

УДК 574.9

ЦИСТЫ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ РОДА *ALEXANDRIUM* HALIM, 1960 (DINORHYZEAE: GONYAULACALES) ИЗ ПОВЕРХНОСТНЫХ ОСАДКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

© 2019 г. Т. Ю. Орлова¹, Т. В. Морозова¹, *

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

*e-mail: tatiana_morozova@mail.ru

Поступила в редакцию 26.04.2019 г.

После доработки 27.05.2019 г.

Принята к публикации 30.05.2019 г.

Обобщены сведения о покоящихся цистах динофлагеллят рода *Alexandrium* Halim, 1960 из северо-западной части Тихого океана и Чукотского моря. Виды рода *Alexandrium*, известные как продуценты паралитических токсинов, вызывают масштабные “цветения” воды, представляющие серьезную угрозу для морских и прибрежных экосистем, а также здоровья человека. Приведены данные о разнообразии, обилии и распространении цист *Alexandrium* spp. в дальневосточных морях России и сопредельных водах. Обсуждается возможная роль покоящихся цист в инициации токсичных “цветений” динофлагеллят *Alexandrium*.

Ключевые слова: цисты, динофлагелляты, *Alexandrium*, паралитическое отравление моллюсками, дальневосточные моря России, северо-западная часть Тихого океана

DOI: 10.1134/S013434751906007X

Жизненный цикл динофлагеллят состоит из вегетативной бесполой фазы с бинарным делением и из половой фазы, включающей слияние гамет и формирование неподвижных клеток покоя — цист, которые накапливаются в донных отложениях или в придонных слоях воды (Wall, 1971; Dale, 1983; Anderson et al., 2004; Kirn et al., 2005; Pilskaln et al., 2014). Цисты способны сохраняться в морских осадках длительное время до появления условий, подходящих для их прорастания в вегетативные подвижные клетки (Anderson, Wall, 1978; Dale et al., 1978; Mizushima, Matsuoka, 2004; Miyazono et al., 2012). Изучение цист позволяет заблаговременно получить информацию о наличии и обилии потенциально токсичных видов, а также объяснить механизмы появления токсичных “цветений” динофлагеллят. В течение последних 50 лет были исследованы цисты динофлагеллят из современных морских осадков почти во всех районах Мирового океана (Wall, Dale, 1968; Baldwin, 1987; Ellegaard et al., 1994; Nehring, 1997; Sonneman, Hill, 1997; Godhe et al., 2000; Persson et al., 2000; McQuoid et al., 2002; Matsuoka et al., 2003, и др.). Наибольший интерес вызывают цисты динофлагеллят рода *Alexandrium* spp., которые продуцируют нейрорепаралитические токсины — сакситоксин и его аналоги (Shimizu, 1987; Oshima et al., 1989; Chang et al., 1997, и др.), а токсичность цист может превышать токсичность вегетативных клеток (Oshima et al., 1992). Прорастание цист ток-

сичных видов *Alexandrium* ежегодно инициирует масштабные токсичные “цветения” воды, в том числе в северо-западной Пацифике, которые сопровождаются массовой гибелью морских животных и отравлениями людей (Chang et al., 1987; Коновалова, 1999; Fukuyo et al., 2002; Anderson, 2017; Lepskaya et al., 2018, и др.). Для культур *Alexandrium tamarense* (Lebour, 1925) Balech, 1995, выделенных путем проращивания цист, собранных у западного побережья Берингова моря, установлен высокий уровень токсичности (Orlova et al., 2007).

Цель настоящей работы — обобщить оригинальные и опубликованные данные о разнообразии, распространении и обилии цист токсичных динофлагеллят рода *Alexandrium* в северо-западной части Тихого океана и в Чукотском море, а также проанализировать условия формирования токсичных “цветений”, вызванных массовым развитием видов рода *Alexandrium* в прибрежных водах дальневосточных морей и прилегающих водах северо-западной Пацифики. Эта информация важна для понимания механизмов возникновения токсичных “цветений” *Alexandrium* и может быть полезной при прогнозировании опасных природных явлений, оказывающих негативное воздействие на морские экосистемы и экономику стран Азиатско-Тихоокеанского региона. Несмотря на недавние изменения в номенклатуре видов, относящихся к комплексу *Alexandrium tamarense* (*A. catenella*, *A. fundyense*, *A. tamarense*)

(John et al., 2014; Litaker et al., 2018), в настоящей статье они упоминаются под названиями, принятыми в цитируемой литературе.

*Исследование цист Alexandrium spp.
у тихоокеанского побережья России*

Проведенные в 2000 г. первые исследования цист динофлагеллят в современных поверхностных осадках дальневосточных морей России показали, что цисты *Alexandrium* доминировали в осадках Берингова моря, Авачинской губы и побережья о-ва Сахалин (Orlova et al., 2004). Последующие работы, основанные на изучении проб осадков, собранных в шести регионах тихоокеанского побережья России (рис. 1), подтвердили широкое распространение цист *Alexandrium* spp., которые встречались на 73% станций (Орлова, Морозова, 2009, 2012; Orlova, Morozova, 2009; Morozova et al., 2016). Было выявлено четыре типа цист, идентифицированных как цисты видов *A. tamarense*; *Alexandrium* cf. *ostenfeldii* (Paulsen) Balech & Tangen, 1985; *Alexandrium* sp. и *Alexandrium* cf. *minutum* Halim, 1960 (рис. 2).

В осадках цисты *Alexandrium* могут быть представлены как жизнеспособными формами (цисты с содержимым, окрашенным в золотисто-коричневый цвет, способные к прорастанию в вегетативные клетки) (рис. 2), так и нежизнеспособными формами — мертвыми цистами (пустые неокрашенные полупрозрачные клетки иногда с серым оттенком, неспособные к прорастанию). Живые цисты *A. tamarense* встречались в поверхностных осадках во всех шести районах на глубине от 0.7 до 76 м (рис. 1, 3). Форма, размеры и содержимое цист значительно варьировали. Самые крупные (длина 40–62 мкм, ширина 25–30.5 мкм) эллипсоидные цисты *A. tamarense* обнаружены в поверхностных осадках южного побережья о-ва Сахалин и в Беринговом море (рис. 1: районы 2 и 5). Более короткие цисты (длина 32–42 мкм, ширина 23–27.5 мкм) округло-эллипсоидной формы найдены в осадках у побережья Приморского края (район 1) (Орлова, Селина, 2007). Отличительная черта всех найденных живых цист *A. tamarense* — наличие внутреннего накопительного тела желто-коричневого цвета, в то время как цисты *A. tamarense*, обнаруженные в побережье США, Канады, Европы, Японии и Кореи, как правило, имели накопительное тело красного цвета (Fukuyo, 1985; Kim et al., 2002b).

Концентрация цист *A. tamarense* варьировала от 0 до 25 860 цист/см³ (рис. 3). В поверхностных осадках в Беринговом море (район 5), а также в Авачинской губе (п-в Камчатка) и зал. Анива (о-в Сахалин) доля цист *A. tamarense* достигала 97% от общей численности всех живых цист. Максимальная концентрация *A. tamarense* (25 860 цист/см³) зарегистрирована в б. Павла (Корякский округ) на глубине 15.8 м в илесто-гравийном грунте. Кон-

центрация цист была высокой в районе 5 (в среднем более 5000 цист/см³, глубина 3–76 м), в Авачинской губе (до 705 цист/см³, глубина 1.5–2 м) и в зал. Анива (до 750 цист/см³, глубина 10–15 м). У берегов Приморского края (район 1) и Чукотки (район 6) их концентрация достигала 174 и 78 цист/см³ соответственно. В Беринговом море отмечена неравномерность пространственного распределения цист *A. tamarense*: в районе 5 их концентрация варьировала от 90 до 25 860 цист/см³ (в среднем 5938 цист/см³), а в районе 6 — от 0 до 78 цист/см³ (в среднем 26 цист/см³), т.е. была более чем на два порядка ниже. Высказано предположение, что данные различия обусловлены гидрологической характеристикой районов: в северной части Берингова моря, покрытой льдом в течение 9 мес., температура воды редко превышает 4°C, тогда как в южном районе, находящемся в зоне влияния теплых тихоокеанских вод, она может достигать 9–11°C (Орлова, Морозова, 2012). Связь между пространственным распределением цист в поверхностных осадках и гидрографическими условиями (длительностью ледяного покрова и температурой воды на поверхности) отмечена ранее для Берингова и Чукотского морей (Radi et al., 2001).

