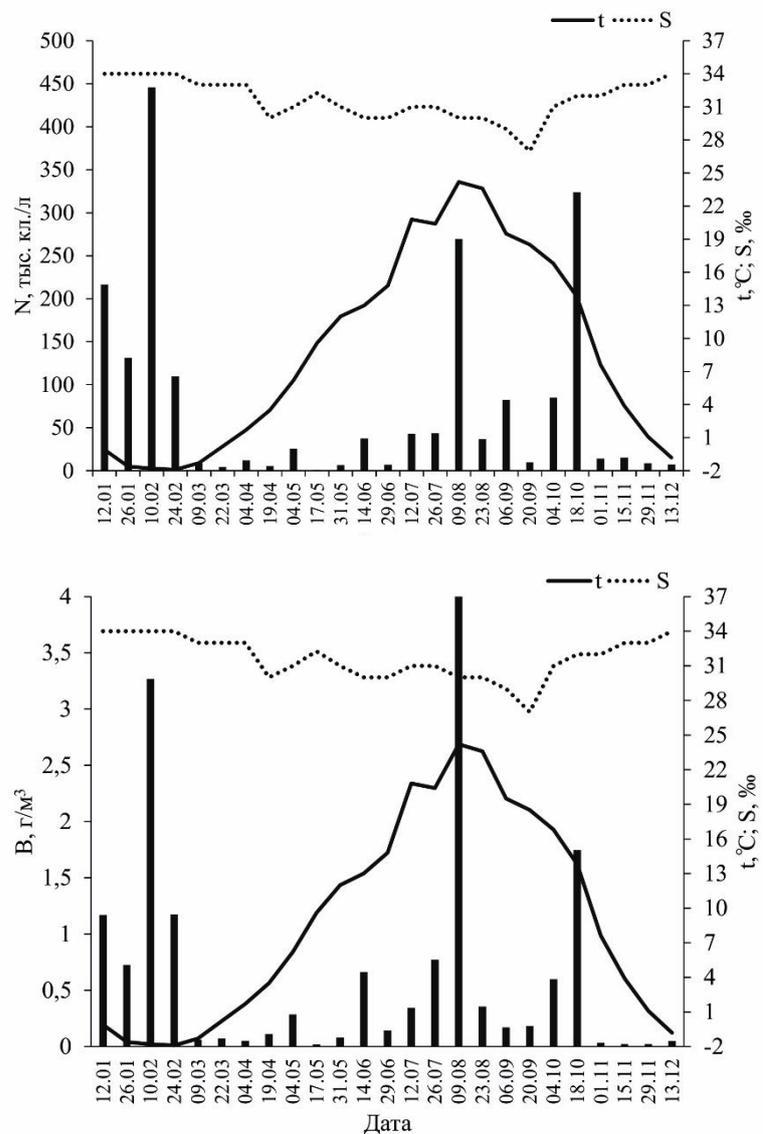


Рисунок 6 – Динамика общей численности микроводорослей (N) и общей биомассы (B) на станции в б. Парис в 2016 г.

В 2016 г. численность и биомасса фитопланктона изменялись в пределах 0,6–445,8 тыс. кл./л и 0,019–4,0 г/м³ соответственно, было отмечено 3 пика численности и биомассы микроводорослей: в зимний, летний и осенний периоды (рис. 6). Максимум численности фитопланктона – 445,8 тыс. кл./л, зарегистрировали зимой в феврале подо льдом ($t_{\text{воды}}=-1,8^{\circ}\text{C}$, $S=34\%$); биомасса достигала 3,3 г/м³. В начале февраля в планктоне доминировали *T. nordenskioldii* и *T. pseudonana*, суммарная доля видов достигала 96,9% от общей численности и 76,9% от общей биомассы фитопланктона. Наименее значительный пик численности фитопланктона – 269 тыс. кл./л – наблюдали при максимальном прогреве воды в августе ($t_{\text{воды}}=24,2^{\circ}\text{C}$, $S=30\%$). В этот же период зарегистрирован максимум биомассы – 4,0 г/м³. Пики были обусловлены массовым развитием диатомовой водоросли *Dactyliosolen fragilissimus* (76,2% от общей численности и 72,2% от общей биомассы фитопланктона). Осенний пик развития микроводорослей – 323,8 тыс. кл./л и 1,7 г/м³ – отмечали в октябре ($t_{\text{воды}}=13,8^{\circ}\text{C}$, $S=32\%$), доминировала диатомея *Thalassionema nitzschioides* (87,9% и 72,5% от общей численности и биомассы микроводорослей соответственно).

