



ISSN 2499-9768 print
ISSN 2499-9776 online

**МОРСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ**

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 3 № 2

2018

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

включён в перечень рецензируемых научных изданий, рекомендованных ВАК Российской Федерации.
Журнал реферируется Международной информационной системой по водным наукам и рыболовству
Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA, ProQuest),

Всероссийским институтом научно-технической информации (ВИНИТИ),

а также Российским индексом научного цитирования (РИНЦ) на базе Научной электронной библиотеки *elibrary.ru* (НЭБ).

Все материалы проходят независимое двойное анонимное рецензирование.

Редакционная коллегия

Главный редактор

Гулин С. Б., д. б. н., проф., ИМБИ РАН

Заместитель главного редактора

Солдатов А. А., д. б. н., проф., ИМБИ РАН

Ответственный секретарь

Корнийчук Ю. М., к. б. н., ИМБИ РАН

Адрианов А. В., акад. РАН, д. б. н., проф.,
ИБМ ДВО РАН

Азовский А. И., д. б. н., проф., МГУ

Генкал С. И., д. б. н., проф., ИБВВ РАН

Довгаль И. В., д. б. н., проф., ИМБИ РАН

Егоров В. Н., акад. РАН, д. б. н., проф., ИМБИ РАН

Зуев Г. В., д. б. н., проф., ИМБИ РАН

Коновалов С. К., чл.-корр. РАН, д. г. н., МГИ РАН

Мильчакова Н. А., к. б. н., ИМБИ РАН

Миронов О. Г., д. б. н., проф., ИМБИ РАН

Неврова Е. Л., д. б. н., ИМБИ РАН

Празукин А. В., д. б. н., ИМБИ РАН

Руднева И. И., д. б. н., проф., ИМБИ РАН

Рябушко В. И., д. б. н., ИМБИ РАН

Самышев Э. З., д. б. н., проф., ИМБИ РАН

Совга Е. Е., д. г. н., проф., МГИ РАН

Трапезников А. В., д. б. н., ИЭРиЖ УрО РАН

Финенко З. З., д. б. н., проф., ИМБИ РАН

Arvanitidis Chr., D. Sc., HCMR, Greece

Bat L., D. Sc., Prof., Sinop University, Turkey

Ben Souissi J., D. Sc., Prof., INAT, Tunis

Kociolek J. P., D. Sc., Prof., CU, USA

Magni P., D. Sc., IAMC – CNR, Italy

Moncheva S., D. Sc., Prof., IO BAS, Bulgaria

Pešić V., D. Sc., Prof., University of Montenegro, Montenegro

Montenegro

Zaharia T., D. Sc., NIMRD, Romania

Editorial Board

Editor-in-chief

Gulin S. B., D. Sc., Prof., IMBR RAS

Assistant editor

Soldatov A. A., D. Sc., Prof., IMBR RAS

Executive secretary

Kornyychuk Yu. M., PhD, IMBR RAS

Adrianov A. V., Acad. of RAS, D. Sc., Prof.,
IMB FEB RAS, Russia

Arvanitidis Chr., D. Sc., HCMR, Greece

Azovsky A. I., D. Sc., Prof., MSU, Russia

Bat L., D. Sc., Prof., Sinop University, Turkey

Ben Souissi J., D. Sc., Prof., INAT, Tunis

Dovgal I. V., D. Sc., Prof., IMBR RAS

Egorov V. N., Acad. of RAS, D. Sc., Prof., IMBR RAS

Finenko Z. Z., D. Sc., Prof., IMBR RAS

Genkal S. I., D. Sc., Prof., IBIW RAS, Russia

Kociolek J. P., D. Sc., Prof., CU, USA

Konovalev S. K., Corr. Member of RAS, D. Sc.,

Prof., MHI RAS, Russia

Magni P., D. Sc., IAMC – CNR, Italy

Milchakova N. A., PhD, IMBR RAS

Mironov O. G., D. Sc., Prof., IMBR RAS

Moncheva S., D. Sc., Prof., IO BAS, Bulgaria

Nevrova E. L., D. Sc., IMBR RAS

Pešić V., D. Sc., Prof., University of Montenegro, Montenegro

Prazukin A. V., D. Sc., IMBR RAS

Rudneva I. I., D. Sc., Prof., IMBR RAS

Ryabushko V. I., D. Sc., IMBR RAS

Samyshev E. Z., D. Sc., Prof., IMBR RAS

Sovga E. E., D. Sc., Prof., MHI RAS, Russia

Trapeznikov A. V., D. Sc., IPAE UB RAS, Russia

Zaharia T., D. Sc., NIMRD, Romania

Zuyev G. V., D. Sc., Prof., IMBR RAS

Адрес редакции и издателя

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

Пр. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Россия.

Телефон: +7 8692 54-41-10.

E-mail: mbj@imbr-ras.ru.

Address of the Editorial Office

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research
Russian Academy of Sciences.

2 Nakhimov ave., Sevastopol, 299011, Russian Federation.

Tel.: +7 8692 54-41-10.

E-mail: mbj@imbr-ras.ru.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
ИНСТИТУТ МОРСКИХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2018 Том 3 № 2

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Обзоры

Слынько Ю. В.

Эволюционная экология водных животных: концепция, предмет,
опыт применения в анализе систем размножения 3–32

Научные сообщения

Гринцов В. А.

Об обнаружении *Monocorophium insidiosum* Crawford, 1937 (Amphipoda, Corophiidae)
в прибрежных водах Крыма (Чёрное море), нового вида для этого региона (in English) 33–39

*Егоров В. Н., Гулин С. Б., Малахова Л. В., Мирзоева Н. Ю., Поповичев В. Н., Терещенко Н. Н.,
Лазоренко Г. Е., Плотицына О. В., Малахова Т. В., Проскурнин В. Ю., Сидоров И. Г.,
Стецюк А. П., Гулина Л. В., Марченко Ю. Г.*

Биогеохимические характеристики седиментационного самоочищения
Севастопольской бухты от радионуклидов, ртути и хлорорганических загрязнителей 40–52

Кочешкова О. В., Ежова Е. Е.

О чужеродных видах полихет в российской части Юго-Восточной Балтики 53–63

Мельник А. В., Токарев Ю. Н., Белогурова Ю. Б., Георгиева Е. Ю., Жук В. Ф., Силаков М. И.

Роль абиотических и биотических факторов
в формировании сезонной изменчивости поля биолюминесценции Азовского моря 64–72

Полякова С. Л., Давидович О. И., Подунай Ю. А., Давидович Н. А.

Модификация среды ESAW, используемой для культивирования
морских диатомовых водорослей 73–80

Рябов В. А.

Гидроакустические закономерности пищевого поведения дельфинов 81–97

Хроника и информация

К юбилею профессора Олега Глебовича Миронова 98–99

[Информация о выходе из печати сборника статей конференции] 100

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE
KOVALEVSKY INSTITUTE
OF MARINE BIOLOGICAL RESEARCH

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2018 Vol. 3 no. 2

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

CONTENTS

Overview

Slynko Yu. V.

Evolutionary ecology of water animals: concept, subject,
experience for application in the analysis of breeding systems 3–32

Scientific communications

Grintsov V. A.

On finding of *Monocorophium insidiosum* Crawford, 1937 (Amphipoda, Corophiidae)
in the coastal waters of Crimea (Black Sea), a new species for this region 33–39

*Egorov V. N., Gulin S. B., Malakhova L. V., Mirzoyeva N. Yu., Popovichev V. N., Tereshchenko N. N.,
Lazorenko G. E., Plotitsyna O. V., Malakhova T. V., Proskurnin V. Yu., Sidorov I. G.,
Stetsyuk A. P., Gulina L. V., Marchenko Yu. G.*

Biogeochemical characteristics of the Sevastopol Bay sedimentation self-purification
from radionuclides, mercury and chlorogenic contaminants 40–52

Kocheshkova O. V., Ezhova E. E.

On alien polychaete species of the Russian part of South-Eastern Baltic 53–63

Melnik A. V., Tokarev Yu. N., Belogurova Iu. B., Georgieva E. Iu., Zhuk V. F., Silakov M. I.

Role of abiotic and biotic factors
in formation of the seasonal variability of bioluminescence fields in the Sea of Azov 64–72

Polyakova S. L., Davidovich O. I., Podunay Yu. A., Davidovich N. A.

Modification of the ESAW culture medium used for cultivation of marine diatoms 73–80

Ryabov V. A.

Hydroacoustical regularities of food behavior of dolphins 81–97

Chronicle and information

To the anniversary of Oleg Mironov 98–99

[Information on the publication of the conference papers collection] 100



УДК 574.5

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ: КОНЦЕПЦИЯ, ПРЕДМЕТ, ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ В АНАЛИЗЕ СИСТЕМ РАЗМНОЖЕНИЯ

© 2018 г. Ю. В. Слынько

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

E-mail: yslynko@mail.ru

Поступила в редакцию 09.07.2017; после доработки 11.04.2018;
принята к публикации 27.04.2018; опубликована онлайн 29.06.2018.

Излагаются основные понятия эволюционной экологии, приводится краткая историография вопроса и предпосылок возникновения данного раздела биологии; даются определения предмета исследования рассматриваемой дисциплины, краткие характеристики объектов изучения, основные концепции и методологические подходы. Указывается, что эволюционная экология — это раздел эволюционного учения, посвящённый анализу адаптации и эволюции сообществ видов, фаун и биогеоценозов. Подчёркивается, что предметами изучения эволюционной экологии являются виды и популяции, а также сообщества, ценозы и экосистема. Основная идея данной работы сводится к попытке осуществления гносеологического синтеза двух базовых методологических подходов — экосистемного и популяционного. Постулируются два предпочтительных методических подхода в эволюционной экологии: во-первых, генетический, а именно популяционно-генетический, основанный на динамике частот полиморфных генов, молекулярно-генетический, анализирующий динамику частот пар нуклеотидов, и эволюционно-генетический, рассматривающий филогеографию и молекулярную филогеографию; во-вторых, эпигенетический, позволяющий, в частности, анализировать траектории развития морфологических структур. Постулированы принципиальные характеристики особенностей эволюционной экологии именно водных животных. Предпринята попытка обосновать тот факт, что эволюционная экология водных организмов в целом представляет больший интерес для изучения процессов адаптации и эволюции, нежели таковая наземных. В водной среде все абиотические факторы, тип репродукции и характер изоляции приобретают несколько большую значимость для эволюции. По основным позициям предмета предоставлены материалы исследований, которые и послужили основой для разработки собственных представлений об эволюционной экологии. Значительное место в работе уделено проблемам эволюционной и экологической значимости межвидовой гибридизации, в частности эффективной коадаптации геномов скрещивающихся видов. Сочетание у отдалённых гибридов разнородных геномов может сообщать эволюции геномов дополнительную и многополярную направленность, что позволяет рассматривать гибриды в качестве живой модели для изучения проблемы согласования работы разных геномов в онтогенезе, особенно в таком его критическом периоде, как раннее развитие. Предполагается, что успешность гибридизации обеспечивается путём формирования генетической программы системного отклика в ответ на структурные преобразования генома. Основным итогом наших изысканий в этой области стало не только обнаружение принципиально новой системы размножения позвоночных животных, но и определение эволюционно-экологических последствий естественной отдалённой гибридизации.

Ключевые слова: эволюция, экология, эпигенетика, генетика, биосфера, экосистема, популяция, вид, гидробионт

Всеобъемлющее проникновение генетики как в теоретическом смысле, так и в практическом в качестве основного инструмента исследований в теорию эволюции и популяционный анализ вызвало

более широкое распространение генетических подходов в таких областях биологии, как таксономия, филогенетика и экология. Это влияние ознаменовалось появлением широкого спектра новых разделов, среди которых — как сформировавшиеся путём прямого взаимопроникновения и сращивания генетики с другими науками (эволюционная генетика, популяционная генетика, генетика поведения, молекулярная таксономия и филогения и т. п.), так и принципиально новые дисциплины (эволюционная экология, филогеография). Особое место в этом ряду занимает эволюционная экология (далее — ЭЭ). Само понятие возникло ещё на заре овладения генетикой популяционной и репродуктивной биологией в попытке найти объяснения сути и механизмов адаптивного процесса и его взаимосвязи с эволюцией [67, 68]. По мере развития этого глобального синтеза достаточно чётко определились базовые подходы к ЭЭ в области экологии с одной стороны и в области эволюции — с другой. В первом случае постулировались идеи системной экологии и, соответственно, эволюционная экология представлялась как область знания, направленная на изучение эволюции сообществ, экосистем и биогеоценозов с приложением идей о превалирующей роли различных тактик размножения [5, 26, 27, 42, 44, 45]. Во втором случае доминировали идеи структурных системных функциональных преобразований в микро- и макроэволюции в рамках популяционного подхода [7, 11, 22, 24, 47, 48]. Однако при обоих подходах не было дано отчётливых дефиниций предмета и направлений исследования ЭЭ как науки. Это, собственно, и явилось основной целевой задачей предлагаемой публикации, предполагающей своего рода гносеологический синтез обоих подходов — экосистемного и популяционного.

Определение и область приложений. Поскольку элементарной единицей любого (как экологического, так и эволюционного) исследования является вид (таксон), преимущественное внимание при изучении уделяется именно адаптациям и эволюции вида. Следовательно, ЭЭ попадает в разряд объяснительных дисциплин по терминологии [7].

Эволюционная экология — раздел эволюционного учения, посвящённый изучению адаптации и эволюции сообществ видов, фаун и биогеоценозов. По-видимому, необходимо добавить несколько слов по поводу гносеологического разделения адаптации и эволюции. Достаточно длительное время научное сообщество пользовалось малопригодными и формально содержательными определениями типа «микроэволюция» и «макроэволюция», нередко доводя дело до абсурдности восприятия. Генетический подход в значительной степени упростил понимание и внёс определённую ясность: все изменения, которые не имеют шанса на успех закрепления в череде потомства (с отсутствующим или низким коэффициентом наследуемости), но имеют существенное значение в обеспечении функционирования популяции и вида, относятся к категории микроэволюции, или же, в нашей интерпретации, к адаптации. Изменения же с высокой долей наследственной обусловленности, надёжно закрепляемые в череде поколений и характеризующиеся значимостью в обеспечении исторических преобразований, — это категория макроэволюции, или же просто эволюционные изменения.

Предметами изучения ЭЭ являются виды и их популяции, а также сообщества, ценозы и экосистема. На популяционном уровне наибольшее внимание привлекает анализ структурных, функциональных и географических особенностей внутривидовой организации [9, 90], адаптивных и эволюционных процессов у чужеродных видов, экстремобионтных видов и отдалённых гибридов категории «от случая к случаю» [24, 50]. На экосистемном уровне внимание привлекает эволюция сообществ и ценозов, определяемая закономерностями смены состава фаун и флор, изменениями структуры и организации взаимосвязей и взаимодействий в сообществе [72]. Весьма перспективным в целях ЭЭ представляется подход к исследованию популяционной структуры вида на основе изучения эволюционно значимых единиц [13]. Временной масштаб исследований для целей ЭЭ определяется как кратковременными изменениями в пределах нескольких лет (в понимании одного-двух поколений), так и долговременными (в геологическом масштабе) [77, 80].

На основании вышеизложенного абзаца выкристаллизовываются два предпочтительных методических подхода в ЭЭ. Во-первых, генетический, а именно популяционно-генетический (динамика частот полиморфных генов), молекулярно-генетический (динамика частот пар нуклеотидов) и эволюционно-

генетический (филогеография и молекулярная филогения) [1, 55, 56, 57, 58, 59]. Во-вторых, эпигенетический, в частности анализ траекторий развития морфологических структур [6, 29, 30, 48, 49, 51, 89]. Генетические подходы дают полное представление о структуре исследуемого предмета, будь то виды и популяции или же сообщества и экосистемы, и значительную часть информации о процессе эволюции в рамках концепции синтетической теории эволюции. Вместе с тем, принимая во внимание неутраченные споры селекционистов и нейтралистов, мы вынуждены констатировать, что ценность этого подхода в познании как механизмов, так и сущности адаптации минимальна. Эпигенетический подход, несмотря на резкие критические замечания [28], успешно доказал свою состоятельность в оценке адаптивных процессов и привёл к формированию весьма стройной и адекватной теории эволюции, названной эпигенетической теорией эволюции (далее — ЭТЭ).

Эволюционная экология водных организмов представляет больший интерес для изучения процессов адаптации и эволюции, нежели ЭЭ наземных. В водной среде все факторы абиотики вроде репродукции и характера изоляции приобретают несколько большую значимость для эволюции [10, 24]. Эти концепты значимости можно свести к нескольким тезисам [4, 23]:

- 1) гидробионты, особенно внутренних водоёмов, в наибольшей степени подвержены изоляции;
- 2) водные обитатели в большей степени, чем наземные организмы, зависят от химических и физических свойств среды;
- 3) большинство водных обитателей характеризуются обильным (в смысле обилия половых продуктов) и свободным (в смысле скрещивания посредством внешней среды) размножением, что в наземной среде присуще в основном только растениям.

Эволюционная экология систем: биосфера, экосистема, сообщества. На протяжении своей истории наша планета испытала шесть глобальных биоценологических кризисов, которые затрагивали не только географию и климат, но и живые организмы, населявшие Землю (рис. 1). Пять кризисов достаточно хорошо известны [12, 14, 21]. Изложим их в порядке убывания по временной геологической шкале: миоцен — плиоцен, поздний мел, триас — пермь, девон, силур — ордовик. Каждый из этих кризисов сопровождался значительным изменением материковых плит (распад — слияние), горообразованием, вулканической активностью, глобальными оледенениями. В эти периоды отмечалось вымирание от 60 до 95 % живых организмов. Мы же предлагаем учесть ещё один значительный кризис докембрийской эпохи. Он ознаменовался тем, что на тогдашней планете, с её преимущественно метановой атмосферой, доминировали прокариоты-анаэробы (археи, бактерии). Однако в конце докембрийского периода на Земле по не вполне выясненным причинам произошла т. н. кислородная катастрофа: в атмосфере, наряду с долей азота, существенно возросла доля кислорода (по некоторым оценкам, до 12–14 % против 2–3 % ранее) [15]. Соответственно, почти все прокариоты-анаэробы, вероятно, погибли.

При этом выявлено, что период, следующий за актом почти тотального вымирания организмов, каждый раз знаменуется увеличением биоразнообразия живых существ на планете. Это соображение подводит нас к нижеизложенному выводу в рамках традиционных представлений ЭТЭ. Как же будут развиваться события в органическом мире после завершения любого кризисного периода? Согласно концепции ЭТЭ, немногие уцелевшие таксоны подвергаются в период кризиса действию разнообразных флуктуирующих факторов среды, например жёсткой радиации, острым химическим воздействиям (минерализация, вулканический аллювий), коренной смене пищевых предпочтений (переход с животной пищи на растительную, переход на каннибализм), резким изменениям физических условий среды (текучесть, плотность, давление, температура и т. п.) и, наконец, как следствие — сокращению ареалов и зон обитания [17, 66]. Также отмечаются коррективы стратегий и тактик размножения, вплоть до тотального перехода к отдалённой гибридизации (в частности, переход от бисексуальности к партеногенезу, гиногенезу, апомиксису). Данные изменения, являясь стрессовыми характеристиками, инициируют, в свою очередь, весьма активный и быстрый мутационный процесс (от точечных до макромутаций) [43], что в короткие сроки приводит к интенсификации видообразования с последующей диверсификацией новых видов и к их расселению на новообразованные территории (акватории) с дальнейшей всё

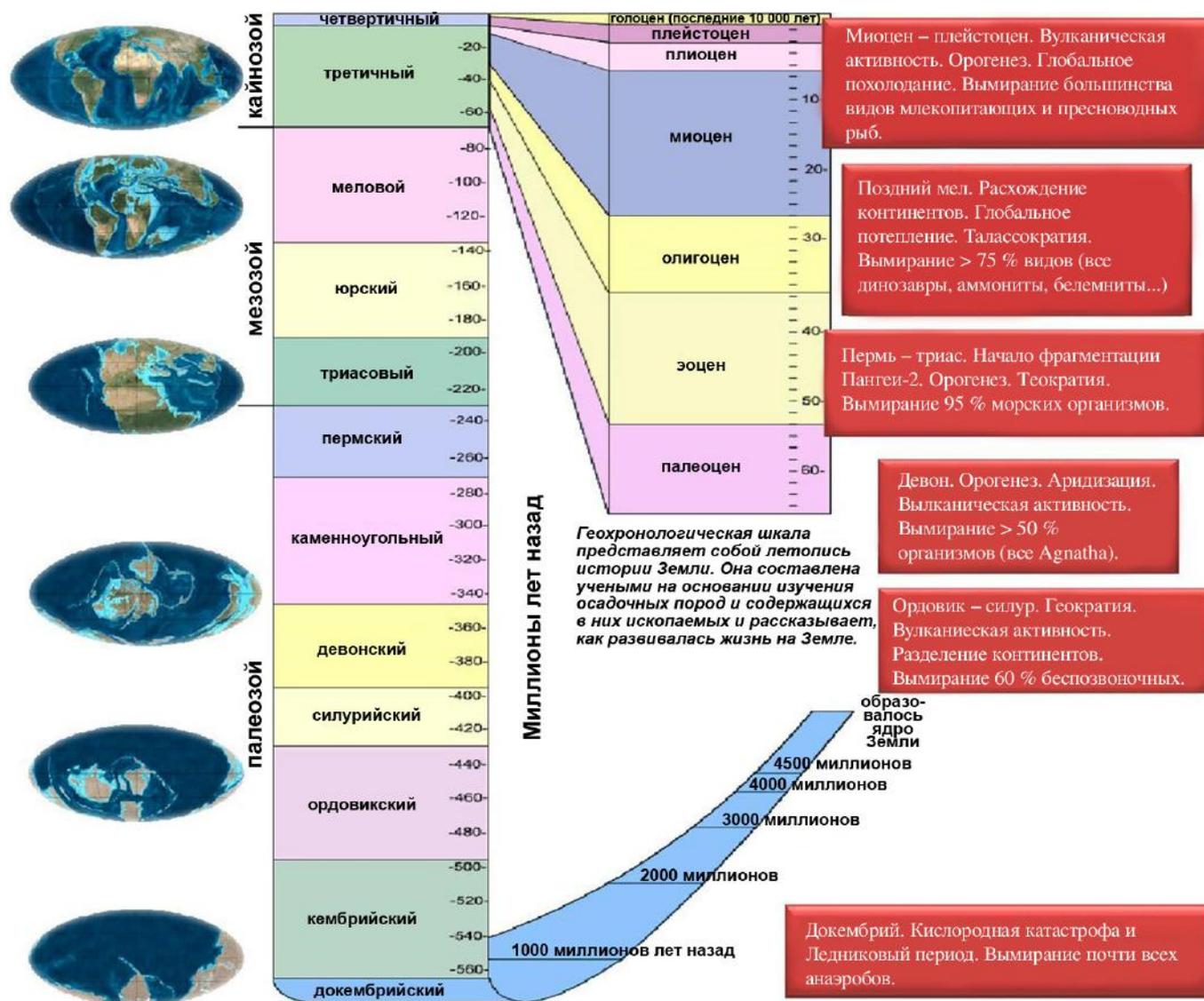


Рис. 1. Схематическое изображение глобальных биоценологических кризисов в истории Земли. Слева на схеме — динамика изменения континентов и океанов. В центре — геологическая шкала. Справа — информация о геоклиматических изменениях и массовых вымираниях организмов

Fig. 1. Schematic representation of global biocenotic crises in the history of the Earth. On the left is the dynamics of continents and oceans change. In the center is a geological scale. On the right is information about geoclimatic changes and mass extinctions. English version of the figure is available as a supplementary file at <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.01>

усиливающейся изоляцией. Эти процессы имеют хорошие иллюстрации в современной биоинвазионной науке (науке о современном расселении видов и их натурализации на новых территориях) [33, 39]. В качестве примера приведём анализ циклов расселения рыб в бассейне Волги, крупнейшей реки Европы. Натурализующиеся в бассейне Волги виды не только сами подвергаются сильным биологическим изменениям, но и обуславливают, в свою очередь, крупнейшие за весь постплейстоценовый период изменения в структуре и функционировании исторически сложившихся биот [81]. Наблюдается повышение доли мелкоразмерных короткоцикловых видов рыб. Происходит усложнение структуры существовавших в волжских водохранилищах биотопных сообществ и формирование новых сообществ. Установлено, что их вселение не только не сопровождалось усилением конкуренции и вытеснением аборигенных видов, но и привело к возрастанию биоразнообразия и к усложнению структурной и функциональной организации сообществ и экосистем (рис. 2). Ихтиофауна бассейна Волги формируется



Рис. 2. Динамика видового богатства рыб в пресноводных экосистемах Волжского бассейна

Fig. 2. Dynamics of species richness of fish in freshwater ecosystems of the Volga basin

в четвертичный период после завершения Валдайского оледенения и образования современного русла. До середины XX в. структура ихтиофауны Волги формировалась за счёт восстановления немногочисленных сохранившихся представителей древнего верхнетретичного комплекса и двух потоков вселенцев — северного (арктический и бореально-предгорный комплексы) и южного (бореально-равнинный, нагорно-азиатский). С середины XX в. существенную роль в изменениях видового богатства сыграли масштабное зарегулирование русла Волги и создание единой воднотранспортной сети в европейской части России, а также многочисленные интродукционные мероприятия. К концу первого десятилетия XXI в. число видов в Волге составило 70, из них почти половина — вселенцы. Наибольшего успеха в расширении своих пресноводных ареалов на север достигли понто-каспийские виды, которые произошли из реликтовых пресноводных популяций, образовавшихся в период хвалынской трансгрессии Каспия. Глобальные климатические изменения служат основным регулятором пульсации ареалов и динамики численности. Холодные климатические периоды благоприятствуют расселению северных по происхождению видов, а периоды глобального потепления — южных (рис. 2). Всего в голоцене в бассейне Волги насчитывается три цикла расселения, или пульсаций, ареалов:

- 1) начало голоцена было связано с таянием ледников и зарегулированием речных стоков, когда происходило активное расселение всех трёх компонентов (северного, южного и древнего); похолодание палеолита сопровождалось преобладанием северного потока;
- 2) потепление неолита (античность) было сопряжено с доминированием южного потока; в период похолодания поздней античности (малый ледниковый период) происходило уплотнение ареалов северных по происхождению видов и сокращение южных;
- 3) современное потепление, наиболее ярко проявившееся во второй половине XX — начале XXI в., привело к уплотнению ареалов и расселению южных по происхождению видов.

Предпоследние два крупных цикла потепления — похолодания (палеолит — неолит и античность — средневековье) не сопровождались, как правило, значительными гидрографическими изменениями (трансгрессии — регрессии); отмечены только изменения стоковых балансов, увлажнённости и пойменных площадей.

Современный цикл в определённой степени воспроизвёл постплейстоценовую ситуацию трансгрессий. Правда, в нынешний период это произошло по причине антропогенного зарегулирования стоков. Вместе с тем отмечена ещё одна принципиальная особенность современного периода, а именно

антропогенная интродукция и натурализация чужеродных видов из тропических и субтропических областей. Весьма показательными в смысле оценки роли чужеродных видов в изменениях структуры и состояния аборигенных фаун являются результаты анализа воздействия конкретных видов и динамики прихода видов, имеющих различные источники происхождения (рис. 3). Мы видим, что только в период незначительного похолодания 1940–1970-х гг. имело место некоторое превалирование по числу видов-вселенцев из северных регионов.

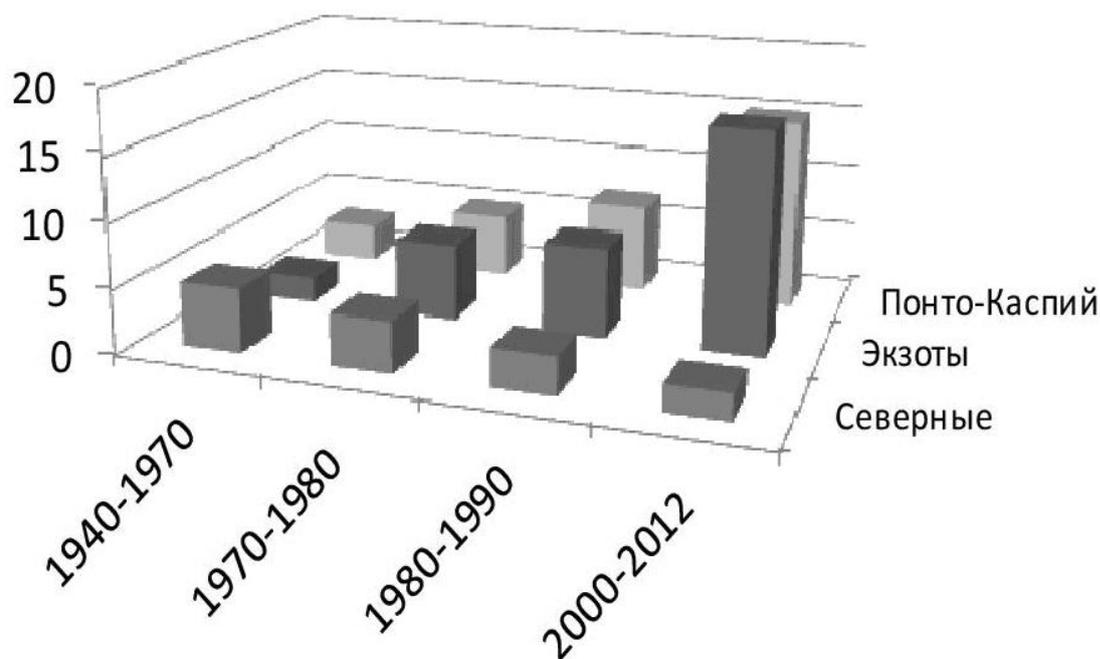


Рис. 3. Динамика количества видов рыб, натурализовавшихся в бассейне Волги в период 1940–2012 гг. из Понто-Каспийского бассейна, экзотических водоёмов (не имеют границы с бассейном Волги), водоёмов северных регионов (Северная Европа и Бело-Балтийский морской бассейн)

Fig. 3. Dynamics of the number of species of fish naturalized in the Volga basin in the period of 1940–2012. ‘Понто-Каспий’ – from the Ponto-Caspian basin, ‘Экзоты’ (the exotic ones) – from reservoirs that do not have a border with the Volga basin, ‘Северные’ (northern) – from Northern Europe and the White Sea and Baltic Sea basin

К настоящему времени доминирующее положение занимают виды из южных областей. В качестве конкретного примера можно привести Шекснинский плёс Рыбинского водохранилища (самого северного в каскаде волжских водохранилищ): там за короткий период с 1997 по 2011 г. возросли рыбопродукционные показатели в отношении южного по происхождению вида (обыкновенного сома *Silurus glanis*) и снизились для вида арктического комплекса (налима *Lota lota*) (рис. 4). Данная тенденция очень наглядно демонстрирует роль температурного фактора в определении тактик перераспределения численности основных промысловых видов рыб, поскольку именно в указанный период зарегистрирован устойчивый тренд прироста температур как на планете в целом [82], так и в северном полушарии в частности [60]. Не менее показательна выглядит роль минерализации как фактора, стимулировавшего расселение видов мелких бычков из района первичной дислокации в Азово-Черноморском бассейне. В своём продвижении в сугубо речные экосистемы несомненное преимущество получили только т. н. дельтаво-эстуарные виды (априори обитавшие в условиях эвригалности) (рис. 5).

Экстремобионтные виды. Возможность применения эволюционной экологии в рамках популяционного подхода можно продемонстрировать на примере т. н. экстремобионтных видов. Опираясь на концепцию преодоления ценобиотических кризисов, мы приходим к необходимости тщательного анализа экстремобионтных видов, поскольку именно они, по нашему мнению, были способны и способны в настоящее время пережить глобальные катастрофы. К данной категории относятся те виды

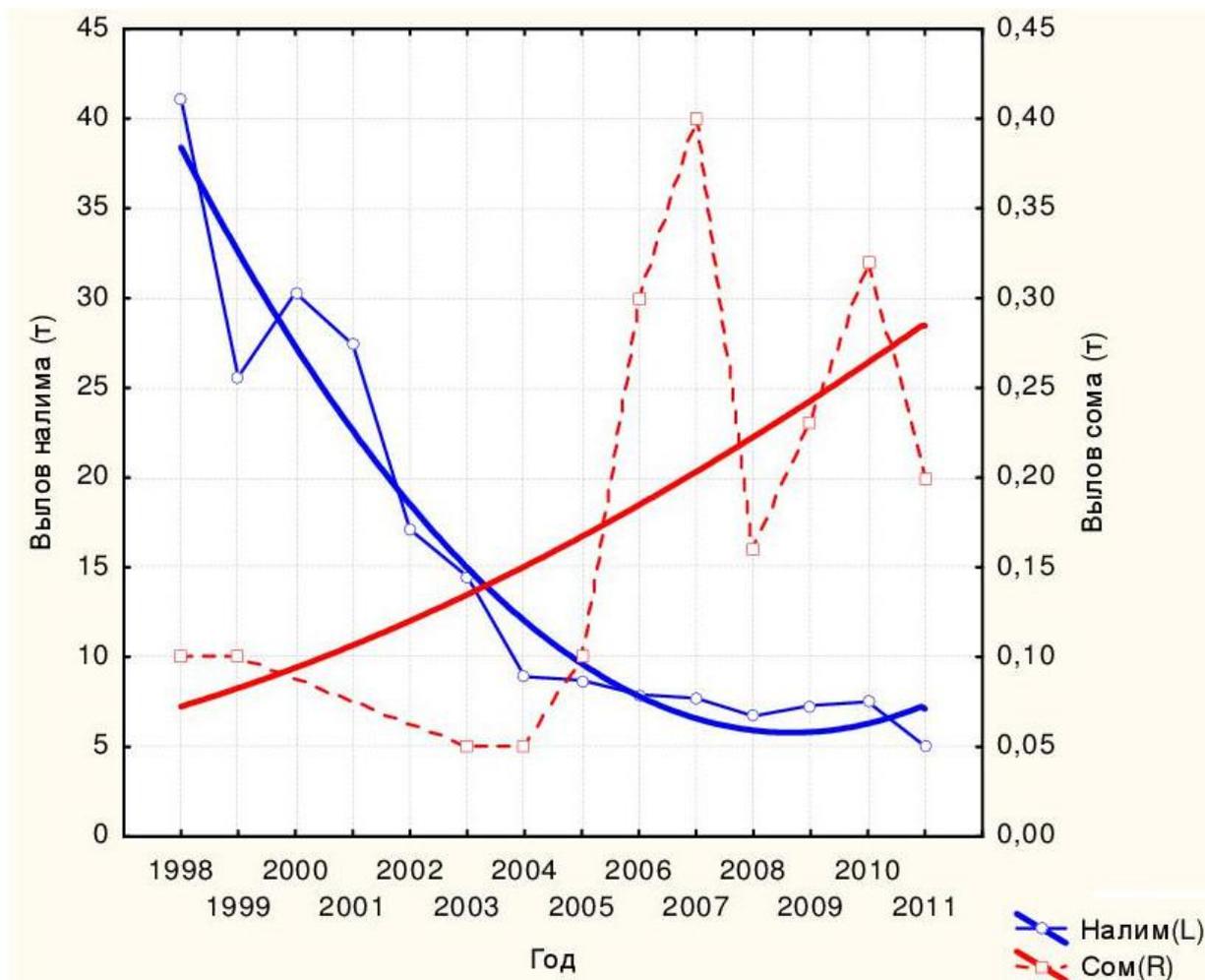


Рис. 4. Объёмы вылова налима, представителя арктического комплекса, и европейского сома, относящегося к южному древнему верхнетретичному, в Рыбинском водохранилище (из [39])

Fig. 4. Catch volumes of the representative of the Arctic complex, burbot (L), and of southern ancient Upper Tertiary complex, catfish (R), in the Rybinsk Reservoir (from [39]). Years are on the abscissa. The catch of burbot in tons is on the left along the ordinate. The catch of catfish in tones is on the right along the ordinate

прокариот и эукариот, чей жизненный цикл протекает в экстремальных условиях обитания. История происхождения экстремобионтных видов непосредственно связана с выживанием их предковых форм в условиях глобальных геоклиматических кризисов. У экстремобионтных видов диапазоны жизнедеятельности по основным абиотическим факторам значительно превышают диапазоны для видов той таксономической группы (класса, отряда, семейства), к которой они относятся. Это качество отличает их от просто эврибионтных видов. Экстремобионтные виды представлены во всех царствах — от бактерий и архей до высших позвоночных. Они могут быть как эврибионтами, так и стенобионтами по отношению к основным абиотическим факторам. Стенобионтные виды (узкоспециализированные экстремобионты) в современной литературе обозначены как экстремофильные, не способные существовать за пределами своей локальной экологической ниши с экстремальными условиями обитания [15, 62]. Большинство из них составляют почти все представители архей; также они наблюдаются среди бактерий, одноклеточных водорослей, сосудистых растений, беспозвоночных и позвоночных животных. Эврибионтные виды (неспециализированные экстремобионты) ранее вообще не выделялись в отдельную категорию. Они способны жить и размножаться за пределами экстремальных условий, т. е. в нормальных условиях. Наблюдаются преимущественно среди эукариот. Мы предполагаем, что подавляющее большинство экстремобионтов (а может быть, и все) относятся к категориям реликтовых и эндемичных видов. В отличие от экстремофильных видов, экстремобионты демонстрируют,

как правило, высокий потенциал к расселениям и освоениям новых территорий. Среди саморасселяющихся видов они доминируют. Ранее на основании изучения экстремофильных видов было установлено, что их ключевой особенностью являются принципиально скорректированные способы упаковки ДНК и организации транскрипции [69] в целях повышения степени их защиты от неблагоприятных условий, что характерно, однако, только для прокариот. А вот у экстремобионтов (как прокариот, так и эукариот) отмечается наличие особых участков генома, обеспечивающих специализированную биохимическую продукцию [64].

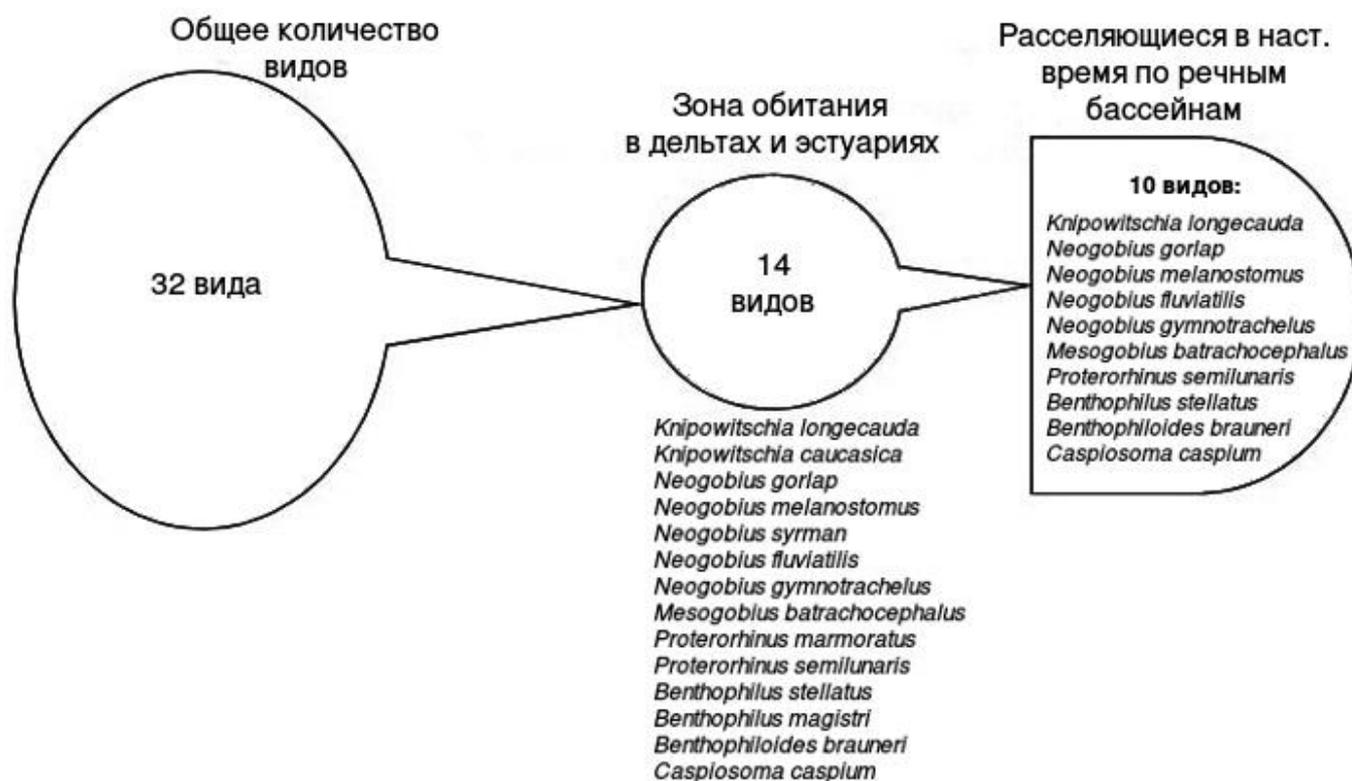


Рис. 5. Схема расселения видов бычковых рыб в Азово-Черноморском бассейне (из [39])

Fig. 5. Dispersion scheme of Gobiidae species in the Sea of Azov – the Black Sea basin (from [39]). Left to right are total number of species (32), species in deltas and estuaries (14), species that are currently settled along rivers (10)

Детальное исследование особенностей экстремобионтов-позвоночных и связи с глобальными геоклиматическими изменениями проведено нами на примере рыб рода *Oreoleuciscus* — эндемиков Центральной Азии. Известно, что его предковые формы на рубеже плейстоцена и плиоцена подверглись катастрофическому воздействию в результате извержения хангайского супервулкана и последовавшего глобального похолодания [43]. При этом *Oreoleuciscus* оказались практически единственными представителями богатой миоценовой фауны, пережившими данную катастрофу. В настоящее время диапазон условий обитания видов этого рода выходит далеко за пределы оптимальных и в целом весьма широких для подавляющего большинства рыб семейства Cyprinidae по всей совокупности основных физико-химических лимитирующих факторов (температура, минерализация воды, давление и т. п.) (рис. 6) [2]. Генетико-биохимическое и молекулярно-генетическое изучение видов рода *Oreoleuciscus* позволило выявить несколько принципиальных особенностей группы [34, 38]. Обнаружены специализированные преобразования изоферментов и локусов, их кодирующих, по лактатдегидрогеназе и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназе. На основании анализа изменчивости локуса *cyt b* мтДНК показано, что для группы характерны исключительно высокие темпы накопления нуклеотидных замен, обеспечивших вероятно большие скорости дивергенции группы и её диверсификации в сравнении с таковыми других

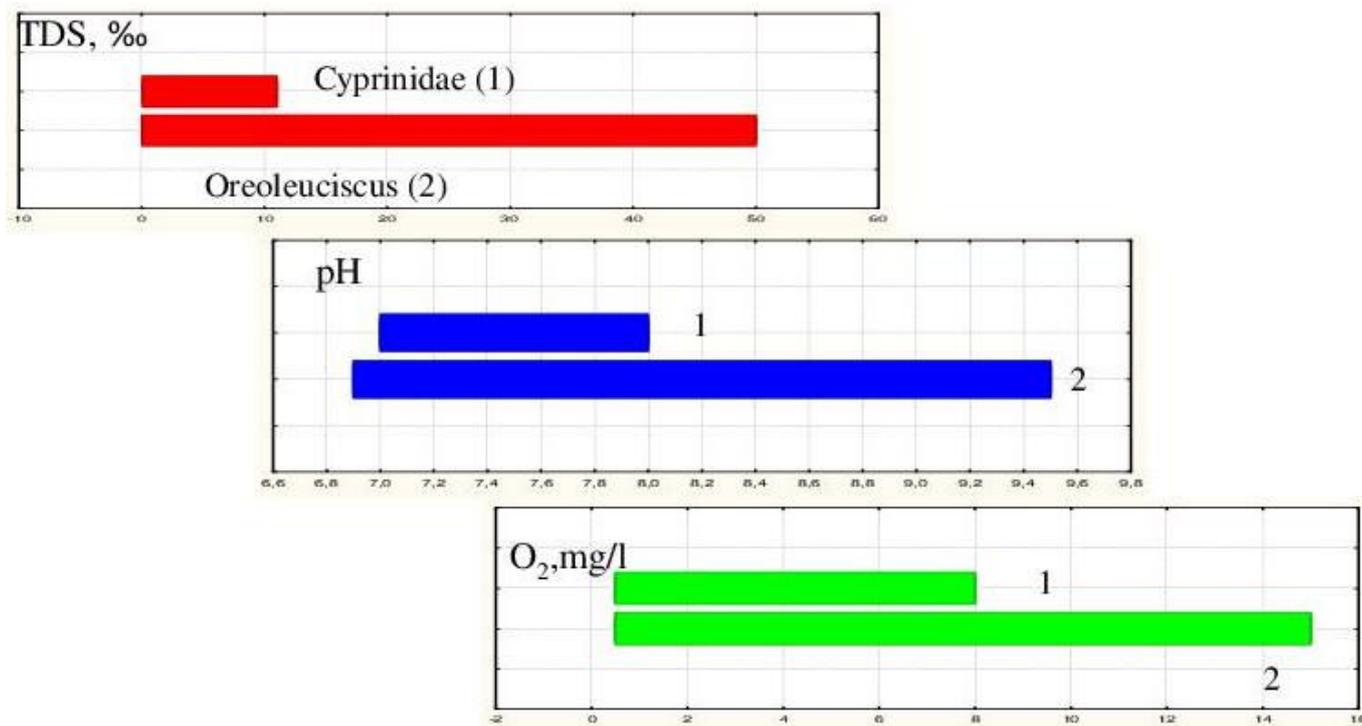


Рис. 6. Диапазоны значений некоторых абиотических факторов для видов семейства Cyprinidae в целом (1) и для видов рода *Oreoleuciscus* (2)

Fig. 6. Ranges of some abiotic factors for the species of the Cyprinidae family as a whole (1) and for the species of the *Oreoleuciscus* genus (2)

таксонов семейства. Так, дивергенция видов в роде происходила от 5,5 до 3,0 млн лет назад (рис. 7), тогда как в целом для других видов из различных родов карповых время дивергенции видов колеблется: она происходила от 70 до 35 млн лет назад. Аналогичные молекулярно-генетические результаты получены для другой группы экстремобионтов — для видов рыб р. *Tribolodon* — угаи (эндемиков Японского моря) [73]. Данные виды рыб сформировались в период активной талассократической фазы в регионе Дальнего Востока; к настоящему времени они являются фактически единственными представителями семейства карповых, которые основное время жизненного цикла, за исключением нереста, проводят в морских условиях. У таких экстремобионтов, как алтайские османы и угаи, наблюдаются высокие уровни морфологической изменчивости и отмечается способность к образованию внутривидовых дискретных морфо-экологических форм (рис. 8).

Сходная картина формообразования наблюдается и у видов р. *Thymallus* в регионе Центральной Азии (рис. 9А, рис. 9В) [35, 40].

Все вышеизложенное даёт основание предполагать, что необычайно высокая скорость нуклеотидных преобразований обеспечивает формирование экстремобионтности и предоставляет этим видам возможность успешного преодоления и выживания в условиях глобальных геоклиматических катастроф. Таким образом, основными эволюционными стратегиями экстремобионтов являются формирование специализированных генетических комплексов и ускорение нуклеотидных замен. Особенности экологических стратегий экстремобионтов заключаются в приспособленности как к гиперкритическим, так и к нормальным условиям существования. Это позволяет экстремобионтам эффективно и с высоким уровнем конкурентоспособности адаптироваться к новым средовым условиям и расширять ареалы.

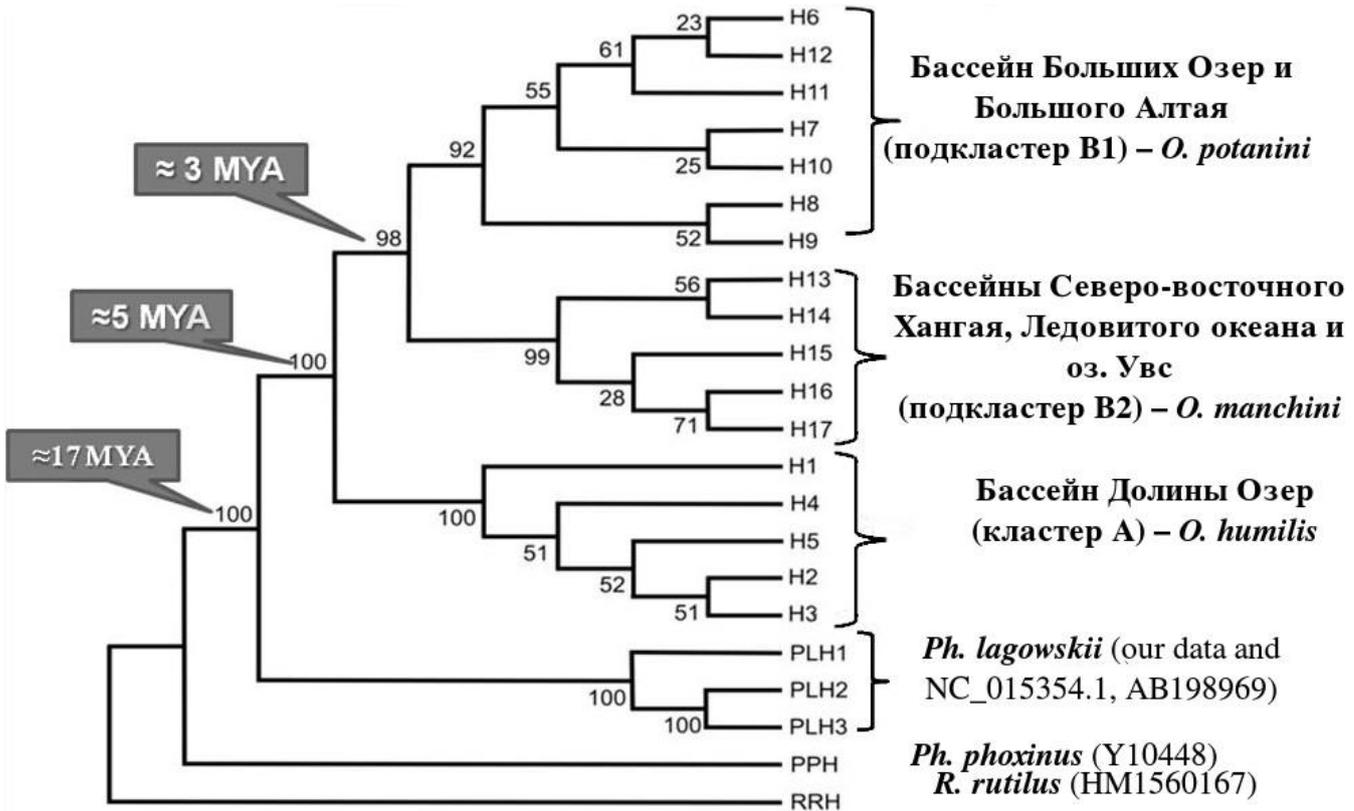


Рис. 7. Дендрограмма, отражающая филогенетические взаимосвязи между гаплотипами цитохрома *b* Алтайского османа на территории Монголии (по [38])

Fig. 7. A dendrogram reflecting the phylogenetic relationships between haplotypes of cytochrome *b* of the Altai osman on the territory of Mongolia (by [38]). English version of the figure is available as a supplementary file at <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.01>

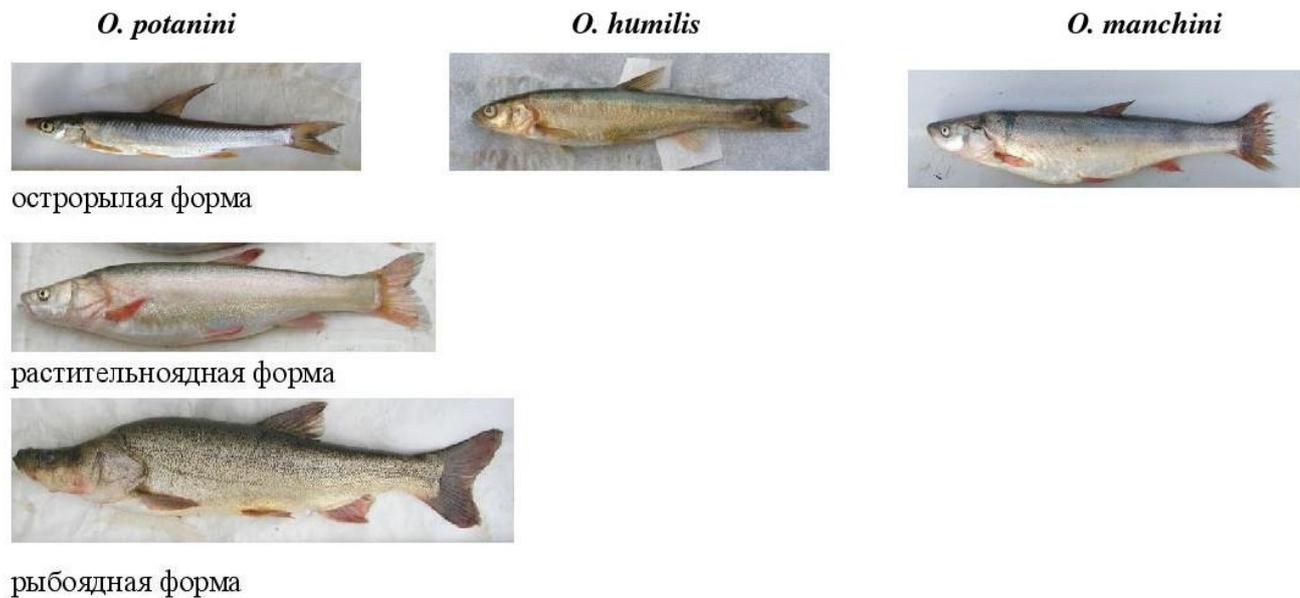


Рис. 8. Виды рода *Oreoleuciscus* и морфо-экологические формы *O. potanini* в водоёмах Монголии

Fig. 8. Species of the genus *Oreoleuciscus* and morpho-ecological forms of *O. potanini* in the reservoirs of Mongolia

Механизмы согласования работы геномов разных видов. Ключевой проблемой в понимании эволюционной и экологической значимости межвидовой гибридизации является проблема эффективной коадаптации геномов скрещивающихся видов, которая касается не только чужеродных ядерных геномов, но и их ядерно-цитоплазматических взаимодействий. Известно, что сочетание в гибридном геноме мтДНК одного вида и ядерной ДНК другого может сообщать эволюции последнего дополнительную направленность, что позволяет рассматривать гибриды в качестве живой модели для изучения проблемы согласования работы разных геномов в онтогенезе, особенно в таком его критическом периоде, как раннее развитие [19, 25]. В контексте эволюционной теории амфимиксис и апомиксис противопоставляются как две системы размножения эукариот, ведущие к альтернативным генетическим последствиям [24]. Амфимиксис (= зугамия, половое размножение, бисексуальное размножение) определяет рекомбинантный тип наследования, при котором потомки генетически отличаются друг от друга и от обоих родителей. Апомиксис (= агамия, бесполое размножение, вторично бесполое размножение, однополое размножение, партеногенез) определяет клональный тип наследования, при котором потомки генетически идентичны друг другу и родительской особи. До недавнего времени у высших животных, в том числе у позвоночных, был известен только один способ апомиктического размножения — клонирование соматического генома самки в зародышевом пути (партеногенез). Это позволяло рассматривать апомиксис и партеногенез как одно и то же явление [91], а переход к телитокии и клональному наследованию — как один и тот же шаг в эволюции систем размножения [41]. Такой шаг предполагает кардинальную редукцию полового процесса (в результате наблюдается исключение синкарии и гаплофазы), и развитие яйца происходит без оплодотворения, а значит, данный шаг возможен только при накоплении и «счастливым» сочетании нескольких или многих генетических факторов (мутаций), определяющих эти процессы. Вероятность такого события очень низка, что и объясняет редкость, случайность и независимость появления партеногенетических видов. Межвидовая гибридизация способствует возникновению партеногенеза, создавая условия для реализации мутаций, накопившихся в изолированных популяциях. В частности, у позвоночных известно немногим более 50 партеногенетических видов, что составляет примерно одну тысячную от общего числа видов, и все они гибридного происхождения [65, 88]. По нашему мнению, открытие гибридогенеза в комплексах рыб *Poeciliopsis 'monacha'* и бесхвостых амфибий *Rana 'esculenta'* [63, 78, 79, 86, 87] вызвало эффект домино в этой системе представлений о природе, генезисе и эволюционной роли апомиксиса. Как правило, гибридогенетические формы передают по наследству гаплоидный геном только одного из родительских видов, гаплотип другого элиминируется в процессе гаметогенеза. Аллодиплоидная структура соматического генома восстанавливается заново в каждом поколении при возвратном скрещивании с родительским видом — донором отвергнутого генома. Поэтому гаплофаза, синкария, равноправное участие мужского и женского геномов в развитии фенотипов, генетическая изменчивость потомства — обязательные условия гибридогенеза. Сохраняется единственный признак, позволяющий относить гибридогенез к апомиктической системе размножения, — клональное наследование одного генома (моноклональность).