Цисты *Alexandrium* cf. *ostenfeldii* встречались только у западного побережья Берингова моря (рис. 1, район 5); их концентрация достигала 544 цист/см³ и не превышала 4% от общей численности живых цист динофлагеллят (Орлова, Морозова, 2012). Цисты *Alexandrium* sp. и *Alexandrium* cf. *minutum* были найдены в осадках зал. Петра Великого, где их численность превышала таковую *A. tamarense* (Орлова, Морозова, 2009), и в зал. Анива (Orlova et al., 2004). Концентрация цист *Alexandrium* sp. и *Alexandrium* cf. *minutum* была максимальной в Амурском заливе (зал. Петра Великого) и составляла соответственно 98 и 798 цист/см³, а доля от общей численности цист динофлагеллят достигала соответственно 50 и 87%.

В целом сведения о количественном распределении цист *A. tamarense* в поверхностных осадках согласуются с историческими данными о токсичных “красных приливах” в дальневосточных морях России. Так, максимальная концентрация цист *A. tamarense* была зарегистрирована в б. Павла, где в сентябре 1945 г. во время обширного “красного прилива” был отмечен случай отравления моллюсками, завершившийся смертью двух человек (Лебедев, 1968). В Авачинской губе, где цисты *A. tamarense* являются доминирующим видом, планктонные “цветения” этого вида наблюдались регулярно (Коновалова, 1998, 1999; Лепская и др., 2014). В 1973 г. в период, следующий за “красным приливом”, в результате употребления в пищу мидий, собранных в Авачинской губе, получили отравление 12 человек, в основном дети, двое из которых умерли. Анализ вытяжек из мышечной ткани мидий, выловленных в сентябре этого года, показал присутствие сакситоксинов

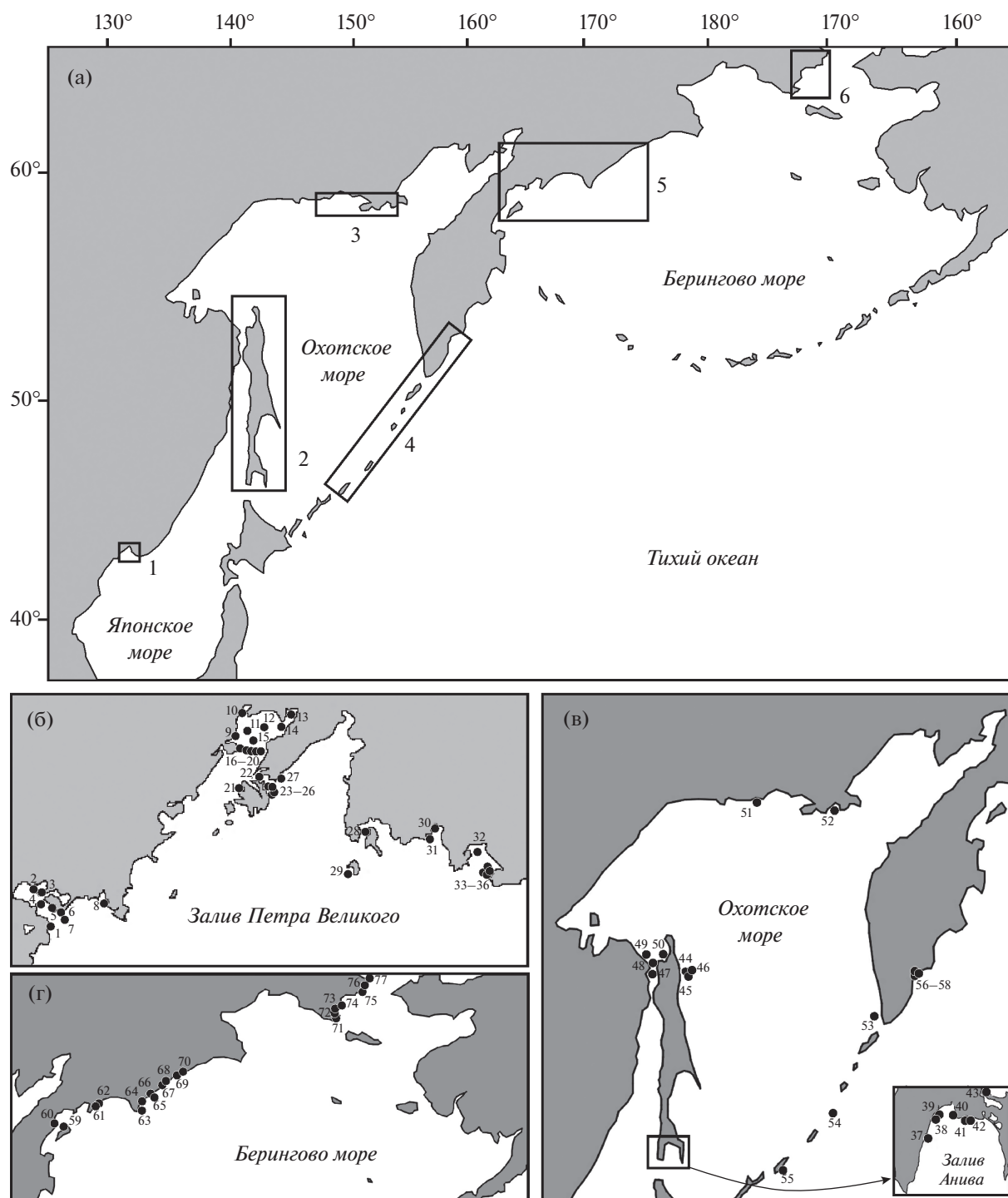


Рис. 1. Карта отбора проб поверхностных морских осадков у тихоокеанского побережья России. а – общая схема; б – зал. Петра Великого (район 1); в – побережье о-ва Сахалин (район 2), северное побережье Охотского моря (район 3), побережье Курильских островов и южной части п-ва Камчатка (район 4); г – западное побережье Берингова моря (район 5) и восточное побережье Чукотского полуострова (район 6).

(Куренков, 1973, 1974). Высокая концентрация цист *A. tamarense* была зарегистрирована в Олюторском заливе (12 865 цист/см³), где в июле 2017 г. наблюдали “красный прилив”, вызванный *Alexandrium* spp., который привел к массовой гибели

горбуши и птиц на восточнокамчатском шельфе (Лепская и др., 2017; Lepskaya et al., 2018). В зал. Анива, где также отмечена относительно высокая концентрация цист *A. tamarense*, регулярно регистрируют массовое развитие этого вида в планк-