В 2017 г. количественные параметры численности и биомассы варьировали в пределах 0,78–5548 тыс. кл./л и 0,02–3,19 г/м³ соответственно: наблюдали пять пиков численности и четыре биомассы (рис. 7). Зимний пик численности (52 тыс. кл./л) и биомассы (1 г/м³) отмечали в январе ($t_{\text{воды}}=-1,6^{\circ}\text{C}$, $S=34\%$). Подо

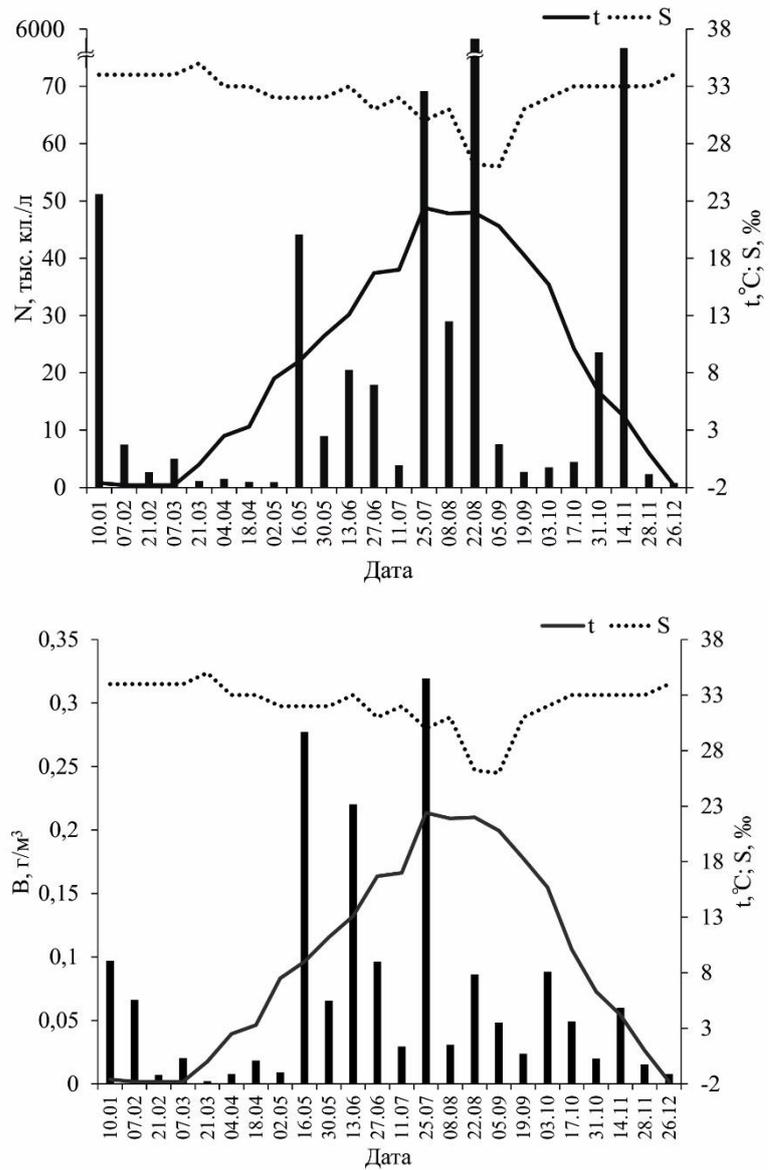


Рисунок 7 – Динамика общей численности микроводорослей (N) и общей биомассы (B) на станции в б. Парис в 2017 г.

льдом массово развивался диатомовый планктон – *Chaetoceros debilis* (72,3% от общей численности и 41,6% от общей биомассы микроводорослей), *T. anguste-lineata* и *T. nordenskiöldii* (20,0% и 28,0% от общей биомассы фитопланктона соответственно). Второй пик регистрировали весной в мае, численность микроводорослей составляла 44,2 тыс. кл./л, биомасса – 2,8 г/м³ ($t_{\text{воды}}=9^{\circ}\text{C}$, $S=32\%$), доминировали виды родов *Chaetoceros* и *Thalassiosira*: *Chaetoceros decipiens* (45,1%

от общей численности и 62,2% от общей биомассы микроводорослей), *T. nordenskiöldii* (30,7% и 32,7%), *T. allenii* var. *allenii* (28% от общей численности фитопланктона). В летний период наблюдали два пика численности и два пика биомассы. Первый летний

пик биомассы регистрировали в июне ($t_{\text{воды}}=13,1^{\circ}\text{C}$, $S=33\%$), массовое развитие крупноклеточного *Rhizosolenia setigera* (71,7%) формировало биомассу микроводорослей. В конце июля ($t_{\text{воды}}=22,4^{\circ}\text{C}$, $S=30\%$) пики количественных

параметров совпадали (69,2 тыс. кл./л, 3,19 г/м³); по численности доминировал *Skeletonema dohrnii* (65,7%), по биомассе – крупноклеточные *Ditylum brightwellii* (50,1%) и *T. lundiana* (32,5%).

В августе при температуре воды 22,0°C и солёности 26,2‰ был зарегистрирован наиболее значительный за весь период исследования пик численности фитопланктона (5,5 млн кл./л). «Цветение» воды было связано с развитием диатомовой микроводоросли *Mediolabrus*