Гибридогенез *Rana esculenta* более примитивен. Зелёная лягушка — бисексуальный вид, лишь некоторые популяции которого представлены только самцами или исключительно самками. Диплоидные и триплоидные особи обоих полов в норме производят гаплоидные гаметы с хромосомным набором лишь одного из родительских видов. Некоторые диплоидные самцы способны продуцировать гаплоидные гаметы обоих родителей, а некоторые диплоидные самки — как гаплоидные гаметы одного из родителей, так и гаметы с соматическим набором хромосом, однако эта гетероклональность никогда не представлена в максимально возможном виде — одновременном клонировании всех трёх вариантов (два гаплоидных родительских генома и диплоидный соматический).

В комплексе же *Poeciliopsis* гибридные популяции представлены только самками, диплоидные расы размножаются гибридогенетически, а триплоидные — гиногенетически. Диплоидные самки всегда клонируют лишь гаплоидный геном материнского вида ('monacha'), а триплоидные — только свой

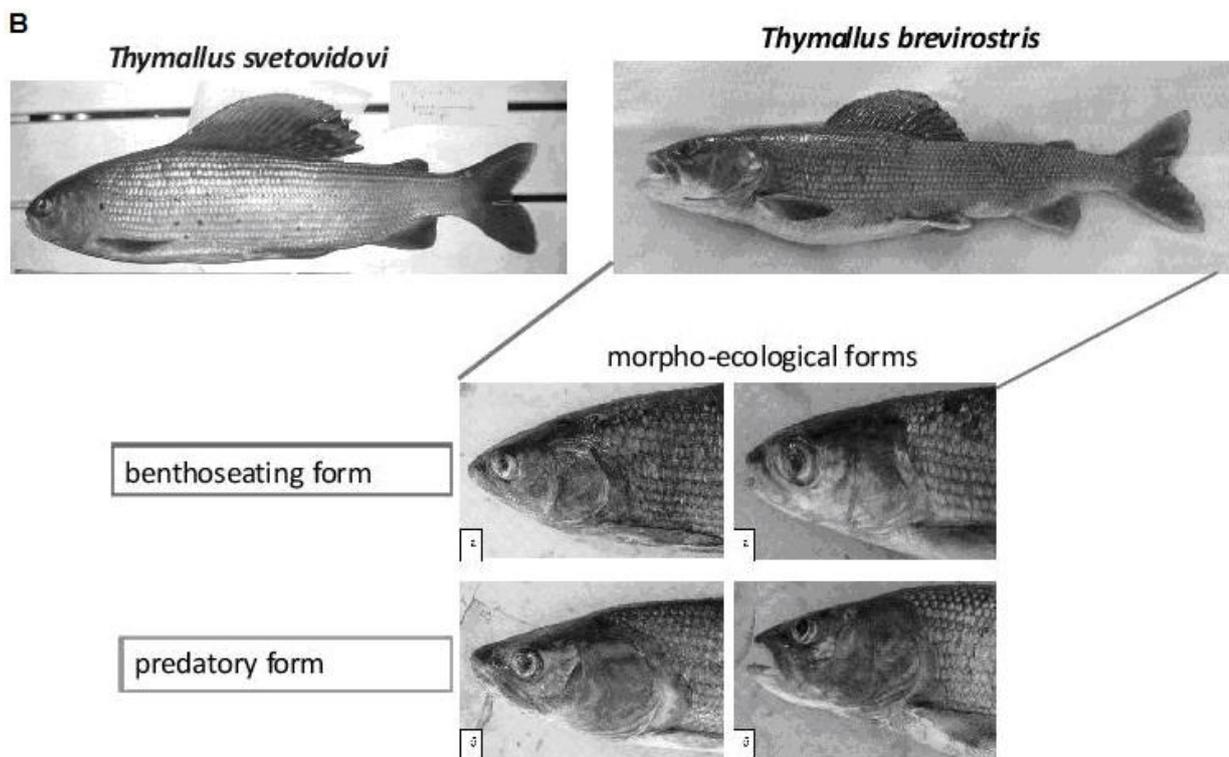
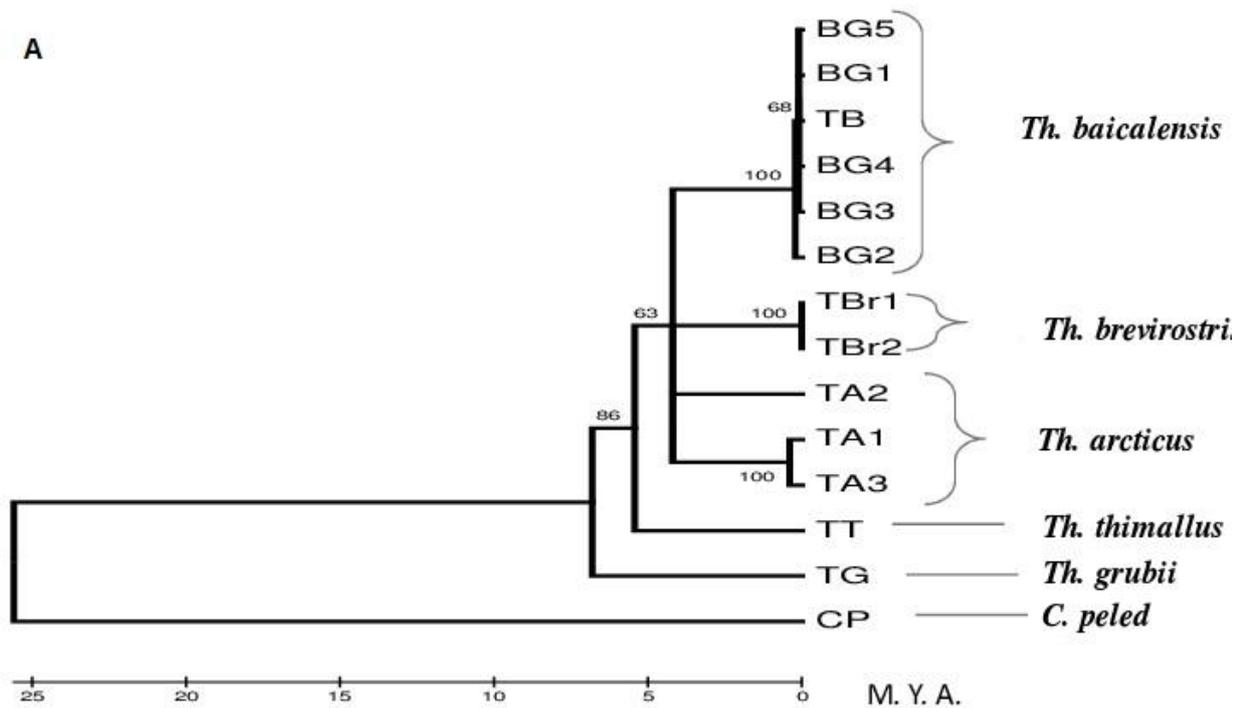


Рис. 9. Виды (A) и морфо-экологические формы (B) монгольского хариуса Центрально-Азиатского бессточного бассейна. A — кластеризация таксонов хариусов по цитохрому *b*, выраженная в абсолютной временной шкале (млн лет), шкала внизу рисунка (из [40]). B — морфо-экологические формы монгольского хариуса (из [35])

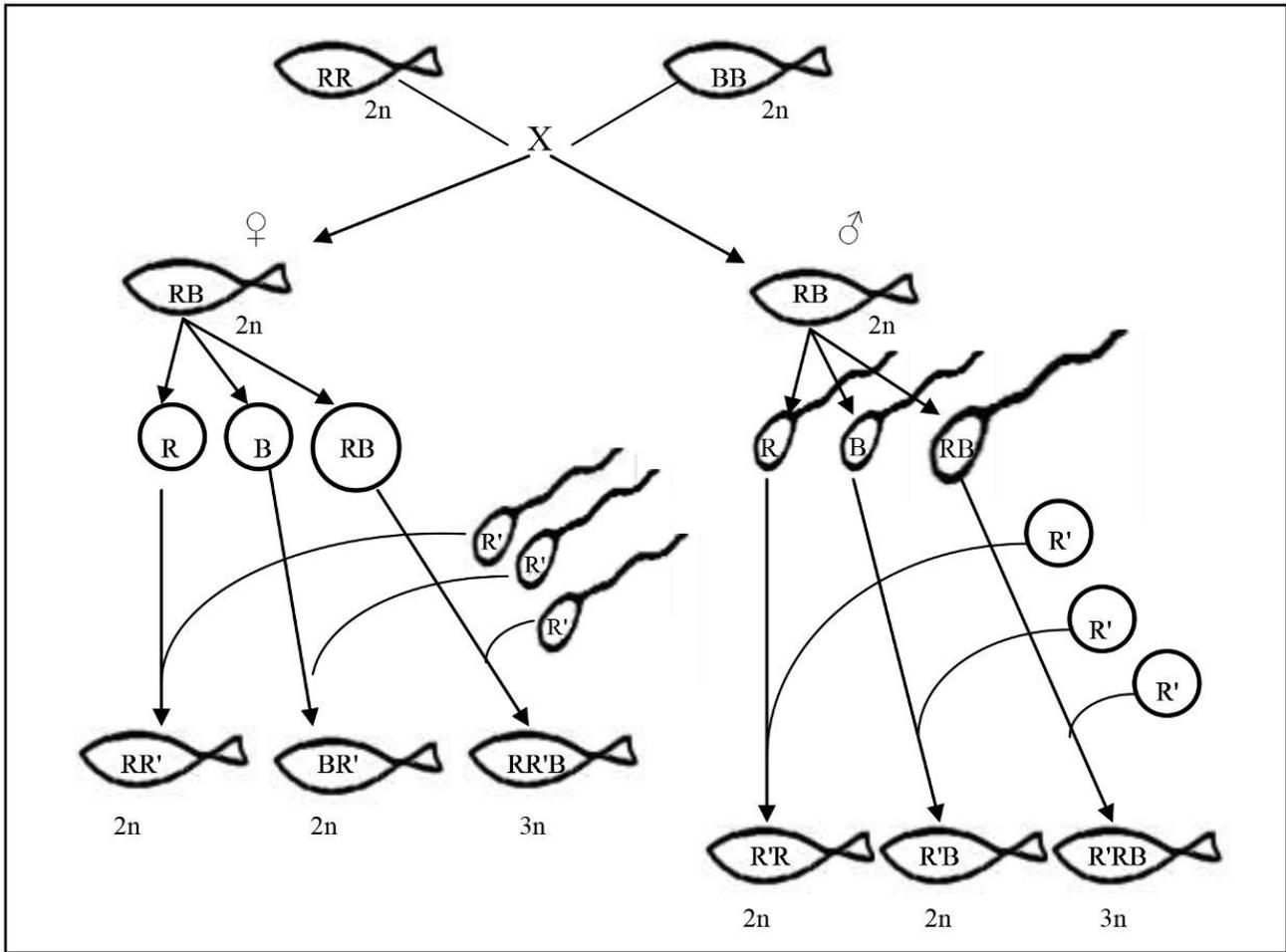
Fig. 9. Species (A) and morpho-ecological forms (B) of the Mongolian grayling of the Central Asian drainage basin. A is clustering of grayling taxa by *cyt b*, expressed in absolute time scale (million years), the scale is at the bottom of the figure (from [40]). B illustrates morpho-ecological forms of the Mongolian grayling (from [35])

соматический геном. Это разные, генетически изолированные ‘parthenospecies’ с разными цитогенетическими механизмами клонирования. Таким образом, обе природные модели гибридогенеза могут рассматриваться как последовательные этапы перехода от бисексуальной формы апомиксиса к настоящему партеногенезу.

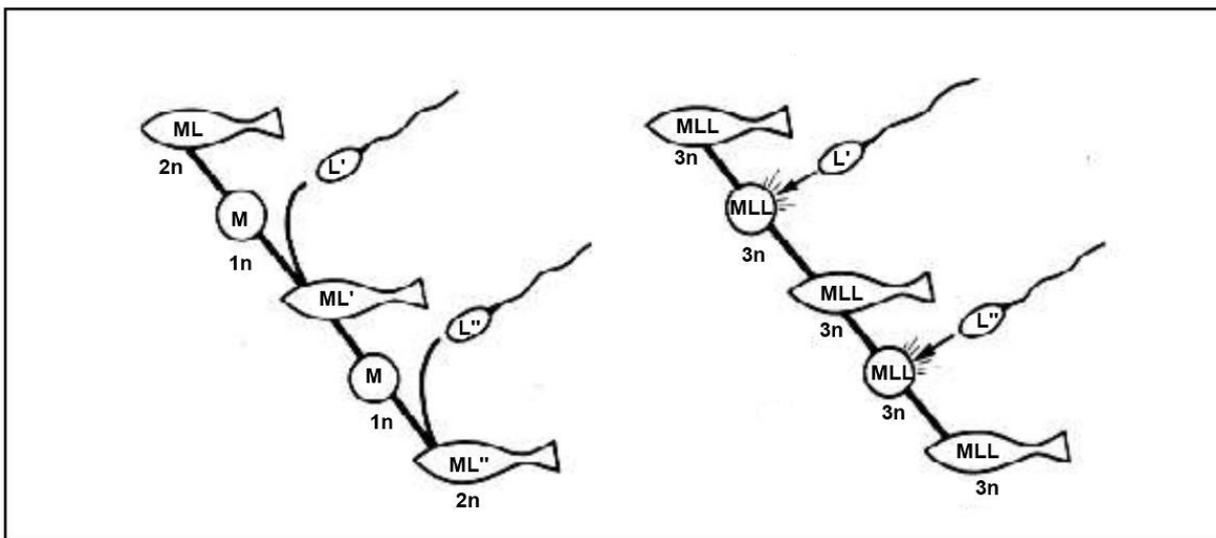
У облигатно партеногенетического *Poecilia formosa* как триплоидные, так и диплоидные партеногенетические формы представлены только гиногенетическими самками, при этом гаметогенез обеих форм обеспечивается одним и тем же цитогенетическим механизмом, который существенно отличается от механизма у гиногенетических *Poeciliopsis*. В этом ряду партеногенез — конечный этап в эволюции апомиктического размножения. Начальный этап находится за пределами всех стабилизированных, имеющих специализированные механизмы, форм и видов апомиктов. Этот этап можно реконструировать таким же способом, каким реконструируется гипотетический общий предок в филогенетических исследованиях, а именно путём отбрасывания апоморфных признаков и объединения плезиоморфных, общих для всех представителей таксонов с архаическими особенностями, изредка встречающихся у отдельных форм [71].

Архаическая гетероклональность гаметогенеза у отдельных особей зелёной лягушки позволяет рассматривать жесткую моноклональность гибридогенетических и гиногенетических позвоночных как апоморфный признак. Способность клонировать только гаплоидный или только соматический геном возникает независимо на основе первичной гетероклональности (т. е. способности одной особи любого пола одновременно клонировать в гаметогенезе все три возможных типа геномов — оба гаплоидных родительских и диплоидный соматический). В качестве симплезиоморфных можно выделить только два признака — облигатную зависимость репродукции гино- и гибридогенетиков от видов-предков и специфическую структуру диплоидно-полиплоидных комплексов (автодиплоид, аллодиплоид и аллополиплоиды).

Мы предлагаем гипотезу первичного апомиксиса = проапомиксиса. Проапомиксис — это система гетероклонального размножения бисексуальных гибридов, которая не детерминирована наследственными факторами. Она автоматически формируется при гибридизации видов, геномы которых уже имеют значительные структурные различия. Рекомбинационная несовместимость родительских гаплотипов вызывает неспецифическую системную реакцию (стресс) в зародышевом пути гибридов первого поколения, в результате которой реализуются обе возможности отказа от рекомбинации — сегрегация гаплотипов и клонирование соматических хромосомных наборов. В течение всего репродуктивного периода такой гибрид производит гаплоидные гаметы обоих родительских видов и аллодиплоидные гаметы. Ситуация стресса частично воспроизводится при скрещивании гибрида с любым из родителей: аллодиплоидные гаметы и гаплоидные гаметы одного из родительских видов неизбежно входят в состав гибридных зигот (триплоидных и диплоидных). Таким образом, ненаследственная модификация гаметогенеза может продолжаться в ряду поколений, но она обратима. Любой из гаплотипов при встрече со своим гомологом возвращается в лоно амфимиктической популяции родительского вида (рис. 10). Наблюдатель, для которого интрогрессия — единственный признак удачной межвидовой гибридизации, будет интерпретировать результат проапомиксиса как гибридизацию без последствий, то есть «гибридизацию от случая к случаю» категорий а) и б) по классификации Э. Майра (1968) — наиболее распространённый тип естественной отдалённой гибридизации во всех таксонах позвоночных [24]. Таким образом, и классическое объяснение гибридизации «без последствий» (дивергенция геномов — постзиготическая изоляция), и гипотеза проапомиксиса построены на общем основании. Если эта система размножения реально существует, она будет обнаруживаться везде, где отсутствует полная стерильность случайных гибридов.



A



B

C

Рис. 10. Принципиальная схема проапомиксиса (A) в сравнении со схемами гибридогенеза (B) и гиногенеза (C). Схемы гибридо- и гиногенеза приведены по [87]. A, K, M, L — гаплоидные геномы

Fig. 10. Principal scheme of proapomixis (A) in comparison with the schemes of hybridogenesis (B) and gynogenesis (C). The hybridogenesis and gynogenesis schemes are given by [87]. A, K, M, L are haploid genomes

Нами изучена репродукция самого известного гибрида этой категории в ихтиофауне Европы — гибрида плотвы *Rutilus rutilus* L. и леща *Abramis brama* L. — с применением методических подходов, которые использовались для доказательства клонального наследования у гиногенетических и гибридогенетических позвоночных (идентификация гамет по размерам геномов, анализирующие скрещивания, оценка изменчивости потомства по моногенным и полигенным признакам). Плотва и лещ — наиболее массовые и самые изученные виды карповых рыб ихтиофауны Европы, относящиеся к разным таксономическим трибам.

Роды *Rutilus* и *Abramis* дивергировали не позднее 30 млн лет назад [52]. Морфологические различия этих видов более значительны, чем различия бисексуальных видов в комплексах *Poeciliopsis* и *Rana esculenta*. Оба вида имеют одинаковое число хромосом ($2n = 50$), но значительно отличаются по размерам геномов (плотва — 2,0 пкг/2С, лещ — 2,6 пкг/2С ([8])). Лещ и плотва перманентно скрещиваются на всём протяжении совместного ареала. В некоторых водоёмах Европы неоднократно отмечались вспышки массовой гибридизации [66, 74, 76]. Самки и самцы гибридов фертильны, однако доказательства того, что естественная гибридизация идёт дальше гибридов F_1 , отсутствуют, интрогрессия не обнаружена ни в одном случае, несмотря на использование молекулярных методов анализа [85]. Неизвестны и самовоспроизводящиеся популяции гибридов, которые могли бы существовать самостоятельно или в контакте хотя бы с одним родительским видом.

Путём индивидуальных реципрокных скрещиваний получено несколько генераций гибридов F_1 и исследована их изменчивость (объём совокупной выборки составил 1600 экз.). Все гибриды были аллодиплоидами ($2n = 50$) по размерам геномов, они были гетерозиготными по мономорфным диагностическим локусам и имели промежуточные между таковыми родительских видов значения диагностических морфологических признаков. Чтобы избежать принципиальных затруднений, связанных с интерпретацией пloidности женских гамет и потомства (второе деление мейоза в оогенезе позвоночных обычно происходит после оплодотворения яйцеклетки), цитометрию применяли только для анализа гаметного пула самцов. Соответственно, лишь гибридные самцы были использованы при проведении анализирующих скрещиваний с самками родительских видов.

Установлено, что гаметный пул любого самца гибрида F_1 содержит три класса подвижных жизнеспособных сперматозоидов, два из которых по размерам ядер идентичны таковым родительских видов, а третий составляют гигантские спермии, размеры ядер которых в среднем в два раза превышают таковые в первых двух классах (рис. 11). Примерно третья часть сперматозоидов представлена дефектными клетками, подвижность которых отсутствует или значительно снижена, а размеры ядер промежуточны между таковыми классов мелких и гигантских сперматозоидов. В сперме родительских видов подобный размерный полиморфизм никогда не наблюдается.

По мере созревания гибридов F_1 были поставлены анализирующие индивидуальные скрещивания самцов $P \times L$ и $L \times P$ с самками обоих родительских видов. В потомстве каждого скрещивания, вне зависимости от реципрокного варианта гибридного самца, наблюдалось согласованное расщепление по всем диагностическим признакам, в результате чего восстанавливались тип родителя, с которым производилось скрещивание, и тип гибрида первого поколения (представлен диплоидными ($2n = 50$) особями), и появлялась группа триплоидов ($2n = 75$), особи которой были промежуточными между гибридом F_1 и соответствующим родительским видом по всем морфологическим признакам и имели гетерозиготные фенотипы диагностических локусов. Отсутствие рекомбинации по всем диагностическим признакам (моногенным и полигенным) родительских видов свидетельствует о клональном характере наследования. Это подтверждается существенным снижением изменчивости количественных морфологических признаков во всех фенотипических классах. Генетическая изменчивость определяется только разнообразием гаплотипов амфимиктической самки. Изменчивость по аллелям трёх полиморфных локусов (LDH, AAT, P_x) у бэккроссов наблюдается лишь в случае гетерозиготности самок (табл. 1). Результаты бэккроссирования соответствуют комбинаторике трёх типов жизнеспособных сперматозоидов гибридов с гаплотипами самок родительских видов (табл. 2): потомство от скрещивания любого

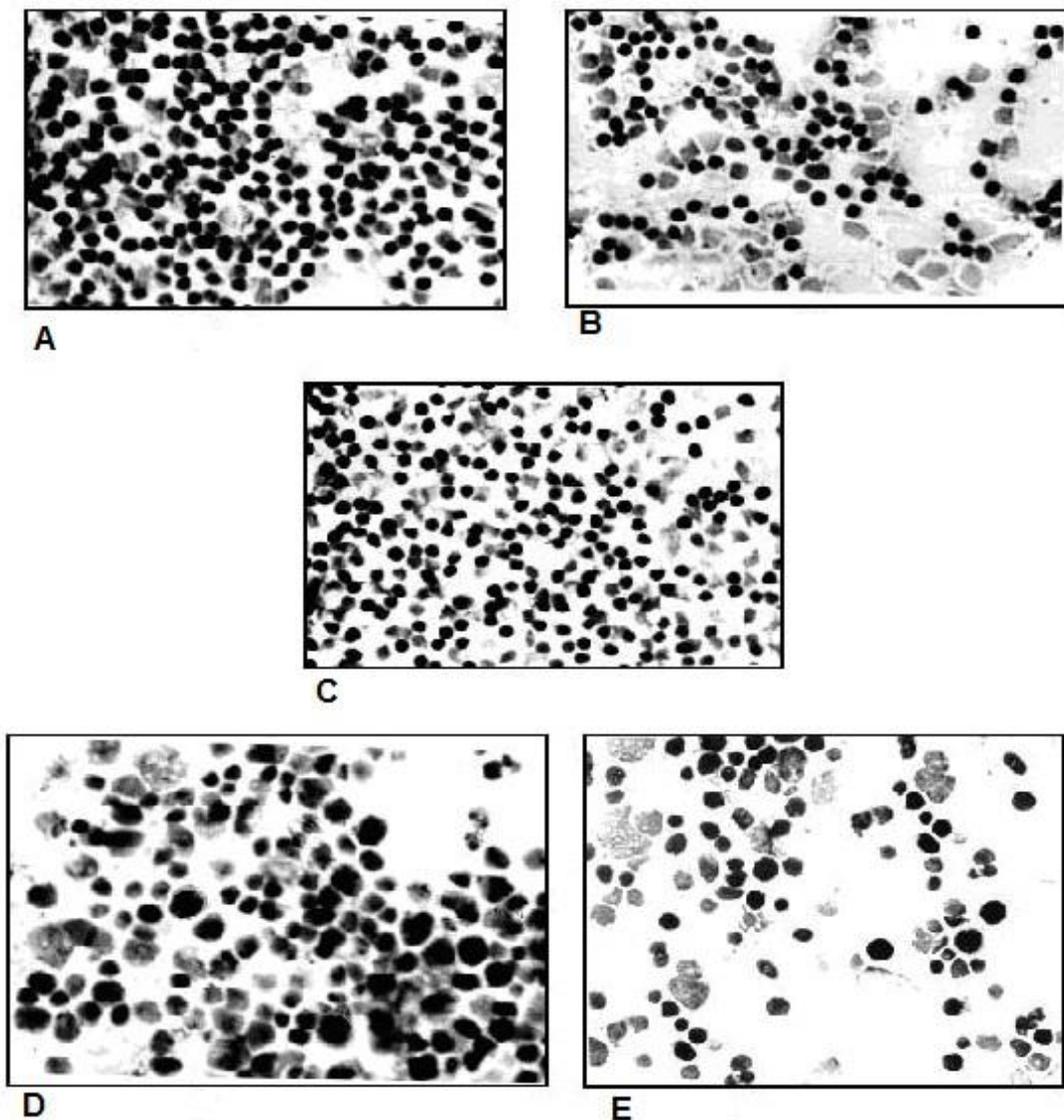


Рис. 11. Препараты окрашенных ядер сперматозоидов из эякулятов родительских видов (А — лещ, В — синец, С — плотва) и гибридов F_1 (D — плотва \times лещ, E — плотва \times синец) (из [53])

Fig. 11. Preparations of stained sperm nuclei from ejaculate of parental species (A – bream, B – blue bream, C – roach) and hybrids of F_1 (D – roach \times bream, E – roach \times blue bream) (from [53])

гибридного самца с самками обоих родительских видов представлено пятью дискретными генотипическими группами — автодиплоидами двух родительских видов, аллодиплоидами типа гибридов F_1 и двумя симметричными группами аллотриплоидов.

Поливариантность гаметогенеза, а именно способность каждой отдельной особи гибрида первого поколения одновременно продуцировать гаплоидные гаметы обоих родительских видов, амфидиплоидные и анеуплоидные гаметы, исключает специальную генетическую детерминацию механизмов клонирования и вполне может быть интерпретирована как неспециализированная системная реакция, вызванная взаимодействием негомологичных гаплотипов в зародышевом пути (стрессовая реакция, называемая *germ-line stress*).

Для доказательства того, что отказ от рекомбинации — общее свойство дивергировавших геномов, мы провели по той же схеме исследования гибридов плотвы и другого представителя рода *Abramis*, синца *A. ballerus*, которые никогда не скрещиваются в природе. В лабораторных условиях были синтезированы генерации реципрокных гибридов F_1 и проведены возвратные скрещивания самцов гибридов

$P \times C$ и $C \times P$ с самками родительских видов. Как гаметная продукция самцов F_1 , так и их бэкроссное потомство характеризуются теми же особенностями, что и бэкроссы плотвинно-лещевых гибридов. Единственным отличием являлось значительное повышение долей диплоидных и анеуплоидных гамет и триплоидов (последние составляли от 50 до 100 % в отдельных скрещиваниях). В целом экспериментальные данные соответствуют теоретическим ожиданиям и могут рассматриваться как доказательство гипотезы проапомиксиса. Высокий процент «летальных» анеуплоидных гамет свидетельствует об отсутствии специализированных механизмов гаметогенеза у обоих экспериментальных гибридов. В результате эффективность бэкроссирования, а тем более межгибридного скрещивания, значительно ниже, чем эффективность гибридизации родительских видов.

Репродуктивные возможности трёх дискретных генотипических классов бэкроссов априорно различны: у аллодиплоидов они столь же низки, что и у гибридов F_1 , у аллотриплоидов они проблематичны и в лучшем случае те же, что и у предыдущей группы, автодиплоиды же ничем не отличаются от особей родительских видов, кроме гибридного происхождения, и размножаются амфимиктически (рис. 12). Отсюда следует, что проапомиктические гибриды эффективно участвуют в репродукции обоих родительских видов, но не могут обеспечить собственного воспроизводства. Относительная численность аллоплоидных гибридов прогрессивно снижается в поколениях бэкроссов.

Проапомиксис как гетероклональная система размножения способен устойчиво функционировать только при наличии положительной обратной связи между элементами «тройственного согласия»: популяции двух родительских видов обеспечивают воспроизводство гибридов F_1 , а гибриды оптимизируют эффективность размножения родительских популяций. Гибриды выполняют нетривиальную функцию резервного фонда гаплотипов родительских видов. Этот фонд принимает уникальные гаплоидные наборы, прошедшие рекомбинацию, обеспечивает их защиту, используя адаптивные возможности гибридного фенотипа, и возвращает в родительские популяции их собственные гаплотипы, тиражированные в процессе клонирования. В результате популяции видов-родителей получают адаптивные преимущества клонального размножения (групповой отбор на уровне клонов гамет и полуклонов фенотипов) без его главного недостатка — потери генетического разнообразия. Эта репродуктивная стратегия обеспечивает быстрое повышение генетической приспособленности скрещивающихся видов и их коэволюции, не затрагивая их генетическую суверенность. В этом смысле проапомиксис — нестандартный механизм стандартной эволюции, основанной на отборе временных генных ассоциаций в генетически изолированных системах. Следовательно, основная роль проапомиксиса состоит в поддержании и повышении устойчивости скрещивающихся видов при резких флуктуациях окружающей среды. Это подтверждается вспышками массовой гибридизации при быстрых и значительных нарушениях местообитаний симпатрических видов. С другой стороны, проапомиксис — единственный реальный механизм эпистандартной эволюции. Аллоплоидия и клональное наследование сами по себе не являются факторами генетической изоляции, как это предполагается классической моделью мгновенного видообразования. Популяции аллоплоидов — открытая система, генетическое разнообразие которой создаётся и поддерживается потоками гаплотипов из родительских популяций. Эта система устойчива во времени до тех пор, пока проапомиксис выполняет свою основную функцию. Длительный отбор способен обеспечить накопление генетических детерминантов, необходимых для устойчивого самовоспроизведения аллоплоидных форм, а следовательно, дать начало не только гибридогенетическим и гиногенетическим видам, но и бисексуальным тетраплоидам (рис. 12). Таким образом, по своим масштабам и значению проапомиксис сопоставим с факультативным апомиксисом высших растений, являясь для высших животных недостающим звеном между системами амфимиксиса и регулярного апомиксиса.

При анализе особенностей морфогенеза, экспрессии генов, кодирующих изоферменты с ранней и поздней активацией, и особенностей наследования фрагментов рДНК и мтДНК на ранних стадиях развития (зигота, гастрюляция, эмбрион перед вылуплением, эмбрион после вылупления с желточным мешком, личинка, сеголетка) установлено, что асинхронный характер экспрессии ферментов с ранней

Таблица 1. Генотипы полиморфных локусов в дискретных группах бэккроссов комплекса скрещиваний «плотва — лещ»**Table 1.** Genotypes of polymorphic loci in discrete groups of backcrosses of the cross-breeding complex 'roach – bream'

Генерация	Родители, потомство	Плоидность	PXD		LDH		AAT		
			Генотип	f	Генотип	f	Генотип	f	
П × П - Л	Самка	2n	a/a		a/a		a/a		
	Самец	2n	a/c		a/c		a/d		
	BC	П	2n	a/a	1,00	a/a	1,00	a/a	1,00
		Т	3n	a/a/c	1,00	a/a/c	1,00	a/a/d	1,00
Л × П - Л	Самка	2n	d/f		c/c		c/c		
	Самец	2n	a/f		a/c		a/d		
	BC	'Л'	2n	d/f	0,40	c/c	1,00	c/d	1,00
			2n	f/f	0,60				
		'F ₁ '	2n	a/d	0,44	a/c	1,00	a/c	1,00
			2n	a/f	0,56				
Л × П - Л	Самка	2n	c/d		c/c		c/d		
	Самец	2n	a/d		b/c		a/f		
	BC	'Л'	2n	c/d	0,67	c/c	1,00	c/f	0,33
			2n	d/d	0,33			d/f	0,67
		'F ₁ '	2n	a/c	0,47	b/c	1,00	a/c	0,40
			2n	a/d	0,53			a/d	0,60
		'Т'	3n	a/c/d	0,33	c/c/b	1,00	a/c/f	0,50
			3n	a/d/d	0,67			a/d/f	0,50
Л × П - Л	Самка	2n	c/d		c/c		d/f		
	Самец	2n	a/c		a/c		a/f		
	BC	'Л'	2n	c/c	0,72	c/c	1,00	d/f	0,43
			2n	c/d	0,28			f/f	0,57
		'F ₁ '	2n	a/c	0,44	a/c	1,00	a/d	0,33
			2n	a/d	0,56			a/f	0,67

Таблица 2. Комбинации гаплоидных геномов при скрещивании самок чистых видов и самцов гибридов F₁**Table 2.** Combinations of haploid genomes in crossing females of pure species and males of hybrids F₁

Типы геномов гамет ♂♂		Типы геномов гамет ♀♀		Гибриды F ₁ (AB)		
		A	B	A	B	AB
Виды AA	A	AA	AB	AA	AB	AAB
Виды BB	B	BA	BB	BA	BB	BBA

активацией подчиняется материнскому эффекту и сохраняется только до вылупления, а у ферментов с поздней активацией экспрессия синхронизирована с самого начала их активности. После вылупления экспрессия по всем ферментам имеет синхронный характер.

Синхронный характер экспрессии ферментов с поздней активацией приурочен к завершающим этапам эмбрионального и личиночного периодов, что указывает на достижение скоординированности в работе родительских генов. Во всех случаях асинхронной экспрессии зафиксирована связь с наличием в зародыше значительных запасов желтка. Синхронный характер экспрессии ферментов имел место на стадиях развития либо с меньшим количеством желтка (завершение эмбрионального

и начало личиночного периода), либо с полным его исчерпанием (завершение личиночного периода, стадия «сеголетка»). Выявлена связь между скоростью морфогенеза и последовательностью экспрессии материнских и отцовских генов в раннем развитии гибридов рыб. Установлено, что матроклинный характер скорости морфогенеза гибридов первого поколения на ранних этапах развития имеет в своей основе асинхронный характер экспрессии ферментов с ранней активацией. Результаты исследований позволили предположить наличие последовательной смены и согласованного взаимодействия в раннем развитии регуляторных систем двух типов — цитоплазматической и ядерной. Их взаимодействие обеспечивает согласованность работы структурных генов зародыша, что определяет, в свою очередь, достижение метаболического и морфогенетического гомеостазов [36]. Вылупившаяся личинка гибрида обладает необходимым потенциалом для выживания, а также для активного освоения внешней среды на последующих этапах собственного развития, представляющих собой совокупную реализацию эндогенных материнских ресурсов и синхронизированных родительских генов.

Анализ особенностей наследования рибосомного кластера ДНК показал, что после бластуляции, начиная с гастролы и на всех последующих стадиях, в потомстве наблюдалось расщепление: часть эмбрионов и личинок утрачивала один из родительских вариантов ITS1 [37]. Как правило, элиминировался отцовский вариант, однако на стадии «эмбрион перед вылуплением» у одной особи была отмечена элиминация материнского варианта. Несмотря на элиминацию одного из родительских вариантов ITS1, все потомки по трём микросателлитным локусам были гетерозиготами, содержащими один материнский и один отцовский аллели. Таким образом, особи с одним родительским ITS1 фрагментом оказались гибридами с нетипичным наследованием ядерных рибосомных генов (рис. 13). При анализе скрещиваний на гибридную самку выявлены случаи, когда гибридная самка и самец чистого вида имеют мтДНК разных видов, в потомстве преобладает гибридный генотип рДНК, в скрещиваниях, когда мтДНК совпадает у самки и самца, преимущество имеют гомозиготы, что хорошо согласуется также с морфологическими данными. При анализе морфологической изменчивости выявлено, что в скрещиваниях, когда самка и самец имели мтДНК разных видов, потомство наследовало преимущественно гибридный морфотип, по типу F_1 , если же мтДНК гибридной самки и самца чистого вида совпадали, потомки имели морфотип, близкий к одному родительскому типу. Внутригрупповой дифференциации бэккроссов от возвратных скрещиваний на гибридную самку, как в случае возвратных скрещиваний на гибридного самца, не обнаружено. Согласование мтДНК одного вида с ядДНК другого вида, а также ядерных геномов обоих видов между собой происходит, вероятно, во время своеобразного симбиоза, когда гаплоидные геномы плотвы и леща объединены в геноме гибрида первого поколения. Нуклеотидные различия локусов митохондриальной и ядерной ДНК двух видов не столь принципиальны для формирования гибридного генома; гораздо важнее достичь согласования регуляторных последовательностей родительских геномов [70], к которым относятся повторы ДНК и интроны, в частности межгенные спейсеры (ITS).

Очевидно, что существуют не только структурные, но и динамические способы кодирования, хранения, передачи и обмена наследственной информацией. Обнаруженное на стадии гастролы доминирование рибосомных генов одного из видов у гибридов F_1 является прямым следствием согласования работы контаминированных гомеологичных геномов на этапе инициации ядерного генома гибридного зародыша и запуска морфогенеза [16, 18, 19, 20]. До стадии бластулы синтез белка зародыша идёт на материнских мРНК, и то, что рибосомные гены оказываются чувствительными при запуске ядерного генома гибрида, вполне закономерно, поскольку рассматриваемый кластер рибосомных генов и, в частности, ITS1 фрагмент непосредственным образом связаны с процессами инициации сплайсинга и формированием зрелой яДНК и рибосом. При анализе вклада отцовской и материнской наследственности выявлена неравная доля гибридов с одним ITS1 фрагментом в реципрокных скрещиваниях. Вероятно, наблюдаемый нами эффект является прямым следствием гомогенизации структуры «родственных», но существенно различающихся пар генов рДНК к одному из родительских типов при согласовании работы геномов разных видов. Такая гомогенизация может осуществляться путём генной

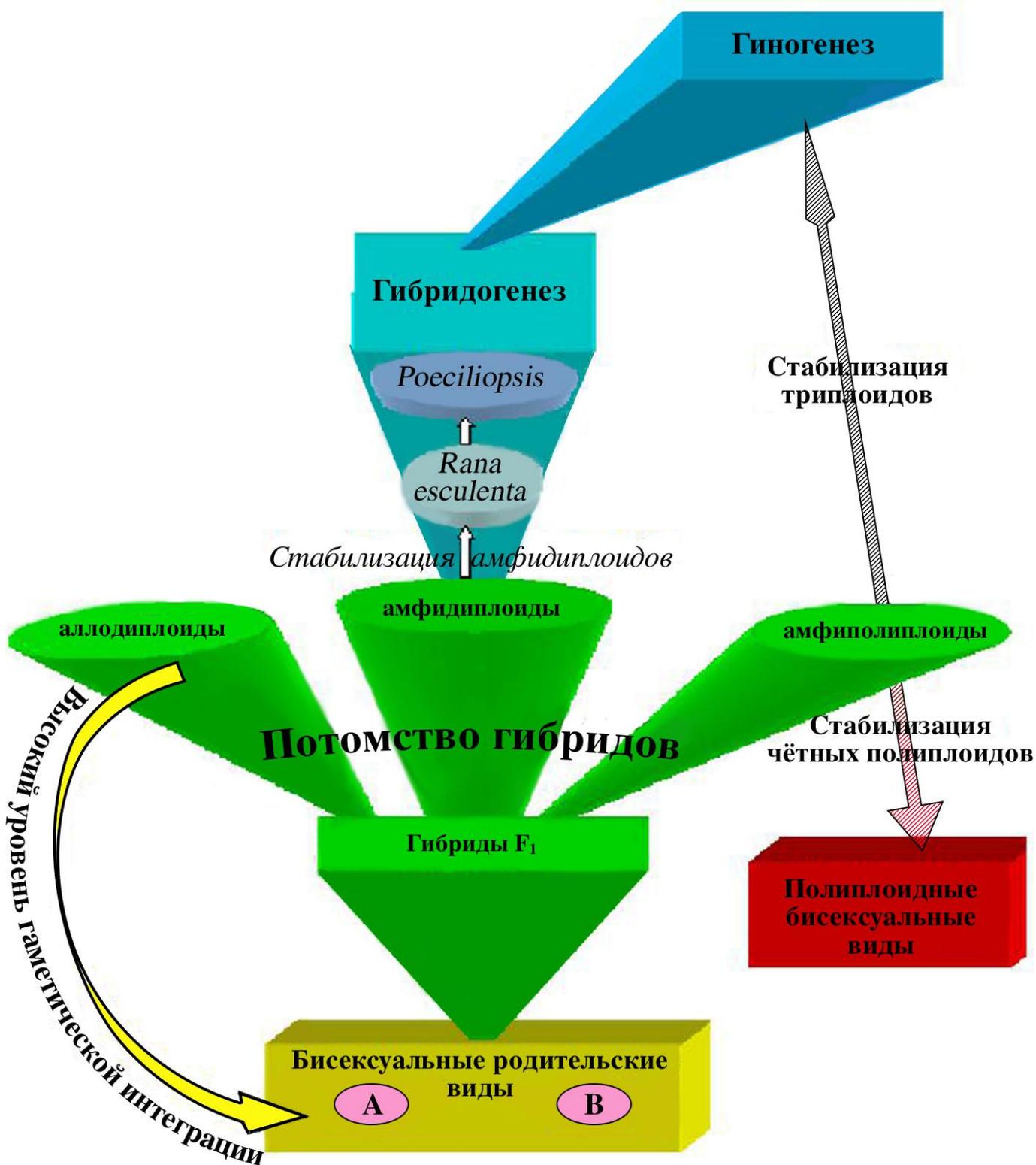


Рис. 12. Схема эволюционных последствий проапомиксиса

Fig. 12. The scheme of evolutionary consequences of proapomixis. English version of the figure is available as a supplementary file at <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.01>

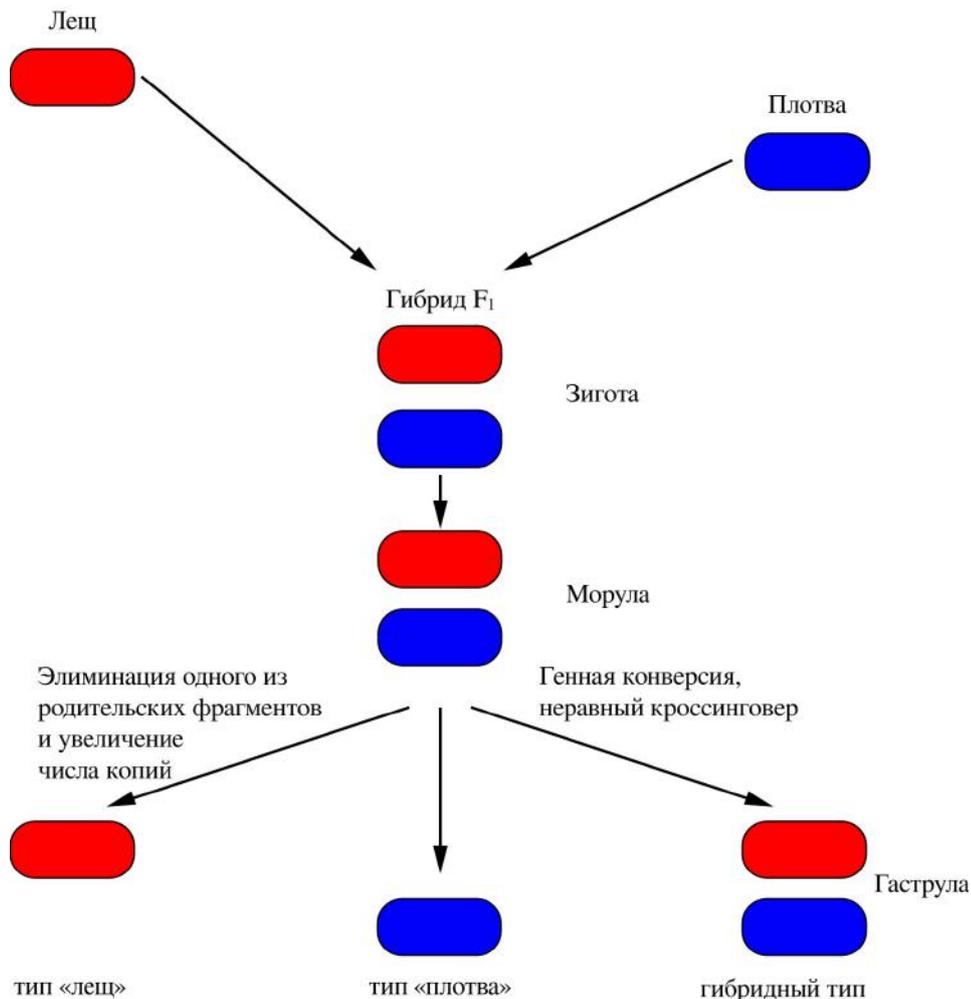


Рис. 13. Принципиальная схема элиминации ITS1 фрагмента у межвидовых гибридов леща и плотвы первого поколения

Fig. 13. Principal scheme of elimination of ITS1 fragment in interspecific hybrids of bream and roach of the first generation. English version of the figure is available as a supplementary file at <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.01>

конверсии [32]. В эволюционном плане конверсия имеет прямое отношение к поддержанию стабильности генетического материала, которое осуществляется путём предотвращения кроссинговера между дивергировавшими ДНК.

Таким образом:

- вспышки массовой гибридизации наблюдаются, как правило, при резком изменении экологических условий местообитаний;
- гибриды первого поколения, обладающие повышенной приспособленностью в нарушенных местообитаниях, способствуют тем самым сохранению конкретных геномов обоих родительских видов;
- тиражирование родительских геномов при размножении гибрида создаёт возможность группового отбора не по отдельным группам сцепления или генным ассоциациям, а по всему гаплоидному геному;
- в потомстве гибридов восстанавливаются чистые виды с наиболее адаптированными к изменившимся условиям геномами;
- резко повышается приспособленность видов, пребывающих в экстремальных условиях;
- интрогрессия мтДНК обеспечивает адаптивные преимущества клонов и полуклонов прежде всего в экстремальных условиях.

Основные итоги. Закономерный результат понимания любой биологической дисциплины эволюционной направленности — определение её места в объяснении хода эволюции. Продемонстрированные нами примеры позволяют внести весьма существенные и важные уточнения в теорию эволюции, в частности в модель неравномерной эволюции. Основные закономерности неравномерной эволюции постулированы Симпсоном [31], Карсоном [61] и Стэнли [84] и уточнены А. П. Расницыным [29]. Проанализировав эти исследования, мы пришли к выводу, что особенности адаптивных стратегий видов после прохождения геоклиматического кризиса заключаются в формировании специализированных механизмов, обеспечивающих приспособленность как к экстремальным, так и к нормальным условиям существования. В результате достигаются высокая экологическая пластичность, быстрое видообразование, способность к формированию внутривидовых дискретных морфо-экологических форм, способность быстрого перехода от инадаптивной эволюции к эвадaptивной, возможность успешного преодоления и выживания в условиях глобальных геоклиматических катастроф. В свою очередь, этот вывод позволил разработать оригинальную комплексную схему цикличности эволюции, основанную на взаимодополнении генетических и эпигенетических механизмов (рис. 14).

Поскольку любой адаптивный успех в расширении ареала является эволюционным событием, мы также предприняли попытку оценить успехи расселяющихся видов с эволюционной точки зрения. В этом смысле наиболее актуальными оказались подходы, развиваемые в рамках ЭТЭ [29, 30, 48, 49, 89]. Согласно этой концепции, непосредственным предметом эволюции являются не гены, а целостные системы развития, флуктуации которых стабилизируются в качестве необратимых изменений. На уровне особей материалом отбора служат носители разнонаправленных формообразовательных реакций (морфозов), реализуемых системой при отклонении условий от нормальных. Отбор на осуществление предпочтительной абerrации, реализуемой неидентичными носителями, превращает её в наследуемое изменение, постепенно замещающее прежнюю норму. Устойчивость (наследуемость) нормы зиждется здесь на регулятивных взаимодействиях внутри системы, создаваемой отбором и канализирующей определённую траекторию развития. Проще говоря, наиболее успешных вселенцев должно роднить такое качество, как способность к морфо-экологическому формообразованию. Более того, эта способность будет реализовываться независимо от наличия и степени генетического разнообразия, преадаптированности или климатической зональности происхождения. Потеря генетической изменчивости компенсируется возникновением и реализацией дискретных онтогенетических программ. Это определяет, в свою очередь, не только адаптивный, но и эволюционный успех.