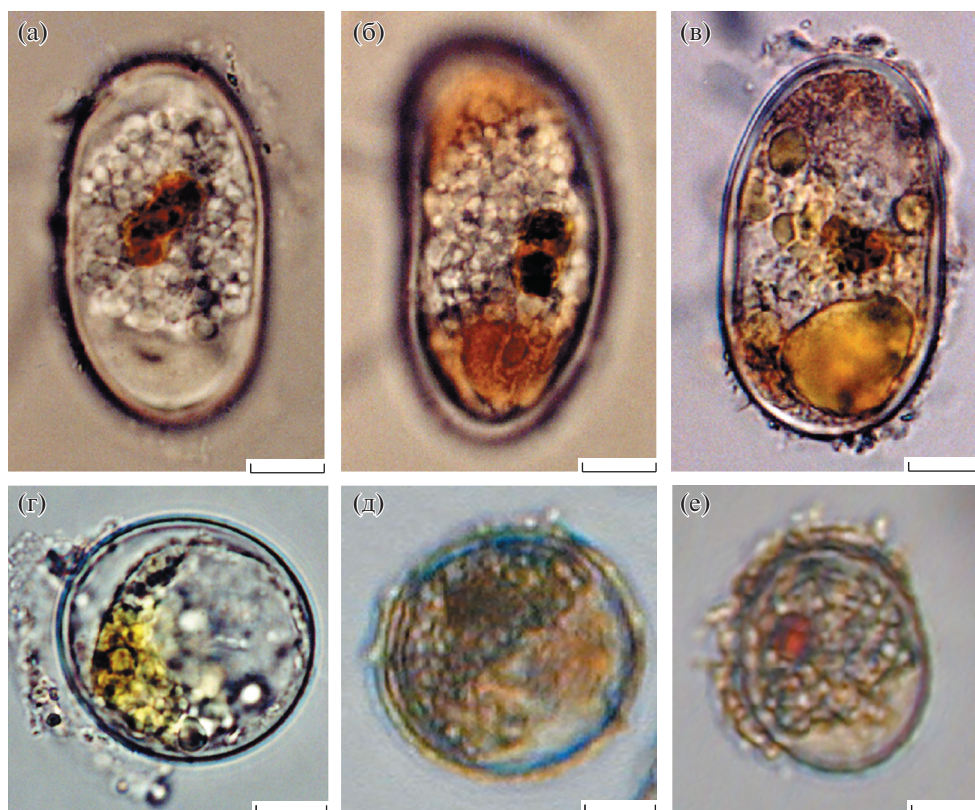


Рис. 2. Живые цисты *Alexandrium* spp., обнаруженные в поверхностных морских осадках у тихоокеанского побережья России. а–в – *Alexandrium tamarense*: а, в – вид спереди, б – вид сбоку; г – *Alexandrium* cf. *ostenfeldii*; д – *Alexandrium* sp.; е – *Alexandrium* cf. *minutum*. Масштаб: 10 мкм.

тоне и наличие PSP-токсинов (токсинов, вызывающих паралитическое отравление моллюсками) в моллюсках (Коновалова, Могилиникова, 2006; Shimada et al., 2011; Mogilnikova et al., 2017). Анализ случаев массового развития вегетативных клеток рода *Alexandrium* у берегов России показал, что его “цветение” наблюдается, как правило, с апреля по август и может продолжаться от двух–трех дней до двух недель.

Полученные данные по распределению цист и их обилию у побережья России свидетельствуют о том, что угроза отравления паралитическими токсинами, возникающая в результате “цветения” токсических видов рода *Alexandrium*, не ограничивается побережьем Берингова моря и Авачинским заливом.

*Исследование цист Alexandrium spp.
в прилегающих к российским водам регионах
северо-западной Пацифики*

Состав и распределение цист видового комплекса *A. tamarense* в восточной части Берингова моря (17 станций) и в Чукотском море (13 станций) впервые были изучены в 2009–2012 гг. (Natsuike et al., 2013). В Беринговом море концентрация цист *A. tamarense* была наибольшей (до 835 цист/см³) в мелководных прибрежных районах континен-

тального шельфа на юго-востоке, где глубина варьировала от 54 до 84 м. На удаленных от побережья станциях, расположенных южнее о-ва Святого Лаврентия, концентрация цист не превышала 100 цист/см³. В Чукотском море концентрация цист *A. tamarense* также была наибольшей в мелководных районах континентального шельфа и достигала 10 660 цист/см³, что является одним из самых высоких мировых показателей (рис. 3, табл. 1).

Распространение и обилие цист *Alexandrium* spp. у берегов Японии изучают с конца прошлого века, преимущественно у тихоокеанского побережья, так как именно в этой части страны наблюдаются токсичные “цветения” *Alexandrium* spp. (Yamaguchi et al., 1996, 2002; Kotani et al., 1998, 2006; Matsuoka et al., 2003; Shimada, Miyazono, 2005; Ishikawa et al., 2007; Yamamoto et al., 2009; Kamiyama et al., 2014; Matsuoka, Ishii, 2018, и др.). По результатам масштабного исследования, проведенного в 1999–2000 гг. на 152 станциях у берегов о-ва Хоккайдо (Shimada, Miyazono, 2005), концентрация цист в поверхностных осадках была наибольшей (до 2568 цист/г сырого осадка) в открытой части зал. Функа, который является важным районом культивирования гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в Японии. Ежегодное производство этих моллюсков достигает 100–120 т, что составляет 1/3 от общего объема производ-

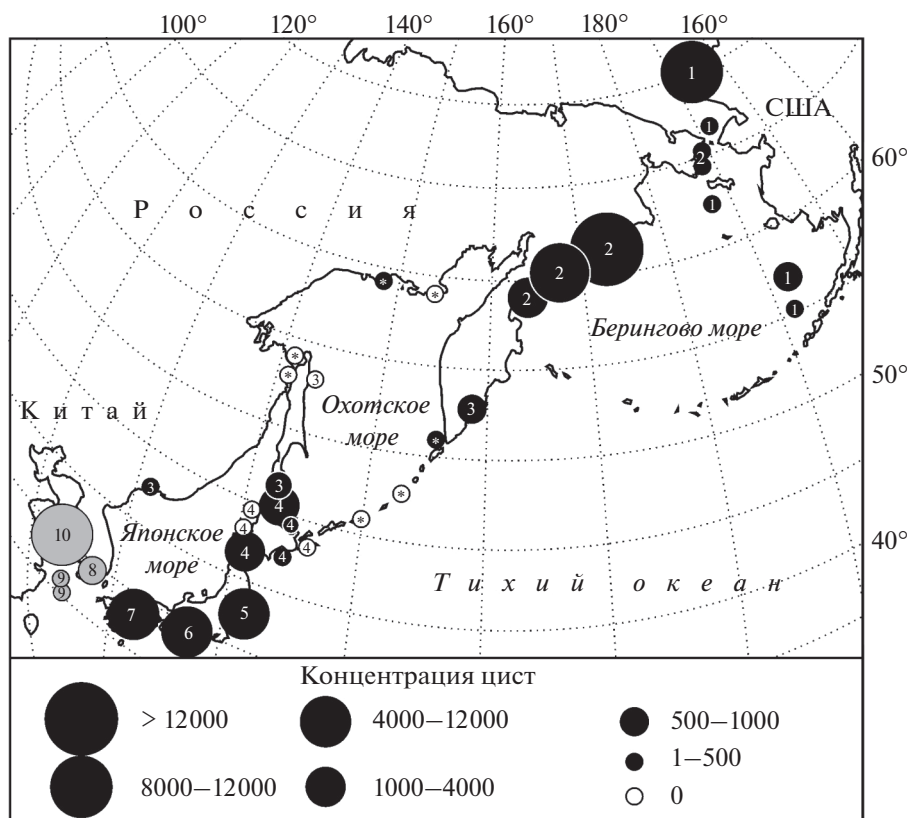


Рис. 3. Пространственное распределение концентрации цист *Alexandrium tamarense* и/или *Alexandrium acatenella* в поверхностных осадках северо-западной части Тихого океана. Единицы измерения концентрации: черные кружки – цисты/см³ или цисты/г сырого осадка; серые кружки – цисты/г сухого осадка. Цифрами обозначены источники данных: 1 – Natsuike et al., 2013; 2 – Орлова, Морозова, 2012; 3 – Orlova et al., 2004; 4 – Shimada, Miyazono, 2005; 5 – Kamiyama et al., 2014; 6 – Ishikawa et al., 2007 и Yamamoto et al., 2009; 7 – Yamaguchi et al., 2002; 8 – Lee, Matsuoka, 1994; 9 – Cho, Matsuoka, 2001; 10 – Hwang et al., 2011; * – наши неопубликованные данные.