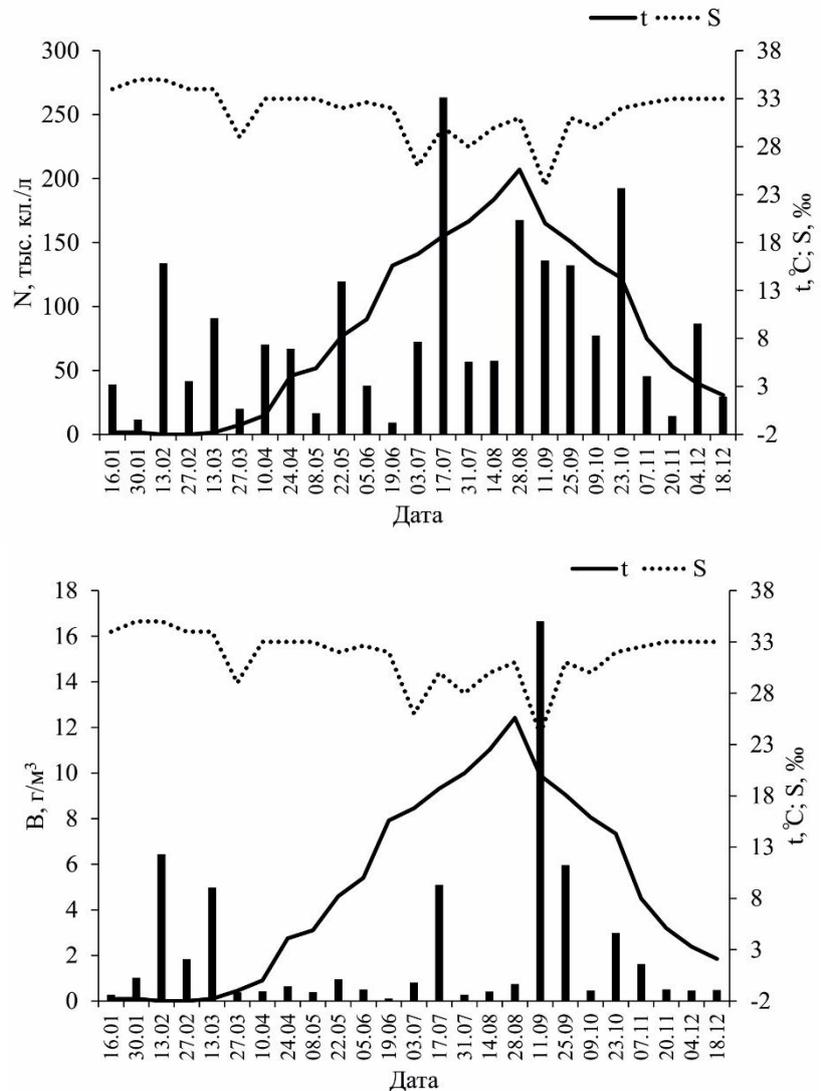


Рисунок 8 – Динамика общей численности микроводорослей (N) и общей биомассы (B), на станции в б. Парис в 2018 г.

comicus (99,6% от общей численности микроводорослей), первый случай доминирования этого вида в морях России.

В 2018 г. численность микроводорослей изменялась в пределах 9,29–263,6 тыс. кл./л, биомасса 0,1–16,65 г/м³ (рис. 8). Отмечали по пять пиков плотности и биомассы, сезонная динамика предельных значений количественных характеристик различалась. Зимний пик численности и биомассы наблюдали в феврале ($t_{\text{воды}}=-1,8^{\circ}\text{C}$, $S=35\text{‰}$), он был обусловлен развитием *T. gravida* и *Bacterosira constricta* (по 23,58% и 20,7% от общей численности и биомассы соответственно), также значительный вклад в биомассу сообщества вносил крупноклеточный *Coscinodiscus oculus-iridis* (53,0%). Весенний пик уступал зимнему, вспышку численности микроводорослей отмечали в конце мая ($t_{\text{воды}}=8,2^{\circ}\text{C}$, $S=32\text{‰}$), в планктоне доминировали *C. debilis*, *C. decipiens*; пик биомассы пришелся на середину марта ($t_{\text{воды}}=-1,8^{\circ}\text{C}$, $S=34\text{‰}$) и был обусловлен массовым развитием *C. oculus-iridis* (49,7%) и *T. nordenskioldii* (45,2%). В летний период зарегистрированы два пика численности и один биомассы: в июле ($t_{\text{воды}}=18,7^{\circ}\text{C}$, $S=30\text{‰}$) регистрировали максимум численности фитопланктона, основу сообщества формировали *S. dohrnii* (75% от общей численности фитопланктона) и *C. oculus-iridis* (58,3% от общей биомассы микроводорослей), в августе ($t_{\text{воды}}=25,6^{\circ}\text{C}$, $S=31\text{‰}$) продолжалось массовое развитие *S. dohrnii* (68,5% от общей численности фитопланктона). Максимальный пик биомассы отмечали в начале сентября ($t_{\text{воды}}=20,0^{\circ}\text{C}$, $S=24\text{‰}$), он был сформирован *C. oculus-iridis* (92,7%). Также осенью в конце октября ($t_{\text{воды}}=14,3^{\circ}\text{C}$, $S=32\text{‰}$) значительную долю численности составлял *Pseudo-nitzschia calliantha* (20,3%), биомассы – *C. oculus-iridis* (22,1%).

ГЛАВА 6. РОЛЬ РОДА *THALASSIOSIRA* В ФИТОПЛАНКТОНЕ БУХТЫ ПАРИС

Видовой состав и межгодовую динамику рода изучали на мониторинговой станции. За период исследования 2016–2018 гг. в б. Парис обнаружено 22 вида *Thalassiosira*, что составляет более половины видов рода, известных для зал. Петра Великого (32 вида) и для Японского моря (41 вид). Виды рода *Thalassiosira* вегетировали в планктоне б. Парис круглогодично. На протяжении периода исследования их суммарная численность варьировала от 35 кл./л до 434 тыс. кл./л, биомасса – 0,1 мг/м³–2,56 г/м³ (рис. 9–11).