Один из ключевых механизмов, обеспечивающих переход от инадаптации к эвадaptации, — явление естественной отдалённой гибридизации, хотя, как мы уже упоминали, продолжительное время большинство исследований данного явления были направлены на обнаружение эффектов интрогрессии генов и эколого-генетических последствий инкорпораций, а также на поиск универсальных маркеров для идентификации гибридов. Вместе с тем более существенной проблемой в понимании эволюционной и экологической значимости межвидовой гибридизации является проблема эффективной коадаптации геномов скрещивающихся видов. Сочетание у отдалённых гибридов разнородных геномов может сообщать эволюции последнего дополнительную и многополярную направленность, что позволяет рассматривать гибриды в качестве живой модели для изучения проблемы согласования работы разных геномов в онтогенезе, особенно в таком его критическом периоде, как раннее развитие. Предполагается, что успешность гибридизации обеспечивается путём формирования генетической программы системного отклика в ответ на структурные преобразования генома [22, 46]. Наиболее эффективно коадаптация негомологичных геномов может обеспечиваться премейотической сегрегацией родительских геномов; более того, упорядочение и пространственное разобщение гаплоидных геномов после сингамии позволяет преодолеть даже значительные различия в последовательностях ДНК [3, 53]. Функциональное взаимодействие родительских субгеномов, особенно рибосомного кластера ДНК, играющего ключевую роль в процессах сплайсинга и транскрипции, у гибридов остаётся недостаточно изученным. Доказано, что следствием этого взаимодействия являются многочисленные



Рис. 14. Комплексная модель цикличности эволюции, её механизмов и последствий в развитии базовых моделей неравномерности эволюции по [29, 31, 61, 84]

Fig. 14. A complex model of the cyclicity of evolution, its mechanisms and consequences, to the development of basic models of the uneven evolution according [29, 31, 61, 84]. English version of the figure is available as a supplementary file at <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.01>

эпигенетические явления, такие как изменения в модификации гистонов и ДНК, дифференциальная экспрессия многих генов, активация транспозонов, амплификация или делеция определённых участков генома [54, 75, 83].

Основным итогом наших изысканий в этой области стало не только обнаружение принципиально новой системы размножения позвоночных животных, но и определение эволюционно-экологических последствий естественной отдалённой гибридизации. Вспышки массовой гибридизации наблюдаются, как правило, при резком изменении экологических условий местообитаний. Гибриды первого поколения, обладающие повышенной приспособленностью в нарушенных местообитаниях, способствуют тем самым сохранению конкретных геномов обоих родительских видов. Тиражирование родительских геномов при размножении гибрида создаёт возможность группового отбора не по отдельным группам сцепления или генным ассоциациям, а по всему гаплоидному геному. В потомстве гибридов восстанавливаются чистые виды с наиболее адаптированными к изменившимся условиям геномами. Резко повышается приспособленность видов, пребывающих в экстремальных условиях. Интрогрессия мтДНК обеспечивает адаптивные преимущества клонов и полуклонов при экстремальных условиях.

Благодарности. Выражаем глубокую благодарность всем сотрудникам лаборатории эволюционной экологии ИБВВ РАН за помощь в накоплении материала и за его лабораторную обработку. Особая благодарность сотрудникам, в беседах и дискуссиях с которыми вызревал план статьи, — д. б. н. Яковлеву В. Н. (ИБВВ РАН), акад., д. б. н. Дгебуадзе Ю. Ю. (ИПЭЭ РАН), чл.-кор. НАН Украины, д. б. н. Шульману Г. Е. (ИМБИ РАН), д. б. н. Солдатову А. А. (ИМБИ РАН), д. б. н. Савельеву А. П. (ВНИИОЗ), д. б. н. Политову Д. В. (ИюГен РАН), д. б. н. Ядренкиной Е. Н. (ИСЭЖ СО РАН), к. б. н. Болтачеву А. Р. (ИМБИ РАН).

Данная работа поддержана бюджетным финансированием по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Алтухов Ю. П. *Генетические процессы в популяциях*. Москва : ИКЦ «Академкнига», 2003. 431 с. [Altukhov Yu. P. *Geneticheskie protsessy v populyatsiyakh*. Moscow: ИКС 'Академкнига', 2003, 431 p. (in Russ.)].
2. Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю. Ю., Демин А. Н., Дулмаа А., Ермохин В. Я., Лапин В. И., Нансалмаа Б., Пугачев О. Н., Пэрэнлэйжамц Ж., Рябов И. Н., Тугарина П. Я. Рыбы Монгольской Народной Республики // *Экология и хозяйственное значение рыб Монгольской Народной Республики*. Москва : Наука, 1985. С. 9–172. [Baasanzhav G., Dgebuadze Yu. Yu., Demin A. N., Dulmaa A., Ermokhin V. Ya., Lapin V. I., Nansalmaa B., Pugachev O. N., Perenleizhamts Zh., Ryabov I. N., Tugarina P. Ya. Ryby Mongol'skoi Narodnoi Respubliki. In: *Ekologiya i khozyaistvennoe znachenie ryb Mongol'skoi Narodnoi Respubliki*. Moscow: Nauka, 1985, pp. 9–172. (in Russ.)].
3. Беннетт М. Д. Нуклеотипическая основа пространственной упорядоченности хромосом эукариот и ее значение для эволюции генома и фенотипической изменчивости // *Эволюция генома*. Москва : Мир, 1986. С. 234–256. [Bennett M. D. Nukleotipicheskaya osnova prostranstvennoi uporyadochennosti khromosom eukariot i ee znachenie dlya evolyutsii genoma i fenotipicheskoi izmenchivosti. In: *Evolutsiya genoma*. Moscow: Mir, 1986, pp. 234–256. (in Russ.)].
4. Берг Л. С. *Очерки по физической географии*. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1949. 340 с. [Berg L. S. *Ocherki po fizicheskoi geografii*. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1949, 340 p. (in Russ.)].
5. Вернадский В. И. *Труды по всеобщей истории науки* / сост.: М. С. Бастракова, И. И. Мочалов, В. С. Неаполитанская, Н. В. Филиппова, А. Д. Шаховская ; общ. ред. и вступ. ст. С. Р. Микулинского ; 2-е изд. Москва : Наука, 1988. 334 с. [Vernadsky V. I. *Trudy po vseobshchei istorii nauki* / contr.: M. S. Bastrakova, I. I. Mochalov, V. S. Neapolitanskaya, N. V. Filippova, A. D. Shakhovskaya; obshch. red. i vstup. st. S. R. Mikulinskogo; 2-e izd. Moscow: Nauka, 1988, 334 p. (in Russ.)].
6. Воробьева Э. И. Evo-devo и концепция эволюции онтогенеза И. И. Шмальгаузена // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2010. № 2. С. 141–148. [Vorob'eva E. I. Evo-devo i kontseptsiya evolyutsii ontogeneza I. I. Shmal'gauzena. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*, 2010, no. 2, pp. 141–148. (in Russ.)].
7. Гиляров А. М. *Популяционная экология*. Москва : Изд-во МГУ, 1990. 192 с. [Gilyarov A. M. *Populyatsionnaya ekologiya*. Moscow: Izd-vo MGU, 1990, 192 p. (in Russ.)].
8. Гинатулин А. А. *Структура, организация и эволюция генома позвоночных*. Москва : Наука, 1984. 294 с. [Ginatulin A. A. *Struktura, organizatsiya i evolyutsiya genoma pozvonochnykh*. Moscow: Nauka, 1984, 294 p. (in Russ.)].
9. Глотов Н. В. Популяция как естественно-историческая структура // *Генетика и эволюция популяций растений*. Вып. 1: *Вопросы общей теории и количественной фенетики*. Махачкала : Даг. фил. АН СССР, 1975. С. 17–25. [Glotov N. V. Populyatsiya kak estestvenno-istoricheskaya struktura. In: *Genetika i evolyutsiya populyatsii rastenii. Iss. 1: Voprosy obshchei teorii i kolichestvennoi fenetiki*. Makhachkala: Dag. fil. AN SSSR, 1975, pp. 17–25. (in Russ.)].
10. Грант В. *Эволюция организмов*. Москва : Мир, 1980. 407 с. [Grant V. *Evolutsiya organizmov*. Moscow: Mir, 1980, 407 p. (in Russ.)].
11. Грант В. *Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории*. Москва : Мир, 1991. 488 с. [Grant V. *Evolutsionnyi protsess. Kriticheskii obzor evolyutsionnoi teorii*. Moscow: Mir, 1991, 488 p. (in Russ.)].

12. Жерихин В. В. *Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике*. Москва : Тов-во науч. изданий КМК, 2003. 548 с. [Zherikhin V. V. *Izbrannyye trudy po paleoekologii i filotsenogenetike*. Moscow: Tov-vo nauch. izdaniy KMK, 2003, 548 p. (in Russ.)].
13. Животовский Л. А. Популяционная структура вида: Эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций // *Биология моря*. 2016. Т. 42, № 5. С. 323–333. [Zhivotovskiy L. A. Population structure of species: Eco-geographic units and genetic differentiation between populations. *Biologiya morya*, 2016, vol. 42, no. 5, pp. 323–333. (in Russ.)].
14. Захаров В. А. Биосферные кризисы в истории Земли // *Наука в России*. 1993. № 2. С. 68–75. [Zakharov V. A. Biosfernye krizisy v istorii Zemli. *Nauka v Rossii*, 1993, no. 2, pp. 68–75. (in Russ.)].
15. Кальвин М. *Химическая эволюция*. Москва : Мир, 1971. 140 с. [Kal'vin M. *Khimicheskaya evolyutsiya*. Moscow: Mir, 1971, 140 p. (in Russ.)].
16. Кирпичников В. С. *Генетика и селекция рыб*. Ленинград : Наука, 1987. 520 с. [Kirpichnikov V. S. *Genetika i selektsiya ryb*. Leningrad: Nauka, 1987, 520 p. (in Russ.)].
17. Козлов В. И. *Экологическое прогнозирование ихтиофауны пресных вод (на примере Понто-Каспийского региона)*. Москва : ВНИРО, 1993. 251 с. [Kozlov V. I. *Ekologicheskoe prognozirovanie ikhtiofauny presnykh vod (na primere Ponto-Kaspiiskogo regiona)*. Moscow: VNIRO, 1993, 251 p. (in Russ.)].
18. Конюхов В. В. *Генетика развития позвоночных*. Москва : Наука, 1980. 294 с. [Konyukhov V. V. *Genetika razvitiya pozvonochnykh*. Moscow: Nauka, 1980, 294 p. (in Russ.)].
19. Корочкин Л. И. *Введение в генетику развития*. Москва : Наука, 1999. 253 с. [Korochkin L. I. *Vvedeniye v genetiku razvitiya*. Moscow: Nauka, 1999, 253 p. (in Russ.)].
20. Костомарова А. А., Ротт Н. Н. Авторадиографическое исследование синтеза ядерных РНК у диплоидных и гаплоидных зародышей вьюна // *Клеточное ядро и его ультраструктуры*. Москва : Наука, 1970. С. 258–262. [Kostomarova A. A., Rott N. N. Autoradiograficheskoe issledovanie sinteza yadernykh RNK u diploidnykh i gaploidnykh zarodyshei v'yuna. In: *Kletochnoye yadro i ego ul'trastruktury*. Moscow: Nauka, 1970, pp. 258–262. (in Russ.)].
21. Красилов В. А. Модель биосферных кризисов // *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы*. Москва : Изд-во Палеонтол. ин-та, 2001. Вып. 4. С. 9–16. [Krasilov V. A. Model' biosfernykh krizisov. In: *Ekosistemnye perestroiki i evolyutsiya biosfery*. Moscow: Izd-vo Paleontol. in-ta, 2001, iss. 4, pp. 9–16. (in Russ.)].
22. Левонтин Р. *Генетические основы эволюции*. Москва : Мир, 1978. 352 с. [Levontin R. *Geneticheskie osnovy evolyutsii*. Moscow: Mir, 1978, 352 p. (in Russ.)].
23. Линдберг Г. У. *Крупные колебания уровня океана в четвертичном периоде*. Ленинград : Наука, 1972. 548 с. [Lindberg G. U. *Krupnye kolebaniya urovnya okeana v chetvertichnom periode*. Leningrad: Nauka, 1972, 548 p. (in Russ.)].
24. Майр Э. *Зоологический вид и эволюция*. Москва : Мир, 1968. 598 с. [Mayr E. *Zoologicheskii vid i evolyutsiya*. Moscow: Mir, 1968, 598 p. (in Russ.)].
25. Нейфах А. А., Тимофеева М. В. *Молекулярная биология процессов развития*. Москва : Наука, 1977. 310 с. [Neifakh A. A., Timofeeva M. V. *Molekulyarnaya biologiya protsessov razvitiya*. Moscow: Nauka, 1977, 310 p. (in Russ.)].
26. Одум Ю. *Основы экологии*. 3-е изд. Москва : Мир, 1975. 742 с. [Odum Yu. *Osnovy ekologii*. 3-e izd. Moscow: Mir, 1975, 742 p. (in Russ.)].
27. Пианка Э. *Эволюционная экология*. Москва : Мир, 1981. 399 с. [Pianka E. *Evolucionnaya ekologiya*. Moscow: Mir, 1981, 399 p. (in Russ.)].
28. Поздняков А. А. Критика эпигенетической теории эволюции // *Журнал общей биологии*. 2009. Т. 70, № 5. С. 383–395. [Pozdnyakov A. A. A critique of the epigenetic theory of evolution. *Zhurnal obshchei biologii*, 2009, vol. 70, no. 5, pp. 383–395. (in Russ.)].
29. Расницын А. П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компро-

- мисса) // *Эволюция и биоэкологические кризисы*. Москва : Наука, 1987. С. 46–64. [Rasnitsyn A. P. Tempy evolyutsii i evolyutsionnaya teoriya (gipoteza adaptivnogo kompromissa). In: *Evolutsiya i biotsenoticheskie krizisy*. Moscow: Nauka, 1987, pp. 46–64. (in Russ.)].
30. Расницын А. П. *Избранные труды по эволюционной биологии*. Москва : Т-во науч. изд. КМК, 2005. 347 с. [Rasnitsyn A. P. *Izbrannye trudy po evolyutsionnoi biologii*. Moscow: T-vo nauch. izd. KMK, 2005, 347 p. (in Russ.)].
31. Симпсон Дж. Г. *Темпы и формы эволюции*. Москва : Госиздат, 1948. 358 с. [Simpson Dzh. G. *Tempy i formy evolyutsii*. Moscow: Gosizdat, 1948, 358 p. (in Russ.)].
32. Сингер М., Берг П. *Гены и геномы*. Москва : Мир, 1998. Т. 1. 373 с. [Singer M., Berg P. *Geny i genomy*. Moscow: Mir, 1998, vol. 1, 373 p. (in Russ.)].
33. Слынько Ю. В. Проблема, природа и последствия биологических инвазий в Волге // *Экологические проблемы Верхней Волги / ред. А. И. Копылов*. Ярославль : Изд-во ЯрГТУ, 2001. С. 77–79. [Slynko Yu. V. Problema, priroda i posledstviya biologicheskikh invazii v Volge. In: *Ekologicheskie problemy Verkhney Volgi / A. I. Kopylov (Ed.)*. Yaroslavl': Izd-vo YarGTU, 2001, pp. 77–79. (in Russ.)].
34. Слынько Ю. В., Дгебуадзе Ю. Ю. Популяционно-генетический анализ алтайских османов (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) из водоемов Монголии // *Вопросы ихтиологии*. 2009. Т. 49, № 5. С. 632–645. [Slynko Yu. V., Dgebuadze Yu. Yu. Population-genetic analysis of Altai osmans (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) from waterbodies of Mongolia. *Voprosy ikhtiologii*, 2009, vol. 49, no. 5, pp. 632–645. (in Russ.)].
35. Слынько Ю. В., Мендсайхан Б., Касьянов А. Н. К вопросу о внутривидовых формах Монгольского Хариуса (*Thymallus brevirostris* Kessl.) озера Хотон Нур (Западная Монголия) // *Вопросы ихтиологии*. 2010. Т. 50, № 1. С. 32–41. [Slynko Yu. V., Mendsaikhan B., Kasyanov A. N. On problem of intraspecific forms of Mongolian grayling (*Thymallus brevirostris* Kessl.) of Khoton Nuur Lake (western Mongolia). *Journal of Ichthyology*, 2010, vol. 50, no. 1, pp. 32–41. (in Russ.)].
36. Слынько Е. Е., Слынько Ю. В. Жизнеспособность гибридов первого поколения плотвы (*Rutilus rutilus* L.), леща (*Abramis brama* L.) и синца (*Abramis ballerus* L.) на ранних стадиях развития // *Биология внутренних вод*. 2010. № 2. С. 57–61. [Slynko Ye. Ye., Slynko Yu. V. The viability of the first generation roach (*Rutilus rutilus* L.), bream (*Abramis brama* L.), and blue bream (*Abramis ballerus* L.) hybrids at early stages of development. *Biologiya vnutrennikh vod*, 2010, no. 2, pp. 57–61. (in Russ.)].
37. Слынько Ю. В., Столбунова В. В. Элиминация родительского ITS1 фрагмента рДНК в первом поколении межвидовых гибридов леща (*Abramis brama* L.) и плотвы (*Rutilus rutilus* L.). *Доклады академии наук*. 2010. Т. 430, № 1. С. 139–141. [Slynko Yu. V., Stolbunova V. V. Elimination of the parental ITS1 region of rDNA in the first generation of interspecific hybrids between the bream (*Abramis brama* L.) and roach (*Rutilus rutilus* L.). *Doklady akademii nauk*, 2010, vol. 433, no. 2, pp. 283–285. (in Russ.)].
38. Слынько Ю. В., Боровикова Е. А. Филогеография алтайских османов (*Oreoleuciscus* sp., Cyprinidae, Pisces) по данным изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // *Генетика*. 2012. Т. 48, № 6. С. 726–736. [Slynko Yu. V., Borovikova E. A. Phylogeography of Altai osmans fishes (*Oreoleuciscus* sp., Cyprinidae, Pisces) inferred from nucleotide variation of the mitochondrial DNA cytochrome *b* gene. *Genetika*, 2012, vol. 48, no. 6, pp. 726–736. (in Russ.)].
39. Слынько Ю. В., Терещенко В. Г. *Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна (разнообразие, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптаций)*. Москва : Полиграф-Плюс, 2014. 329 с. [Slynko Yu. V., Tereshchenko V. G. *Freshwater fishes of the Ponto-Caspian basin (diversity, faunogenesis, population dynamics, adaptation mechanisms)*. Moscow: Poligraf-Plyus, 2014, 329 p. (in Russ.)].
40. Слынько Ю. В., Столбунова В. В., Мэндсайхан Б. Изменчивость локуса гена *cyt b* мтДНК у хариуса (*Thymalus* sp.: Thymalidae, Pisces), интродуцированного в р. Байдраг гол бассейна Долины озер (Монголия) // *Генетика*.

2015. Т. 51, № 6. С. 704–710. [Slynko Yu. V., Stolbunova V. V., Mendsaikhan B. Genetic variation of the mtDNA *cyt b* locus in graylings (*Thymalus* sp.: Thymalidae, Pisces) introduced into the Baydrag Gol River of the Valley of Lakes basin (Mongolia). *Genetika*, 2015, vol. 51, no. 6, pp. 704–710. (in Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0016675815060144>.
41. Смит Дж. М. *Эволюция полового размножения*. Москва : Мир, 1981. 271 с. [Smit J. M. *The Evolution of Sex*. Moscow: Mir, 1981, 271 p. (in Russ.).]
42. Солбриг О., Солбриг Д. *Популяционная биология и эволюция*. Москва : Мир, 1982. 488 с. [Solbrig O., Solbrig D. *Introduction to Population Biology & Evolution*. Moscow: Mir, 1982, 488 p. (in Russ.).]
43. Сычевская Е. К. *Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии*. Москва : Наука, 1989. 144 с. [Sychevskaya E. K. *Presnovodnaya ikhtiofauna neogena Mongolii*. Moscow: Nauka, 1989, 144 p. (in Russ.).]
44. Тимофеев-Ресовский Н. В., Тюрюканов А. Н. Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 1966. Т. 71, № 1. С. 123–132. [Timofeev-Resovsky N. V., Tjurjukanov A. N. On elementary biohorological subdivisions of the biosphere. *Vyulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 1966, vol. 71, no. 1, pp. 123–132. (in Russ.).]
45. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. *Краткий очерк теории эволюции*. Москва : Наука, 1977. 303 с. [Timofeev-Resovsky N. V., Vorontsov N. N., Yablokov A. V. *Kratkii ocherk teorii evolyutsii*. Moscow: Nauka, 1977, 303 p. (in Russ.).]
46. Чадов Б. Ф. Поведение хромосом в митозе и мейозе и хромоцентральная организация ядра у *Drosophila melanogaster* // *Молекулярные основы генетических процессов*. Москва : Наука, 1981. С. 463–474. [Chadov B. F. Povedenie khromosom v mitoze i meioze i khromotsentral'naya organizatsiya yadra u *Drosophila melanogaster*. In: *Molekulyarnye osnovy geneticheskikh protsessov*. Moscow: Nauka, 1981, pp. 463–474. (in Russ.).]
47. Шварц С. С. *Экологические закономерности эволюции*. Москва : Наука, 1980. 280 с. [Shvarts S. S. *Ekologicheskie zakonomernosti evolyutsii*. Moscow: Nauka, 1980, 280 p. (in Russ.).]
48. Шмальгаузен И. И. *Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии: избранные труды*. Москва : Наука, 1982. 383 с. [Shmal'gauzen I. I. *Organizm kak tseloe v individual'nom i istoricheskot razviti: izbrannye trudy*. Moscow: Nauka, 1982, 383 p. (in Russ.).]
49. Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // *Онтогенез*. 2006. Т. 37, № 3. С. 179–198. [Shishkin M. A. Development and lessons of evolutionism. *Ontogenez*, 2006, vol. 37, no. 3, pp. 179–198. (in Russ.).]
50. Элтон Ч. *Экология нашествий животных и растений*. Москва : Изд-во ин. лит-ры, 1960. 230 с. [Elton Ch. *The ecology of invasions by animals and plants*. Moscow: Izd-vo in. lit-ry, 1960, 230 p. (in Russ.).]
51. *Эпигенетика* / под ред. С. М. Закияна, В. В. Власова, Е. В. Дементьевой. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. 592 с. [Epigenetika / S. M. Zakiyan, V. V. Vlasov, E. V. Dement'eva (Eds). Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2012, 592 p. (in Russ.).]
52. Яковлев В. Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // *Вопросы ихтиологии*. 1961. Т. 1, вып. 2. С. 209–220. [Yakovlev V. N. Rasprostranenie presnovodnykh ryb neogena Golarktiki i zoogeograficheskoe raionirovanie. *Voprosy ikhtiologii*, 1961, vol. 1, iss. 2, pp. 209–220. (in Russ.).]
53. Яковлев В. Н., Слынько Ю. В., Гречанов И. Г., Крысанов Е. Ю. Проблема отдаленной гибридизации у рыб // *Вопросы ихтиологии*. 2000. Т. 40, № 3. С. 312–326. [Yakovlev V. N., Slyn'ko Yu. V., Grechanov I. G., Krysanov E. Yu. Distant hybridization in fish. *Voprosy ikhtiologii*, 2000, vol. 40, no. 3, pp. 312–326. (in Russ.).]
54. Adams K. L., Wendel J. F. Exploring the genomic mysteries of polyploidy in cotton. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2004, vol. 82, iss. 4, pp. 573–581. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00342.x>.

55. Avise J.C. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2000, 447 p.
56. Avise J.C. *Evolutionary Pathways in Nature: A Phylogenetic Approach*. Cambridge ; New York: Cambridge University Press, 2006, 286 p.
57. Avise J.C. *Conceptual Breakthroughs in Evolutionary Genetics: A Brief History of Shifting Paradigms*. New York: Elsevier, 2014, 164 p.
58. Avise J.C., Ayala F.J. (Eds). *In the Light of Evolution. X. Comparative Phylogeography*. Washington, D.C.: National Academies Press, 2017, 415 p.
59. Ayala F.J. Genetic differentiation during the speciation process. In: *Evolutionary Biology*. New York ; London: Plenum Press, 1975, vol. 8, pp. 1–78.
60. Brohan P., Kennedy J. J., Harris I., Tett S. F. B., Jones R. D. Uncertainty estimates in regional and global observed temperature changes: A new dataset from 1850. *Journal of Geophysical Research*, 2006, vol. 111, iss. D12106, pp. 1–21. <https://doi.org/10.1029/2005JD006548>.
61. Carson H. L. Genetic conditions which promote or retard the formation of species. *Cold Spring Harbor Symposia Quantitative Biology*, 1959, vol. 24, pp. 87–105.
62. Cavicchioli R. Extremophiles and the search for extraterrestrial life. *Astrobiology*, 2002, vol. 2, no. 3, pp. 281–292. <https://doi.org/10.1089/153110702762027862>.
63. Cimino M. C. Egg-production, polyploidization and evolution in a diploid all-female fish of the genus *Poeciliopsis*. *Evolution*, 1972, vol. 26, iss. 2, pp. 294–306. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1972.tb00195.x>.
64. Coquelle N., Fioravanti E., Weik M., Vellieux F., Madern D. Activity, stability and structural studies of lactate dehydrogenases adapted to extreme thermal environments. *Journal of Molecular Biology*, 2007, vol. 374, iss 2, pp. 547–562. <https://doi.org/10.1016/j.jmb.2007.09.049>.
65. Dawley R. M. An introduction to unisexual vertebrates. In: *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. Albany ; New York: New York State Museum, 1989, pp. 1–18. (Bulletin / New York State Museum ; no. 466).
66. Fahy E., Martin S., Mulrooney M. Interaction of roach and bream in a Irish reservoir. *Archiv für Hydrobiologie*, 1988, vol. 114, pp. 291–309.
67. Fisher R. A. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press, 1930, 308 p.
68. Ford E. B. *Ecological genetics*. 4th ed. London: Chapman and Hall, 1975, 442 p.
69. Forterre P., Confalonieri F., Charbonnier F., Duguet M. Speculations on the origin of life and thermophily – review of available information on reverse gyrase suggests that hyperthermophilic prokaryotes are not so primitive. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, 1995, vol. 25, iss. 1–3, pp. 235–249. <https://doi.org/10.1007/BF01581587>.
70. Hayden B., Coscia I., Mariani S. Low cytochrome *b* variation in bream *Abramis brama*. *Journal of Fish Biology*, 2011, vol. 78, iss. 5, pp. 1579–1587. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.02941.x>.
71. Hennig W. *Phylogenetic systematics* / D. D. Davis, R. Zangerl (translators). Urbana: Univ. Illinois Press, 1966, 263 p.
72. Inderjit, Cadotte M. W., Colautti R. I. The ecology of biological invasions: past, present and future. In: *Invasive Plants: Ecological and Agricultural Aspects* / Inderjit (Ed.). Basel: Birkhauser Verlag, 2005, pp. 19–44.
73. Imoto J., Saitoh K., Adachi J., Sasaki T., Kartavtsev Yu. P., Chiba S. N., Gotoh R. O., Miya M., Nishida M., Hanzawa N. Phylogenetic position of the Altaic fish genus *Oreoleuciscus* in Leuciscinae based on mitogenome sequences. In: *Modern achievements in population, evolutionary and ecological genetics (MAPEEG-2009)*: Intern. Sympos., Vladivostok, Sept. 6–11, 2009: Progr. & Abstr. Vladivostok, 2009. Available at: http://www.imb.dvo.ru/misc/barcoding/files/MAPEEG-2009/Imoto_et_al._MAPEEG-2009.pps.
74. Kennedy M., Fitzmaurice P. Occurrence of cyprinid hybrids in Ireland. *Irish Naturalists' Journal*, 1973, vol. 17, no. 10, pp. 349–351.
75. Lee H. S., Chen Z. J. Protein-coding genes are epigenetically regulated in *Arabidopsis* polyploids. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*, 2001, vol. 98, no. 12, pp. 6753–6758. <https://doi.org/10.1073/pnas.121064698>.

76. Mulrooney M., Fahy E. Hybridization among three cyprinid species in a Co Dublin reservoir. *Irish Naturalists' Journal*, 1985, vol. 21, no. 11, pp. 470–472.
77. Sax D.F., Stachowicz J.J., Brown J.H., Bruno J.F., Dawson M.N., Gaines S.D., Grosberg R.K. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, vol. 22, no. 9, pp. 465–471. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.06.009>.
78. Schultz R.J. Hybridization, unisexuality and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other vertebrates. *American Naturalist*, 1969, vol. 103, no. 934, pp. 605–619.
79. Schultz R.J. Evolution and ecology of unisexual fishes. In: *Evolutionary Biology*. New York ; London: Plenum Press, 1977, vol. 10, pp. 277–331.
80. Shea K., Chesson P. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, vol. 17, iss. 4, pp. 170–176. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3).
81. Slynko Yu. V., Dgebuadze Yu. Yu., Novitskiy R. A., Kchristov O. A. Invasions of Alien Fishes in the Basins of the Largest Rivers of the Ponto-Caspian Basin: Composition, Vectors, Invasion Routes, and Rates. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2011, vol. 2, no. 1, pp. 49–59. <https://doi.org/10.1134/S2075111711010085>.
82. Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K.B., Tignor M., Miller H.L. (Eds). *Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, 2007. Cambridge ; New York: Cambridge University Press, 2007, 996 p.
83. Song Y., Kim S., Kim J. ROK1, a high-copy-number plasmid suppressor of kem1, encodes a putative ATP-dependent RNA helicase in *Saccharomyces cerevisiae*. *Gene*, 1995, vol. 166, iss. 1, pp. 151–154. [https://doi.org/10.1016/0378-1119\(96\)80010-2](https://doi.org/10.1016/0378-1119(96)80010-2).
84. Stanley S.M. A theory of evolution above the species level. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*, 1975, vol. 72, no. 1, pp. 646–650. <https://doi.org/10.1073/pnas.72.2.646>.
85. Verspoor E., Hammar J. Introgressive hybridization in fishes: the biochemical evidence. *Journal of Fish Biology*, 1991, vol. 39, iss. sA, pp. 309–334. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb05094.x>.
86. Vrijenhoek R. C. Unisexual fish: Model systems for studying ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1994, vol. 25, pp. 71–96.
87. Vrijenhoek R. C. The evolution of clonal diversity in *Poeciliopsis*. In: *Evolutionary genetics of fishes*. New York ; London: Plenum Press, 1984, pp. 399–430.
88. Vrijenhoek R. C., Dawley R. M., Cole C. J., Bogart J. P. A list of the known unisexual vertebrates. In: *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. Albany ; New York: New York State Museum, 1989, pp. 19–23. (Bulletin / New York State Museum ; no. 466).
89. Waddington C. H. *Principles of development and differentiation*. New York: Macmillan Company, 1966, 115 p.
90. Waples R. S., Gaggiotti O. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology*, 2006, vol. 15, iss. 6, pp. 1419–1439. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02890.x>.
91. White M. J. D. *Animal cytology and evolution*. 3rd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1973, 961 p.

**EVOLUTIONARY ECOLOGY OF WATER ANIMALS:
CONCEPT, SUBJECT, EXPERIENCE FOR APPLICATION
IN THE ANALYSIS OF BREEDING SYSTEMS**

Yu. V. Slynko

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: yslynko@mail.ru

The basic concepts in the field of evolutionary ecology are presented. A brief historiography of the question is given, the prerequisites for the emergence of this section of biology are given. The definitions of the subject of the study of the discipline in question, as well as brief characteristics of the objects of study, basic concepts and methodological approaches are given. It is pointed out that evolutionary ecology is a section of evolutionary teaching focused on the study of the adaptation and evolution of communities of species, faunas and biogeocenoses. It is emphasized that the subjects of evolutionary ecology studying are species and their populations as well as communities, cenoses and ecosystems. The main idea of the work is reduced to an attempt to implement the epistemological synthesis of two basic methodological approaches: the ecosystem and population approaches. Two preferential methodological approaches in the field of evolutionary ecology are considered: firstly, it is genetic one, namely, population genetic (based on the dynamics of frequencies of polymorphic genes), molecular genetic (dynamics of pairs of nucleotides) and evolutionary genetic (phylogeography and molecular phylogeny); secondly, it is epigenetic one, in particular, the analysis of the developmental trajectories of morphological structures. The principal characteristics of the evolutionary ecology peculiarities of aquatic animals are postulated. An attempt has been made to justify the fact that the evolutionary ecology of aquatic organisms as a whole is of greater interest for studying the processes of adaptation and evolution than terrestrial. In the aquatic environment, all the factors of abiotics, the type of reproduction and the nature of isolation acquire a somewhat greater significance for evolution. The main items of the subject are provided with research materials, which served as the basis for developing their own ideas about evolutionary ecology. The work is significantly concentrated on the problems of evolutionary and ecological importance of interspecific hybridization, in particular on the effective co-adaptation of the genomes of the crossed species. The combination of heterogeneous genomes among remote hybrids can make the evolution of genomes go along to additional and multipolar orientation, which allows to consider hybrids as a living model for studying the problem of coordinating the work of different genomes in ontogenesis, especially during a critical period of early development. It is assumed that the success of hybridization is provided by the forming of a genetic program of a system response to structural transformations of the genome. The main result of our research in this field has not only been the discovery of a fundamentally new system of vertebrates reproduction, but also the evolutionary-ecological consequences of natural remote hybridization.

Keywords: evolution, ecology, epigenetics, genetics, biosphere, ecosystem, population, species, hydrobiont



UDC 595.371(262.5)

**ON FINDING
OF *MONOCOROPHIUM INSIDIOSUM* CRAWFORD, 1937
(AMPHIPODA, COROPHIIDAE)
IN THE COASTAL WATERS OF CRIMEA (BLACK SEA),
A NEW SPECIES FOR THIS REGION**

© 2018 V. A. Grintsov

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: vgrintsov@gmail.com

Received by the Editor 22.01.2018; after revision 19.04.2018;
accepted for publication 27.04.2018; published online 29.06.2018.

An illustrated description of morphology of *Monocorophium insidiosum* Crawford, 1937 from the Crimean coastal waters is given. In this work, 744 specimens from different locations and substrates of the Crimean coastal waters have been analyzed. The main specific parameters of species from the Crimean coastal waters are as follows: rostrum of males is about one half of first article of antenna I length, dactylus of gnathopod II is equipped with 2–4 additional spines along the inner side (both for males and females). Variability is observed in parameters of the following parts: first article of antenna I peduncle, fourth article of antenna II peduncle, inner side of gnathopod II dactylus, and outer sides of the outer and inner rami of uropod II. Morphological parameters of specimens from the Black Sea, the Mediterranean Sea (literature data), and the North America coast (Vancouver area, literature data) have been compared. Specimens from the Black Sea are morphologically similar, but have some differences from the North American ones. In particular, first article of antenna I peduncle of specimens from the North America have conical process (specimens from the Black Sea have rounded process); fifth article of antenna II peduncle is with proximal medial tooth (specimens from the Black Sea are without proximal medial tooth); and outer ramus of uropod II has medial spine (Mediterranean specimens are without such a spine). These differences should be taken into account when carrying out hydrobiological research.

Keywords: Amphipoda, *Monocorophium*, morphology, Black Sea, Crimea

Amphipoda is an important component of many benthic communities of the coastal waters of Crimea. Corophiidae is a family of Amphipoda which is typical for this region. In the Black Sea, 13 species of this family are registered [1]. Among them, six ones belong to the Ponto-Caspian complex: *Chelicorophium nobile* (G. O. Sars, 1895), *Ch. chelicorne* (G. O. Sars, 1895), *Ch. mucronatum* (G. O. Sars, 1895), *Ch. sowinskyi* (Martynov, 1924), *Ch. curvispinum* (G. O. Sars, 1895), *Ch. robustum* (Sars, 1895) (not found near the coast of Crimea); four species belong to the Atlantic-Mediterranean complex: *Crassikorophium crassicorne* Bruzelius, 1859, *Crassikorophium bonelli* (Milne-Edwards, 1830), *Corophium volutator* (Pallas, 1766), *Corophium orientale* Schellenberg, 1928; one species, *Chelicorophium maeoticum* (Sowinsky, 1898), is endemic to the Black Sea and the Sea of Azov; one species, *Medicorophium runcicorne* Della Valle, 1893, is endemic to the Black and Mediterranean seas; and one species, *Monocorophium acherusicum* (Costa, 1853), is cosmopolitan. *Monocorophium insidiosum* Crawford, 1937 was first revealed near the coasts of Crimea in our samples in 1999 [7]. However, the description and specific features of morphology of this species in this region hadn't been presented before. Detailed morphological description is an important part of a research, as it helps

to analyze variability of morphology of species in different locations of its areal and to differentiate it from other species with close morphology. The aim of this work is to give a detailed morphological description of *M. insidiosum* and to point out its morphological features specific for this region.

MATERIAL AND METHODS

Specimens of *M. insidiosum* were sampled at different locations and on different substrates (artificial constructions and rocks) in the coastal waters of Crimea. The specimens were isolated and put in jars with 75 % ethanol. For identification of specimens and study of their morphology, an optical microscope MBS-9 with the magnification power of 8×2 or 8×4 was used. A standard micrometer eyepiece scale was used for measuring morphological details. Detailed analysis of morphology was carried out using an optical microscope Mikmed-5 with the magnification power of 10×10 or 10×20 .

Specimens from the following locations of Crimea were studied: Sevastopol, Kazach'ya Bay, algae, 2001, 14 spec. (σ ♀); Sevastopol, Kazach'ya Bay, mussel collectors, 2001, 43 spec. (σ ♀); Sevastopol, Kazach'ya Bay, spongia on mussel collector, 2004, 12 spec. (σ ♀); Sevastopol, Martynova Bay, mole fouling, 1999, 56 spec. (σ ♀); Sevastopol, Martynova Bay, mussel collectors, 2000, 77 spec. (σ ♀); Karadag, fouling on rock, 2003, 48 spec. (σ ♀); the Swan Islands, algae on bottom, 2005, 200 spec. (σ ♀); Laspi Bay, pier fouling, 2011, 44 spec. (σ ♀); Opuk Cape, stones on mud, 2011, 250 spec. (σ ♀). Material has been deposited in the collections of Department of Aquaculture and Marine Pharmacology, The A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of Russian Academy of Sciences, #25.1 (curator: Vladimir Grintsov, adds: 2 Nakhimov ave., Sevastopol, 299011, Russia).

For the description of morphology and variability of morphological parameters, specimens from Laspi Bay pier fouling were used as they were richly represented by Amphipoda of different size and sex. The sampling depth varied from 0 to 3 m; the sampling date was June 18, 2011.

RESULTS AND DISCUSSION

Males account for about 60 % of all adult specimens within the representative sample under consideration. The description below proves that they belong to *M. insidiosum*.

Male. Length 4.5 mm. Head. Rostrum about one-half length of first article of antenna I (Fig. 1A).

Antenna I: articles with many setae; first article of peduncle with rounded process proximally (Fig. 1A), with spine ventro-distally (Fig. 1B); flagellum shorter than peduncle with ten articles, some articles with aesthetascs. Antenna II longer than antenna I: fourth article width making one-half of its length; extero-distally with a long-curved tooth having interiorly a small spine with two smaller rounded processes (Fig. 1E) and posterior wide and slightly protruding tooth; flagellum with three articles: first longest, second middle, third rudimentary with two curved spines, of second article length, distally.

Mouthparts. Typical for genus. Maxilla I: inner part rudimentary without setae. Maxilla II: inner part with setae. Maxillipeds: inner plate small.

Pereon. Gnathopod I: smaller than gnathopod II, coxa I antero-ventral corner produced nearly triangular form; merus, ischium and carpus with long plumose setae; propodus expanded, palm with teeth and three spines interiorly (Fig. 2A). Dactylus with teeth about $\frac{2}{3}$ of length interiorly.

Gnathopod II: basis expanded, merus interiorly with two rows of long plumose setae, carpus distally with a row of long plumose setae; propodus proximally ($\frac{1}{4}$ of its length) with a row of long plumose setae; dactylus with one rudimentary and fine additional teeth interiorly (Fig. 2D).

Pereopods III–IV: basis expanded, merus with massive process anteriorly (Fig. 2B). Pereopod V smallest: basis expanded; carpus extero-distally with 3 stout curved spines, more distally with 4 stout curved spines; propodus intero-distally with spine. Pereopod VI: basis expanded, close to oval form; carpus exteriorly with two rows of stout curved spines (four in middle part and five distally); propodus intero-distally with spine (Fig. 2E). Pereopod VII much longer than other pereopods: basis oval with long plumose setae; merus, carpus and propodus long; propodus intero-distally with spine.

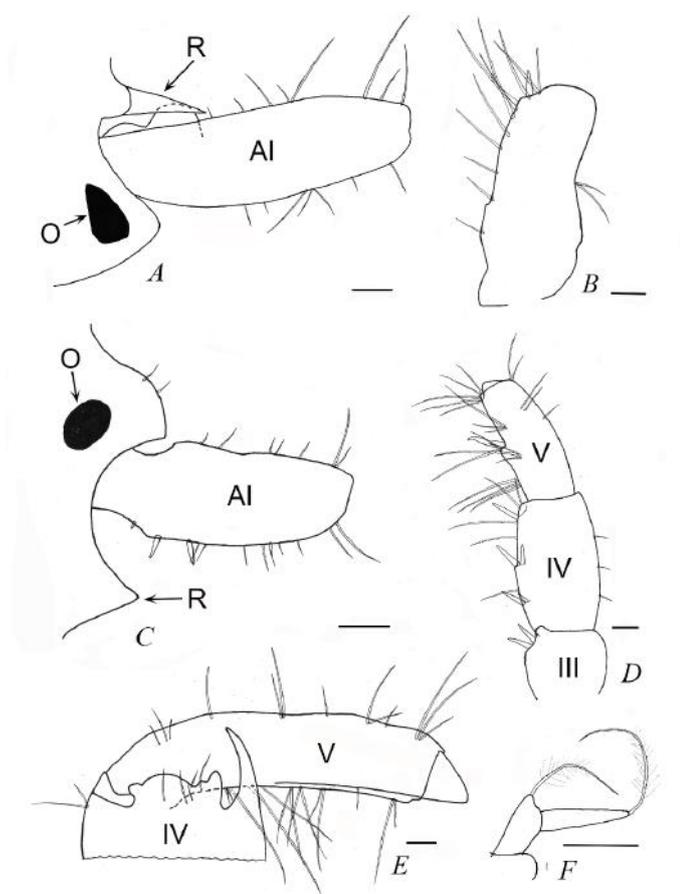


Fig. 1. Details of morphology of the head and mouthparts of *M. insidiosum* specimens. Crimea, Laspi Bay. The length of the specimens is 4.4 mm (male) and 4.5 mm (female). A – fragment of the head and first article of antenna I peduncle, dorsal view, male; B – first article of antenna I peduncle, lateral view, male; C – fragment of head and first article of antenna I peduncle, dorsal view, female; D – third, fourth, and fifth articles of antenna II peduncle, ventral view, female; E – distal part of fourth and fifth articles of antenna II peduncle, lateral view, male; F – mandible palp, female. The scale lines on all panels correspond to 0.1 mm. AI – antenna I; R – rostrum; O – eye; III, IV, V – third, fourth and fifth articles of antenna II peduncle

Рис. 1. Детали морфологии цефалона и ротовых органов исследованных особей *M. insidiosum*. Крым, бухта Ласпи. Самец — 4,4 мм, самка — 4,5 мм. А — элементы головы и первый членик стебелька антенны I самца, вид сверху; В — первый членик стебелька антенны I самца, вид сбоку; С — элементы головы и первый членик стебелька антенны I самки, вид сверху; D — третий, четвёртый и пятый членики стебелька антенны II самки, вид с вентральной стороны; E — дистальный конец четвёртого членика и пятый членик стебелька антенны II самца, вид сбоку; F — пальпс мандибулы самки. Масштабная линейка здесь и далее — 0,1 мм. AI — антенна I; R — рострум; O — глаз; III, IV, V — третий, четвёртый и пятый членики стебелька антенны II

Pleon. Third segment with two rows of setae at post-dorsal edge (Fig. 3).

Epimeral plates close to rounded, third biggest, first smallest. First and second epimeral plates extero-laterally with thin plumose setae. Third epimeral plate extero-laterally with thin setae.

Urosome. All segments fused, uropods arising from lateral notches (Fig. 3). Uropod I: rami $\frac{1}{2}$ of peduncle length (Fig. 4A) extero-distally with broad projection, distally with broad tooth between inner and outer rami, intero-distally with spine; extero-laterally with rows of spines; outer ramus with row of spines exteriorly, with group of stout spines distally and process extero-distally; inner ramus intero-laterally with stout spines, distally with group of stout spines and process (Fig. 4A).

Uropod II smaller than uropod I: peduncle with setae exteriorly and with spine intero-distally; outer ramus shorter than inner ramus, distally with three spines (middle one biggest) and pointed process; inner ramus

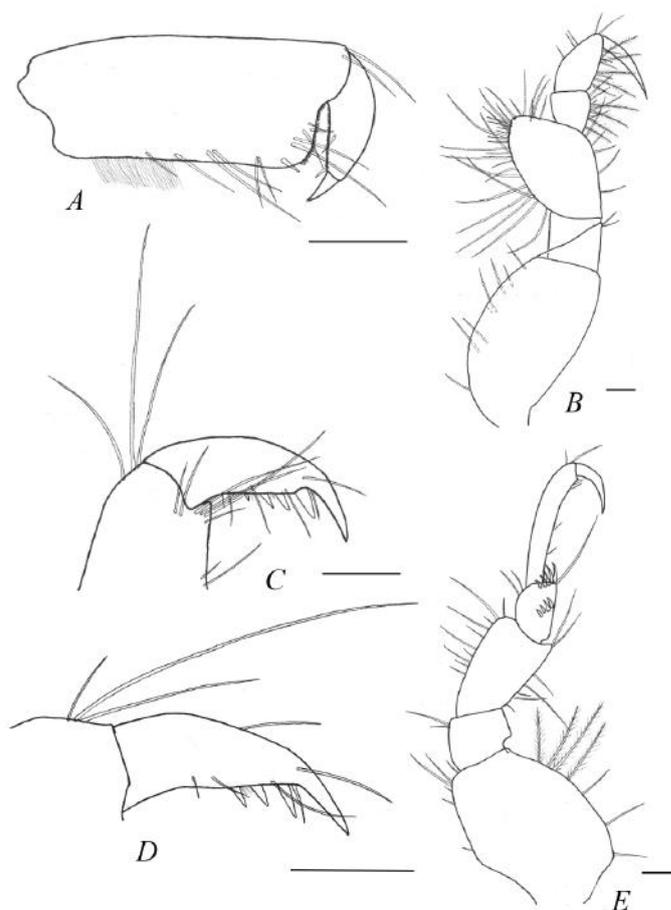


Fig. 2. Morphology of gnathopods and pereopods of *M. insidiosum* specimens. Crimea, Laspi Bay. The length of the specimens is 4.4 mm (male) and 4.5 mm (female). A – gnathopod I, propodus and dactylus, male; B – pereopod III, male; C – gnathopod II, propodus and dactylus, female; D – gnathopod II, propodus and dactylus, male; E – pereopod VI, male

Рис. 2. Детали морфологии гнатоподов и переоподов исследованных особей *M. insidiosum*. Крым, бухта Ласпи. Самец — 4,4 мм, самка — 4,5 мм. А — проподус и коготь гнатопода I самца; В — переопод III самца; С — проподус и коготь гнатопода II самки; D — проподус и коготь гнатопода II самца; E — переопод VI самца

distally with two spines and pointed process (Fig. 4B). Uropod III: peduncle trapezoidal, shorter than rami, extero-distally with small process; ramus rounded, distally with setae (Figs 3, 4). Telson: trapezoidal with two rows of hooks dorsally and two pairs of setae proximally (Fig. 3). Coxal gills on pereopods III–VI.

Female. Length 4.5 mm, 14 eggs. Head. Rostrum length about $\frac{1}{4}$ of that of first peduncle article of antenna I (Fig. 1C).

Antenna I with many setae: first article of peduncle ventrally with three spines, proximal spine tiny (Fig. 1C); flagellum nearly as long as peduncle, with seven articles, some of articles with aethetascus. Antenna II longer than antenna I: third article of peduncle with two stout spines ventro-distally; fourth article with two pairs of spines ventrally and one spine distally; fifth article ventro-medially with spine (Fig. 1D); flagellum with three articles, first longest, third rudimentary with two curved spines of second article length. Gnathopod I smaller than gnathopod II: palm interiorly with 4–5 spines smaller than male's ones. Gnathopod II: basis narrower than male's one, with nearly parallel edges; dactylus interiorly with three additional spines (Fig. 2C). Right uropod II: inner ramus extero-medially with spine, outer ramus extero-medially with two spines (Fig. 4D, arrows). Left uropod II: outer ramus extero-medially with spine; inner ramus medially without spines (Fig. 4C,

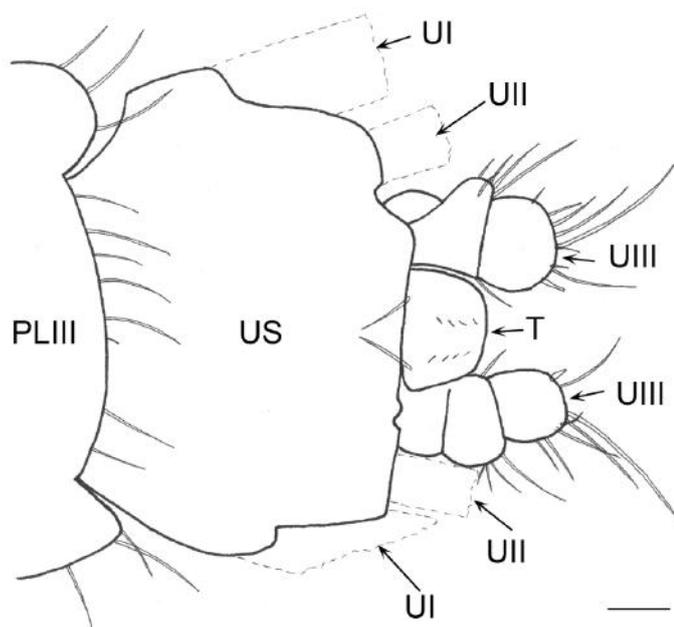


Fig. 3. Morphology of pleosome segment III (PLIII), urosome (US) and telson (T) of *M. insidiosum* male (Crimea, Laspi Bay, 4.4 mm), dorsal view (uropod I (UI) and uropod II (UII) remote, their position is denoted by the dotted line). UIII – uropod III

Рис. 3. Детали морфологии третьего сегмента плеосомы (PLIII), уросомы (US) и тельсона (T) самца *M. insidiosum* (Крым, бухта Ласпи, 4,4 мм), вид сверху (уропода I (UI) и уропода II (UII) удалены, их расположение обозначено пунктирной линией). UIII — уропода III

arrows).

Morphological variability. Laspi Bay. Antenna I of males: first article of peduncle ventro-distally without spine. Antenna I of females: first article of peduncle intero-proximally with 1–3 spines. Antenna II of males: fourth article distally with additional spine with one or two apices. Gnathopod II (males and females): dactylus interiorly with differing number (2–4) of additional spines even for one specimen. Uropod II (males and females): inner and outer ramus medially with 1–2 spines or without spines.

Crimean coastal zone. Antenna I (10 % of adult male length): first article ventrally with 1–2 spines (the Swan Islands; Opuk Cape). Antenna II (about 10 % of adult specimens): fourth article ventrally with small spines (the Swan Islands; Karadag; Sevastopol, Martynova Bay). Gnathopod II (small adult specimens of 2–3 mm length): dactylus interiorly with two spines (the Swan Islands; Karadag; Opuk Cape).

Comparative analysis. Differences in the key parameters of morphology in the original description of *M. insidiosum* specimens from the English Channel [6], those from the Mediterranean Sea [2, 3, 4, 5, 8] and those from our samples have not been revealed. The specimens from our samples are different from the Mediterranean ones in the presence of medial spines on uropod II rami. However, this parameter differs even for one specimen (see *Female* description and *Morphological variability* subsection).

Specimens from the coast of North America [5] differ from those in our samples in some minor details. Antenna I: first article in the North American specimens is with conical process as opposed to rounded process in our specimens. Antenna II: fifth article of the North American specimens is with middle-proximal spine, whereas in our specimens this article is without spine. But as opposed to specimens from the Mediterranean Sea [2, 3, 4, 5, 8], the North American ones have extero-medial spine on outer ramus of uropod II [5]. Thus, specimens from our samples are morphologically closer to the Mediterranean ones.