ства гребешка на о-ве Хоккайдо. У охотоморского побережья острова и в прол. Лаперуза концентрация *Alexandrium* spp. достигала 1022 цист/г сырого осадка, а у тихоокеанского побережья – 754 цист/г сырого осадка (табл. 1). Японские авторы рассматривают эти районы как холодные, поскольку они подвержены влиянию восточносахалинского и курильского холодных течений. У япономорского побережья о-ва Хоккайдо и в Сангарском проливе, находящихся под влиянием теплых течений, цисты *Alexandrium* spp. не обнаружены (рис. 3). Для исследованных районов установлена значимая положительная корреляция между частотой встречаемости PSP (паралитического отравления моллюсками) и средней концентрацией цист *Alexandrium* spp.

Изучение вертикального распределения концентрации цист *A. tamarense* в осадках зал. Функа (Miyazono et al., 2012) показало, что она была максимальной в слое 22 см; это соответствует периоду 1960 г. ± 10 лет. Небольшое снижение концентрации отмечено в слоях, соответствующих 1970-м и 1980-м гг. Начиная с 1990-х гг., концентрация цист резко снижалась. Результаты мониторинговой программы по контролю содержания PSP-токсинов

в моллюсках у о-ва Хоккайдо, запущенной в 1975 г. после мощного “цветения” *Alexandrium* в лагуне Сарома, показали высокий уровень концентрации токсинов в моллюсках до 1991 г. включительно, в последующие годы она была относительно невысокой (Imai et al., 2014). Полученные значения токсичности моллюсков могли быть следствием высокой концентрации цист в осадках, инициировавшей мощные “цветения” *Alexandrium* в 1980-х гг. Исследование Миязоно с соавторами (Miyazono et al., 2012) также показало, что жизнеспособность цист *A. tamarense* в осадках может составлять 100 лет и более.

В зал. Сендай обилие и распространение цист *Alexandrium* spp. изучали в 2005 и 2011 гг. (Kamiyama et al., 2014); максимальная концентрация цист в поверхностных осадках залива составляла соответственно 948 и 8190 цист/см³ (рис. 3, табл. 1). Десятикратное увеличение максимальной концентрации цист *Alexandrium* spp. в 2011 г. по сравнению с таковой в 2005 г. авторы объясняют вертикальным и горизонтальным перераспределением цист в осадках, которое было вызвано цунами, произошедшим 11 марта 2011 г. Однако цунами, очевидно, не является основной причиной повышения

Таблица 1. Максимальные концентрации цист *Alexandrium* spp. (*A. tamarense* и/или *A. catenella*) в поверхностных осадках северо-западной Пацифики и Чукотского моря

Район	Максимальная концентрация	Источник
Запад Чукотского моря	10 600 цист/см ³	Natsuike et al., 2013
Восток Берингова моря, США	835 цист/см ³	То же
Б. Павла, запад Берингова моря, Россия	25 860 цист/см ³	Орлова, Морозова, 2012
Авачинский залив, Россия	705 цист/см ³	Orlova et al., 2004
Юг Охотского моря, Япония	1022 цист/г сырого осадка	Shimada, Miyazono, 2005
Зал. Функа, Япония	2568 цист/г сырого осадка	То же
Зал. Сендай, Япония	8190 цист/см ³	Kamiyama et al., 2014
Зал. Микава, Япония	7311 цист/см ³	Ishikawa et al., 2007
Зал. Исе, Япония	2254 цист/см ³	То же
Осакский залив, Япония	5683 цист/см ³	Yamamoto et al., 2009
Хиросимский залив, Япония	4454 цист/см ³	Yamaguchi et al., 2002
Зал. Токуяма, Япония	8137 цист/см ³	То же
Прибрежье Южной Кореи	962 цист/г сухого осадка	Lee, Matsuoka, 1994
Желтое море	10 669 цист/г сухого осадка	Hwang et al., 2011

Примечание. Методы обработки осадков в приведенных работах различаются, соответственно, варьируют единицы измерения концентрации цист: цисты/см³ или цисты/г сырого осадка (исследования России и Японии) и цисты/г сухого осадка (исследования Южной Кореи и Китая). Однако можно предположить, что максимальный уровень концентрации цист *Alexandrium* spp. у берегов Южной Кореи в несколько раз ниже, чем у берегов Японии, а концентрации цист в центральной части Желтого моря и у западного побережья Берингова моря сопоставимы.

концентрации цист в осадках зал. Сендай, поскольку увеличение концентрации и области распространения цист *Alexandrium* spp. в прибрежье Японии было отмечено и до 2011 г. (Yamaguchi et al., 2002; Ishikawa et al., 2007; Yamamoto et al., 2009).

В Токийском заливе “цветение” *A. tamarense* было зарегистрировано лишь в июне 1984 г. Исследование распространения цист динофлагеллят в осадках, проведенное на 33 станциях осенью 1999 г. (Matsuoka et al., 2003; Kotani et al., 2006), показало, что концентрация цист *Alexandrium* spp. не превышала 2.1 цист/см³, при этом все цисты были мертвыми.

Обилие и распространение цист *Alexandrium* spp. в поверхностных морских осадках заливов Исе и Микава изучали в 2002 г. соответственно на 23 и 9 станциях. В зал. Исе концентрация *Alexandrium* spp. изменялась от 22 до 2254 цист/см³, в зал. Микава — от 31 до 7311 цист/см³ (рис. 3, табл. 1). Авторы отметили увеличение области распространения цист и их концентрации по сравнению с данными мониторинговых исследований 1980-х годов (Ishikawa et al., 2007).

В Осакском заливе в 2006–2007 гг. цисты были обнаружены на всех исследованных станциях (Yamamoto et al., 2009). При этом в 2006 г. максимальная концентрация составляла 112 цист/см³, а в 2007 г. после “красного прилива”, вызванного массовым развитием *A. tamarense*, она достигала 5683 цист/см³ (рис. 3, табл. 1). Авторы отметили увеличение обилия цист в заливе по сравнению с

таковым в 1993 г., когда максимальная концентрация цист *Alexandrium* spp. в поверхностных осадках не превышала 58 цист/см³ (Yamaguchi et al., 1996). Согласно результатам проведенных в 2016 г. исследований качественного и количественного состава палиноморф в поверхностных осадках Осакского залива, концентрация цист *Alexandrium* spp. варьировала от 4 до 3610 цист/г сухого осадка, достигая максимума на мелководье в кутовой части залива (Matsuoka, Ishii, 2018).

В исследовании, анализирующем распространение цист *Alexandrium* spp. в поверхностных осадках Внутреннего Японского моря, обобщены данные, полученные на 135 станциях в 1994–2001 гг. (Yamaguchi et al., 2002). На большей части акватории их концентрация не превышала 100 цист/см³. Исключение составили зал. Токуяма и Хиросимский залив (рис. 3, табл. 1). В зал. Токуяма, где в 1997 г. было зарегистрировано мощнейшее “цветение” *A. catenella* (43 млн. кл/л), концентрация цист *Alexandrium* spp. была максимальной во внутренней части залива и достигала 8137 цист/см³. По мнению авторов, такая высокая концентрация могла быть результатом отложения цист, образовавшихся во время прошедшего “цветения”. В Хиросимском заливе максимум составил 4454 цист/см³, что в 2 раза выше концентрации цист *Alexandrium* spp. (1912 цист/см³) в 1993 г. (Yamaguchi et al., 1995).

В поверхностных осадках прибрежья островов Шикоку и Кюсю распространение и обилие цист *Alexandrium* spp. изучали в 1996 г. Цисты *Alexandrium* spp. были обнаружены на 23 из 80 станций. Наи-

большая концентрация (113 цист/см³) отмечена в б. Иваматсу, которая относится к каналу Бунго, разделяющему острова Кюсю и Шикоку (Kotani et al., 1998).