Наблюдались межгодовые различия в сезонной динамике *Thalassiosira* spp. в б. Парис: в 2018 г. массовое развитие видов отмечали в зимне-весенний, летний и осенний периоды, в 2017 г. – летом и осенью, а в 2016 г. только зимой (рис. 9–11). Пики численности и биомассы совпадали. Анализ сезонной динамики показал, что в зимний период пики численности и биомассы были обусловлены массовым развитием *T. nordenskioldii*, *T. anguste-lineata*, *T. tenera*. В 2016 г. в планктоне также доминировали *T. aestivalis* и *T. pseudonana*, а в 2018 г. –

T. gravida. В 2017 г. только по биомассе доминировали *T. nordenskioldii* и *T. anguste-lineata*, достигая 28% и 20% от общей биомассы микроводорослей.

Традиционным видом зимнего и ранневесеннего «цветения» воды в северо-западной части Японского моря является *T. nordenskioldii* (Пономарева, 1954; Зернова, 1980; Макарова, 1988; Шевченко и др., 2003, 20206; Shulgina, Shevchenko, 2019; Шульгина, Шевченко, 2019; Shevchenko et al., 2019). Корреляционные связи численности *T. nordenskioldii* с гидрохимическими параметрами среды отражают приуроченность массового развития микроводоросли к зимнему периоду, когда соленость вод наибольшая (Shulgina, Shevchenko, 2019; Шульгина, Шевченко, 2019; Шевченко и др., 20206). Схожую корреляцию между соленостью воды и развитием *T. nordenskioldii* наблюдали в период «цветения» фитопланктона в водах северо-восточной Атлантики и Арктики (68–80° с.ш.) (Degerlund, Eilertsen, 2010). Температура воды является фактором, благоприятным для массового развития вида в зимне-весенний период, но не лимитирующим.

Многолетняя динамика численности *T. nordenskioldii* в Амурском заливе в 2005–2015 гг. демонстрирует снижение частоты появления и пиков развития вида после 2010 г. В б. Парис, расположенной в более открытой части зал. Петра Великого, в марте 2014 г. регистрировали «цветение» воды, обусловленное массовым развитием *T. nordenskioldii*. В 2015 г. вид исчезает из числа доминант в районе исследования (Шевченко и др., 20206). На протяжении периода нашего исследования в б. Парис вид вновь входил в состав доминирующих видов фитопланктона, однако не вызывал «цветения» воды. Годовые максимумы численности *T. nordenskioldii* варьировали в пределах 13,5 тыс. кл./л (2017 г.) – 234,6 тыс. кл./л. (2016 г.). Значительной доли в сообществе вид достигал в зимний и ранневесенний периоды – 31–92% от общей численности и 28–67% от общей биомассы фитопланктона при температуре воды -1,8–9°C и солености 33,0–35,0‰. Этот вид формировал зимнее сообщество и обуславливал количественные характеристики фитопланктона в целом.

Весной в районе исследования, помимо *T. nordenskioldii*, в сообществе доминировал *T. allenii* var. *allenii* (в 2017 г.). *Thalassiosira allenii* var. *allenii* впервые идентифицирован в планктоне морей России, ранее вид был обнаружен в новоазовских отложениях Азовского моря (Гогорев, Ковалева, 2017). В б. Парис клетки *T. allenii* var. *allenii* отмечали на протяжении всего года, а в мае вид входил в число доминирующих, достигая 28% от общей численности фитопланктона. В летний период *T. allenii* var. *allenii* также доминировал в планктоне. Максимальную численность 7,6 тыс. кл./л отмечали в июле 2018 г. при температуре воды 16,1–16,8°C, доля вида от общей численности фитопланктона составляла 20%. *T. allenii* var. *allenii* впервые указан как доминирующий вид в морских водах России.