Habitat. Specimens of this species are found in the coastal zone, at a depth varying from 0 to 5 m, among organisms (predominantly macroalgae) living on artificial constructions and rocks. The maximal number of specimens registered in our samples is 1760 spec.·m² (January 28, 2004, 3 m depth, fouling community

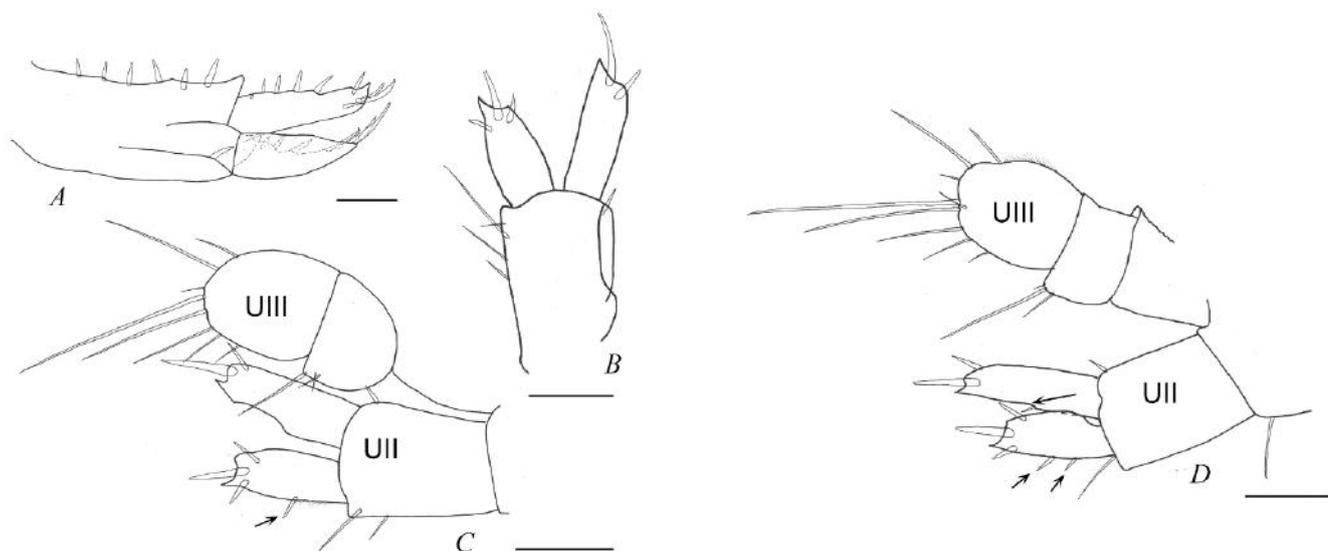


Fig. 4. Morphology of uropods of *M. insidiosum* specimens. Crimea, Laspi Bay. The length of the specimens is 4.4 mm (male) and 4.5 mm (female). A – uropod I, male; B – uropod II, male; C – right uropods II and III, female; D – left uropods II and III, female. UII, UIII – second and third uropods, respectively

Рис. 4. Детали морфологии уропод исследованных особей *M. insidiosum*. Крым, бухта Ласпи. Самец — 4,4 мм, самка — 4,5 мм. А — уропод I самца; В — уропод II самца; С — правые уроподы II и III самки; D — левые уроподы II и III самки. UII — уропод II, UIII — уропод III

of a concrete pier, Laspi Bay, Sevastopol).

CONCLUSIONS

1. The presence of *M. insidiosum* specimens in the coastal waters of Crimea has been proven.
2. Variability of the following morphological parameters of specimens from the coastal waters of Crimea have been revealed: the number of spines of first article of antenna I peduncle vary from 1 to 3; no or 1 additional spine of fourth article of antenna II peduncle have been identified; 2–4 spines on gnathopod II dactylus interiorly have been found; inner and outer rami of uropod II are either with 1–2 extero-medial spines or without spines.
3. Specimens from the coastal waters of Crimea have no key differences from the Mediterranean specimens.
4. Differences in specimens of the coastal waters of Crimea, North America (the Pacific Ocean, Vancouver) [5], and the Mediterranean Sea have been revealed: first article of antenna I is with a conical process in the North American specimens and with a rounded process in Crimean ones; fifth article of antenna II is with middle-proximal spine in the North American specimens and without middle-proximal spine in Crimean ones; outer ramus of uropod II is with medial spine in North American specimens and without spine in Mediterranean ones.

Acknowledgments. We thank Junior Researcher Dmitri Yu. Smirnov from Department of Aquaculture and Marine Pharmacology, The A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of RAS, for sampling at Opuk Cape.

The study was carried out using the materials of IMBR Collection of Hydrobionts of the World Ocean and supported by the Bioresource Collections Support Program of Russian Federal Agency of Scientific Organizations.

REFERENCES / СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Грезе И. И. *Амфиподы Черного моря и их биология*. Киев : Наукова думка, 1977. 156 с. [Greze I.I. *Amfipody Chernogo morya i ikh biologiya*. Kiev: Naukova dumka, 1977, 156 p. (in Russ.)].
2. Грезе И. И. *Высшие ракообразные*. Вып. 5: *Бокоплавы*. Киев : Наукова думка, 1985, 172 с. (Фауна Украины ; Т. 26). [Greze I.I. *Vysshie rakoobraznye*. Iss. 5: *Vokoplavy*. Kiev: Naukova dumka, 1985, 172 p. (Fauna Ukrainy; vol. 26). (in Russ.)].
3. Гурьянова Е. Ф. *Бокоплавы морей СССР*. Ленинград : Изд-во АН СССР, 1951. 1029 с. [Gur'yanova E. F. *Vokoplavy morei SSSR*. Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1951, 1029 p. (in Russ.)].
4. Мордухай-Болтовской Ф. Д., Грезе И. И., Василенко С. В. Отряд амфиподы, или разноногие, – Amphipoda, Decapoda // *Определитель фауны Черного и Азовского морей*. Киев : Наукова думка. 1969. Т. 2. С. 440–525. [Mordukhai-Boltovskoi F. D., Greze I. I., Vasilenko S. V. Otryad amfipody, ili raznonogie, – Amphipoda, Decapoda // *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Kiev: Naukova dumka, 1969, vol. 2, pp. 440–525. (in Russ.)].
5. Bousfield E. L., Hoover P. M. The amphipod superfamily Corophioidea on the Pacific Coast of North America. Part V. Family Corophiidae. Corophiinae, new subfamily. Systematics and distributional ecology. *Amphipacifica: Journal of Systematic Biology*, 1997, vol. 2, no. 3, pp. 7–139.
6. Crawford G. I. A review of the amphipod genus *Corophium*, with notes on the British species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1937, vol. 21, iss. 2, pp. 589–630. <https://doi.org/10.1017/S0025315400053753>.
7. Grintsov V., Sezgin M. *Manual for identification of Amphipoda from the Black Sea*. Sevastopol: Digit Print, 2011, 151 p.
8. Myers A. A. Genus *Corophium* Latreille, 1806. The Amphipoda of the Mediterranean. *Memoires de l'Institut oceanographique*, 1982, vol. 13, pt 1, pp. 185–198.

ОБ ОБНАРУЖЕНИИ

***MONOCOROPHIUM INSIDIOSUM* CRAWFORD, 1937 (AMPHIPODA, COROPHIIDAE)
В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ КРЫМА (ЧЁРНОЕ МОРЕ),
НОВОГО ВИДА ДЛЯ ЭТОГО РЕГИОНА**

В. А. Гринцов

Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия
E-mail: vgrintsov@gmail.com

Приведено описание вида *Monocorophium insidiosum* Crawford, 1937 по материалам, собранным у побережья Крыма. Исследованы 744 особи из различных районов и субстратов. Основные отличительные признаки вида следующие: рострум самцов длинный, около 1/2 длины первого членика стебелька антенны I; коготь гнатопода II вооружён двумя — четырьмя дополнительными шипами по внутреннему краю (самцы, самки). Вариабельности подвержены следующие признаки: вооружение первого членика стебелька антенны I; вооружение четвёртого членика стебелька антенны II; вооружение внутренней стороны когтя гнатопода II; вооружение внешнего края внешней и внутренней ветвей уропода II. В работе сравниваются морфологические признаки особей данного вида с таковыми особей из Средиземного моря (по литературным данным) и тихоокеанского побережья Северной Америки (Ванкувер, по литературным данным). Установлено, что особи из Чёрного моря морфологически сходны со средиземноморскими, но имеют ряд отличий от североамериканских. У североамериканских особей выступ на первом сегменте стебелька антенны I конический (у черноморских особей он закруглённый); пятый членик стебелька антенны II самцов с проксимально-медиальным шипом (у черноморских самцов он отсутствует); присутствует шип в срединной части внешней ветви уропода II (у средиземноморских особей он отсутствует). Указанные различия следует учитывать при работе с гидробиологическим материалом.

Ключевые слова: бокоплавы, *Monocorophium*, морфология, Чёрное море, Крым



УДК 550.47:628.357(262.5)

БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЕДИМЕНТАЦИОННОГО САМООЧИЩЕНИЯ СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ ОТ РАДИОНУКЛИДОВ, РТУТИ И ХЛОРООРГАНИЧЕСКИХ ЗАГРЯЗНИТЕЛЕЙ

© 2018 г. В. Н. Егоров, С. Б. Гулин, Л. В. Малахова, Н. Ю. Мирзоева,
В. Н. Поповичев, Н. Н. Терещенко, Г. Е. Лазоренко,
О. В. Плотыцына, Т. В. Малахова, В. Ю. Проскурнин,
И. Г. Сидоров, А. П. Стецюк, Л. В. Гулина, Ю. Г. Марченко

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

E-mail: egorov.ibss@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.11.2017; после доработки 20.04.2018;
принята к публикации 27.04.2018; опубликована онлайн 29.06.2018.

Работа посвящена изучению характеристик седиментационного самоочищения вод Севастопольской бухты от радиоактивных и консервативных химических загрязняющих веществ. На примере распределения ^{90}Sr , ^{137}Cs , $^{239,240}\text{Pu}$, ^{210}Po , Hg, ΣПХБ₅ и ΣДДТ в поверхностном слое донных осадков в различных акваториях бухты показано, что характеризуемая коэффициентом накопления концентрирующая способность живого и косного вещества в отношении контаминантов является одним из значимых факторов реализации биогеохимического механизма самоочищения вод. Воздействие седиментационных процессов направлено на поддержание радионуклидного и химического гомеостаза морских экосистем по принципу Ле Шателье — Брауна. Установлено, что в современных условиях приоритетными загрязнителями воды и донных отложений Севастопольской бухты являются Hg, ΣПХБ₅ и ΣДДТ.

Ключевые слова: Севастопольская бухта, донные отложения, ^{90}Sr , ^{137}Cs , $^{239,240}\text{Pu}$, ^{210}Po , Hg, хлорорганические загрязнители, биоседиментация, радионуклидный и химический гомеостаз, принцип Ле Шателье — Брауна

Севастопольская бухта относится к акваториям повышенного экологического риска [8, 9], который обусловлен интенсивной техногенной деятельностью на побережье, сбросами в её акваторию значительного количества сточных вод [15], поступлением загрязняющих веществ со стоком реки Чёрной [14] и ограничением её водообмена с внешним рейдом в результате строительства защитных молов. Из-за воздействия перечисленных факторов концентрация многих загрязняющих веществ в воде и донных отложениях бухты существенно превысила фоновые уровни. В сложившихся условиях для сохранения экологически безопасного состояния Севастопольской бухты необходимо нормировать антропогенную нагрузку на её акваторию, которая лимитируется воздействием биогеохимических механизмов самоочищения её вод. По современным представлениям, элиминация консервативных загрязняющих веществ из водной среды обеспечивается седиментационными процессами их депонирования в толще донных отложений в составе биогенных и терригенных взвесей [6].

Целью настоящей работы было изучение характеристик концентрирования ^{90}Sr , ^{137}Cs , $^{239,240}\text{Pu}$, ^{210}Po , Hg, полихлорбифенилов и ДДТ и его метаболитов в седиментационных потоках и влияния этих потоков на интенсивность депонирования загрязняющих веществ в поверхностном слое донных отложений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Севастопольской бухте и в сравнительном плане на шельфе крымского побережья, а также в западной халистатической зоне Чёрного моря в 2001–2011 гг. [6]. Батиметрическая карта Севастопольской бухты с отмеченными на ней источниками сброса сточных вод (•) показана на рис. 1.

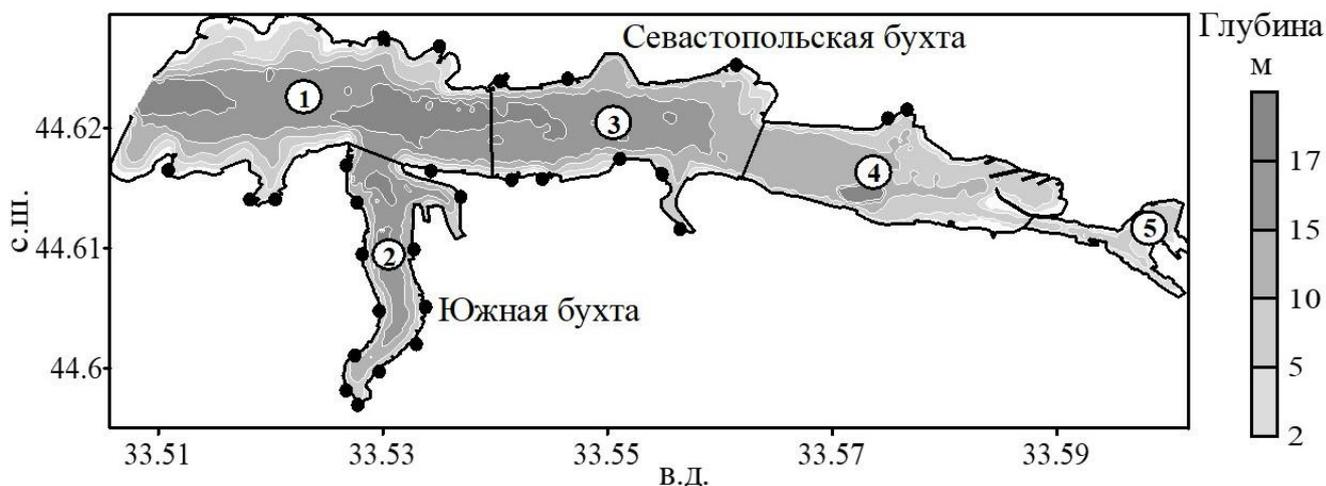


Рис. 1. Батиметрическая карта Севастопольской бухты [19]. Цифрами от 1 до 5 обозначены номера боксов. Чёрными точками показаны места сброса сточных вод [15]

Fig. 1. Bathymetric map of the Sevastopol Bay [19]. Numbers 1–5 indicate the box numbers. Black points show places of sewage discharge [15]

Районирование акваторий бухты сделано с учетом её морфологических характеристик, а также гидрологических и гидрохимических исследований [7, 19]. На карте сплошными линиями ограничены боксы акватории бухты с различными гидродинамическими и гидрохимическими условиями. Морфометрические характеристики боксов представлены в табл. 1.

Таблица 1. Морфометрические характеристики Севастопольской бухты и её боксов [19]

Table 1. Morphometric characteristics of the Sevastopol Bay and its boxes [19]

Номер бокса	Максимальная длина, м	Средняя глубина, м	Площадь поверхности, м ²	Объём, м ³
1	2600	12,0	2 831 750	33 825 650
2	2500	12,8	806 900	10 235 990
3	2100	13,1	1 748 870	22 802 850
4	2200	8,7	1 487 970	12 935 640
5	600	4,7	322 130	1 512 410
Для бухты	7500	11,3	7 197 620	81 312 540

Забортные работы в акватории бухты выполняли, регистрируя координаты станций GPS-навигатором Garmin GPS 12XL, а глубину — эхолотом JRS 48. Для измерения ^{90}Sr , ^{137}Cs , $^{239,240}\text{Pu}$, ^{210}Po использовали общепринятые методики [10, 11, 17, 20, 22]. Ртуть и хлорорганические

соединения (далее — ХОС) в донных отложениях определяли атомно-абсорбционным методом холодного пара и газохроматографическим методом соответственно [21]. Первичную продукцию определяли радиоуглеродным методом, скорость осадконакопления рассчитывали с применением радиотрассерных технологий [1, 2, 3, 12]. Оценки интенсивности общего и биогенного осадконакопления в различных акваториях Севастопольской бухты представлены в табл. 2.

Таблица 2. Скорость осадконакопления, общий седиментационный и биогенный потоки в различных акваториях Севастопольской бухты [4]

Table 2. Sedimentation rate, total and biogenic sedimentation fluxes in different areas of the Sevastopol Bay [4]

Район бухты	Координаты	Глубина, м	Скорость осадконакопления, мм·год ⁻¹	Удельный седиментационный поток / поток биогенного материала, г·м ⁻² ·год ⁻¹
Инкерман	44°36.4' с. ш. 33°36.0' в. д.	4	9,3	<u>7094</u> 2298
Голландия	44°37.3' с. ш. 33°33.7' в. д.	15	3,3	<u>1727</u> 200
Павловский мыс	44°37.1' с. ш. 33°32.1' в. д.	15	2,4	<u>607</u> 110
Константиновский равелин	44°37.5' с. ш. 33°31.3' в. д.	13	4,6	<u>3253</u> 1521
Внешняя акватория Севастопольской бухты	44°37.1' с. ш. 33°28.9' в. д.	22	2,3	<u>664</u> 482

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение концентрации ⁹⁰Sr, ¹³⁷Cs, ^{239,240}Pu, ²¹⁰Po и Hg в поверхностном слое донных отложений различных акваторий бухты показано на рис. 2, а загрязнение бухты суммой пяти конгенов полихлорированных бифенилов (ΣПХБ₅) и суммой ДДТ с метаболитами (ΣДДТ) — на рис. 3.

Полученные по результатам наблюдений (рис. 2 и 3) характеристики седиментационного депонирования радионуклидов в донные отложения севастопольских бухт представлены в табл. 3. В первой графе перечислены номера боксов, обозначающих акватории Севастопольской бухты. Во второй графе даны оценки удельных седиментационных потоков в её акваториях. Следует отметить, что профили вертикального распределения ¹³⁷Cs в Южной бухте методически не могли использоваться для геохронологических целей, так как структура залегания грунтов по всей площади её дна нарушена якорными постановками. Поэтому осадконакопление в Южной бухте было определено как среднее значение данных по скоростям седиментации в боксах 1, 3 и 4 Севастопольской бухты.

Оценки концентраций загрязняющих веществ в поверхностном слое донных отложений (C_{до}) даны в графах 3, 6, 9, 12, 15, 18 и 21 табл. 3, а удельные потоки их депонирования (П_{уд}) в пределах выделенных акваторий отображены в графах 4, 7, 10, 13, 16, 19 и 22. Очевидно, что содержание загрязняющих веществ в поверхностном слое донных отложений определяется концентрацией (C_{сед}) и потоком (v_{сед}) поступления в них седиментов. Поскольку эти параметры для боксов различны, концентрация контаминантов в седиментационном потоке (C_{сед}) может отличаться от их концентрации в поверхностном слое донных осадков. Результаты расчёта концентрации загрязнителей (C_{сед}) в поступающих в донные осадки седиментационных потоках представлены в графах 5, 8, 11, 14, 17, 20 и 23 табл. 3. Графически зависимости между удельным седиментационным потоком (v_{сед}) и удельным потоком депонирования загрязняющих веществ (П_{уд}) показаны на рис. 4.

Таблица 3. Характеристики седиментационного депонирования загрязняющих веществ в донных осадках Севастопольской бухты
Table 3. Characteristics of pollutants sedimentation deposition in Sevastopol Bay bottom sediments

Номер бокса	$V_{сед}^*$, $KT \cdot M^{-2} \cdot год^{-1}$	⁹⁰ Sr			¹³⁷ Cs			^{239,240} Pu			²¹⁰ Po			Hg			ΣПХБ5			ΣДДТ						
		$C_{лю}^{***}$, $BK \cdot KT^{-1}$ сухой массы	$П_{уд}^{***}$, $BK \cdot M^{-2} \cdot год^{-1}$	$C_{сед}^{***}$, $BK \cdot KT^{-1}$	$C_{лю}$, $BK \cdot KT^{-1}$ сухой массы	$П_{уд}$, $BK \cdot M^{-2} \cdot год^{-1}$	$C_{сед}$, $BK \cdot KT^{-1}$	$C_{лю}$, $BK \cdot KT^{-1}$ сухой массы	$П_{уд}$, $BK \cdot M^{-2} \cdot год^{-1}$	$C_{сед}$, $BK \cdot KT^{-1}$	$C_{лю}$, $МКТ \cdot МТ^{-2} \cdot год^{-1}$ сухой массы	$П_{уд}$, $МКТ \cdot МТ^{-2} \cdot год^{-1}$	$C_{сед}$, $МКТ \cdot КТ^{-1}$	$C_{лю}$, $МКТ \cdot КТ^{-1}$ сухой массы	$П_{уд}$, $МКТ \cdot МТ^{-2} \cdot год^{-1}$	$C_{сед}$, $МКТ \cdot КТ^{-1}$	$C_{лю}$, $МКТ \cdot КТ^{-1}$ сухой массы	$П_{уд}$, $МКТ \cdot МТ^{-2} \cdot год^{-1}$	$C_{сед}$, $МКТ \cdot КТ^{-1}$	$C_{лю}$, $МКТ \cdot КТ^{-1}$ сухой массы	$П_{уд}$, $МКТ \cdot МТ^{-2} \cdot год^{-1}$	$C_{сед}$, $МКТ \cdot КТ^{-1}$	$C_{лю}$, $МКТ \cdot КТ^{-1}$ сухой массы	$П_{уд}$, $МКТ \cdot МТ^{-2} \cdot год^{-1}$		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1	1,93	1,5	2,9	1,5	67,5	130	67,5	0,46	0,89	0,46	30,5	58,9	30,5	493	951	493	83	160	83	22	42	22	42	22	42	22
2	0,61	6,2	3,76	6,2	98,7	59,8	98,7	0,53	0,32	0,53	40,3	24,4	40,3	1546	937	1546	844	511	844	90	54	90	54	90	54	90
3	1,17	1,4	1,64	1,4	75	87,8	75	0,49	0,57	0,49	50,2	58,7	50,2	837	979	837	725	848	725	120	140	120	140	120	140	120
4	1,73	1,4	2,42	1,4	142,4	246	142,4	0,32	0,55	0,32	24,7	42,7	24,7	948	1640	948	360	623	360	91	157	91	157	91	157	91
5	7,09	1,3	9,22	1,3	94,1	667	94,1	0,3	2,13	0,3	20,7	146,8	20,7	720	5105	720	118	837	118	21	149	21	149	21	149	21
Среднее для бухты	2,51	2,36	3,99	2,4	95,5	238	95,5	0,42	0,89	0,42	33,3	66,3	33,3	909	1922	909	426	596	426	69	109	69	109	69	109	69

Примечание. * — удельный седиментационный поток; ** — концентрация загрязняющих веществ в донных осадках; *** — удельный поток поступления загрязняющих веществ в донные осадки; **** — концентрация загрязняющих веществ в седиментационном потоке

Note. * — specific sedimentation flux; ** — pollutant concentration in the bottom sediments; *** — specific flux of pollutant input to the bottom sediments; **** — pollutant concentration in the sedimentation flux

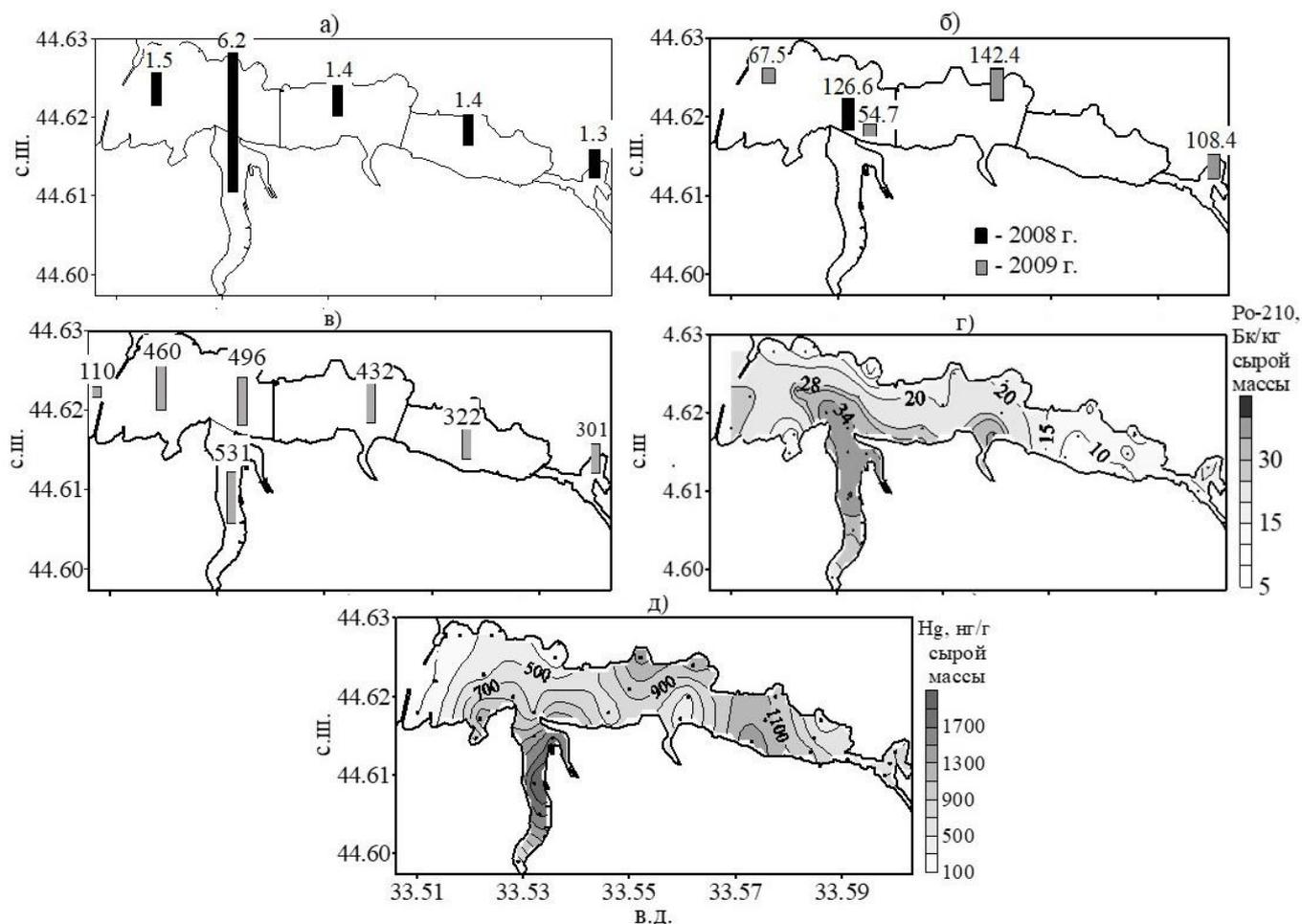


Рис. 2. Распределение в поверхностном слое (0–5 см) донных отложений Севастопольской бухты: а) ^{90}Sr ($\text{Бк}\cdot\text{кг}^{-1}$ сухой массы) в 2008–2010 гг.; б) ^{137}Cs ($\text{Бк}\cdot\text{кг}^{-1}$ сухой массы) в период 2008–2009 гг.; в) $^{239,240}\text{Pu}$ ($\text{мБк}\cdot\text{кг}^{-1}$ сухой массы) в 2009–2011 гг.; г) ^{210}Po ($\text{Бк}\cdot\text{кг}^{-1}$ сухой массы) в 2003 г.; д) общей ртути ($\text{нг}\cdot\text{г}^{-1}$ сырой массы) в 2001 г.

Fig. 2. Distribution of: а) ^{90}Sr ($\text{Bq}\cdot\text{kg}^{-1}$ dry weight) in 2008–2010; б) ^{137}Cs ($\text{Bq}\cdot\text{kg}^{-1}$ dry weight) during 2008–2009; в) $^{239,240}\text{Pu}$ ($\text{mBq}\cdot\text{kg}^{-1}$ dry weight) in 2009–2011; г) ^{210}Po ($\text{Bq}\cdot\text{kg}^{-1}$ dry weight) in 2003; д) total Hg ($\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$ dry weight) in 2001 – in the surface (0–5 cm) layer of bottom sediments in Sevastopol Bay

По рис. 4 видно, что потоки поступления загрязняющих веществ в донные отложения ($\text{П}_{\text{уд}}$) возрастали с увеличением скорости седиментации $v_{\text{сед}}$. Это означает, что всякое повышение $v_{\text{сед}}$ и $\text{С}_{\text{сед}}$ всегда приводило к росту интенсивности их депонирования в толще донных осадков ($\text{П}_{\text{уд}}$). Поэтому представленные на рис. 4 материалы свидетельствуют, что основные биогеохимические механизмы депонирования загрязняющих веществ в донных отложениях связаны с иницирующими седиментацию первично-продукционными процессами, с потоками поступления аллохтонных взвесей в акватории, а также с концентрирующей способностью седиментов в отношении контаминантов.

В соответствии с теоретическими представлениями [5], зависимость потока депонирования загрязняющих веществ в поверхностном слое донных отложений ($\text{П}_{\text{уд}}$) от $v_{\text{сед}}$ описывается соотношением:

$$\text{П}_{\text{уд}} = v_{\text{сед}} \cdot \text{С}_{\text{сед}}, \quad (1)$$

или

$$\text{П}_{\text{уд}} = (a \cdot b \cdot \text{P} + \text{П}_{\text{ал}}) \cdot \text{С}_{\text{сед}}, \quad (2)$$

или

$$\text{П}_{\text{уд}} = (a \cdot b \cdot \text{P} + \text{П}_{\text{ал}}) \cdot \text{K}_{\text{н}} \cdot \text{С}_{\text{w}}, \quad (3)$$

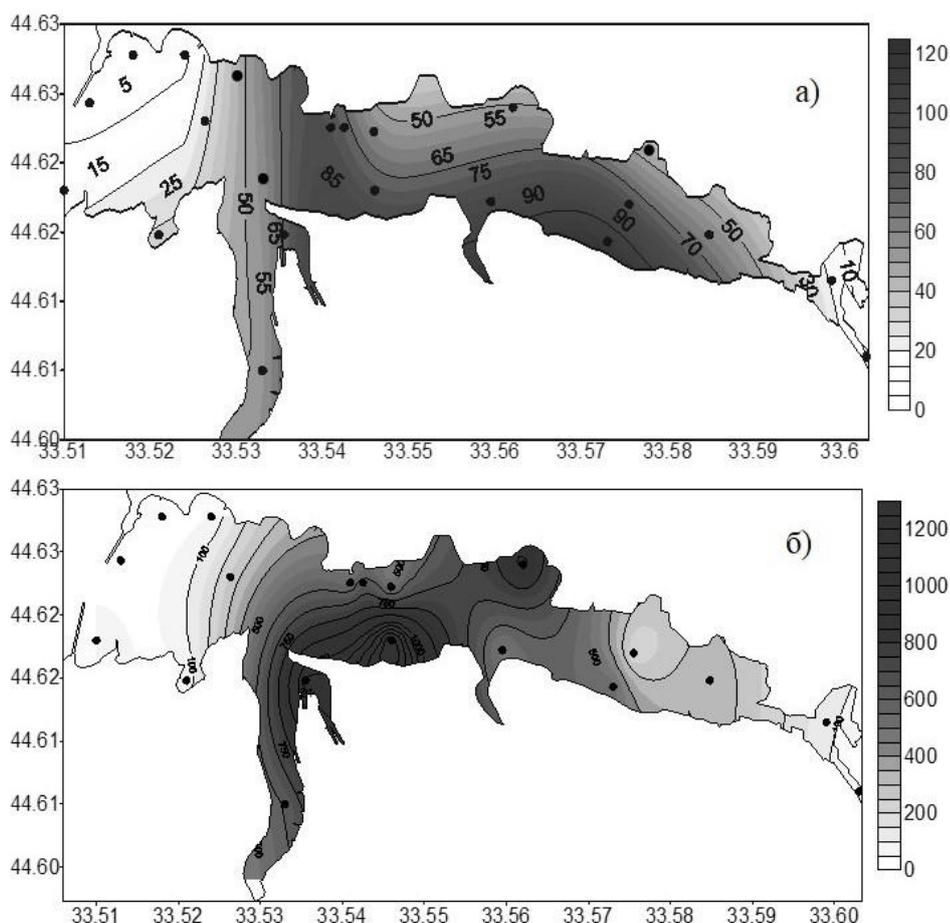


Рис. 3. Распределение Σ ДДТ (а) и Σ ПХБ₅ (б), (нг·г⁻¹ сухой массы) в поверхностном слое донных осадков б. Севастопольской в 2006–2011 гг. Обозначение: ● — место отбора проб. Средняя концентрация Σ ДДТ — (64 ± 10) нг·г⁻¹, Σ ПХБ₅ — (402 ± 45) нг·г⁻¹

Fig. 3. Distribution of Σ DDT (a) and Σ PCB₅ (б), (ng·g⁻¹ dry weight) in the surface layer of bottom sediments in the Sevastopol Bay, in 2006–2011. Symbol: ● – sampling location. The average concentration of Σ DDT was (64 ± 10) ng·g⁻¹, of Σ PCB₅ – (402 ± 45) ng·g⁻¹

где P — удельная первичная продукция (кгС·м⁻²·год⁻¹);

а и b — параметры, учитывающие, соответственно, пересчёт первичной продукции (P) из углеродных единиц в сухую массу взвесей (а), а также часть первичной продукции (б), элиминируемую из водной среды и поступающую в виде осадков в поверхностный слой донных осадков;

$P_{ал}$ — удельный поток аллохтонных осадков (кг·м⁻²·год⁻¹);

C_w — концентрация загрязнителя в водной среде;

K_n — осреднённый коэффициент накопления загрязнителя осадками, определяемый как отношение концентрации загрязнителя в осадках к его концентрации в водной среде (в перерасчёте на сухую массу) [16].

Из соотношений (1–3) видно, что интенсивность потока ($P_{уд}$) в первую очередь определяется изменениями концентрации загрязняющих веществ в акватории (C_w), первичной продукцией (P), поступлением аллохтонных взвесей ($P_{ал}$) и концентрирующей способностью (K_n) биогенных и терригенных взвесей. Антропогенные воздействия приводят, как правило, к возрастанию концентрации загрязнителей в воде, а также к общему повышению трофности вод, связанной с увеличением потока поступления в акватории биогенных элементов и терригенного материала с береговым стоком. В целом антропогенные воздействия увеличивают $P_{уд}$. Естественно, что этот поток уменьшает

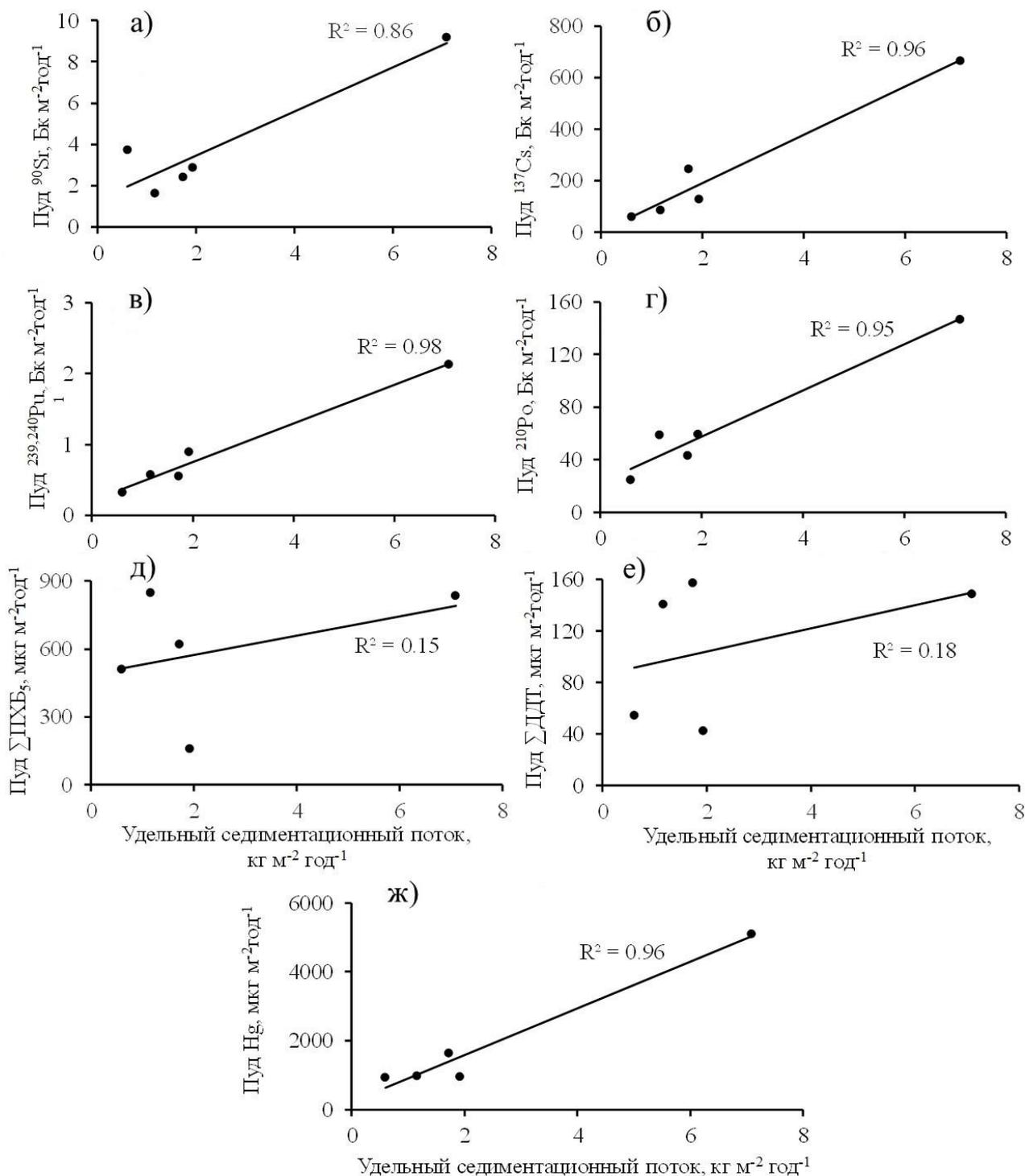


Рис. 4. Зависимость удельных потоков депонирования ^{90}Sr (а), ^{137}Cs (б), $^{239,240}\text{Pu}$ (в), ^{210}Po (г), $\Sigma\text{ПХБ}_5$ (д), $\Sigma\text{ДДТ}$ (е) и ртути (ж) в донные отложения от соответствующих удельных седиментационных потоков ($\text{кг}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$)

Fig. 4. Dependence of ^{90}Sr (а), ^{137}Cs (б), $^{239,240}\text{Pu}$ (в), ^{210}Po (г), ΣPCB_5 (д), ΣDDT (е) and mercury (ж) specific deposition fluxes into the bottom sediments on the corresponding specific sedimentation fluxes ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{y}^{-1}$)

содержание загрязняющих веществ в водной среде, то есть его влияние направлено на компенсацию вызвавших его причин. Поэтому соотношения (1–3) демонстрируют проявление в природных условиях принципа Ле Шателье — Брауна [18], воздействие которого направлено в сторону стабилизации экологического состояния морских экосистем под влиянием факторов загрязнения и гиперэвтрофикации вод.

Следует обратить внимание на тот факт, что на рис. 4 корреляционные отношения между $P_{уд}$ и $v_{сед}$ для ^{90}Sr (а), ^{137}Cs (б), $^{239,240}\text{Pu}$ (в), ^{210}Po (г) и ртути (ж) имеют высокую статистическую значимость ($R^2 = 0,86–0,98$). Это свидетельствует, что они с достаточной степенью адекватности могут быть описаны соотношениями (1–3). В то же время зависимости между скоростью осадконакопления ($v_{сед}$) и поступлением хлорорганических соединений в донные отложения $\Sigma\text{ПХБ}_5$ (рис. 4д) и $\Sigma\text{ДДТ}$ (рис. 4е) отягощены повышенной степенью варибельности ($R^2 = 0,15–0,18$). Этот феномен может найти объяснение, поскольку хлорорганические соединения поступают в морскую среду в составе седиментационного материала, который не десорбирует ХОС в водной среде, а непосредственно депонирует их в толще донных осадков [9]. С учётом отмеченного обстоятельства следует ожидать, что седиментационные потоки ХОС могут быть теоретически отражены только соотношениями (1) и (2).

Рассмотрение соотношений (1–3) в целом привело к обоснованию двух следствий.

1. Впервые стало очевидным, что концентрирующая способность живого вещества, как и сорбирующая способность косного, является одним из самых значимых факторов биогеохимического механизма самоочищения вод. Это позволило интерпретировать такой параметр, как коэффициент накопления (K_n), не только для характеристики радиоэкологических процессов [16] и решения санитарно-гигиенических проблем, но и как важный показатель интенсивности биогеохимических циклов оборота загрязняющих веществ в морской среде.
2. Соотношения (1–3) позволяют определять потоки самоочищения акваторий в результате воздействия биогеохимических процессов по принципу Ле Шателье — Брауна при реализации гомеостаза морских экосистем, а также могут использоваться для оценивания относительной экологической опасности загрязнения вод, особенно для контаминантов, не имеющих нормативных показателей ПДК.

Следствие 2 может быть обосновано на базе следующих соображений. Из соотношений (1–3) вытекает, что величина потока депонирования загрязняющих веществ в толще донных отложений зависит от скорости осадконакопления ($v_{сед}$) и концентрации контаминантов ($C_{сед}$) в седиментационном потоке. Эти параметры определяются, в свою очередь, вкладом первичной продукции ($a \cdot b \cdot P$) и терригенных процессов ($P_{ал}$) в седиментогенез, а также концентрацией загрязняющих веществ (C_w) и коэффициентов их концентрирования или сорбции (K_n) взвесьями. Обычно акватории с антропогенным прессом характеризуются гиперэвтрофикацией вод и повышением в них концентрации загрязняющих веществ. Поэтому данным районам должны соответствовать более высокие потоки седиментационной элиминации загрязняющих веществ из водной среды, чем таковые в экологически более благоприятных или «условно чистых» зонах.

Для проверки адекватности выдвинутой гипотезы нами использованы представленные в табл. 3 данные для Севастопольской бухты и материалы исследований потоков самоочищения вод в условно чистых акваториях Чёрного моря [6]. Результаты сравнительных расчётов сведены в табл. 4.

Из представленных в табл. 4 данных следует, что отношения концентраций различных загрязняющих веществ в седиментационных потоках в Севастопольской бухте и в условно чистых акваториях Чёрного моря значительно различаются.

Графическая интерпретация содержащихся в табл. 4 данных представлена на рис. 5.

Видно (рис. 5), что интенсивность биоседиментационных процессов элиминации ^{90}Sr , ^{137}Cs , $^{239,240}\text{Pu}$ и ^{210}Po из вод Севастопольской бухты лишь незначительно превышает или равна таковой в условно чистых районах Чёрного моря. В то же время соотношение концентраций ртути ($C_{сед2}/C_{сед1}$) в седиментационных потоках бухты в 17,70 раза, а соотношение потоков самоочищения

Таблица 4. Характеристики относительного седиментационного самоочищения вод в Севастопольской бухте**Table 4.** Characteristics of relative sedimentational self-purification in Sevastopol Bay water

Радионуклид	Условно чистая зона [6]			Севастопольская бухта (средние для бухты)		Отношение показателей самоочищения вод	
	Район	$C_{сeд1}^*$, Бк·кг ⁻¹	$P_{уд1}^{**}$, Бк·м ⁻² ·год ⁻¹	$C_{сeд2}^{***}$, Бк·кг ⁻¹	$P_{уд2}^{****}$, Бк·м ⁻² ·год ⁻¹	$C_{сeд2}/C_{сeд1}$	$P_{уд2}/P_{уд1}$
Радионуклиды							
⁹⁰ Sr	Внешний рейд Севастополя	1,92	4,30	2,36	3,98	1,23	0,93
¹³⁷ Cs	То же	64,76	43,00	96,00	238,00	1,48	5,53
^{239,240} Pu	Мыс Херсонес	0,22	0,48	0,42	0,89	1,91	1,85
²¹⁰ Po	Карадаг	38,71	86,90	33,30	66,00	0,86	0,76
Ртуть и хлорорганические соединения							
Загрязняющее вещество	Район	$C_{сeд1}$, мкг·кг ⁻¹	$P_{уд1}$, мкг·м ⁻² ·год ⁻¹	$C_{сeд2}$, мкг·кг ⁻¹	$P_{уд2}$, мкг·м ⁻² ·год ⁻¹	$C_{сeд2}/C_{сeд1}$	$P_{уд2}/P_{уд1}$
Hg	Западная халиста- тическая зона Чёрного моря	51,43	3,60	909,00	1922,00	17,70	533,00
ΣПХБ	Карадаг	1,07	2,40	426,00	596,00	398,00	248,00
ΣДДТ	То же	0,76	1,70	69,00	109,00	91,00	64,00

Примечание. * — концентрация загрязняющих веществ в седиментационном потоке условно чистых зон; ** — удельный поток загрязняющих веществ в поверхностный слой донных отложений условно чистых зон; *** — средняя концентрация загрязняющих веществ в седиментационном потоке Севастопольской бухты; **** — средний удельный поток загрязняющих веществ в поверхностный слой донных отложений Севастопольской бухты

Note. * – pollutant concentration in sedimentation flux in conditionally clean areas; ** – specific flux of pollutants into the upper layer of bottom sediment in conditionally clean areas; *** – average pollutant concentration in sedimentation flux in the Sevastopol Bay; **** – average specific pollutant flux into the upper bottom sediment layer in the Sevastopol Bay

вод ($P_{до2}/P_{до1}$) — соответственно в 533,00 раза выше, чем в условно чистых акваториях. Аналогично для ΣПХБ величины $C_{сeд2}/C_{сeд1}$ и $P_{до2}/P_{до1}$ выше в 398,00 и 248,00 раз соответственно, а для ΣДДТ — в 91,00 и в 64,00 раза по сравнению с показателями условно чистых зон Чёрного моря. Так как в Севастопольской бухте концентрации ртути, ΣПХБ и ΣДДТ в донных осадках значительно выше, чем в условно чистых районах Чёрного моря, то очевидно, что отличие соотношений $C_{сeд2}/C_{сeд1}$ и $P_{до2}/P_{до1}$ может быть индикатором относительной экологической значимости различных загрязняющих веществ. То есть в Севастопольской бухте наиболее экологически значимо её загрязнение ртутью, а также ΣПХБ и ΣДДТ.

Из данных (табл. 4) видно, что в районах, подверженных антропогенному прессу, повышается как концентрация загрязняющих веществ в седиментационных потоках, так и интенсивность их депонирования в донные отложения, что подтверждает достоверность гипотезы о функционировании биогеохимических процессов в соответствии с принципом Ле Шателье — Брауна. Также данные табл. 4 иллюстрируют возможность ранжировать акватории по относительной экологической опасности загрязнения вод.

Следует отметить, что определение потоков биогеохимического самоочищения вод связано с влиянием концентрационных характеристик седиментов в зависимости от изменения содержания контаминантов в водной среде. Из литературных данных известно, что коэффициенты накопления радионуклидов (K) живым и косным веществом морской среды могут достигать 10^5 – 10^6 единиц [16]. В условиях гиперэвтрофикации вод, при удельной массе живого и косного вещества свыше 10 г·м⁻³, пул радионуклидов в нём может превышать 50 % от общего их содержания в водной среде, а коэффициенты накопления радионуклидов гидробионтами в широком диапазоне (вплоть до 10^{-6} – 10^{-4} моль·л⁻¹)

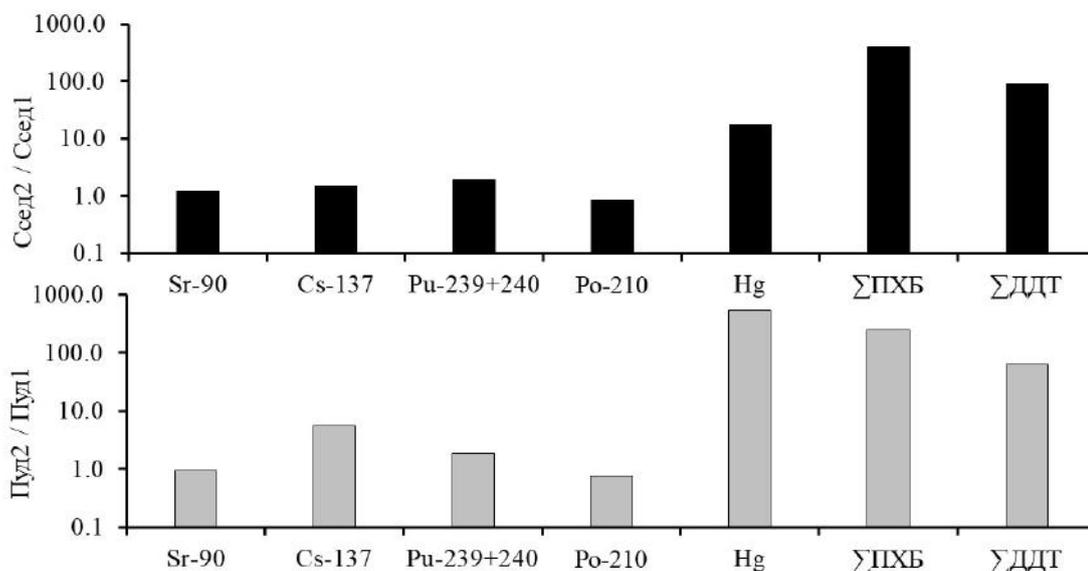


Рис. 5. Гистограммы распределения отношений C_{sed2}/C_{sed1} и F_{sp2}/F_{sp1} для загрязняющих веществ из Севастопольской бухты и условно чистых районов Чёрного моря

Fig. 4. Histograms of C_{sed2}/C_{sed1} and F_{sp2}/F_{sp1} ratio distribution for pollutants of Sevastopol Bay and conditionally clean areas of the Black Sea

не зависят от изменений концентраций их изотопных носителей в воде [16]. Отсюда следует, что концентрирующая способность седиментов линейно связана с концентрацией радионуклидов в воде. Исследования показали, что для тяжёлых металлов зависимости между K_n и C_w описываются уравнениями Фрейндлиха или Ленгмюра [13]. В обоих случаях они отражают влияние фактора сорбционного насыщения, связанного со снижением коэффициентов накопления загрязнителей седиментами.

Выводы:

1. Концентрирующая способность живого вещества, как и сорбирующая способность косного, — один из самых значимых факторов реализации биогеохимического механизма самоочищения вод. Коэффициент накопления (K_n) не только характеризует радиоэкологические процессы, но и является важным показателем интенсивности биогеохимических циклов загрязняющих веществ в морской среде.
2. Воздействие седиментационных процессов в отношении кондиционирования радиоактивного и химического состава вод направлено на поддержание гомеостаза морских экосистем по принципу Ле Шателье — Брауна.
3. Сравнительные оценки концентрации контаминантов в седиментах и потоках их депонирования в толще донных осадков в акваториях с различным антропогенным прессом могут использоваться для определения относительной экологической опасности радиоактивного и химического загрязнения их вод.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Гулин С. Б., Егоров В. Н., Стокозов Н. А., Мирзоева Н. Ю. Определение возраста донных отложений и оценка скорости осадконакопления в прибрежных и глубоководных акваториях Чёрного моря с использованием природных и антропогенных трассеров // *Радиоэкологический отклик Чёрного моря на черномыльскую аварию* / под ред. Г. Г. Поликарпова, В. Н. Егорова. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. С. 499–502. [Gulin S. B.,

- Egorov V. N., Stokozov N. A., Mirzoeva N. Yu. *Opređenje vozrasta donnykh otlozhenii i otsenka skorosti osadkonakopleniya v pribrezhnykh i glubokovodnykh akvatoriyakh Chernogo morya s ispol'zovaniem prirodnykh i antropogennykh trasserov.* In: *Radioekologicheskii otklik Chernogo morya na chernobyl'skiyu aviariyu* / G. G. Polikarpov, V. N. Egorov (Eds). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2008, pp. 499–502. (in Russ.).
2. Гулин С. Б., Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н., Коротков А. А. Геохронологическая оценка радиоактивного загрязнения Чёрного моря // *Чтения памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского: 100-летию со дня рождения Н. В. Тимофеева-Ресовского посвящается.* Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2000. С. 88–99. [Gulin S. B., Polikarpov G. G., Egorov V. N., Korotkov A. A. Geokhronologicheskaya otsenka radioaktivnogo zagryazneniya Chernogo morya. In: *Chteniya pamyati N. V. Timofeeva-Resovskogo: 100-letiyu so dnya rozhdeniya N. V. Timofeeva-Resovskogo posvyashchaetsya.* Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2000, pp. 88–99. (in Russ.).]
 3. Гулин С. Б., Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н., Кривенко О. В., Стокозов Н. А., Жерко Н. В. Изучение сезонной динамики седиментационного выноса взвешенного вещества, биогенных элементов и загрязняющих веществ из поверхностного слоя воды Чёрного моря в период с 1992 по 1994 гг. // *Геохимия.* 1995. Т. 4, № 6. С. 863–873. [Gulin S. B., Polikarpov G. G., Egorov V. N., Krivenko O. V., Stokozov N. A., Zherko N. V. Study of seasonal dynamics of the suspended matter, nutrients and pollutants scavenging out of the Black-Sea surface from 1992 to 1994. *Geokhimiya*, 1995, vol. 4, no. 6, pp. 863–873. (in Russ.).]
 4. Гулин С. Б., Сидоров И. Г., Гулина Л. В. Биогенная седиментация в Черном море: радиотрассерное исследование // *Морской экологический журнал.* 2013. Т. 12, № 2. С. 19–25. [Gulin S. B., Sidorov I. G., Gulina L. V. Biogenic sedimentation in the Black Sea: radiotracer-derived study. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 2, pp. 19–25. (in Russ.).]
 5. Егоров В. Н. Нормирование потоков антропогенного загрязнения черноморских регионов по биогеохимическим критериям // *Экология моря.* 2001. Вып. 57. С. 75–84. [Egorov V. N. Valuation of fluxes of anthropogenic pollution of the Black Sea, using biogeochemical criterions. *Ekologiya morya*, 2001, iss. 57, pp. 75–84. (in Russ.).]
 6. Егоров В. Н., Гулин С. Б., Поповичев В. Н., Мирзоева Н. Ю., Терещенко Н. Н., Лазоренко Г. Е., Малахова Л. В., Плотыцына О. В., Малахова Т. В., Проскурнин В. Ю., Сидоров И. Г., Гулина Л. В., Стецюк А. П., Марченко Ю. Г. Биогеохимические механизмы формирования критических зон в Чёрном море в отношении загрязняющих веществ // *Морской экологический журнал.* 2013. Т. 12, № 4. С. 5–26. [Egorov V. N., Gulin S. B., Popovichev V. N., Mirzoeva N. Yu., Tereshchenko N. N., Lazorenko G. E., Malakhova L. V., Plotitsyna O. V., Malakhova T. V., Proskurnin V. Yu., Sidorov I. G., Gulina L. V., Stetsyuk A. P., Marchenko Yu. G. Biogeochemical mechanisms of formations of critical zone concerning to pollutants in the Black Sea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 4, pp. 5–26. (in Russ.).]
 7. Иванов В. А., Овсяный Е. И., Репетин Л. Н., Романов А. С., Игнатьева О. Г. *Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты и его изменения под воздействием климатических и антропогенных факторов.* Севастополь, 2006. 90 с. (Препринт / НАН Украины, Морской гидрофизический институт). [Ivanov V. A., Ovsyanyi E. I., Repetin L. N., Romanov A. S., Ignat'eva O. G. *Gidrologo-gidrokhimicheskii rezhim Sevastopol'skoi bukhty i ego izmeneniya pod vozdeystviem klimaticheskikh i antropogennykh faktorov.* Sevastopol, 2006, 90 p. (Preprint / NAN Ukrainy, Morskoi gidrofizicheskii institut). (in Russ.).]
 8. Костова С. К., Егоров В. Н., Поповичев В. Н. Многолетние исследования загрязнения ртутью Севастопольских бухт (Чёрное море) // *Экология моря.* 2001. Вып. 56. С. 99–103. [Kostova S. K., Egorov V. N., Popovichev V. N. The long-term investigation of the mercury pollution in the Sevastopol Bay (the Black Sea). *Ekologiya morya*, 2001, iss. 56, pp. 99–103. (in Russ.).]
 9. Малахова Л. В. Распределение полихлорированных бифенилов в поверхностном слое

- донных осадков Севастопольской бухты (Чёрное море) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. Вып. 12. С. 268–272. [Malakhova L. V. Raspredelenie polikhlorirovannykh bifenilov v poverkhnostnom sloe donnykh osadkov Sevastopol'skoi bukhty (Chernoe more). In: *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2005, iss. 12, pp. 268–272. (in Russ.)].
10. *Методические рекомендации по санитарному контролю за содержанием радиоактивных веществ в объектах внешней среды* / под ред. А. Н. Марья, А. С. Зыковой. Москва : МЗ СССР, 1980. 356 с. [*Metodicheskie rekomendatsii po sanitarnomu kontrolyu za sodержaniem radioaktivnykh veshchestv v ob'ektakh vneshnei sredy* / A. N. Marei, A. S. Zyкова (Eds). Moscow: MZ SSSR, 1980, 356 p. (in Russ.)].
11. Мирзоева Н. Ю. Динамика содержания и перераспределения ^{90}Sr в донных отложениях водоёмов Украины после аварии на ЧАЭС // *Системы контроля окружающей среды (Средства, информационные технологии и мониторинг)* : сб. науч. тр. Севастополь, 2010. С. 359–361. [Mirzoeva N. Yu. Dinamika sodержaniya i pereraspredeleniya ^{90}Sr v donnykh otlozheniyakh vodoemov Ukrainy posle avarii na ChAES. In: *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy (Sredstva, informatsionnye tekhnologii i monitoring)*: sb. nauch. tr. Sevastopol, 2010, pp. 359–361. (in Russ.)].
12. Мирзоева Н. Ю., Гулин С. Б., Архипова С. И., Коркишко Н. Ф., Мигаль Л. В., Мосейченко И. Н., Сидоров И. Г. Потoki миграции и депонирования послеаварийных радионуклидов ^{90}Sr и ^{137}Cs в различных районах Чёрного моря (элементы биогеохимических циклов) // *Наукові праці: науково-методичний журнал. Техногенна безпека*. 2013. Т. 210, № 198. С. 45–51. [Mirzoeva N. Yu., Gulin S. B., Arkhipova S. I., Korkishko N. F., Migal' L. V., Moseichenko I. N., Sidorov I. G. Potoki migratsii i deponirovaniya posleavariinykh radionuklidov ^{90}Sr i ^{137}Cs v razlichnykh raionakh Chernogo mora (elementy biogeoхимических tsiklov). *Naukovi pratsi: naukovo-metodichnii zhurnal. Tekhnogenna bezpeka*, 2013, vol. 210, no. 198, pp. 45–51. (in Russ.)].
13. Несмеянов А. Н. *Радиохимия*. Москва : Химия, 1978. 560 с. [Nesmeyanov A. N. *Radiokhimiya*. Moscow: Khimiya, 1978, 560 p. (in Russ.)].
14. Овсяный Е. И., Артеменко В. М., Романов А. С., Орехова Н. А. Сток реки Чёрной, как фактор формирования водно-солевого режима и экологического состояния Севастопольской бухты // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007. Вып. 15. С. 57–65. [Ovsyanyi E. I., Artemenko V. M., Romanov A. S., Orekhova N. A. Stok reki Chernoi, kak faktor formirovaniya vodno-solevogo rezhima i ekologicheskogo sostoyaniya Sevastopol'skoi bukhty. In: *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2007, iss. 15, pp. 57–65. (in Russ.)].
15. Овсяный Е. И., Романов А. С., Миньковская Р. Я., Красновид И. И., Озюменко Б. А., Цымбал И. М. Основные источники загрязнения морской среды Севастопольского региона // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2001. Вып. 2. С. 138–152. [Ovsyanyi E. I., Romanov A. S., Min'kovskaya R. Ya., Krasnovid I. I., Ozyumenko B. A., Tsybmal I. M. Osnovnye istochniki zagryazneniya morskoi sredy Sevastopol'skogo regiona. In: *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2001, iss. 2, pp. 138–152. (in Russ.)].
16. Поликарпов Г. Г. *Радиоэкология морских организмов*. Москва : Атомиздат, 1964. 295 с. [Polikarpov G. G. *Radioekologiya morskikh organizmov*. Moscow: Atomizdat, 1964, 295 p. (in Russ.)].
17. *Радиоэкологический отклик Чёрного моря на черновыльскую аварию* / под ред. Г. Г. Поликарпова, В. Н. Егорова. Севастополь : ЭКОСИ-

- Гидрофизика, 2008. 667 с. [*Radioekologicheskii otklik Chernogo morya na chernobyl'skuyu avariyu* / G. G. Polikarpov, V. N. Egorov (Eds). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2008, 667 p. (in Russ.)].
18. Реймерс Н. Ф. *Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы)*. Москва : Журнал «Россия Молодая», 1994. 367 с. [Reimers N. F. *Ekologiya (teorii, zakony, pravila, printsipy i gipotezy)*. Moscow: Zhurnal "Rossiya Molodaya", 1994, 367 p. (in Russ.)].
19. Стокозов Н. А. Морфометрические характеристики Севастопольской и Балаклавской бухт // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2010. Вып. 23. С. 198–208. [Stokozov N. A. Morfometricheskie kharakteristiki Sevastopol'skoi i Balaklavskoi bukht. In: *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2010, iss. 23, pp. 198–208. (in Russ.)].
20. Терещенко Н. Н. Методика определения трансурановых элементов плутония и америция в объектах окружающей среды // *Радиоэкологический отклик Черного моря на чернобыльскую аварию* / подред. Г. Г. Поликарпова, В. Н. Егорова. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. С. 70–75. [Tereshchenko N. N. Metodika opredeleniya transuranovykh elementov plutoniya i ameritsiya v ob"ektakh okruzhayushchei sredy. In: *Radioekologicheskii otklik Chernogo morya na chernobyl'skuyu avariyu* / G. G. Polikarpov, V. N. Egorov (Eds). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2008, pp. 70–75 (in Russ.)].
21. *Унифицированные методы мониторинга фоновое загрязнение природной среды*. Москва : Гидрометеиздат, 1986. 180 с. [*Unifitsirovannye metody monitoringa fonovogo zagryazneniya prirodnoi sredy*. Moscow: Gidrometeoizdat, 1986, 180 p. (in Russ.)].
22. Chen Q., Aarkrog A., Nielsen S. P., Dahlgaard H. *Procedures for determination of $^{239,240}\text{Pu}$, ^{241}Am , ^{237}Np , $^{234,238}\text{U}$, $^{228,230,232}\text{Th}$, ^{99}Tc , ^{210}Pb - ^{210}Po in environmental materials* / Risø National Laboratory (Roskilde). Roskilde, Denmark: Pitney Bowes Management Services, A/S, 2001, 34 p. (Riso-R-1263(EN)).

**BIOGEOCHEMICAL CHARACTERISTICS
OF THE SEVASTOPOL BAY SEDIMENTATION SELF-PURIFICATION
FROM RADIONUCLIDES, MERCURY AND CHLOROGENIC CONTAMINANTS**

**V. N. Egorov, S. B. Gulin, L. V. Malakhova, N. Yu. Mirzoyeva,
V. N. Popovichev, N. N. Tereshchenko, G. E. Lazorenko,
O. V. Plotitsyna, T. V. Malakhova, V. Yu. Proskurnin, I. G. Sidorov,
A. P. Stetsyuk, L. V. Gulina, Yu. G. Marchenko**

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: egorov.ibss@yandex.ru

The work is focused on the study of characteristics of sedimentational self-purification from radioactive and conservative chemical pollutants in Sevastopol Bay waters. Using data on the distribution of ^{90}Sr , ^{137}Cs , $^{239,240}\text{Pu}$, ^{210}Po , Hg, ΣPCB_5 , and ΣDDT in the surface (0–5 cm) layer of bottom sediments in different areas of the bay, it is shown that the concentrating ability of living and inert matter concerning contaminants (characterized by the concentration coefficient) is one of the major parameters in realization of biogeochemical mechanism of water self-purification. The effect of sedimentation processes is aimed at maintaining the radionuclides and chemical homeostasis of marine ecosystems by the Le Chatelier – Brown principle. Hg, ΣPCB_5 and ΣDDT are shown to be the main pollutants of Sevastopol Bay waters at present.

Keywords: Sevastopol Bay, bottom sediments, ^{90}Sr , ^{137}Cs , $^{239,240}\text{Pu}$, ^{210}Po , Hg, organochlorine contaminants, biosedimentation, radionuclide and chemical homeostasis, Le Chatelier – Brown principle



УДК 595.142.2(261.24)

О ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДАХ ПОЛИХЕТ В РОССИЙСКОЙ ЧАСТИ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКИ

© 2018 г. О. В. Кочешкова, Е. Е. Ежова

Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия

E-mail: okocheshkova@gmail.com

Поступила в редакцию 08.11.2017; после доработки 12.04.2018;
принята к публикации 27.04.2018; опубликована онлайн 29.06.2018.

Климатические изменения и антропогенное воздействие обусловили многочисленные случаи вселения и расширение границ ареалов гидробионтов. В Вислинском и Куршском заливах — солоноватоводных акваториях с развитой портовой инфраструктурой и активным судоходством — в конце XX — начале XXI в. неоднократно были зарегистрированы виды, не отмечавшиеся ранее в районе исследования. Цель настоящей работы — охарактеризовать случаи вселения чужеродных полихет в российской Юго-Восточной Балтике, в т. ч. в Куршском и Вислинском заливах. Материал для исследования — бентосные пробы из российской исключительной экономической зоны в ЮВБ (139 станций, 2001–2016 гг.), из Вислинского (45 станций, 1997–2016 гг.) и Куршского (24 станции, 2001–2016 гг.) заливов. Материал хранится в фондовых коллекциях ИО РАН. Северная часть Куршского залива и юго-западная часть Вислинского охарактеризованы по литературным источникам. С 1880-х гг., т. е. на протяжении более чем 100 лет, полихеты в Вислинском заливе были представлены только *Hediste diversicolor*. С конца XX в. регистрируются новые для региона виды: *Marenzelleria neglecta* (с 1988 г.); *Streblospio benedicti*, *Manayunkia aestuarina*, *Alkmaria romijni* (с середины 1990-х гг.); *Boccardiella ligerica* (с 2008 г. в юго-западной части залива, с 2013 г. в северо-восточной); *Laonome* cf. *calida* (с 2014 г.). В Куршском заливе полихеты (*M. neglecta*) встречаются только в северной (литовской) части акватории. В российской части ЮВБ полихеты р. *Marenzelleria* регистрируются с 1988 г., *M. arctica* — с 2001 г.; *S. benedicti* и *B. ligerica* — с начала XXI в. Итак, в морской акватории ЮВБ зарегистрированы 3 полихеты-вселенца, в Вислинском заливе — 5 видов, в Куршском — 1. Вселившиеся виды — эстуарные, солоноватоводные организмы инфауны, нативный ареал которых — Западная и Восточная Атлантика, юго-западная часть Тихого океана. Показано, что солёностные условия более благоприятны для изучаемых видов в море, трофические — в заливах. Оптимальный для полихет-вселенцев комплекс факторов сложился в мелководном солоноватом Вислинском заливе, благодаря наличию района с солёностью не ниже 3,7–5,9‰, преобладанию мягких илстых осадков, обилию органики, а также отсутствию существенной трофической конкуренции. Приведены сведения о распространении, встречаемости, показателях обилия, статусе популяций полихет-вселенцев.

Ключевые слова: *Marenzelleria*, *Streblospio benedicti*, *Boccardiella ligerica*, *Laonome* cf. *calida*, *Alkmaria romijni*, виды-вселенцы, Юго-Восточная Балтика

На рубеже XX–XXI вв. возросшее количество интродукций морских организмов в мире и, в частности, в Юго-Восточной Балтике (далее — ЮВБ) было связано со строительством новых портов, увеличением интенсивности трансатлантических и трансконтинентальных рейсов (занос с водой и осадками балластных танков, обрастаниями), развитием аквакультуры, а также с глобальными изменениями климата. Массовым вселениям гидробионтов более подвержены мелководные, солоноватоводные, высокоэвтрофные акватории с высокой продуктивностью и сравнительно низким видовым разнообразием,

обычно с развитой портовой инфраструктурой и активным судоходством [2, 8, 24]. Если условия обитания в водоёме-реципиенте находятся в пределах толерантных диапазонов основных для вида-вселенца факторов, он успешно осваивает новую акваторию [2].

В ЮВБ, включая Вислинский и Куршский заливы, в конце XX — начале XXI в. неоднократно зарегистрированы виды полихет, не отмечавшиеся ранее в районе исследования. Цель настоящей работы — охарактеризовать случаи вселения чужеродных полихет в российской Юго-Восточной Балтике, в т. ч. в Куршском и Вислинском заливах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования. Морское побережье Российской Федерации в ЮВБ имеет протяжённость 157 км, включает берега Самбийского полуострова, южной части Куршской косы и северной части Вислинской. Солёность в прибрежной части — 6,5–7,5‰, на глубинах свыше 20 м — 12‰. По величине первичной продукции фитопланктона морские воды района исследования характеризуются как мезотрофные. Преобладают среднезернистые пески, содержание органических веществ в осадке ниже 2%.

В Вислинском заливе доминируют илы, сменяющиеся к берегам песчаными осадками. Содержание в осадке органического вещества — 3–5%. Выражены горизонтальный солёностный градиент и сезонный ход солёности, средняя величина которой составляет 3,8‰.

В Куршском заливе преобладают илистые осадки. Для северной части характерен горизонтальный солёностный градиент от 0,02 в центре до 6–7‰ в районе морского пролива, южная часть практически пресноводна. Куршский залив является гиперэвтрофным.

Данные получены при обработке бентосных проб [5], собранных в ЮВБ в 2001–2016 гг., в северо-восточной (российской) части Вислинского залива в 1997–2016 гг. и в южной (российской) части Куршского залива в 2001–2016 гг. Всего за период исследований обработано 2037 бентосных проб из Вислинского залива, 287 — из ЮВБ и 356 — из Куршского залива. В ЮВБ выполнено 139 станций, в Вислинском заливе — 45, в Куршском заливе — 24, станции с близкими координатами на карте объединены (рис. 1). Северная (литовская) часть Куршского залива и юго-западная (польская) часть Вислинского залива охарактеризованы по литературным источникам. Полученный материал хранится в фондовых коллекциях ИО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав полихет. С 1880-х гг., на протяжении более чем 100 лет, группа полихет в Вислинском заливе была представлена одним видом, *Hediste diversicolor* Müller, 1776 [1, 16, 20, 26, 32]. Количественные характеристики этого аборигенного вида в 1998–2014 гг. варьировали в незначительных пределах. Средняя численность *H. diversicolor* в 1998–2000 гг. составила (351 ± 59) экз.·м⁻², биомасса — $(29,2 \pm 8,7)$ г·м⁻², что соответствует 7% общей биомассы бентоса в заливе.

С конца XX в. отмечены новые для региона виды полихет. В российской части ЮВБ полихет р. *Marenzelleria* регистрировали с 1988 г. [31]. До публикации ревизии р. *Marenzelleria* [27] вид, обитающий в заливе, определяли как *Marenzelleria* cf. *viridis* (Verrill, 1973) [18, 23, 30], позднее — как *M. neglecta*. Переопределение проб по району исследования с 2001 по 2016 г. показало, что все полихеты р. *Marenzelleria* в наших сборах соответствуют виду *M. arctia*. Таким образом, можно констатировать, что с 2001 г. в российских морских водах ЮВБ обитал именно этот вид. В начале XXI в. в морской акватории нами отмечены ещё два вида-вселенца — *S. benedicti* и *B. ligerica* (табл. 1).

В южной (российской) части Куршского залива за 16-летний период наших регулярных сборов полихеты не обнаружены. В северной (литовской) части отмечена *M. neglecta* [15] (табл. 1).

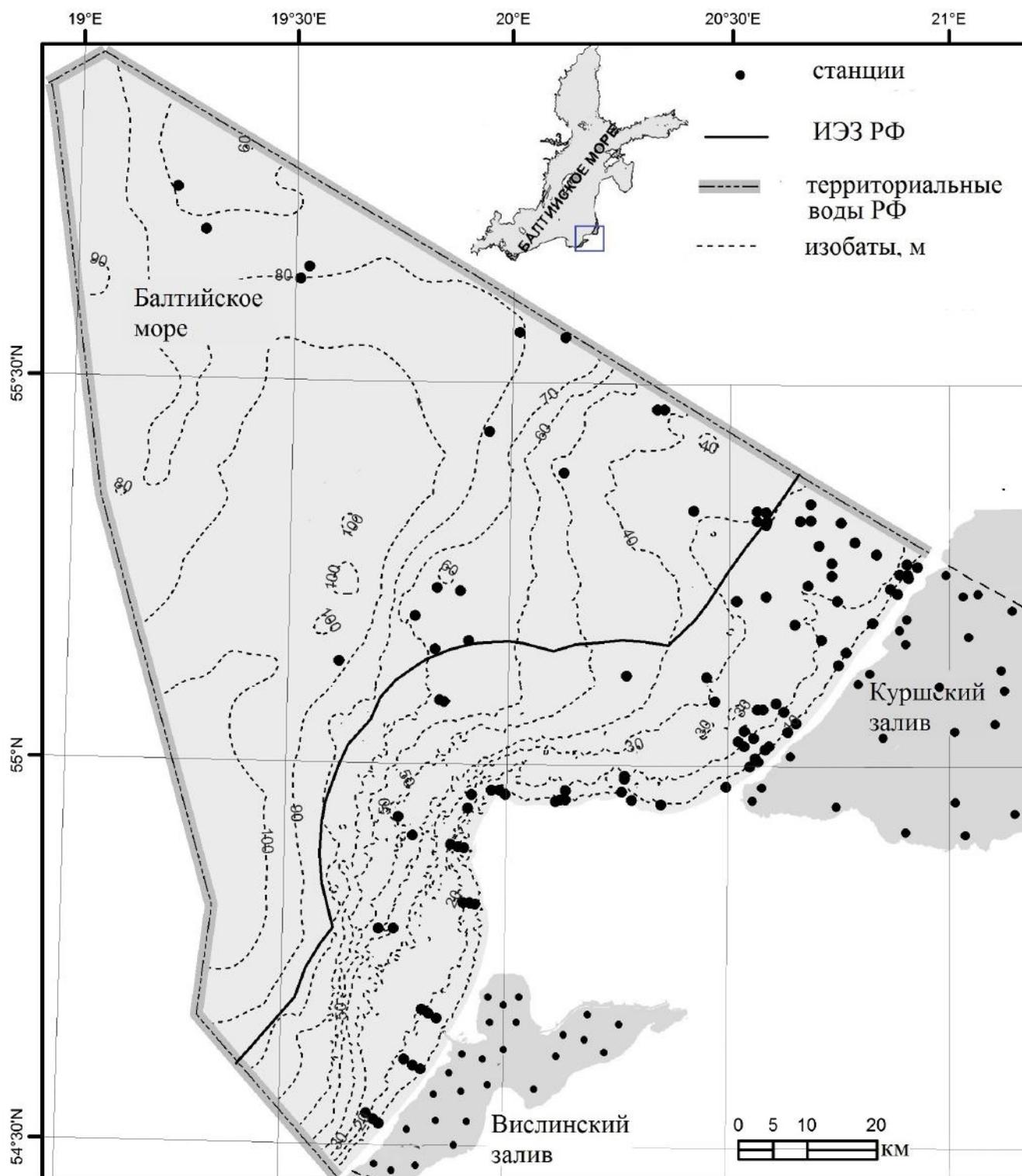


Рис. 1. Карта-схема расположения точек отбора проб

Fig. 1. Location of the sampling sites

Таблица 1. Первые находки и статус популяций полихет-вселенцев в ЮВБ**Table 1.** The first records and the populations status of alien polychaete species in the South-Eastern Baltic Sea

Виды	Вислинский залив			ЮВБ			Куршский залив		
	Первая находка	Статус популяции	Встречаемость	Первая находка	Статус популяции	Встречаемость	Первая находка	Статус популяции	Встречаемость
Кл. Polychaeta									
сем. Spionidae									
<i>Marenzelleria neglecta</i> (Sikorski, Bick, 2004)	1990 г. ²	+	обычен				1990 г.	–	обычен
<i>Marenzelleria arctica</i> (Chamberlin, 1920)				2001 г.	+	обычен			
<i>Boccardiella ligERICA</i> (Ferroniere, 1898)	2013 г. ^{4,5}	+	редкий	2014 г.	+	редкий			
<i>Streblospio benedicti</i> Webster, 1879	1997 г. ³	+	обычен	2001 г.	+	обычен			
сем. Sabellidae									
<i>Laonome cf. calida</i> Cара, 2007	2014 г. ⁵	+	редкий						
сем. Ampharetidae									
<i>Alkmaria romijni</i> Horst, 1919	1997 г. ³	+	редкий						

Примечание. ¹ — по: [15]; ² — по: [31]; ³ — по: [17]; ⁴ — по: [20]; ⁵ — по: [21]; «+» — самовоспроизводящаяся популяция, «-» — псевдопопуляция

Note. ¹ – by: [15]; ² – by: [31]; ³ – by: [17]; ⁴ – by: [20]; ⁵ – by: [21]; ‘+’ – established population, ‘-’ – pseudo-population

В Вислинском заливе нами зарегистрировано пять видов чужеродных полихет: *M. neglecta*, *S. benedicti*, *B. ligERICA*, *A. romijni*, *L. cf. calida* (табл. 1). В настоящий момент *A. romijni* считается криптотогенным видом [19]; мы относим его к видам-вселенцам, поскольку достоверно известно, что с 1889 г. в Южной Балтике вид не встречался [26, 32]. В Балтийском море он отмечен локально на побережье Швеции и Германии, в количествах, не превышающих 100 экз.·м⁻² [29]. Вопрос о нативном ареале и регионе-доноре требует дальнейших исследований.

Большинство вселившихся видов полихет натурализовались и образовали самовоспроизводящиеся популяции [18, 21] (табл. 1). Размножение *A. romijni*, *B. ligERICA* и *Laonome cf. calida* проследить не удалось, поскольку это редкие виды, они встречаются в заливе точечно и нерегулярно. Между тем каждый из них отмечали на протяжении более чем трёх лет. Ежегодно встречаются разновозрастные особи, что позволяет предполагать образование самовоспроизводящихся популяций. Общая характеристика полихет представлена в табл. 2.

Закономерности пространственного распределения. В открытой части ЮВБ наибольшую область распространения имеет *M. arctica*, вид встречается до глубины 70–80 м. *S. benedicti* обитает вдоль всего побережья до глубин 25 м, в то время как *B. ligERICA* отмечена пока только в двух точках на изобате 20 м (рис. 2).

Количественные характеристики приведены в табл. 3 и 4.

В северной части Куршского залива численность *M. neglecta* составляла (250 ± 70) экз.·м⁻² [15].

В Вислинском заливе полихеты встречаются по всей акватории, однако большинство видов отмечены лишь в небольшом, наиболее осолонённом районе, примыкающем к морскому проливу (рис. 2). Количественные характеристики видов, обитающих в заливе, представлены в табл. 5 и 6.

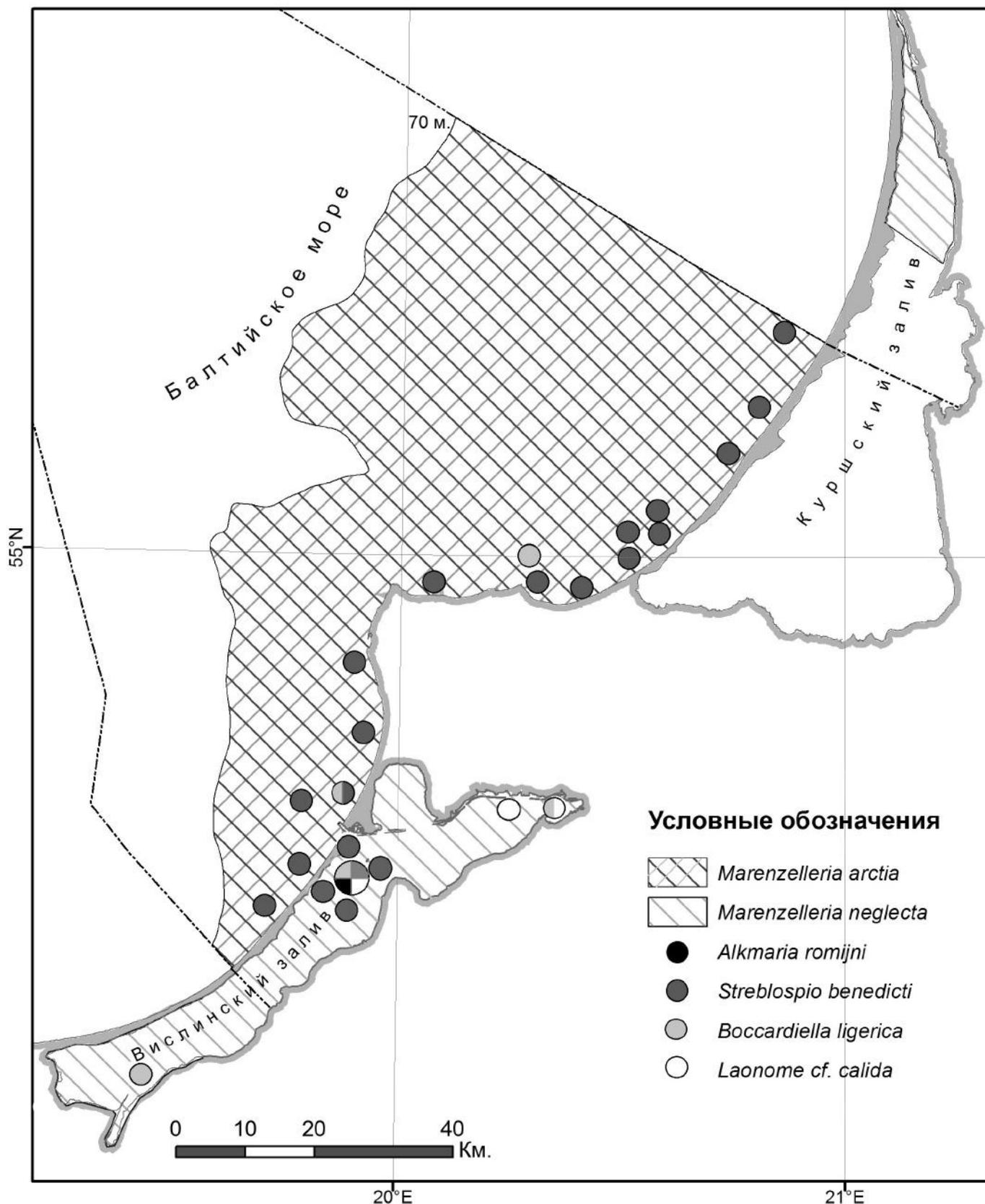


Рис. 2. Карта-схема распространения полихет в ЮВБ. Северная часть Куршского залива — по: [15]; юго-западная часть Вислинского залива — по: [20]; южная часть Куршского и северо-восточная часть Вислинского заливов, ЮВБ — собственные данные

Fig. 2. Schematic map of alien polychaetes distribution in the South-Eastern Baltic Sea. The northern part of the Curonian Lagoon – by: [15]; the South-West Vistula Lagoon – by: [20]; the southern part of the Curonian Lagoon, the north-east part of the Vistula Lagoon, and the South-Eastern Baltic Sea – our data

Таблица 2. Видовой состав и некоторые характеристики чужеродных видов полихет**Table 2.** Species composition and some characteristics of alien polychaete species

Таксоны	Нативный ареал	Жизненная форма	Горизонт осадка, см	Тип питания	Тип развития
<i>M. neglecta</i>	ЗА	Инфауна	0–35	Сф / Д	П
<i>M. arctia</i>	ЗА	Инфауна	0–11	Сф / Д	П
<i>S. benedicti</i>	ЗА	Инфауна	0–3	Сф / Д	Л, П
<i>B. ligerica</i>	ВА	Инфауна	0–5	Сф / Д	П
<i>L. cf. calida</i>	Ю-ЗТО	Инфауна	0–3	Сф / Д	Л
<i>A. romijni</i>	ВА*	Инфауна	0–3	Сф / Д	Л

Примечание. * — в настоящее время вид считается криптогенным, предположительно, нативный ареал — Восточная Атлантика. Сокращения в таблице: ЗА — Западная Атлантика, ВА — Восточная Атлантика, Ю-ЗТО — юго-западная часть Тихого океана, Сф — сестонофагия, Д — детритофагия, П — планктотрофный, Л — лецитотрофный

Note. * – currently, the species is considered to be a cryptogenic, presumably native range is West Atlantic. ‘ЗА’ is Eastern Atlantic, ‘ВА’ is West Atlantic, ‘Ю-ЗТО’ is Southwest Pacific. ‘Сф’ is suspension feeder, ‘Д’ is deposit feeder, ‘П’ is planktotrophic, ‘Л’ is lecithotrophic

Таблица 3. Численность (экз.·м⁻²) чужеродных полихет в ЮВБ**Table 3.** The abundance of alien polychaetes (ind.·m⁻²) in the South-Eastern Baltic Sea

Вид	Год	Численность, экз.·м ⁻²		
		min	max	N ± SE
<i>M. arctia</i>	2001–2014	186	1784	752 ± 200
<i>S. benedicti</i> *	2001–2014	40	4500	664 ± 151
<i>B. ligerica</i> *	2014	–	–	400

Примечание. * — для расчёта средней учитывались только станции, где вид был встречен

Note. * – to calculate the average value, only the stations with the species presence were taken into account

Таблица 4. Биомасса (г·м⁻²) чужеродных полихет в ЮВБ**Table 4.** The biomass of alien polychaetes (g·m⁻²) in the South-Eastern Baltic Sea

Вид	Дата, год / месяц	Биомасса, г·м ⁻²		
		min	max	B ± SE
<i>M. arctia</i>	2001–2014	0,01	8,0	1,2 ± 0,2
<i>S. benedicti</i> *	2001–2014	0,02	15,4	0,5 ± 0,4
<i>B. ligerica</i> *	2016 / VIII	–	–	0,10

Примечание. * — для расчёта средней учитывались только станции, где был встречен вид

Note. * – to calculate the average value, only the stations with the species presence were taken into account

ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее вероятной причиной появления чужеродных видов полихет в ЮВБ, в т. ч. в заливах, считают ненамеренную интродукцию с балластными водами и обрастаниями судов. Исследуемые виды полихет встречаются в разных районах: *A. romijni* — в прибрежных водах Швеции, Дании, Норвегии, Нидерландов и Германии, с 2006 г. — в Марокко [9, 10]; *L. cf. calida* — в эстуариях Австралии, с 2009 г. — в пресноводных и солоноватоводных каналах в Нидерландах [14]. В 2012 г. в заливе Пярну в Северо-Восточной Балтике была обнаружена *Laonome* sp. [22], до этого в Балтийском море был известен лишь один вид этого рода — *L. kroeyeri*, обитающий в Западной Балтике и не проникающий далее Арконского бассейна [22]. *B. ligerica* была отмечена в западной части Атлантического океана

Таблица 5. Численность (экз.·м⁻²) чужеродных полихет в районе обитания в северо-восточной части Вислинского залива**Table 5.** The abundance (ind.·m⁻²) of alien polychaetes in the area of occurrence in the North-Eastern Vistula Lagoon

Вид	Дата, год / месяц	Численность, экз.·м ⁻²		
		min	max	N ± SE
<i>M. neglecta</i>	2010–2012 / VII–VIII	100	2680	302 ± 43
<i>S. benedicti</i>	2005–2006 / V–XI	9	725	114 ± 37
<i>A. romijni</i>	2005–2006 / V–XI	–	–	9
<i>B. ligerica</i>	2016 / VIII	–	–	520
<i>L. cf. calida</i>	2014–2016 / VI–VIII, X	40	320	111 ± 46

Таблица 6. Биомасса (г·м⁻²) чужеродных полихет в районе обитания в северо-восточной части Вислинского залива**Table 6.** The biomass (g·m⁻²) of alien polychaetes in the area of occurrence in the North-Eastern Vistula Lagoon

Вид	Дата, год / месяц	Биомасса, г·м ⁻²		
		min	max	B ± SE
<i>M. neglecta</i>	2010–2012 / VII–VIII	0,2	81,9	4,9 ± 0,9
<i>S. benedicti</i> *	2005–2006 / V–XI	–	–	18·10 ⁻⁶
<i>A. romijni</i>	2005–2006 / V–XI	–	–	0,02
<i>B. ligerica</i>	2016 / VIII	–	–	0,27
<i>L. cf. calida</i> *	2014–2016 / VI–VIII, X	–	–	25·10 ⁻⁵

Примечание. * — масса одной особи в пробе

Note. * – mass of the individual in the sample

вдоль побережья США, в северо-восточной части Тихого океана, в Северном и Балтийском морях [13], *S. benedicti* — в районе Атлантического и Тихоокеанского побережья Северной Америки, в Средиземном, Чёрном, Северном и Балтийском морях [11, 25]. *M. neglecta* регистрировали в водах Атлантического побережья Северной Америки, побережья Калифорнии, США, в канадской части Арктики (порт Тактояктук), Балтийском и Северном морях [27]; *M. arctia* была определена в эстуариях Арктики и Камчатки [3, 27], а с 2009 г. — в глубоководной части Финского залива Балтийского моря [4].

У большинства видов полихет исходным ареалом считается Западная и Восточная Атлантика. С увеличением интенсивности трансокеанических перевозок в начале и середине XX в. исследуемые виды стали регистрировать в прибрежных водах Бельгии, Нидерландов, Германии, Норвегии и Финляндии, а с конца XX — начала XXI в. — в ЮВБ. В морской акватории ЮВБ отмечено три вида-вселенца в группе полихет, в Вислинском заливе — пять, в Куршском — один. Солёностные и трофические условия в открытой части ЮВБ, в Вислинском и Куршском заливах существенно различаются.

Известно, что для перечисленных выше чужеродных видов, которых относят к группе эстуарных солоноватоводных, в период размножения необходима солёность не менее 5‰. В морской акватории района исследования солёность всегда выше данного значения, поэтому она не является лимитирующим фактором в размножении исследуемых видов. В Вислинском заливе в летний период размножения *S. benedicti* и *A. romijni* придонная солёность составляет 4,5‰, при этом она более характерна для небольшого участка акватории, примыкающего к Балтийскому проливу, поэтому район распространения данных видов не увеличивается уже 20 лет.

M. neglecta — доминирующий вид в бентосе Вислинского залива — встречается по всей его акватории. Для него характерны планктотрофный тип личиночного развития и размножение в осенне-зимний период, когда высокая солёность обычна практически для всей центральной части акватории,

что обеспечивает возможность прохождения критических стадий раннего онтогенеза и расселения [28]. В Куршском заливе средняя солёность в южной (российской) части не превышает 0,03 ‰, в северной (литовской) — 4,75 ‰, что недостаточно для успешного размножения *M. neglecta* [12], поэтому вид в заливе представлен псевдопопуляцией, пополнение которой происходит за счёт привнесения личинок с нагонами морской воды [15].

Все рассматриваемые полихеты являются экологически пластичными видами: они способны легко переключаться между типами питания сестонофага-фильтратора и собирающего детритофага, в зависимости от трофической и гидрологической ситуации. В связи с этим обитание в высокоэвтрофных заливах с постоянно высокой концентрацией фитопланктона и мягкими илистыми грунтами, богатыми органическим веществом, благоприятнее для них, чем в море, несмотря на нестабильные солёностные условия. Так, концентрация взвеси в толще вод северо-восточной части Вислинского залива в среднем составляет 31 мг·л⁻¹, содержание органического вещества во взвеси — до 30–50 % [7]. Содержание органического вещества в осадках в заливе составляет в среднем 3–5 %, доходя до 10 %. Это существенно выше, чем в морских прибрежных водах ЮВБ, где содержание взвешенного вещества в придонном слое до изобаты 20 м составляет 0,5–4,5 мг·л⁻¹, а содержание органического углерода в осадках ниже 2 %.

Таким образом, солёностные условия наиболее благоприятны для развития рассматриваемых видов в море, трофические — в заливах. Из трёх исследуемых акваторий в Вислинском заливе зарегистрировано наибольшее число вселившихся и натурализовавшихся видов полихет. Вероятно, это связано с комплексом условий, сложившихся в акватории к концу XX в.: наличием района с постоянно высокой придонной солёностью 3,7–5,9 ‰ на удалении до 3–4 км от Балтийского пролива; преобладанием мягких илистых осадков [7]; благоприятной трофической ситуацией; незначительной конкуренцией за пищевые ресурсы. С 1990-х гг. в заливе практически не отмечаются виды, которые могли бы составить конкуренцию полихетам (*Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Cerastoderma glaucum* и др.) [6, 16].

Таким образом, совокупность антропогенных изменений (смена гидрологического режима, эвтрофирование), абиотических и биотических факторов в Вислинском заливе благоприятствовала вселению и натурализации новых видов полихет. Наиболее подходящими для видов-вселенцев в ЮВБ оказались условия мелководного, солоноватоводного, высокоэвтрофного Вислинского залива.

Выводы:

1. В настоящее время в ЮВБ обитает шесть видов чужеродных полихет, относящихся к трём семействам: Spionidae — *S. benedicti*, *M. neglecta*, *M. arctica*, *B. ligERICA*; Sabellidae — *L. cf. calida*; Ampharetidae — *A. romijni*.
2. Вселившиеся виды — эстуарные, солоноватоводные организмы инфауны, нативный ареал которых находится в Западной и Восточной Атлантике, юго-западной части Тихого океана.
3. В морской акватории ЮВБ отмечены *M. arctica* (встречается до изобаты 70–80 м), *S. benedicti* (до изобаты 25 м), *B. ligERICA* (отмечена лишь в двух точках прибрежной мелководной зоны); в Куршском заливе — *M. neglecta* (встречается только в северной части); в Вислинском заливе — *M. neglecta* (распространена повсеместно), *S. benedicti* (в наиболее осолонённом районе), *B. ligERICA*, *A. romijni*, *L. cf. calida* (отмечаются локально).

Сбор и обработка материала выполнены за счёт бюджетных средств ИО РАН, в т.ч. темы государственного задания № 0149-2018-0012, переопределение видов и анализ материала — при поддержке гранта РФФИ № 17-05-00782/17.

Благодарность. Авторы признательны Н. С. Молчановой (ИО РАН, ЛМЭ) за помощь в определении и измерении полихет р. *Marenzelleria*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Аристова Г. И. *Бентос Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря и его значение в питании рыб* : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.18 / Галина Ивановна Аристова. Калининград : КТИРПиХ, 1973. 287 с. [Aristova G. I. *Bentos Kurshskogo i Vislinskogo zalivov Baltiiskogo morya i ego znachenie v pitanii ryb*. PhD Thesis. Kaliningrad: KTIРPiХ, 1973, 287 p. (in Russ.)].
2. *Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах* / под ред. А. Ф. Алимова, Н. Г. Богущкой. Москва : Тов-во науч. изд. КМК, 2004. 436 с. [Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems / A. F. Alimov, N. G. Bogutskaya (Eds). Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2004, 436 p. (in Russ.)].
3. Жирков И. А. *Полихеты Северного Ледовитого океана*. Москва : Янус-К., 2001. 632 с. [Zhirkov I. A. *Polikhety Severnogo Ledovitogo okeana*. Moscow: Yanus-K., 2001, 632 p. (in Russ.)].
4. Максимов А. А. Крупномасштабная инвазия *Marenzelleria* spp. (Polychaeta; Spionidae) в восточной части Финского залива Балтийского моря // *Российский журнал биологических инвазий*. 2010. № 4. С. 19–31. [Maximov A. A. Large-scale invasion of *Marenzelleria* spp. (Polychaeta, Spionidae) in the Eastern Gulf of Finland (Baltic Sea). *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2010, no. 4, pp. 19–31. (in Russ.)].
5. *Методические рекомендации по сбору и обработке материала при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция*. 2-е изд. / науч. ред.: Г. Г. Винберг, Г. М. Лаврентьева; сост.: А. А. Салазкин, М. Б. Иванова, В. А. Огородникова. Ленинград : ГосНИИОРХ, 1984. 33 с. [Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materiala pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh. Zoobentos i ego produktsiya. 2-e izd. / nauch. red.: G. G. Vinberg, G. M. Lavrent'eva; sost.: A. A. Salazkin, M. B. Ivanova, V. A. Ogorodnikova. Leningrad: GosNIIORKh, 1984, 33 p. (in Russ.)].
6. Рудинская Л. В. Динамика биомассы и численности *Marenzelleria viridis* и ее влияние на структуру бентосного сообщества Вислинского залива // *Виды-вселенцы в европейских морях России* : сб. науч. тр. Апатиты : Изд-во Кольского науч. центра РАН, 2000. С. 193–203. [Rudinskaya L. V. Dinamika biomassy i chislenosti *Marenzelleria viridis* i ee vliyanie na strukturu bentosnogo soobshchestva Vislinskogo zaliva. In: *Vidy-vseleny v evropeiskikh moryakh Rossii*: sb. nauch. tr. Apatity: Izd-vo Kol'skogo nauch. tsentra RAN, 2000, pp. 193–203. (in Russ.)].
7. Чечко В. А. *Процессы современного осадкообразования в Вислинском заливе Балтийского моря* : автореф. дис. ... канд. геолого-мин. наук : 25.00.08. Калининград, 2006. 24 с. [Chechko V. A. *Protsessy sovremennogo osadkoobrazovaniya v Vislinskom zalive Baltiiskogo morya*: avtoref. dis. ... kand. geologomin. nauk: 25.00.08. Kaliningrad, 2006, 24 p. (in Russ.)].
8. *Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы* / под ред. А. Ф. Алимова, С. М. Голубкова. Москва : Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 477 с. [Ekosistema estuariya reki Nevy: biologicheskoe raznoobrazie i ekologicheskie problemy / A. F. Alimov, S. M. Golubkov (Eds). Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2008, 477 p. (in Russ.)].
9. Abdellatif A., Bayed C. First record of *Alkmaria rotijni* Horst, 1919 (Polychaeta: Ampharetidae) from the Mediterranean coast (Smir Lagoon, Morocco). *Marine Life*, 2006, vol. 16, pp. 15–19.
10. Arndt E. A. Ecological, physiological and historical aspects of brackish water fauna distribution. In: Ryland J. S., Tyler P. A. (Eds). *Reproduction, Genetics and Distribution of Marine Organisms*: Proceedings of the 23rd European Marine Biology Symposium, Swansea, 5–9 Sept. 1988, Denmark. Swansea: Olsen & Olsen, 1989, pp. 327–338.
11. Bick A., Gosselck F. Arbeitsschlüssen zur Bestimmung der Polychaeten der Ostsee. *Mitteilungen des Zoologischen Museums Berlin*, 1985, vol. 61, pp. 171–272.

12. Bochert R. *Marenzelleria viridis* (Polychaete: Spionidae): a review of its reproduction. *Aquatic Ecology*, 1997, vol. 31, iss. 2, pp. 163–175. <https://doi.org/10.1023/A:1009951404343>.
13. California Non-native Estuarine and Marine Organisms (Cal-NEMO) / *Boccardiella ligERICA* [Electronic resource]. Available at: <http://invasions.si.edu/nemesis/calnemo/SpeciesSummary.jsp?TSN=67012> [accessed 16.01.2018].
14. Capa M., van Moorsel G., Tempelman D. The Australian feather-duster worm *Laonome calida* Capa, 2007 (Annelida: Sabellidae) introduced into European inland waters? *Bioinvasions Records*, 2014, vol. 3, iss. 1, pp. 1–11. <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2014.3.1.01>.
15. Daunys D., Schiedek D., Olenin S. Species strategy near its boundary: the *Marenzelleria* cf. *viridis* (Polychaeta, Spionidae) case in the south-eastern Baltic Sea. *International Review of Hydrobiology*, 2000, vol. 5, pp. 639–651. [https://doi.org/10.1002/1522-2632\(200011\)85:5/6<639::AID-IROH639>3.0.CO;2-G](https://doi.org/10.1002/1522-2632(200011)85:5/6<639::AID-IROH639>3.0.CO;2-G).
16. Ezhova E., Żmudziński L., Maciejewska K. Long-term trends in macrozoobenthos of the Vistula Lagoon, SE Baltic Sea. Species composition and biomass distribution. *Bulletin of the Sea Fisheries Institute*, 2005, vol. 1 (164), pp. 55–73.
17. Ezhova E. On the records of polychaete species in the Vistula lagoon, the Baltic Sea. In: Brenner U. (Ed.). *Baltic Sea science congress 2001: Past, present and future – A joint venture*, 25–29 November 2001, Stockholm, Sweden: Abstr. vol. Stockholm, 2001, pp. 185.
18. Ezhova E., Spirido O. Patterns of spatial and temporal distribution of the *Marenzelleria* cf. *viridis* population in the lagoon and marine environment in the southeastern Baltic Sea. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 2005, vol. 34, suppl. 1, pp. 209–226.
19. Identification key end: Polychaetes: *Alkmaria romijni*. In: *The European Network on Invasive Alien Species (NOBANIS)* [Electronic resource]. Available at: <https://www.nobanis.org/marine-identification-key/introduction-to-polychaetes/key-polychaetes/key-polychaetes/key/end-alkmaria-romijni> [accessed 21.01.2018].
20. *Integrated water resources and coastal zone management in European lagoons in the context of climate change (LAGOONS)*, 2011 [Electronic resource]. Available at: <http://lagoons.biologiaatua.net/?p=2136> [accessed 21.01.2018].
21. Kocheshkova O. V., Ezhova E. E. On alien polychaete species Russian South-Eastern Baltic and adjacent waters. In: *Invasion of alien species in Holarctic: 5th Intern. Symp. on Biological Invasions*, Uglich, Russia, 25–31 Sept., 2017. Yaroslavl, 2017, pp. 52.
22. Kotta J., Kotta I., Bick A., Bastrop R., Väinölä R. Modelling habitat range and seasonality of a new, non-indigenous polychaete *Laonome* sp. (Sabellida, Sabellidae) in Pärnu Bay, the north-eastern Baltic Sea. *Aquatic Ecology*, 2015, vol. 10, pp. 275–285. <https://doi.org/10.3391/ai.2015.10.3.03>.
23. Kube J., Zettler M., Gosselck F., Ossig S., Powilleit M. Distribution of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae) in the southwestern Baltic Sea in 1993/94 – ten years after introduction. *Sarsia*, 1996, vol. 81, iss. 2, pp. 131–142.
24. Leppäkoski E., Olenin S. Non-native species and rates of spread: lessons from the brackish Baltic Sea. *Biological Invasions*, 2000, vol. 2, iss. 2, pp. 151–163. <https://doi.org/10.1023/A:1010052809567>.
25. Levin L. A. Dispersion, feeding behavior and competition in two spionid polychaetes. *Journal of Marine Research*, 1981, vol. 39, no. 1, pp. 99–117.
26. Riech F. Beiträge zur Kenntnis der litoralen Lebensgemeinschaften in der poly- und mesohalinen Region des Frischen Haffes. *Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zur Königsberg*, 1926, bd. 65, hf. 1, s. 32–47.
27. Sikorski A. V., Bick A. Revision of *Marenzelleria* Mesnil, 1896 (Spionidae, Polychaeta). *Sarsia*, 2004, vol. 89, iss. 4, pp. 253–275. <https://doi.org/10.1080/00364820410002460>.

28. *State of the Coast of the South East Baltic: an indicators-based approach to evaluating sustainable development in the coastal zone of the South East Baltic Sea* / Gilbert C. (Ed.). Gdańsk: Drukarnia WL Publ., 2008, 166 p.
29. *The Marine life information network* [Electronic resource]. Available at: <https://www.marlin.ac.uk/species/detail/1200> [accessed 21.01.2018].
30. Zettler M. L., Daynus D., Kotta J. *Marenzelleria* cf. *viridis*, development and strategies. In: Leppäkoski E., Gollasch S., Olenin S. (Eds). *Invasive aquatic species of Europe: distribution, impacts and management*. Dordrecht: Springer, 2002, pp. 66–75.
31. Żmudziński L., Chubarova-Solovjeva S., Dobrowolski Z., Gruszka P., Olenin S., Wolnomiejski N. Expansion of the Spionid Polychaete *Marenzelleria viridis* in the southern part of the Baltic Sea. In: *Proceedings of the 13th Baltic Marine Biologists Symposium*, Riga – Jurmala, Latvia, August 31 – September 4, 1993. Riga, Latvia, 1996, pp. 127–129.
32. Willer A. Studien Über das Frische Haff. *Zeitschrift für Fischerei und deren Hilfswissenschaften*, 1925, vol. 23, pp. 317–349.