В большей части исследований, выполненных в Японии, под цистами *Alexandrium* spp. подразумевают морфологически идентичные цисты токсичных видов *A. tamarense* и *A. catenella*. В 2005 г. Итакура и Ямагучи (Itakura, Yamaguchi, 2005) провели исследование, чтобы выявить морфологические и физиологические различия цист этих видов. Они сравнили цисты из зал. Токуяма, для которого характерно “цветение” *A. tamarense*, и цисты из Хиросимского залива, где “цветение” вызывает *A. catenella*. Предполагалось, что основная часть цист *Alexandrium* из зал. Токуяма – это цисты *A. catenella*, а из Хиросимского залива – цисты *A. tamarense*. Сравнение размерных характеристик цист выявило значимые различия в их средней длине: 49.1 ± 4.6 мкм (зал. Токуяма) и 54.2 ± 4.5 мкм (Хиросимский залив); ширина цист значимо не различалась. Эксперименты по прорастиванию цист в лабораторных условиях показали, что цисты *Alexandrium* из зал. Токуяма прорастают при температуре от 7.5 до 25°C (оптимум – 17.5°C), а цисты из Хиросимского залива – при температуре 7.5–20°C (оптимум – 12.5°C). Авторы указали на необходимость дальнейших исследований причин обнаруженных различий: являются они следствием влияния факторов окружающей среды либо обусловлены генетически.

Большинство японских авторов отмечали положительную корреляцию между содержанием в осадках частиц ила (частицы <63 мкм) и концентрацией цист *Alexandrium* spp. (Yamaguchi et al., 1996, 2002; Kotani et al., 1998; Shimada, Miyazono, 2005; Ishikawa et al., 2007; Kamiyama et al., 2014). За исключением нескольких станций, наибольшие концентрации цист *Alexandrium* spp. были зарегистрированы в осадках с содержанием илистых частиц выше 60%.

В Японии первый случай PSP был зарегистрирован в 1948 г. (Fukuyo et al., 2002). До 1980-х гг. включительно ареал распространения *A. tamarense* и область обнаружения PSP-токсина в моллюсках в концентрациях, превышающих карантинный уровень 4.0 мышинных единицы действия/г, ограничивались побережьем о-ва Хоккайдо и региона Тохоку, но впоследствии стали стремительно распространяться на юг (Fukuyo, 1985; Fukuyo et al., 2002). В 1986 г. случай PSP, связанный с *A. tamarense*, был зарегистрирован в г. Пусан (Южная Корея) (Chang et al., 1987), а в 1996 г. – на о-ве Коджедо (Lee et al., 1997). Распространение цист *Alexandrium* spp. в поверхностных осадках юго-восточного побережья Кореи, омываемого водами Корейского пролива, изучали неоднократно (Lee, Matsuoka, 1994, 1996; Kim et al., 2002a, 2003; Cho et al., 2003; Shin et al., 2007, 2010, 2011, и др.). Максимальная концентрация *Alexandrium* spp. достигала

962 цист/г сухого осадка (Lee, Matsuoka, 1994) (рис. 3, табл. 1).

При изучении распространения цист динофлагеллят в поверхностных осадках Желтого и Восточно-Китайского морей (48 станций) (Cho, Matsuoka, 2001) оригинальные данные были объединены с результатами двух предыдущих работ (Cho, Matsuoka, 1999; Matsuoka et al., 1999). Установлено, что концентрация эллипсоидных цист *Alexandrium* (т.е. характерных для видов *A. catenella* и *A. tamarense*) была наибольшей в осадках Желтого моря (до 3778 цист/г сухого осадка). На станциях в Восточно-Китайском море их содержание не превышало 111 цист/г сухого осадка. Отмечена также незначительная концентрация (до 166 цист/г сухого осадка) цист *Alexandrium* сферической и/или овальной формы. В ходе дополнительного исследования обилия цист в осадках у эстуария р. Янцзы было показано, что содержание *Alexandrium* spp. не превышало 0–81 цист/г сухого осадка (Yu-zao et al., 1996; Wang et al., 2004). В результате проведенного в 2003 г. на 33 станциях в Желтом море более подробного исследования обилия и распределения в поверхностных осадках цист динофлагеллят, в том числе *Alexandrium* spp., было установлено, что концентрация цист *Alexandrium* spp. увеличивалась в направлении от окраинных станций к расположенным в центральной части моря, где достигала 10 669 цист/г сухого осадка (Hwang et al., 2011) (рис. 3, табл. 1). Это почти в 3 раза выше максимального значения, приведенного ранее (Cho, Matsuoka, 2001).

Динамические системы большинства прибрежных районов, подверженных воздействию “красных приливов”, характеризуются сложными схемами циркуляции водных масс, поэтому цисты, образующиеся в результате “цветения”, не только осаждаются в зоне “цветения”, но и переносятся за ее пределы (Tyler et al., 1982; Anderson et al., 2014). На основании этого высказано предположение (Cho, Matsuoka, 2001), что высокие концентрации цист *Alexandrium* на станциях, расположенных в центральной части Желтого моря, могут быть результатом переноса цист водными массами из прибрежных районов “цветения” *Alexandrium*. На количественное распределение цист может влиять процесс осадконакопления, который изменяется в зависимости от гидрологических условий (Goodman, 1987). Необходимо отметить, что концентрация цист *A. tamarense* была наибольшей в районах, расположенных относительно недалеко от мест впадения рек в море. Согласно литературным данным, высокая концентрация цист рода *Alexandrium* наблюдалась в эстуарных зонах, характеризующихся высоким содержанием биогенов (Ichimi et al., 2000; Giannakourou et al., 2005), однако в эстуариях таких крупных рек дальневосточного региона, как Янцзы, Амур и Туманная, обилие цист *Alexandrium* варьировало от низкого до нуля (Yu-zao et al., 1996; Wang et al., 2004; наши неопубликованные

данные). Тем не менее, характеризующиеся опреснением и устойчивой схемой циркуляции вод прибрежные районы, в которых создаются благоприятные условия для аккумуляции и сохранения цист, в северо-западной Пацифике можно рассматривать как серьезный источник инициации интенсивных “красных приливов”, сопровождающихся массовой гибелью морских животных и токсичностью моллюсков.

Северо-западная Пацифика имеет долгую историю токсичных “красных приливов”, вызванных массовым развитием видов *Alexandrium* spp. и оказавших негативное влияние как на морские экосистемы, так и на здоровье людей (Лебедев, 1968; Куренков, 1973, 1974; Chang et al., 1987; Nayashi, 1989; Anderson et al., 1996; Lee et al., 1996; Fukuyo et al., 2002; Shimada, Miyazono, 2005; Lepskaya et al., 2018, и т.д.). Ключевой частью жизненного цикла рода *Alexandrium* для инициации “цветения” является его зимняя покоящаяся стадия — циста. Цисты *Alexandrium* spp. широко распространены в северо-западной Пацифике, как правило, в прибрежной зоне. Наибольшим обилием цист характеризуются юго-восточная часть Чукотского моря, западная часть Берингова моря, тихоокеанское побережье Японии, включая Внутреннее Японское море, и центральная часть Желтого моря. Максимальные концентрации цист обнаружены в б. Павла (западное побережье Берингова моря) и в центральной части Желтого моря. Исследования показали, что цисты *Alexandrium* spp. широко распространены в прибрежных районах, но встречаются и в осадках открытых районов моря. Цисты обнаружены в разных типах отложений, включая гравий и песок, однако наиболее высокие концентрации цист отмечены в илистых грунтах. Известно, что цисты *A. tamarense* сохраняют жизнеспособность в осадках до 100 лет (Miyazono et al., 2012). Результаты многолетних исследований цист и вегетативных клеток *Alexandrium fundyense*, проводившихся в течение девяти лет в зал. Мен, продемонстрировали высокую положительную корреляцию между обилием цист в верхнем слое осадков (0–3 см) и интенсивностью последующего “цветения” *A. fundyense* (цисты → “цветение”). В то же время обратной корреляции между размером “цветения” и обилием в осадках вновь сформированных цист (“цветение” → цисты) не обнаружено (Anderson et al., 2014). В свою очередь, более подробное и длительное (30 лет) исследование “семенного ложа”, расположенного в зал. Фанди, не выявило взаимосвязи между обилием цист *A. fundyense* в осадках и интенсивностью последующего “цветения”, однако подтвердило тезис о постоянстве нахождения “семенного ложа”, о его роли в инициации интенсивных “цветений” *A. fundyense* и, как следствие, в повышении концентрации токсинов в моллюсках на всей акватории зал. Фанди (Martin et al., 2014).