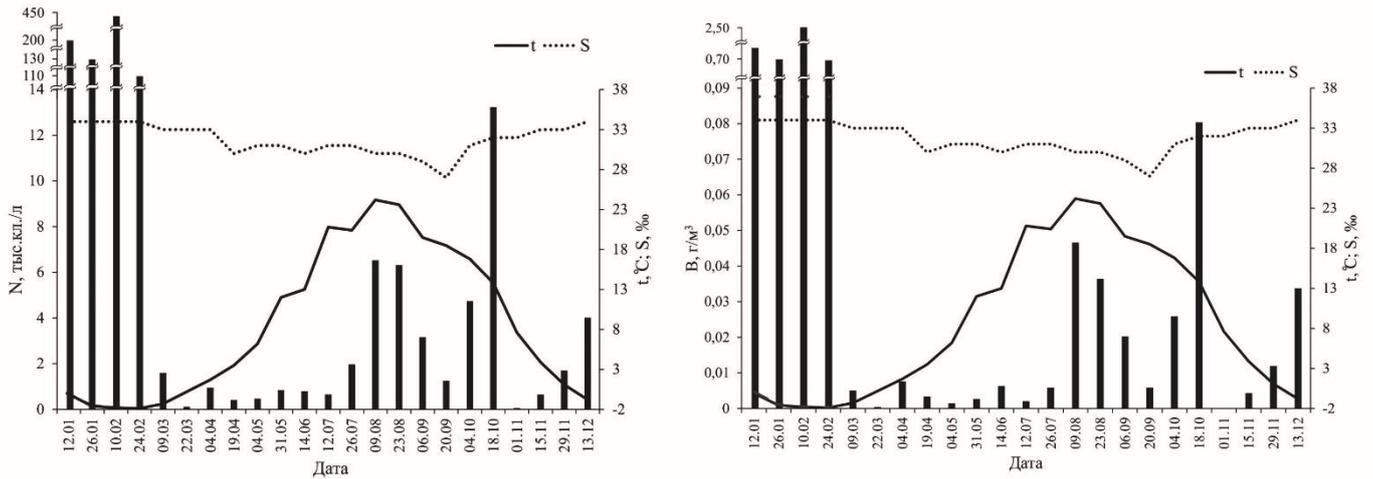


Рисунок 9 – Динамика суммарных численности (А) и биомассы (Б) видов рода *Thalassiosira* в б. Парис в 2016 г.

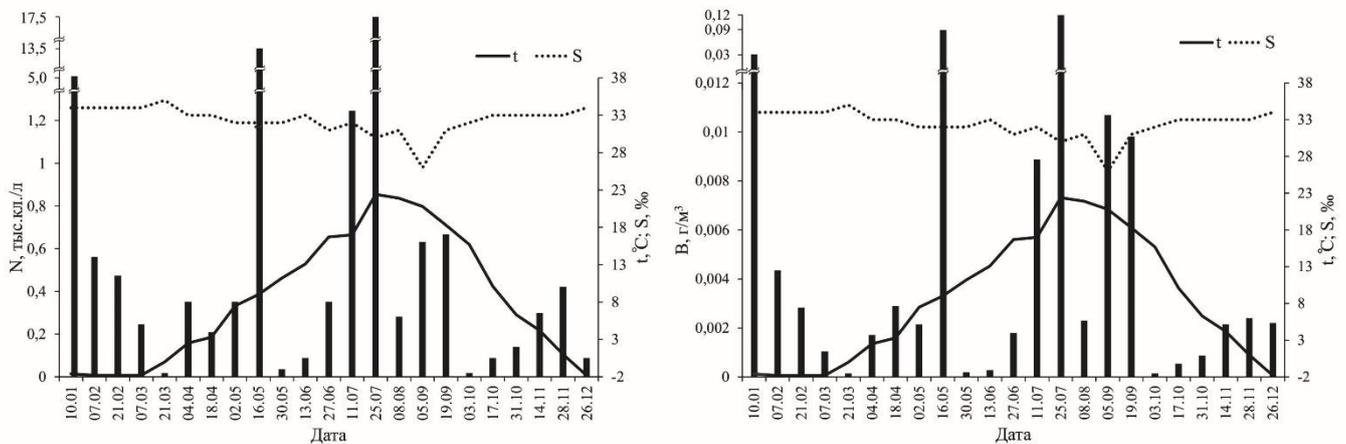


Рисунок 10 – Динамика суммарных численности (А) и биомассы (Б) видов рода *Thalassiosira* в б. Парис в 2017 г.

В начале мая 2018 г. *T. binata* доминировал в фитопланктоне района исследования при невысокой численности – 4,3 тыс. кл./л, доля вида составляла 26% от общей численности микроводорослей. Это первый случай доминирования вида в морях России.

Мелкоклеточный *T. pseudonana* доминировал в феврале 2016 г. (200 тыс. кл./л), достигая 44% от общей численности микроводорослей. Для морей России *T. pseudonana* впервые указывается как доминант.

Виды *T. anguste-lineata* и *T. gravida* являются постоянными компонентами прибрежных вод. *T. anguste-lineata* вегетировал круглогодично, достигая зимой существенной доли в сообществе (58% и 33% от общей численности и биомассы микроводорослей соответственно). В б. Парис клетки *T. gravida* регистрировали в осенне-зимний период, с увеличением роли вида в сообществе зимой. Вспышка развития вида (численность 31,6 тыс. кл./л, биомасса 1,3

г/м³) отмечена в феврале 2018 г., его доля достигала 21% от общей численности и 24% от общей биомассы фитопланктона.

Еще одним видом, достигавшим массового развития в зимний сезон в б. Парис был *T. aestivalis*. Вид доминировал (58% от общей численности и 43% от общей биомассы микроводорослей) только в феврале 2016 г. Впервые для морей России *T. aestivalis* зарегистрирован как доминант фитопланктона.