ON ALIEN POLYCHAETE SPECIES OF THE RUSSIAN PART OF SOUTH-EASTERN BALTIC

O. V. Kocheshkova, E. E. Ezhova

P. P. Shirshov Institute of Oceanology RAS, Moscow, Russian Federation

E-mail: okocheshkova@gmail.com

Climatic changes and anthropogenic impact have resulted in numerous cases of introduction and range expansion of hydrobionts. In the late 20th century and in the early 21st century some species, previously not observed in the Vistula and Curonian lagoons (brackish waterbodies with well-developed port infrastructure and active navigation) were recorded more than once in the study area. The aim of this study was to characterize cases of alien polychaete introductions in the Russian part of the South-Eastern Baltic Sea, including shallow lagoons. Samples of zoobenthos, collected in the Russian exclusive economic zone in the South-Eastern Baltic Sea (139 sampling sites, 2001–2016), the North-Eastern Vistula Lagoon (45 s. s., 1997–2016) and the Southern Curonian Lagoon (24 s. s., 2001–2016), were studied. The material is stored in the IO RAS zoological collection. The south-western (Polish) part of the Vistula Lagoon and the northern (Lithuanian) part of the Curonian Lagoon were characterized using previously published data. In the Vistula Lagoon since the 1880s for over a century polychaetes were represented by the only species – *Hediste diversicolor*. Since the end of the 20th century, new species for the region have been registered: *Marenzelleria neglecta* (since 1988); *Streblospio benedicti*, *Manayunkia aestuarina*, *Alkmaria romijni* (since middle 1990s); *Boccardiella ligERICA* (since 2008 in the Polish waters and since 2013 in the Russian waters); *Laonome* cf. *calida* (since 2014). In the Curonian Lagoon polychaetes (the only species, *M. neglecta*) occur in the northern (Lithuanian) part only. In the Russian part of the South-Eastern Baltic polychaetes of *Marenzelleria* genus have been registered since 1988, while *M. arctica* – since 2001, *S. benedicti* and *B. ligERICA* have been recorded since the beginning of the 21st century. Thus, in the marine waters of the South-Eastern Baltic, three alien polychaete species have been recorded, while in the Vistula Lagoon – five, and in the Curonian Lagoon – one species. These introduced species belong to a group of estuarine, brackishwater infaunal organisms, whose native areals are in the Western or Eastern Atlantic and the south-western part of the Pacific Ocean. Salinity conditions have been shown to be the most favorable for aliens in the marine part of the study area, while trophic conditions – in the lagoons. The optimal combination of environmental factors for the aliens has been found to be in the shallow Vistula Lagoon due to an existence of the area with bottom salinity not lower than 3.7–5.9‰, predominance of soft silty sediments, abundance of organic matter, and insignificant competition for food resources. Information on distribution, occurrence, abundance and status of alien populations is given.

Keywords: *Marenzelleria*, *Streblospio benedicti*, *Boccardiella ligERICA*, *Laonome* cf. *calida*, *Alkmaria romijni*, alien species, South-Eastern Baltic Sea



УДК 591.148:574.52(262.54)

РОЛЬ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ФОРМИРОВАНИИ СЕЗОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОЛЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ АЗОВСКОГО МОРЯ

© 2018 г. А. В. Мельник, Ю. Н. Токарев, Ю. Б. Белогурова,
Е. Ю. Георгиева, В. Ф. Жук, М. И. Силаков

Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия
E-mail: melnikalexsand@gmail.com

Поступила в редакцию 20.11.2017; после доработки 15.03.2018;
принята к публикации 27.04.2018; опубликована онлайн 29.06.2018.

Впервые на четырёх гидрографических станциях в Азовском море проведена съёмка полей биолюминесценции, значений температуры и электропроводности и выполнен анализ видового состава микропланктона. В период дневных измерений получены также вертикальные профили фотосинтетически активной радиации. Практически на всех станциях параллельно измерениям поля биолюминесценции осуществлён отбор проб микропланктона сетями Джеди и батометрами для последующего анализа его видового состава и количественного распределения. Исследования проведены в зимний, весенний и летний периоды на унифицированной сетке станций. Зарегистрирована выраженная сезонная изменчивость интегральных величин поля биолюминесценции и его вертикальной структурированности в Азовском море. Минимальные величины интенсивности поля биолюминесценции в Азовском море ($6,05 \cdot 10^{-12}$ Вт·см⁻²·л⁻¹ на глубине 4 м) зафиксированы в зимний период. Основной причиной этого является низкая (0,5–1,5 °С) температура воды в конце января — начале февраля, обусловившая малочисленность светящихся планктонтов. С началом весеннего прогрева вод (температура воды 12,5 °С) интенсифицируется развитие одноклеточного планктона и наблюдается повышение интенсивности биолюминесценции в придонном слое до $34,8 \cdot 10^{-12}$ Вт·см⁻²·л⁻¹. В летний период зафиксированы максимальные величины интенсивности биолюминесценции (до $634,4 \cdot 10^{-12}$ Вт·см⁻²·л⁻¹) при температуре воды в среднем 27,5 °С и максимальной численности и биомассе светящейся фракции фитопланктона. Полученные результаты указывают на корреляцию биолюминесценции и численности планктонных организмов и позволяют рекомендовать этот оптический метод для мониторинга продукционных районов Азовского моря.

Ключевые слова: пелагиаль, фотический слой, фитопланктон, биолюминесценция, вертикальная структура

Биолюминесценция является существенным элементом функционирования пелагических сообществ; её кинетические закономерности тесно связаны с процессами метаболизма и химическими реакциями организмов [3, 5]. Это обусловлено важнейшей экологической ролью света в жизни гидробионтов, в т. ч. в формировании их пространственной неоднородности [9]. Важнейшей энергетической характеристикой поля биолюминесценции (далее — ПБ) является биолюминесцентный потенциал — усреднённый по времени измерения и отнесённый к единице просмотренного объёма лучистый поток, излучаемый организмами, находящимися в объёме, в котором обеспечивается возбуждение их световой энергии:

$$B(p) = \int_0^t B(t) dt, \quad (1)$$

где $B(p)$ — биолюминесцентный потенциал 1-метрового слоя;

t — время нахождения батифотометра в этом слое;

$B(t)$ — интенсивность высвечивания единичного биолюминесцента в темновой камере батифотометра.

Инструментальная оценка интенсивности широко распространённого в Мировом океане ПБ, тесно коррелирующего со структурно-функциональными показателями формирующего его планктона, применяется для выяснения пространственно-временной изменчивости планктонного сообщества на различных масштабах, а также для оперативной оценки его функционального состояния [5, 10].

К сожалению, несмотря на довольно значительный интерес и большую историю исследований ряда абиотических и биологических характеристик Азовского моря [4], данные по параметрам ПБ, тем более по его сезонной вариабельности в Азовском море, до настоящего времени практически отсутствуют [5]. Цель данной работы — проведение по сути пионерских исследований вертикальной структуры и амплитудных параметров биолюминесценции в этом регионе, а также их сопряжённости с гидрологическим режимом и характеристиками фитопланктона на масштабах сезонной изменчивости.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Среди существующих методов измерения сигналов биолюминесценции в пелагиали (буксировка фотометров, вывешивание их на заданном горизонте, установка с помощью специальных ферм на дне и т. д.) в последние годы наиболее перспективным и точным признаётся метод зондирования водной толщи [3, 5]. Суть его состоит в том, что планктонные биолюминесцентные, вносящие основной вклад в формирование биолюминесцентного потенциала пелагиали, высвечиваются, как правило, только при раздражении. Именно поэтому движущийся с постоянной скоростью батифотометр создаёт стандартный уровень механического возбуждения биолюминесцентных, что позволяет корректно сравнивать результаты измерений вертикальной структуры ПБ, выполняемые в разных регионах и при различных условиях.



Рис. 1. Гидробиофизический зонд «Сальпа М»

Fig. 1. Hydrobiophysical complex 'Salpa-M'

Нами применялся метод многократного зондирования [3, 5] от поверхности до дна с учётом малых (10–12 м) глубин на станциях региона Азовского моря. Использовался комплекс «Сальпа-М» [6], позволяющий проводить одновременные измерения биолюминесцентного потенциала исследуемого слоя пелагиали, температуры, гидростатического давления, мутности и фотосинтетически активной радиации (ФАР) (рис. 1). Четыре ряда зачернённых импеллеров, состоящие из двух групп рядов взаимно перпендикулярных углов атаки, образуют подвижную светоловушку, что уменьшает влияние солнечного света. Это обеспечивает при минимальном сопротивлении набегающему потоку водной среды ослабление световой энергии в 2×10^7 раз. Вес прибора не превышает 15 кг, он рассчитан на автономное электропитание 24 В. Дискретность измерений характеристик этим комплексом при зондировании «вниз» со скоростью $1,2 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ составляла 0,25 м. Программным обеспечением она интегрировалась до 1 м. Интервал времени между выполнением очередного профиля составлял три минуты. Методика сбора информации комплексом «Сальпа-М» подробно описана в [6]. В результате обработки сигналов датчиков получали профили биолюминесценции, температуры, солёности, а также рассчитанной по этим параметрам условной плотности воды.

Исследования проводили в зимний, весенний и летний периоды на унифицированной сетке станций (рис. 2). В разные сезоны на четырёх гидрографических станциях получено более 150 профилей интенсивности ПБ, а также значений температуры и электропроводности на горизонтах нахождения прибора. В период дневных измерений собирали также вертикальные профили ФАР.

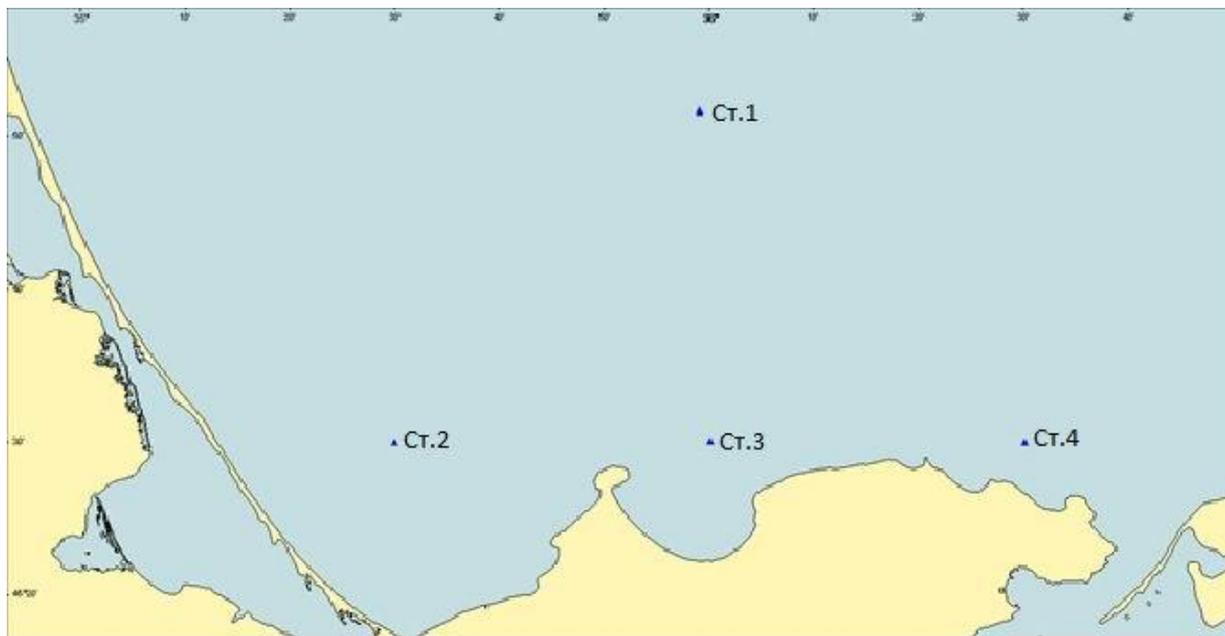


Рис. 2. Карта станций в Азовском море

Fig. 2. Map of stations in the Sea of Azov

Измерения биолюминесценции производили в дневное и ночное время. Известно, что интенсивность биолюминесценции планктонных организмов неодинакова в течение суток, при этом у фитопланктонных биолюминесцентных её изменение за счёт фотоингибирования может достигать двух порядков [7]. Поскольку около 90 % биолюминесцентного потенциала Азово-Черноморского бассейна продуцируется светящимися фитопланктонными организмами, для исключения влияния фотоингибирования нами вычислены коэффициенты суточной изменчивости интенсивности ПБ. Данные не ночных станций были приведены к ночному квазистационарному уровню.

Практически на всех станциях параллельно измерениям ПБ осуществляли отбор проб микропланктона сетями Джеди и 5-литровыми пластиковыми батометрами для последующего анализа его видового состава и количественного распределения. Пробы воды отбирали с приповерхностного горизонта (приблизительно 0,5–1,0 м), а также с горизонта, соответствующего максимуму биолюминесценции. Для обработки использовали традиционную методику обратной фильтрации, но в зависимости от размеров клеток подсчитывали их количество в камерах объёмом 0,1 мл (мелкие) и 0,37 мл (крупные и редкие, 1–3 порции).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные материалы по измеренным абиотическим (температура, солёность), биотическим (численный и видовой состав фитопланктона) и биофизическим (биолюминесценция) характеристикам пелагиали исследованных районов Азовского моря свидетельствуют о значительных колебаниях их количественных показателей в районах исследований в различные сезоны (табл. 1 и 2).

Из табл. 1 следует, что температурный режим Азовского моря характеризуется большой сезонной изменчивостью, свойственной неглубоким водоёмам. Минимальная температура отмечается зимой (январь — февраль), её значения близки к температуре замерзания. Лишь в южной части

Таблица 1. Средние значения биолюминесценции, температуры и солёности на станциях в Азовском море**Table 1.** Average values of bioluminescence, temperature and salinity at stations in the Sea of Azov

	Ст. 1. Глубина 12 м. 45°50.133'N, 36°00.613'E			Ст. 2. Глубина 9 м. 45°30.06'N, 35°30.51'E			Ст. 3. Глубина 10 м. 45°30.01'N, 36°00.16'E			Ст. 4. Глубина 11 м. 45°30.02'N, 36°30.51'E		
	Биолюм., 10^{-12} Вт·см ² ·л ⁻¹	Температура, °С	Солёность, ‰	Биолюм., 10^{-12} Вт·см ² ·л ⁻¹	Температура, °С	Солёность, ‰	Биолюм., 10^{-12} Вт·см ² ·л ⁻¹	Температура, °С	Солёность, ‰	Биолюм., 10^{-12} Вт·см ² ·л ⁻¹	Температура, °С	Солёность, ‰
Зима	2,90	1,14	13,91	4,62	0,50	13,90	4,82	1,17	13,72	3,49	1,35	13,74
Весна	15,64	12,59	13,87	–	–	–	7,43	13,81	13,57	7,99	13,11	13,75
Лето	143,8	28,48	13,53	202,94	27,43	13,46	499,9	27,56	13,66	70,59	27,08	13,65

Таблица 2. Биомасса суммарного фитопланктона и динофитовых водорослей на станциях в Азовском море**Table 2.** Total biomass of phytoplankton and dinoflagellates at stations in the Sea of Azov

Даты выполнения станции	№ станции	Биомасса суммарного фитопланктона, мг·м ⁻³	Биомасса динофитовых, мг·м ⁻³	% динофитовых от суммарного фитопланктона
31.01.2016–01.02.2016	16	876,8	0,0	0,0
	17	1516,3	4,9	0,3
	18	1109,0	17,2	1,5
	19	840,1	6,4	0,8
01.04.2017–02.04.2017	36	807,1	26,5	3,3
	37	1184,0	40,9	3,5
	38	635,2	5,5	0,9
	39	2136,1	10,5	0,5
24.04.2016	23	604,6	147,9	24,5
	24	12,5	2,1	16,7
	25	36,2	4,6	12,8
22.07.2017–23.07.2017	43	4228,9	2323,5	54,9
	44	3590,7	1835,8	51,1
	45	2169,3	720,3	33,2
	46	4559,0	801,7	17,6

моря у Керченского пролива температура воды на поверхности положительна. Летом почти по всему морю устанавливается довольно однородная поверхностная температура. Максимальные величины (до 28,5 °С) отмечаются в поверхностном слое воды в июле.

Изменчивость температуры по вертикали с глубиной обычно незначительна. Зимой в придонных слоях, где наблюдается максимальная плотность воды, температура составляет около 1,7 °С. Летом температура поверхностного слоя в открытой части моря достигает примерно 24–26 °С, а придонного — 20–22 °С (рис. 3). Весной и летом (март — август) поверхностная температура воды отличается от придонной примерно на 1 °С, и такое распределение температур сохраняется до первого значительного шторма.

Гидрохимические особенности Азовского моря формируются в первую очередь под влиянием обильного притока речных вод (до 12 % объёма воды) и затруднённого водообмена с Чёрным морем. Вся центральная часть моря однородна по солёности, которая здесь составляет 13,0–13,5 ‰, хотя имеются линзы более плотной воды с солёностью до 14,0 ‰. В прикерченском районе Азовского моря, куда поступает более солёная черноморская вода, показатель достигает 15,5 ‰. Весной и в начале лета, вследствие таяния льдов и большого притока речных вод, солёность понижается до 12,8 ‰ (рис. 4). В осенний и зимний периоды она практически одинакова от поверхности до дна.

Наблюдается достаточно выраженное соответствие количественного и качественного состава фитопланктона зарегистрированным значениям интенсивности биолюминесценции (табл. 1 и 2). При этом минимальные величины интенсивности ПБ в Азовском море зафиксированы в зимний период, когда их значение не превышало $6,05 \cdot 10^{-12}$ Вт·см²·л⁻¹ на глубине 4 м. Основной причиной является, вероятно, низкая (0,5–1,5 °С) температура воды в это время года, что приводит практически к полному отсутствию фитопланктонных биолюминесцентных (табл. 2). В этот период в юго-западной части Азовского моря наблюдалось бурное развитие мелкоклеточной диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, численность которой достигала 2160,2 млн кл. · м⁻³, а биомасса — 924,7 мг·м⁻³. В центральной части моря также зафиксировано массовое развитие этой водоросли, но наряду с доминированием других диатомовых — *Thalassiosira parva* Proshkina-Lavrenko, *Cyclotella caspia* Grunow и *Pseudosolenia calcaravis* (Schultze) Sundström.

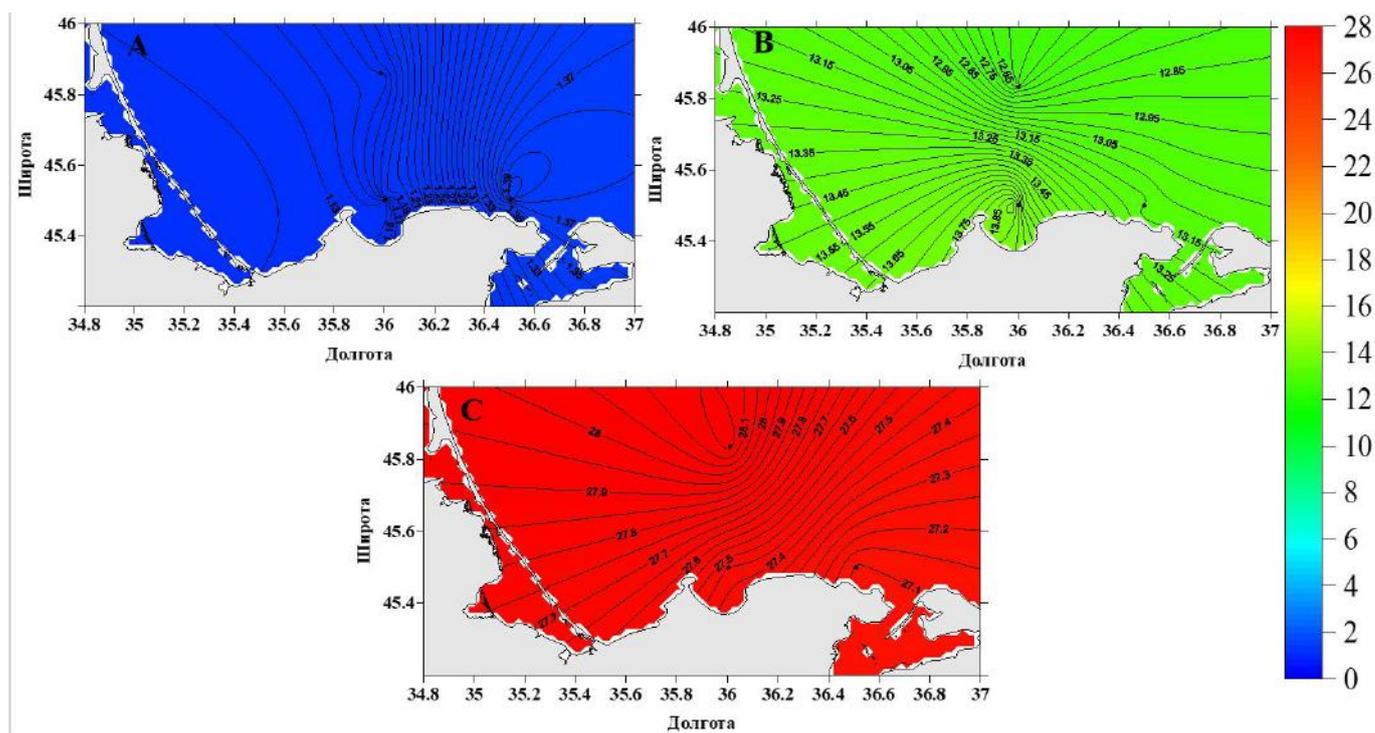


Рис. 3. Среднее значение температуры (°С) в слое 0–10 метров. А — зима, В — весна, С — лето

Fig. 3. The average temperature (°C) in the 0–10 meter layer. A – winter, B – spring, C – summer

Весенний период характеризуется иным типом вертикальной структуры ПБ, что обусловлено началом прогрева вод и интенсификацией развития одноклеточного планктона (рис. 5). В частности, отмечено повышение интенсивности биолюминесценции в придонном слое до $34,8 \cdot 10^{-12}$ Вт·см²·л⁻¹ при температуре воды 12,5 °С, более близкой к оптимальной для жизнедеятельности фитопланктона Азово-Черноморского бассейна [1, 2]. Изменилась и видовая структура фитопланктонного сообщества. Так, в ранневесенний период (март — апрель) в исследуемом районе зафиксировано «цветение воды», вызванное развитием той же водоросли, что и зимой, — *S. costatum* (до 4114,0 млн кл. · м⁻³ численностью

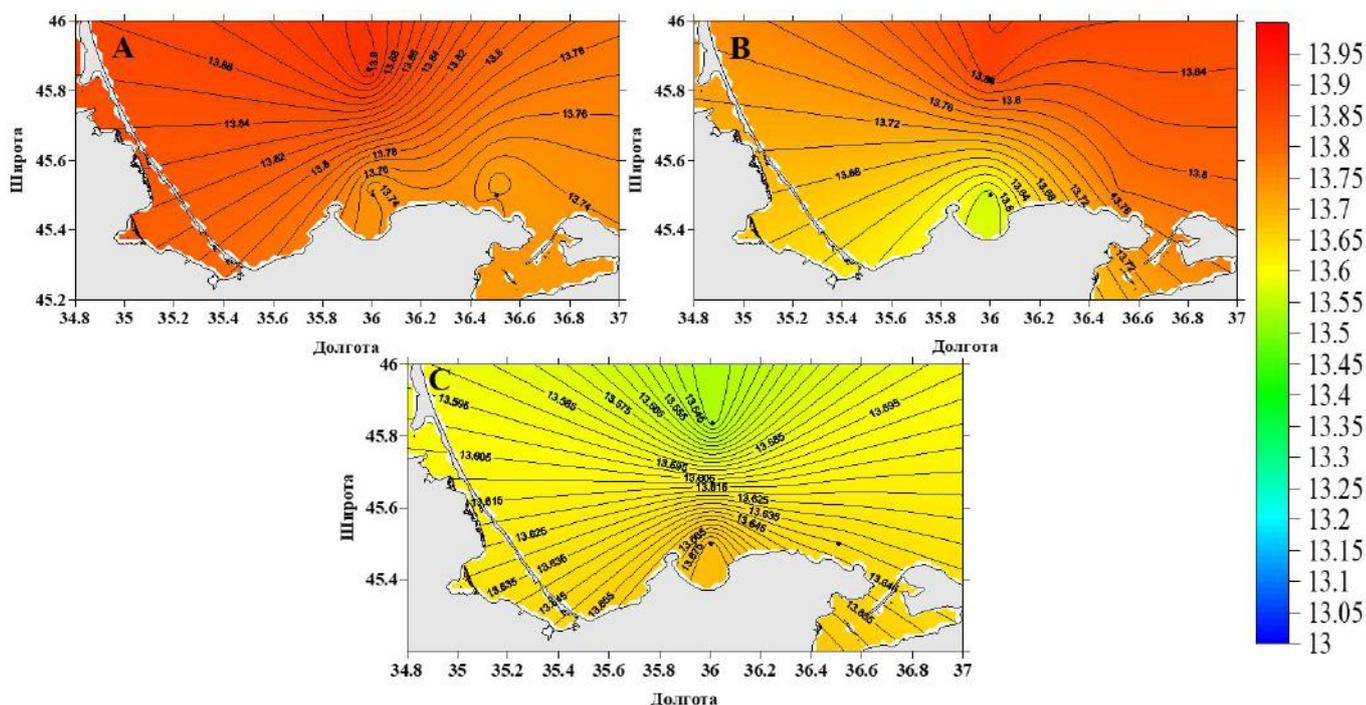


Рис. 4. Среднее значение солёности (‰) в слое 0–10 метров. А — зима, В — весна, С — лето
Fig. 4. The average salinity value (‰) in the 0–10 meter layer. A – winter, B – spring, C – summer

и $1517,6 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ биомассой). На некоторых станциях отмечено также массовое развитие крупноклеточной диатомовой *Coscinodiscus jonesianus* (Grev.) Ostf. Однако уже в последней декаде апреля на фоне массового развития *C. jonesianus* впервые отмечено присутствие динофитовой водоросли *Heterocapsa triquetra* (Ehrenberg) Stein.

В летний период зафиксированы максимальные величины интенсивности биолюминесценции в исследованном районе Азовского моря (до $634,4 \cdot 10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$) при температуре воды около $27,5^\circ \text{C}$ (рис. 6). Изменилась и вертикальная структура ПБ: она стала неравномерно распределённой в измеряемом слое, с наличием выраженных экстремумов интенсивности (рис. 5). В это время года в западной части Азовского моря массовыми видами были светящиеся крупноклеточные динофитовые водоросли из родов *Polykricos* (биомассой около $1685,0 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) и *Protoperidinium* (биомассой $1303,7 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). Наряду с этим в фитопланктоне были по-прежнему массово представлены *S. costatum* ($5520,0 \text{ млн кл.} \cdot \text{м}^{-3}$ численностью и $1415,4 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ биомассой) и *C. caspia* (численностью $1430,2 \text{ млн кл.} \cdot \text{м}^{-3}$ и биомассой $1056,7 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$).

Интересно отметить, что видовая структура фитопланктонного сообщества претерпела существенные изменения в сравнении с таковой 1939 г. Так, по данным В. И. Дацко [4], в летний период в структуре одноклеточного планктона Азовского моря доминировали не диатомовые, как в нашем случае, а перидиниевые водоросли *Conyaulax* sp., *Prorocentrum micans* и *Diplopsalis lenticula*, притом значительно — на порядки по численности и биомассе. На наш взгляд, всё объясняется влиянием климатических трендов и антропогенного пресса, многократно возросшего за этот период. Действительно, как было показано нами ранее на примере фитопланктонного сообщества Чёрного моря, качественно новые для планктона химические факторы антропогенного происхождения, прежде всего агротехнические и бытовые сбросы, не только существенно влияют на динамику численности и биомассы фитопланктона, но и изменяют его видовую структуру [8]. В частности, в районах, подверженных такому воздействию, роль массового черноморского биолюминесцента переходит от *Noctiluca scintillans* к *Ceratium fusus*.

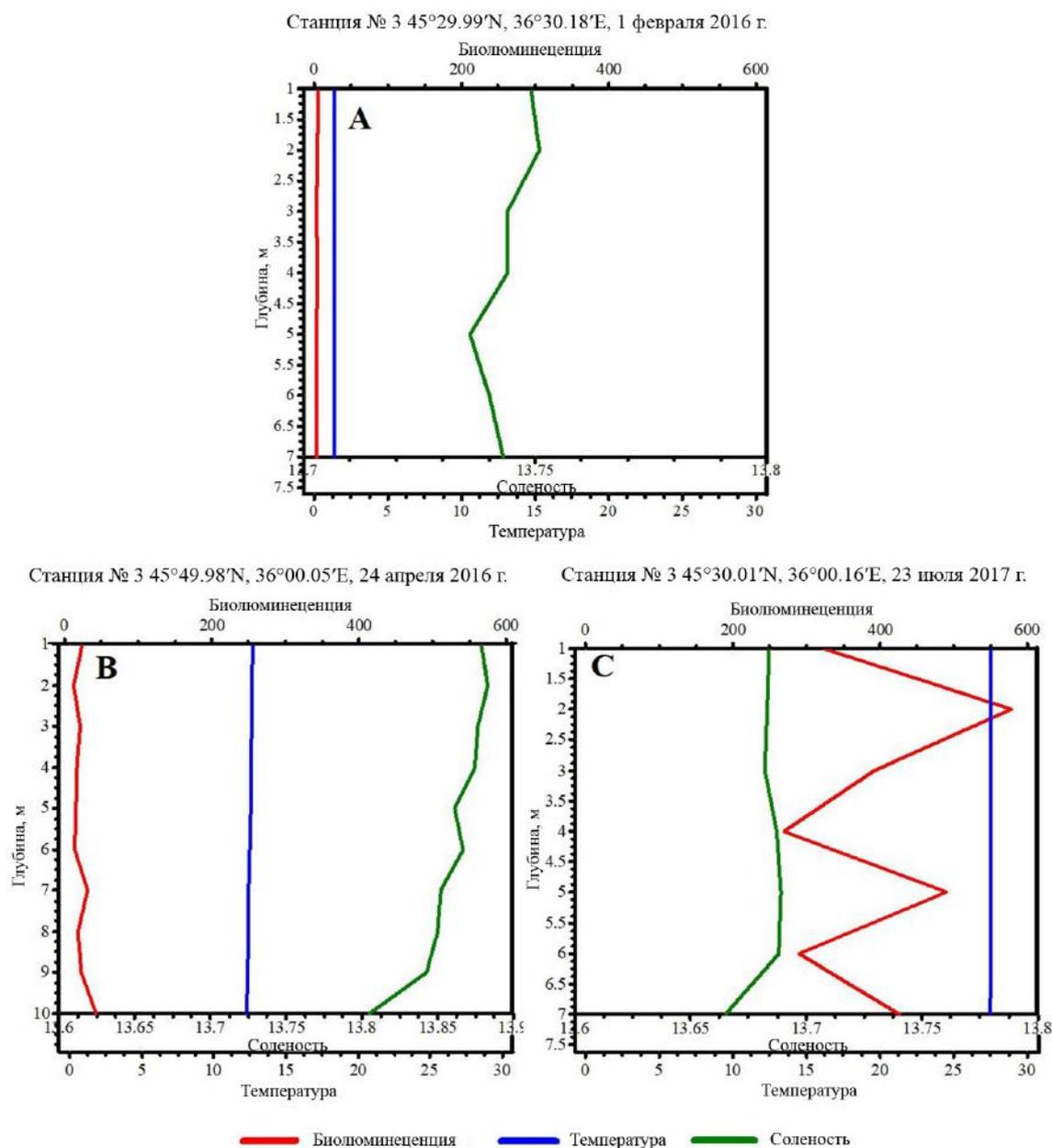


Рис. 5. Вертикальные профили температуры ($^{\circ}\text{C}$), солёности (‰), биоломинесценции ($10^{-12} \text{ Вт}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{л}^{-1}$). А — зима, В — весна, С — лето

Fig. 5. Vertical profiles of temperature (blue line) ($^{\circ}\text{C}$), salinity (green line) (‰), bioluminescence (red line) ($10^{-12} \text{ W}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{l}^{-1}$). A – winter, B – spring, C – summer

Выводы. Изучение сезонной динамики и особенностей вертикальной структуры поля биоломинесценции выявило значительные колебания его количественных показателей в различных районах исследований. Зарегистрированы выраженная сезонная изменчивость интегральных величин ПБ и его вертикальной структурированности в Азовском море, определяемые суперпозицией биологических и гидрологических характеристик водной толщи в районах исследований. Так, распределение ПБ показало соответствие его амплитудных показателей биомассе фитопланктона и его светящейся фракции, а также сопряжённость с гидрологической ситуацией. Наконец, в периоды максимального развития ПБ выявлено наличие по вертикали тонких слоёв повышенной светимости, визуализирующих слои повышенной концентрации организмов. Число и глубина таких слоёв зависят от динамической активности водной массы, которая обуславливает распределение биогенных элементов по вертикали

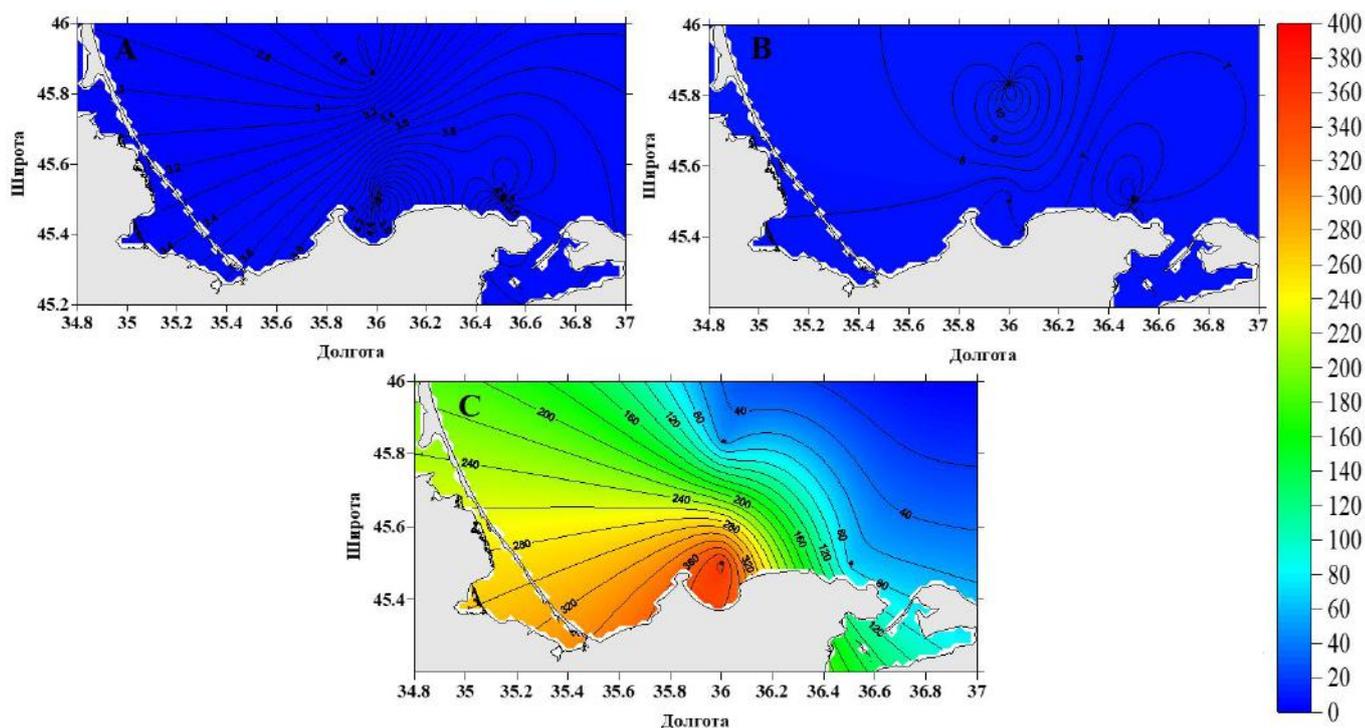


Рис. 6. Пространственное распределение средних значений интенсивности биолюминесценции (10^{-12} Вт·см $^{-2}$ ·л $^{-1}$) в слое 0–10 метров. А — зима, В — весна, С — лето

Fig. 6. Spatial distribution of average values of bioluminescence intensity (10^{-12} W·cm $^{-2}$ ·l $^{-1}$) in the 0–10 meter layer. А – winter, В – spring, С – summer

и, следовательно, уровень биологической продуктивности. Отмечена существенная модификация видовой структуры фитопланктонного сообщества Азовского моря за последние 75 лет, обусловленная, вероятно, влиянием климатических трендов и антропогенного пресса, которое должно быть подтверждено дополнительным анализом, выходящим за рамки настоящей работы.

Работы выполнены в рамках темы госзадания ФГБУН ИМБИ по теме «Структурно-функциональная организация, продуктивность и устойчивость морских пелагических экосистем» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020790229-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Битюков Э. П. Распределение и экология *Noctiluca miliaris* в Черном море // *Биология моря*. 1969. Вып. 17. С. 76–95. [Bityukov E. P. Raspredelenie i ekologiya *Noctiluca miliaris* v Chernom more. *Biologiya morya*, 1969, iss. 17, pp. 76–95. (in Russ.).]
2. Битюков Э. П. Биолюминесценция *Noctiluca miliaris* в разных температурных условиях // *Биология моря*. 1971. Вып. 24. С. 70–77. [Bityukov E. P. Bioluminescentsiya *Noctiluca miliaris* v raznykh temperaturnykh usloviyakh. *Biologiya morya*, 1971, iss. 24, pp. 70–77. (in Russ.).]
3. Гительзон И. И., Левин Л. А., Утюшев Р. Н., Черепанов О. А., Чугунов Ю. В. *Биолюминесценция океана*. Санкт-Петербург : Гидрометеоздат, 1992. 283 с. [Gitel'zon I. I., Levin L. A., Utyushev R. N., Cherepanov O. A., Chugunov Yu. V. *Bioluminescentsiya okeana*. Sankt-Petersburg: Gidrometeoizdat, 1992, 283 p. (in Russ.).]
4. Дацко В. И. Точный ход кислорода и биомассы фитопланктона в Азовском море // *Доклады АН СССР, Новая серия*. 1940. Т. 27, № 1. С. 75–77. [Datsko V. I. Tochnyy khod kisloroda i biomassy fitoplanktona v Azovskom more. *Doklady AN SSSR, Novaya seriya*, 1940, vol. 27, no. 1, pp. 75–77. (in Russ.).]
5. Токарев Ю. Н. *Основы биофизической экологии гидробионтов*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. 342 с. [Tokarev Yu. N. *Osnovy biofizicheskoy ekologii gidrobiontov*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2006, 342 p. (in Russ.).]
6. Токарев Ю. Н., Василенко В. И., Жук В. Ф. Новый гидробиофизический комплекс для экспрессной оценки состояния прибрежных экосистем //

- Современные методы и средства океанологических исследований* : материалы XI Междунар. науч.-техн. конф., 25–27 ноября 2009, Москва. Москва : Изд-во РАН, 2009. Ч. 3. С. 23–27. [Tokarev Yu. N., Vasilenko V. I., Zhuk V. F. Novyy gidrobiologicheskiy kompleks dlya ekspressnoy otsenki sostoyaniya pribrezhnykh ekosistem. In: *Sovremennye metody i sredstva okeanologicheskikh issledovaniy*: materialy XI Mezhdunar. nauch.-tekhn. konf., 25–27 Nov., 2009, Moscow. Moscow: Izd-vo RAS, 2009, pt 3, pp. 23–27. (in Russ.)].
7. Токарев Ю. Н., Евстигнеев П. В., Машукова О. В. *Планктонные биолюминесцентные Мирового океана: видовое разнообразие, характеристики светозлучения в норме и при антропогенном воздействии*. Симферополь : Н. Орианда, 2016. 347 с. [Tokarev Yu. N., Evstigneev P. V., Mashukova O. V. *Planktonnye bioluminescenty Mirovogo okeana: vidovoe raznoobrazie, kharakteristiki svetoizlucheniya v norme i pri antropogennom vozdeystvii*. Simferopol: N. Orianda, 2016, 347 p. (in Russ.)].
 8. Токарев Ю. Н., Битюков Э. П., Василенко В. И., Соколов Б. Г. Поле биолюминесценции – характерный показатель структуры планктонного сообщества Черного моря // *Экология моря*. 2000. Вып. 53. С. 20–25. [Tokarev Yu. N., Bityukov E. P., Vasilenko V. I., Sokolov B. G. Pole bioluminescenty – kharakternyy pokazatel' struktury planktonnogo soobshchestva Chernogo morya. *Ekologiya morya*, 2000, iss. 53, pp. 20–25. (in Russ.)].
 9. Yentsch C. S., Plinney D. A. A bridge between ocean optics and microbial ecology. *Limnology and Oceanography*, 1989, vol. 34, iss. 8, pp. 1694–1705. <https://doi.org/10.4319/lo.1989.34.8.1694>.
 10. Tokarev Yu. N., Bityukov E. P., Williams R., Vasilenko V. I., Piontkovski S. A., Sokolov B. G. The bioluminescence field as an indicator of the spatial structure and physiological state of the planktonic community at the Mediterranean Sea basin. In: Malanotte-Rizzoli P., Eremeev V. N. (Eds). *The Eastern Mediterranean as a Laboratory Basin for the Assessment of Contrasting Ecosystems*. Dordrecht: Springer, 1999, pp. 407–416. (NATO Science Series ; Series 2: Environmental Security, vol. 51). https://doi.org/10.1007/978-94-011-4796-5_26.

ROLE OF ABIOTIC AND BIOTIC FACTORS IN FORMATION OF THE SEASONAL VARIABILITY OF BIOLUMINESCENCE FIELDS IN THE SEA OF AZOV

A. V. Melnik, Yu. N. Tokarev, Iu. B. Belogurova, E. Iu. Georgieva, V. F. Zhuk, M. I. Silakov

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: melnikalexsand@gmail.com

More than 150 intensity profiles of the bioluminescence field at 4 hydrographic stations were obtained for the first time in the Sea of Azov. The profiles were performed with a discreteness of 1 m in depth, as well as temperature and electrical conductivity profiles; microplankton species composition was also analyzed. Measurements of vertical profiles of the photosynthetically active radiation were also made during daytime. Almost at all the stations, along with the bioluminescence field measurements, samples of microplankton were taken by Jedi nets and bathometers for subsequent analysis of its species composition and quantitative distribution. Studies were carried out in winter, spring and summer periods on a unified grid of stations. The pronounced seasonal variability of the bioluminescence field integral values and its vertical structure at the Sea of Azov was registered, that was determined by the superposition of biological and hydrological characteristics of the water column in the study areas. The minimum values of the bioluminescence field intensity at the Sea of Azov ($6.05 \times 10^{-12} \text{ W} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{l}^{-1}$ at a depth of 4 m) were recorded in winter period. It was mainly due to low water temperature of 0.5–1.5 °C in the late January and early February, that resulted in low abundance of luminous plankton. With spring warming up of water (at water temperature 12.5 °C) the development of the unicellular plankton intensified and an increase of the bioluminescence intensity in the bottom layer to $34.8 \times 10^{-12} \text{ W} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{l}^{-1}$ was observed. In the summer period, maximum values of the bioluminescence intensity were registered (up to $634.4 \times 10^{-12} \text{ W} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{l}^{-1}$) at average water temperature of 27.5 °C and at maximum abundance and biomass of the luminous phytoplankton fraction.

Keywords: pelagial, euphotic layer, phytoplankton, bioluminescence, vertical structure



УДК 582.261.1

МОДИФИКАЦИЯ СРЕДЫ ESAW, ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ДЛЯ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ МОРСКИХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

© 2018 г. С. Л. Полякова, О. И. Давидович, Ю. А. Подунай, Н. А. Давидович

Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского — природный заповедник РАН, Феодосия, Россия
E-mail: karadag-algae@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.03.2018; после доработки 23.04.2018;
принята к публикации 27.04.2018; опубликована онлайн 29.06.2018.

Эксперименты с клоновыми культурами четырёх видов пеннатных диатомовых водорослей, *Haslea karadagensis*, *H. ostrearia*, *Pleurosigma* sp. и *Pseudo-nitzschia* cf. *seriata*, показали, что добавление в среду ESAW тиосульфата натрия приводит к увеличению темпа деления клеток. Наибольшее, почти двукратное, увеличение темпов деления (по сравнению с таковым при использовании обычного состава среды) отмечено у *Pseudo-nitzschia* cf. *seriata* — представителя рода, включающего токсигенные виды. Изучена зависимость темпов деления от концентрации тиосульфата натрия в среде. Определены оптимальные концентрации, обеспечивающие наивысший темп деления. Добавление аммонийного цитрата железа или замена им хлорида железа не сказывались на темпах деления изученных диатомей. В практических целях целесообразнее готовить среду солёностью 36 ‰. Приведён модифицированный рецепт среды ESAW.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, культивирование, искусственные среды, тиосульфат натрия

Диатомовые представляют собой одну из наиболее богатых видами и широко распространённую группу эукариотических микроводорослей. Они обладают рядом уникальных свойств, которые привлекают внимание исследователей и тех, кто заинтересован в их практическом применении. В основе экспериментальных исследований (молекулярно-генетический анализ, изучение химического состава, репродукции, жизненных циклов), так же как и в большей части биотехнологий, лежит культивирование водорослей. В связи с этим использование подходящей для культивирования среды становится базовым, а в ряде случаев — ключевым аспектом в методическом плане.

Первую попытку выращивания водорослей с использованием растворов нескольких неорганических солей предпринял русский физиолог растений А. С. Фаминцын из Санкт-Петербурга [8] (цит. по: [17]). За истекшие 150 лет разработаны и опробованы десятки рецептур, описание которых можно найти во множестве источников [1, 2, 6, 12, 13, 16] (и др.). Среди этих рецептов есть как «специализированные», наилучшим образом адаптированные к определённым группам водорослей, так и «универсальные», подходящие для большинства видов. Из сред, используемых для культивирования морских диатомей, особое место занимают так называемые синтетические, или искусственные, среды, т. е. приготовленные на основе дистиллированной (деионизированной, ключевой, талой) воды, минеральных солей, состав которых должен обеспечивать соотношение основных ионов, такое же, как в природной воде, и дополнительных биогенных элементов и витаминов. Наибольшую известность получили такие синтетические среды, как Aquil [18], ASP [19], DAM [10], ESAW [14] и некоторые

другие. Состав сред продолжает модифицироваться [13]. Попытки усовершенствования привели к ситуации, анализируя которую Дж. Маклахлен (J. McLachlan) справедливо заметил: «Были разработаны многочисленные обогащённые и синтетические среды, число которых вместе с обычно тривиальными модификациями почти равно количеству исследователей» [16].

Модифицированная среда ESAW [3] успешно применяется в лаборатории водорослей и микробиоты Карадагской научной станции с октября 2006 г., являясь основной средой для содержания морских диатомовых водорослей [4]. Она обеспечивает их рост на всех этапах жизненного цикла, включая генеративную фазу. Изучая характеристики роста в культуре представителей токсикогенного рода *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo, мы обнаружили сильное позитивное действие на водоросли добавляемого к среде тиосульфата натрия. Полученные результаты дали нам основание предложить дальнейшее усовершенствование состава среды ESAW.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для исследований использованы клоновые культуры четырёх видов диатомовых водорослей. Три из них (*Haslea karadagensis* Davidovich, Gastineau & Mouget, *Haslea ostrearia* (Bory) Simonsen, *Pleurosigma* sp.) являются бентосными, один вид (*Pseudo-nitzschia* cf. *seriata* (Cleve) H. Peragallo) — планктонным. Все изучавшиеся виды относятся к шовным пеннатным. Распространены широко, в том числе в Чёрном море (за исключением *Haslea ostrearia*); регулярно встречаются у берегов Карадага. Клоны *H. karadagensis* и *Pleurosigma* sp. выделены из проб, взятых в виде соскоба обрастаний с камней на глубине 0,2–0,5 м. *Pseudo-nitzschia* cf. *seriata* изолирована из планктонных проб, отобранных с помощью малой сети Джеди в акватории Карадагского заповедника (бухта Львиная). Клоны выделяли микропипеточным способом [7] и содержали в конических колбах Эрленмейера объёмом 100 мл. Использовали среду ESAW [3] солёностью 18‰ для черноморских клонов *H. karadagensis*, *P. cf. seriata*, *Pleurosigma* sp., 30‰ — для *Pleurosigma* sp. из Мраморного моря, 36‰ — для океанической *H. ostrearia*.

Эксперименты выполняли, засевая культуры в чашки Петри диаметром 10 см, в объёме среды 20 мл. Для экспериментов к среде ESAW добавляли тиосульфат натрия в виде кристаллогидрата $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ в разных концентрациях (от 0 до $12 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$). Контролем служили чашки, в которые тиосульфат натрия не добавлялся. Было выполнено также несколько экспериментов по изучению зависимости темпа деления водорослей от присутствия в среде цитрата железа ($0,36 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) — дополнительного компонента, которого нет в оригинальном рецепте. Чашки содержали в изолированной комнате при постоянной температуре (20 ± 1) °С и естественном освещении со стороны северных окон, не допуская засветки прямыми солнечными лучами. Действие добавок тиосульфата натрия и цитрата железа на вегетативный рост оценивали по внешнему виду клеток и хлоропластов и по темпу деления клеток в культуре (r , делений⁻¹). Последний рассчитывали, исходя из уравнения экспоненциального роста численности клеток:

$$N_t = N_0 \exp(rt), \quad (1)$$

где N_t и N_0 — число клеток в момент времени t и в начальный момент времени t_0 соответственно.

После преобразования уравнения (1) к линейному виду значение коэффициента r линейной регрессии рассчитывали методом наименьших квадратов по четырём-пяти точкам, соответствующим дням подсчёта численности клеток, которую определяли как среднее значение для 30–35 полей зрения микроскопа в первой и 15 полей зрения во второй серии экспериментов. Чтобы выразить темп деления в единицах (делений·сутки⁻¹), полученные значения делили на $\ln(2)$.

Эксперименты выполняли в трёх повторностях, рассчитывая средние значения (M), ошибки среднего (SE) и доверительные интервалы для уровня значимости $p = 0,05$. В тексте и таблицах средние значения представлены в виде $M \pm SE$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В первой серии экспериментов добавление в среду тиосульфата натрия в концентрации $4 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ привело к увеличению темпов деления всех изученных водорослей (табл. 1). При этом коэффициент увеличения темпа деления по сравнению с контролем был неодинаков для разных видов. В наименьшей степени отреагировали представители рода *Haslea*, у которых темп деления практически не изменился. В то же время темп деления *Pseudo-nitzschia cf. seriata* при добавлении тиосульфата натрия в указанной концентрации возрос почти вдвое.

Таблица 1. Темп деления, делений-сутки⁻¹, некоторых видов диатомовых водорослей при добавлении в среду тиосульфата натрия

Table 1. Growth rate, division-day⁻¹, of some diatom algae in the culture medium with sodium thiosulfate added

Вид	Клон	Наличие в среде тиосульфата натрия		Коэффициент увеличения темпа деления
		отсутствует	$4 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$	
<i>Haslea karadagensis</i>	7.0630-A	$0,63 \pm 0,05$	$0,67 \pm 0,06$	1,06
<i>Haslea ostrearia</i>	9AA4	$0,88 \pm 0,06$	$0,96 \pm 0,04$	1,09
<i>Pleurosigma sp.</i>	7.0706-Z	$0,55 \pm 0,02$	$0,68 \pm 0,02$	1,24
“”	7.0313-E	$0,37 \pm 0,05$	$0,58 \pm 0,02$	1,57
<i>Pseudo-nitzschia cf. seriata</i>	7.0804-Si5	$0,56 \pm 0,25$	$1,08 \pm 0,18$	1,93

Вторая серия экспериментов была направлена на изучение зависимости темпа деления двух видов диатомовых, *Haslea karadagensis* и *Pseudo-nitzschia cf. seriata*, от концентрации в среде тиосульфата натрия. Заданная градация в диапазоне от $0,0$ до $12,0 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ с интервалом $2,0 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ показала, что даже при незначительном ($1,0$ – $2,0 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) добавлении в среду тиосульфата темп деления клеток возрастал, достигая максимума при концентрации $4,0$ – $5,0 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$. С увеличением концентрации тиосульфата натрия до $6,0$ – $8,0 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ происходило существенное замедление темпа деления клеток. Ещё более выраженным (темп деления меньше, чем в среде без добавления тиосульфата) замедление становилось при $10,0$ – $12,0 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$.

Зависимость, таким образом, имеет характер одновершинной кривой. Приблизительную аппроксимацию можно выполнить кривыми Лоренца (рис. 1), которые указывают на соответствие максимумов темпа деления клеток концентрации тиосульфата натрия в пределах $4,0$ – $5,0 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$. У всех видов добавление в среду тиосульфата натрия приводило к заметному улучшению состояния культуры: хлоропласты приобретали характерный цвет и типичные для вида форму и положение, равномерно распределялись в клетке. Клетки активно двигались по поверхности субстрата. Добавление в среду тиосульфата натрия привело к «оздоровлению» нескольких культур, контаминированных золотистыми водорослями и грибами и считавшихся фактически погибшими (рис. 2).

Тиосульфат натрия присутствует в рецептурах лишь немногих сред, например в среде Рощина [5], успешно применявшейся для содержания диатомовых. Тиосульфат натрия служит источником необходимой клеткам серы. Также он может быть задействован в других процессах, например в ионном транспорте. Так, в присутствии тиосульфата натрия заметно возрастала способность проникновения в клетку зелёных микроводорослей ионов серебра [9, 15], которые, как известно, оказывают токсическое действие [15, 20]. Высказано предположение, что серебро переносится через клеточную мембрану посредством сульфат/тиосульфат транспортной системы и что сульфат действует как конкурентный ингибитор в этом механизме [9]. Можно предположить, что у диатомовых водорослей тиосульфат натрия также задействован в переносе некоторых ионов, что повышает эффективность их поступления в клетку.