Таким образом, отмечавшиеся в прошлые десятилетия в дальневосточных морях России “цветения” *A. tamarense*, которые привели к массовым отложениям покоящихся цист в “семенных ложах”, могут представлять собой опасность, поскольку выход цист на поверхность морских осадков в подходящих для прорастания условиях возможен как по естественным причинам (например, при биотурбации), так и в связи с антропогенными факторами (например, при дноуглубительных работах). Данные по распределению цист у побережья России свидетельствуют о том, что угроза отравления паралитическим токсином, возникающая в результате “цветений” токсичных видов рода *Alexandrium*, не ограничивается прибрежьем Берингова моря и Авачинским заливом, где случаи отравления моллюсками регистрировали еще в середине прошлого века. Однако высокие концентрации цист в донных отложениях не могут являться предиктором сроков и масштабов “цветений” *Alexandrium*. Косвенным подтверждением служат результаты исследований в Бедфордском бассейне (гавань порта Галифакса, Канада), где зарегистрирован мировой максимум концентрации цист *A. tamarense* в осадках (220872 ± 148086 цист/г сухого осадка). Несмотря на огромную концентрацию цист, информация о значительном “цветении” этого вида и его негативном влиянии на здоровье человека или на морские экосистемы для данного региона отсутствует (Lacasse et al., 2013).

Межгодовая плотность популяций *Alexandrium*, а также метеорологическая и гидрологическая ситуации, играющие важную роль в динамике токсичных “цветений”, характеризуются сильной изменчивостью. Улучшение качества метеорологических прогнозов, расширение сети мониторинговых станций и данные длительных временных рядов наблюдений важны для обеспечения раннего предупреждения возникновения таких опасных природных явлений, как токсичные “цветения” *Alexandrium* на тихоокеанском побережье России. В связи с этим очевидна необходимость разработки Государственной программы мониторинга морских фикоцианов и создания региональной службы, контролирующей появление и развитие вредоносных водорослей в целях обеспечения токсикологической безопасности населения, предупреждения экономического ущерба и формирования конкурентоспособного и гарантированного рынка сбыта производимых в регионе морепродуктов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена при финансовой поддержке программы “Дальний Восток” № 18-5-074.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Коновалова Г.В. Динофлагелляты (Dinophyta) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток: Дальнаука. 1998. 300 с.
- Коновалова Г.В. “Красные приливы” и “цветение” воды в дальневосточных морях России и прилегающих акваториях Тихого океана // Биол. моря. 1999. Т. 25. № 4. С. 263–273.
- Коновалова Н.В., Могильникова Т.А. Содержание PSP-токсина в тканях гребешка зал. Анива (южный Сахалин) в период сезонного цветения *Alexandrium tamarense* // Фундамент. исслед. 2006. № 3. С. 81–83.
- Куренков И.И. “Красный прилив” в Авачинской бухте в 1973 г. Отчет № 6294818. Петропавловск-Камчатский: Архив КО ТИПРО. 1973. 23 с.
- Куренков И.И. Красный прилив в Авачинской бухте // Рыб. хоз-во. 1974. № 4. С. 20–21.
- Лебедев С.П. Внимание: “красный прилив” // Рыб. хоз-во. 1968. № 5. С. 19–20.
- Лепская Е.В., Тепнин О.Б., Колomeйцев В.В. и др. Исторический обзор исследований и основные результаты комплексного экологического мониторинга Авачинской губы в 2013 г. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2014. Вып. 34. С. 5–21.
- Лепская Е.В., Могильникова Т.А., Шубкин С.В., Тепнин О.Б. Первые риски промысла во время “красных приливов” у восточной Камчатки // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. 2017. № 12. С. 106–112.
- Орлова Т.Ю., Морозова Т.В. Покоящиеся стадии микроводорослей в поверхностных осадках залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2009. Т. 35. № 4. С. 256–265.
- Орлова Т.Ю., Морозова Т.В. Цисты динофлагеллят в современных осадках западного побережья Берингова моря // Биол. моря. 2012. Т. 38. № 6. С. 440–453.
- Орлова Т.Ю., Селина М.С. Токсичные микроводоросли фитопланктона дальневосточных морей России: морфогенетика, состав токсинов и покоящиеся цисты динофитовой микроводоросли *Alexandrium tamarense* // Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России. Владивосток: Дальнаука. 2007. С. 223–238.
- Anderson D.M. “Harmful algal blooms” // Harmful algal blooms (HABs) and desalination: a guide to impacts, monitoring and management. (IOC Manuals and Guides; № 78). Paris: IOC of UNESCO. 2017. P. 17–52.
- Anderson D.M., Fukuyo Y., Matsuoka K. Cyst methodologies // Manual on harmful marine microalgae: 2nd rev. ed. Paris: UNESCO Publishing. 2004. P. 165–189. (Monographs on Oceanographic Methodology; № 11).
- Anderson D.M., Keafer B.A., Kleindinst J.L. et al. *Alexandrium fundyense* cysts in the Gulf of Maine: Long-term time series of abundance and distribution, and linkages to past and future blooms // Deep-Sea Res. Part II. 2014. V. 103. P. 6–26.
- Anderson D.M., Kulis D.M., Qi Y.Z. et al. Paralytic shellfish poisoning in Southern China // Toxicon. 1996. V. 34. № 5. P. 579–590.
- Anderson D.M., Wall D. Potential importance of benthic cysts of *Gonyaulax tamarensis* and *G. excavata* in initiating toxic dinoflagellate blooms // J. Phycol. 1978. V. 14. P. 224–234.
- Baldwin R.P. Dinoflagellate resting cysts isolated from sediments in Marlborough Sound, New Zealand // N. Z. J. Mar. Freshwater Res. 1987. V. 21. P. 543–553.
- Chang D.S., Shin I.S., Pyeun J.H., Park Y.H. A study on paralytic shellfish poison of sea mussel, *Mytilus edulis* // Bull. Korean Fish. Soc. Technol. 1987. V. 20. P. 293–299.
- Chang F.H., Anderson D.M., Kulis D.G., Till D.G. Toxin production of *Alexandrium minutum* (Dinophyceae) from the Bay of Plenty, New Zealand // Toxicon. 1997. V. 35. P. 393–409.
- Cho H.-J., Kim C.-H., Moon C.-H., Matsuoka K. Dinoflagellate cysts in recent sediments from the southern coastal waters of Korea // Bot. Mar. 2003. V. 46. P. 332–337.
- Cho H.-J., Matsuoka K. Dinoflagellate cyst composition and distribution in the surface sediments from the Yellow Sea and East China Sea // The East China Sea. Proc. 2nd Int. Workshop Oceanogr. Fish. East China Sea. Nagasaki University, Japan. 1999. V. 2. P. 73–81.
- Cho H.-J., Matsuoka K. Distribution of dinoflagellate cysts in surface sediments from the Yellow Sea and East China Sea // Mar. Micropaleontol. 2001. V. 42. P. 103–123.
- Dale B. Dinoflagellate resting cysts: “benthic plankton” // Survival strategies of the algae. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1983. P. 69–136.
- Dale B., Yentsch C.M., Hurst J.W. Toxicity in resting cysts of the red-tide dinoflagellate *Gonyaulax excavata* from deeper water coastal sediments // Science (Washington). 1978. V. 201. P. 1223–1225.
- Ellegaard M., Christensen N.F., Moestrup Ø. Dinoflagellate cysts from recent Danish marine sediments // Eur. J. Phycol. 1994. V. 29. P. 183–194.
- Fukuyo Y. Morphology of *Protogonyaulax tamarensis* (Lebour) Taylor and *Protogonyaulax catenella* (Whedon and Kofoid) Taylor from Japanese coastal waters // Bull. Mar. Sci. 1985. V. 37. № 2. P. 529–537.
- Fukuyo Y., Imai I., Kodama M., Tamai K. Red tides and other harmful algal blooms in Japan // PICES Sci. Rep. 2002. № 23. P. 7–20.
- Giannakourou A., Orlova T.Y., Assimakopoulou G., Pagou K. Dinoflagellate cysts in recent marine sediments from Thermaikos Gulf, Greece: effects of resuspension events on vertical cyst distribution // Cont. Shelf Res. 2005. V. 25. P. 2585–2596.
- Godhe A., Karunasagar I., Karlson B. Dinoflagellate cysts in recent marine sediments from SW India // Bot. Mar. 2000. V. 43. P. 39–48.
- Goodman D.K. Dinoflagellate cysts in ancient and modern sediments // The biology of dinoflagellates. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 1987. P. 649–722.
- Hayashi Y. Shellfish poisoning of scallop (2) // Hokusuishi Dayori. 1989. № 7. P. 8–15 (in Japanese).
- Hwang C.-H., Kim K.-Y., Lee Y., Kim C.-H. Spatial distribution of dinoflagellate resting cysts in Yellow Sea surface sediments // Algae. 2011. V. 26. № 1. P. 41–50.
- Ichimi K., Yamasaki M., Suzuki T. Horizontal and vertical distributions of cysts of *Alexandrium* spp. in the sediments of the northeast coastal area, Miyagi prefecture, Japan // Bull. Tohoku Nat. Fish. Res. Inst. 2000. V. 63. P. 119–124.
- Imai I., Shimada H., Shinada A. et al. Prediction of toxic algal bloom occurrences and adaptation to toxic blooms