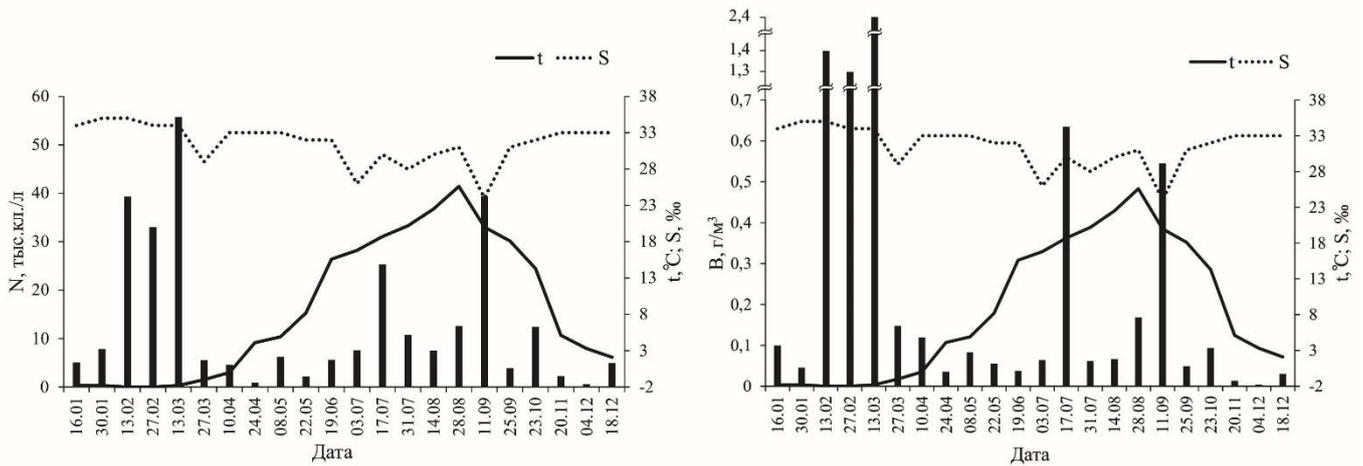


Рисунок 11 – Динамика суммарных численности (А) и биомассы (Б) видов рода *Thalassiosira* в б. Парис в 2018 г.

Постоянным компонентом планктона круглогодично в б. Парис являлся *T. tenera*. Вид вегетировал в широком диапазоне температуры воды и солености (-1,8–25°C, 30–35‰). Зимний максимум развития наблюдали в конце января–феврале (7–43 тыс. кл./л, 23–136 мкг/м³), вид доминировал в сообществе достигая 39% (2016 г.) – 62% (2018 г.) от общей численности микроводорослей. Доминирование *T. tenera* впервые отмечено в морях России.

В 2017 г. и 2018 г. в б. Парис наблюдали массовое развитие *T. lundiana* (Тевс и др., 2022). Вид развивался в летний период ($t_{\text{воды}}=22,4^{\circ}\text{C}$, $S=30,4\%$), достигая 25% от общей численности и 33% от общей биомассы фитопланктона. Вид впервые приводится, как доминант фитопланктона для морей России.

Осенью в сентябре 2017 г. в планктоне доминировал *T. rotula* достигая 22% от общей численности и 40% от общей биомассы фитопланктона.

Согласно полученным данным, представители *Thalassiosira* являются постоянным компонентом планктона, доминируя в разные сезоны. Более половины из видов-доминант *Thalassiosira* (*T. aestivalis*, *T. allenii* var. *allenii*, *T. binata*, *T. lundiana*, *T. pseudonana*, *T. tenera*) были впервые зарегистрированы как доминанты фитопланктона в Японском море и для морей России в целом (Shulgina, Shevchenko, 2021). Некоторые виды-доминанты – *T. allenii* var. *allenii*, *T. binata*, *T. lundiana*, *T. rotula* – имеют тропическо-бореальный тип распределения

и доминируют в планктоне в тепловодный период. В настоящее время отмечается быстрое потепление поверхностных вод в Японском море, обусловленное как глобальными климатическими изменениями, так и активизацией ветвей теплого течения Курошио (Trenberth et al., 2007; Belkin, 2009). В центральной части зал. Петра Великого (заливы Амурский и Уссурийский) за предшествующие 50 лет, среднегодовая температура поверхностного слоя воды увеличилась на 0,94°C, что связывают с активизацией теплого Восточно-Корейского течения (Гайко, 2005). Возможно, общий тренд потепления обуславливает массовое развитие тепловодных видов и, как следствие, появление новых доминирующих видов в сообществе в районе исследования.

ГЛАВА 7. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И МОРФОЛОГИЯ ВИДОВ НЕКОТОРЫХ РОДОВ СЕМЕЙСТВА THALASSIOSIRACEAE В РАЙОНЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

На основании оригинальных материалов и сведений литературы, составлен список видов рода *Thalassiosira* Японского моря. Приведены сведения о представителях *Thalassiosira*, а также видов родов *Shionodiscus*, *Conticribra*, *Bacterosira*, *Minidiscus*, которые ранее входили в род *Thalassiosira*. Список включает 41 таксон *Thalassiosira*, пять видов *Shionodiscus*, по одному виду для родов *Conticribra*, *Bacterosira*, *Minidiscus*. Флористический состав морей России дополнен 11 видами, для Японского моря отмечено 5 новых видов *Thalassiosira*. Для 23 таксонов *Thalassiosira* представлены оригинальные диагнозы, иллюстрированные СМ, СЭМ и ТЭМ фотографиями. В работу включены представители родов *Shionodiscus*, *Conticribra*, *Bacterosira* и *Minidiscus*, на основании того, что указанные виды обнаружены в районе исследования и ранее указаны в литературе как *Thalassiosira*. Сведения о родах *Shionodiscus* и *Conticribra* в Японском море приводятся впервые. Согласно составленному списку, в Японском море 5 таксонов входят в состав *Shionodiscus*; *S. perpusillus* впервые обнаружен в Японском море и является новым видом для морей России. Изменилось таксономическое положение для следующих видов: *T. guillardii* переведен в род *Conticribra*, род впервые указываем для морей России; *T. proschkinae* var. *spinulata* переведен в род *Minidiscus*; *T. constricta* переведен в род *Bacterosira*, вид впервые указывается для Японского моря и морей России. Региональные флористические работы добавляют сведения в общую картину распределения отдельных видов в Мировом океане, расширяют данные по экологии, выявляют новые виды-доминанты, что особенно актуально в условиях изменяющегося климата и усиления антропогенного воздействия на окружающую среду.