Очень широко тиосульфат натрия используют для нейтрализации остатков хлора при обеззараживании воды, подготавливаемой для питательных сред [2]. При этом было показано, что тиосуль-

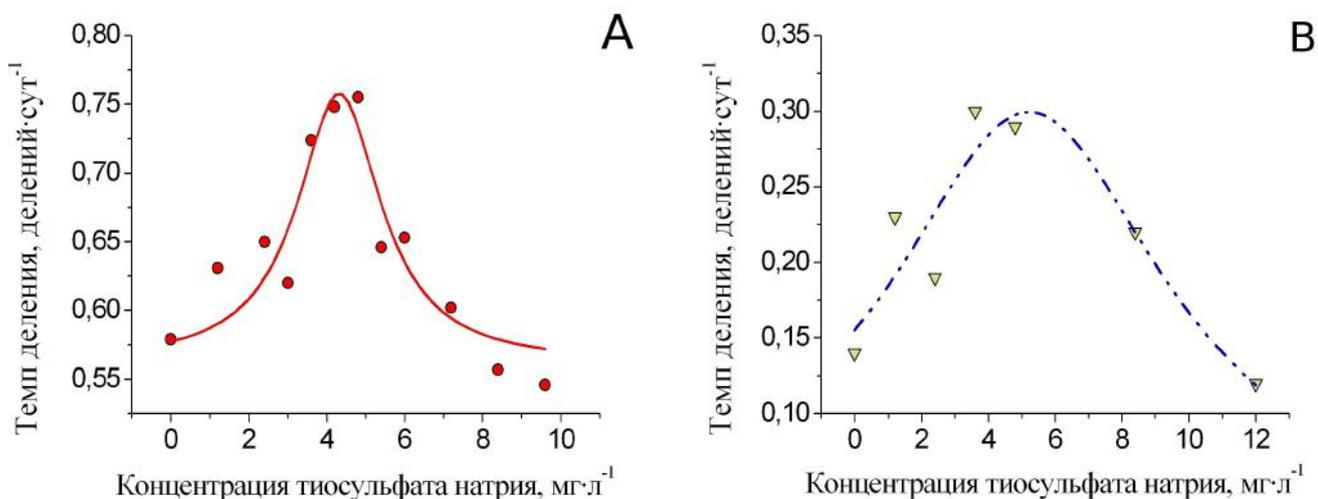


Рис. 1. Зависимость темпа деления клеток *Haslea karadagensis* (A) и *Pseudo-nitzschia cf. seriata* (B) от концентрации тиосульфата натрия в среде ESAW. Аппроксимация выполнена кривыми Лоренца

Fig. 1. Dependence of the growth rate of *Haslea karadagensis* (A) and *Pseudo-nitzschia cf. seriata* (B) on sodium thiosulfate concentration. Approximation is performed with Lorenz curves use

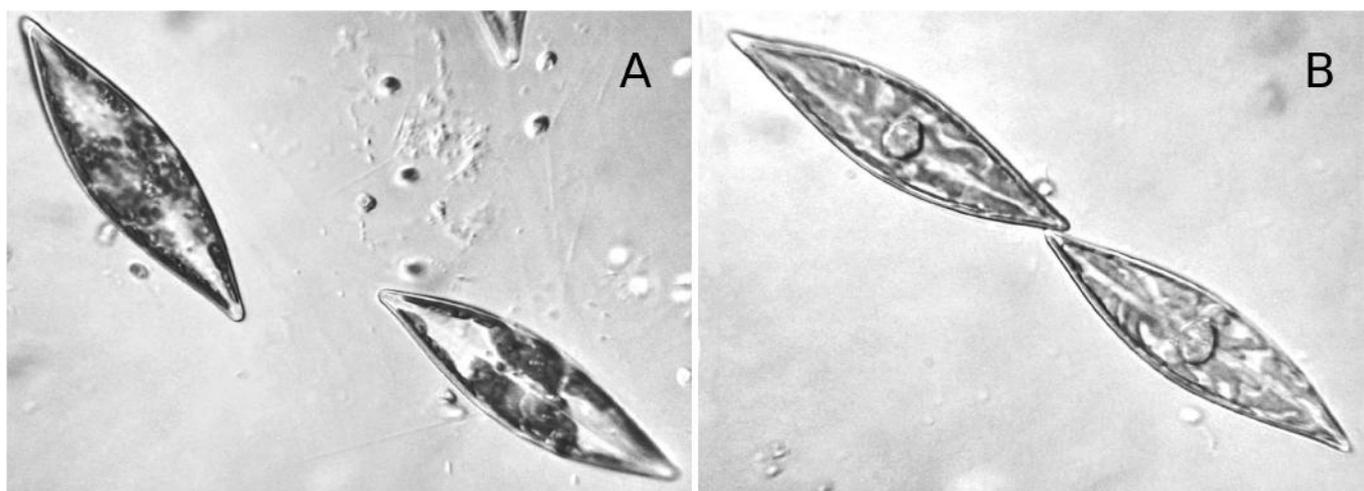


Рис. 2. Внешний вид клеток *Pleurosigma sp.* в среде ESAW без добавления (A) и в присутствии (B) тиосульфата натрия

Fig. 2. Total view of *Pleurosigma sp.* cells in ESAW medium – without addition (A) and in the presence (B) of sodium thiosulfate

натрия, добавленный в избытке, не ингибировал рост культивируемых водорослей; они, напротив, достигали большего уровня продуктивности при длительном культивировании [11].

В некоторых средах в качестве компонента, содержащего железо, применяют аммонийный цитрата железа [7]. Наши эксперименты продемонстрировали отсутствие различий в темпах деления клеток в средах с разным составом железосодержащих соединений (табл. 2). Дополнительное присутствие в среде аммонийного цитрата железа либо замена хлорида железа цитратом железа не приводили ни к увеличению, ни к падению темпов деления исследованных видов водорослей. Следовательно, железо в составе среды может быть представлено только одним компонентом. По нашему мнению, предпочтение следует отдать, в соответствии с оригинальным рецептом [6], хлориду железа, раствор которого в присутствии ЭДТА стабилен, не образует осадка и может быть использован в течение длительного времени после приготовления.

Таблица 2. Темп деления, делений-сутки⁻¹, некоторых видов диатомовых водорослей при разном составе в среде железосодержащих компонентов

Table 2. Growth rate, division-day⁻¹, of some diatom algae in a culture medium with different composition in the medium of iron-containing components

Вид	Клон	Железосодержащий компонент в среде		
		FeCl ₃ ·6H ₂ O ^{а)}	FeCl ₃ ·6H ₂ O ^{а)} + Fe-цитрат аммонийный ^{б)}	Fe-цитрат аммонийный ^{б)}
<i>Haslea karadagensis</i>	7.0630-A	0,88 ± 0,03	–	0,78 ± 0,04
<i>Haslea ostrearia</i>	9AA4	0,84 ± 0,07	0,92 ± 0,04	–
<i>Pleurosigma</i> sp.	6.1020-L	0,32 ± 0,05	0,18 ± 0,14	–
“”	7.0313-E	0,75 ± 0,09	–	0,72 ± 0,03
<i>Pseudo-nitzschia</i> cf. <i>seriata</i>	7.0804-Si5	1,10 ± 0,06	1,01 ± 0,02	–

Примечание. «–» — нет данных; ^{а)} — в концентрации 1,77 мг·л⁻¹; ^{б)} — в концентрации 0,36 мг·л⁻¹

Note. ‘–’ – no data; ^{a)} – concentration 1.77 mg·l⁻¹; ^{b)} – concentration 0.36 mg·l⁻¹

С точки зрения практического применения важна общая солёность получаемой среды. Согласно описанию оригинального рецепта [6] (с. 494), удельная плотность среды при температуре 20 °С составляет 1,021, что соответствует 30‰. Среду с таким уровнем солёности невозможно использовать, когда речь идёт об океанических видах, для которых нормой являются 35–36‰. Двукратное разбавление практически более удобно в случае, когда необходимо приготовить среду для черноморских видов (18‰). Ниже приведён модифицированный, с добавлением тиосульфата натрия, рецепт среды ESAW солёностью 36‰ (табл. 3, 4, 5). Базовый раствор тиосульфата натрия хранят в плотно закрытой ёмкости в защищённом от света месте, чтобы не допустить помутнения вследствие выпадения серы. Для стабилизации тиосульфата натрия, подвергающегося гидролизу, в базовый раствор вносят небольшое количество карбоната натрия. Предпочтение следует отдавать свежеприготовленному раствору.

Среду готовят на основе дистиллированной воды из химически чистых солей, добавляемых в последовательности, которая указана в рецепте. На следующий день после приготовления среду разливают в стеклянные, плотно закрывающиеся ёмкости и стерилизуют, последовательно три дня подряд нагревая в водяной бане до температуры 62–64 °С, а затем охлаждая. Метод известен как тиндализация [2]. На третий день среда, остывшая до комнатной температуры, готова к применению. Стерилизованная указанным способом среда может храниться в течение нескольких месяцев. Для получения меньшей солёности базовую среду (36‰) асептически разбавляют дистиллированной водой в необходимой пропорции.

Эффект заметного увеличения темпов деления диатомовых водорослей, наблюдавшийся при добавлении в среду тиосульфата натрия, может найти практическое применение при их массовом производственном культивировании.

Выводы:

1. Добавление в среду ESAW, используемую для культивирования морских диатомовых, тиосульфата натрия увеличивает темп деления водорослей и улучшает состояние культур.
2. У разных видов водорослей наблюдалась различная степень увеличения темпа деления. Наибольший (двукратный) прирост темпа деления отмечен у *Pseudo-nitzschia* cf. *seriata*.
3. Оптимальная концентрация тиосульфата натрия в среде для изученных видов близка к 4–5 мг·л⁻¹.

Работа поддержана грантом Министерства образования, науки и молодёжи Республики Крым, Соглашение № 2181/2017 от 29.11.2017, и региональным грантом Российского фонда фундаментальных исследований № 17-44-92021 p_a «Диатомовые рода *Pseudo-nitzschia*: распространение у берегов Крыма, жизненный цикл, токсикогенная активность» (№ гос. регистрации АААА-А18-118032090122-1).

Таблица 3. Оригинальный [7] и модифицированный составы среды ESAW**Table 3.** Original [7] and modified compositions of the ESAW medium

Компонент	Запасной раствор (г·л ⁻¹ dH ₂ O)	Используемое количество для приготовления 1 л среды	
		оригинальный рецепт (30‰)	модифицированный рецепт (36‰)
Безводные соли		(г)	(г)
NaCl	–	21,194	24,490
Na ₂ SO ₄	–	3,550	4,102
KCl	–	0,599	0,692
NaHCO ₃	–	0,174	0,201
KBr	–	0,0863	0,100
H ₃ BO ₃	–	0,0230	0,027
NaF	–	0,0028	0,003
Гидратированные соли		(г)	(г)
MgCl ₂ ·6H ₂ O	–	9,592	11,084
CaCl ₂ ·2H ₂ O	–	1,344	–
CaCl ₂ ·6H ₂ O	–	–	2,313
SrCl ₂ ·6H ₂ O	–	0,0218	0,025
Раствор тиосульфата натрия			
Na ₂ S ₂ O ₃ ·5H ₂ O	4,00	–	1,0 (мл)
Na ₂ CO ₃	0,02		
Главные биогенные элементы		(мл)	(мл)
NaNO ₃	46,67	1,0	0,75
NaH ₂ PO ₄ ·H ₂ O	3,094	1,0	0,75
Na ₂ SiO ₃ ·9H ₂ O	15,00	2,0	2,0
Раствор Fe-ЭДТА		(мл)	(мл)
Na ₂ EDTA·2H ₂ O	2,44	1,0	1,0
FeCl ₃ ·6H ₂ O	1,77		
Микроэлементы (из запасного раствора)	см. табл. 4	1,0	2,0
Витамины (из запасного раствора)	см. табл. 5	согласно рецепту	согласно рецепту

Примечание. dH₂O — дистиллированная вода; «—» — не используется

Note. dH₂O – distilled water; ‘—’ – not used

Таблица 4. Запасной раствор микроэлементов (см. табл. 3)**Table 4.** Stock solution of trace elements (see table 3)

Компонент	Запасной раствор (г·л ⁻¹ dH ₂ O)	Используемое количество	
		оригинальный рецепт	модифицированный рецепт
		(г)	(г)
Na ₂ EDTA·2H ₂ O		3,09	3,09
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	–	0,073	0,073
CoSO ₄ ·7H ₂ O	–	0,016	0,016
MnSO ₄ ·4H ₂ O	–	0,54	0,54
		(мл)	(мл)
Na ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O	1,48	1	1
Na ₂ SeO ₃	0,173	1	1
NiCl ₂ ·6H ₂ O	1,49	1	1

Таблица 5. Запасной раствор витаминов (см. табл. 3)**Table 5.** Stock solution of vitamins (see table 3)

Компонент	Запасной раствор (г·л ⁻¹ dH ₂ O)	Используемое количество (мл)	
		оригинальный рецепт	модифицированный рецепт
Biotin (витамин Н)	–	0,1 (г)	–
Суанособаламин (витамин В ₁₂)	0,02	1	10
Thiamine · HCl (витамин В ₁)	0,5	2	10

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П., Паламарь-Мордвинцева Г. М., Ветрова З. И., Кордюм Е. Л., Мошкова Н. А., Приходькова Л. П., Коваленко О. В., Ступина В. В., Царенко П. М., Юнгер В. П., Радченко М. И., Виноградова О. Н., Бухтиярова Л. Н., Разумна Л. Ф. *Водоросли. Справочник*. Киев : Наукова думка, 1989. 608 с. [Vasser S. P., Kondrat'eva N. V., Masyuk N. P., Palamar'-Mordvintseva G. M., Vetrova Z. I., Kordyum E. L., Moshkova N. A., Prihod'kova L. P., Kovalenko O. V., Stupina V. V., Tsarenko P. M., Yunger V. P., Radchenko M. I., Vinogradova O. N., Buhtiyarova L. N., Razumna L. F. *Vodorosli. Spravochnik*. Kiev: Naukova dumka, 1989, 608 p. (in Russ.).]
2. Гайсина Л. А., Фазлутдинова А. И., Кабилов Р. Р. *Современные методы выделения и культивирования водорослей: учебное пособие*. Уфа : Изд-во БГПУ, 2008. 152 с. [Gajgina L. A., Fazlutdinova A. I., Kabirov R. R. *Sovremennye metody vydeleniya i kul'tivirovaniya vodoroslej: uchebnoe posobie*. Ufa: Izd-vo BGPU, 2008, 152 p. (in Russ.).]
3. Давидович Н. А., Давидович О. И. Использование среды ESAW в опытах по изучению полового воспроизведения диатомовых водорослей // *Карадаг – 2009. Сборник трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины* / под ред. А. В. Гаевской, А. Л. Морозовой. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. С. 538–544. [Davidovich N. A., Davidovich O. I. Ispol'zovanie sredy ESAW v opytah po izucheniyu polovogo vosproizvedeniya diatomovyh vodoroslej. In: *Karadag – 2009. Sbornik trudov, posvyashchennyj 95-letiyu Karadagskoj nauchnoj stantsii i 30-letiyu Karadagского prirodnogo zapovednika Natsional'noj akademii nauk Ukrainy* / A. V. Gaevskaya, A. L. Morozova (Eds). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2009, pp. 538–544. (in Russ.).]
4. Давидович Н. А., Давидович О. И., Подунай Ю. А. Коллекция культур диатомовых водорослей Карадагской научной станции (Крым) // *Морской биологический журнал*. 2017. Т. 2, № 1. С. 18–28. [Davidovich N. A., Davidovich O. I., Podunaj Yu. A. Diatom culture collection of the Karadag Scientific Station (Crimea). *Morskoj biologicheskij zhurnal*. 2017, vol. 2, no. 1, pp. 18–28. (in Russ.).] <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.1.03>.
5. Рощин А. М. *Жизненные циклы диатомовых водорослей*. Киев : Наукова думка, 1994. 171 с. [Roshchin A. M. *Zhiznennyye tsikly diatomovyh vodoroslej*. Kiev: Naukova dumka, 1994, 171 p. (in Russ.).]
6. Andersen R. A., Berges J. A., Harrison P. J., Watanabe M. M. Recipes for freshwater and seawater media. In: *Algal culturing techniques* / R. A. Andersen (Ed.). Burlington, MA: Elsevier Academic Press, 2005, pp. 429–538.
7. Andersen R. A., Kawachi M. Traditional microalgae isolation techniques. In: *Algal culturing techniques* / R. A. Andersen (Ed.). Burlington, MA: Elsevier Academic Press, 2005, pp. 83–100.
8. Famintzin A. Die anorganischen Salze als ausgezeichnetes Hilfsmittel zum Studium der Entwicklung niederer chlorophyllhaltiger Organismen. *Bulletin Academy of Sciences*. St. Petersburg, 1871, vol. 17, pp. 31–70.
9. Fortin C., Campbell P. G. Thiosulfate enhances silver uptake by a green alga:

- role of anion transporters in metal uptake. *Environmental Science & Technology*, 2001, vol. 35, iss. 11, pp. 2214–2218. <https://doi.org/10.1021/es0017965>.
10. Gagneux-Moreaux S., Moreau C., Gonzalez J.-L., Cosson R.P. Diatom artificial medium (DAM): a new artificial medium for the diatom *Haslea ostrearia* and other marine microalgae. *Journal of Applied Phycology*, 2007, vol. 19, iss. 5, pp. 549–556. <https://doi.org/10.1007/s10811-007-9169-4>.
 11. Gaspar J. G. F. *Optimization of the composition and recycling strategy of the culture medium for industrial production of microalgae*. MS Degree Thesis. Lisboa: Instituto Superior Técnico, Universidade de Lisboa, 2014, 92 p.
 12. Guillard R. R. L., Hallegraeff G. M., Anderson D. M., Cembella A. D. Culture methods. In: *Manual on Harmful Marine Microalgae*. Paris: UNESCO, 1995, pp. 45–62. (IOC Manuals and Guides ; no. 33).
 13. Harrison P. J., Waters R. E., Taylor F. J. R. A broad spectrum artificial sea water medium for coastal and open ocean phytoplankton. *Journal of Phycology*, 1980, vol. 16, iss. 1, pp. 28–35. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1980.00028.x>.
 14. Harrison P. J., Berges J. A. Marine culture media. In: *Algal culturing techniques* / R. A. Andersen (Ed.). Burlington, MA: Elsevier Academic Press, 2005, pp. 21–34.
 15. Hiriart-Baer V. P., Fortin C., Lee D.-Y., Campbell P. G. C. Toxicity of silver to two freshwater algae, *Chlamydomonas reinhardtii* and *Pseudokirchneriella subcapitata*, grown under continuous culture conditions: influence of thiosulphate. *Aquatic Toxicology*, 2006, vol. 78, iss. 2, pp. 136–148. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2006.02.027>.
 16. McLachlan J. Growth media – marine. In: *Handbook of phycological methods culture methods and growth measurements* / J. R. Stein (Ed.). Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1973, pp. 25–51.
 17. Preisig H. R., Andersen R. A. Historical review of algal culturing techniques. In: *Algal culturing techniques* / R. A. Andersen (Ed.). Burlington, MA: Elsevier Academic Press, 2005, pp. 1–12.
 18. Price N. M., Harrison G. I., Hering J. G., Hudson R. J., Nivel P. M. V., Palenik B., Morel F. M. M. Preparation and chemistry of the artificial algal culture medium Aquil. *Biological Oceanography*, 1988, vol. 6, pp. 443–461. <https://doi.org/10.1080/01965581.1988.10749544>.
 19. Provasoli L., McLaughlin J. J. A., Droop M. R. The development of artificial media for marine algae. *Archiv Für Mikrobiologie*, 1957, vol. 25, pp. 392–428. <https://doi.org/10.1007/BF00446694>.
 20. Ratte H. T. Bioaccumulation and toxicity of silver compounds: a review. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 1999, vol. 18, iss. 1, pp. 89–108. <https://doi.org/10.1002/etc.5620180112>.

MODIFICATION OF THE ESAW CULTURE MEDIUM USED FOR CULTIVATION OF MARINE DIATOMS

S. L. Polyakova, O. I. Davidovich, Yu. A. Podunay, N. A. Davidovich

T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of RAS, Feodosia, Russian Federation

E-mail: karadag-algae@yandex.ru

Experiments with clonal cultures of four pennate diatoms *Haslea karadagensis*, *H. ostrearia*, *Pleurosigma* sp. and *Pseudo-nitzschia* cf. *seriata* revealed that adding of sodium thiosulfate to the culture medium resulted in increase of algae growth rate. The highest, approximately two-fold, increase of the growth rate was observed in *Pseudo-nitzschia* cf. *seriata*, a member of the genus including toxicogenous species. Dependence of the algae growth rate on concentration of sodium thiosulfate was studied; optimal concentrations providing the highest growth rate were determined. Addition of ferrous-ammonium citrate or replacement of ferric chloride with ferrous-ammonium citrate did not affect the growth rate of the diatoms studied. For practical reasons, it is useful to prepare culture medium with the salinity of 36‰. Modified recipe of the ESAW medium is given.

Keywords: diatom algae, cultivation, artificial media, sodium thiosulfate



УДК 551.463.2:591.5:599.537

ГИДРОАКУСТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ ДЕЛЬФИНОВ

© 2018 г. В. А. Рябов

Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского — природный заповедник РАН, Феодосия, Россия

E-mail: ryaboff@inbox.ru

Поступила в редакцию 26.02.2018; после доработки 24.04.2018;
принята к публикации 27.04.2018; опубликована онлайн 29.06.2018.

Гидроакустические закономерности пищевого поведения дельфинов определяются характеристиками и функциональностью их акустических сигналов. Все акустические сигналы дельфинов классифицированы в соответствии с их физическими характеристиками в свете теории сигналов и эхолокации следующим образом: последовательности ультракоротких сверхширокополосных когерентных импульсов — «щелчки», частотно-модулированные (ЧМ) симултоны с равномерно распределёнными тонами — «свисты», пачки взаимно когерентных импульсов (КИ), пачки взаимно некогерентных импульсов (НИ) и пачки универсальных импульсов (УИ). Они играют роль зондирующих сигналов шести сонаров дельфина, оптимизированных для решения разных эхолокационных задач. Возможности использования дельфинами различных акустических сигналов для эхолокационного поиска и классификации объектов питания изучены в настоящей работе на основе собственных и литературных данных. Последовательности «щелчков» дельфины могут применять для эхолокации объектов питания (отдельной рыбы — на расстоянии до 70–110 м, косяка рыбы — на расстоянии до 450–650 м) и сородичей (на расстоянии до 450–650 м), а также для их классификации. «Свисты» дельфины могут использовать для обнаружения объектов питания (отдельной рыбы — на расстоянии до 2 км, косяка рыбы — на расстоянии до 9–13 км) и сородичей (на расстоянии до 9–13 км), для определения их дальности, а также для измерения их относительной радиальной скорости (приближение или удаление). Дальность и точность эхолокационного обнаружения сородичей и объектов пищи сонаром дельфина с применением ЧМ-сигналов лучше, чем при использовании «щелчков», более чем на порядок. Кроме того, ЧМ-сонар обеспечивает измерение радиальной скорости приближения или удаления подводного объекта относительно дельфина. Между тем преимуществом сонара, использующего «щелчки», является тонкий анализ амплитудно-временных особенностей спектра эха рыб с целью их классификации. Пачки КИ дельфины могут применять для отслеживания динамики изменения положения объекта питания на дистанциях менее 2,5 м для точного захвата жертвы. Высокая разрешающая способность слуха дельфина по времени (около 0,02 мс) позволяет обрабатывать тонкую временную динамику эхосигналов, приходящих с малых расстояний. Пачки НИ — сигналы разговорного языка — дельфины могут использовать для организации различных видов сотрудничества и сложной кооперации между собой во время поиска и ловли рыбы. Пачки УИ дельфины могут применять для расширения пространства эхолокационного обзора вокруг особи, с целью улучшения качества мониторинга за объектами питания, независимо от положения головы дельфина в пространстве, для определения дальности и относительной радиальной скорости, а также для классификации объектов питания на малых расстояниях. Развитие и совершенствование разных типов акустических сигналов, сонаров и различных методов обработки эхосигналов у дельфинов вызвано, прежде всего, необходимостью оптимизации гидроакустических закономерностей их пищевого поведения и ориентации в трёхмерном пространстве. Можно предполагать наличие аналогичных гидроакустических закономерностей пищевого поведения у *Odontoceti* исходя из подобия их акустических сигналов и морфологии. Акустические закономерности пищевого поведения дельфинов и летучих мышей схожи несмотря на то, что у них различная среда обитания (водная и наземно-воздушная) и что эти млекопитающие относятся к разным отрядам царства животных (китообразные и рукокрылые).

Ключевые слова: дельфин, летучая мышь, пищевое поведение, гидроакустика, закономерности, сонар, эхолокация, сигнал

Акустические сигналы зубатых китов разнообразны и являются основным средством для осуществления сложного согласованного социального поведения (добыча корма, защита от хищников и т. д.), навигации, поддержания связи между дистанцированными индивидами, получения информации об окружающей среде [24].

Могут ли дельфины с помощью эхолокации классифицировать объекты питания по видам, а также определять их количество и дальность расположения? Эти и многие другие вопросы возникли у исследователей ещё в момент открытия эхолокации у дельфинов. С тех пор ведётся её комплексное изучение с использованием различных подходов. К настоящему времени известно, что эхосигналы от объектов питания дельфинов имеют значительную ракурсную зависимость даже при исследовании их в стационарных условиях [14]. Это обстоятельство существенно осложняет изучение гидроакустических особенностей пищевого поведения животных, однако исследователи пытаются ответить на возникшие вопросы опосредованно. Дельфину предлагают решение различных слуховых или эхолокационных задач, моделирующих возможные реальные признаки обнаружения, различения, распознавания и классификации объектов питания. Моделирование эхосигналов в этих задачах обычно реализуется искусственными акустическими сигналами или мишенями, не имеющими ракурсной зависимости (шар, цилиндр) [17, 32]. В то же время ведутся исследования по определению независимых от ракурса статистических характеристик эхосигналов от различных видов рыб [41].

До недавнего времени считалось, что у дельфина только один эхолокатор [1, 13] (и др.). Однако результаты работ [36, 37] указывают на то, что все акустические сигналы дельфина являются зондирующими сигналами шести его сонаров, предназначенных для решения различных эхолокационных задач, и могут быть использованы им для коммуникации. Сложные акустические сигналы дельфинов развивались и совершенствовались на протяжении десятков миллионов лет вместе с их эхолокационной системой и слухом. Можно полагать, что оптимальная эффективность этих систем определяется физическими характеристиками сигналов и методами их обработки слухом дельфина [36, 37]. Преимущества, полученные эхолокационной системой дельфина от использования сложных сигналов и соответствующих им методов обработки, объясняются известными концепциями теории сигналов и эхолокации.

Настоящая работа посвящена изучению гидроакустических особенностей пищевого поведения дельфинов. Основная задача — определение потенциальных возможностей использования дельфином различных типов акустических сигналов и соответствующих им сонаров при поиске и классификации пищевых объектов в свете теории сигналов и эхолокации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В настоящей работе систематизированы и обобщены результаты собственных экспериментов, полученные в период с 2008 по 2017 г., а также данные, известные из литературы. Автор разработал и использовал методику двухканальной регистрации акустических сигналов двух квазистационарных дельфинов вида афалина (*Tursiops truncatus*) [36, 37]. С её помощью впервые установлена принадлежность записанных акустических сигналов конкретным особям, зафиксированы последовательность обмена различными типами сигналов между дельфинами и динамика изменения их формы и характеристики направленности (далее — ХН) излучения. Зарегистрированные сигналы классифицированы впервые, их функциональность интерпретирована в свете теории сигналов и эхолокации. Акустические сигналы дельфинов записывались в закрытом бетонном бассейне размерами 27,0 × 9,0 × 4,5 м ФГБУН «Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского — природный заповедник РАН». Дельфины находятся в бассейне около 25 лет и имеют нормальный слух.

Для записи сигналов использовались калиброванные сферические гидрофоны из пьезокерамики (диаметр — 14 мм) чувствительностью $-203,5$ и $-206,0$ дБ относительно $1 \text{ В} \cdot \text{мкПа}^{-1}$, или $66,5$ и $50,0 \text{ мкВ} \cdot \text{Па}^{-1}$ соответственно. Частотная характеристика гидрофонов имела неравномерность ± 3 дБ до частот около 160 кГц и ± 10 дБ — до частот около 220 кГц . Каждый канал записи сигналов состоял из гидрофона, фильтра верхних частот ($0,1 \text{ кГц}$), усилителя напряжения (40 дБ) и одного из каналов многоканального 14-разрядного аналого-цифрового преобразователя (далее — АЦП) USB-3000. Динамический диапазон АЦП — 81 дБ, частота дискретизации каждого канала АЦП — 1 МГц . Оцифрованные сигналы дельфинов с АЦП непрерывно записывались на жёсткий диск ноутбука. Запись и обработка сигналов осуществлялись пакетами программ PowerGraph 3.3.8 и Adobe Audition 3.0. Спектры и спектрограммы сигналов были рассчитаны с использованием БПФ на 1024 точки с весовой функцией Хэмминга.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все зарегистрированные сигналы дельфинов впервые классифицированы в соответствии с их физическими характеристиками в свете теории сигналов и эхолокации следующим образом: последовательности ультракоротких сверхширокополосных когерентных импульсов — «щелчки», частотно-модулированные (далее — ЧМ) симултоны с равномерно распределёнными тонами — «свисты», пачки взаимно когерентных импульсов, пачки взаимно некогерентных импульсов, пачки универсальных импульсов [36, 37]. Можно полагать, что они являются сложными зондирующими сигналами сонаров дельфина, приспособленными для решения различных эхолокационных задач, а обработка эхосигналов осуществляется с помощью согласованной фильтрации. Обсудим характеристики сигналов и потенциальные возможности использования их дельфином для поиска и классификации пищевых объектов.

Последовательности ультракоротких сверхширокополосных когерентных импульсов — «щелчки». К настоящему времени общепринято мнение, что дельфины имеют один сонар [1, 13] (и др.). Последовательности «щелчков» рассматриваются в качестве эхолокационных, т.е. зондирующих, сигналов их сонара. Эти сигналы дельфина — самые короткие (длительность по уровню -6 дБ — около 9 мкс), но самые широкополосные. Так, они охватывают область частот $30\text{--}150 \text{ кГц}$ по уровню -6 дБ (рис. 1а) и имеют самый высокий пиковый уровень звукового давления (далее — УЗД) среди сигналов дельфина — достигающий $130\,000 \text{ Па}$, приведённый к расстоянию 1 м от дельфина [8, 15] (и др.). Произведение длительности «щелчка» T на ширину его спектра B : $TB \approx 1,1$ (среднее значение) [36, 37].

Частота следования «щелчков» возрастает с уменьшением расстояния до объекта локации. Как правило, временной интервал между «щелчками» (t) несколько больше времени двойного пути звука до цели (t_{2w}), $t > t_{2w}$. С точки зрения эхолокации это неравенство определяет низкие частоты следования импульсов (независимо от абсолютного значения частоты следования). Однако при дальности подводного объекта больше 200 м дельфин может продуцировать импульсы пачками [6], тогда частота следования пачек остается низкой, но внутри пачки $t < t_{2w}$, а частоты следования импульсов — высокие.

Максимальная дальность эхолокационного обнаружения дельфином объекта питания (в нашем случае — рыбы) возрастает с ростом силы цели (TS) данного объекта. Сила цели зависит, в свою очередь, от волновых размеров объекта kl , где k — волновое число, $k = 2\pi / \lambda$, где λ — длина волны максимума спектра эхолокационного сигнала, l — характерный размер объекта. Исследователи выяснили, что сила цели рыбы зависит от её длины и ракурса облучения и мало связана с видом рыбы и частотой сонара (в области частот геометрического рассеивания). Изучая эхосигналы дорсальных и боковых аспектов от различных видов рыб, Love [26] вывел эмпирические выражения для расчёта силы цели рыбы с плавательным пузырём.

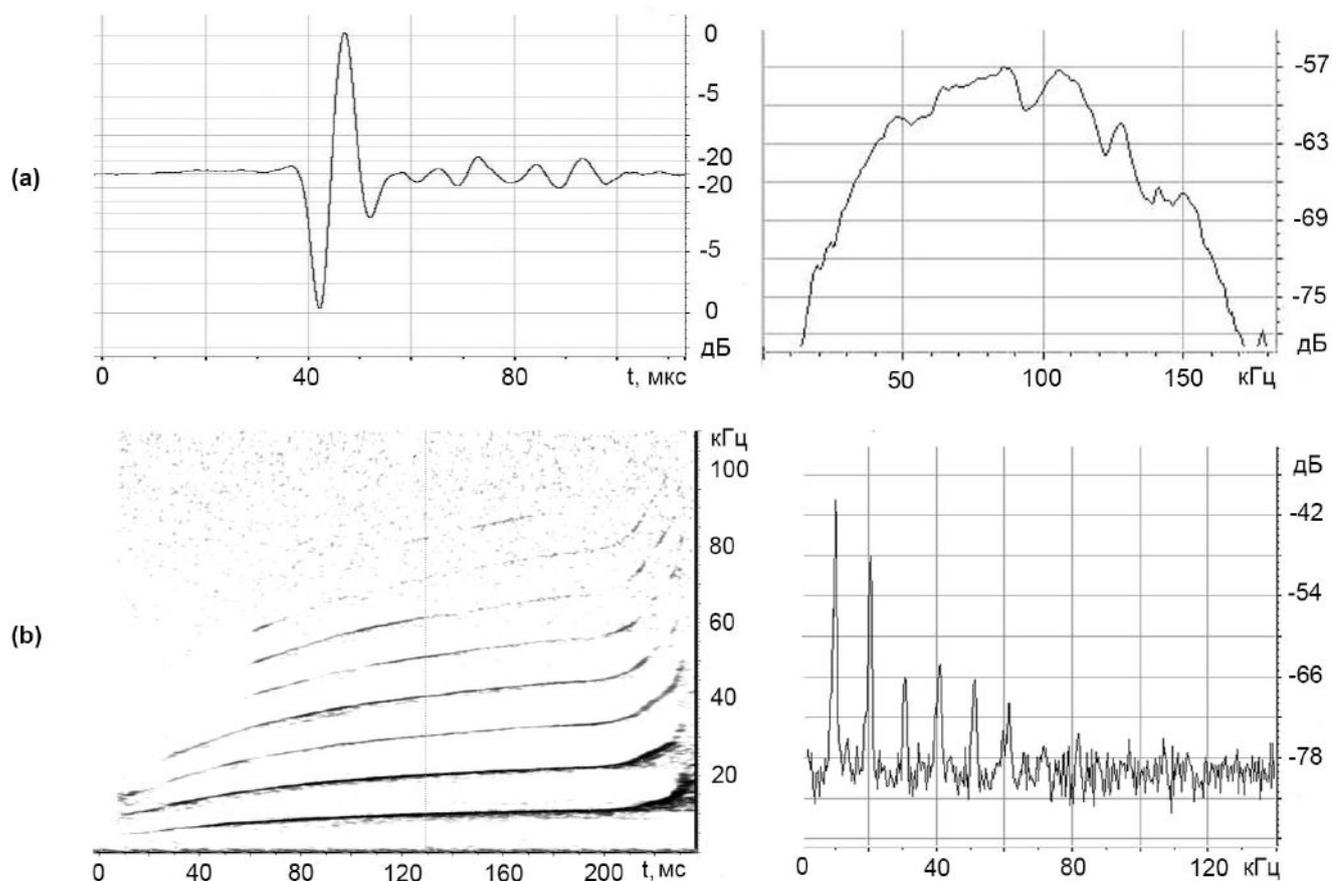


Рис. 1. Форма и спектр «щелчка» дельфина (ультракороткий сверхширокополосный импульс) (а). Длительность импульса 9 и 12 мкс по уровням -6 и -20 дБ соответственно. Ширина спектра 90 и 153 кГц по уровням -6 и -20 дБ соответственно. Спектрограмма (слева) и спектр «свиста» для момента времени 130 мс (b). Ось X — время в мкс, время в мс и частота в кГц соответственно. Ось Y — относительная амплитуда в дБ, частота в кГц и относительная спектральная плотность в дБ соответственно

Fig. 1. The shape and spectrum of the 'click' (ultra-short ultra-wideband pulse) of the dolphin (a). The pulse duration is 9 and 12 microseconds at levels -6 and -20 dB, respectively. The width of the spectrum is 90 and 153 kHz at levels -6 and -20 dB, respectively. Spectrogram (left) and spectrum (right) of the 'whistle' for moment of time 130 ms (b). The X-axis is the time in μs (мкс), the time in ms (мс), and the frequency in kHz (кГц), respectively. The Y-axis is the relative amplitude in dB (дБ), the frequency in kHz (кГц), and the relative spectral density in dB (дБ), respectively

Дорсальный аспект силы цели с достаточной точностью определяется выражением:

$$TS_D = 19,1 \log(L/30,48) + 0,9 \log(\lambda/30,48) - 35 \text{ (дБ)},$$

боковой аспект — выражением:

$$TS_S = 22,81 \log(L/30,48) - 2,8 \log(\lambda/30,48) - 32,4 \text{ (дБ)}.$$

Данные выражения справедливы при $0,7 \leq L/\lambda \leq 90,0$ (область геометрического рассеивания), где L — длина рыбы (см), λ — длина волны максимума спектра эхолокационного сигнала (см), TS — сила цели в дБ относительно уровня эха от сферы диаметром 3,66 м.

Дельфины питаются различными видами рыбы длиной около 10–40 см (ставрида, пикша, кефаль, камбала, анчоус, барабуля, хамса и др.), головоногими моллюсками (кальмары) и мелкими ракообразными (креветки). Сила цели рыб длиной от 20 см до 40 см составляет от -42 до -30 дБ соответственно.

Для оценки дальности эхолокационного обнаружения таких рыб дельфином исследователи используют мишени, не имеющие ракурсной зависимости (как правило, сферической формы). Например, стальной шар диаметром 2,54 см ($TS = -42$ дБ) дельфины могут обнаруживать с расстояния около 74 м, используя в качестве зондирующих сигналов своего сонара «щелчки» [32]. Таким же образом мишень диаметром 7,62 см ($TS = -28$ дБ) дельфин обнаруживал с расстояний около 113 м [17].

Дальность эхолокационного обнаружения афалиной мишеней с силой цели 0 дБ составила около 650 м [6]. Это расстояние оказалось предельным для решения дельфином задач эхолокационного обнаружения мишеней при использовании «щелчков». В то же время мишени с такими значениями TS могут моделировать силу цели рыбного скопления или стаи рыб. Известные измеренные значения силы цели дельфина афалины: $TS = -10$ дБ. С учётом этого максимальная дальность эхолокационного обнаружения дельфином афалины в результате интерполяции составит около 450 м.

Сила цели стаи рыб, занимающая ХН излучения сонара, зависит от количества рыб [11]. Например, для 3000 рыб:

$$TS_{3000} = TS_1 + 10 \log 3000,$$

где TS_1 — сила цели одной рыбы. Рыба длиной около 30 см имеет $TS = -35$ дБ. Откуда:

$$TS_{3000} = -35 + 10 \cdot 3,48 = -0,52 \text{ дБ.}$$

Следовательно, черноморские афалины могут обнаруживать одиночных рыб (с плавательным пузырьём) с расстояния до 74–113 м, тогда как сородичей, рыбные скопления и стаи рыб — с расстояния до 450–650 м.

Известно, что дельфины обитают у водной поверхности, так как каждые несколько минут им необходимо всплывать для вдоха. В то же время афалина может нырять за объектами пищи в Чёрном море на глубину до 90 м. Следовательно, радиус доступной эхолокационной «сферы обзора» среды обитания с целью поиска отдельной рыбы составит при использовании дельфином «щелчков» в качестве зондирующих сигналов сонара около 70–110 м. При эхолокационном поиске дельфином рыбных скоплений, косяков рыбы и сородичей можно говорить о радиусе полусферы обзора около 450–650 м.

Обнаружение подводного объекта ставит перед животным задачу классификации, т. е. отнесения источника эха к одному из известных ему классов объектов: «жертва», «хищник», «препятствие» и т. д. Для решения этой задачи необходимы оценка параметров эхосигнала и выделение «признаков», характерных для той или иной группы объектов [1]. «Щелчки» среди всех сигналов дельфина имеют самый высокий потенциал для классификации объектов. Это объясняется тем, что структура эхосигнала от подводного объекта состоит из отражения «щелчка» от поверхности объекта (первичное эхо) и собственных колебаний объекта, вызванных «щелчком» (вторичное эхо). К настоящему времени в различных эхолокационных экспериментах показано, что дельфины, используя «щелчки», уверенно решают задачи обнаружения, различения, распознавания и классификации искусственных мишеней [1, 2, 4, 5, 13, 16, 19, 20] (и др.). В одной из работ [41] авторы изучали эхосигналы от четырёх видов рыб (атлантической трески *Gadus morhua*, серой кефали *Chelon labrosus*, минтая *Pollachius pollachius* и морского окуня *Dicentrarchus labrax*), облучаемых искусственными сигналами типа «щелчка» дельфина, и показали некоторые акустические признаки для различения этих видов рыб, независимые от ракурса облучения.

Интересно, что длительность эхосигналов от объектов питания в десятки раз больше длительности «щелчка», так как определяется сложной структурой эха. Например, длительность эхосигналов от различных видов рыб длиной 20–40 см, при облучении их зондирующими сигналами типа «щелчка» дельфина, достигает 0,6 мс [41]. Раздельные эхосигналы от нескольких рыб по этой причине можно увидеть в случае, если расстояние между ними будет больше 0,5–0,8 м.

ЧМ-сигналы дельфина — «свисты» — классифицированы в свете теории сигналов и эхолокации как ЧМ-симултоны [36, 37]. Полоса частот, занимаемая ЧМ-сигналом, может составлять 2–140 кГц. Девиация частоты может быть различной (диапазон — от 0 до 42 кГц). Максимальное пиковое и среднеквадратичное значения уровня звукового давления «свистов» дельфина в открытом море достигают 180 и 170 дБ соответственно относительно 1 мкПа, приведённые к 1 м [22, 33, 34]. Пиковый УЗД «свистов» в бассейне не превышает 100–140 дБ относительно 1 мкПа (0,1–10,0 Па), приведённый к 1 м от дельфина. Длительность сигналов может составлять несколько секунд, среднее значение — около 0,5 с. Произведение длительности ЧМ-сигнала T на ширину его спектра B : $TB \approx 10^4$ – 10^5 [36, 37].

«Свисты» содержат различное число гармоник — от 1 до 50 и более (чаще несколько). Относительная мощность гармоник свиста плавно спадает с ростом частоты до нуля (рис. 1b). Гармоники внутренне присущи этому типу акустических сигналов дельфина. Следует специально отметить, что ЧМ-сигналы с такой же полосой частот и наличием гармоник используют летучие мыши в качестве зондирующих сигналов их эхолокатора [21, 27, 28]. В теории и технике эхолокации подобные ЧМ-сигналы, но без гармоник, применяются как зондирующие сигналы ЧМ-сонаров со сжатием импульса и ЧМ-доплеровских сонаров (и подобных радаров). Эти сонары (и радары) используются для обнаружения объекта, измерения его дальности и относительной радиальной скорости сближения с подводным объектом соответственно. Доплеровское смещение частоты сонара (f_d) равно

$$f_d = -2V_r/\lambda,$$

где λ — длина волны сонара, $\lambda = c_0/f$;

c_0 — скорость звука в воде;

f — частота сонара;

V_r — относительная радиальная скорость между сонаром и целью.

Следовательно, с повышением частоты сигнала сонара (фундаментальной частоты «свиста» дельфина) длина волны уменьшается, а доплеровское смещение и чувствительность сонара к измерению скорости объекта увеличиваются. Интересно, что частоты гармоник «свиста» возрастают пропорционально номеру гармоники. Если дельфин анализирует эхо гармоник, то тем самым увеличивает чувствительность своего сонара пропорционально номеру гармоники. Высокая чувствительность этого сонара может быть необходима дельфину на малых расстояниях для избегания столкновений, когда важно обнаружение малых относительных радиальных скоростей и малых относительных перемещений [36, 37].

Отражение ЧМ-сигналов дельфина от отдельных рыб будет эффективным при условии геометрического рассеивания, когда $L \geq \lambda$, где L — длина рыбы, λ — длина волны сигнала. Длина волны ЧМ-сигналов может изменяться значительно (от 75 до 1 см) исходя из области частот ЧМ-сигналов (2–140 кГц). Следовательно, при длине волны сигналов приблизительно меньше 20 см, что соответствует частотам ЧМ-сигналов и их гармоник выше 8–10 кГц, дельфин может анализировать дальность и относительную радиальную скорость отдельных рыб. ЧМ-сигналы с частотами ниже 8–10 кГц дельфин может использовать для получения эха от рыбных скоплений, сородичей и более крупных подводных объектов (стенок бассейна, подводных скал и др.). Можно полагать, что анализ эха ЧМ-сигналов дельфин выполняет согласованным фильтром слуха [36, 37]. В свете теории сигналов и эхолокации длительность отклика согласованного фильтра для ЧМ-сигнала определяется произведением длительности сигнала на ширину его спектра TB . Тогда длительность отклика согласованного фильтра слуха дельфина (T_0) на эхо отдельной рыбы (учитывая, что $TB = 10^4$ – 10^5 и длительность $T = 0,5$ – $1,8$ с) будет составлять

$$T_0 \approx T/TB \approx (0,5 \div 1,8)/(10^4 \div 10^5) \approx 18\text{--}50 \text{ мкс.}$$

Эти значения определяют разрешающую способность по времени ЧМ-сонаров дельфина. Тогда точность измерения дальности подводного объекта и разрешающая способность по дальности будут

около 0,027–0,075 м. Полученный результат намного лучше, чем для «щелчка». Длительность ЧМ-сигналов на 5–6 порядков больше длительности «щелчка», и такая точность на первый взгляд кажется парадоксальной. Этот результат будет понятным, если принять во внимание использование разных методов обработки эха различных классов сигналов в слуховой системе дельфина, и вместе с тем он объясняет необходимость и преимущества различных типов сигналов и сонаров.

Более того, согласованный фильтр слуховой системы не только сжимает эхосигнал, но и усиливает его. Усиление эхосигнала (K) также определяется произведением $TB = 10^4$ – 10^5 ЧМ-сигнала. $K = 2TB$, или $2(10\,000 - 100\,000)$, или 86–106 дБ. При этом важно, что согласованный фильтр слуха дельфина не усиливает акустические шумы, так как последние имеют низкую степень корреляции с ЧМ-сигналом.

Максимальная рассчитанная дальность акустического контакта между дельфинами на ЧМ-сигналах составила около 10,5 км [34]. Для расчёта авторы приняли, что чувствительность слуха дельфина (DT) на частоте 10 кГц — около 65 дБ относительно $1 \text{ мкПа} \cdot \text{м}^{-1}$ [13], уровень окружающего шума (NL), измеренного 1/3-октавным фильтром, центрированным на частоте 10 кГц (при состоянии моря 0–1), — около 75 дБ относительно $1 \text{ мкПа} \cdot \text{м}^{-1}$, уровень ЧМ-сигналов дельфина (SL) — около 167 дБ относительно $1 \text{ мкПа} \cdot \text{м}^{-1}$ (rms), коэффициент затухания звука в морской воде на частоте 10 кГц $\alpha = 1,1 \text{ дБ} \cdot \text{км}^{-1}$ [34].

Этот расчёт моделирует обстановку, когда свистеть и слушать, используя конвенциональный слух, могут любые дельфины, при этом они не могут применять согласованный фильтр слуха. Представляет интерес сравнить этот результат с максимальной дальностью эхолокации подводных объектов, когда в качестве зондирующих сигналов дельфин применяет частотно-модулированные. В этом случае каждый конкретный дельфин может использовать для приёма эхосигналов фильтр слуха, согласованный со своим сигналом. Воспользуемся уравнением активной моностатической эхолокации и решим его относительно потерь распространения [11]. В результате уравнение приобретёт вид:

$$TL = (SL + TS - NL - (DT - 86 \text{ дБ}))/2 ,$$

где TL — потери распространения;

SL — уровень источника ЧМ-сигнала;

TS — сила цели подводного объекта;

NL — уровень окружающего шума;

DT — слуховой порог дельфина.

В этой формуле 86 дБ учитывают понижение слухового порога дельфина вследствие усиления обработки эхосигнала согласованным фильтром слуха [37, 38]. Силу цели подводного объекта (в нашем случае — силу цели одиночной рыбы длиной 30 см) примем равной $TS = -35$ дБ, TS дельфина и косяка рыб примем равной $-10,0$ дБ и $-0,5$ дБ соответственно. Значения TL , SL , TS , NL , DT и α будем использовать такие же, как в [34].

В этом случае потери распространения зондирующего сигнала при эхолокационном обнаружении дельфином дельфина и косяка рыб составят:

$$2TL = (SL + TS - NL - (DT - 86 \text{ дБ})) = (167 - 10 - 75 - (65 - 86)) = 167 - 64 = 103 \text{ дБ}$$

и

$$2TL = (SL + TS - NL - (DT - 86 \text{ дБ})) = (167 - 0,5 - 75 - (65 - 86)) = 166,5 - 54 = 112,5 \text{ дБ}$$

соответственно. Дальность эхолокационного обнаружения дельфином дельфина R_d или косяка рыб R_f находим по номограмме [11]:

$$R_d = 18 \text{ км}/2 = 9 \text{ км},$$

$$R_f = 26 \text{ км}/2 = 13 \text{ км}.$$

Потери распространения зондирующего сигнала при эхолокационном обнаружении дельфином одиночной рыбы длиной 30 см составляют:

$$2TL = 167 - 35 - 75 - (65 - 86) = 132 - 54 = 78 \text{ дБ},$$

дальность эхолокационного обнаружения дельфином одиночной рыбы находим по номограмме [11]:

$$R_r = 4 \text{ км}/2 = 2 \text{ км}.$$

Результаты расчётов показывают, что дальность и точность эхолокационного обнаружения объектов пищи и сородичей сонаром дельфина с применением ЧМ-сигналов лучше, чем при использовании «щелчков», более чем на порядок. Кроме того, ЧМ-сонар обеспечивает измерение относительной радиальной скорости приближения или удаления подводного объекта по отношению к дельфину. Однако тонкий анализ амплитудно-временных особенностей спектра эха рыб с целью их классификации — преимущество сонара, использующего «щелчки». Согласованный фильтр не может выполнять такой анализ. Следовательно, применение дельфином сонаров, использующих «щелчки» и «свисты», а также соответствующих данным сигналам методов обработки эхосигналов слуховой системой в значительной степени расширяет возможности эхолокационного анализа объектов питания и окружающего пространства.

Дельфины могут продуцировать пачки взаимно когерентных импульсов. От пачки к пачке форма и спектр импульсов, заполняющих её, существенно изменяются. Между тем в границах пачки форма импульсов подобна и спектр одинаков, поэтому эти сигналы были классифицированы как пачки взаимно когерентных импульсов (далее — КИ) [36, 37]. Форма и спектр КИ — сложные, они имеют сильную ракурсную зависимость. Число импульсов в пачке может быть от 8 до 423 [36, 37], даже до 823 [24, 25]. Длительность пачек КИ изменялась от 37 до 910 мс. Длительность импульсов, зарегистрированных rostro-латерально (вдоль продольной оси животного) с расстояния около 2 м, составляет около 12 мкс по уровню -6 дБ (рис. 2а), форма импульсов напоминает форму «щелчка». Их спектр охватывает область частот 60–135 кГц. При смещении гидрофона в латеральном направлении длительность импульсов возрастает до 0,1–1,0 мс, форма становится сложнее, уменьшается уровень высокочастотных составляющих их спектра [37]. Ширина спектра импульсов при этом — от 2,9–15,0 до 3,9–85,0 кГц (по уровню -6 дБ), спектр может иметь много максимумов и минимумов. Межимпульсные интервалы в пачках КИ плавно уменьшались, как правило, от начала к концу пачки в диапазоне 39,0–0,8 мс, реже наоборот, но могли и не изменяться. Относительное изменение межимпульсных интервалов в пачках КИ было от 6,6 до $-2,6$ (знак минус означает возрастание межимпульсных интервалов на протяжении пачки) и не зависело от длительности пачки. Коэффициент заполнения пачки импульсов в некоторых случаях достигал 20–40 % [37]. Характеристики каждой последующей пачки КИ существенно отличались от таковых предыдущей. Рассмотренные характеристики КИ согласуются с таковыми сигналов, зарегистрированных в естественных условиях у свободно плавающих гавайских (длиннорылый прудельфин *Stenella longirostris*) и атлантических (прудельфин стенелла *Stenella frontalis*) дельфинов [24, 25]. Следовательно, черноморские афалины продуцируют и используют пачки когерентных импульсов так же, как гавайские и атлантические дельфины [37].

КИ не имеют, похоже, высокой направленности излучения. Хотя в ряде случаев и наблюдается некоторая направленность, она существенно ниже, чем у других акустических сигналов дельфина. Следовательно, эхосигналы от КИ приходят из широкой области пространства вокруг особи и имеют различную форму. КИ можно зарегистрировать вблизи дельфинов, на расстоянии до 3–14 м [24]. КИ имеют самые низкие УЗД из зарегистрированных сигналов дельфина в бассейне — около 0,1–3,0 Па [36, 37].

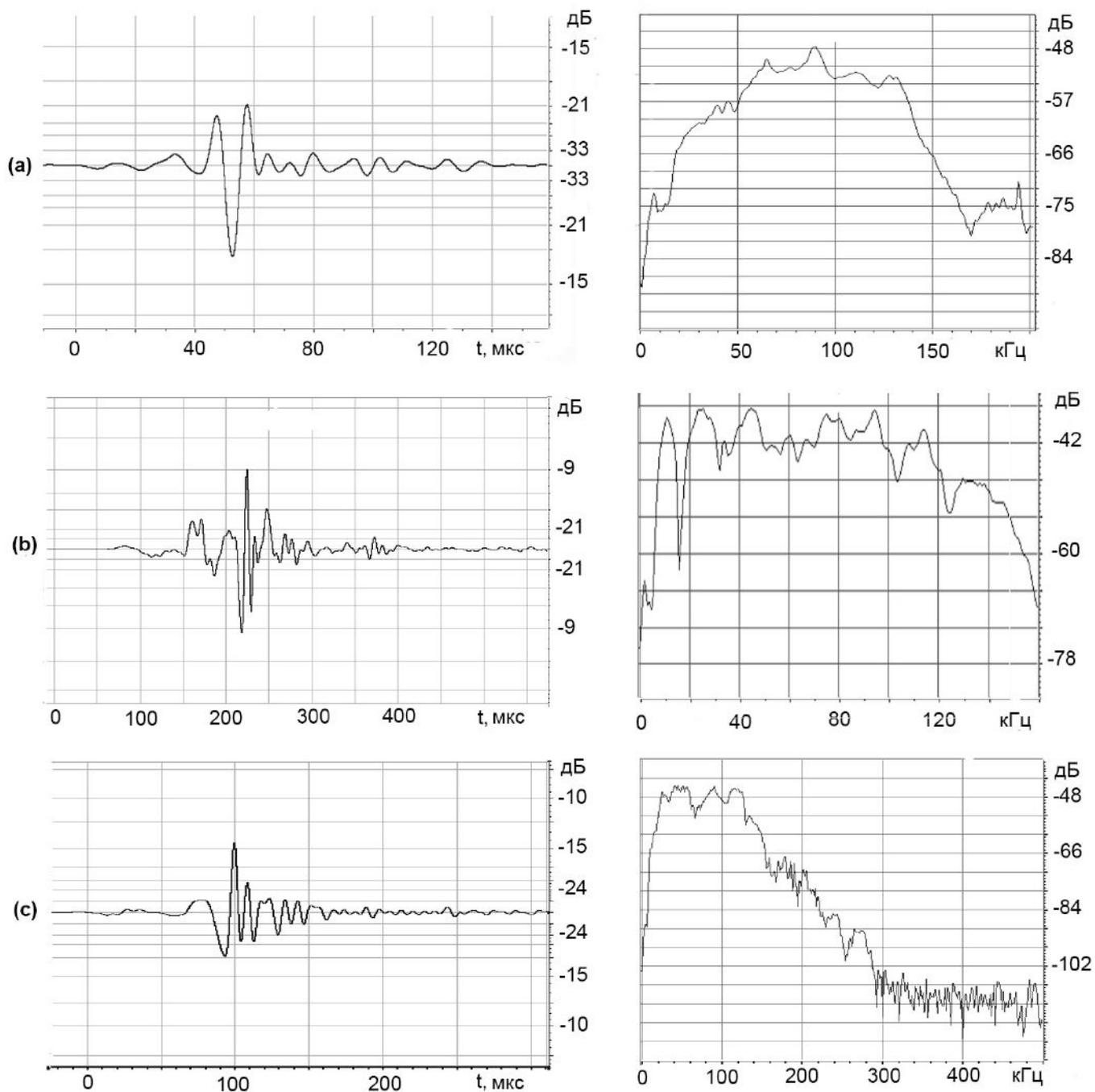


Рис. 2. Примеры формы (слева) и спектров (справа) импульсов, составляющих пакеты взаимно когерентных импульсов (а), взаимно некогерентных импульсов (б), универсальных импульсов (с). Ось X — время t в мкс и частота в кГц. Ось Y — относительная амплитуда в дБ и относительная спектральная плотность в дБ

Fig. 2. Examples of shape (left) and spectra (right) for the pulses constituent the packets of mutually coherent pulses (a), mutually incoherent pulses (b), versatile pulses (c). The X-axis is the time t in μs (мкс) and the frequency in kHz (кГц). The Y-axis is the relative amplitude in dB (дБ) and the relative spectral density in dB (дБ)

Дельфины могут применять КИ, когда находятся вблизи препятствий (подводные скалы, дно, поверхность воды) или близко друг к другу, когда им важно контролировать относительное перемещение и скорость, чтобы избежать столкновений. Особое значение эти сигналы имеют в пищевом поведении животных. Дельфины используют КИ при приближении к объекту питания, а также для отслеживания динамики изменения его положения с целью точного захвата (на расстоянии менее 2,5 м).

Частота следования импульсов в пачках КИ в это время может достигать $300\text{--}1250\text{ с}^{-1}$. Высокая разрешающая способность слуха дельфина по времени — около $0,02\text{ мс}$ [9, 10, 42, 43] — позволяет обрабатывать тонкую временную динамику таких эхосигналов. При решении этой задачи дельфин производит пачки КИ с минимальным необходимым УЗД для уменьшения уровня мешающих отражений КИ и для оптимизации отношения полезный эхосигнал / мешающее отражение.

В работе [39] детально описано эхолокационное поведение бутылконового дельфина (*Tursiops truncatus*) и малой касатки (*Pseudorca crassidens*) во время захвата пищи. Непосредственно перед захватом добычи (неживая рыба — мойва длиной $10\text{--}15\text{ см}$ или сельдь длиной $20\text{--}25\text{ см}$) млекопитающие резко уменьшали УЗД, длительность импульсов и межимпульсные интервалы более чем на порядок — до $4\text{--}2\text{ мс}$ (что соответствует частоте следования импульсов до 500 с^{-1}). По мнению авторов этой работы, переход на такие сигналы обеспечивал животным возможность сфокусировать внимание на динамике эхосигналов от актуальной цели, чтобы отслеживать изменения направления движения перед моментом её захвата [18, 40]. Подобные сигналы связывают с попытками захвата добычи в дикой природе практически у всех зубатых китов [12, 18, 23, 30, 31, 32, 35].

Пачки взаимно некогерентных импульсов. Форма импульсов, составляющих пачки взаимно некогерентных импульсов (далее — НИ), — сложная (рис. 2b), она изменяется от импульса к импульсу в каждой пачке. В связи с этим спектр каждого импульса состоит из множества ($20\text{--}30$) экстремумов, размещение и уровень которых отличаются от импульса к импульсу, поэтому они классифицированы как пачки НИ [36, 37]. Энергия спектральных составляющих этих импульсов быстро спадает на частотах ниже 10 и выше 140 кГц (рис. 2b). Амплитуда УЗД импульсов в бассейне достигала $15\text{--}1000\text{ Па}$. Максимальные УЗД этих сигналов пока не известны, необходимы дальнейшие исследования. Пачки НИ содержали от 4 до 24 импульсов с межимпульсными интервалами от 260 до 18 мс . Межимпульсные интервалы на протяжении пачки импульсов, как правило, изменялись. Относительные изменения межимпульсных интервалов в пачке достигали $9,72$. Длительность НИ варьировала от $0,14$ до $0,6\text{ мс}$.

В связи с тем что форма и спектр НИ изменяются от импульса к импульсу, было высказано предположение, что их можно рассматривать в качестве сигналов высокоразвитого разговорного языка дельфина [36, 37, 38]. В этом случае каждый импульс можно считать словом разговорного языка, а пачку импульсов — предложением. Основная функция разговорного языка — передача и обмен информацией между животными. Можно полагать, что именно наличие разговорного языка позволяет дельфинам организовывать различные виды сотрудничества и кооперации во время поиска и ловли рыбы [3, 7, 19]. Это свидетельствует, в свою очередь, о наличии у них сложных видов психической и интеллектуальной деятельности.

В то же время отражения НИ от границ бассейна как во временной, так и в частотной области весьма существенны (рис. 3). Интересно, что отражения НИ от стенок и дна бассейна и даже от дельфина имеют высокий уровень. Амплитуды эхосигналов с ростральных, латеральных и вентральных направлений с учётом расстояния отличаются незначительно. Следовательно, эти импульсы не имеют высокой направленности и наряду с речью дельфина играют, по-видимому, роль зондирующих импульсов некогерентного сонара дельфина. Изучение возможностей этого сонара может быть темой отдельного исследования. Приняв во внимание уровни эхосигналов (рис. 3), допустимо предположить, что он используется дельфином в том числе и для ориентации в прибрежных условиях мелководья и подводных скал, а также для ориентации среди рядом плывущих сородичей. Отсутствие высокой направленности НИ вызвано естественной необходимостью: дельфин должен получать эхосигналы со всех направлений вокруг себя, а речь его должна быть доступна для всех сородичей вокруг. Следовательно, НИ имеют значение и для общения дельфинов, и для организации ими различных видов сотрудничества и сложной кооперации между собой во время поиска и ловли рыбы, и для ориентации (как зондирующие импульсы некогерентного сонара).

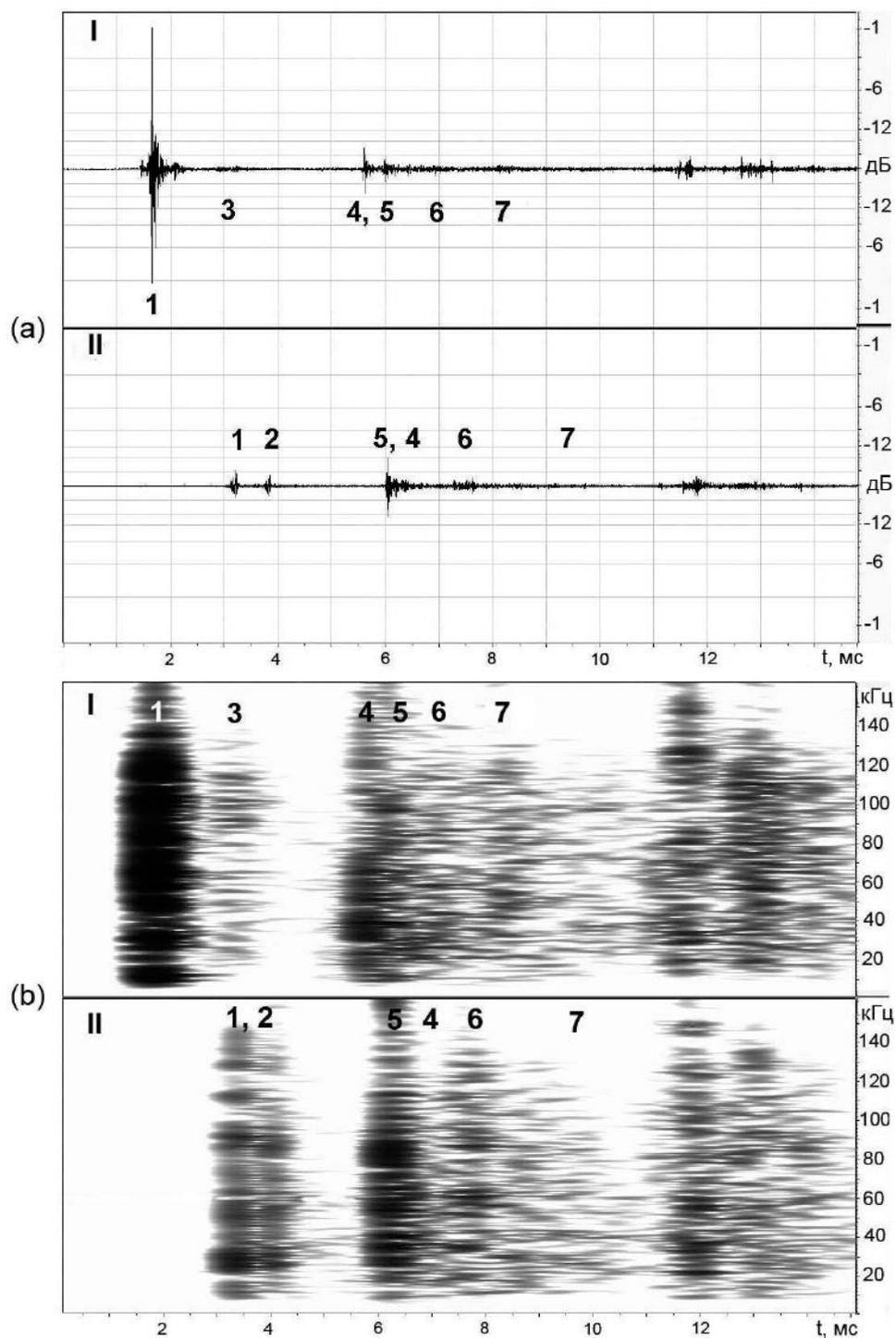


Рис. 3. Пример отражений одного из некогерентных импульсов, продуцированных дельфином во временной (а) и частотной (б) областях. 1 — НИ. 2 — эхо от левой стенки бассейна. 3 — эхо от другого дельфина. 4 — эхо от передней стенки бассейна. 5 — эхо от дна бассейна. 6 — эхо дно — поверхность воды. 7 — эхо от правой стенки бассейна. По оси абсцисс — время в мс. По оси ординат — амплитуда звукового давления в дБ относительно 277 Па и частота в кГц

Fig. 3. An example of the reflections for incoherent pulses of dolphin on the time (a) and frequency (b) domains. 1 – incoherent pulses. 2 – echo from the left wall of the pool. 3 – echo from another dolphin. 4 – echo from the front wall of the pool. 5 – echo from the bottom of the pool. 6 – double echo, from bottom – surface of water. 7 – echo from the right wall of the pool. The X-axis is the time in ms (мс). The Y-axis is the amplitude of the sound pressure in dB (дБ) relative to 277 Pa and the frequency in kHz (кГц)

Пачки универсальных импульсов. Форма импульсов (рис. 2с), составляющих пачки УИ, — сложная [37]. Межимпульсные интервалы, амплитуда, форма и спектр УИ могли плавно изменяться в пределах пачки (от импульса к импульсу). УЗД этих импульсов, измеренные в бассейне, достигали 3–590 Па, а спектрограмма охватывала частоты 3–200 кГц. Максимальный УЗД универсальных импульсов пока неизвестен, необходимы дальнейшие исследования. Спектр УИ имеет много экстремумов и охватывает частоты от 14–47 до 56–126 кГц по уровню –6 дБ. С уменьшением амплитуды импульсов в пачке уровень высокочастотных составляющих спектра понижается. Последовательность импульсов в начале пачки имела, как правило, большие межимпульсные интервалы, которые могли плавно изменяться. В то же время встречались пачки импульсов одинаковой формы с постоянными межимпульсными интервалами. В этом случае они отличались от описанных выше КИ только более высокими УЗД. Длительность УИ изменялась в диапазоне 0,08–0,37 мс, а длительность пачек УИ — от 5920 до 43 мс. Величина межимпульсных интервалов в пачках УИ варьировала от 165,00 до 1,08 мс. Относительное изменение межимпульсных интервалов в пачке было от 40,75 до –1,14 (знак минус означает возрастание межимпульсных интервалов на протяжении пачки) и не зависело от длительности пачки импульсов. Пачки УИ насчитывали от 6 до 375 импульсов. Характеристики каждой последующей пачки УИ существенно отличались от таковых предыдущей. Межканальные различия УЗД импульсов, зарегистрированных латерально (на два гидрофона, расположенных слева и справа от головы дельфина на расстоянии 1,5 м), достигали 34 дБ и могли взаимно изменяться. Эти факты указывают на модификацию и сканирование характеристики направленности излучения УИ в пространстве при неизменном стационарном положении дельфина.

Интересно, что дельфин может существенно изменять форму этих импульсов и даже продуцировать пачки УИ с постоянной формой и межимпульсными интервалами, т. е. пачки УИ, аналогичные КИ. Но в этом случае они более широкополосные и имеют большие УЗД, чем описанные выше КИ.

Характеристики УИ предполагают различные способы обработки их эхосигналов слуховой системой (селектор движущихся целей, импульсный доплеровский сонар и, возможно, другие). Вероятно, эти сигналы дельфин использует для определения дальности и относительной радиальной скорости, а также для классификации объектов питания. Дальность действия этих сигналов пока не определена, но она, очевидно, существенно меньше таковой «щелчков». Всё вышеизложенное указывает на то, что сонар, использующий эти импульсы, может выполнять широкий спектр задач, поэтому он классифицирован как универсальный [37].

Интересно, что динамика изменения направленности излучения рассмотренных сигналов дельфина различна. Положение максимума ХН «щелчков» жёстко связано с положением головы дельфина в пространстве [8, 13, 37] (и др.). В отличие от этого, направленность излучения УИ не связана с положением его головы. Динамика направленности НИ, КИ и «свистов» занимает промежуточное положение. Следовательно, дельфин, двигаясь в поисках объектов питания, может осматривать антериорное пространство всеми сонарами. Наличие универсального сонара позволяет ему осматривать также пространство в стороне от антериорного, что улучшает качество мониторинга объектов питания, независимо от положения головы дельфина, а также ориентирование в пространстве. Универсальный сонар, таким образом, существенно расширяет возможности эхолокационного обзора пространства вокруг дельфина.

Дельфины могут продуцировать одновременно различные типы акустических сигналов — до нескольких тысяч за минуту [36, 37]. Следовательно, органы дельфина, генерирующие акустические сигналы, имеют высокую степень специализации, поэтому затраты энергии дельфина на продуцирование сигналов незначительны.

Энергия, которую млекопитающие тратят на добычу пищи, в основном определяется их перемещением в трёхмерном пространстве, необходимом для поиска, преследования и захвата объектов питания. Дельфины имеют нейтральную плавучесть и хорошую обтекаемость тела, поэтому энергетическая стоимость движения у них считается невысокой. Вместе с тем совершенная эхолокационная

система животных позволяет обнаруживать объекты питания (рыбные скопления) на расстоянии до 13 км и классифицировать их за сотни метров, чтобы двигаться к ним кратчайшим путём. Более того, дельфины могут оптимизировать пищевое поведение для экономии энергии, организуя различные виды сотрудничества и сложной кооперации между собой во время поиска и ловли рыбы [3, 7, 19].

Гидроакустические закономерности пищевого поведения дельфинов будет легче представить, если сравнить его с пищевым поведением летучих мышей. У последних [21, 27] (и др.) существуют фазы поиска, подхода и захвата объекта питания. На этапе поиска большинство воздушных охотничьих летучих мышей испускают длинные и громкие ЧМ-сигналы [21, 28] (и др.), практически такие же, как ЧМ-сигналы («свисты») дельфинов [36, 37] (и др.) (рис. 1b). И дельфины, и мыши могут использовать эти сигналы для обнаружения объектов питания на максимальных расстояниях, определения их дальности, а также измерения их относительной радиальной скорости (приближение или удаление). Обнаружив жертву, летучие мыши инициируют фазу подхода, в которой уменьшают длительности и уровни ЧМ-сигналов и повышают частоту их следования по мере приближения к добыче. У зубатых китов подобную роль со сходной динамикой могут играть ЧМ-сигналы, а с расстояний, на которых животные могут классифицировать жертву, — «щелчки» [1, 6, 13, 29] (и др.). Перед захватом объекта питания летучие мыши продуцируют импульсы минимальной длительности с минимальным уровнем и максимальной частотой следования, чтобы сфокусировать внимание на жертве для точного захвата [21, 27, 28] (и др.). У зубатых китов эту роль играют пачки КИ (рассмотрено выше).

Результаты работы позволяют полагать, что развитие и совершенствование различных типов акустических сигналов, сонаров и разных методов обработки эхосигналов слуховой системой дельфинов вызвано, прежде всего, оптимизацией гидроакустических закономерностей их пищевого поведения, а также необходимостью ориентации в трёхмерном пространстве. Вместе с тем эхолокационные закономерности пищевого поведения дельфинов и летучих мышей подобны, несмотря на то что у них различная среда обитания (водная и наземно-воздушная) и эти млекопитающие относятся к разным отрядам (китообразные и рукокрылые) царства животных.

Выводы:

1. Последовательности ультракоротких сверхширокополосных акустических импульсов («щелчки») дельфины могут использовать для обнаружения объектов питания (отдельной рыбы — на расстоянии до 70–110 м, рыбных скоплений — на расстоянии до 450–600 м) и сородичей (на расстоянии до 450–600 м), а также для их классификации.
2. Частотно-модулированные сигналы («свисты») дельфины могут использовать для обнаружения объектов питания (отдельной рыбы — на расстоянии до 2 км, рыбных скоплений — на расстоянии до 9–13 км) и сородичей (на расстоянии до 9–13 км), для определения их дальности, а также для измерения их относительной радиальной скорости (приближение или удаление).
3. Пачки взаимно когерентных импульсов дельфины могут использовать при приближении к объекту питания, а также для отслеживания динамики изменения его положения с целью точного захвата на расстоянии до 2,5 м.
4. Пачки взаимно некогерентных импульсов — сигналы разговорного языка — дельфины могут использовать для организации различных видов сотрудничества и сложной кооперации между собой во время поиска и ловли рыбы.
5. Пачки универсальных импульсов дельфины могут использовать для расширения пространства эхолокационного обзора вокруг себя, независимо от положения головы в пространстве, с целью улучшения качества мониторинга объектов питания (определение их расположения, дальности и относительной радиальной скорости, классификация) на малых расстояниях.
6. Различные типы акустических сигналов и сонаров и разные методы обработки эхосигналов у дельфинов развивались и совершенствовались в соответствии с необходимостью оптимизации гидроакустических закономерностей их пищевого поведения и ориентации в трёхмерном пространстве.

7. Можно предполагать наличие подобных гидроакустических закономерностей пищевого поведения у *Odontoceti* исходя из подобия их акустических сигналов и морфологии.
8. Акустические закономерности пищевого поведения дельфинов и летучих мышей подобны, несмотря на то что у них различная среда обитания (водная и наземно-воздушная) и эти млекопитающие относятся к разным отрядам царства животных (китообразные и рукокрылые).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Белькович В. М., Дубровский Н. А. *Сенсорные основы ориентации китообразных*. Ленинград : Наука, 1976. 204 с. [Belkovich V. M., Dubrovsky N. A. *Sensornye osnovy orientatsii kitoobraznykh*. Leningrad: Nauka, 1976, 204 p. (in Russ.)].
2. Белькович В. М., Борисов В. И. Локационное распознавание дельфинами фигур сложной конфигурации // *Труды Акустического института*. Москва, 1971. Т. 17. С. 19–23. [Belkovich V. M., Borisov V. I. Lokatsionnoe raspoznavanie del'finami figur slozhnoi konfiguratsii. In: *Trudy Akusticheskogo instituta*. Moscow, 1971, vol. 17, pp. 19–23. (in Russ.)].
3. Белькович В. М., Иванова Е. Е., Козаровицкий Л. Б., Ефременкова О. В., Харитонов С. Л. Характеристика поисково-охотничьего поведения дельфинов // *Поведение дельфинов*. Москва : Наука, 1978. С. 34–65. [Bel'kovich V. M., Ivanova E. E., Kozarovietskii L. B., Efremenkova O. V., Kharitonov S. L. Kharakteristika poiskovo-okhotnich'ego povedeniya del'finov. In: *Povedenie del'finov*. Moscow: Nauka, 1978, pp. 34–65. (in Russ.)].
4. Дубровский Н. А., Титов А. А., Краснов П. С., Бабкин В. П., Лекомцев В. М., Николенко Г. В. Исследование разрешающей способности эхолокационного аппарата черноморской афалины // *Труды Акустического института*. Москва, 1970. Вып. 10. С. 163–181. [Dubrovsky N. A., Titov A. A., Krasnov P. S., Babkin V. P., Lekomtcev V. M., Nikolenko G. V. Issledovanie razreshayushchei sposobnosti ekholokatcionnogo apparata chernomorskoj afaliny. In: *Trudy Akusticheskogo instituta*. Moscow, 1970, iss. 10, pp. 163–181. (in Russ.)].
5. Дубровский Н. А., Краснов П. С. Распознавание дельфином афалиной упругих шаров по материалу и размеру // *Труды Акустического института*. Москва, 1971. Вып. 17. С. 9–18. [Dubrovsky N. A., Krasnov P. S. Raspoznavanie del'finom afalinoi uprugikh sharov po materialu i razmeru. In: *Trudy Akusticheskogo instituta*. Moscow, 1971, iss. 17, pp. 9–18. (in Russ.)].
6. Иванов М. П. Эхолокационные сигналы дельфина при обнаружении объектов в сложных акустических условиях // *Акустический журнал*. 2004. Т. 50, вып. 4. С. 550–561. [Ivanov M. P. Ekholokatcionnye signaly del'fina pri obnaruzhenii ob'ektov v slozhnykh akusticheskikh usloviyakh. *Akusticheskij zhurnal*, 2004, vol. 50, iss. 4, pp. 550–561. (in Russ.)].
7. *Морская биоакустика* : монография / под ред. У. Н. Таволга ; пер. с англ. Ленинград : Судостроение, 1969. 422 с. [*Morskaya bioakustika: monografiya* / U. N. Tavolga (Ed.); per. s angl. Leningrad: Sudostroenie, 1969, 422 p. (in Russ.)].
8. Рябов В. А., Заславский Г. Л. Помехозащитность эхолокатора дельфина // *Сенсорные системы*. 1998. Т. 12, вып. 2. С. 202–209. [Ryabov V. A. Pomekhozashchishchennost' ekholikatora del'fina. *Sensornye sistemy*, 1998, vol. 12, iss. 2, pp. 202–209. (in Russ.)].
9. Рябов В. А. *Спектрально-временной анализ акустических импульсных сигналов дельфином афалиной* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.02. Санкт-Петербург, 1991. 16 с. [Ryabov V. A. *Spektral'no-vremennoi analiz akusticheskikh impul'snykh signalov del'finom afalinoi*: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk: 03.00.02. Sankt-Petersburg, 1991, 16 p. (in Russ.)].
10. Рябов В. А., Заславский Г. Л. Временной анализ эхосигналов афалиной // *Доповіди Національної академії наук України*. 1999. № 2. С. 188–192. [Ryabov V. A., Zaslavskij G. L. Vremennoi analiz ekhosignalov afalinoi. *Dopovidi Nacional'noi akademii nauk Ukraini*, 1999, no. 2, pp. 188–192. (in Russ.)].

11. Урик Р. Дж. *Основы гидроакустики*. Ленинград : Судостроение, 1978. 448 с. [Urlick R. J. *Principles of underwater sound*. Leningrad: Sudostroenie, 1978, 448 p. (in Russ.)].
12. Aguilar S. N., Johnson M. P., Madsen P. T., Díaz F., Domínguez I., Brito A., Tyack P. Cheetahs of the deep sea: deep foraging sprints in short-finned pilot whales off Tenerife (Canary Islands). *Journal of Animal Ecology*, 2008, vol. 77, iss. 5, pp. 936–943. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01393.x>.
13. Au W. W. L. *The sonar of dolphins*. New York: Springer-Verlag, 1993, 277 p.
14. Au W. W. L., Branstetter B. K., Benoit-Bird K. J., Kastelein R. A. Acoustic basis for fish prey discrimination by echolocating dolphins and porpoises. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 2009, vol. 126, iss. 1, pp. 460–467. <https://doi.org/10.1121/1.3147497>.
15. Au W. W. L., Floyd R. G., Penner R. A., Marchison A. K. Measurement of echolocation signals of the Atlantic bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* Montagu, in open waters. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 1974, vol. 56, iss. 4, pp. 1280–1290. <https://doi.org/10.1121/1.1903419>.
16. Au W. W. L., Pawloski J. L. Cylinder wall thickness difference discrimination by an echolocating Atlantic bottlenose dolphin. *Journal of Comparative Physiology A*, 1992, vol. 170, iss. 1, pp. 41–47. <https://doi.org/10.1007/BF00190399>.
17. Au W. W. L., Snyder K. J. Long-range target detection in open waters by an echolocating Atlantic Bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 1980, vol. 68, iss. 4, pp. 1077–1084. <https://doi.org/10.1121/1.384993>.
18. DeRuiter S. L., Bahr A., Blanchet M. A., Hansen S. F., Kristensen J. H., Madsen P. T., Tyack P. L., Wahlberg M. Acoustic behaviour of echolocating porpoises during prey capture. *Journal of Experimental Biology*, 2009, vol. 212, no. 19, pp. 3100–3107. <https://doi.org/10.1242/jeb.030825>.
19. Eskelinen H. C., Winship K. A., Jones B. L., Ames A. E. M., Kuczaj S. A. II. Acoustic behavior associated with cooperative task success in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Animal Cognition*, 2016, vol. 19, iss. 4, pp. 789–797. <https://doi.org/10.1007/s10071-016-0978-1>.
20. Dubrovsky N. A., Krasnov P. S., Titov A. A. Discrimination of solid elastic spheres by an echolocating porpoise *Tursiops truncatus*. In: *Proceedings of the 7th International Congress on Acoustics*. Budapest, Hungary, 1971, vol. 3, pp. 533–536.
21. Griffin D. R., Webster F. A., Michael C. R. The echolocation of flying insects by bats. *Animal Behaviour*, 1960, vol. 8, iss. 3–4, pp. 141–154. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(60\)90022-1](https://doi.org/10.1016/0003-3472(60)90022-1).
22. Janik V. M. Source levels and the estimated active space of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) whistles in the Moray Firth, Scotland. *Journal of Comparative Physiology A*, 2000, vol. 186, iss. 7–8, pp. 673–680. <https://doi.org/10.1007/s003590000120>.
23. Johnson M., Madsen P. T., Zimmer W. M. X., De Soto N. A., Tyack P. L. Beaked whales echolocate on prey. *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*, 2004, vol. 271, suppl. 6, pp. 383–386. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0208>.
24. Lammers M. O., Schotten M., Au W. W. L. The spatial context of free-ranging Hawaiian spinner dolphins (*Stenella longirostris*) producing acoustic signals. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 2006, vol. 119, iss. 2, pp. 1244–1250. <https://doi.org/10.1121/1.2151804>.
25. Lammers M. O., Au W. W. L., Herzog D. L. The broadband social acoustic signaling behavior of spinner and spotted dolphins. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 2003, vol. 114, iss. 3, pp. 1629–1639. <https://doi.org/10.1121/1.1596173>.
26. Love R. H. Dorsal-aspect target strength of an individual fish. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 1971, vol. 49, iss. 3B, pp. 816–823. <https://doi.org/10.1121/1.1912422>.
27. Madsen P. T., Surlykke A. Functional convergence in bat and toothed whale biosonars. *Physiology* (Bethesda), 2013, vol. 28, iss. 5, pp. 276–283. <https://doi.org/10.1152/physiol.00008.2013>.
28. Mayberry H. W., Faure P. A. Morphological, olfactory, and vocal development in big brown bats. *Biology Open*, 2015, vol. 4, no. 1, pp. 22–34. <https://doi.org/10.1242/bio.201410181>.

29. Morozov V. P., Akopian A. I., Burdin V. I., Zaitseva K. A., Sokovykh I. A. Sequential frequency of location signals of dolphins as a function of distance from the target. *Biofizika*, 1972, vol. 17, no. 1, pp. 139–145. (in Russ.).
30. Miller L. A., Pristed J., Møhl B., Surlykke A. The click sounds of narwhals (*Monodon monoceros*) in Inglefield Bay, Northwest Greenland. *Marine Mammal Science*, 1995, vol. 11, iss. 4, pp. 491–502. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1995.tb00672.x>.
31. Miller P. J. O., Johnson M. P., Tyack P. L. Sperm whale behavior indicates the use of echolocation click buzzes ‘creaks’ in prey capture. *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*, 2004, vol. 271, iss. 1554, pp. 2239–2247. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2863>.
32. Murchison A. E. Detection range and range resolution in echolocating bottlenose porpoise (*Tursiops truncatus*). In: *Animal Sonar Systems* / R. G. Busnel, J. F. Fish (Eds). New York: Plenum Press, 1980, pp. 43–70.
33. Richardson W. J., Greene C. R., Malme C. I., Thomson D. H. *Marine Mammals and Noise*. San Diego: Academic Press, 1995, 576 p.
34. Rasmussen M. H., Lammers M. O., Beedholm K., Miller L. A. Source levels and harmonic content of whistles in white-beaked dolphins (*Lagenorhynchus albirostris*). *The Journal of the Acoustical Society of America*, 2006, vol. 120, iss. 1, pp. 510–517. <https://doi.org/10.1121/1.2202865>.
35. Ridgway S. H., Moore P. W., Carder D. A., Romano T. A. Forward shift of feeding buzz components of dolphins and belugas during associative learning reveals a likely connection to reward expectation, pleasure and brain dopamine activation. *Journal of Experimental Biology*, 2014, vol. 217, iss. 16, pp. 2910–2919. <https://doi.org/10.1242/jeb.100511>.
36. Ryabov V. A. Some aspects of analysis of dolphins’ acoustical signals. *Open Journal of Acoustics*, 2011, vol. 1, pp. 41–54. <https://doi.org/10.4236/oja.2011.12006>.
37. Ryabov V. A. Acoustic signals and echolocation system of the dolphin. *Biophysics*, 2014, vol. 59, iss. 1, pp. 135–147. <https://doi.org/10.1134/S0006350914010199>.
38. Ryabov V. A. The study of acoustic signals and the supposed spoken language of the dolphins. *St. Petersburg Polytechnical University Journal: Physics and Mathematics*, 2016, vol. 2, iss. 3, pp. 231–239. <https://doi.org/10.1016/j.spjpm.2016.08.004>.
39. Wisniewska D. M., Johnson M., Nachtigall P. E., Madsen P. T. Buzzing during biosonar-based interception of prey in the delphinids *Tursiops truncatus* and *Pseudorca crassidens*. *Journal of Experimental Biology*, 2014, vol. 217, iss. 24, pp. 4279–4282. <https://doi.org/10.1242/jeb.113415>.
40. Wisniewska D. M., Johnson M., Beedholm K., Wahlberg M., Madsen P. T. Acoustic gaze adjustments during active target selection in echolocating porpoises. *Journal of Experimental Biology*, 2012, vol. 215, iss. 24, pp. 4358–4373. <https://doi.org/10.1242/jeb.074013>.
41. Yovel Y., Au W. W. L. How can dolphins recognize fish according to their echoes? A statistical analysis of fish echoes. *PLoS ONE*, 2010, vol. 5, no. 11, e14054. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014054>.
42. Zaslavsky G. L., Ryabov V. A. Target classification in the dolphin. In: *ACOUSTICS 2011: A New Decade – A New Reality: Rethinking Acoustic Practices for the Austerity Decade*: Proceedings of a meeting, 14–15 September 2011, Glasgow, Scotland, UK / Institute of Acoustics, 2001, vol. 23, pt 4, pp. 75–78.
43. Zaslavskiy G. L. The auditory time resolution in bottlenose dolphin: behavioural experiments versus auditory evoked potential methods. In: *Proceedings of the 9th European Conference on Underwater Acoustics*. France, Paris, 2008, pp. 571–576. <http://webistem.com/acoustics2008/acoustics2008/cd1/data/articles/000101.pdf>.

HYDROACOUSTICAL REGULARITIES OF FOOD BEHAVIOR OF DOLPHINS

V. A. Ryabov

T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of RAS, Feodosia, Russian Federation

E-mail: ryabofff@inbox.ru

Hydroacoustic regularities of food behavior of dolphins are determined by characteristics and functionality of their acoustic signals. All the acoustic signals of dolphins are classified depending on their physical characteristics by the theory of signals and echolocation as follows: sequences of ultrashort ultrawideband coherent pulses – ‘clicks’, frequency-modulated (FM) simultones with uniformly distributed tones – ‘whistles’, packets of mutually coherent pulses (CI), packets of mutually noncoherent pulses (NI) and packets of versatile pulses (VI). They play the role of probing signals of six dolphin sonars optimized for solving various echolocation tasks. The possibilities of using the signals by dolphins in searching and classifying food objects by echolocation have been studied in this work on the basis of both experimental data obtained by the researcher and those available in literature. The dolphins can use sequences of ‘clicks’ to detect food objects (individual fish at the distance up to 70–110 m, a school of fish at the distance up to 450–600 m) and conspecifics (dolphins) (at the distance up to 450–600 m) and to classify food objects. The dolphins can use ‘whistles’ to detect food objects (individual fish at the distance up to 2 km, a school of fish at the distance up to 9–13 km) and conspecifics (dolphins) (at the distance up to 9–13 km) and to determine their range and relative radial velocity. ‘Whistles’ provide higher accuracy and the range of echolocation of food objects and conspecifics compared to ‘clicks’ (by more than an order of magnitude). Furthermore, the FM sonar provides the measure of the radial velocity of approaching or distance removing of underwater object to or from a dolphin. However, an acute analysis of the amplitude-time regularities of the fish echo for the purpose of their classification is the advantage of sonar using ‘clicks’. The dolphins can use the packs of CI at the distances shorter than 2.5 m for tracing the position dynamics of the prey aiming at accurate capture. The high hearing resolution of the dolphin in time is about 0.02 ms; it allows processing the subtle temporal dynamics of the echoes. Packs of NI (signals of spoken language) can be used by dolphins to organize various types of association and complex cooperation between themselves when hunting and catching fish. Packets of VI can be used by dolphins to expand the echolocation of the survey area around the dolphin in order to improve the quality of food objects monitoring, regardless of the position of the dolphin’s head, as well as to determine the range, relative radial velocity and class of food objects, at short distances. Evolution and perfection of various types of acoustic signals, sonars and various methods of processing echo signals in dolphins is caused, first of all, by optimization of hydroacoustic regularities of their food behavior, along with the need for orientation in three-dimensional space. One can assume the presence of similar hydroacoustic regularities of food behavior in Odontoceti based on the similarity of their acoustic signals and morphology. The acoustic regularities of food behavior of dolphins and bats are similar, despite the fact that they have different habitats (water and terrestrial-air), and these mammals belong to different orders of the animal kingdom (Cetacea and Chiroptera).

Keywords: dolphin, bat, feeding behavior, hydroacoustics, regularities, sonar, echolocation, signal

К ЮБИЛЕЮ ПРОФЕССОРА ОЛЕГА ГЛЕБОВИЧА МИРОНОВА



В марте 2018 г. исполнилось 85 лет Миронову Олегу Глебовичу — известному гидробиологу, кандидату медицинских (1963) и доктору биологических (1971) наук, профессору, организатору первой в СССР (1964) лаборатории морской санитарной гидробиологии, преобразованной в 1971 г. в отдел.

Практически вся трудовая и научная деятельность Олега Глебовича связана с Севастопольской биологической станцией (СБС до 1963 г., ИнБЮМ до 2015 г., ИМБИ в настоящее время). До учёбы в вузе он работал на СБС библиотекарем, а поступив в 1952 г. в Военно-медицинскую академию, начал специализироваться на санитарной экологии моря. Им проведено большое число научных исследований, связанных с решением медико-экологических вопросов на Черноморском флоте.

Преподавая на кафедре общей гигиены Гродненского государственного медицинского университета, Олег Глебович развернул активные исследования уровней радиоактивности объектов внешней среды Гродненской области. Дея-

тельность в этом направлении (изучение радиоактивности) была продолжена в Институте биологии южных морей АН УССР: О. Г. Миронов выполнил цикл работ по биомиграции искусственных радионуклидов с моря на сушу и, в частности, стронция-90 и цезия-137 промысловыми гидробионтами в организм человека.

В 1963 г., после защиты диссертации на соискание учёной степени кандидата медицинских наук, он прошёл по конкурсу в ИнБЮМ АН УССР на должность младшего научного сотрудника. В 1964 г., после принятия учёным советом института решения о развитии исследований по санитарной биологии моря, О. Г. Миронову поручили организовать соответствующую лабораторию, что он успешно выполнил.

Сконцентрировав научные изыскания на таком опасном загрязнителе морей и океанов, как нефть и нефтепродукты, Олег Глебович уже к середине 1970-х гг. обосновал фундаментальную концепцию *«взаимодействия морских организмов и их сообществ с загрязнением как части общеприродного процесса трансформации вещества и передачи энергии в морской среде»*. Она не только определила на десятилетия основные направления исследований отдела, но и легла в основу международной программы по биомониторингу нефтяного загрязнения Средиземноморского бассейна (CIESM). Актуальность сформулированных О. Г. Мироновым научных направлений подтверждалась включением отдела морской санитарной гидробиологии в важнейшие государственные программы и проекты («Мировой океан», «ГИЗМ», «Среда», «ГЕСАМП» и др.), связанные с мониторинговыми исследованиями акваторий Чёрного, Каспийского, Баренцева морей, в том числе отдельных районов Тихоокеанского побережья.

Под руководством О. Г. Миронова впервые изучено воздействие нефти и нефтепродуктов на массовые виды морских организмов Чёрного моря — фито- и зоопланктон, рыб, бентос. В экспедиционных условиях впервые получены новые данные о закономерностях распространения, о численности, биохимических особенностях и видовом составе нефтеокисляющих микроорганизмов в Чёрном, Красном и Средиземном морях, а также в различных районах Тихого, Индийского и Атлантического океанов. Обширные исследования деструкционной активности нефтеокисляющей микрофлоры позволили впервые рассчитать потенциальную способность Чёрного моря к самоочищению от нефтяного загрязнения.

Олегу Глебовичу принадлежит фундаментальная экспериментально обоснованная концепция целенаправленного использования морских организмов и их сообществ для очистки нефтесодержащих (загрязнённых) морских вод и санации прибрежных акваторий. Разработка на основе концепции различных технических модулей и размещение этих гидробиологических систем в отдельных антропогенно-напряжённых прибрежных районах Севастопольской акватории неоднократно подтверждали прикладную значимость фундаментальных исследований отдела морской санитарной гидробиологии.

О. Г. Миронов внёс основополагающий вклад в становление системы долгосрочных мониторинговых исследований прибрежно-морских зон Севастополя. Комплексные химико-биологические съёмки практически всех севастопольских бухт, впервые организованные по его инициативе в 1973 г., продолжаются и в настоящее время. Результаты проведённых исследований обобщены в ряде монографий под редакцией Олега Глебовича: «Взаимодействие морских организмов с нефтяными углеводородами» (1985), «Санитарно-биологические аспекты экологии севастопольских бухт в XX веке» (2003), «Санитарно-биологические исследования в прибрежной акватории региона Севастополя» (2009) и др. К настоящему времени О. Г. Мироновым опубликовано свыше 260 работ, получивших признание не только у отечественных коллег, но и за рубежом.

Олег Глебович, талантливый учёный и прекрасный организатор, создал школу морских санитарных гидробиологов-экологов. Под его руководством защищены более двадцати кандидатских диссертаций и одна докторская.

Активный пропагандист науки, О. Г. Миронов на протяжении всей трудовой деятельности уделяет большое внимание распространению экологических знаний и просветительской деятельности. Он выступает на телевидении, а также освещает актуальные экологические проблемы города и страны в статьях в газетах и научно-популярных изданиях («Родная природа», «Химия и жизнь», «Природа», «Человек и стихия» и др.).

Рождённый у моря, влюблённый в него и посвятивший его изучению жизнь, Олег Глебович и сегодня в строю. Он, как всегда, инициативен и целеустремлён. О. Г. Миронов продолжает со своими верными последователями развивать и расширять научные направления морской санитарной гидробиологии.

Коллеги, ученики и соратники Олега Глебовича Миронова поздравляют его с замечательным юбилеем, желают крепкого здоровья и успешного достижения всех намеченных рубежей и выражают глубокую признательность за многолетний труд на благо отечественной науки.

Коллеги, ученики, друзья

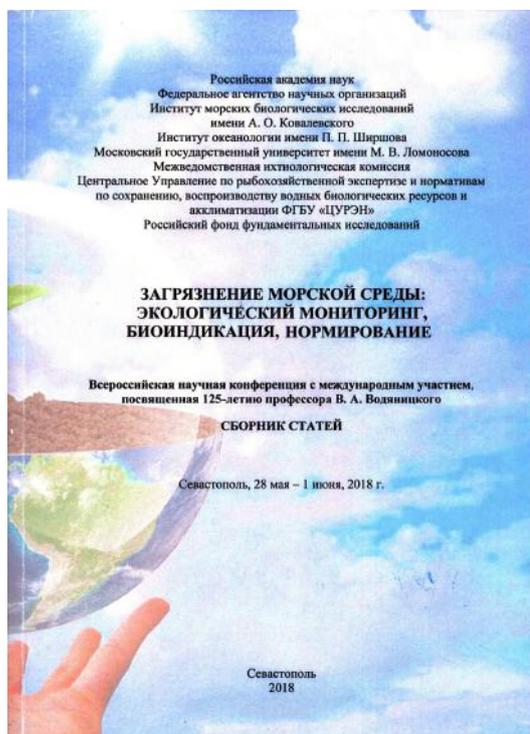
TO THE ANNIVERSARY OF OLEG MIRONOV

This year an outstanding hydrobiologist, D. Sc. (Biol.), Professor, Chief Researcher of the Institute of Marine Biological Research RAS Oleg Mironov celebrates the anniversary. The impact of oil and oil products on mass species of marine organisms in the Black Sea was studied under his guidance for the first time. New data were obtained in expeditionary conditions: scientists have studied the patterns of distribution, the abundance, biochemical features and species composition of oil-oxidizing microorganisms in the Black, Red and Mediterranean seas, as well as in various regions of the Pacific, Indian and Atlantic oceans.

Keywords: Mironov Oleg, IMBR RAS, hydrobiology, anniversary

Colleagues, students, friends

Загрязнение морской среды: экологический мониторинг, биоиндикация, нормирование : сборник статей Всероссийской научной конференции с международным участием, посвящённой 125-летию профессора В. А. Водяницкого, Севастополь, 28 мая – 1 июня, 2018 г. – Севастополь : «Колорит», 2018. – 327 с. <https://doi.org/10.21072/978-5-60-400-20-8-7>.



В сборнике представлены статьи участников Всероссийской научной конференции с международным участием «Загрязнение морской среды: экологический мониторинг, биоиндикация, нормирование», посвящённой 125-летию профессора В. А. Водяницкого, которая состоялась 28 мая – 1 июня 2018 г. в Севастополе. Широко обсуждаются проблемы современного статуса и тенденций экологических изменений морей Российской Федерации. Приведены сведения об источниках загрязнения, основных загрязняющих веществах, их содержании в окружающей среде и в тканях гидробионтов. Представлены результаты исследований и оценки состояния водных организмов и биологических сообществ, подвергающихся разным видам антропогенного воздействия. Рассмотрены объекты и методы биоиндикации морской среды и экологического мониторинга, а также проблемы нормирования и биотестирования загрязнения морей и океанов. Особое внимание уделено экологическим последствиям нетоксичного загрязнения морских экосистем (радиоактивное, электромагнитное, механическое и пр.). Предназначен для широкого круга биологов, экологов, гидробиологов, специалистов в области аквакультуры, охраны окружающей среды и рыболовства.

Pollution of marine environment: ecological monitoring, bioassay, standardization: collection of the papers of the Russian scientific conference with international participation devoted to 125th anniversary of prof. V. A. Vodyanitsky, Sevastopol, May 28 – June 1, 2018. – Sevastopol: "Colorit", 2018. – 327 p. <https://doi.org/10.21072/978-5-60-400-20-8-7>.

The original papers of the participants of the Russian scientific conference with the international participation "Marine pollution: ecological monitoring, bioassay, norming" devoted to 125th anniversary of professor V. A. Vodyanitsky, which was held on May 28 – June 1, 2018 in Sevastopol are presented. The problems of recent state and the main trends of ecological changes of the seas of Russian Federation are discussed. The information about the pollution sources, highly distributed contaminants, their content in the marine environments and in the tissues of aquatic organisms is presented. The results of the study and the evaluation of marine organism's status and populations impacted on different kinds of anthropogenic activity are presented. The test-organisms and the bioassay methods of marine environments are shown, as well as the problems of norming and ecological evaluation of the pollution level of the seas and ocean are observed. The attention is focused on the ecological consequences of non-toxic pollution of marine environment namely radioactive, electromagnetic, mechanical, etc.

These papers are intended for specialists in biology, ecology, hydrobiology, aquaculture, environment protection, ichthyology, and other adjacent sciences.

Российская академия наук
Зоологический институт
Институт морских биологических исследований
имени А. О. Ковалевского

Морской биологический журнал

Основан в феврале 2016 г.

Научное издание

Издатели журнала:

ФГБУН Зоологический институт РАН
ФГБУН «Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН»

Печатается по рекомендации учёного совета
ФГБУН «Институт морских биологических исследований
имени А. О. Ковалевского РАН»
(протокол № 5 от 03.05.2018)

Свидетельство о государственной регистрации:

Сер. ПИ № ФС 77-64821 от 02.02.2016

Сер. Эл № ФС 77-64800 от 02.02.2016

ISSN 2499-9768 print

ISSN 2499-9776 online

Выпускающие редакторы:

И. В. Довгаль

И. И. Руднева

Корректор:

О. Ю. Копытова

Разработка оригинал-макета:

Р. Г. Геворгиз

Компьютерная вёрстка:

А. С. Баяндин

Оригинал-макет подготовлен в пакете \LaTeX (TeX Live 2015 / Debian Linux)
с использованием свободных шрифтов FreeSerif и FreeSans

Подп. к печати 03.05.2018	Формат 60 × 84/8	Бум. офсетная № 1	Печать офсетная
Уч.-изд. листов — 12,1	Усл.-печ. листов — 12	Тираж 150 экз.	Заказ № 90618

Отпечатано в ООО «Фаворит», ОГРН 1173668019205 от 06.04.2017,
394036, г. Воронеж, ул. Трудовая, 50, кв. 10, тел.: +7 958 649-53-31, e-mail: 89586495331@mail.ru



Вниманию читателей!

*Зоологический институт РАН,
Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН*

*издают
научный журнал*

**МОРСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ**

- «Морской биологический журнал» — периодическое издание открытого доступа. Подаваемые материалы проходят двойное слепое независимое рецензирование. Журнал публикует обзорные и оригинальные научные статьи, краткие сообщения и заметки, содержащие новые данные теоретических и экспериментальных исследований в области морской биологии, материалы по разнообразию морских организмов, их популяций и сообществ, закономерностям распределения живых организмов в Мировом океане, результаты комплексного изучения морских и океанических экосистем, антропогенного воздействия на морские организмы и экосистемы.
- Целевая аудитория: биологи, гидробиологи, экологи, радиобиологи, биофизики, океанологи, географы, учёные других смежных специальностей, аспиранты и студенты соответствующих научных и отраслевых профилей.
- Статьи публикуются на русском и английском языках.
- Периодичность — четыре раза в год.
- Подписной индекс в каталоге «Пресса России» — E38872.

**Заказать
«Морской биологический журнал»**

можно в научно-информационном отделе ИМБИ.
Адрес: ФГБУН «Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН», пр. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация.
Тел.: +7 8692 54-41-10.
E-mail: mbj@imbr-ras.ru.

*Zoological Institute, RAS,
Kovalevsky Institute of Marine
Biological Research, RAS*

*publish
scientific journal*

**MARINE
BIOLOGICAL
JOURNAL**

- Marine Biological Journal is an open access, peer reviewed (double-blind) journal. The journal publishes original articles as well as reviews and brief reports and notes focused on new data of theoretical and experimental research in the fields of marine biology, diversity of marine organisms and their populations and communities, patterns of distribution of animals and plants in the World Ocean, the results of a comprehensive studies of marine and oceanic ecosystems, anthropogenic impact on marine organisms and on the ecosystems.
- Intended audience: biologists, hydrobiologists, ecologists, radiobiologists, biophysicists, oceanologists, geographers, scientists of other related specialties, graduate students, and students of relevant scientific profiles.
- The articles are published in Russian and English.
- The journal is published four times a year.
- The subscription index in the 'Russian Press' catalogue is E38872.

**You may order
Marine Biological Journal**

in the Scientific Information Department of IMBR.
Address: Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, 2 Nakhimov avenue, Sevastopol, 299011, Russian Federation.
Tel.: +7 8692 54-41-10.
E-mail: mbj@imbr-ras.ru.