- to minimize economic loss to the scallop aquaculture industry in Hokkaido, Japan // PICES Sci. Rep. 2014. № 47. P. 7–16.
- Ishikawa A., Hattori M., Miyama H., Imai I. Abundance and distribution of *Alexandrium* spp. resting cysts in the surface sediments of Ise Bay and Mikawa Bay, central part of Japan // Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr. 2007. V. 71. № 3. P. 183–189 (in Japanese with English abstract).
- Itakura S., Yamaguchi M. Morphological and physiological differences between the cysts of *Alexandrium catenella* and *A. tamarense* (Dinophyceae) in the Seto Inland Sea, Japan // Plankton Biol. Ecol. 2005. V. 52. № 2. P. 85–91.
- John U., Litaker R.W., Montresor M. et al. Formal revision of the *Alexandrium tamarense* species complex (Dinophyceae) taxonomy: The introduction of five species with emphasis on molecular-based (rDNA) classification // Protist. 2014. V. 165. P. 779–804.
- Kamiyama T., Yamauchi H., Nagai S., Yamaguchi M. Differences in abundance and distribution of *Alexandrium* cysts in Sendai Bay, northern Japan, before and after the tsunami caused by the Great East Japan Earthquake // J. Oceanogr. 2014. V. 70. P. 185–195.
- Kim C.-H., Shin J.-B. Harmful and toxic red tide algal development and toxins production in Korean coastal waters // Algae. 1997. V. 12. № 4. P. 269–276.
- Kim K.-Y., Moon C.-H., Cho H.-J. Relationship between dinoflagellate cyst distribution in surface sediments and phytoplankton assemblages from Gwangyang Bay, a southern coastal area of Korea // Sea. J. Korean Soc. Oceanogr. 2003. V. 8. № 2. P. 111–120 (in Korean with English abstract).
- Kim K.-Y., Park M.-H., Han M.-S. Role of cyst germination in the bloom initiation of *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae) in Masan Bay, Korea // Aquat. Microb. Ecol. 2002a. V. 29. P. 279–286.
- Kim K.-Y., Yoshida M., Fukuyo Y., Kim C.-H. Morphological observation of *Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech, *A. catenella* (Whedon et Kofoid) Balech and one related morphotype (Dinophyceae) in Korea // Algae. 2002b. V. 17. P. 11–19.
- Kirn S.L., Townsend D.W., Pettigrew N.R. Suspended *Alexandrium* spp. hypnozygotes cysts in the Gulf of Maine // Deep-Sea Res. Part II. 2005. V. 52. № 19–21. P. 2543–2559.
- Kotani Y., Koyama A., Yamaguchi M., Imai I. Distribution of resting cysts of the toxic dinoflagellates *Alexandrium catenella* and/or *A. tamarense* in the coastal areas of western Shikoku and Kyushu, Japan // Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr. 1998. V. 62. P. 104–111 (in Japanese with English abstract).
- Kotani Y., Matsuyama Y., Hayashi M., Matsuoka K. Distribution and abundance of resting cysts of *Alexandrium tamarense* and/or *A. catenella* (Dinophyceae) in Tokyo Bay, Japan // Plankton Benthos Res. 2006. V. 1. № 3. P. 147–154.
- Lacasse O., Rochon A., Roy S. High cyst concentrations of the potentially toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* species complex in Bedford Basin, Halifax, Nova Scotia, Canada // Mar. Pollut. Bull. 2013. V. 66. P. 230–233.
- Lee J.B., Matsuoka K. Distribution of dinoflagellate cyst from surface sediments in southern Korean waters // Proc. 2nd Int. Symp. Mar. Sci. Exploit. Mar. Resour. Korea: Cheju National Univ. 1994. P. 1–20.
- Lee J.B., Matsuoka K. Dinoflagellate cysts in surface sediments of southern Korean waters // Harmful and toxic algal blooms. IOC of UNESCO. 1996. P. 173–176.
- Lee J.S., Shin I.S., Kim Y.M., Chang D.S. Paralytic shellfish toxins in the mussel, *Mytilus edulis*, caused the shellfish poisoning accident at Geoje, Korea, in 1996 // J. Korean Fish. Soc. 1997. V. 30. P. 158–160.
- Lepskaia E., Mogilnikova T., Shubkin S., Tepnin O. Red tides of *Alexandrium* affecting salmon in Kamchatka, Russia // Harmful Algae News. 2018. № 59. P. 20–21.
- Litaker R.W., Fraga S., Montresor M. et al. A practical guide to new nomenclature for species within the “*Alexandrium tamarense* species complex” // Harmful Algae News. 2018. № 61. P. 13–15.
- Martin J.L., LeGresley M.M., Hanke A.R. Thirty years – *Alexandrium fundyense* cyst, bloom dynamics and shellfish toxicity in the Bay of Fundy, eastern Canada // Deep-Sea Res. Part II. 2014. V. 103. P. 27–39.
- Matsuoka K., Ishii K. Marine and freshwater palynomorphs preserved in surface sediments of Osaka Bay, Japan // Bull. Osaka Mus. Nat. Hist. 2018. № 72. P. 1–17.
- Matsuoka K., Joyce L.B., Kotani Y., Matsuyama Y. Modern dinoflagellate cysts in hypertrophic coastal waters of Tokyo Bay, Japan // J. Plankton Res. 2003. V. 25. № 12. P. 1461–1470.
- Matsuoka K., Saito Y., Katayama H. et al. Marine palynomorphs found in surface sediments and a core sample collected from off Changjiang River, western part of the East China Sea // The East China Sea. Proc. 2nd Int. Workshop Oceanogr. Fish. East China Sea. Nagasaki University. Japan. 1999. V. 2. P. 195–207.
- McQuoid M.R., Godhe A., Nordberg K. Viability of phytoplankton resting stages in the sediments of a coastal Swedish fjord // Eur. J. Phycol. 2002. V. 37. P. 191–201.
- Miyazono A., Nagai S., Kudo I., Tanizawa K. Viability of *Alexandrium tamarense* cysts in the sediment of Funka Bay, Hokkaido, Japan: over a hundred year survival times for cysts // Harmful Algae. 2012. V. 16. P. 81–88.
- Mizushima K., Matsuoka K. Vertical distribution and germination ability of *Alexandrium* spp. cysts (Dinophyceae) in the sediments collected from Kure Bay of the Seto Inland Sea // Jpn. Phycol. Res. 2004. V. 52. P. 408–413.
- Mogilnikova T.A., Galanin D.A., Nikulina T.V. Potentially toxic algal species, seasonal variability of their quantitative indices and phycotoxin contents in Japanese scallop *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) // Life-supporting Asia-Pacific marine ecosystems, biodiversity and their functioning. Beijing: Science Press. 2017. P. 113–118.
- Morozova T.V., Orlova T.Y., Efimova K.V. et al. *Scrippsiella trochoidea* cysts in recent sediments from Amur Bay, Sea of Japan: distribution and phylogeny // Bot. Mar. 2016. V. 59. № 2–3. P. 159–172.
- Natsuike M., Nagai S., Matsuno K. et al. Abundance and distribution of toxic *Alexandrium tamarense* resting cysts in the sediments of the Chukchi Sea and the eastern Bering Sea // Harmful Algae. 2013. V. 27. P. 52–59.
- Nehring S. Dinoflagellate resting cysts from recent German coastal sediments // Bot. Mar. 1997. V. 40. P. 307–324.
- Orlova T.Yu., Morozova T.V. Resting stages of microalgae in recent surface sediments of the Razdolnaya River mouth and adjacent waters of Amursky Bay (Sea of Japan) // Ecological studies and the state of the ecosystem of Amursky Bay and the estuarine zone of the Razdolnaya River (Sea of Japan) Vladivostok: Dalnauka. 2009. V. 2. P. 263–284.