В отдельной подглаве приведены сведения об изменчивости некоторых морфологических признаков. Исследование морфологии *T. tenera* в культуре показало, что на протяжении жизненного цикла для вида характерна изменчивость строения поверхности створки и зависит от степени ее покрытия кремнеземом.

ГЛАВА 8. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ РОДА *THALASSIOSIRA* В ЯПОНСКОМ МОРЕ

Все изученные виды *Thalassiosira* Японского моря относятся к трем типам биотопов. Основу рода формировали неритические виды – 32 вида, на долю которых приходилось 78,1% от общего числа видов. Среди неритических видов отмечены как доминирующие в сообществе – *T. tenera*, *T. anguste-lineata*, *T. lundiana*, так и редкие виды – *T. favosa*, *T. hispida*, *T. minicosmica* и др. Меньшим числом видов представлены панталассные – 8 (20,0%), среди них отмечены вызывающие «цветение» воды – *T. nordenskioldii*, *T. gravida* и редкие – *T. minima*, *T. lineata*, *T. simonsenii*. Один океанический вид *T. subtilis* (2,4%) зарегистрирован в районе исследования.

По отношению к солености, преобладали морские виды – 29, их доля достигала 70,7% от числа всех видов *Thalassiosira*. Меньшую долю (17,1%) составляли солоноватоводные-морские виды. Характерными представителями группы морских видов в районе исследования являлись *T. nordenskioldii*, *T. gravida*, *T. aestivalis*, доминирующие в сообществе в зимний сезон при солености воды более 33‰. Клетки солоноватоводно-морских видов – *T. anguste-lineata*, *T. tenera* регистрировали в планктоне круглогодично при солености, изменяющейся в пределах 24,7–35,05‰, *T. allenii* var. *allenii* и *T. binata* достигали значительной численности весной, в период увеличения стока с суши. Число эвригалинных и солоноватоводных видов было не значительным, четыре и два вида (7,3% и 4,9%), соответственно.

Виды рода *Thalassiosira* в Японском море, относятся к пяти типам ареалов. Более половины списка составляют виды с тропическо-бореальным типом ареала – 22 вида (53,7%). Характерные представители этой группы – *T. allenii* var. *allenii*, *T. binata* массово развиваются в теплый период в б. Парис, а также виды, отмеченные в южном секторе моря – *T. delicatula*, *T. diporocyclus*, *T. lacustris*, *T. leptopus* (Park et al., 2016b). Значения аркто-бореальных и тропическо-аркто-бореальных ниже – по 7 видов (17,05%), в их число входят *T. nordenskioldii*, *T. gravida*, *T. tenera*, доминирующие в районе исследования в холодный период. Малым числом видов представлены тропические и космополиты – по 3 (7,3%) и 2 (4,9%) вида соответственно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящем исследовании на основании оригинальных и литературных данных впервые составлен аннотированный список видов рода *Thalassiosira* для Японского моря. Использование методов электронной микроскопии позволило детально изучить флористический состав фитопланктона в период исследования, выявить новые для акватории виды, дополнить сведения о географическом распределении и экологии. Представлены морфологические описания по данным электронной и световой микроскопии для 23 видов, флористический состав морей России дополнен 11 видами, для Японского моря отмечено 5 новых видов *Thalassiosira*. Также впервые приводятся сведения о двух новых для Японского моря видах – *Shionodiscus perpusillus* и *Bacterosira constricta*. Изучена сезонная и межгодовая динамика фитопланктона в б. Парис и оценена роль видов *Thalassiosira* в сообществе за период исследования. Показано круглогодичное присутствие представителей *Thalassiosira* в планктоне. Отмечено 10 доминирующих видов *Thalassiosira*, шесть из которых были впервые зарегистрированы как доминирующие виды фитопланктона в морях России. Полученные данные и результаты лягут в основу дальнейшего исследования прибрежных акваторий с целью пополнения видового состава фитопланктона и изучения динамики развития фитопланктона в целом. Сведения по морфологии *Thalassiosira* лягут в основу иллюстрированного атласа.

За период исследования в б. Парис обнаружено 163 вида и внутривидовых таксона фитопланктона. Сезонная и межгодовая динамика количественных параметров микроводорослей характеризовалась 2–5 пиками. Сравнение динамики плотности и биомассы фитопланктона между годами показало, что в 2017 и 2018 гг. преобладали пики обилия численности микроводорослей летом, а в 2016 г. максимум численности отмечали зимой; наиболее высокие значения биомассы были характерны для летнего периода в 2016 и 2017 гг., и осеннего в 2018 г. Доминировали по численности 38 видов микроводорослей, по биомассе 31 вид. По числу видов преобладали диатомеи, на втором месте находились динофлагелляты; остальные отделы были представлены малым числом видов. Особенностью сезонной динамики фитопланктона в районе исследования значилось массовое развитие мелкоклеточного вида *Mediolabrus* (= *Minidiscus*) *comicus*, впервые зарегистрированное в морях России. Численность вида достигала 5,5 млн кл./л.