- Orlova T.Yu., Morozova T.V., Gribble K.E. et al. Dinoflagellate cysts in recent marine sediments from the east coast of Russia // *Bot. Mar.* 2004. V. 47. № 3. P. 184–201.
- Orlova T.Y., Selina M.S., Lilly E.L. et al. Morphogenetic and toxin composition variability of *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae) from the east coast of Russia // *Phycologia*. 2007. V. 46. № 5. P. 534–548.
- Oshima Y., Bolch C.J., Hallegraeff G.M. Toxin composition of resting cysts of *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae) // *Toxicon*. 1992. V. 20. P. 1539–1544.
- Oshima Y., Sugino K., Yasumoto T. Latest advances in HPLC analysis of paralytic shellfish toxins // 7th Int. IUPAC Symp. Mycotoxins Phycotoxins. New York: Elsevier. 1989. P. 319–326.
- Persson A., Godhe A., Karlson B. Dinoflagellate cysts in recent sediments from the west coast of Sweden // *Bot. Mar.* 2000. V. 43. P. 69–79.
- Pilskaln C.H., Anderson D.M., McGillicuddy D.J. et al. Spatial and temporal variability of *Alexandrium* cyst fluxes in the Gulf of Maine: relationship to seasonal particle export and resuspension // *Deep-Sea Res. Part II*. 2014. V. 103. P. 40–54.
- Radi T., de Vernal A., Peyron O. Relationships between dinoflagellate cyst assemblages in surface sediment and hydrographic conditions in the Bering and Chukchi seas // *J. Quat. Sci.* 2001. V. 16. № 7. P. 667–680.
- Shimada H., Miyazono A. Horizontal distribution of toxic *Alexandrium* spp. (Dinophyceae) resting cysts around Hokkaido, Japan // *Plankton Biol. Ecol.* 2005. V. 52. № 2. P. 76–84.
- Shimada H., Motylkova I.V., Mogilnikova T.A. et al. Toxin profile of *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae) from Hokkaido, northern Japan and southern Sakhalin, eastern Russia // *Plankton Benthos Res.* 2011. V. 6. № 1. P. 35–41.
- Shimizu Y. Dinoflagellate toxins // *The biology of dinoflagellates*. Boston: Blackwell Scientific Publications. 1987. P. 282–315. (Botanical Monographs; V. 21).
- Shin H.H., Matsuoka K., Yoon Y.H., Kim Y.-O. Response of dinoflagellate cyst assemblages to salinity changes in Yeosu Bay, Korea // *Mar. Micropaleontol.* 2010. V. 77. P. 15–24.
- Shin H.H., Yoon Y.H., Kim Y.-O., Matsuoka K. Dinoflagellate cysts in surface sediments from southern coast of Korea // *Estuaries Coasts*. 2011. V. 34. P. 712–725.
- Shin H.H., Yoon Y.H., Matsuoka K. Modern dinoflagellate cysts distribution off the eastern part of Geoje Island, Korea // *Ocean Sci. J.* 2007. V. 42. № 1. P. 31–39.
- Sonneman J.A., Hill D.R.A. A taxonomic survey of cyst-producing dinoflagellates from recent sediments of Victorian coastal waters, Australia // *Bot. Mar.* 1997. V. 40. P. 149–177.
- Tyler M.A., Coats D.W., Anderson D.M. Encystment in a dynamic environment: deposition of dinoflagellate cysts by a frontal convergence // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1982. V. 7. P. 163–178.
- Wall D. Biological problems concerning fossilizable dinoflagellates // *Proc. Annu. Meet. Am. Assoc. Stratigr. Palynol. V. 2. Geoscience and Man*. V. 3. 1971. P. 1–15.
- Wall D., Dale B. Modern dinoflagellate cysts and evolution of the Peridinales // *Micropaleontology*. 1968. № 14. P. 265–304.
- Wang Z., Qi Y., Lu S. et al. Seasonal distribution of dinoflagellate resting cysts in surface sediments from Changjiang River Estuary // *Phycol. Res.* 2004. V. 52. P. 387–395.
- Yamaguchi M., Itakura S., Imai I. Vertical and horizontal distribution and abundance of resting cysts of the toxic dinoflagellates *Alexandrium tamarense* and *Alexandrium catenella* in sediments of Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea, Japan // *Nippon Suisan Gakkaishi*. 1995. V. 61. P. 700–706.
- Yamaguchi M., Itakura S., Nagasaki K., Imai I. Distribution and abundance of resting cysts of the toxic dinoflagellates *Alexandrium tamarense* and *A. catenella* in sediments of the eastern Seto Inland Sea, Japan // *Harmful and toxic algal blooms*. IOC of UNESCO. 1996. P. 177–180.
- Yamaguchi M., Itakura S., Nagasaki K., Kotani Y. Distribution and abundance of resting cysts of the toxic *Alexandrium* spp. (Dinophyceae) in sediments of the western Seto Inland Sea, Japan // *Fish. Sci.* 2002. V. 68. P. 1012–1019.
- Yamamoto K., Nabeshima Y., Yamaguchi M., Itakura S. Distribution and abundance of resting cysts of the toxic dinoflagellates *Alexandrium tamarense* and *A. catenella* in 2006 and 2007 in Osaka Bay // *Bull. Jpn. Fish. Oceanogr.* 2009. V. 73. P. 57–66 (in Japanese with English abstract).
- Yu-zao Q., Ying H., Lei Z. et al. Dinoflagellate cysts from recent marine sediments of the South and East China Seas // *Asian Mar. Biol.* 1996. V. 13. P. 87–103.

Dinoflagellate Cysts of the Genus *Alexandrium* Halim, 1960 (Dinophyceae: Gonyaulacales) in Recent Sediments from the Northwestern Pacific Ocean

T. Yu. Orlova^a and T. V. Morozova^a

^aZhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

This paper summarizes information on the resting cysts of the dinoflagellate genus *Alexandrium* Halim, 1960 from the northwestern Pacific and the Chukchi Sea. Species of the genus *Alexandrium*, which are known as producers of paralytic toxins, cause large-scale algal blooms posing a serious threat to marine coastal ecosystems and human health. Data are presented on the diversity, abundance, and distribution of *Alexandrium* spp. cysts in the Far Eastern seas of Russia and adjacent waters. The possible role of resting cysts in initiating toxic blooms of *Alexandrium* spp. is discussed.

Keywords: cysts, dinoflagellates, *Alexandrium*, paralytic shellfish poisoning, Far Eastern seas of Russia, northwestern Pacific