ВЫВОДЫ

1. В 2016–2018 гг. на мониторинговой станции в б. Парис численность фитопланктона изменялась в пределах 0,6 тыс. кл./л – 5,548 млн. кл./л, биомасса – 0,019–16,65 г/м³; максимум численности регистрировали в августе 2017 г., биомассы – в августе 2018 г. Сезонная динамика характеризовалась вспышками развития микроводорослей каждый сезон, за исключением весны 2016 г.
2. Виды *Thalassiosira* вегетировали в планктоне б. Парис в период исследования круглогодично. В период 2016–2018 гг. численность видов рода варьировала от 35 кл./л до 434 тыс. кл./л, биомасса – 0,1 мг/м³–2,56 г/м³. Величины количественных параметров различались на порядок в зависимости от года исследования; наиболее низкие показатели отмечали в 2017 г., высокие – в 2018 г. Доминировали в районе исследования в 2016–2018 гг. 10 видов *Thalassiosira*, шесть из них были впервые зарегистрированы как доминирующие виды фитопланктона в морях России. Доля видов рода составляла до 99% об общей численности фитопланктона.
3. Видовой список рода *Thalassiosira* в Японском море включает 41 таксон. Флористический состав морей России дополнен 11 видами, для Японского моря отмечено 5 новых видов *Thalassiosira*.
4. Виды *Thalassiosira* Японского моря относятся к трем типам биотопов, основу рода формируют неритические виды (78,1%), доля панталассных видов меньше (19,5%), а океанических незначительна (2,4%). В Японском море виды *Thalassiosira* относятся к пяти географическим типам ареалов; преобладают тропическо-бореальные виды (53,7%), существенна роль аркто-бореальных видов и тропическо-аркто-бореальных (по 17,05%). Доля тропических и космополитических видов низкая (7,3% и 4,9% соответственно).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи из списка, рекомендованного ВАК:

1. Shevchenko O.G., Ponomareva A.A., **Shulgina M.A.**, Orlova T.Yu. Phytoplankton in the coastal waters of Russky Island, Peter the Great Bay, Sea of Japan // *Botanica Pacifica*. 2019. №8(1). P. 133–141.

2. Шевченко О.Г., **Шульгина М.А.**, Шулькин В.М., Тевс К.О. Многолетняя динамика и морфология диатомовой водоросли *Thalassiosira nordenskioldii* Cleve, 1873 (Bacillariophyta) в прибрежных водах залива Петра Великого Японского моря // *Биология моря*. 2020. Т. 46, № 4. С. 277–284.

3. Шевченко О.Г., **Шульгина М.А.** Роды *Thalassiosira* и *Shionodiscus* (Bacillariophyta) в Японском море // *Ботанический журнал*. 2020. Т. 105, № 10. С. 939–949.

4. Shevchenko O.G., **Shulgina M.A.**, Turanov S.V. Morphological variability and genetic analysis of *Thalassiosira tenera* (Bacillariophyta), a dominant phytoplankton species from the northwestern Sea of Japan // *Phycologia*. 2022. Vol. 61, № 2. P. 132–145.

5. Шевченко О.Г., Тевс К.О., Шулькин В.М., **Шульгина М.А.** Мониторинг фитопланктона и гидрохимических параметров прибрежных вод острова Русский (залив Петра Великого, Японское море) // *Биология моря*. 2022. Т. 48, № 1. С. 44–52.

Работы в материалах конференций:

1. **Шульгина М.А.**, Шевченко О.Г. Многолетняя динамика *Thalassiosira nordenskioldii* (Bacillariophyta) в Амурском заливе (залив Петра Великого, Японское море) // Тезисы доклада IV Всероссийской. научной конференции молодых ученых «Комплексные исследования Мирового океана». Севастополь, 22–26 апреля, 2019. С. 255–256.

2. **Shulgina M.A.**, Shevchenko O.G. Long-term trend of the diatom *Thalassiosira nordenskioldii* population dynamics from the northwestern Sea of Japan // *PICES-2019 Annual Meeting Book of Abstracts*. Victoria, BC, October 16–27, 2019. P. 241.

3. **Шульгина М.А.**, Шевченко О.Г. Ревизия рода *Thalassiosira* (Bacillariophyta) в Японском море // Тезисы доклада VI Всероссийской. научной конференции молодых ученых «Комплексные исследования Мирового океана». Москва, 18–24 апреля, 2021. С. 322–323.

4. **Shulgina M.A.**, Shevchenko O.G. Rare *Thalassiosira* (Bacillariophyta) species in the northwestern Sea of Japan // *Abstracts of the Online International Diatom Symposium, International Society for Diatom Research*, August 23–25, 2021. P. 80.

5. Тевс К.О., Шевченко О.Г., **Шульгина М.А.** Сезонные изменения фитопланктона в прибрежной части острова Русский (залив Петра Великого, Японское море) // Всероссийская конференция «Морская биология в 21 веке: систематика, генетика, экология морских организмов», посвященная памяти академика Олега Григорьевича Кусакина. Владивосток, 20-23 сентября, 2022. С.313–315.

ШУЛЬГИНА МАРИЯ АЛЕКСАНДРОВНА

**ВИДОВОЙ СОСТАВ, СЕЗОННАЯ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА
КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПАРАМЕТРОВ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ РОДА
THALASSIOSIRA В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО, ЯПОНСКОЕ МОРЕ**

1.5.16. Гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук