



ISSN 2499-9768 print
ISSN 2499-9776 online

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 3 № 3

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*.
Все материалы проходят независимое двойное слепое 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

Kornychuk 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

Kononov 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.

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2018 Том 3 № 3

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Научные сообщения

Борисов Р. Р., Никонова И. Н.

Особенности роста десятиногих ракообразных в рециркуляционных установках на примере австралийского рака *Cherax quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae)*) 3–12

Довгаль И. В., Гаврилова Н. А.

Разнообразие и функции раковин инфузорий (Ciliophora)*) (in English) 13–21

Котегов Б. Г.

Изменчивость счётных признаков сейсмодатированной системы головы у разных видов пресноводных рыб и её связь с гидрохимическими факторами*) 22–34

Неверова Н. В., Чупаков А. В.

Оценка накопления углеводов гидробионтами устьевой области реки Северной Двины*) 35–42

Токранов А. М.

Особенности питания керчака-яока *Myoxocephalus jaok* (Cuvier, 1829) (Cottidae) и его место в трофической системе прикамчатских вод*) 43–56

Яковенко В. А., Зайченко Е. Ю.

Изучение вертикального распределения зоопланктона Запорожского водохранилища для расчёта зарыбления пёстрым толстолобиком*) 57–69

Куцын Д. Н., Старцев А. В.

Первое обнаружение калкана *Scophthalmus maeoticus* (Scophthalmidae) в приустьевом взморье р. Дон 70–76

Ханайченко А. Н.

Как диатомовые водоросли *Cylindrotheca closterium* уничтожают инвазивных копепод *Oithona davisae* (in English) 77–85

Челядина Н. С.

Фенотипическая и половая структура поселения мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam., культивируемой на внешнем рейде г. Севастополя (Крым, Чёрное море) 86–93

Заметки

Вдович И. В., Подрезова П. С., Климова Т. Н.

Личинки рыб как кормовой объект планктонного хищника (Chaetognatha) (in English) 94–96

Хроника и информация

Егоров В. Н.

Памяти Сергея Борисовича Гулина (01.03.1960 – 27.09.2018) 97–98

*) Статья по материалам докладов Всероссийской конференции с международным участием «Научные чтения, посвящённые 110-летию со дня рождения д. б. н., профессора Виктора Сергеевича Ивлева (1907–1964) и 100-летию со дня рождения д. б. н. Ирины Викторовны Ивлевой (1918–1992) «Перспективы и направления развития экологии водоёмов» (11–15 октября 2017 г., Севастополь).

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

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2018 Vol. 3 no. 3

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

CONTENTS

Scientific communications

Borisov R. R., Nikonova I. N.

Special aspects of decapod crustaceans growth in recirculating aquaculture systems
as exemplified by Australian crayfish *Cherax quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae)^{*)} 3–12

Dovgal I. V., Gavrilova N. A.

Diversity and functions of loricae in ciliates (Ciliophora)^{*)} 13–21

Kotegov B. G.

Variability of the countable features of head seismosensory system
in different species of freshwater fishes and their dependence on hydrochemical factors^{*)} 22–34

Neverova N. V., Chupakov A. V.

Estimation of hydrocarbon accumulation by hydrobionts
in the estuary of the Northern Dvina River^{*)} 35–42

Tokranov A. M.

Feeding patterns of the plain sculpin *Myoxocephalus jaok* (Cuvier, 1829) (Cottidae)
and its position in the trophic system of near-Kamchatka waters^{*)} 43–56

Yakovenko V. A., Zaychenko E. Yu.

Study of vertical distribution of zooplankton in Zaporozhskoye Reservoir
aiming to calculate bighead carp stocking^{*)} 57–69

Kutsyn D. N., Startsev A. V.

First find of the Black Sea turbot *Scophthalmus maeoticus* (Scophthalmidae)
in Don River estuary 70–76

Khanaychenko A. N.

How diatom *Cylindrotheca closterium* vanquish invasive copepod *Oithona davisae* 77–85

Chelyadina N. S.

Phenotypic and sexual structure of *Mytilus galloprovincialis* Lam., cultivated
on the mussel-oyster farm in the outer harbor of Sevastopol city (Crimea, Black Sea) 86–93

Notes

Vdodovich I. V., Podrezova P. S., Klimova T. N.

Fish larvae as food item of planktonic predator (Chaetognatha) 94–96

Chronicle and information

Egorov V. N.

To the memory of Sergey Gulin (01.03.1960 – 27.09.2018) 97–98

^{*)}Scientific communication on the materials of the reports of All-Russian conference with international participate, devoted to the 110th anniversary of Dr. Viktor Sergeevich Ivlev (1907–1964) and to the 100th anniversary of Dr. Irina Viktorovna Ivleva (1918–1992) “Prospects and directions of aquatic ecology development” (11–15 October, 2017, Sevastopol).



НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 595.384:591.134

ОСОБЕННОСТИ РОСТА ДЕСЯТИНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ В РЕЦИРКУЛЯЦИОННЫХ УСТАНОВКАХ НА ПРИМЕРЕ АВСТРАЛИЙСКОГО РАКА *CHERAX QUADRICARINATUS* (DECAPODA: PARASTACIDAE)^{*)}

© 2018 г. Р. Р. Борисов, И. Н. Никонова

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия

E-mail: borisovrr@mail.ru

Поступила в редакцию 26.02.2018; после доработки 20.03.2018;
принята к публикации 09.08.2018; опубликована онлайн 28.09.2018.

Объёмы производства декапод методами аквакультуры в последние годы постоянно увеличиваются. При этом особую актуальность приобретают исследования, направленные на интенсификацию технологических процессов. Одним из них является использование рециркуляционных установок. В работе на примере австралийского рака *Cherax quadricarinatus* проведён анализ основных факторов, тормозящих интенсификацию культивирования десятиногих ракообразных в рециркуляционных установках. Главными среди этих факторов являются каннибализм и подавление крупными особями роста мелких. В экспериментах исследовалось влияние на рост и выживаемость: группового и индивидуального содержания; размерного состава групп; объёма ёмкостей для культивирования. Все использованные особи получены от одной самки *C. quadricarinatus*. Продолжительность экспериментов составила шесть месяцев. Выявлена прямая корреляция каннибализма с плотностью посадки особей. В ёмкостях небольшого размера в группах раков отмечено формирование одной-двух доминирующих особей, подавляющих рост остальных раков в группе. При индивидуальном содержании скорость роста у мелких особей была выше, чем у крупных. Эксперименты с разноразмерными группами молоди раков показали, что проведение сортировки по размеру позволяет получить более быстро и равномерно растущие группы особей, но не помогает решить проблему каннибализма. На основании собранных данных рекомендовано в первые три месяца культивирования дважды проводить сортировку особей по размеру и снижать плотности посадки. Полностью исключить каннибализм возможно только при индивидуальном содержании раков.

Ключевые слова: аквакультура ракообразных, австралийский красноклешнёвый рак, *Cherax quadricarinatus*, рост, каннибализм

Аквакультура десятиногих ракообразных в последние два десятилетия демонстрирует активный рост. Так, в 2012 г. производство декапод методами аквакультуры впервые превысило их вылов из естественных водоёмов, а в 2015 г. выращено 7,35 млн т десятиногих ракообразных [10]. Особое место в аквакультуре занимает использование рециркуляционных установок, позволяющее контролировать не только параметры водной среды, но и плотность групп гидробионтов, их размерный

^{*)}Статья по материалам докладов Всероссийской конференции с международным участием «Научные чтения, посвящённые 110-летию со дня рождения д. б. н., профессора Виктора Сергеевича Ивлева (1907–1964) и 100-летию со дня рождения д. б. н. Ирины Викторовны Ивлевой (1918–1992) «Перспективы и направления развития экологии водоёмов» (11–15 октября 2017 г., Севастополь).

и половой состав. Рециркуляционные установки применяются как для выращивания товарной продукции, так и для получения посадочного материала многих видов декапод. Использование рециркуляционных установок — единственный возможный способ культивирования тепловодных видов в регионах, где температуры в естественных водоёмах опускаются ниже границы устойчивости таких видов. Однако при всех своих многочисленных достоинствах применение рециркуляционных установок связано с рядом ограничений, главные среди которых — дефицит площадей, высокие эксплуатационные затраты и небольшой объём используемых ёмкостей (меньший, чем объём естественных водоёмов). В результате для повышения рентабельности требуется увеличивать плотность культивирования гидробионтов.

При этом одной из существенных проблем культивирования десятиногих ракообразных является высокий уровень их агрессии и каннибализма в группах с повышенной плотностью содержания. Каннибализм характерен для большинства видов декапод; это основной фактор, тормозящий интенсификацию технологий индустриальной аквакультуры ракообразных [8, 12, 13, 17, 28, 30]. Другая проблема — снижение и неравномерность роста особей в группах с высокой плотностью содержания [21, 25]. Изучение этих явлений и поиск решений, направленных на уменьшение их влияния, — одно из приоритетных направлений в аквакультуре ракообразных. Среди радикальных подходов к решению вышеуказанных проблем можно назвать использование систем индивидуально-го содержания. Они применяются для культивирования некоторых дорогостоящих и агрессивных видов, например крабов и омаров [9, 30]. Раки обычно менее склонны к каннибализму, чем крабы или омары, тем не менее он всё ещё рассматривается как основной фактор, ограничивающий развитие их аквакультуры [12, 16, 28].

Одним из активно культивируемых в мире речных раков является австралийский красноклешнёвый рак *Cherax quadricarinatus*. Хозяйства по его выращиванию есть в разных странах на четырёх континентах [8, 31]. Ведутся работы по адаптации технологии его культивирования и в России [5]. Как и у большинства десятиногих ракообразных, у этого вида поведение территориальное, но уровень агрессии в группах *C. quadricarinatus* обычно ниже, чем среди других видов речных раков. Возможность культивирования в рециркуляционных установках [2], а также относительно высокие скорости роста и развития делают данный вид хорошим модельным объектом для исследования поведения, антагонистических взаимоотношений и особенностей роста в группах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Эксперимент проводили в два этапа. На первом молодь раков в возрасте около 20 суток с момента выхода из икры, полученную от одной самки, использовали для четырёх вариантов эксперимента продолжительностью 60 суток (табл. 1). После этого из полученной молоди раков были отобраны не имеющие повреждений особи трёх размерных категорий: крупные (длина 55,0–69,5 мм, масса 3,42–6,69 г); средние (длина 47,0–56,0 мм, масса 2,12–3,62 г); мелкие (длина 35,5–47,0 мм, масса 0,94–2,00 г). С отобранными особями в течение 120 суток проводили 4 варианта эксперимента (табл. 2), включающего групповое и индивидуальное содержание.

Таблица 1. Условия проведения первого этапа эксперимента

Table 1. Arrangements for the first stage of the experiment

Вариант	Характеристики ёмкостей		Кол-во особей	Плотность посадки, экз.·м ⁻²	Повторности
	объём воды, л	площадь дна, м ²			
1	5,6	0,043	10	230	3
2	5,6	0,043	15	345	3
3	5,6	0,043	20	460	3
4	210,0	0,570	107	190	1

Таблица 2. Условия проведения второго этапа эксперимента**Table 2.** Arrangements for the second stage of the experiment

Вариант	Характеристики ёмкостей		Количество особей длиной:			Повторности
	объём воды, л	площадь дна, м ²	35–47 мм	47–56 мм	55–70 мм	
1	2,8	0,025	1			10
2	2,8	0,025			1	10
3	200,0	0,500	10		10	1
4	200,0	0,500		20		1

На 30-е и 60-е сутки первого этапа, а также на 30, 60 и 120-е сутки второго этапа эксперимента определяли выживаемость, долю особей с повреждениями переопод, длину и массу тела раков. Кроме того, в вариантах с индивидуальным содержанием отслеживали продолжительность межличных периодов, а после каждой линьки измеряли длину и массу тела декапод. Температуру поддерживали в диапазоне 27–29 °С. В качестве корма использовали комбикорма TetraMin Granules и TetraWafer Mix производства Германии. Корм вносили один раз в сутки из расчёта 5–10 % от массы тела особей. Корректировку количества вносимого корма по ходу эксперимента проводили в соответствии с ростом и интенсивностью его потребления особями. Во всех ёмкостях находились индивидуальные укрытия норного типа и субстраты из спутанных пластиковых нитей, увеличивающие гетерогенность пространства.

Для статистической обработки данных применяли программу Statistica 6.0. В случае параметрических анализов данных использовали *t*-критерий Стьюдента. Различия считались статистически значимыми при $p < 0,05$. В отдельных случаях при сравнении выборок небольшого размера применяли непараметрические методы (тест Колмогорова — Смирнова) при том же уровне значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Первый этап эксперимента. Через 30 суток с начала эксперимента максимальная выживаемость отмечена в варианте 1 (плотность посадки 230 экз.·м⁻²) — 90 %, минимальная зафиксирована в варианте 3 (плотность посадки 460 экз.·м⁻²) — 72 % (рис. 1). Доля особей с отсутствующими или частично регенерирующими переоподами первой пары (первые клешненоносные конечности) коррелировала с плотностью посадки особей (вариант 1–3) (рис. 1). Все случаи гибели раков как в первой, так и во второй части эксперимента были связаны с проявлениями каннибализма. Утрата особями переопод также являлась результатом агрессивных взаимодействий между раками. Наибольшее влияние на дальнейший рост оказывает утрата первых переопод, поскольку их регенерация требует значительных энергетических затрат. Кроме того, отсутствие переопод негативно сказывается на возможностях раков впоследствии активно конкурировать в группе за ресурсы. Восстановление первых переопод происходит медленно, и в течение следующих нескольких линек они остаются существенно меньше, чем у неповреждённых особей. Минимальной доля молоди с такими повреждениями была в варианте 1 (плотность посадки 230 экз.·м⁻²) — 17 %, а максимальной — в варианте 3 (плотность посадки 460 экз.·м⁻²) — 43 %. Размеры особей во всех вариантах эксперимента (рис. 2) были близкими и статистически значимых отличий не имели (*t*-критерий Стьюдента, $p > 0,05$). При этом наилучшие показатели роста зафиксированы в варианте 4 (плотность посадки 190 экз.·м⁻²).

На 60-е сутки во всех вариантах эксперимента показатели выживаемости заметно снизились (рис. 2). Больше всего случаев гибели особей в результате каннибализма (45 %) зафиксировано в варианте 3, при максимальной плотности посадки. В остальных вариантах эксперимента показатели выживаемости были близки и колебались в диапазоне 66–68 %. Доля особей, утративших первые переоподы в результате агрессивных взаимодействий (рис. 1), была высока во всех вариантах (1–3) при содержании раков в ёмкостях небольшого объёма. Минимальной доля особей, пострадавших в результате каннибализма и агрессивных взаимодействий, была в варианте 4.

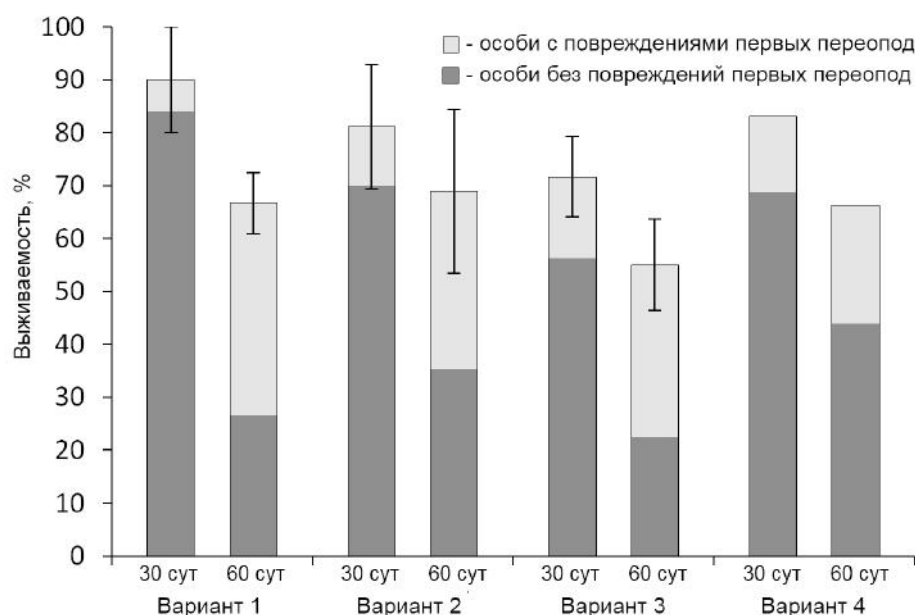


Рис. 1. Изменение выживаемости и доли молоди рака *C. quadricarinatus* с повреждениями на первом этапе эксперимента

Fig. 1. Dynamics of survival rate and proportion of *C. quadricarinatus* juveniles individuals with defects at the first stage of the experiment

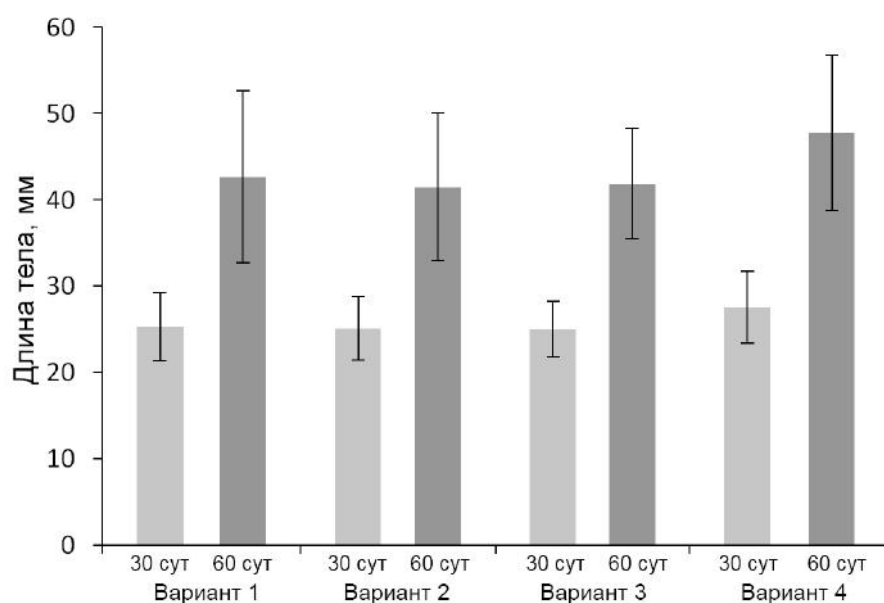


Рис. 2. Рост молоди рака *C. quadricarinatus* на первом этапе эксперимента

Fig. 2. Growth of crayfish *C. quadricarinatus* juvenile at the first stage of the experiment

В конце первого этапа эксперимента молодь в варианте 4 оказалась достоверно крупнее (t -критерий Стьюдента, $p < 0,05$), чем в вариантах 1–3 с ёмкостями маленького размера (рис. 2). Показатели роста молоди (рис. 2) в ёмкостях небольшого объёма (варианты 1–3) были близкими и не имели статистически значимых отличий вне зависимости от плотности посадки. При этом затраты кормов на единицу прироста по массе тела были меньше всего в варианте 4 (коэффициент 1,5).

Сравнение размера особей с повреждениями переопод и особей без таких повреждений (рис. 3) показало, что во всех вариантах эксперимента неповреждённые раки были достоверно крупнее (тест

Колмогорова — Смирнова, $p < 0,05$). Особенно ярко данная закономерность проявилась в вариантах 1–3, где на одну ёмкость приходились только одна-две, реже три особи без повреждений, которые были значительно крупнее других.

Второй этап эксперимента. Изменение размерно-весовых показателей раков на протяжении второго этапа эксперимента представлено на рис. 4 и 5. Наиболее существенные показатели прироста продемонстрировали мелкие особи, содержащиеся индивидуально (вариант 2) (1,32 раза по длине и 11,76 раза по массе), и особи среднего размера, содержащиеся в группе (вариант 4) (1,26 раза по длине и 11,35 раза по массе). При этом максимальные показатели средней длины и массы тела (114 мм и 32 г соответственно) на конец эксперимента были у особей из варианта 4 (рис. 5Б). Однако показатели выживаемости в вариантах 3 и 4 составили только 65 и 55 % соответственно. Кроме того, у части раков за период эксперимента в результате агрессивных взаимодействий наблюдалась утрата или повреждение переопод. Доля особей, ставших жертвами каннибализма или утративших первые переоподы, в вариантах 3 и 4 составила 50 %. Каннибализм в группах раков наблюдался практически всегда во время линьки, когда линяющая особь имела мягкие покровы и была беззащитна. Результатом высокого уровня каннибализма при содержании раков в группах стало то, что показатель продукции с одной посаженной особи у раков из групп (варианты 3 и 4) был почти в два раза ниже (17,7 г на особь), чем у крупных раков, которые содержались индивидуально (31,5 г на особь), и даже меньше, чем у мелких раков, содержащихся индивидуально (18,5 г на особь).

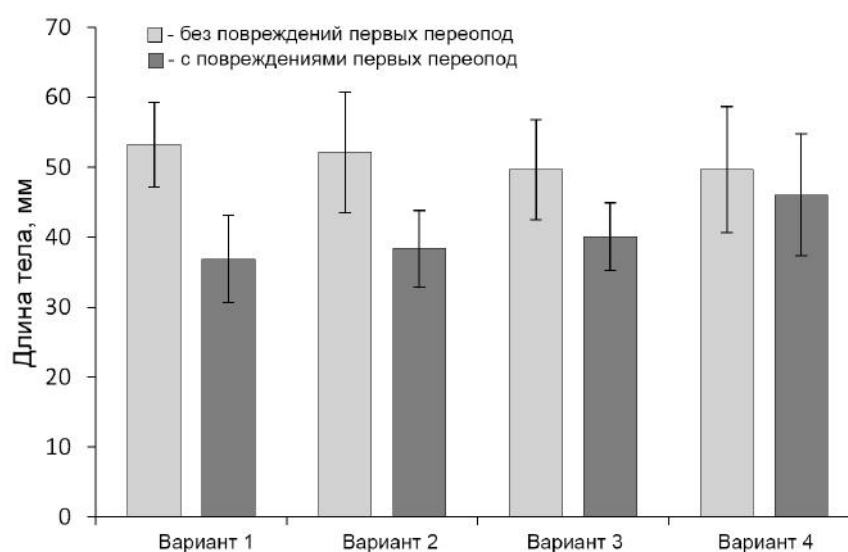


Рис. 3. Длина тела молоди рака *C. quadricarinatus* в конце первого этапа эксперимента (60 суток) у особей без повреждений и с повреждениями первых переопод

Fig. 3. Body length of the juvenile *C. quadricarinatus* at the end of the first stage of the experiment (60 days) in individuals without defects and in individuals with defects of the first pereopod

Содержание особей индивидуально (варианты 1 и 2) позволило сравнить скорость роста и частоту линек мелких и крупных раков. За время эксперимента мелкие особи линяли чаще (в среднем 3,9 линьки), чем крупные (2,6 линьки). Соответственно, межлиночные периоды у мелких раков были в среднем короче, чем у крупных. Показатели прироста по длине и массе тела у мелких (19 и 71 % соответственно) и крупных (18 и 67 % соответственно) особей были близки и не имели статистически значимых отличий. Следствием этого стало сокращение разницы в размерно-весовых показателях мелких и крупных раков при индивидуальном содержании (варианты 1 и 2) (рис. 4). При групповом содержании (вариант 3) подобной тенденции не наблюдалось, и разница в размерах между мелкими и крупными особями в конце эксперимента оставалась существенной (рис. 5А).

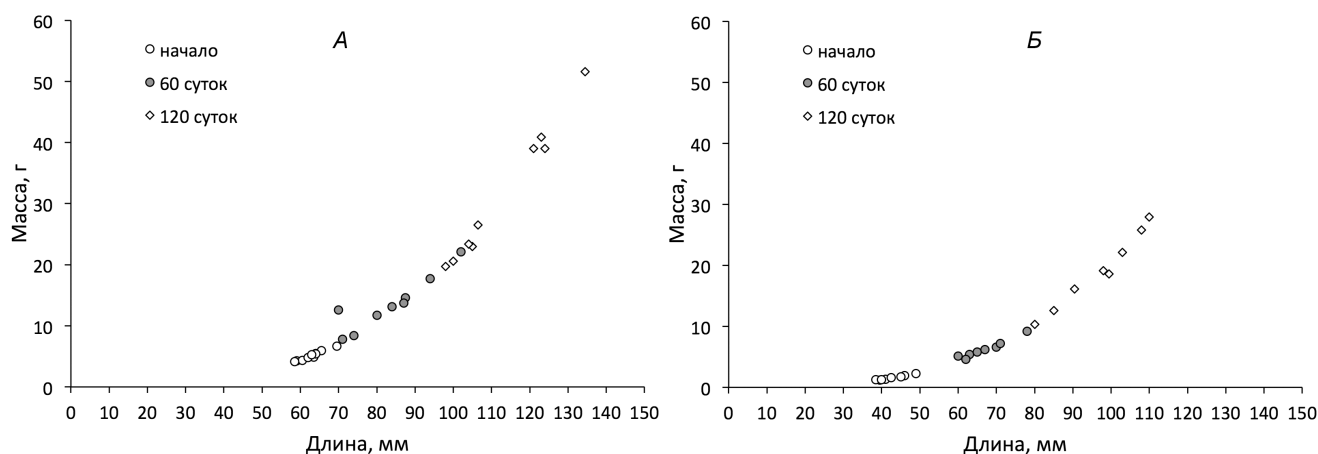


Рис. 4. Изменение размерно-весовых характеристик молоди рака *C. quadricarinatus* при индивидуальном содержании: *A* — крупных особей (вариант 1), *B* — мелких особей (вариант 2)

Fig. 4. Changes of length and weight of *C. quadricarinatus* juvenile in individual housing: *A* – large individuals (variant 1); *B* – small individuals (variant 2)

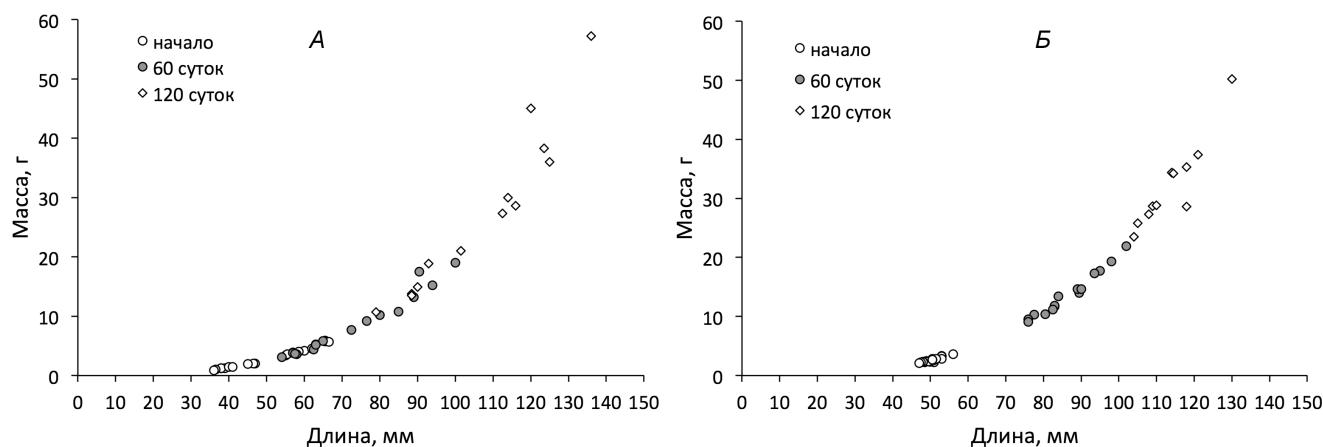


Рис. 5. Изменение размерно-весовых характеристик молоди рака *C. quadricarinatus* при групповом содержании: *A* — крупных и мелких особей (вариант 3); *B* — средних особей (вариант 4)

Fig. 5. Changes of length and weight of *C. quadricarinatus* juvenile in group housing: *A* – large and small individuals (variant 3); *B* – medium individuals (variant 4)

ОБСУЖДЕНИЕ

Десятиногие ракообразные, как и другие членистоногие, имеют жёсткий, нерастяжимый экзоскелет, выполняющий опорную и защитную функции. Однако платой за высокую эффективность внешнего экзоскелета является невозможность роста особи без смены покровов. Фактически изменение размеров у ракообразных происходит только в процессе линьки, когда сбрасываются старые покровы, размер особи быстро увеличивается за счёт гидратации, после чего происходит затверждение новых покровов. В результате рост декаподы носит ступенчатый характер, а в жизненном цикле особи регулярно повторяются периоды, когда она из-за мягких покровов остаётся практически не защищённой. При проведении экспериментов мы отметили, что большинство случаев каннибализма и травмирования происходит в период линьки раков. Зачастую здоровые особи близкого размера, находясь в межлиночном периоде, не могут нанести друг другу серьёзных травм. Исключением являются виды с очень мощными клешнями, предназначенными для дробления раковин моллюсков (например, омары). Как продемонстрировали наши эксперименты и исследования других авторов [16, 29], частота возникновения агрессивных контактов и, как следствие, каннибализма напрямую зависит от плотности посадки особей. На первом

этапе эксперимента при высоких плотностях посадки отмечались уменьшение выживаемости и повышение доли травмированных особей. По мере роста молоди раков также наблюдалось увеличение случаев каннибализма и доли травмированных особей. Это связано, по-видимому, с потребностью в большей индивидуальной территории по мере роста линейных размеров раков. Поскольку основным периодом, когда особь бывает наиболее уязвимой, является линька, можно говорить о том, что каннибализм во многом определяется вероятностью встречи линяющих раков с другими особями группы. Для уменьшения уровня каннибализма усилия должны быть направлены на снижение этой вероятности или на защиту линяющих особей.

Важным фактором, определяющим разные аспекты поведения гидробионтов, является неоднородность среды [3, 4]. Так, увеличение неоднородности среды содержания раков за счёт установки индивидуальных убежищ [11, 15], а также субстратов различных типов с большой площадью поверхности, позволяющих особям не только перемещаться по дну ёмкости, но и максимально использовать её объём [19, 24, 28], даёт возможность в несколько раз снизить уровень каннибализма [22, 27]. Однако даже применение большого количества субстратов и укрытий не позволяет полностью решить проблему, а значит, данные меры должны сочетаться с подбором допустимых (оптимальных) плотностей посадки. Следует учитывать, что с ростом особей эти значения могут уменьшаться в несколько раз. В случае *C. quadricarinatus* при использовании достаточного количества убежищ и субстратов плотность особей в первый месяц культивирования может составлять до 200 экз. $\cdot$ м⁻². Уже в начале второго месяца она должна быть уменьшена до 100 экз. $\cdot$ м⁻², а на втором-третьем месяце — снижена до 20–30 экз. $\cdot$ м⁻². Из полученных нами результатов первого этапа эксперимента можно сделать ещё один интересный вывод: культивирование особей в ёмкостях небольшого размера приводит к выделению в каждой из них одной-двух крупных особей, подавляющих рост остальных. Более крупные размеры раков, не получивших повреждений, отмечены во всех вариантах эксперимента, но в ёмкости большого объёма данная тенденция выражена не столь ярко. Это подтверждает опубликованные ранее сведения о том, что у *C. quadricarinatus* крупные особи занимают доминантное положение в группах и оказывают негативное влияние на рост других особей [7, 18]. В ёмкости большого размера также наблюдалось более эффективное использование кормов. В связи с этим применение ёмкостей маленького объёма (10–20 л) представляется нецелесообразным.

Как показали результаты второго этапа эксперимента по содержанию раков в группах, с ростом особей, даже несмотря на значительное снижение плотности посадки, каннибализм остаётся очень существенной проблемой. За время культивирования 50 % раков в вариантах 3 и 4 или погибли, или лишились первых переопод. Кроме того, наблюдения за ростом декапод показали, что при групповом содержании крупные особи продолжают оказывать тормозящее влияние на рост мелких. В этой связи индивидуальное содержание может быть эффективным при культивировании вида в замкнутых системах, при дефиците площадей. Несмотря на отсутствие каннибализма и травм при индивидуальном содержании, в этом варианте нами зафиксированы более низкие скорости роста. Одним из объяснений данного явления может быть то, что размер ёмкости содержания влияет на рост особи, что отмечено ранее для некоторых видов ракообразных [23, 32]. Необходимы дополнительные исследования влияния размера ёмкости на рост у *C. quadricarinatus*.

Сравнение результатов роста и выживаемости раков в разно- и одноразмерных группах подтвердило данные, полученные некоторыми авторами, что сортировка особей по размеру чаще всего не приводит к существенному сокращению уровня каннибализма, но может способствовать более равномерному росту раков [6, 26]. Кроме того, по мере роста особей сортировки становятся менее эффективными [6, 14, 26], поскольку нарушают уже сложившиеся иерархические взаимоотношения в группе. В связи с этим пересадку декапод и их сортировку по размеру целесообразно выполнять в первые три месяца культивирования.

Сравнение скорости роста раков при индивидуальном содержании показало, что мелкие особи линяли чаще крупных. За счёт частых линек мелкие раки росли быстрее крупных и в нескольких

случаях догнали их по размеру (рис. 4А). При этом наблюдалась неравномерность роста особей, а разница в средних размерах между крупными и мелкими раками сохранялась. Ускорение роста мелких особей отмечено также в случаях удаления крупных доминантов из популяции [20] и при раздельном содержании групп мелких и крупных особей [1]. Таким образом, иерархические отношения в группах раков *C. quadricarinatus* играют очень большую роль и оказывают существенное влияние на рост особей.

Заключение. Каннибализм и подавление крупными особями роста мелких являются главными проблемами при содержании австралийского рака в группах, при этом наблюдается прямая корреляция каннибализма с плотностью посадки особей. По мере роста молоди раков увеличивается уровень агрессии и каннибализма. В условиях ограниченного пространства в группах одна-две особи становятся доминирующими. Ускорить рост мелких раков можно, изолировав их от крупных доминирующих особей. Проведение сортировки по размеру позволяет получить более равномерно и быстро растущие группы раков, но не помогает решить проблему каннибализма. Кроме того, существенная индивидуальная изменчивость в скорости роста наблюдается при всех вариантах содержания. Для повышения эффективности культивирования австралийского рака по мере роста особей в первые три месяца необходимо последовательно снижать плотность посадки, проводя при этом сортировку декапод по размеру. На последних этапах культивирования актуальным может быть индивидуальное содержание.

Результаты исследований могут быть использованы для усовершенствования биотехник культивирования как *C. quadricarinatus*, так и других видов десятиногих ракообразных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Борисов Р. Р., Ковачева Н. П., Акимова М. Ю., Паршин-Чудин А. В. *Биология и культивирование австралийского красноклешнёвого рака *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868)*. Москва : Изд-во ВНИРО, 2013. 48 с. [Borisov R. R., Kovacheva N. P., Akimova M. Ju., Parshin-Chudin A. V. *Biology and cultivation of australian red claw crayfish *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868)*. Moscow: VNIRO, 2013, 48 p. (in Russ.)].
2. Жигин А. В., Борисов Р. Р., Ковачева Н. П., Загорская Д. С., Арыстангалиева В. А. Выращивание австралийского красноклешнёвого рака в циркуляционной установке // *Рыбное хозяйство*. 2017. № 1. С. 61–65. [Zhigin A. V., Borisov R. R., Kovacheva N. P., Zagorskaya D. S., Arystangalieva V. A. Cultivation of australian red-claw crayfish in circulation systems. *Rybnoe khozyaistvo*, 2017, no. 1, pp. 61–65. (in Russ.)].
3. Ивлев В. С. *Экспериментальная экология питания рыб*. Москва : Пищепромиздат, 1955. 251 с. [Ivlev V. S. *Eksperimental'naya ekologiya pitaniya ryb*. Moscow: Pishchepromizdat, 1955, 251 p. (in Russ.)].
4. Михеев В. Н., Афонина М. О., Павлов Д. С. Неоднородность среды и поведение рыб: элементы неоднородности как ресурс и как источник информации // *Вопросы ихтиологии*. 2010. Т. 50, № 3. С. 378–387. [Mikheev V. N., Afonina M. O., Pavlov D. S. Heterogeneity of environment and behavior of fishes: elements of heterogeneity as resource and source of information. *Voprosy ikhtiologii*. 2010, vol. 50, no. 3, pp. 378–387. (in Russ.)].
5. Хорошко А. И., Крючков В. Н. Новые направления прудовой аквакультуры в южных регионах России // *Теоретические и прикладные проблемы агропромышленного комплекса*. 2010. № 2. С. 51–55. [Khoroshko A. I., Kryuchkov V. N. Novye napravleniya prudovoi akvakul'tury v yuzhnykh regionakh Rossii. *Teoreticheskie i prikladnye problemy agropromyshlennogo kompleksa*, 2010, no. 2, pp. 51–55. (in Russ.)].
6. Ahvenharju T., Ruohonen K. Agonistic behaviour of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana) in different social environments: Effects of size heterogeneity on growth and food intake. *Aquaculture*, 2007, vol. 271, iss. 1–3, pp. 307–318. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.05.004>.
7. Barki A., Karplus I., Manor R., Parnes S., Aflalo E. D., Sagi A. Growth of redclaw crayfish (*Cherax quadricarinatus*) in a three-dimensional compartments system: Does a neighbor matter?

- Aquaculture*, 2006, vol. 252, iss. 2–4, pp. 348–355. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.07.012>.
8. *Biology freshwater crayfish* / D. M. Holdich (Ed.). Oxford, England: Blackwell Science, 2001, 720 p.
 9. Drengstig A., Bergheim A. Commercial land-based farming of European lobster (*Homarus gammarus* L.) in recirculating aquaculture system (RAS) using a single cage approach. *Aquacultural Engineering*, 2013, vol. 53, pp. 14–18. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2012.11.007>.
 10. *Fishery and Aquaculture Statistics. Global aquaculture production 1950–2015 (FishstatJ)*. In: FAO Fisheries and Aquaculture Department. Rome, 2017. URL: <http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstatj/en>.
 11. Figler M. H., Cheverton H. M., Blank G. S. Shelter competition in juvenile red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*): The influences of sex differences, relative size and prior residence. *Aquaculture*, 1999, vol. 178, iss. 1–2, pp. 63–75. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00114-3](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00114-3).
 12. Franke R., Wessels S., Horstgen-Schwark G. Enhancement of survival and growth in crowded groups: the road towards an intensive production of the noble crayfish *Astacus astacus* L. in indoor recirculation systems. *Aquaculture Research*, 2013, vol. 44, iss. 3, pp. 451–461. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2011.03052.x>.
 13. *Freshwater prawn culture: the farming of Macrobrachium rosenbergii* / M. B. New, W. C. Valenti (Eds). Oxford, England: Blackwell Sci. Ltd, 2000, 443 p. <https://doi.org/10.1002/9780470999554>.
 14. González R., Celada J. D., Carral J. M., García V., Sáez-Royuela M., González A. Intensive rearing of juvenile crayfish (*Pacifastacus leniusculus*, Astacidae) during the first 6 months: effects of size grading. *Aquaculture Research*, 2011, vol. 42, iss. 9, pp. 1385–1392. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2010.02732.x>.
 15. González R., Celada J. D., García V., Carral J. M., González A., Sáez-Royuela M. Shelter and lighting in the intensive rearing of juvenile crayfish (*Pacifastacus leniusculus*, Astacidae) from the onset of exogenous feeding. *Aquaculture Research*, 2011, vol. 42, iss. 3, pp. 450–456. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2010.02641.x>.
 16. González R., Celada J. D., González A., García V., Carral J. M., Sáez-Royuela M. Stocking density for the intensive rearing of juvenile crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Astacidae), using *Artemia* nauplii to supplement a dry diet from the onset of exogenous feeding. *Aquaculture International*, 2010, vol. 18, iss. 3, pp. 371–378. <https://doi.org/10.1007/s10499-009-9250-x>.
 17. Jeffs A. Status and challenges for advancing lobster aquaculture. *Journal of the Marine Biological Association of India*, 2010, vol. 52, pp. 320–326.
 18. Karplus I., Barki A. Social control of growth in the redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus*: testing the sensory modalities involved. *Aquaculture*, 2004, vol. 242, iss. 1–4, pp. 321–333. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.08.041>.
 19. Karplus I., Barki A., Levi T., Hulata G., Harpaz S. Effects of kinship and shelters on growth and survival of juvenile Australian redclaw crayfish (*Cherax quadricarinatus*). In: *Freshwater Crayfish* : Proc. of the Intern. Assoc. of Astacology Tenth Symp., 1994 / M. C. Geddes, D. R. Fielder, A. M. M. Richardson (Eds). Louisiana: Louisiana State University, 1995, vol. 10, iss. 1, pp. 494–505.
 20. Moorhouse T. P., Macdonald D. W. The effect of removal by trapping on body condition in populations of signal crayfish. *Biological Conservation*, 2011, vol. 144, iss. 6, pp. 1826–1831. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.03.017>.
 21. Naranjo-Páramo J., Hernández-Llamas A., Vargas-Mendieta M., Mercier L., Villarreal H. Dynamics of commercial size interval populations of female redclaw crayfish (*Cherax quadricarinatus*) reared in gravel-lined ponds: A stochastic approach. *Aquaculture*, 2018, vol. 484, pp. 82–89. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.10.044>.
 22. Naranjo-Páramo J., Hernández-Llamas A., Villarreal H. Effect of stocking density on growth, survival and yield of juvenile redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae) in gravel-lined commercial nursery ponds. *Aquaculture*, 2004, vol. 242, iss. 1–4, pp. 197–206. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.05.017>.
 23. Nicholson S., Mann D., Fotadar R., Paterson B. The effects of holding space on growth and survival of individually reared three-spot crab (*Portunus sanguinolentus*). *Aquacultural Engineering*, 2008, vol. 39, iss. 1, pp. 30–36. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2008.05.002>.
 24. Parnes S., Sagi A. Intensification of redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* culture: I. Hatchery and nursery system. *Aquacultural Engineering*, 2002, vol. 26, iss. 4, pp. 251–262. [https://doi.org/10.1016/S0144-8609\(02\)00034-1](https://doi.org/10.1016/S0144-8609(02)00034-1).
 25. Paul P., Rahman A., Hossain M. M., Islam S., Mondal S., Haq M. Effect of Stocking Density

- on the Growth and Production of Freshwater Prawn (*Macrobrachium rosenbergii*). *International Journal of Fisheries and Aquaculture Sciences*, 2016, vol. 6, no. 1, pp. 77–86.
26. Qin J. G., Ingerson T., Geddes M. C., Kumar M., Clarke S. Size grading did not enhance growth, survival and production of marron (*Cherax tenuimanus*) in experimental cages. *Aquaculture*, 2001, vol. 195, iss. 3–4, pp. 239–251. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(00\)00554-8](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(00)00554-8).
 27. Ramalho R. O., Correia A. M., Anastacio P. M. Effects of density on growth and survival of juvenile Red Swamp Crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard), reared under laboratory conditions. *Aquaculture Research*, 2008, vol. 39, iss. 6, pp. 577–586. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.01907.x>.
 28. Romano N., Zeng C. Cannibalism of decapod crustaceans and implications for their aquaculture: a review of its prevalence, influencing factors, and mitigating methods. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 2016, vol. 25, iss. 1, pp. 42–69. <https://doi.org/10.1080/23308249.2016.1221379>.
 29. Savolainen R., Ruohonen K., Railo E. Effect of stocking density on growth, survival and cheliped injuries of stage 2 juvenile signal crayfish *Pasifastacus leniusculus* Dana. *Aquaculture*, 2004, vol. 231, iss. 1–4, pp. 237–248. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.09.045>.
 30. Shelley C., Lovatelli A. *Mud crab aquaculture: A practical manual*. Rome: FAO, 2011, 78 p. (FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper ; no. 567).
 31. Stevenson J., Jerry D., Owens L. *Redclaw Selective Breeding Project*. Australia: Rural Industries Research and Development Corporation, 2013, 58 p. (RIRDC Publication no. 13/007 ; Project no. PRJ-000327).
 32. van Olst J. C., Carlberg J. M. The effects of container size and transparency on growth and survival of lobsters cultured individually. *Journal of the World Aquaculture Society*, 1978, vol. 9, iss. 1–4, pp. 469–479. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1978.tb00267.x>.

**SPECIAL ASPECTS OF DECAPOD CRUSTACEANS GROWTH
IN RECIRCULATING AQUACULTURE SYSTEMS
AS EXEMPLIFIED BY AUSTRALIAN CRAYFISH *CHERAX QUADRICARINATUS*
(DECAPODA: PARASTACIDAE)*)**

R. R. Borisov & I. N. Nikonova

Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russian Federation

E-mail: borisovrr@mail.ru

The volume of decapod crustacean production in aquaculture has steadily increased in recent years. At the same time, studies focused on the intensification of technological processes have gained special popularity. One of such area of focus is the use of recirculating aquaculture system. In this work an analysis of the main factors inhibiting the process of intensification of the cultivation of decapod crustaceans in the recirculating aquaculture system was carried out as exemplified by Australian crayfish *Cherax quadricarinatus*. The main factors are cannibalism and the suppression of small crayfishes by large individuals. In the experiments, the influence of group and individual housing, length frequency and tank size on growth and survival rate was studied. All individuals used in the experiment were obtained from one female. The duration of the experiments was six months. A positive correlation of cannibalism with the stocking density was revealed. The formation of one-two dominant individuals suppressing the growth of the remaining individuals of the group was observed in small-sized tanks. In individual housing the grows rate of small crayfishes was higher than that of large ones. Experiments with different-sized juveniles showed that the size separation allows to obtain faster and more evenly growing groups, but it does not solve the problem of cannibalism. Considering the results, it is recommended to provide size classification two times in the first three months and decrease the stocking density. Cannibalism can be excluded only with the individual housing.

Keywords: crustacean aquaculture, Australian red claw crayfish, *Cherax quadricarinatus*, growth, cannibalism

*)Scientific communication on the materials of the reports of All-Russian conference with international participate, devoted to the 110th anniversary of Dr. Viktor Sergeevich Ivlev (1907–1964) and to the 100th anniversary of Dr. Irina Viktorovna Ivleva (1918–1992) “Prospects and directions of aquatic ecology development” (11–15 October, 2017, Sevastopol).

UDC 593.17

DIVERSITY AND FUNCTIONS OF LORICAE IN CILIATES (CILIOPHORA)*)

© 2018 I. V. Dovgal & N. A. Gavrilova

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

E-mail: dovgal-1954@mail.ru

Received by the Editor 27.12.2018; after revision 12.04.2018;
accepted for publication 09.08.2018; published online 28.09.2018.

The article focused on morphological peculiarities, chemical composition and function of the loricae in ciliates. Pseudochitinous (tectinous), hyaline and mucopolysaccharide loricae differ by chemical composition. There are also composite (pseudochitinous + mucopolysaccharide) and agglutinated loricae. The morphological features and associated protective properties of loricae and semi-loricae of sessile ciliates are also discussed. The increase in floatability of cells has been reported in literature as the main function of mucopolysaccharide and hyaline loricae in planktonic ciliates. It is the authors' opinion that the main function of the lorica is to prevent the contact of extrusomes or other capturing organelles of unicellular predators or parasites from the cellular membrane of ciliates. It is also assumed that another important function of the semi-loricae and loricae in sessile ciliates is to protect joints between their stalk and zooid from hydrodynamic loads.

Keywords: ciliate, lorica, pseudochitin, hyaline, predator, parasite, extrusome, hydrodynamic load

The various loricae (also named in literature as tests, envelopes, cases and shells) are widely occur among different ciliate taxa [14], whereas in such groups as Tintinnida Kofoid et Campbell, 1929 and Folliculinidae Dons, 1914 all representatives have a lorica and their structure characterizes these taxa [14].

The loricae of some suctorian (Fig. 1), peritrich and folliculinid ciliates are composed by a protein-polysaccharide complex named pseudochitin (or tectin), and the hyaline loricae with different proteins are common in tintinnid ciliates [1] (Fig. 2) though earlier xanthoprotein and pseudochitin have been mentioned

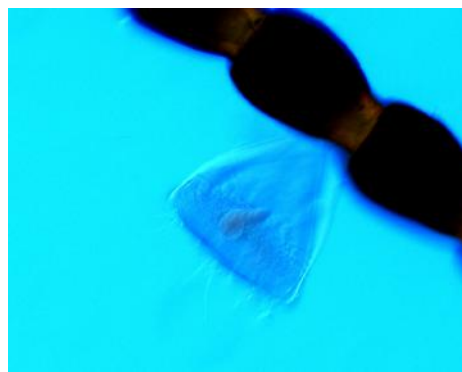


Fig. 1. Suctorian ciliate *Periacineta striata* Dovgal, 1993 with pseudochitinous lorica on aquatic beetle antenna (found in a bog near village Malaya Ugol'ka, Ukraine) (orig.)

Рис. 1. Суктория *Periacineta striata* Dovgal, 1993 с псевдохитиновой раковиной на антенне водного жука (обнаружена в болоте у с. Малая Уголька, Украина) (ориг.)

*)Scientific communication on the materials of the reports of All-Russian conference with international participate, devoted to the 110th anniversary of Dr. Viktor Sergeevich Ivlev (1907–1964) and to the 100th anniversary of Dr. Irina Viktorovna Ivleva (1918–1992) “Prospects and directions of aquatic ecology development” (11–15 October, 2017, Sevastopol).



Fig. 2. Tintinnid ciliate *Amphorellopsis acuta* Schmidt, 1902 with hyaline lorica (found in Sevastopol Bay of the Black Sea) (orig.)

Рис. 2. Тинтиннида *Amphorellopsis acuta* Schmidt, 1902 с гиалиновой раковиной (обнаружена в Севастопольской бухте, Чёрное море) (ориг.)

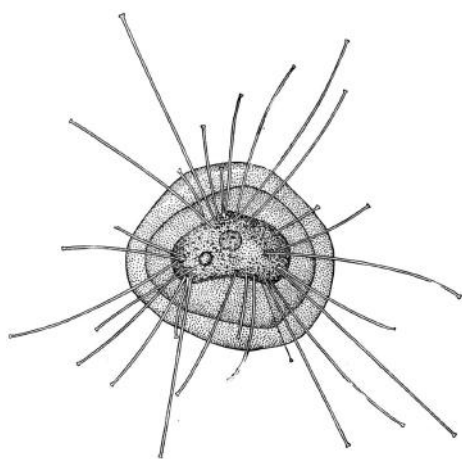


Fig. 3. Suctorian ciliate *Mucophrya pelagica* Gajewskaja, 1933 with mucopolysaccharide lorica (after [9])

Рис. 3. Суктория *Mucophrya pelagica* Гайевская, 1933 с мукополисахаридной раковиной (по [9])

among major lorica materials in the group [1, 13]. Finally, mucopolysaccharide (mucous) loricae are presented in some suctorian (Fig. 3), peritrich (*Ophrydium* sp.), stichotrich (*Stichotriha* sp.) and colpodean (*Maryna* sp.) ciliates [14].

Some ciliates are provided with composite loricae, for instance suctorian ciliate *Metacineta baikalensis* (Jankowski, 1982) has pseudochitinous lorica with the aperture covered by mucopolysaccharide layer (Fig. 4) [11].

However, composite loricae, which have an organic base with agglutinated inorganic particles such as sand grains, diatom flaps, coccoliths, etc., are more distributed. In part, such loricae are present in several tintinnid ciliates (Fig. 5) [1, 13].

The great diversity of loricae has been reached in ciliates through different combinations of morphology and chemical compositions. The main function of loricae is usually monotonously interpreted; most common is as mechanical defense [16] or protection from predators [2].

However, the so called semi-loricae cover only the antapical region of cell body or colony in sessile peritrich and suctorian ciliates [3, 21] (Fig. 6), and the function is difficult to explain from the point of view of protection from predators. It is German authors' opinion that the semi-lorica represents the microaquarium ("Kleinstaquarien") [16], which functions as a reservoir for water at a time when ciliate host (aquatic bug or beetle) migrate from one waterbody to another, being the protection from desiccation.

It is believed that both mucous and hyaline loricae of planktonic ciliates can increase the floatability of cells assisting ciliate swimming [13] especially in case of suctorian *Mucophrya pelagica* Gajewskaja, 1933 with absence of locomotor ciliature (see Fig. 3) [9].

Hence, the functions of loricae as a rule were indicated without special discussion of their realization. Thus, the purpose of this article is to make a more detailed analysis of the most important protective functions of the loricae in ciliates due to the peculiarities of their morphology.

Protection against biotic factors. Protection functions of ciliate loricae have been explained as a defense from multicellular predators such as calanoid copepods or invertebrate larvae [1].

However, for example, the tintinnid loricae were regularly found in calanoid copepod intestines [13, 26], and also the salpas are active eat of these ciliates [13], with the tintinnids being the food supply for euphausiids, planktonic crustacean larvae, chaetognaths [10, 18, 19], and fish larvae [24]. *Noctiluca scintillans* Kofoed et Swezy, 1921 feeds on tintinnids in accordance with literary [8, 20] and our data. It is believed that large loricae of tintinnids can serve as a protection only from specialized nannoplanktotrophic predators such as appendicularians [13].

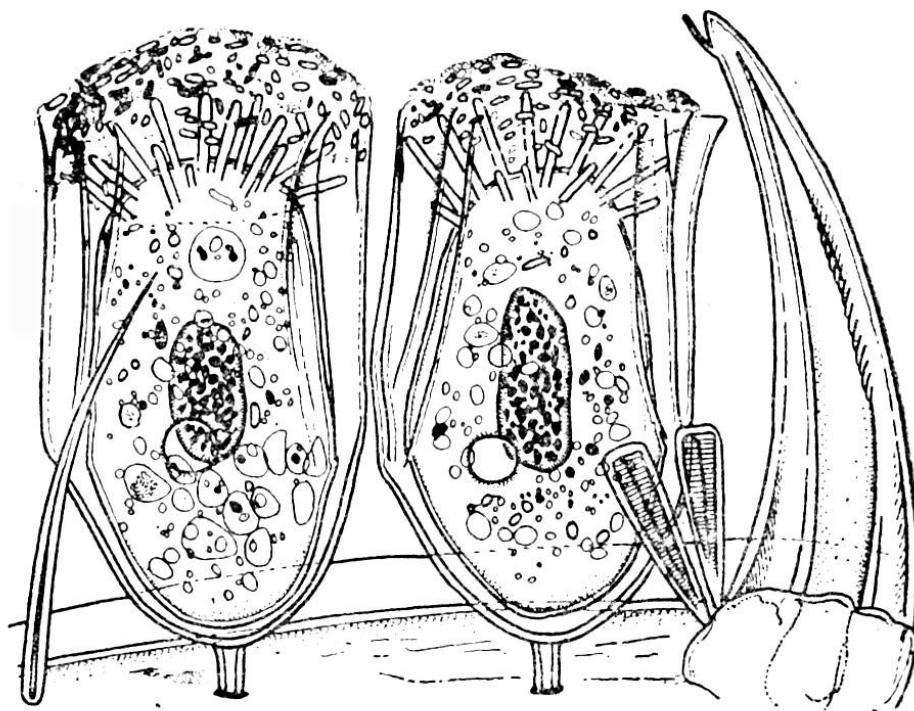


Fig. 4. Suctorian ciliate *Metacineta baikalensis* (Jankowski, 1982) with composite (pseudochitinous + mucopolysaccharide) lorica (after [11])

Рис. 4. Суктория *Metacineta baikalensis* (Jankowski, 1982) с композитной (псевдохитиновой и мукополисахаридной) раковиной (по [11])

As for loricae of sessile ciliates, they also probably serve as a protection against scrape grazing animals like gastropods. Thus, it is unlikely that loricae are efficient enough as a defense from large predators.

However, the loricae of ciliates probably can serve as a protection against unicellular predators, the sizes of which are usually comparable with the sizes of the prey. For this reason, the ways of hunting in unicellular predators should be discussed.

For example, predator ciliate *Didinium nasutum* (Müller, 1786), prey organisms suitable for which are ciliates, flagellates, amoebae, and turbellarians [25], have feeding apparatus that consists of a cell protuberance (proboscis) furnished with two types of extrusomes – long trichocysts and short pexicysts (Fig. 7). The proboscis clamp solidly to the prey cell membrane by trichocysts whereas prey immobilizes through the action of toxin inherent in pexicysts [25], with the prey being ingested by the invagination of proboscis.

The tentacles are used by suctorian ciliates for prey capturing in the same manner as the conoid in katablepharid flagellates and peduncle (feeding tube) in phagotrophic dinoflagellates.

The suctorian tentacle tips are armed with extrusomes (haptocysts), whereas extrusomes (ejectosomes) in katablepharids are located at the cell forward end [7].

The centrohelid heliozoans capture their preys by axopodia, where the extrusomes (kinetocysts) are located, whereupon the preys move toward the heliozoan cell body and are phagocytized [17].

Thus, with all diverse ways of capturing and eating prey among unicellular predators, there is a common feature – the prey is captured and immobilized by extrusomes or other special organelles.

It should be mentioned that some unicellular ectoparasites (such as suctorians) also use the extrusomes for attaching to the host cell body.

In turn, the lorica of ectoparasitic ciliates, for example, suctorians from genera *Urnula* Claparede et Lachmann, 1859 (Fig. 8) [5] or *Pseudogemmides* Kormos, 1935 (Fig. 9) parasiting on other suctorians may serve as a protection from host extrusomes.

Accordingly, it can be assumed that the protective function of the loricae consists in the prevention of the contact of predator or parasite extrusomes or other capturing organelles with the ciliate cell membrane.

This raises the question of whether the fenestrated lorica of tintinnids of genus *Dictyocysta* Ehrenberg, 1854 (Fig. 10) can prevent the contact with predator extrusomes.

The fact is that ciliates when swimming rotate around the longitudinal axis of the body [22]. It is our point that the unicellular predators cannot synchronize their motion with prey rotation and correspondingly contact with the parts of prey cell membrane, which are unprotected by lorica. Thus, the perforated loricae also perform their function.

Probably the protection of the ciliate lorica aperture is more important, especially in sessile ciliates. For example, the ectoparasitic ciliates such as suctorians *Pseudogemmidies globosa* Kormos, 1935 (see Fig. 9) attach to the host such as suctorians *Periacineta buckei* (Kent, 1881) cell body exactly in the aperture of their lorica.

Hence, the loricae of some peritrich ciliates (from genera *Pyxicola* Kent, 1882 and *Thuricola* Kent, 1881, and from the family Lagenophryidae Bütschli, 1889 [12, 15]) and tintinnids (of genus *Nolaculus* Snyder et Brownlee, 1991) are equipped with a lorica closing apparatus (Fig. 11). It is believed [1] that the closing apparatus might be a valuable protection against contact predators, which use feeding tubes (dinoflagellates) and pseudopodia (radiolaria). At the same time as it has been remarked above, some suctorians species have mucopolysaccharide loricae, without aperture.

Thus, mechanical protection against extrusomes or other capturing organelles of predating protists can be reasonably considered as one of the principal functions of the loricae in ciliates. However, it can hardly be performed by the semi-loricae of sessile ciliates such as peritrichs and suctorians. The function of the latter structures should probably be discussed from the point of view of protection from abiotic factors.

Protection against abiotic factors. Sessile ciliates are mainly represented by stalked zooid. The hydrodynamic loads can be considered as the main abiotic factors effecting sessile protists including ciliates [4, 6, 23].

The reduction of cell body shape to geometrical figures are usually used for comparative estimation of these loads. In particular, the stalk of ciliates can be considered as a cylinder, whereas the cell body (zooid) as a sphere [23].



Fig. 5. Tintinnid ciliate *Tintinnopsis to-cantinensis* Kofoid et Campbell, 1939 with agglutinated lorica (found in Sevastopol Bay of the Black Sea) (orig.)

Рис. 5. Тинтиннида *Tintinnopsis to-cantinensis* Кофойд и Кампбелл, 1939 с агглютинированной раковиной (обнаружена в Севастопольской бухте, Чёрное море) (ориг.)

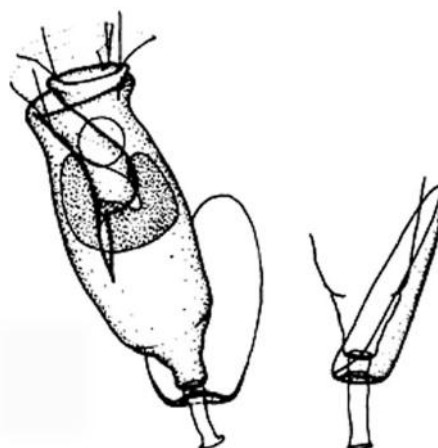


Fig. 6. Peritrich ciliate *Propyxidium tectiformis* (Scheubel, 1973) with pseudochitinous semi-lorica (after [21])

Рис. 6. Перитриха *Propyxidium tectiformis* (Шеубель, 1973) с псевдохитиновой полураковиной (по [21])

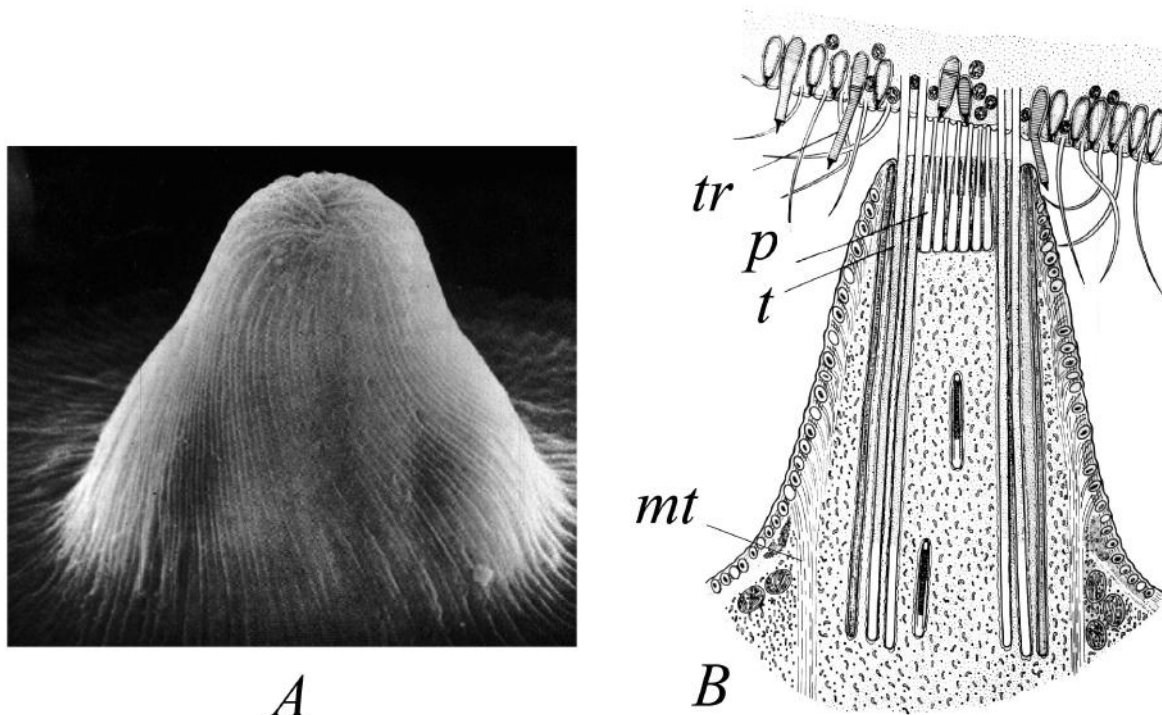


Fig. 7. A – general view (SEM) and B – schematic drawing of the proboscis structure of *Didinium nasutum* Müller, 1786 (after [25]); *mt* – microtubules, *t* – trichocysts, *p* – pexicysts, and *tr* – prey trichocysts

Рис. 7. А — общий вид (сканирующая электронная микроскопия) и В — схема строения хоботка *Didinium nasutum* Müller, 1786 (по [25]); *mt* — микротрубочки, *t* — трихоцисты, *p* — пексидисты, *tr* — трихоцисты жертвы

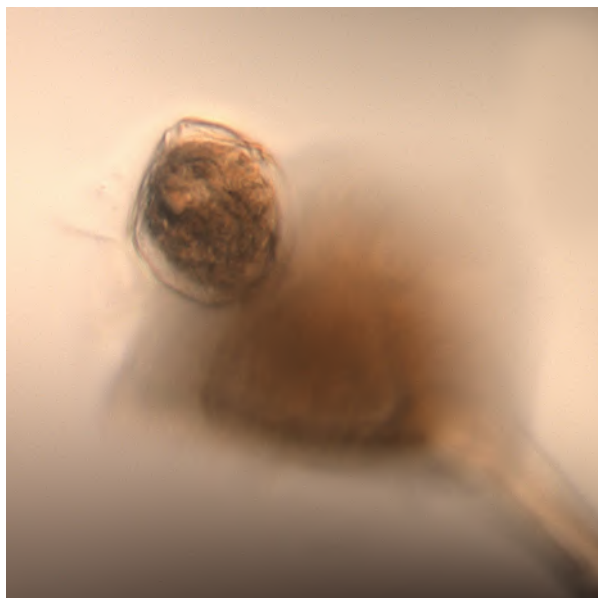


Fig. 8. Parasitic suctorian ciliate *Urnula turpissima* Kormos K., 1958 localized near lorica aperture of suctorian ciliate *Periacineta hydrochi* (Matthes, 1954) (after [5])

Рис. 8. Паразитическая суктория *Urnula turpissima* Kormos K., 1958 у устья раковины суктории *Periacineta hydrochi* (Matthes, 1954) (по [5])

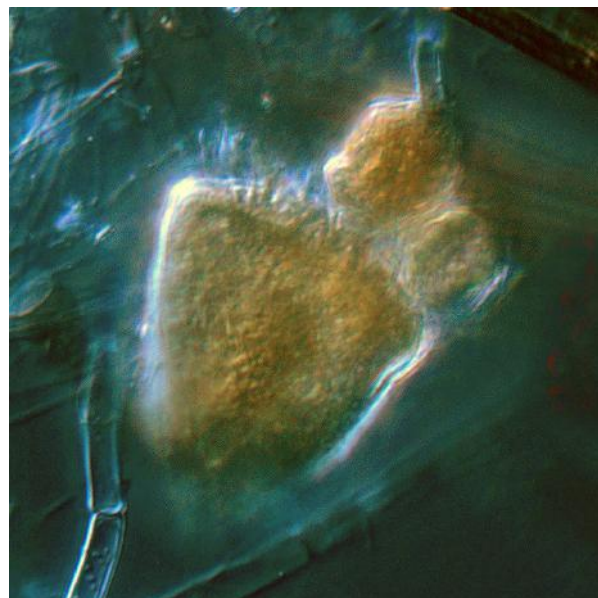


Fig. 9. Two individuals of parasitic suctorian ciliate *Pseudogemmides globosa* Kormos, 1935 localized in lorica aperture of suctorian ciliate *Periacineta buckei* (Kent, 1881) (found in Prypyat' River, Ukraine) (orig.)

Рис. 9. Две особи паразитической суктории *Pseudogemmides globosa* Kormos, 1935 в устье раковины суктории *Periacineta buckei* (Kent, 1881) (обнаружены в р. Припять, Украина) (ориг.)

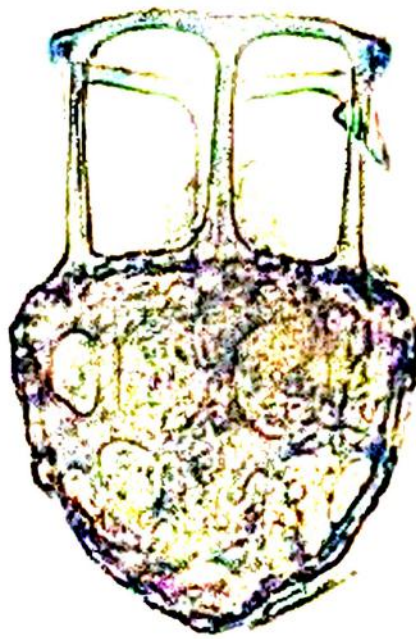


Fig. 10. Tintinnid ciliate *Dictyocysta lepida* Ehrenberg, 1854 with perforated hyaline lorica (found near Oman coast of the Arabian Sea) (orig.)

Рис. 10. Тинтиннида *Dictyocysta lepida* Ehrenberg, 1854 с перфорированной гиалиновой раковиной (обнаружена у побережья Омана, Аравийское море) (ориг.)

The forces, which increase with height of body above the substrate, are significant ones for stalked sessile ciliates.

As illustrated in [23], the force over the cylinder of length l and radius a perpendicular to the substrate (i. e. stalk) is:

$$F = 4\pi\mu \left(\frac{dU}{dy} \right) \int_0^l \frac{y dy}{2 - \ln \text{Re}},$$

where y is the distance from the substratum surface;

U is bulk flow velocity;

μ is the coefficient of dynamic viscosity;

Re is the Reynolds number.

At the same time for the sphere (zooid) of radius r touching the substratum the force would be:

$$F = 10.2\pi\mu r^2 \left(\frac{dU}{dy} \right)_0 \quad [23].$$

In addition, the turning moment T affects the sphere, which would be:

$$T = 4\pi\mu r^3 \frac{dU}{dy} \quad [23].$$

Thus, the magnitude of the load affecting the stalk does not depend on stalk radius (since the latter is constant). At the same time, loads proportional to the square and the cube of the stalk radius, accordingly affect the zooid.

Taking into account that $r > a$, the hydrodynamic load rises steeply in the zone of joints between stalk and zooid of sessile ciliate.

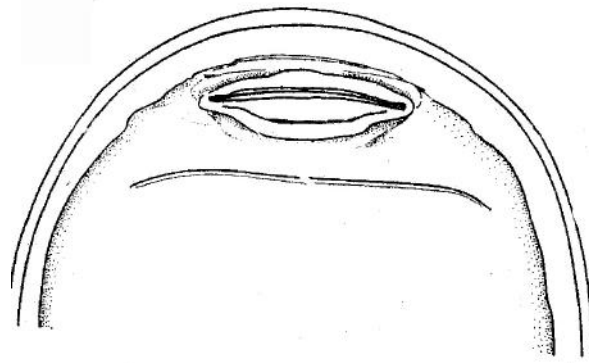


Fig. 11. Closing apparatus (loricostome) of lorica aperture in peritrich ciliate *Lagenophrys leniusculus* (Jankowski, 1986) (after [12])

Рис. 11. Замыкающий аппарат устья раковины перитрихи *Lagenophrys leniusculus* (Jankowski, 1986) (по [12])

It must be recognized that the above-mentioned equations are valid in case of laminar flow and in stationary conditions when the flow parameters do not vary with time. However, the water flow rate near surface in flowing water is permanently irregular in natural conditions [6], which causes peak loads that in turn can lead to the interruption of ciliate zooid from the stalk.

Thus, the strength of the connection between the stalk and the cellular body becomes important when ciliate inhabit at substrate in flowing water. The strength is most often provided by forming the allometric widening of the stalk upper part [3, 6].

As a result, on the one hand the contact area between stalk and cell body significantly increases. On the other hand, the character of the force affecting on the widened part of the stalk corresponds to the load on the sphere; that is, higher load falls on the structure consisting of extremely durable material, armored with microfilaments [3, 6].

Probably, the protection is even more effective when the zone of connection of the stalk and cell body of the ciliate is covered by a cup-like extension, i. e. when there is a semi-lorica.

It is our point that the mechanic defense of stalk-cell body zone from hydrodynamic loads is essential function of semi-lorica in sessile stalked ciliates [3, 6].

It is possible that intensification of the function followed the order when the semi-lorica to cover large and large part of ciliate cell body. At one time, the semi-lorica begins to perform the additional function of protection from predators and parasites. The intensification of the latter function in turn leads to the formation of a lorica completely covering the cell body of the ciliates [3, 6].

Conclusions. As suggested in the literature [13], the function of both mucous and hyaline loricae of planktonic ciliates can increase the floatability of cells and assist to swimming of ciliates.

The hypothesis about the function of a semi-lorica as microaquarium, which protect against desiccation [16], requires further testing because it is not confirmed by observations or experiments.

It is our opinion that, irrespective of morphology and material, the ciliate lorica is a barrier preventing the contact of extrusomes or other capturing organelles of unicellular predators or parasites from the cell membrane of ciliate prey or hosts.

Protection of the joint zone between the stalk and cell body from hydrodynamic loads is the initial function of the pseudochitinous semi-loricae and loricae of the sessile ciliates.

It should be mentioned that between representatives of Ciliophora there is a great variety of other ways to protect against predators, parasites and physical loads. Among them, the formation of various adhesive organelles [6], alternative ways to strengthen the joint zone between stalk and zooid (for example, the endostyle in chonotrichs), the formation of the cuticle (in chonotrichs), the selection of protected localizations on the substrate, etc., may be listed [4, 6].

The literary data analysis was made within the framework of research issue of Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS no. AAA-A18-118020890074-2. The original observations were partially supported by a grant of Ministry of Education of the Russian Federation no. 14W03.31.0015.

REFERENCES / СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Agatha S., Laval-Peuto M., Simon P. The tintinnid lorica. In: *The biology and ecology of tintinnid ciliates: models for marine plankton* / J. R. Dolan, D. J. S. Montagnes, S. Agatha, D. W. Coats, D. K. Stoecker (Eds). Hoboken: Wiley, 2012, pp. 17–41.
2. Burkovsky I. V. *Ekologiya svobodnozhivushchikh infuzorij*. Moscow: Moscow University Press, 1984, 208 p. (in Russ.).
3. Dovgal I. V. Problema proiskhozhdeniya rakoviny u sidyachikh infuzorij v svyazi s predstavleniyami A. A. Lyubisheva o preadaptatsiyakh. In: *Teoreticheskie problemy evolyucii i ekologii: materialy vsesoyuz. konf., posvyashch. 100-letiyu so dnya rozhd. A. A. Lyubishcheva*. Tolyatti: IEVB, 1991, pp. 71–75. (in Russ.).
4. Dovgal I. V., Kochin V. A. Fluid boundary layer as an adaptive zone for sessile protists. *Zhurnal obshchej biologii*, 1997, vol. 58, no. 2, pp. 67–74. (in English).
5. Dovgal I. V., Pesic V. First records of ciliate suctorians epibionts on *Hydraena* (Coleoptera) from South Korea. *Ecologica Montenegrina*, 2014, vol. 1, no. 1, pp. 1–5.
6. Dovgal I. V. The origin and evolution of the adhesive organelles in infusoria (Ciliophora). *Vestnik zoologii*, 1998, vol. 32, no. 1–2, pp. 18–29. (in Russ.).
7. Dovgal I. V. *Fauna Ukrainy: in 40 vol. Vol. 36: Ciliates – Ciliophora*. Iss. 1: Class Suctorea. Kiev: Naukova dumka, 2013, 267 p. (in Russ.).
8. Fonda Umani S., Beran A., Parlato S., Virgilio D., Zollet T., Olazabal A. D., Lazzarini B., Cabrini M. *Noctiluca scintillans* Macartney in the Northern Adriatic Sea: long-term dynamics, relationships with temperature and eutrophication, and role in the food web. *Journal of Plankton Research*, 2004, vol. 26, iss. 5, pp. 545–561. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh045>.
9. Gajewskaja N. S. *Zur Oekologie, Morphologie und Systematik der Infusorien des Baikalsee*. Stuttgart, Schweizerbart, 1933, bd. 32, heft 1–2, 298 s. (*Zoologica*, 1933, heft 83). (in German).
10. Ignatyev S. M., Klimova T. N., Melnikov V. V., Vdodovich I. V., Galagovec E. A., Gubanov V. V., Datsyk N. A. Monitoring sostoyaniya planktonnogo soobshchestva u beregov Kryma v zimnii period. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2016, iss. 4 (24), pp. 100–111. (in Russ.).
11. Jankowski A. V. Novye rody simbiotnykh prosteishykh fauny Bajkala. In: *Novoe o faune Bajkala* / Galasij G. I. (Ed.). Novosibirsk: Nauka, 1982, pp. 25–32. (in Russ.).
12. Jankowski A. V. New and little known genera of ciliated protozoa (phylum Ciliophora). *Trudy Zoologicheskogo instituta*, 1986, vol. 144, pp. 72–88. (in Russ.).
13. Kofoid C. A., Campbell A. S. The Ciliata: The Tintinninea. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 1939, vol. 89, pp. 1–473.
14. Lynn D. H. *The ciliated Protozoa. Characterization, classification and guide to the literature*. 3rd ed. Springer, 2008, 605 p. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8239-9>.
15. Mayen-Estrada R., Clamp J., Dovgal I., Romero-Mayen V. Some details of the lorica aperture of *Lagenophrys discoidea* (Peritrichia, Lagenophryidae) with scanning electron microscopy, and notes on its geographic distribution. In: *Final Programme and Abstracts of VII European Congress of Protistology* (Seville, Spain, 5–10 Sept., 2015). Seville: Federation of European Protistological Societies, 2015, pp. 331.
16. Matthes D., Guhl W. Systematic, Anpassungen und Raumparasitismus auf Hydrophiliden lebender operculariformer Epistyliden. *Archiv für Protistenkunde*, 1975, bd. 117, heft 1/2, ss. 110–186. (in German).
17. Mikryukov K. A. *Tcentrokhelidnye solnechniki (Centroheliozoa)*. Moscow: KMK, 2002, 136 p. (in Russ.).
18. Montagnes D. J. S., Dower J. F., Figueiredo G. M. The protozooplankton-ichthyoplankton trophic link: an overlooked aspect of aquatic food webs. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2010, vol. 57, iss. 3, pp. 223–228. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2010.00476.x>.
19. Pierce R. W., Turner J. T. Ecology of planktonic ciliates in marine food webs. *Reviews in Aquatic Sciences*, 1992, vol. 6, pp. 39–181.

20. Sato N.E., Hernandez D., Vinas M.D. Feeding habits of *Noctiluca scintillans* in coastal waters off Buenos Aires Province, Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 2010, vol. 38, iss. 3, pp. 403–412. URL: <http://www.rljajr.equipo.cl/index.php/rljajr/article/viewFile/112/vol38-issue3-fulltext-5>.
21. Scheubel J. Die sessilen Ciliaten unserer Süßwasserfische unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Apiosoma* Blanchard. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, 1973, bd. 100, ss. 1–63. (in German).
22. Seravin L.N. Nekotorye gidrodinamicheskie aspekty dvizheniya resnichnykh infusorij. *Vestnik Leningradskogo universiteta, Seriya Biologiya*, 1970, iss. 4, pp. 41–47. (in Russ.).
23. Silvester N.R., Sleigh M.A. The forces influencing on microorganisms at surfaces in flowing water. *Freshwater Biology*, 1985, vol. 15, iss. 4, pp. 433–448. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1985.tb00213.x>.
24. Sinyukova V.I. O pitanii lichinok nekotorykh litoral'nykh ryb v Sevastopolskoj bukhte. *Trudy Sevastopolskoj biologicheskoy stantsii*, 1960, vol. 13, pp. 254–268. (in Russ.).
25. Wessenberg H., Antipa G. Capture and ingestion of *Paramecium* by *Didinium nasutum*. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 1970, vol. 17, iss. 2, pp. 250–270. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1970.tb02366.x>.
26. Zaika V.E., Kovalev A.V., Pavlova N.V. Pitanie planktonnykh zhivotnykh Sredizemnogo morya. In: *Biologicheskaya struktura i produktivnost' planktonnykh soobshchestv Sredizemnogo morya* / V.E. Zaika (Ed.). Kiev: Naukova dumka, 1975, pp. 112–123. (in Russ.).

РАЗНООБРАЗИЕ И ФУНКЦИИ РАКОВИН ИНФУЗОРИЙ (CILIOPHORA)*)

И. В. Довгаль, Н. А. Гаврилова

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

E-mail: dovgal-1954@mail.ru

В статье обсуждаются особенности морфологии и химического состава, а также функции раковин инфузорий. По химическому составу различаются псевдохитиновые (тектиновые), гиалиновые и мукополисахаридные раковины. Также существуют композитные (состоящие из псевдохитина и мукополисахаридов) и агглютинированные раковины. Обсуждаются морфологические особенности и связанные с ними защитные свойства раковин и полураковин сидячих инфузорий. В качестве основной функции мукополисахаридной и гиалиновой раковин планктонных инфузорий ранее было указано повышение плавучести клеток. По мнению авторов, основной функцией раковины является препятствие контакта экструсом или иных органелл захвата одноклеточных хищников или паразитов с клеточной мембраной инфузорий. Кроме того, функцией псевдохитиновой полураковины и раковины сидячих инфузорий является защита зоны соединения стебелька и клеточного тела от гидродинамических нагрузок.

Ключевые слова: инфузория, раковина, псевдохитин, гиалин, хищник, паразит, экструсома, гидродинамическая нагрузка

*) Статья по материалам докладов Всероссийской конференции с международным участием «Научные чтения, посвященные 110-летию со дня рождения д. б. н., профессора Виктора Сергеевича Ивлева (1907–1964) и 100-летию со дня рождения д. б. н. Ирины Викторовны Ивлевой (1918–1992) «Перспективы и направления развития экологии водоёмов» (11–15 октября 2017 г., Севастополь).

УДК 597.2/.5:591.18+551.464

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЧЁТНЫХ ПРИЗНАКОВ СЕЙСМОСЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ ГОЛОВЫ У РАЗНЫХ ВИДОВ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ И ЕЁ СВЯЗЬ С ГИДРОХИМИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ^{*)}

© 2018 г. Б. Г. Котегов

Удмуртский государственный университет, Ижевск, Россия

E-mail: rutilus@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.02.2018; после доработки 22.05.2018;
принята к публикации 09.08.2018; опубликована онлайн 28.09.2018.

Изучались счётные морфологические признаки у трёх массовых видов рыб — плотвы, речного окуня и золотого карася, обитающих в небольших искусственных водоёмах центрально-восточной части Удмуртии. У отловленных рыб произведён подсчёт числа отверстий сейсмодатчиков каналов в некоторых парных покровных костях скелета головы и вычислена сумма значений этих счётных признаков (ΣSS) с усреднением для левой и правой сторон. В исследованных водоёмах измерялась также общая минерализация воды и оценивалось содержание в воде ионов кальция и магния. Для изученных видов рыб выявлен общий тренд внутривидовой изменчивости: с увеличением концентрации Mg^{2+} в пресной воде уменьшалось среднее значение ΣSS в исследованных популяциях. Для популяций плотвы, окуня и карася, обитающих в водоёмах с наибольшими отклонениями в содержании магния, отмечены статистически значимые различия средних величин и частотных распределений дискретных вариантов этого признака сейсмодатчиковой системы. В дополнение к натурным исследованиям проведены лабораторные эксперименты по аквариумному выращиванию мальков окуня и плотвы в различных гидрохимических условиях. Сформированные в воде с повышенным содержанием Mg^{2+} мальки окуня и плотвы характеризовались меньшим числом отверстий в окостеневших сейсмодатчиковых каналах головы по сравнению с таковым контроля, а также взрослых особей из материнских популяций. Повышенные концентрации Na^+ не оказали подобного влияния на формирование изученных признаков. Для объяснения наблюдаемых онтогенетических эффектов рассматривается возможность прямого влияния ионов магния на скорость развития личинок пресноводных рыб, а также косвенного влияния на их морфогенез конкурентных биохимических отношений этого элемента с кальцием.

Ключевые слова: рыбы, сейсмодатчиковая система, счётные признаки, ионы магния

В настоящее время накоплено много данных, отражающих связи внутривидовой изменчивости рыб с экологическими факторами водной среды [3, 10, 11]. Из абиотических факторов, влияющих на изменчивость морфологических признаков рыб разных видов, лучше всего изучена температура воды, которая отличается значительной неоднородностью в пространстве и времени и влияние которой успешно моделируется в лабораторных экспериментах. Достаточно вспомнить известное правило Жордана об уменьшении среднего числа позвонков в популяциях рыб одного вида, обитающих или развивающихся при более высоких температурах [21].

^{*)}Статья по материалам докладов Всероссийской конференции с международным участием «Научные чтения, посвящённые 110-летию со дня рождения д. б. н., профессора Виктора Сергеевича Ивлева (1907–1964) и 100-летию со дня рождения д. б. н. Ирины Викторовны Ивлевой (1918–1992) «Перспективы и направления развития экологии водоёмов» (11–15 октября 2017 г., Севастополь).

В то же время попытки найти аналогичную общую закономерность при влиянии фактора солёности воды на этот признак дают противоречивые результаты, в частности для морских и эвригалинных видов [5].

У пресноводных видов рыб из подсемейства Leuciscinae отмечаются противоположные тренды изменчивости некоторых счётных признаков в географическом градиенте увеличения общей минерализации водоёмов. Так, у лещей рода *Abramis* и густеры *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) при образовании ими в континентальных водоёмах Евразии полупроходных и солоноватоводных форм среднее число отверстий сейсмодатчиков каналов в некоторых парных покровных костях головы уменьшается, тогда как у плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) — наоборот, увеличивается [4, 8, 19]. Последний факт может быть связан с большей степенью таксономической дивергенции полупроходных форм плотвы — воблы и тарани, которые в настоящее время рассматривают как самостоятельные виды *R. caspicus* (Yakovlev, 1870) и *R. heckelii* (Nordmann, 1840) [18] или объединяют в монофилетическую группу видового ранга вместе с другими южными популяциями *R. rutilus sensu lato*, а также плотвой водоёмов Сибири [20]. В последнем случае естественность выделения такой группы, включающей как дельтово-эстуарные и полупроходные, так и чисто пресноводные формы из разных речных бассейнов, вызывает определённые сомнения.

По нашим данным, даже в водоёмах, принадлежащих к одному речному бассейну и расположенных в сходных зонально-климатических условиях, счётные признаки сейсмодатчиковой системы головы у ряда экологически пластичных видов рыб могут демонстрировать высокую межпопуляционную вариабельность средних значений и статистически значимую связь с некоторыми интегральными химическими параметрами пресноводной среды, в частности с общей минерализацией [6, 16, 17]. При этом в пределах одной природной зоны различия небольших пресных водоёмов по суммарному содержанию и соотношению концентраций различных растворённых веществ обусловлены, как правило, локальными особенностями их водосборов (удельные размеры, состав рыхлых почвообразующих и коренных горных пород, степень антропогенной трансформации почвенно-растительного покрова, наличие организованных источников химического загрязнения). В отличие от морских, пресные воды с общей минерализацией не более 1 г·дм⁻³ характеризуются значительно более разнообразным соотношением концентраций главных ионов в сухом солевом остатке, особенно трёх катионов — кальция, магния и натрия [9]. В свою очередь, эти металлы являются важными макроэлементами, определяющими различные аспекты жизнедеятельности всех организмов, включая рыб, поэтому недостаток или избыток их ионов в водной среде может изменять биохимические процессы и физиологические реакции последних. У пресноводных рыб интенсивный катионный обмен с внешней средой наблюдается сразу после выклева их личинок (предличинок) из икры [2], следовательно, можно ожидать последствий изменения ионного состава воды на уровне структурных результатов морфогенеза развивающихся особей, а далее — и на популяционно-морфологическом уровне.

Цель настоящей работы — выявить основные гидрохимические факторы и общие тренды внутривидовой изменчивости счётных признаков сейсмодатчиковой системы головы у разных видов рыб в условиях локальной дифференциации пресноводной среды и изменения её ионного состава.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор ихтиологического материала проводили в 2009–2017 гг. в 16 небольших антропогенных водоёмах (плотинные пруды, копани), расположенных в центральных и восточных районах Удмуртской Республики и принадлежащих к бассейнам правобережных притоков Средней и Нижней Камы. Площадь водоёмов — от 0,4 до 62,0 га, воды по химическому составу — пресные гидрокарбонатные кальциевые или кальциево-магниевые, доминирующие виды рыб — плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), речной окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 или золотой карась *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758).

Всего отловлено и подвергнуто морфологическому анализу 564 экз. плотвы размером 70–183 см в возрасте 2⁺–9⁺ лет, 250 экз. окуня размером 65–185 см в возрасте 2⁺–10⁺ лет и 183 экз. карася 56–84 см в возрасте 2⁺–4⁺ года. Длину тела рыб измеряли до заднего края чешуйного покрова у основания хвостового плавника, возраст определяли по годовым кольцам на клейтруме и жаберной крышке. Остеологический материал от каждого экземпляра получен после его вываривания и освобождения костей от мягких тканей. В покровных костях скелета головы подсчитывали число отверстий сейсмодатчиков каналов слева и справа (без учёта отверстий на стыках костей):

- CSO^f — надглазничный канал в лобных костях;
- CSO^p — надглазничный канал в теменных костях (у плотвы);
- CST^p — надвисочный канал в теменных костях (у плотвы и карася);
- CPM^p — предкрышечно-нижнечелюстной канал в предкрышечных костях;
- CPM^d — предкрышечно-нижнечелюстной канал в нижнечелюстных костях;
- CIO^l — подглазничный канал в слёзных костях (у окуня).

Далее вычислялись сумма значений этих дискретных сейсмодатчиков признаков (ΣSS) для каждой стороны головы и полусумма ΣSS для обеих сторон.

Общую минерализацию воды в водоёмах измеряли кондуктометром-мультимонитором РНТ-028 в натуральных условиях в течение пяти вегетационных сезонов 2013–2017 гг., с мая по сентябрь, со средней периодичностью один раз в месяц. Пробы воды для определения содержания главных катионов, кальция и магния, отбирали в окунёво-плотвичных водоёмах в мае 2015–2017 гг. после окончания фазы весеннего половодья, в карасёвых водоёмах — в конце июня (начале июля) 2016–2017 гг., с привязкой к периодам протекания раннего онтогенеза вышеуказанных видов рыб. Анализ воды провели в химической лаборатории Удмуртского государственного университета по аттестованным методикам.

Статистическая обработка количественных данных выполнена с применением программ Microsoft Office Excel 2007 и Statistica 7. Использовали критерии Стьюдента (t), Пирсона (χ^2) и Манна — Уитни (U), а также ранговый коэффициент корреляции Спирмена (r_s).

В 2017 г. в дополнение к полевым исследованиям были проведены лабораторные эксперименты по аквариумному выращиванию мальков окуня и плотвы в различных гидрохимических условиях. Несколько лентовидных кладок оплодотворённой икры окуня было собрано на нерестилище в одном из прудов с минерализацией воды около 200 мг·дм⁻³ в начале мая, а фрагменты прибрежных растительных субстратов с приклеенной оплодотворённой икрой плотвы — в небольшом заливе другого водоёма с минерализацией воды 100 мг·дм⁻³ в середине мая. Инкубация икры окуня проведена при естественных суточных колебаниях температуры от 15 до 17 °С в кюветах с постепенной акклимацией к контрольному химическому составу воды: сначала — двое суток в природной прудовой воде, затем — двое суток в смеси природной и контрольной воды (1:1). Далее ленты икры были фрагментированы, полученные фрагменты перемешаны и разложены приблизительно поровну по трём 15-литровым аквариумам с начальным объёмом воды 2 л. Она была предварительно подготовлена по следующей схеме: в контрольном аквариуме — бутилированная вода высшей категории (общая минерализация 190–200 мг·дм⁻³, содержание Ca²⁺ 48–50 мг·дм⁻³, Mg²⁺ — 8–14 мг·дм⁻³, Na⁺ — менее 20 мг·дм⁻³), в других аквариумах исходные значения минерализации контрольной воды были удвоены добавлением хлорида магния или натрия. В течение последующих 25 дней объёмы воды с заданными в начале эксперимента гидрохимическими параметрами постепенно увеличивали до максимальных, аквариумы содержали в одинаковых условиях температуры и освещения, постоянно аэрировали и периодически очищали от осадков и обрастаний. Личинок окуня выкармливали живым кормом. Так, сначала их выкармливали природным зоопланктоном (коловратками, науплиями циклопов), затем постепенно переводили на питание более крупными, искусственно выращенными науплиями артемий. Далее выживших и подросших поздних личинок пересадили в 32-литровые

аквариумы и подращивали ещё один месяц в тех же гидрохимических условиях при 25–26 °С до морфологически сформированных особей второго малькового этапа по Н. Н. Дислеру [14], выкармливая их трубочником. После двух месяцев эксперимента у оставшихся в живых выросших мальков окуня (23 экз.) была измерена длина тела до основания хвостового плавника *SL* и под бинокулярным микроскопом произведён подсчёт числа выходных отверстий в окостеневших сейсмодатчикских каналах головы с предварительным окрашиванием их метиленовой синью. Количество мальков окуня в контроле составило 13 экз., в опытной группе “+Mg” — 7, в опытной группе “+Na” — 3.

Инкубация икры плотвы была проведена в кюветах в аналогичных условиях температуры и освещения с постепенной акклимацией в течение недели к воде контрольного химического состава, в качестве которой использована такая же бутилированная вода, разбавленная дистиллятом до минерализации 150 мг·дм⁻³. После перехода на этап *B* по Васнецову [1] подвижные ранние личинки плотвы были рассажены в пять аквариумов: с контрольным химическим составом и с минерализацией воды, повышенной до значений 250 и 400 мг·дм⁻³ в каждом случае двумя способами — добавлением хлорида магния или натрия. Личинок выкармливали сухим сбалансированным кормом для молоди аквариумных рыб и живым природным зоопланктоном, который постепенно замещали науплиями артемий. Далее эксперимент с плотвой продолжался по той же схеме, что и с окунем, но был более растянут во времени. Общая продолжительность выращивания мальков из оплодотворённой икры у плотвы составила пять месяцев. Суммарное количество выживших к концу эксперимента мальков плотвы на этапах развития *F* и *G* во всех группах составило 67 экз., в том числе с полностью окостеневшими сейсмодатчикскими каналами головы в лобных и предкрышечных костях — 27 экз. (контроль — 6 экз., опытные группы — 5, 6, 5 и 5 экз.). В сравнительном анализе экспериментальных групп по отдельным парным признакам за единицу наблюдения принимали каждую сторону особи, в результате чего число степеней свободы при расчёте средних значений увеличено вдвое.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных водоёмах общая минерализация воды колебалась от 80 до 610 мг·дм⁻³. В большинстве плотинных прудов с весны до осени она изменялась синхронно в зависимости от фазы водного режима и степени разбавления воды талыми или дождевыми стоками, постепенно повышаясь к концу вегетационного сезона, а в обводнённых карьерах с небольшим удельным водосбором была относительно постоянна. Колебания этого показателя в одни и те же месяцы летне-осенних межженных периодов разных лет были выражены слабо. Аналогичным межгодовым постоянством характеризовалось в конце весны и начале лета содержание ионов кальция и магния. За период исследований минимальная концентрация Ca²⁺ была отмечена в небольшом заполненном водой песчаном карьере — 26,1 мг·дм⁻³, максимальная зарегистрирована в пруду-отстойнике, расположенном на территории старого месторождения нефти, — 116,0 мг·дм⁻³. Для концентрации Mg²⁺ аналогичные минимальные и максимальные значения составили 4,9 и 32,2 мг·дм⁻³.

В поверхностных пресных водах величина общей минерализации определяется в первую очередь содержанием гидрокарбонатных анионов, а также катионов кальция и магния [9]. В нашем случае связь данного гидрохимического показателя с концентрацией ионов кальция и магния в исследованных водоёмах была тесной и статистически значимой ($p < 0,01$; $r_s = 0,825$ и $0,745$ соответственно). При этом минерализация воды изменялась практически линейно с содержанием Ca²⁺, тогда как её зависимость от содержания Mg²⁺ имела нелинейный характер. Относительная концентрация ионов магния была наибольшей (свыше 10 % общего солесодержания) в нескольких прудах с величинами минерализации около 200 мг·дм⁻³, соответствовавшими средним «фоновым» значениям этого гидрохимического

параметра для поверхностных вод рассматриваемого региона. В других водоёмах с повышенной или пониженной минерализацией воды относительное содержание магния было меньше в среднем в 1,5–2,0 раза.

Сопоставление результатов оценки средневыворочных значений ΣSS у особей плотвы, речного окуня и золотого карася с локальными гидрохимическими особенностями тех водоёмов, в которых они обитали, выявило статистически значимые связи этого признака с изученными химическими параметрами воды (табл. 1). Для всех трёх видов пресноводной ихтиофауны наблюдался один общий тренд внутривидовой изменчивости: с увеличением концентрации ионов магния в пресной воде у рыб уменьшалось среднее число отверстий сейсмодатчиков каналов в покровных костях головы (рис. 1а–в). Аналогичный отрицательный тренд в градиенте увеличения общей минерализации пресной воды удалось выявить только для сейсмодатчиков признаков окуня и карася, тогда как у плотвы связи признака ΣSS с этим показателем не обнаружено.

Таблица 1. Коэффициенты ранговой корреляции средних выборочных значений признака ΣSS у трёх видов рыб с некоторыми гидрохимическими параметрами

Table 1. Coefficients of rank correlation of mean sample values of ΣSS feature in three fish species with some hydrochemical parameters

Вид	M	$[Ca^{2+}]$	$[Mg^{2+}]$	$[Ca^{2+}]/M$	$[Mg^{2+}]/M$	$[Ca^{2+}]/[Mg^{2+}]$
<i>R. rutilus</i>	–0,139	–0,079	–0,705	0,207	–0,790	0,842
<i>P. fluviatilis</i>	–0,867	–0,964	–0,857	0,643	–0,214	0,321
<i>C. carassius</i>	–0,975	–0,667	–0,975	0,667	–0,308	0,462

Примечание. M — минерализация воды. Полужирным шрифтом выделены показатели, соответствующие уровню значимости $p < 0,05$.

Note. M – mineralization of water. In bold – values corresponding to the level of significance $p < 0.05$.

Для локальных популяций плотвы, окуня и карася, обитающих в водоёмах, которые в наибольшей степени отличаются по содержанию Mg^{2+} , отмечены статистически значимые ($p < 0,01$) различия как по средним значениям признака ΣSS (t -критерий), так и по частотным распределениям его отдельных вариантов (критерий χ^2). Реальные географические расстояния между водоёмами с такими популяциями оценены нами для плотвы в 30 км, для окуня — в 25 км, для карася — в 20 км при общем разбросе местоположений исследованных водоёмов в широтном направлении до 50 км, а в меридиональном — до 80 км. Таким образом, именно разнообразие локальных условий, которое проявилось в гидрохимической специфике отдельных небольших водоёмов, могло обусловить выявленный размах внутривидовой изменчивости изученных сейсмодатчиков признаков у трёх массовых видов рыб, обитающих в пределах одного речного бассейна в практически идентичных климатических условиях. При этом межпопуляционный размах варьирования признака ΣSS у плотвы на исследованном локальном уровне оказался шире диапазона, рассчитанного по литературным данным [4] для популяций плотвы всего Волжско-Камского бассейна: 20,53–21,94 и 20,78–21,47 соответственно. Для сравнения: аналогичный диапазон у пресноводных популяций плотвы в пределах всей европейской части бывшего СССР, включая бассейны Чёрного, Балтийского, Белого и Баренцева морей, составляет 20,47–22,39.

Графическое сопоставление частотных распределений величин признака ΣSS у речного окуня, плотвы и золотого карася из водоёмов, различающихся по содержанию ионов магния, приведено на рис. 2а–в. Из анализа графиков следует, что по мере увеличения концентрации Mg^{2+} в воде во всех трёх случаях сдвигается влево нижняя граница распределения значений ΣSS и мода этого признака. Только у золотого карася, обитающего в пруду с наибольшим содержанием магния,

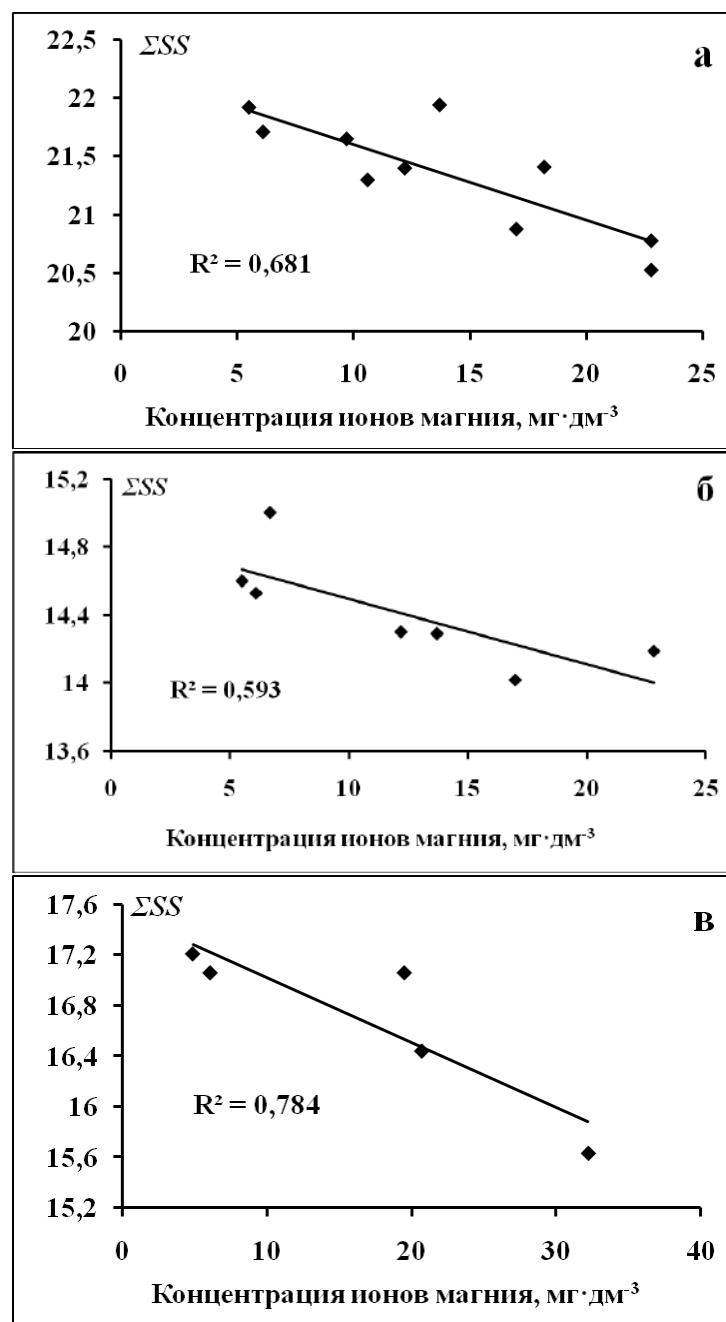


Рис. 1. Линейные тренды изменения средневыворочных значений суммарного счётного признака сейсмосенсорной системы ΣSS в зависимости от концентрации ионов магния в водной среде для трёх видов рыб: а — плотва, б — речной окунь, в — золотой карась

Fig. 1. Linear trends of the change of average values of the total countable feature of seismosensory system ΣSS depending on the concentration of magnesium ions in water for three species of fishes: а – roach, б – perch, в – crucian carp

в левом направлении перемещается и верхняя граница распределения. На основании этого можно предположить, что уменьшение средних величин рассматриваемого сейсмосенсорного признака в популяциях рыб, обитающих в условиях повышенной концентрации ионов магния, происходит главным образом за счёт появления и закрепления в их составе отдельных особей с новыми наименьшими значениями этого признака и лишь отчасти — за счёт отсутствия или быстрой элиминации из состава популяций особей с его наибольшими значениями. Вероятно, существуют какие-то онтогенетические механизмы, которые приводят к редукции числа признаков сейсмосенсорной системы головы у части особей рыб при увеличении содержания Mg^{2+} в воде.

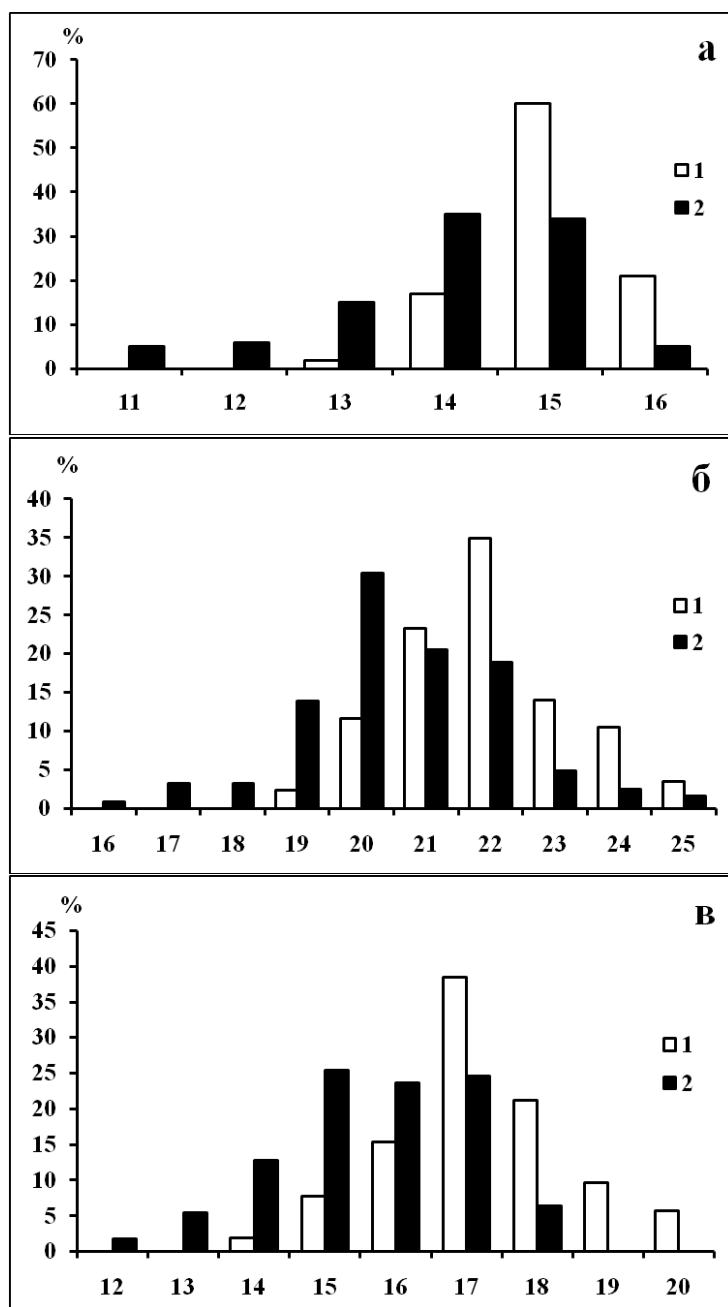


Рис. 2. Частотные распределения дискретных значений суммарного счётного признака ΣSS в популяционных выборках из водоёмов с минимальной (1) и максимальной (2) концентрацией ионов магния для трёх видов рыб: а — речной окунь, 6,7 и 17,0 мг·дм⁻³; б — плотва, 5,5 и 22,8 мг·дм⁻³; в — золотой карась, 4,9 и 32,2 мг·дм⁻³

Fig. 2. Frequency distributions of discrete values of the total countable feature ΣSS in population samples from ponds with a minimum (1) and maximum (2) concentration of magnesium ions for three species of fishes: а – perch, 6.7 and 17.0 mg·dm⁻³; б – roach, 5.5 and 22.8 mg·dm⁻³; в – crucian carp, 4.9 and 32.2 mg·dm⁻³

По нашему мнению, в диапазоне величин общей минерализации, соответствующих категории пресных вод, её влияние на гидробионтов не может рассматриваться как действие единого и однородного химического фактора солёности в традиционном его понимании. В аутэкологическом аспекте этого влияния, прежде всего, следует выяснять реакции пресноводных организмов на отдельные ионы (группы ионов), растворённые в воде, которые, с одной стороны, определяют её общую минерализацию, с другой — обладают различными биологическими эффектами. Если рассматривать ионы магния в качестве самостоятельного химического фактора пресноводной среды,

то механизмы их прямого или косвенного влияния на морфологическую изменчивость организмов рыб необходимо искать, как нам представляется, на уровне биохимической регуляции протекания различных процессов их раннего онтогенеза. В этом смысле возможные популяционные эффекты, связанные с дифференциальной смертностью развивающихся в воде организмов рыб от избытка или недостатка растворённых форм магния, являются вторичными (дополнительными) по отношению к онтогенетическим.

Выявленные морфологические различия у пресноводных рыб, обитающих в неодинаковых локальных гидрохимических условиях, могли быть обусловлены разной степенью количественного проявления в их онтогенезе самих сейсмодатчиков признаков или эпигенетически скоррелированных с ними других морфофизиологических характеристик. Мы попытались в эксперименте по выращиванию плотвы и окуня оценить прямые онтогенетические эффекты воздействия воды с различным ионным составом на морфогенез сейсмодатчиков системы головы у этих видов рыб. Выращенные нами в воде с повышенным содержанием Mg^{2+} мальки окуня характеризовались меньшими значениями CSO^f и CPM^d , чем мальки, выращенные в воде с такой же общей минерализацией ($400 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$), но с повышенным содержанием Na^+ , а также чем молодь контрольной группы (минерализация воды $200 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$) и взрослые особи окуня из пруда, откуда была взята для инкубации оплодотворённая икра этого вида (рис. 3а–б). Сравнения по U -критерию и критерию χ^2 выявили статистически значимые различия ($p < 0,05$) по признаку CSO^f первой группы мальков с «контролем» и с прудовой выборкой.

Таким же образом мальки из двух групп плотвы, выращенные в условиях повышенного содержания Mg^{2+} в пресной воде с минерализацией 250 и $400 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$, имели статистически значимо ($p < 0,05$) меньшие значения счётного признака CPM^p , чем мальки, выращенные в воде аналогичной минерализации с добавлением Na^+ , а также мальки контрольной группы (минерализация воды $150 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$) и взрослые прудовые особи плотвы (рис. 4а–б). По признаку CSO^f значимых различий выявлено не было, а признаки CSO^p , CST^p и CPM^d у многих мальков плотвы этапа G по завершении пятимесячного эксперимента ещё не сформировались, так как соответствующие участки сейсмодатчиков каналов у них окостенели не полностью.

Проведённые лабораторные эксперименты подтверждают наше предположение, основанное на результатах натурных исследований, о значимой роли ионов магния в формировании внутривидовой изменчивости структур сейсмодатчиков системы головы у пресноводных рыб в локальных гидрохимических условиях. Не исключено, что механизмы влияния магния на definitivo состояние этих структур в природе и в эксперименте имеют различия, так как в первом случае влияние ионного состава воды опосредовано генотипической спецификой каждой из популяций и, в конечном итоге, её эпигенетическим ландшафтом. Однако едва ли в данном случае можно говорить о фенотипировании по типу классических морфов под воздействием необычных или экстремальных условий развития [22], поскольку в эксперименте мы ориентировались именно на естественные пределы содержания Mg^{2+} , наблюдаемые в водах Удмуртии, и работали с концентрациями магния не более $50 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$, которые лишь немногим выше действующих федеральных нормативов ПДК этого элемента в пресных водоёмах рыбохозяйственного значения ($40 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$).

В эксперименте с окунем помимо выявленных различий значений сейсмодатчиков признаков у сформированных мальков из разных групп были отмечены статистически значимые различия по длине тела ($p < 0,05$; U -критерий). Средние значения их линейных размеров по окончании двухмесячного эксперимента составили в контрольной группе ($33,2 \pm 0,7$) мм, в группе «+Mg» — ($37,3 \pm 1,9$) мм, в группе «+Na» — ($29,0 \pm 0,6$) мм. Скорее всего, отмеченные нами отличия в темпах роста у личинок окуня из разных групп были заложены ещё на эмбриональных этапах их развития во фрагментированных икринных «лентах», что проявилось, в частности, в более поздних сроках окончания выклева личинок в контрольной группе и в опытной группе с добавлением

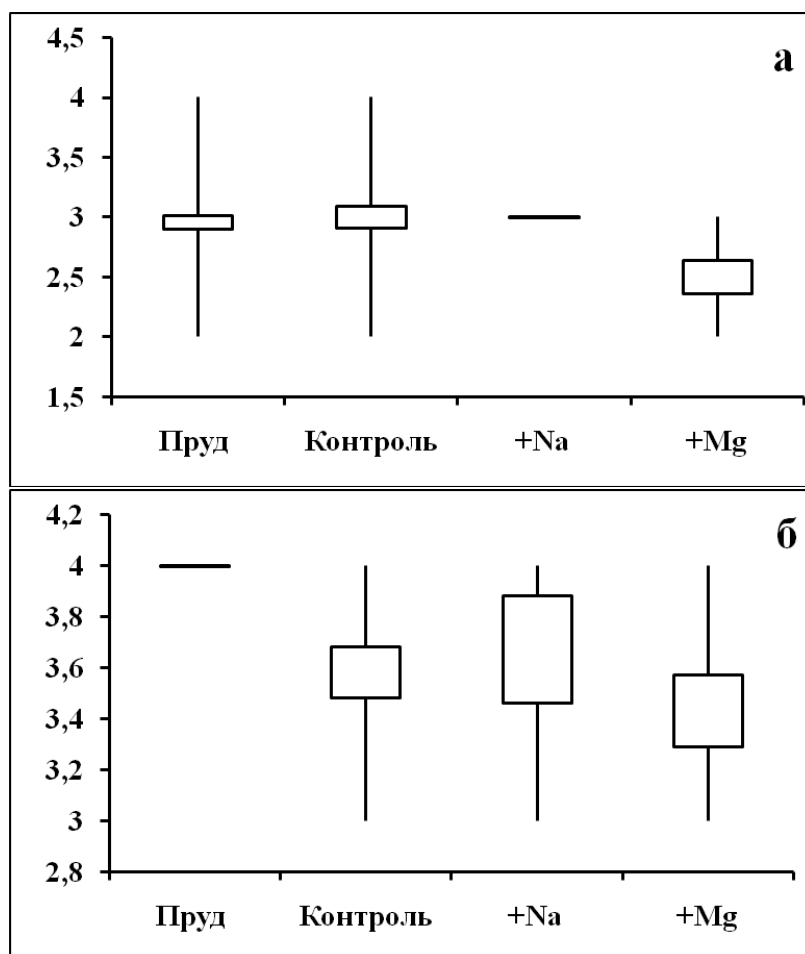


Рис. 3. Ошибки средних значений и диапазоны варьирования счётных признаков CSO^f (а) и CPM^d (б) у мальков окуня из трёх экспериментальных групп при различных гидрохимических условиях выращивания и у взрослых особей этого вида из материнской прудовой популяции ($n = 23$)

Fig. 3. Errors of the average values and variation ranges of the countable features CSO^f (a) and CPM^d (б) of the perch fry from three experimental groups with different hydrochemical conditions of growing and adult individuals of the species from the parent pond population ($n = 23$)

в воду Na^+ по сравнению со сроками группы, содержащейся в условиях повышенной концентрации Mg^{2+} . Задержка окончания выклева в первых двух группах составила примерно одни сутки, хотя его начало во всех трёх группах совпадало по времени. При этом у мальков плотвы, выросших и перешедших на этап *G* в пяти разных экспериментальных группах, статистически значимых различий по длине тела выявлено не было. Отсутствие у молоди плотвы в конце эксперимента межгрупповых различий по линейным размерам было связано, вероятно, с более поздним, чем в эксперименте с окунем, созданием групп, а также с большей длительностью эксперимента, обуславливающей появление возможностей для компенсационного роста особей.

Биохимические функции магния как иона, активирующего многие АТФ-зависимые реакции синтеза и энергетического обмена, в том числе связанные с ростовыми процессами, хорошо известны [15]. Как мы полагаем, в одинаковых условиях температурного и светового режимов именно гидрохимические особенности — повышенное содержание Mg^{2+} в воде — могли привести к ускорению развития эмбрионов окуня и линейного роста его личинок в сравниваемых экспериментальных группах. Не исключено, что магний может участвовать в ускорении не только линейного роста, но и морфогенеза костистых рыб посредством энергетической активации регуляторов клеточного метаболизма. В качестве таковых хорошо изучены тиреоидные гормоны [13]. Экспериментально

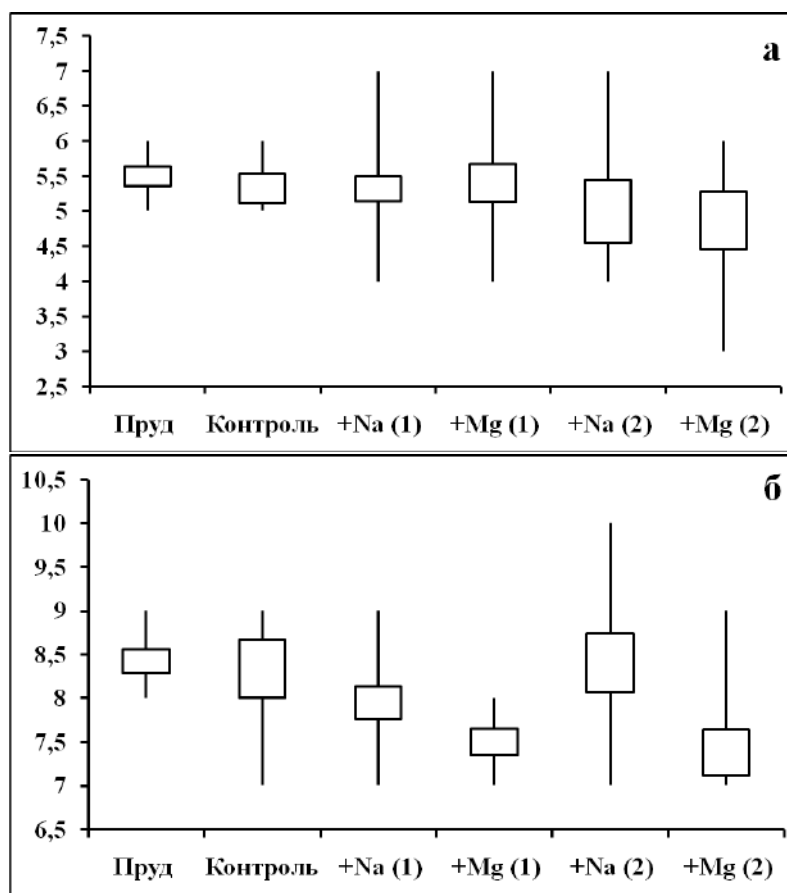


Рис. 4. Ошибки средних значений и диапазоны варьирования счётных признаков CSO^f (а) и CPM^p (б) у мальков плотвы из пяти экспериментальных групп при различных гидрохимических условиях выращивания и у взрослых особей этого вида из материнской прудовой популяции ($n = 17$): 1 – минерализация воды $250 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$, 2 – $400 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$

Fig. 4. Errors of the average values and ranges of variation of the countable features CSO^f (а) and CPM^p (б) of the roach fry from five experimental groups with different hydrochemical conditions of growing and adult individuals of this species from the parent pond population ($n = 17$): 1 – mineralization of water $250 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-3}$, 2 – $400 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-3}$

показано, что акселерация онтогенеза при воздействии экзогенного трийодтиронина на раннюю молодь рыб приводит к олигомеризации таких метамерных структур, как чешуи в боковой линии, глоточные зубы, лучи в парных и непарных плавниках [23]. Если магний действительно способен влиять на синтез или активность тиреоидных гормонов у костистых рыб, то это влияние, подобно таковому других простых ионов, может в наибольшей степени реализовываться на ранних личиночных этапах онтогенеза рыб, обычно протекающего во внешней водной среде, до полного формирования у них систем органов, обеспечивающих эффективную ионную регуляцию на уровне целого организма.

Из табл. 1 видно, что средние величины суммарного признака ΣSS в изученных выборках плотвы имеют статистически значимую связь не только с абсолютным и относительным содержанием Mg^{2+} в водоёмах, но и с отношением концентраций двух главных катионов — кальция и магния, что заставляет обратить внимание также на их возможное взаимодействие в морфогенезе рыб. Известно, что магний, являясь изоморфным заменителем, биохимическим конкурентом и физиологическим антагонистом кальция, может влиять на кальциевый обмен, в частности на скорость поступления его ионов в организмы животных из внешней среды. По данным Г. А. Виноградова [2], подавление сорбции кальция наблюдается у пресноводных рыб при минимальной концентрации магния

около $50 \text{ мкмоль} \cdot \text{дм}^{-3}$ ($1,2 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$), что существенно меньше значений, зарегистрированных нами в исследованных водоёмах, а дальнейшее её увеличение уменьшает поглощение ионов кальция из воды на 70–80 %. В свою очередь, кальций регулирует процессы пролиферации и дифференцировки клеток, выполняет роль универсального «вторичного мессенджера» гормональных и иных внеклеточных сигналов. Также кальций необходим при передаче нервных импульсов и для остеогенеза позвоночных [7]. Учитывая то, что формирование зачатков сейсмочувствительной системы на ранних этапах онтогенеза рыб начинается в базальном слое эпидермиса ещё до окостенения каналов в покровных костях скелета головы, можно предположить, что важную роль в определении числа закладываемых невромастов играют и Ca^{2+} -зависимые морфогенетические механизмы межклеточной адгезии, хорошо изученные как раз на примере эпителия кожи [12]. Роль ионов магния в таком случае является скорее косвенной и сводится к ограничению биологического доступа к ионам кальция у развивающихся в воде организмов рыб. Это ограничение, в свою очередь, может привести к досрочному завершению некоторых процессов их морфогенеза, активируемых с участием кальция, и в итоге — к снижению числа элементов метамерных структур.

Заключение. Таким образом, гидрохимическая специфика пресных водоёмов даже в пределах относительно небольшой территории, сопоставимой с площадью бассейна средней реки, может приводить к существенным внутривидовым различиям у рыб по признакам сейсмочувствительной системы, размах которых сравним с диапазоном их изменчивости во всём Волжско-Камском бассейне. Эти различия сильнее всего связаны с особенностями ионного состава воды: в первую очередь — с содержанием ионов магния, в меньшей степени — с её общей минерализацией. Они проявляются в уменьшении числа отверстий в сейсмочувствительных каналах головы при повышении значений этих гидрохимических показателей. Аналогичная зависимость наблюдается и в экспериментах по искусственному выращиванию молоди рыб в воде с разным ионным составом. Механизмы реализации выявленного тренда связаны, вероятно, с морфогенетическими эффектами ионной регуляции биохимических процессов в раннем онтогенезе костистых рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб // *Очерки по общим вопросам ихтиологии*. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1953. С. 207–217. [Vasnetsov V. V. Etapy razvitiya kostistyx ryb. In: *Ocherki po obshchim voprosam ikhtiologii*. Moscow ; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1953, pp. 207–217. (in Russ.)].
2. Виноградов Г. А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. Москва : Наука, 2000. 216 с. [Vinogradov G. A. *Protsessy ionnoi regulatsii u presnovodnykh ryb i bespozvonochnykh*. Moscow: Nauka, 2000, 216 p. (in Russ.)].
3. Дребуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. Москва : Наука, 2001. 276 с. [Dgebuadze Yu. Yu. *Ekologicheskie zakonomernosti izmenchivosti rosta ryb*. Moscow: Nauka, 2001, 276 p. (in Russ.)].
4. Касьянов А. Н., Изюмов Ю. Г. Изменчивость числа отверстий в сейсмочувствительных каналах черепа у плотвы *Rutilus rutilus* // *Вопросы ихтиологии*. 1990. Т. 30, № 1. С. 13–20. [Kas'yanov A. N., Izyumov Yu. G. Variability of the holes number in seismosensory channels of the skull at roach *Rutilus rutilus*. *Voprosy ikhtiologii*, 1990, vol. 30, no. 1, pp. 13–20. (in Russ.)].
5. 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.)].
6. Котегов Б. Г. Изменчивость счетных признаков золотого карася – *Carassius carassius* (L.) (Cyprinidae, Actinopterygii) из малых прудов с разным уровнем антропогенного загрязнения // *Поволжский экологический журнал*. 2017. № 1. С. 46–53. [Kotegov B. G. Counting features variability of the crucian carp *Carassius carassius* (L.) (Cyprinidae, Actinopterygii) from small ponds with various levels of anthropogenic pollution. *Povolzhskiy ekologicheskij zhurnal*, 2017, no. 1, pp. 46–53. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2017-1-46-53>.

7. Левицкий Д. О. *Биохимия мембран*. Кн. 7. *Кальций и биологические мембраны*. Москва : Высшая школа, 1990. 124 с. [Levitsky D. O. *Biokhimiya membran*. Кн. 7. *Kal'tsij i biologicheskie membrany*. Moscow: Vysshaya shkola, 1990, 124 p. (in Russ.)].
8. Мироновский А. Н. Особенности изменчивости популяционной структуры некоторых карповых рыб Волго-Каспийского и сопредельных районов. 2. Анализ изменчивости признаков // *Вопросы ихтиологии*. 1991. Т. 31, № 5. С. 734–742. [Mironovsky A. N. Features of variability of population structure of some carp fishes of the Volga-Caspian and adjacent areas. 2. Analysis of signs variability. *Voprosy ikhtiologii*, 1991, vol. 31, no. 5, pp. 734–742. (in Russ.)].
9. Никаноров А. М. *Гидрохимия*. Ленинград : Гидрометеиздат, 1989. 351 с. [Nikanorov A. M. *Gidrokimiya*. Leningrad: Gidrometeizdat, 1989, 351 p. (in Russ.)].
10. Никольский Г. В. *Структура вида и закономерности изменчивости рыб*. Москва : Пищевая промышленность, 1980. 187 с. [Nikolsky G. V. *Struktura vida i zakonomernosti izmenchivosti ryb*. Moscow: Pishchevaya promyshlennost', 1980, 187 p. (in Russ.)].
11. Поляков Г. Д. *Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб*. Москва : Наука, 1975. 157 с. [Polyakov G. D. *Ekologicheskie zakonomernosti populyatsionnoi izmenchivosti ryb*. Moscow: Nauka, 1975, 157 p. (in Russ.)].
12. Alberts B., Johnson A., Lewis J., Morgan D., Raff M., Roberts K., Walter P. *Molecular biology of the cell*. 6th ed. New York: Garland Science, 2015, 1465 p.
13. Brown D. D. The role of thyroid hormone in zebrafish and axolotl development. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 1997, vol. 94, pp. 13011–13016. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.24.13011>.
14. Disler N. N. *Lateral line sense organs and their importance in fish behavior*. Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations, 1971, 328 p.
15. *Inorganic biochemistry* / G. L. Eichhorn (Ed.). Amsterdam ; London ; New York: Elsevier, 1973, 1263 p.
16. Kotegov B. G. Trends of interpopulation variation in meristic characters of seismosensory canals on the head of roach, *Rutilus rutilus* (L.), in anthropogenically polluted environments. *Russian Journal of Ecology*, 2012, vol. 43, no. 2, pp. 169–173. <https://doi.org/10.1134/S1067413612020087>.
17. Kotegov B. G. Variability of quantitative features of the head seismosensory system in European perch *Perca fluviatilis* L. under conditions of anthropogenic mineralization of ponds and medium-size reservoirs. *Russian Journal of Ecology*, 2017, vol. 48, no. 1, pp. 35–44. <https://doi.org/10.1134/S106741361701009X>.
18. Kottelat M., Freyhof J. *Handbook of European freshwater fishes*. Cornol ; Berlin: Kottelat and Freyhof, 2007, 646 p.
19. Kozhara A. V. Patterns of intraspecific variability in carp fishes of the dace subfamily: ecological factors and pathways of phenotypic transformation. *Zhurnal obshchei biologii*, 2002, vol. 63, no. 5, pp. 393–406.
20. Levin B. A., Simonov E. P., Ermakov O. A., Levina M. A., Interesova E. A., Kovalchuk O. M., Malinina Y. A., Mamilov N. S., Mustafayev N. J., Pilin D. V., Pozdeev I. V., Prostakov N. I., Roubenyan H. R., Titov S. V., Vekhov D. A. Phylogeny and phylogeography of the roaches, genus *Rutilus* (Cyprinidae), at the Eastern part of its range as inferred from mtDNA analysis. *Hydrobiologia*, 2017, vol. 788, iss. 1, pp. 33–46. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2984-3>.
21. McDowall R. M. Jordan's and other ecogeographical rules, and the vertebral number in fishes. *Journal of Biogeography*, 2008, vol. 35, no. 3, pp. 501–508. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01823.x>.
22. Schmalhausen I. I. *Factors of evolution: the theory of stabilizing selection*. Philadelphia: Blakiston Publ., 1949, 327 p.
23. Smirnov S. V., Levin B. A. Reduced number of serial elements in the african barb *Barbus intermedius* with accelerated ontogeny: A new type of paedomorphosis. *Doklady Biological Sciences*, 2007, vol. 413, iss. 1, pp. 140–142. <https://doi.org/10.1134/s0012496607020147>.

**VARIABILITY OF THE COUNTABLE FEATURES
OF HEAD SEISMOSENSORY SYSTEM
IN DIFFERENT SPECIES OF FRESHWATER FISHES
AND THEIR DEPENDENCE ON HYDROCHEMICAL FACTORS^{*)}**

B. G. Kotegov

Udmurt State University, Izhevsk, Russian Federation

E-mail: rutilus@yandex.ru

Countable morphological features in individuals of three mass species of fishes – roach, perch and crucian carp, living in small ponds of the Central-Eastern part of Udmurtia – were studied. The number of holes of seimosensory channels in some paired cover bones of the head skeleton of the caught fishes was counted and the sum of the values of these countable features (ΣSS) was calculated with averaging for the left and right sides. The total mineralization of water was also measured in the investigated reservoirs and the content of calcium and magnesium ions was estimated in the water. For all three fish species, one trend of interpopulation variability was revealed: with an increase of the concentration of Mg^{2+} in fresh water, the average value of ΣSS decreased in fish individuals from the studied populations. Statistically significant differences in mean values and frequency distributions of discrete variants of this seimosensory feature were observed for populations of roach, perch and crucian carp, living in water bodies with the greatest differences in the content of magnesium. In addition to full-scale research, laboratory experiments on aquarium cultivation of juvenile perch and roach in various hydrochemical conditions were carried out. Formed in fresh water with a high content of Mg^{2+} , perch and roach juveniles had a smaller number of holes of seimosensory channels in some head bones in comparison with juveniles from the control groups and adult individuals of these fish species in reservoirs, where fertilized fish eggs for incubation were taken. Increased concentrations of Na^+ did not have a similar effect on the formation of the studied signs. To explain the observed ontogenetic effects, we consider the possibility of direct influence of magnesium ions on the rate of larvae development of the freshwater fishes, as well as indirect influence on their morphogenesis of the competitive biochemical relations of this element with calcium.

Keywords: fish, seimosensory system, countable features, magnesium ions

^{*)}Scientific communication on the materials of the reports of All-Russian conference with international participate, devoted to the 110th anniversary of Dr. Viktor Sergeevich Ivlev (1907–1964) and to the 100th anniversary of Dr. Irina Viktorovna Ivleva (1918–1992) “Prospects and directions of aquatic ecology development” (11–15 October, 2017, Sevastopol).



УДК 574.52:547.91

ОЦЕНКА НАКОПЛЕНИЯ УГЛЕВОДОРОДОВ ГИДРОБИОНТАМИ УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ РЕКИ СЕВЕРНОЙ ДВИНЫ^{*)}

© 2018 г. Н. В. Неверова, А. В. Чупаков

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики
имени академика Н. П. Лаверова РАН, Архангельск, Россия
E-mail: nevnata@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.12.2017; после доработки 06.07.2018;
принята к публикации 09.08.2018; опубликована онлайн 28.09.2018.

Приведены результаты исследования содержания массовой доли нефтеуглеводородов (НУ) в придонном слое воды, донных отложениях и тканях крупных двустворчатых моллюсков, собранных в устьевой области р. Северной Двины в течение 2009–2016 гг. в сезоны наибольшей фильтрационной активности моллюсков. Оценены уровни накопления НУ в воде, донных отложениях и тканях двустворчатых моллюсков устьевой области р. Северной Двины. Изучены зависимости между степенью накопления НУ в тканях двустворчатых моллюсков и уровнем загрязнения среды их обитания. Количественное определение содержания НУ в тканях двустворчатых моллюсков, воде придонного слоя и донных отложениях проводили флуориметрическим методом. Установлено, что массовая доля НУ в тканях двустворчатых моллюсков не превышает таковой для относительно чистых вод на всём исследованном участке реки. По показателю массовой доли НУ в донных отложениях устьевую часть р. Северной Двины можно отнести в основном к незагрязнённой и слабозагрязнённой (за исключением локальных участков в акватории реки в городской черте). В придонном слое воды в районе исследования показатель массовой доли НУ превышает государственные нормативы в отдельных точках отбора. Показано, что в условиях сложных градиентов среды необходим комплексный анализ биотических и абиотических факторов.

Ключевые слова: устье, Северная Двина, массовая доля нефтеуглеводородов, придонный слой воды, донные отложения, двустворчатые моллюски

В своей монографии А. М. Никаноров [11] отмечал, что в решении практически любых проблем оценки экологического состояния водных объектов велика роль анализа содержания нефтяных компонентов. Это связано с их повсеместным распространением, высокой токсичностью, техногенным и биогенным автохтонным и аллохтонным происхождением, активным участием в протекающих в водных объектах физических, химических и биохимических процессах, взаимодействием с биотой (биоаккумуляция, микробиальная деградация, метаболизм) и т. д.

Потери в результате аварий при добыче, транспортировке и переработке углеводородного сырья приводят к загрязнению окружающей среды нефтью и нефтепродуктами, поэтому оценка уровней нефтяного загрязнения водных систем, а также биологических эффектов и последствий, которые они вызывают, — одна из наиболее актуальных тем при решении проблем загрязнения окружающей

^{*)}Статья по материалам докладов Всероссийской конференции с международным участием «Научные чтения, посвящённые 110-летию со дня рождения д. б. н., профессора Виктора Сергеевича Ивлева (1907–1964) и 100-летию со дня рождения д. б. н. Ирины Викторовны Ивлевой (1918–1992) «Перспективы и направления развития экологии водоёмов» (11–15 октября 2017 г., Севастополь).

среды. Вопросы взаимодействия гидробионтов с нефтью и другими поллютантами привлекают внимание многих исследователей. К настоящему времени выпущено несколько крупных монографий, посвящённых вопросам воздействия нефтепродуктов на морские организмы [7, 10, 13, 14].

Нефтяные компоненты при попадании в поверхностные воды находятся в различных формах. В начальный период от 60 до 70 % поступившей нефти содержится в водной массе в растворённом, эмульгированном или адсорбированном состоянии. Эмульгированных компонентов обычно в два раза больше, чем растворённых. Последние состоят на 80–90 % из ароматических углеводородов (бензол, толуол, этилбензол, ксилол и др.), обладающих высокой токсичностью в связи с повышенной способностью к растворению в воде. Попадая в поверхностные воды нефть вступает в общую цепь сложных и малоисследованных по длительности процессов, таких как испарение, растворение, эмульгирование, окисление, образование агрегатов, седиментация и биodeградация [7, 12]. Эти процессы зависят как от состава или количества нефти в водной среде, так и от условий в водоёмах (температура, солнечное освещение, наличие в воде коллоидов, взвешенных частиц и планктона и т. д.). По мнению многих авторов [6, 10, 13], во всех формах миграции происходит накопление устойчивых к биологическому разложению компонентов (парафины, смолы, асфальтены и пр.), причём максимум нефтепродуктов концентрируется в донных отложениях.

В целом данные о взаимодействии нефти и живых организмов достаточно разноречивы в связи с разнообразием ситуаций загрязнения, сложностью состава нефти и динамичностью её трансформации в море, ошибками и несогласованностью аналитических методов, а также в силу того, что нефть, попадая в организм, сразу же включается в сложнейшую цепь биохимических превращений, при которых радикально изменяется исходная структура соединений нефти: они превращаются в метаболиты, мало похожие на «родительские вещества». Тем не менее, хотя разнообразие публикаций на тему накопления нефтепродуктов в теле гидробионтов и велико, можно сделать некоторые обобщения [13].

Существует положительная корреляция между содержанием нефтяных углеводородов (далее — НУ) в пелагических и донных организмах и их содержанием в воде и донных осадках соответственно. Накопление нефти и её фракций в водных организмах происходит одновременно за счёт биосорбции на контактирующих с водой органах и тканях (жабры, кожа и др.) и путём фильтрационного извлечения взвешенных эмульгированных форм нефти и их поглощения в процессе питания. Уровень содержания полициклических ароматических углеводородов (далее — ПАУ) и других компонентов нефти определяется в конечном счёте соотношением между скоростью их поступления в организм, интенсивностью ферментативного разложения в органах и тканях и скоростью выведения. Бентосные беспозвоночные (особенно двусторчатые моллюски), в силу наличия менее развитых и активных, чем у рыб, ферментных и метаболических систем, а также за счёт высокой фильтрационной активности и обитания в донных осадках обладают, как правило, повышенной способностью к накоплению веществ нефтяного происхождения. Именно поэтому прикреплённые и малоподвижные бентосные организмы могут быть использованы в качестве стандартных объектов мониторинга нефтяного загрязнения морской среды. Установленное для некоторых токсикантов (в основном для тяжёлых металлов и хлорорганических веществ) явление нарастания их концентраций в морских организмах по мере повышения токсического уровня не распространяется, скорее всего, на поведение и распределение в морских сообществах большинства НУ и других веществ нефтяного происхождения. В то же время нельзя исключать возможность подобных эффектов для ПАУ типа бенз(а)пирена, устойчивость и липофильность которых могут привести к усилению их аккумуляции в организмах верхних уровней трофической цепи.

Обобщая вышеизложенное, следует отметить, что токсичность соединений НУ достаточно широко исследована для морских организмов. В то же время токсическое воздействие этих соединений на пресноводных гидробионтов изучено в значительно меньшей степени, хотя, как отмечает А. М. Никаноров [11], проблема загрязнения нефтепродуктами внутренних водоёмов и водотоков

не менее актуальна в силу того, что их поверхностные воды являются основными источниками пресной воды. Внутренние водоёмы имеют сравнительно небольшие размеры и экологическую ёмкость, а источники загрязнения водных объектов суши очень разнообразны. Именно поэтому для возникновения во внутренних водоёмах опасных явлений, вызванных высоким уровнем загрязнения, достаточно поступления меньшего количества нефтепродуктов, чем в морскую среду.

Как отмечает в своей монографии С. А. Патин [13], организмы зообентоса, контактирующие с двумя средами (водой и донными отложениями), где накапливается значительная часть поступающих в водоём нефтепродуктов, могут рассматриваться как показательные объекты при эколого-токсикологических исследованиях. Зообентос отличается стабильной локализацией на определённых местах обитания в течение длительного времени, ввиду чего является удобным объектом для наблюдений за антропогенной сукцессией и за процессами самоочищения водных экосистем.

В состав зообентоса входят группы наиболее долго (до шести лет) живущих гидробионтов — моллюски и олигохеты, причём на них приходится большая доля биомассы зообентоса во многих водоёмах и водотоках. Такие долгоживущие компоненты биоты являются хорошими индикаторами хронического загрязнения и устойчивости водных экосистем [11]. Анализ имеющихся в литературе данных по содержанию углеводородов в органах и тканях морских организмов показал [13], что их концентрации в гидробионтах как минимум на 2–3 порядка выше, чем в водной среде, а для донных осадков эти соотношения ниже и могут быть близки к 1.

Иными словами, можно предположить, что организмы зообентоса и, в частности, двустворчатые моллюски, способны характеризовать экологическое состояние водоёмов и вполне могут применяться как перспективные объекты для биологического мониторинга [1, 7, 9, 13].

Цель данной работы — проверка возможности использования двустворчатых моллюсков в качестве биоиндикаторов загрязнения нефтяными углеводородами в районе устьевой области реки, отличающейся сложными средовыми градиентами, когда химический состав водной толщи, скорость седиментации взвеси и другие параметры могут изменяться за считанные часы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В рамках данной работы для оценки уровня накопления массовой доли НУ в тканях донных животных устьевой зоны р. Северной Двины отбирали двустворчатых моллюсков *Anodonta anatine* (Linnaeus, 1758) и *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758). Одновременно в тех же точках отбирали пробы донных отложений и воды из придонного слоя. В период с 2009 по 2016 г. был исследован устьевой участок от устья р. Пинеги (станция 1 — на 95 км выше центральной части г. Архангельска) до приустьевого взморья (станции 30, 27, 26, расположенные около внешнего края дельты) (рис. 1). В разные годы пробы отбирали на различных участках устьевой области.

Моллюсков отбирали стандартными гидробиологическими методами [17] в сезоны их наибольшей фильтрационной активности: на глубинах до 1,5 м — с помощью гидрологического скребка, на более глубоких участках (от 2 до 10 м) — с использованием водолазного оборудования. Отобранных животных сортировали по размеру, очищали от обрастаний и помещали в пакеты с водой на сутки (для очистки кишечника), после чего препарировали, извлекая мягкие ткани целиком, и замораживали до момента проведения анализа. Количественное определение содержания углеводородов нефти в двустворчатых моллюсках проводили флуориметрическим методом. Подготовку проб тканей к анализу осуществляли с использованием методики, разработанной в ФГБНУ «АзНИИРХ» [8]. Пробы воды придонного слоя отбирали по ГОСТ Р 51592-2000 [4].

В воде и донных отложениях Северной Двины и устьевого взморья содержание нефтепродуктов определяли по стандартным методикам ПНДФ 16.1:2.21-98 [16] и ПНДФ 14.1:2.4.128-98 [15] соответственно.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Устьевая область р. Северной Двины является типичным приливным устьем. Это сложный для изучения объект, поскольку устьевое взморье, дельта реки и придельтовый участок различаются по своим гидрологическим и гидрохимическим характеристикам. На неконструктивность объединения данных по всему водотоку в поисках связей между гидрохимическими и гидробиологическими характеристиками на различных участках Северной Двины указывали многие авторы [2, 5, 9].

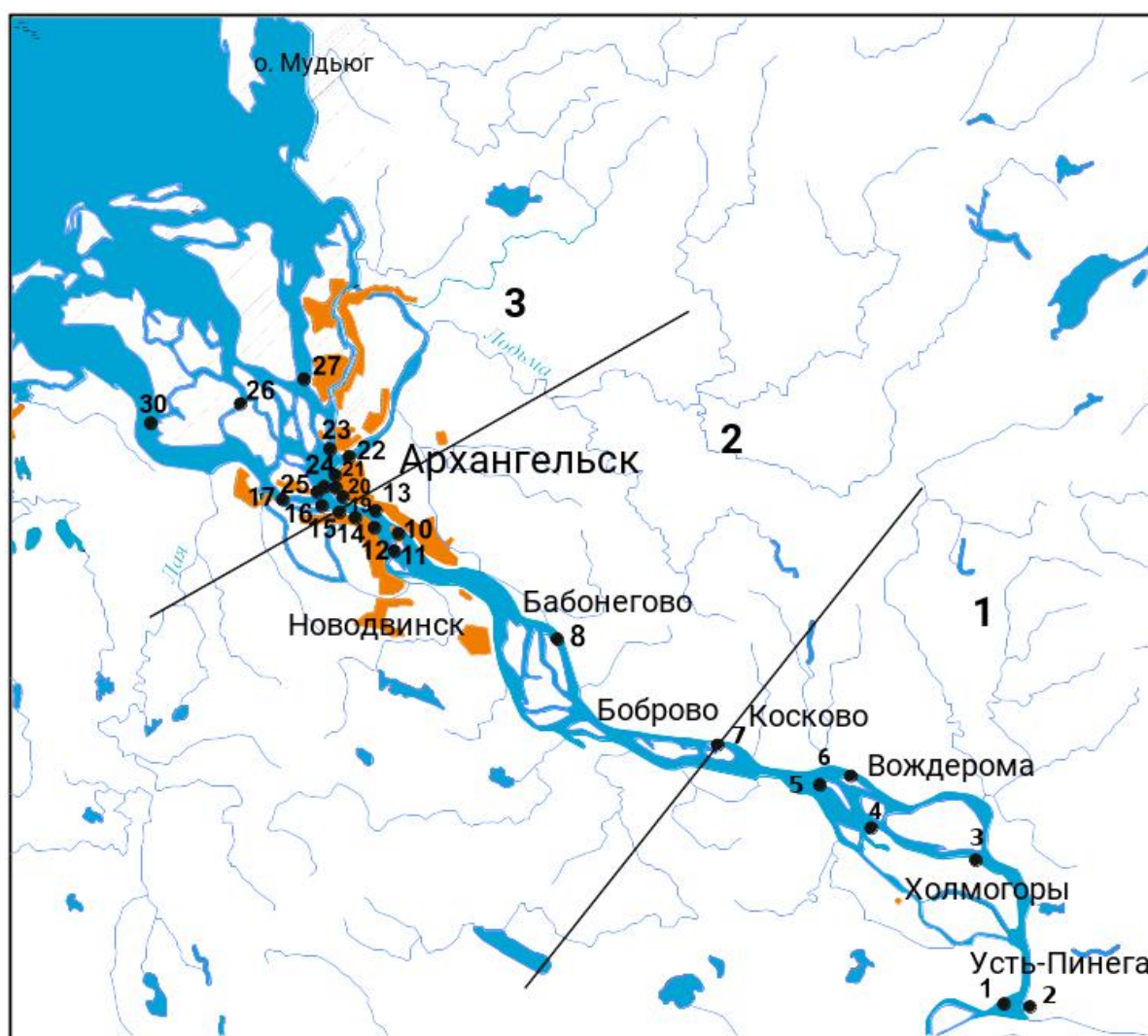


Рис. 1. Карта-схема точек отбора проб воды придонного слоя, донных отложений и бентосных организмов в устьевой области р. Северной Двины (Россия, бассейн Белого моря) в 2009–2016 гг.

Fig. 1. Map of sampling points of the bottom layer of water, sediments and benthic organisms in the estuary of the Northern Dvina River (Russia, White Sea basin) during 2009–2016

По этой причине для подготовки полученных эмпирических данных к обработке и анализу мы, руководствуясь справочными данными о гидрологическом режиме реки [3], условно разделили изучаемый участок на три части (рис. 1). Участок 1 — группа станций от п. Усть-Пинега до д. Косково — пресные речные воды с относительно низким техногенным прессом. Здесь приливо-отливные явления при летнем межennom расходе воды влияют только на уровень воды и не влияют на динамику происходящих процессов. Участок 2 — от д. Косково до вершины дельты (до станций, которые расположены на участке реки, прилегающем к центру города) — также пресные речные воды, но здесь в результате приливо-отливных явлений возникает обратное течение, то есть в какие-то

моменты вода останавливается и взвесь с сорбированными на ней загрязняющими веществами оседает на дно. Участок 3 — станции дельты р. Северной Двины, где в придонном слое существенна роль солёных вод: они поступают с приливом и влияют на протекание химических процессов на границе вода — дно.

При оценке уровней накоплений НУ в абиотических и биотических компонентах экосистемы устьевой области реки на трёх выделенных участках получены следующие результаты.

Суммарное содержание нефтепродуктов в придонном слое воды в период исследования составляло от 0,001 до 0,190 мг·дм⁻³ по водотоку от п. Усть-Пинега до о. Кумбыш и превышало ПДК (0,050 мг·кг⁻¹) в отдельных точках отбора, независимо от участка реки (табл. 1).

Таблица 1. Содержание массовой доли нефтепродуктов на различных участках р. Северной Двины

Table 1. Content of the mass fraction of petroleum hydrocarbons in different areas of the Northern Dvina River

	Участок 1	Участок 2	Участок 3
Придонный слой воды, мг·дм ⁻³	<u>0,027÷0,140</u> 0,030	<u>0,001÷0,091</u> 0,020	<u>0,013÷0,190</u> 0,040
Донные отложения, мг·кг ⁻¹	<u>4,000÷15,82</u> 8,90	<u>4,116÷147,940</u> 9,036	<u>6,500÷14,120</u> 8,830
Ткани двустворчатых моллюсков, мг·кг ⁻¹ вл. м.	<u>1,510÷7,100</u> 2,760	<u>1,450÷15,84</u> 4,440	<u>3,45÷25,52</u> 11,51

Примечание. Над чертой — минимум ÷ максимум, под чертой — медиана.

Note. Min ÷ max is above the line, median is below the line.

В верхнем слое донных осадков на том же участке содержание общих нефтепродуктов по всему руслу изменялось от 1,14 до 147,94 мг·кг⁻¹ (табл. 1) и имело мозаичный характер. Медианное значение на всех трёх участках реки было на одном уровне и составляло около 9,0 мг·кг⁻¹ (табл. 1), максимальные же значения — 147,93; 73,63; 37,38 мг·кг⁻¹ — фиксировались на ряде станций, в донных отложениях, в акватории р. Северной Двины в черте г. Архангельска (на участке 2). Сравнивая данные с условно фоновыми значениями для донных отложений пресноводных объектов (от 10 до 100 мг·кг⁻¹) [1], донные отложения р. Северной Двины можно в основном отнести к незагрязнённым, за исключением ряда точек в акватории в черте Архангельска.

В тканях моллюсков, которые анализировали в виде интегральной пробы, содержание углеводородов менялось в пределах от 1,45 до 25,52 мг·кг⁻¹ вл. м. (табл. 1). Медианное значение содержания НУ в мягких тканях моллюсков возрастало при приближении к морскому краю дельты от 2,76 мг·кг⁻¹ вл. м. в придельтовом участке (рис. 1) до 11,51 мг·кг⁻¹ вл. м. на участке реки ниже городской черты.

Изучение зависимости между степенью накопление нефтепродуктов в тканях двустворчатых моллюсков и уровнем загрязнения среды. Для оценки зависимости между содержанием НУ в тканях моллюсков и в их среде обитания проведён корреляционный анализ по эмпирическим данным, полученным внутри выделенных участков (табл. 2). В связи с тем, что распределение в выборках не соответствовало нормальному, использовали непараметрический коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

Из табл. 2 видно, что взаимосвязи прослеживаются только между содержанием НУ в тканях моллюсков и в верхнем слое донных отложений ($R_s = -0,83$), причём обратная значимая связь наблюдается на участке реки, прилегающем к городу, скорее всего, из-за способности моллюсков в процессе фильтрации не пропускать через пищеварительную систему крупные минеральные и другие

Таблица 2. Результаты корреляционного анализа между содержанием массовой доли НУ в тканях двустворчатых моллюсков, придонном слое воды и верхнем слое донных отложений, $p = 0,05$

Table 2. Results of correlation analysis of mass fraction of petroleum hydrocarbons content in the tissues of bivalves, the bottom layer of water and upper layer of bottom sediments, $p = 0.05$

Вода/дно	Вода/ткани	Дно/ткани
Участок 1, $n = 7$		
0,56	0,17	0,60
Участок 2, $n = 12$		
0,15	0,11	-0,83*
Участок 3, $n = 8$		
0,25	-0,4	0,20

Примечание. * — статистически значимый коэффициент корреляции при $p = 0,05$.

Note. * – statistically significant correlation coefficient, $p = 0.05$.

частицы (в нашем случае — взвешенные в толще воды донные отложения с сорбированными на них НУ), а обволакивать их и сбрасывать в виде псевдофекалий. На участке Северной Двины от п. Усть-Пинега до д. Косково (рис. 1) эта связь прямая, что можно объяснить присутствием в местах отбора более мелкодисперсных донных компонентов, проходящих переработку в организме моллюсков.

В целом взаимосвязь между содержанием НУ в тканях моллюсков и в придонном слое воды проследить довольно сложно в связи с большой динамичностью водной среды и с физиологическими особенностями двустворчатых моллюсков.

Таким образом, было установлено, что:

- содержание общих нефтепродуктов в придонном слое воды в период исследования по всему изучаемому участку (от п. Усть-Пинега до о. Кумбыш) превышало ПДК ($0,05 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$) на локальных участках;
- донные отложения р. Северной Двины можно в основном отнести к незагрязнённым (за исключением отдельных участков, расположенных в пределах городской черты Архангельска);
- уровни накопления НУ в тканях двустворчатых моллюсков не превышали уровня для относительно чистых вод (от 40 до $60 \text{ мг} \cdot \text{кг}^{-1}$ вл. м.) [11].

В данной работе нами не выявлено каких-либо закономерностей в накоплении НУ тканями двустворчатых моллюсков по изучаемому водотоку в связи с невозможностью учесть все многочисленные факторы, влияющие в естественной среде обитания на накопление и выведение нефтяных углеводородов моллюсками. Именно поэтому для оценки загрязнения среды обитания гидробионтов НУ необходим комплексный подход, включающий анализ содержания этого поллютанта в абиотических частях экосистемы и данных по его накоплению в биологических объектах, а также наблюдение за биологическими маркерами.

Работа выполнена при поддержке проекта ФАНО № 0409-2015-0140, программы УрО РАН 18-9-5-29, грантов РФФИ № 18-05-01041, 17-45-290114, 17-05-00342, 17-05-00348.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Безматерных Д. М. Зообентос как индикатор экологического состояния водных экосистем Западной Сибири : аналит. обзор. Новосибирск, 2007. 87 с. [Bezmaternykh D. M. Zoobentos as an indicator of water ecosystems state in Western Siberia: analit. obzor. Novosibirsk, 2007, 87 p. (in Russ.)].
2. Воробьева Т. Я. Пространственно-временная структура гетеротрофного бактериопланктона экосистемы устьевой области

- реки Северная Двина : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16. Архангельск, 2005. 165 с. [Vorob'eva T. Ya. *Prostranstvenno-vremennaya struktura geterotrofnogo bakterioplanktona ekosistemy ust'voi oblasti reki Severnaya Dvina*. [dissertation]. Arkhangel'sk, 2005, 165 p. (in Russ.)].
3. Гидрология устьевой области Северной Двины / под ред. М. И. Зотина, В. Н. Михайлова. Москва : Гидрометеиздат. Моск. отд-ние, 1965. 241 с. [*Gidrologiya ust'voi oblasti Severnoi Dviny* / M. I. Zotin, V. N. Mihailov (Eds). Moscow: Gidrometeoizdat. Mosk. otd-nie, 1965, 241 p. (in Russ.)].
 4. ГОСТ Р 51592-2000. Вода. Общие требования к отбору проб. Москва : ИПК Изд-во стандартов, 2000. 30 с. [GOST R 51592-2000. *Voda. Obshchie trebovaniya k otboru prob*. Moscow: IPK Izd-vo standartov, 2000, 30 p. (in Russ.)].
 5. Забелина С. А. Состояние сообществ дрожжеподобных грибов устьевой области реки Северная Двина в условиях многолетнего микробиологического загрязнения : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16. Архангельск, 2005. 137 с. [Zabelina S. A. *Sostoyanie soobshchestv drozhzhopodobnykh gribov ust'voi oblasti reki Severnaya Dvina v usloviyakh mnogoletnego mikrobiologicheskogo zagryazneniya*. [dissertation]. Arkhangel'sk, 2005, 137 p. (in Russ.)].
 6. Кормак Д. Борьба с загрязнением моря нефтью и химическими веществами. Москва : Транспорт, 1989. 365 с. [Kormak D. *Bor'ba s zagryazneniem morya neft'yu i khimicheskimi veshchestvami*. Moscow: Transport, 1989, 365 p. (in Russ.)].
 7. Миронов О. Г. Взаимодействие морских организмов с нефтяными углеводородами. Ленинград : Гидрометеиздат, 1985. 100 с. [Mironov O. G. *Vzaimodeistvie morskikh organizmov s neftyanymi uglevodorodami*. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1985, 100 p. (in Russ.)].
 8. НДИ 05.17-2009 «МВИ массовой доли нефтяных углеводородов в пробах гидробионтов пресных и морских водных объектов», аттестованная ГУ «Гидрохимический институт», г. Ростов-на-Дону. 24 с. [NDI 05.17-2009 “MVI massovoi doli neftyanых uglevodorodov v probah gidrobiontov presnykh i morskikh vodnykh ob'ektov”, attestovannaya GU “Gidrokhimicheskij institut”, g. Rostov-na-Donu, 24 p. (in Russ.)].
 9. Неверова Н. В., Чупаков А. В., Ершова А. А., Лебедев А. А., Морева О. Ю. Биогеохимические исследования в экологическом мониторинге для оценки состояния экосистемы в условиях сложных средовых градиентов (на примере макробентоса устьевой области р. Северной Двины) // Вода: химия и экология, 2016, № 7, С. 40–47. [Neverova N. V., Chupakov A. V., Ershova A. A., Lebedev A. A., Moreva O. Yu. Biogeochemical studies in environmental monitoring to assess the state of ecosystems under complex environmental gradients (on the example of macrobenthos of mouth area of the Northern Dvina River). *Voda: khimiya i ekologiya*, 2016, no. 7, pp. 40–47. (in Russ.)].
 10. Нельсон-Смит А. Нефть и экология моря. Москва : «Прогресс», 1977. 301 с. [Nelson-Smit A. *Neft' i ekologiya morya*. Moscow: “Progress”, 1977, 301 p. (in Russ.)].
 11. Никаноров А. М., Страдомская А. Г. Проблемы нефтяного загрязнения пресноводных экосистем. Ростов-на-Дону : НОК, 2008. 222 с. [Nikanorov A. M., Stradomskaya A. G. *Problemy neftyanogo zagryazneniya presnovodnykh ekosistem*. Rostov-on-Don: NOK, 2008. 222 p. (in Russ.)].
 12. Нефтяные углеводороды в морских донных отложениях : химические и биологические аспекты : обзорная информация / под ред. И. А. Шлыгина. Обнинск, 1986. 46 с. [Neftyanые uglevodorody v morskikh donnykh otlozheniyakh: khimicheskie i biologicheskie aspekty: obzornaya informatsiya / I. A. Shlygin (Ed.). Obninsk, 1986, 46 p. (in Russ.)].
 13. Патин С. А. Экологические проблемы освоения нефтегазовых ресурсов морского шельфа. Москва : ВНИРО, 1997. 349 с. [Patin S. A. *Ekologicheskie problemy osvoeniya neftegazovykh resursov morskogo shel'fa*. Moscow: VNIRO, 1997, 349 p. (in Russ.)].
 14. Влияние нефти и нефтепродуктов на морские организмы и их сообщества // Проблемы химического загрязнения вод Мирового океана / под ред. О. Г. Миронова. Ленинград : Гидрометеиздат, 1985. Т. 4. 136 с. [Vliyanie nefti i nefteproduktov na morskije organizmy i ikh soobshchestva // *Problemy khimicheskogo zagryazneniya vod Mirovogo okeana* / O. G. Mironov (Ed.). Leningrad: Gidrometeoizdat, 1985, vol. 4, 136 p. (in Russ.)].
 15. ПНД Ф 16.1:2.21-98 «Количественный химический анализ почв и отходов. Методика измерений массовой доли нефтепродуктов в пробах почв и грунтов флуориметрическим методом на анализаторе жидкости “Флюорат-02” (М 03-03-2012)». Москва : ООО «Люмекс», 1998.

- 24 с. [PND F 16.1:2.21-98 "Kolichestvennyi khimicheskii analiz pochv i otkhodov. Metodika izmerenii massovoi doli nefteproduktov v probakh pochv i grunтов fluorimetricheskim metodom na analizatore zhidkosti 'Flyuorat-02' (M 03-03-2012)". Moscow: ООО "Lyumeks", 1998, 24 p. (in Russ.)].
16. ПНДФ 14.1:2.4.128-98 «Методика выполнения измерений массовой концентрации нефтепродуктов в пробах природной, питьевой и сточной воды флуориметрическим методом на анализаторе жидкости "Флюорат-02"». Москва, 1998. 19 с. [PND F 14.1:2.4.128-98 "Metodika vy-polneniya izmerenii massovoi kontcentracii nefteproduktov v probakh prirodnoi, pit'evoi i stochnoi vody fluorimetricheskim metodom na analizatore zhidkosti 'Flyuorat-02'", Moscow, 1998, 19 p. (in Russ.)].
17. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / под ред. В. А. Абакумова. Ленинград : Гидрометеиздат, 1983. 240 с. [Rukovodstvo po metodam gidrobiologicheskogo analiza poverkhnostnykh vod i donnykh otlozhenii / V. A. Abakumov (Ed.). Leningrad: Gidrometeoizdat, 1983, 239 p. (in Russ.)].

ESTIMATION OF HYDROCARBON ACCUMULATION BY HYDROBIONTS IN THE ESTUARY OF THE NORTHERN DVINA RIVER^{*)}

N. V. Neverova & A. V. Chupakov

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, Arkhangelsk, Russian Federation

E-mail: nevnata@yandex.ru

The article contains the results of the research of the content of a mass fraction of petroleum hydrocarbons in the bottom layer of water as well as in sediment and tissues of bivalves sampled in the estuarial of the Northern Dvina River during 2009–2016 in the seasons of the highest filtration activity of mollusks. Accumulation levels of petroleum hydrocarbons in water, sediments and tissues of bivalves in the Northern Dvina estuary were estimated. Dependence between petroleum hydrocarbons accumulation level in bivalves' tissues and pollution level of their habitat was studied. Quantitation of petroleum hydrocarbons content in the tissues of bivalves, in the bottom layer of water and sediments was carried out by fluorometric method. It is found that the mass fraction of petroleum hydrocarbons in the tissues of bivalves didn't exceed the level for relatively clean water in all studied areas of the river. Considering the mass fraction of petroleum hydrocarbons in bottom sediments of the Northern Dvina estuary, it can be attributed mostly to the uncontaminated and slightly contaminated areas, except for local areas of the river within the city limits. In the bottom layer of water in the studied region, the content of the mass fraction of the petroleum hydrocarbons exceeds the state standards in some sampling points. It is concluded that further comprehensive analysis of biotic and abiotic factors is needed to study complex environmental gradients.

Keywords: estuary, Northern Dvina River, mass fraction of petroleum hydrocarbons, bottom water layer, sediment, bivalves

^{*)}Scientific communication on the materials of the reports of All-Russian conference with international participate, devoted to the 110th anniversary of Dr. Viktor Sergeevich Ivlev (1907–1964) and to the 100th anniversary of Dr. Irina Viktorovna Ivleva (1918–1992) "Prospects and directions of aquatic ecology development" (11–15 October, 2017, Sevastopol).

УДК 597.556.33:591.3

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ КЕРЧАКА-ЯОКА *МОХОСЕФHALUS JAOK* (CUVIER, 1829) (COTTIDAE) И ЕГО МЕСТО В ТРОФИЧЕСКОЙ СИСТЕМЕ ПРИКАМЧАТСКИХ ВОД^{*)}

© 2018 г. А. М. Токранов

Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский, Россия

E-mail: tok_50@mail.ru

Поступила в редакцию 20.12.2017; после доработки 06.07.2018;
принята к публикации 09.08.2018; опубликована онлайн 28.09.2018.

По материалам 1978–2008 гг. (975 желудков обработано количественно-весовым методом, около 2 тыс. желудков вскрыто и проанализировано в полевых условиях) рассмотрены особенности питания керчака-яока *Мохоцефалус жаок* в прикамчатских водах Охотского, Берингова морей и Тихого океана и предпринята попытка выяснить место этого вида рогатковых в трофической системе данного района. Показано, что керчак-яок характеризуется широким спектром питания (свыше 100 кормовых объектов), однако наибольшее значение в его рационе имеют рыбы (в среднем 64,1 % массы пищи) и десятиногие раки (32,2 %). Основу первых составляют камбалы *Pleuronectidae* (24,3 % массы пищи), минтай *Theragra chalcogramma* (14,4 %), тихоокеанская песчанка *Ammodytes hexapterus* (9,5 %) и рогатковые *Cottidae* (5,6 %); вторых — крабы семейства *Majidae* (22,4 %) (главным образом краб-стригун *Chionoecetes opilio* (14,2 %) и краб-паук *Hyas coarctatus* (8,1 %)), а также крабы семейства *Atelecyclidae* (4,7 %) (преимущественно пятиугольный волосатый краб *Telmessus cheiragonus* (4,5 %)) и креветки семейства *Crangonidae* (3,1 %). Рассмотрены сезонные, локальные, межгодовые и возрастные изменения состава пищи керчака-яока. Установлено, что этот вид является факультативным хищником-засадчиком; ему свойственна высокая пластичность питания, дающая возможность использовать значительный набор пищевых компонентов. В трофической системе прикамчатских вод выделены звенья, формирующие биомассу керчака-яока.

Ключевые слова: керчак-яок *Мохоцефалус жаок*; *Cottidae*; сезонные, локальные, межгодовые и возрастные изменения состава пищи; факультативный хищник-засадчик; прикамчатские воды Охотского, Берингова морей и Тихого океана

Керчак-яок *Мохоцефалус жаок* (Cuvier, 1829) — один из крупных и широко распространённых в северной части Тихого океана видов рогатковых рыб (*Cottidae*), являющийся характерным представителем демерсальной ихтиофауны прикамчатских вод [4, 35]. Он встречается от северных районов Японского моря и тихоокеанского побережья о. Хонсю до западной части залива Аляска и Британской Колумбии, включая акватории Охотского и Берингова морей (зарегистрирован в южных районах Чукотского моря), а также прикурильские, прикамчатские и приалеутские воды [5, 21, 31, 32, 33, 36, 37, др.]. Учитывая относительно высокую численность и биомассу этого керчака в ряде районов его обитания [4, 24, 27, 30, др.], можно сказать, что он как хищник играет существенную роль в донных ихтиоценозах, а также может быть объектом прибрежного рыболовства, поскольку обладает значительными размерами [24, 27] и достаточно высокой пищевой ценностью [9].

^{*)}Статья по материалам докладов Всероссийской конференции с международным участием «Научные чтения, посвящённые 110-летию со дня рождения д. б. н., профессора Виктора Сергеевича Ивлева (1907–1964) и 100-летию со дня рождения д. б. н. Ирины Викторовны Ивлевой (1918–1992) «Перспективы и направления развития экологии водоёмов» (11–15 октября 2017 г., Севастополь).

Несмотря на наличие целого ряда публикаций, в которых приведены сведения о составе пищи и характере питания керчака-яока в прикамчатских водах Охотского, Берингова морей и Тихого океана [2, 4, 16, 17, 23, 25, 26, 34, др.], место этого вида рогатковых в трофической системе данного района остаётся до настоящего времени не выясненным до конца [4, 15, 16, 26, др.].

Цель работы — на основании обобщения многолетних данных проанализировать особенности питания керчака-яока у берегов Камчатки и представить в первом приближении его место в трофической системе прикамчатских вод Охотского, Берингова морей и Тихого океана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены результаты анализа содержимого желудков керчака-яока, собранного в различные сезоны 1978–2008 гг. в пяти районах прикамчатских вод (рис. 1):

- 1) Северо-Запад Камчатки (выше 54° с. ш.);
- 2) Юго-Запад Камчатки (до 54° с. ш.);
- 3) Юго-Восток Камчатки (м. Лопатка — м. Поворотный);
- 4) Кроноцкий залив (Восточная Камчатка);
- 5) Карагинский залив (юго-западная часть Берингова моря).

Лов производили донными тралами и снюрреводом (донным неводом) на глубинах от 15 до 400 м. Сбор и обработку желудков вели в соответствии с «Методическим пособием...» [12]. Все организмы по возможности определяли до вида. Количественно-весовым методом обработали 975 желудков керчака-яока. Дополнительно вскрыли и проанализировали в полевых условиях ещё около 2 тыс. желудков, что позволило существенно расширить представление о качественном составе пищи этого вида рогатковых и о размерах потребляемых им организмов. Статистическую обработку производили по общепринятым методикам [11].

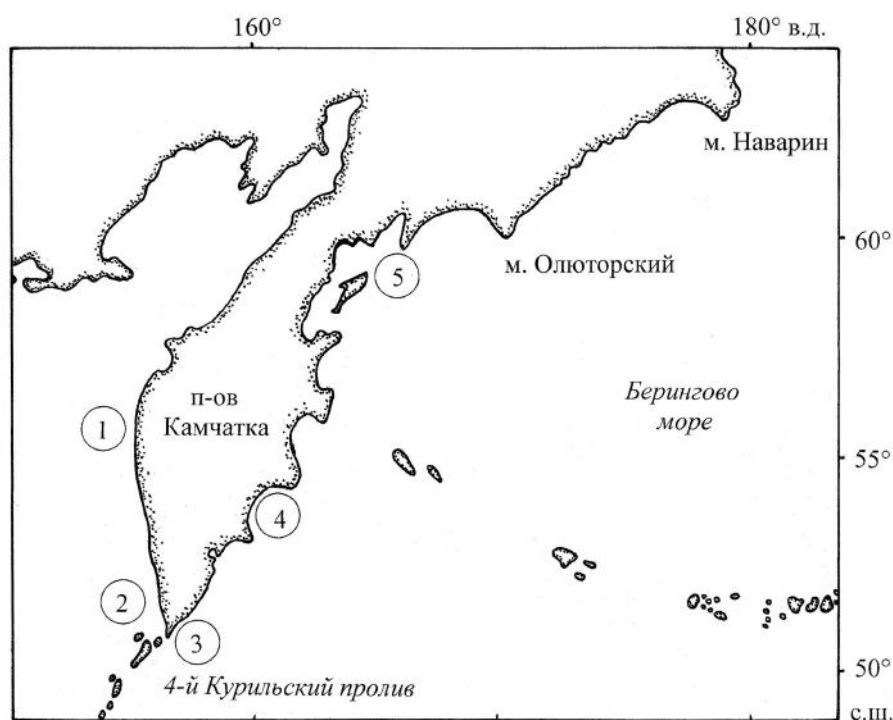


Рис. 1. Схема расположения мест сбора материалов по питанию керчака-яока в прикамчатских водах (номера районов указаны в тексте)

Fig. 1. Scheme of sampling points to study feeding of the plain sculpin in near-Kamchatka waters (the numeration of the regions see in the text)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общие сведения об образе жизни и характере питания керчака-яока. По данным учётных траловых съёмок, выполненных в 1980-е гг. экспедициями ТИНРО-Центра, численность керчака-яока в прикамчатских водах наиболее велика на западнокамчатском шельфе (рис. 2). У тихоокеанского побережья Камчатки величина уловов этого вида значительно ниже, чем в прикамчатских водах Охотского моря [2, 24, 27], причём её минимальные значения отмечаются у Юго-Востока Камчатки и в Камчатском заливе. В западной части Берингова моря максимальные уловы керчака-яока характерны для Карагинского залива.

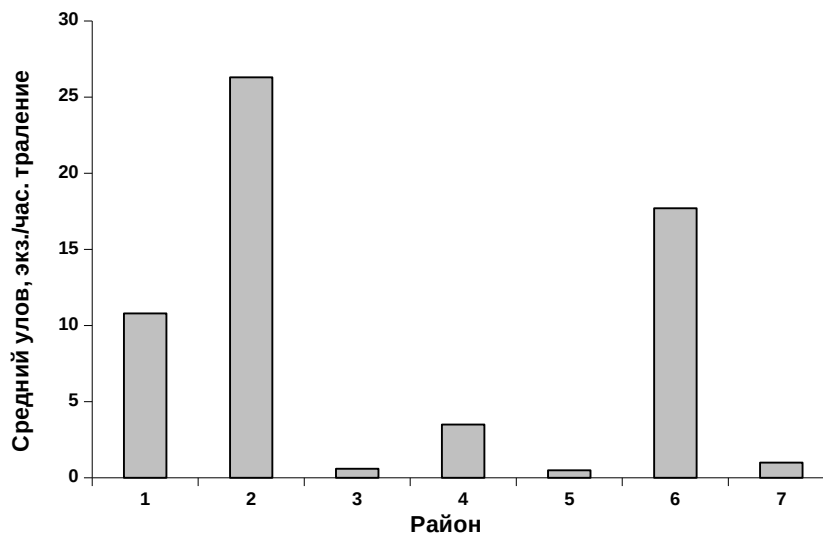


Рис. 2. Относительная численность керчака-яока в различных районах прикамчатских вод в 1980-е гг.: 1 — Северо-Запад Камчатки (выше 54° с. ш.); 2 — Юго-Запад Камчатки (до 54° с. ш.); 3 — Юго-Восток Камчатки (м. Лопатка — м. Поворотный); 4 — Кроноцкий залив (Восточная Камчатка); 5 — Камчатский залив (Восточная Камчатка); 6 — Карагинский залив (юго-западная часть Берингова моря); 7 — Олюторский залив (юго-западная часть Берингова моря)

Fig. 2. Relative number of the plain sculpin in different regions of near-Kamchatka waters in the 1980s: 1 – Northwest Kamchatka (above 54° north latitude); 2 – Southwest Kamchatka (to 54° north latitude); 3 – Southeast Kamchatka (Cape Lopatka – Cape Povorotnyi); 4 – Kronotskiy Gulf (Eastern Kamchatka); 5 – Kamchatskiy Gulf (Eastern Kamchatka); 6 – Karaginskiy Gulf (southwestern part of the Bering Sea); 7 – Olyutorskiy Gulf (southwestern part of the Bering Sea)

Керчак-яок входит в состав элиторального ихтиоценоза [35]. Он обитает в батиметрическом диапазоне 0–680 м, однако в течение годового цикла преобладающая часть особей держится в основном на глубинах менее 180 м [26, 27]. Для данного вида характерны сезонные вертикальные миграции: весной — на нагул в прибрежную зону, осенью — на зимовку в верхнюю часть материкового склона [26, др.]. Этот керчак является одним из крупных видов рогатковых северной части Тихого океана, его предельные размеры достигают 70 см и 4,9 кг [2, 26, 27], однако основу уловов повсеместно составляют особи длиной (*TL*) 25–45 см с массой тела 0,5–1,5 кг [4, 26]. В связи с ярко выраженным половым диморфизмом рыбы максимальных размеров — всегда самки. Наибольшая длина самцов керчака-яока не превышает 52 см, а масса — 2,2 кг [27].

По способу питания керчак-яок — хищник-засадчик, который ведёт сравнительно малоподвижный образ жизни, при добывании пищи маскируется на грунте и хватает добычу на расстоянии, не требующем значительного перемещения [25, 26, др.]. Его пищевой спектр в прикамчатских водах включает свыше 100 кормовых объектов (до 70–90 таксонов в каждом из рассматриваемых районов). Однако наибольшее значение в рационе в течение года повсеместно имеют рыбы — 59,9–74,5 % (в среднем 64,1 % по массе) — и десятиногие ракообразные (Decapoda) — 23,7–71,8 % (32,2 %) (табл. 1, рис. 3). Основу первых составляют камбалы *Pleuronectidae* (24,3 %)

(преимущественно желтопёрая *Limanda aspera* и сахалинская *L. sakhalinensis*), минтай *Theragra chalcogramma* (14,4 %), тихоокеанская песчанка *Ammodytes hexapterus* (9,5 %) и рогатковые Cottidae (5,6 %) (табл. 2), вторых — крабы семейства Majidae (22,4 %) (главным образом краб-стригун *Chionoecetes opilio* (14,2 %) и краб-паук *Hyas coarctatus* (8,1 %)), а также крабы семейства Atelesyclidae (4,7 %) (главным образом пятиугольный волосатый краб *Telmessus cheiragonus* (4,5 %)) и креветки семейства Stomatopoda (3,1 %) (табл. 3). Все остальные кормовые организмы можно отнести к категории дополнительной или случайной пищи, появляющейся в рационе керчака-яока при недостатке основных объектов питания или попутно с другими гидробионтами. Ранее нами установлено [23], что интенсивность питания керчака-яока у берегов Камчатки в течение года нарастает от зимы к лету, достигая максимума в июле (в среднем 307 ‰), затем происходит её снижение до минимума (110 ‰) в декабре-январе.

Сезонные и локальные изменения состава пищи. Известно [4, 23], что сезонные изменения потребления керчаком-яоком представителей отдельных групп организмов весьма значительны. По нашим данным, на западнокамчатском шельфе (районы 1 и 2) в летний период главным объектом питания этого хищника служат камбалы (преимущественно сахалинская и желтопёрая), минтай и песчанка (табл. 2). Другие рыбы и десятиногие ракообразные летом в пище керчака-яока играют меньшую роль. В годы высокой численности мойвы *Mallotus villosus catervarius* именно она составляет основу рыбной пищи этого керчака во время нагула, тогда как потребление камбал сокращается [23]. Зимой соотношение поедаемых организмов резко меняется (табл. 1, 2). В связи с сезонной миграцией керчака-яока к нижней границе шельфа и в прилегающую к ней верхнюю зону континентального склона, такие виды прибрежных рыб, как песчанка, обыкновенный волосозуб *Trichodon trichodon* и пятнистый терпуг *Hexagrammos stelleri*, полностью выпадают из его рациона (табл. 2). Доля камбал в составе пищи в водах Юго-Западной Камчатки сокращается более чем в три раза, при этом значение минтая и различных представителей семейства Cottidae возрастает (табл. 2). В зимние месяцы также происходит резкое увеличение потребления керчаком-яоком десятиногих ракообразных (табл. 1, 3). Роль минтая как пищевого объекта этого хищника в водах Северо-Западной Камчатки в зимние месяцы существенно уменьшается, что объясняется миграцией его мелких (до 40 см) особей на глубины более 300 м.

У восточного побережья полуострова сезонные изменения в составе пищи керчака-яока носят иной характер (табл. 1, 2). Летом в тихоокеанских водах Камчатки (районы 3 и 4) основными его кормовыми объектами являются десятиногие раки (табл. 1), среди которых доминируют крабы семейства Majidae (табл. 3). Рыбы (преимущественно минтай и песчанка) в пище этого керчака здесь имеют меньшее значение, чем у западного побережья Камчатки (табл. 1, 2). Доминируют десятиногие ракообразные в рационе керчака-яока и в Карагинском заливе Берингова моря (район 5), тогда как рыбы здесь в летний период играют второстепенную роль, причём доля минтая и камбал крайне невелика (всего 1,2 и 3,4 % соответственно), а основу рациона, наряду с десятиногими ракообразными, составляют различные виды семейств Cottidae, Zoarcidae, Stichaeidae и тихоокеанская песчанка (табл. 2). Зимой в тихоокеанских водах Камчатки потребление минтая керчаком-яоком существенно увеличивается, а десятиногих ракообразных — наоборот, сокращается, что обусловлено, на наш взгляд, сезонной миграцией хищника к верхней границе материкового склона (табл. 1, 2).

Поскольку численность, места и сроки образования скоплений кормовых объектов керчака-яока подвержены межгодовой динамике, состав его пищи в различные годы может также существенно отличаться. Так, в целом в водах Юго-Западной Камчатки основу рациона этого вида формируют минтай, камбалы и крабы семейства Majidae (табл. 2, 3), но их соотношение в пище в летний период в разные годы варьирует в широких пределах: например, доля десятиногих ракообразных — от 3,2 % (1980) до 21,0 % (1988), камбал — от 73,3 % (1980) до 30,4 % (1988) [23]. Поэтому пробы, взятые в отдельные годы, не всегда дают верное представление о соотношении кормовых объектов в рационе данного хищника.

Таблица 1. Состав пищи (% массы) керчака-яока в прикамчатских водах в разные месяцы 1978–2008 гг.
Table 1. Food composition (wt %) of the plain sculpin in near-Kamchatka waters in different months during 1978–2008

Компонент пищи	Северо-Запад Камчатки			Юго-Запад Камчатки			Юго-Восток Камчатки	Кроноцкий залив			Кара- гинский залив	Прикамчатские воды в целом		
	XII–II	VI–VIII	все месяцы	XII–II	VI–VIII	все месяцы		XII–III	V–VIII	все месяцы		XII–III	V–VIII	все месяцы
Polychaeta	0,2	–	0,1	0,1	0,1	0,4	–	0,2	0,8	0,6	0,1	0,1	0,2	0,2
Echiurida	1,0	+	0,3	0,5	0,2	0,3	23,5	–	–	–	0,3	3,7	0,2	1,1
Amphipoda	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2	1,2	0,1	+	+	+	0,2	0,1	0,2
Decapoda	52,4	21,3	31,0	55,9	14,8	23,7	71,8	10,8	47,6	35,8	63,7	49,3	26,3	32,2
Bivalvia	–	0,3	0,2	+	0,7	0,5	–	–	–	–	0,3	+	0,5	0,4
Gastropoda	0,7	–	0,2	–	+	+	0,7	–	–	–	–	0,3	+	0,1
Octopoda	–	–	–	1,2	–	0,3	–	1,1	4,7	3,6	5,3	0,7	1,3	1,1
Pisces	45,3	77,6	67,5	40,8	83,7	74,5	2,1	87,8	46,8	59,9	26,7	44,9	70,9	64,1
Pisces, ova	–	0,2	0,2	0,9	–	0,2	–	–	–	–	–	0,4	+	0,1
Прочие организмы	0,3	0,5	0,4	0,5	0,3	0,2	0,7	+	0,1	0,1	3,6	0,4	0,5	0,5
Число рыб, экз.	107	84	191	167	393	560	30	42	45	87	107	346	629	975

Примечание. Здесь и в табл. 2–3: «+» — < 0,1 % по массе; «–» — данный компонент пищи отсутствует.

Note. Here and in tables 2–3: a “+” sign indicates less than 0.1 % by weight; a “–” sign indicates that its food component is absent.

Таблица 2. Значение (% массы) различных семейств рыб в пище керчака-яока в прикамчатских водах в разные месяцы 1978–2008 гг.
Table 2. Significance (wt %) of different families of fishes in food of the plain sculpin in near-Kamchatka waters in different months during 1978–2008

Семейство	Северо-Запад Камчатки			Юго-Запад Камчатки			Юго-Восток Камчатки	Кроноцкий залив			Карагинский залив	Прикамчатские воды в целом		
	XII–II	VI–VIII	все месяцы	XII–II	VI–VII	все месяцы		XII–III	V–VIII	все месяцы		XII–III	V–VIII	все месяцы
Osmeridae	–	$\frac{2,7}{2,1}$	$\frac{2,1}{1,4}$	$\frac{11,7}{4,8}$	$\frac{4,1}{3,5}$	$\frac{5,0}{3,8}$	–	–	–	–	–	$\frac{4,6}{2,0}$	$\frac{3,3}{2,3}$	$\frac{3,5}{2,3}$
Gadidae	$\frac{7,2}{3,3}$	$\frac{44,3}{34,4}$	$\frac{36,5}{24,6}$	$\frac{26,7}{10,9}$	$\frac{5,0}{4,2}$	$\frac{7,6}{5,6}$	$\frac{79,9}{1,7}$	$\frac{87,7}{77,0}$	$\frac{59,0}{27,6}$	$\frac{72,5}{43,5}$	$\frac{4,5}{1,2}$	$\frac{42,8}{19,3}$	$\frac{18,2}{12,9}$	$\frac{22,7}{14,5}$
Hexagrammidae	–	$\frac{11,7}{9,1}$	$\frac{9,3}{6,3}$	–	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{2,6}{1,9}$	$\frac{2,1}{1,3}$
Cottidae	$\frac{33,4}{15,1}$	$\frac{6,5}{5,0}$	$\frac{12,2}{8,2}$	$\frac{29,2}{11,9}$	$\frac{5,2}{4,3}$	$\frac{8,0}{6,0}$	$\frac{20,1}{0,4}$	$\frac{0,8}{0,7}$	$\frac{2,6}{1,2}$	$\frac{1,8}{1,0}$	$\frac{24,8}{6,6}$	$\frac{20,5}{9,2}$	$\frac{6,1}{4,3}$	$\frac{8,7}{5,6}$
Agonidae	$\frac{1,2}{0,5}$	–	$\frac{0,2}{0,2}$	$\frac{0,1}{+}$	$\frac{0,3}{0,2}$	$\frac{0,3}{0,2}$	–	–	–	–	$\frac{0,9}{0,2}$	$\frac{0,3}{0,2}$	$\frac{0,2}{0,2}$	$\frac{0,2}{0,2}$
Trichodontidae	–	–	–	–	$\frac{10,2}{8,5}$	$\frac{9,0}{6,7}$	–	–	–	–	–	–	$\frac{6,6}{4,7}$	$\frac{5,4}{3,5}$
Zoarcidae	–	–	–	$\frac{0,3}{0,1}$	$\frac{1,2}{1,0}$	$\frac{1,1}{0,8}$	–	–	$\frac{4,2}{2,0}$	$\frac{2,2}{1,3}$	$\frac{27,3}{7,3}$	$\frac{0,2}{+}$	$\frac{2,4}{1,7}$	$\frac{2,0}{1,3}$
Stichaeidae	$\frac{4,6}{2,1}$	$\frac{1,3}{1,0}$	$\frac{2,0}{1,3}$	–	$\frac{3,1}{2,6}$	$\frac{2,7}{2,0}$	–	–	–	–	$\frac{12,0}{3,2}$	$\frac{1,2}{0,6}$	$\frac{2,9}{2,0}$	$\frac{2,6}{1,6}$
Ptilichthyidae	–	$\frac{0,2}{0,1}$	$\frac{0,1}{0,1}$	–	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{+}{+}$	$\frac{+}{+}$
Ammodytidae	–	$\frac{10,8}{8,4}$	$\frac{8,5}{5,8}$	–	$\frac{19,3}{16,2}$	$\frac{17,0}{12,7}$	–	–	$\frac{28,8}{13,5}$	$\frac{15,2}{9,2}$	$\frac{17,8}{4,8}$	–	$\frac{18,2}{12,9}$	$\frac{14,9}{9,5}$
Pleuronectidae	$\frac{53,6}{24,3}$	$\frac{22,5}{17,5}$	$\frac{29,1}{19,6}$	$\frac{32,0}{13,1}$	$\frac{51,6}{43,2}$	$\frac{49,3}{36,7}$	–	$\frac{11,5}{10,1}$	$\frac{5,4}{2,5}$	$\frac{8,3}{4,9}$	$\frac{12,7}{3,4}$	$\frac{30,4}{13,6}$	$\frac{39,5}{28,0}$	$\frac{37,9}{24,3}$
Число рыб, экз.	107	84	191	167	393	560	30	42	45	87	107	346	629	975

Примечание. Над чертой — доля массы рыб; под чертой — доля массы всей пищи.

Note. Above the line — percent by weight of fishes; below the line — percent by weight of all the food.

Таблица 3. Значение (% массы) различных семейств рыб в пище керчака-яока в прикамчатских водах в разные месяцы 1978–2008 гг.
Table 3. Significance (wt %) of different families of fishes in food of the plain sculpin in near-Kamchatka waters in different months during 1978–2008

Семейство	Северо-Запад Камчатки			Юго-Запад Камчатки			Юго-Восток Камчатки	Кроноцкий залив			Карагинский залив	Прикамчатские воды в целом		
	XII–II	VI–VIII	все месяцы	XII–II	VI–VII	все месяцы		XII–III	V–VIII	все месяцы		XII–III	V–VIII	все месяцы
Hippolythidae	–	0,2 +	0,1 +	–	0,1 +	+	–	–	–	–	0,3 0,2	–	0,2 +	0,1 +
Crangonidae	11,3 5,9	3,9 0,9	7,8 2,4	7,5 4,2	4,8 0,7	6,2 1,4	0,8 0,6	–	0,3 0,1	0,2 0,1	32,1 20,5	6,9 3,4	11,6 3,1	9,7 3,1
Pandalidae	1,2 0,6	0,6 0,1	0,9 0,3	3,2 1,8	4,7 0,7	4,0 0,9	–	2,2 0,2	–	0,2 0,1	+	2,0 1,0	1,6 0,4	1,7 0,6
Paguridae	0,5 0,3	4,5 1,0	2,4 0,7	1,6 0,9	0,6 0,1	1,1 0,3	2,1 1,5	3,3 0,4	1,2 0,6	1,4 0,5	6,3 4,0	1,4 0,7	3,0 0,8	2,4 0,8
Lithodidae	17,5 9,2	–	9,2 2,9	–	–	–	–	–	–	–	–	4,8 2,4	–	1,9 0,6
Majidae	69,5 36,4	72,0 15,3	70,7 21,9	80,2 44,8	31,3 4,6	56,1 13,2	97,1 69,7	94,5 10,2	98,5 46,9	98,2 35,1	59,3 37,7	81,2 40,0	61,8 16,3	69,6 22,4
Atelecyclidae	–	18,8 4,0	8,9 2,8	7,5 4,2	58,5 8,7	32,6 7,7	–	–	–	–	2,0 1,3	3,7 1,8	21,8 5,7	14,6 4,7
Число рыб, экз.	107	84	191	167	393	560	30	42	45	87	107	346	629	975

Примечание. Над чертой — доля массы рыб; под чертой — доля массы всей пищи.

Note. Above the line – percent by weight of fishes; below the line – percent by weight of all the food.

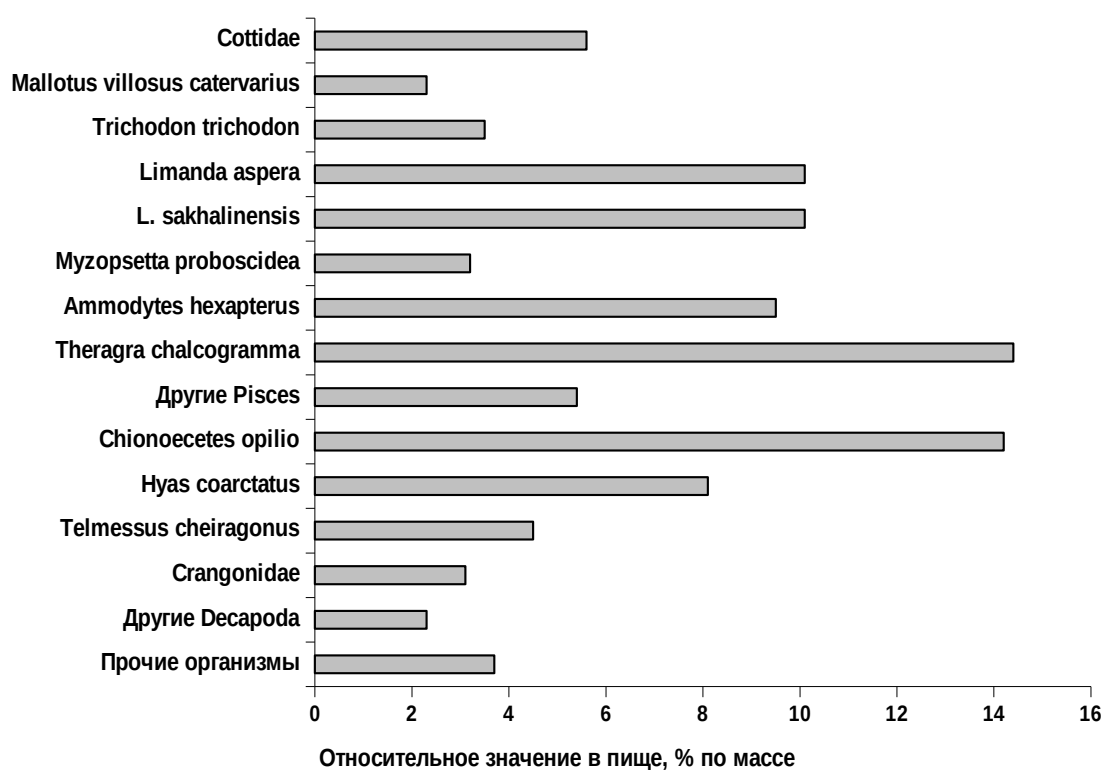


Рис. 3. Значение основных кормовых объектов (% по массе) в пище керчака-яока в прикамчатских водах (1978–2008)

Fig. 3. Significance of the main nutritive objects (wt %) in food of the plaint sculpin in near-Kamchatka waters (1978–2008)

Возрастные изменения состава пищи. Наряду с сезонными, локальными и межгодовыми, у керчака-яока достаточно ярко выражены возрастные изменения состава пищи, общая закономерность которых такова: по мере роста потребление рыб увеличивается, а беспозвоночных — наоборот, сокращается [4, 16, 23, 25, 34]. Особи длиной менее 15 см являются бентофагами [17], у рыб 16–25 см отмечается смешанный тип питания, а более крупные особи (свыше 25 см) переходят к хищничеству [23]. Наши данные характеризуют в основном питание керчака-яока длиной более 20 см. Учитывая неодинаковое значение пищевых компонентов в летние и зимние месяцы, анализ возрастных изменений его пищи провели отдельно по сезонам (рис. 4).

В летний период, когда у керчака-яока происходит интенсивный нагул, основной пищей его особям размером 21–40 см в прикамчатских водах служат различные мелкие стайные рыбы (50–62 % по массе), представленные главным образом мойвой, песчанкой и стреловидным люпменом *Lumpenus sagitta*. Однако у более крупных экземпляров керчака-яока их доля сокращается (рис. 4). При длине 26–30 см этот представитель рогатковых начинает потреблять камбал и минтая. Значение первых по мере его роста постепенно возрастает, достигая максимума (37 %) у самых старших особей. В отличие от доли камбалы, доля минтая в пище этого хищника разных размеров варьирует незначительно (рис. 4). Десятиногие ракообразные в рационе керчака-яока различных размерно-возрастных групп играют сходную роль. Однако по мере его роста потребление креветок постепенно сокращается (с 11 % по массе у особей 21–30 см до 4 % у рыб длиной 51–60 см), тогда как крабов — наоборот, возрастает (с 7 до 17 % соответственно).

В зимние месяцы в пище керчака-яока размером 21–40 см резко увеличивается значение минтая (29–43 % по массе), который вместе с различными мелкими видами рыб семейства Cottidae составляет основу рациона этого хищника (рис. 4). Между тем их доля у наиболее крупных особей керчака-яока существенно сокращается, но, как и летом, возрастает потребление камбал (до 20 %

по массе при длине 51–60 см). В отличие от летнего периода, зимнее время характеризуется тем, что по мере увеличения размеров керчака-яока резко нарастает потребление им крабов семейства Majidae, доля которых у самых крупных особей (51–60 см) достигает 47 % по массе (рис. 4).

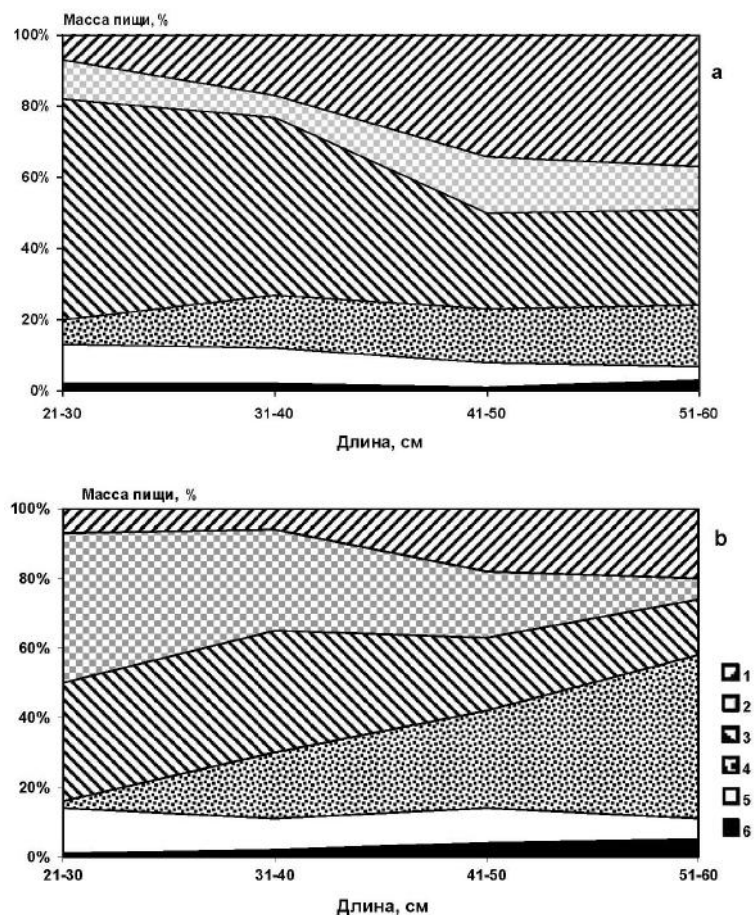


Рис. 4. Изменение состава пищи (% по массе) керчака-яока в прикамчатских водах по мере его роста: а — период с мая по август; б — период с декабря по март (1 — камбалы, 2 — минтай, 3 — другие рыбы, 4 — крабы, 5 — другие десятиногие раки, 6 — прочие)

Fig. 4. Change in the food composition (wt %) of the plain sculpin in near-Kamchatka waters during its growth: a – from May to August; b – from December to March (1 – flatfishes, 2 – Alaska pollock, 3 – other fishes, 4 – crabs, 5 – other Decapoda, 6 – others)

Как и у многих других видов рыб, у керчака-яока хорошо проявляется закономерность увеличения кормовых объектов, используемых в пищу, с ростом его размеров [23].

Место в трофической системе. Анализ состава пищи и особенностей питания керчака-яока в прикамчатских водах даёт возможность в первом приближении определить его место в трофической системе данного района. При этом мы исходили из концепции, согласно которой организмы, получающие пищу от продуцентов через одинаковое число звеньев, считаются принадлежащими к одному трофическому уровню [18].

По литературным данным [1, 3, 6, 8, 10, 13, 14, 17, 19, 20, 22, 25, 28, 29, 30], преобладающее большинство пищевых объектов керчака-яока (около 99 % по массе) являются потребителями животной пищи (крабы, раки-отшельники, креветки, осьминоги, рыбы), некрофагами (брюхоногие моллюски), детритоедом (эхиуриды) или всеядными, потребляющими в равной степени растительную пищу, растительноядных животных и органические остатки (бокоплавы, многощетинковые черви, двустворчатые моллюски). Т. е. их всех можно рассматривать как консументов 2-го порядка или занимающих промежуточное положение между консументами 1-го и 2-го порядков, хотя некоторые виды рыб и крабов могут быть отнесены к консументам 3-го порядка.

На схеме (рис. 5) выделены трофические звенья, за счёт которых создаётся биомасса керчака-яока в прикамчатских водах. Его взрослые особи, консументы 3-го порядка (K_3) (правда, согласно данным других исследователей [7], самые крупные из них, т. е. размером более 50 см, могут быть отнесены даже к консументам 4-го порядка), формируют основу своей биомассы (около 96 %) фактически лишь за счёт рыб и десятиногих ракообразных — главным образом консументов 2-го порядка (K_2). Доля всеядных групп бентоса — бокоплавов, многощетинковых червей, эхиурид, двусторчатых моллюсков и других (K_1-K_2), потребляющих в равной степени растительную пищу, растительноядных животных и их остатки, — не превышает 3 % по массе, причём используются они главным образом молодью керчака-яока размером менее 25 см.

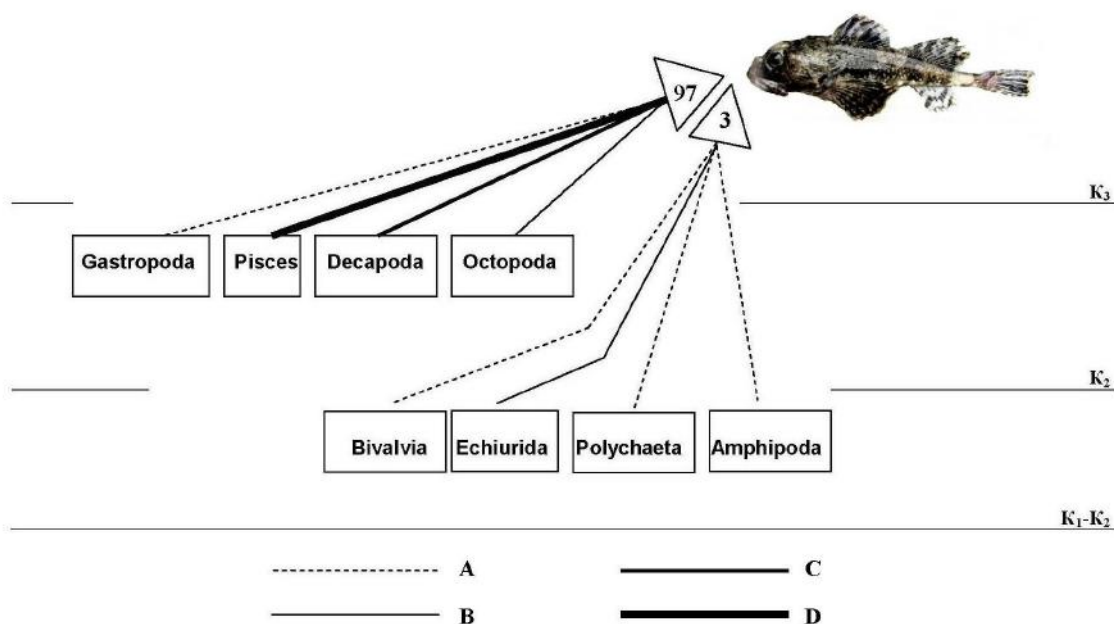


Рис. 5. Схема трофических звеньев, за счёт которых формируется биомасса керчака-яока в прикамчатских водах. Обозначения: K_1-K_2 — фито- и зообентофаги; K_2 — консументы 2-го порядка; K_3 — консументы 3-го порядка; числа в треугольниках — доля компонентов данного уровня в рационе, %; А — менее 1 %; В — 1–2 %; С — 30–35 %; D — > 60 % по массе. Пояснения см. в тексте

Fig. 5. Scheme of trophic units that play a role in the formation of biomass of the plain sculpin in near-Kamchatka waters. Designations: K_1-K_2 — phyto- and zoobenthophages; K_2 — second order consumers; K_3 — third order consumers; numbers in triangles are the percentage of components of this level in the diet, %; A — < 1 %; B — 1–2 %; C — 30–35 %; D — > 60 wt %. See the text for explanations

Выводы:

1. В прикамчатских водах керчак-яок является факультативным хищником-засадчиком, которому свойственна высокая пластичность питания, дающая возможность использовать значительный набор потенциальных пищевых компонентов.
2. Хотя видовой состав и степень использования в пищу отдельных групп беспозвоночных и рыб в различных районах прикамчатских вод заметно различаются в течение года и на протяжении жизненного цикла керчака-яока, основа его биомассы (около 96 %) повсеместно формируется за счёт двух групп кормовых объектов — рыб и десятиногих ракообразных, находящихся на двух трофических уровнях, главным образом консументов 2-го порядка, в меньшей степени консументов 3-го порядка. Доля представителей промежуточного уровня (фито- и зообентофагов), которыми питается преимущественно молодь керчака-яока размером менее 25 см, не превышает 3 % массы пищи.

3. Среди рыб основное место в составе пищи керчака-яока занимают камбалы (24,3 % по массе, главным образом сахалинская и желтопёрная), такой многочисленный в северной части Тихого океана придонно-пелагический вид, как минтай (14,4 %), элиторальный представитель ихтиофауны тихоокеанская песчанка (9,5 %) и рогатковые (5,6 %); среди десятиногих ракообразных — краб-стригун *Chionoecetes opilio* (14,2 %), краб-паук *Hyas coarctatus* (8,1 %) и пятиугольный волосатый краб *Telmessus cheiragonus* (4,5 %).

Работа выполнена в рамках госзадания ТИГ ДВО РАН по теме «Естественные и антропогенные факторы в эволюции, динамике и устойчивости разноранговых геосистем и их компонентов в переходной зоне: суша — океан» (проект № 0272-2015-0023).

Благодарность. Автор выражает благодарность всем сотрудникам КамчатНИРО и ТИНРО-Центра, принимавшим в 1978–2008 гг. участие в сборе и обработке материалов по питанию керчака-яока в прикамчатских водах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Акимушкин И. И. Головоногие моллюски морей СССР. Москва : Изд-во АН СССР, 1963. 235 с. [Akimushkin I. I. *Golovonogie mollyuski morei SSSR*. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1963, 739 p. (in Russ.)].
- Балыкин П. А., Бонк А. А., Золотов А. О., Токранов А. М. Морские рыбы // *Современное состояние экосистемы западной части Берингова моря* / ред. П. Р. Макаревич. Ростов-на-Дону : Изд-во Юж. науч. центра РАН, 2010. С. 160–241. [Balykin P. A., Bonk A. A., Zolotov A. O., Tokranov A. M. Morskije ryby. In: *Current state of the ecosystem of the western Bering Sea*. P. R. Makarevich (Ed.). Rostov-on-Don: Publ. SSC RAS, 2010, pp. 160–241. (in Russ.)].
- Белогрудов Е. А. О питании промысловых креветок в различных районах дальневосточных морей // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 1971. Т. 75. С. 117–120. [Belogradov E. A. O pitanii promyslovykh krevetok v razlichnykh raionakh dal'nevostochnykh morei. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 1971, vol. 75, pp. 117–120. (in Russ.)].
- Борец Л. А. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. 217 с. [Borets L. A. *Donnie ikhtiotseny rossiiskogo shel'fa dal'nevostochnykh morei*. Vladivostok: TINRO-center, 1997, 217 p. (in Russ.)].
- Борец Л. А. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток : ТИНРО-центр, 2000. 192 с. [Borets L. A. *Annotirovannyi spisok ryb dal'nevostochnykh morei*. Vladivostok: TINRO-center, 2000, 192 p. (in Russ.)].
- Голиков А. Н. Моллюски *Buccininae* Мирового океана. Ленинград : Наука, 1980. 508 с. (Фауна СССР. Моллюски ; т. 5, вып. 2). [Golikov A. N. *Mollyuski Buccininae Mirovogo okeana*. Leningrad: Nauka, 1980, 508 p. (Fauna SSSR ; vol. 5, iss. 2). (in Russ.)].
- Горбатенко К. М., Кияшко С. И., Лаженцев А. Е., Надточий В. А., Савин А. Б. Трофические отношения и бенто-пелагические связи на западнокамчатском шельфе по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов ^{13}C и ^{15}N // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра*. 2013. Т. 175. С. 3–25. [Gorbatenko K. M., Kiyashko S. I., Lazhentsev A. E., Nadtochy V. A., Savin A. B. Trophic relationships and bento-pelagic relations on the western Kamchatka shelf by the data of stomach contents and stable isotopes ^{13}C and ^{15}N . *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo rybokhozyaistvennogo tsentra*, 2013, vol. 175, pp. 3–25. (in Russ.)].
- Гурьянова Е. Ф. Бокоплавы морей СССР и сопредельных вод (*Amphipoda-Gammaridea*). Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1951. 1029 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук ; вып. 41). [Guryanova E. F. *Bokoplavy morei SSSR i sopredel'nykh vod (Amphipoda-Gammaridea)*. Moscow ; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1951, 1029 p. (Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zoologicheskim institutom Akademii nauk ; iss. 41). (in Russ.)].

9. Диденко А. П., Боровская Г. А., Дроздова Л. И., Лаврова Н. А. Технологическая характеристика и рекомендации по рациональному использованию бычков // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 1983. Т. 108. С. 13–19. [Didenko A. P., Borovskaya G. A., Drozdova L. I., Lavrova N. A. Tekhnologicheskaya kharakteristika i rekomendatsii po ratsional'nomu ispol'zovaniyu bychkov. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 1983, vol. 108, pp. 13–19. (in Russ.)].
10. Кун М. С., Микулич Л. В. Состав пищи дальневосточных промысловых крабов в летний период // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 1954. Т. 41. С. 319–332. [Kun M. S., Mikulich L. V. Sostav pishchi dal'nevostochnykh promyslovykh krabov v letnii period. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 1954, vol. 41, pp. 319–332. (in Russ.)].
11. Лакин Г. Ф. *Биометрия*. Москва : Высшая школа, 1980. 292 с. [Lakin G. F. *Biometriya*. Moscow: Vysshaya shkola, 1980, 292 p. (in Russ.)].
12. *Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях*. Москва : Наука, 1974. 254 с. [Metodicheskoe posobie po izucheniiu pitaniya i pishchevykh otnoshenii ryb v estestvennykh usloviyakh. Moscow: Nauka, 1974, 254 p. (in Russ.)].
13. Надточий В. А., Чучукало В. И., Кобликов В. Н. Питание краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в Анадырском заливе Берингова моря в осенний период // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2001. Т. 128. С. 432–435. [Nadtochii V. A., Chuchukalo V. I., Koblikov V. N. Pitanie kraba-striguna *Chionoecetes opilio* v Anadyrskom zalive Beringova morya v osennii period. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2001, vol. 128, pp. 432–435. (in Russ.)].
14. Надточий В. А., Чучукало В. И., Кобликов В. Н. Предварительные данные о питании краба-стригуна Бэрда (*Chionoecetes baerdi*) в Олюторском заливе Берингова моря // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2002. Т. 130. С. 542–544. [Nadtochii V. A., Chuchukalo V. I., Koblikov V. N. Predvaritel'nye dannye o pitanii kraba-striguna Berda (*Chionoecetes baerdi*) v Olyutorskom zalive Beringova morya. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2002, vol. 130, pp. 542–544. (in Russ.)].
15. Напазаков В. В. Трофический статус и пищевые отношения массовых хищных рыб западнокамчатского шельфа // *Вопросы ихтиологии*. 2015. Т. 55, № 1. С. 63–73. [Napazakov V. V. Trophic status and trophic interactions of common predatory fish species of the west Kamchatka shelf. *Voprosy ikhtiologii*, 2015, vol. 55, no. 1, pp. 63–73. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0042875215010154>.
16. Напазаков В. В., Чучукало В. И. Пищевые рационы и трофический статус массовых видов рогатковых (Cottidae) в западной части Берингова моря в осенний период // *Вопросы ихтиологии*. 2003. Т. 43, № 2. С. 200–208. [Napazakov V. V., Chuchukalo V. I. Pishchevye ratsiony i troficheskii status massovykh vidov rogakovykh (Cottidae) v zapadnoi chasti Beringova morya v osennii period. *Voprosy ikhtiologii*, 2003, vol. 43, no. 2, pp. 200–208. (in Russ.)].
17. Николотова Л. А. *Питание и пищевые взаимоотношения донных рыб западнокамчатского шельфа* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.18. Владивосток, 1977. 21 с. [Nikolotova L. A. *Pitanie i pishchevye vzaimootnosheniya donnykh ryb zapadnokamchatskogo shel'fa* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk: 03.00.18. Vladivostok, 1977, 21 p. (in Russ.)].
18. Одум Ю. *Основы экологии*. Москва : Мир, 1975. 710 с. [Odum Yu. *Fundamentals of Ecology*. Moscow: Mir, 1975, 710 p. (in Russ.)].
19. Скарлато О. А. *Двустворчатые моллюски дальневосточных морей СССР (отряд Dysodonta)*. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1960. 151 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук ; вып. 71). [Skarlato O. A. *Dvustvorchatye mollyuski dal'nevostochnykh morei SSSR (otryad Dysodonta)*. Moscow ; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1960, 151 p. (Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zoologicheskim institutom Akademii nauk ; iss. 71). (in Russ.)].
20. Соколова М. Н. Питание некоторых видов дальневосточных Crangonidae // *Труды Института*

- океанологии АН СССР. 1957. Т. 23. С. 270–285. [Sokolova M. N. Pitanie nekotorykh vidov dal'nevostochnykh Crangonidae. *Trudy Instituta okeanologii AN SSSR*, 1957, vol. 23, pp. 270–285. (in Russ.)].
21. Соколовский А. С., Дударев В. А., Соколовская Т. Г., Соломатов С. Ф. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток : Дальнаука, 2007. 200 с. [Sokolovsky A. S., Dudarev V. A., Sokolovskaya T. G., Solomatov S. F. *Ryby rossiiskikh vod Yaponskogo morya: annotirovannyy i illyustrirovannyy katalog*. Vladivostok: Dal'nauka, 2007, 200 p. (in Russ.)].
 22. Тарвердиева М. И. О питании крабов-стригунов *Chionoecetes opilio* и *Ch. beierdi* в Беринговом море // Зоологический журнал. 1981. Т. 60, вып. 7. С. 991–997. [Tarverdieva M. I. On feeding of snow crabs *Chionoecetes opilio* and *Ch. beierdi* from the Bering Sea. *Zoologicheskii zhurnal*, 1981, vol. 60, iss. 7, pp. 991–997. (in Russ.)].
 23. Токранов А. М. Питание многоиглового керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* Pallas и керчака-яока *M. jaok* (Cuvier) (Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1986. Т. 26, вып. 6. С. 980–989. [Tokranov A. M. Feeding of the great sculpin *Myoxocephalus polyacanthocephalus* Pallas and plain sculpin *M. jaok* (Cuvier) (Cottidae) in near-Kamchatka waters. *Voprosy ikhtiologii*, 1986, vol. 26, iss. 6, pp. 980–989. (in Russ.)].
 24. Токранов А. М. Видовой состав и биомасса рогатковых (Pisces: Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1988. Т. 93, вып. 4. С. 61–69. [Tokranov A. M. Species composition and biomass of sculpins (Pisces: Cottidae) in coastal waters of Kamchatka. *Byulleten Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 1988, vol. 93, iss. 4, pp. 61–69. (in Russ.)].
 25. Токранов А. М. Особенности питания донных хищных рыб на западнокамчатском шельфе // Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32, вып. 2. С. 119–129. [Tokranov A. M. Features of feeding of bottom predaceous fishes in the western Kamchatka shelf. *Voprosy ikhtiologii*, 1992, vol. 32, iss. 2, pp. 119–129. (in Russ.)].
 26. Токранов А. М. Особенности биологии донных и придонных рыб различных семейств в прикамчатских водах : дис. в виде науч. докл. ... докт. биол. наук : 03.00.10. Владивосток, 2009. 83 с. [Tokranov A. M. *Osobennosti biologii donnykh i pridonnykh ryb razlichnykh semeistv v prikamchatskikh vodakh*. [dissertation]. Vladivostok, 2009, 83 p. (in Russ.)].
 27. Токранов А. М. Рогатковые рыбы рода *Myoxocephalus* (Cottidae) прикамчатских вод и проблемы использования их ресурсов // V Балтийский морской форум ; Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов : труды Всероссийской научной конференции, Калининград, 23–24 мая 2017 г. Калининград : Изд-во ФГБОУ ВО КГТУ, 2017. С. 75–80. [Tokranov A. M. Sculpins of the genus *Myoxocephalus* (Cottidae) in the waters off Kamchatka and problems of its resources exploitation. In: *V Baltiiskii morskoi forum: vodnye bioresursy, akvakul'tura i ekologiya vodoemov: trudy Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii*, Kaliningrad, 23–24 May, 2017. Kaliningrad: Izd-vo FGBOU VO KGTU, 2017, pp. 75–80. (in Russ.)].
 28. Турпаева Е. П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных // Труды Института океанологии АН СССР. 1953. Т. 7. С. 259–299. [Turpaeva E. P. Pitanie i pishchevye gruppirovki morskikh donnykh bespozvonochnykh. *Trudy Instituta okeanologii AN SSSR*, 1953, vol. 7, pp. 259–299. (in Russ.)].
 29. Ушаков П. В. Многощетинковые черви дальневосточных морей СССР. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1955. 445 с. [Ushakov P. V. *Mnogoshchetinkovye chervi dal'nevostochnykh morei SSSR*. Moscow ; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1955, 445 p. (in Russ.)].
 30. Фадеев Н. С. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. 366 с. [Fadeev N. S. *Spravochnik po biologii i promyslu ryb severnoi chasti Tikhogo okeana*. Vladivostok: TINRO-center, 2005, 366 p. (in Russ.)].
 31. Федоров В. В. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // Промысловые биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. / ред. Б. Н. Котенев. Москва : Изд-во ВНИРО, 2000. С. 7–41. [Fedorov V. V. Species composition, distribution and habitation depths of the Northern Kuril Islands fish and fish like species. In: *Commercial and biological studies of fishes in the*

- Pacific waters of the Kuril Islands and adjacent areas of the Okhotsk and Bering seas in 1992–1998* / B. N. Kotenev (Ed.). Moscow: VNIRO, 2000, pp. 7–41. (in Russ.).
32. Федоров В. В., Черешнев И. А., Назаркин М. В., Шестаков А. В., Волобуев В. В. *Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря*. Владивосток : Дальнаука, 2003. 204 с. [Fedorov V. V., Chereshev I. A., Nazarkin M. V., Shestakov A. V., Volobuev V. V. *Catalog of marine and freshwater fishes of the northern part of the Sea of Okhotsk*. Vladivostok: Dalnauka, 2003, 204 p. (in Russ.).]
 33. Черешнев И. А., Волобуев В. В., Хованский И. Е., Шестаков А. В. *Прибрежные рыбы северной части Охотского моря*. Владивосток : Дальнаука, 2001. 197 с. [Chereshev I. A., Volobuev V. V., Khovansky I. E., Shestakov A. V. *Coastal fishes of the northern part of the Sea of Okhotsk*. Vladivostok: Dal'nauka, 2001, 197 p. (in Russ.).]
 34. Чучукало В. И. *Питание и пищевые отношения nektona и nekto bentosa в дальневосточных морях*. Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. 484 с. [Chuchukalo V. I. *Pitanie i pishchevye otnosheniya nektona i nekto bentosa v dal'nevostochnykh moryakh*. Vladivostok: TINRO-center, 2006, 484 p. (in Russ.).]
 35. Шейко Б. А., Федоров В. В. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holoccephali – Целноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // *Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий* / ред.: Р. С. Моисеев, А. М. Токранов. Петропавловск-Камчатский : Камчатский печатный двор, 2000. Гл. 1. С. 7–69. [Sheiko B. A., Fedorov V. V. Class Cephalaspidomorphi – Stone eels. Class Chondrichthyes – Cartilaginous fishes. Class Holoccephali – “complete heads”. Class Osteichthyes – Bony fishes. In: *Catalog of vertebrates of Kamchatka and adjacent waters* / R. S. Moiseev, A. M. Tokranov (Eds). Petropavlovsk-Kamchatskii: Kamchatskii pechatnyi dvor, 2000, ch. 1, pp. 7–69. (in Russ.).]
 36. Amaoka K., Nakaya K., Yabe M. *The Fishes of Northern Japan*. Sapporo: Kita-Nihon Kaijo Center Co. Ltd, 1995, 390 p.
 37. Mecklenburg C. W., Mecklenburg T. A., Thorsteinson L. K. *Fishes of Alaska*. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2002, 1037 p.

FEEDING PATTERNS OF THE PLAIN SCULPIN *MYOXOCEPHALUS JAOK* (CUVIER, 1829) (COTTIDAE) AND ITS POSITION IN THE TROPHIC SYSTEM OF NEAR-KAMCHATKA WATERS^{*)}

A. M. Tokranov

Kamchatka Branch of Pacific Geographical Institute of FEB RAS, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russian Federation
E-mail: tok_50@mail.ru

Feeding patterns of the plain sculpin *Myoxocephalus jaok* in near-Kamchatka waters of the Sea of Okhotsk, the Bering Sea and Pacific Ocean are considered using materials collected during 1978–2008. This species of Cottidae is characterized by wide feeding spectra (over 100 nutritive objects); nonetheless, fishes (on average 64.1 %) and Decapoda (32.2 %) have the highest significance in its diet. The fishes include flatfish Pleuronectidae (24.3 % of food mass), Alaska pollock *Theragra chalcogramma* (14.4 %), Pacific sand lance *Ammodytes hexapterus* (9.5 %), and sculpins Cottidae (5.6 %). Decapoda include crabs from the family Majidae (22.4 %) (*Chionoecetes opilio* – 14.2 %, *Hyas coarctatus* – 8.1 %), and Atelecyclidae (4.7 %) (*Telmessus cheiragonus* – 4.5 %) and shrimps from the family Crangonidae (3.1 %). Seasonal, local, interannual, and age-related changes in food composition of the plain sculpin are considered. This species is a facultative ambush predator; it is characterized by a wide feeding spectra that permits it to use a considerable range of food components. In the trophic system of near-Kamchatka regions, units that form the biomass of the plain sculpin are determined.

Keywords: plain sculpin *Myoxocephalus jaok*; Cottidae; seasonal, local, interannual and age-related changes in food composition; facultative ambush predator; near-Kamchatka waters of Sea of Okhotsk, Bering Sea, Pacific Ocean

^{*)}Scientific communication on the materials of the reports of All-Russian conference with international participate, devoted to the 110th anniversary of Dr. Viktor Sergeevich Ivlev (1907–1964) and to the 100th anniversary of Dr. Irina Viktorovna Ivleva (1918–1992) “Prospects and directions of aquatic ecology development” (11–15 October, 2017, Sevastopol).

УДК 591.524.12:597.551.2(28)

ИЗУЧЕНИЕ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ЗАПОРОЖСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ДЛЯ РАСЧЁТА ЗАРЫБЛЕНИЯ ПЁСТРЫМ ТОЛСТОЛОБИКОМ^{*)}

© 2018 г. В. А. Яковенко, Е. Ю. Зайченко

Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, Днепр, Украина

E-mail: yakovenko_vla@ukr.net

Поступила в редакцию 30.12.2017; после доработки 16.06.2018;
принята к публикации 09.08.2018; опубликована онлайн 28.09.2018.

Описывается вертикальное распределение зоопланктона, что актуально для уточнения расчёта зарыбления Запорожского водохранилища пёстрым толстолобиком. Водохранилище — водоём комплексного использования, и одним из приоритетных его назначений является вылов рыбы. Зоопланктон — важнейший компонент кормовой базы рыб. Именно поэтому для повышения эффективности использования кормовой базы водохранилища путём зарыбления необходимы точные показатели количественного развития зоопланктона. Они в значительной степени зависят от глубины участков водоёма и могут существенно изменяться на разных слоях водной толщи. В то же время практически все исследования Запорожского водохранилища направлены на изучение показателей развития зоопланктона в поверхностном слое, что может исказить точность расчётов зарыбления водоёма рыбами-планктофагами. Поэтому целью работы было не только изучение вертикального распределения зоопланктона Запорожского водохранилища, но и расчёт его продукции и соответствующих норм зарыбления водоёма пёстрым толстолобиком. В летний и осенний периоды установлено неоднородное вертикальное распределение зоопланктона в обеих частях водохранилища. В верхней части водоёма максимум показателей развития зоопланктона отмечен в поверхностном и придонном слоях, в нижней — в поверхностном слое и на глубине 10 м. Поскольку условия верхней части водохранилища неблагоприятны для пёстрого толстолобика, а расчётная величина плотности посадки ($0,3 \text{ экз.} \cdot \text{га}^{-1}$) пренебрежимо мала, зарыбление указанным планктофагом данной части водоёма не предусматривается. При расчёте зарыбления на основе продукции зоопланктона в поверхностном слое, а не во всём столбе водной толщи, полученная почти двукратная переоценка (избыток составит 246,8 тыс. экз.) приведёт к экономическим убыткам в связи с отходом зарыбляемого материала вследствие недостатка пищевых ресурсов. Для эффективного использования зоопланктона как кормовой базы целесообразно зарыбление нижней части водохранилища двухлетками пёстрого толстолобика в количестве $19,1 \text{ экз.} \cdot \text{га}^{-1}$.

Ключевые слова: зоопланктон, вертикальное распределение, Запорожское водохранилище, продукция, зарыбление, пёстрый толстолобик, *Hypophthalmichthys nobilis*

Запорожское водохранилище, образованное плотиной Днепрогэс в 1931–1934 гг., — водоём комплексного назначения, а значит, помимо обеспеченности кормовыми ресурсами, на вылов рыбы влияют такие факторы, как питьевое водоснабжение, рекреационное использование, судоходство, сброс в водоём промышленных и коммунальных сточных вод и др. Поэтому промысловый вылов рыбы осуществляется лишь в нижней части водоёма (около с. Войсковое). Особенностью русла Днепра

^{*)}Статья по материалам докладов Всероссийской конференции с международным участием «Научные чтения, посвящённые 110-летию со дня рождения д. б. н., профессора Виктора Сергеевича Ивлева (1907–1964) и 100-летию со дня рождения д. б. н. Ирины Викторовны Ивлевой (1918–1992) «Перспективы и направления развития экологии водоёмов» (11–15 октября 2017 г., Севастополь).

на месте водохранилища является наличие двух частей: верхней (от г. Днепродзержинска до устья р. Самара) и нижней, бывшей порожистой (от устья р. Самара до г. Запорожье), каньонообразной, где р. Днепр протекает по разлому украинского кристаллического щита шириной 1,5–2,5 км [3].

Верхняя часть сохранила черты реки, трансформированной затоплением, со значительным течением, подвижными песчаными грунтами, небольшой и равномерной глубиной, многочисленными островами, с широкой террасированной долиной и развитой придаточной системой (большое количество рукавов, озёр и др.). Физико-химические параметры воды этой части довольно однообразны [13]. Кроме того, для верхней части водоёма характерно большое количество промышленных и хозяйственно-бытовых сточных вод, из-за чего она значительно загрязнена [3, 13]. Промышленные стоки угнетают развитие фито- и зоопланктона, а также зообентоса водохранилища и его притоков [18, 19, 28]. Хозяйственно-бытовые стоки способствуют развитию сапрофитных бактерий и бактерий группы кишечной палочки [3, 13]. Большая численность нефтеокисляющих бактерий указывает на значительную концентрацию в воде нефтепродуктов [27].

Средняя глубина в нижней части водохранилища в 3–4 раза больше, чем в верхней (глубина в медали возрастает с 10 м на границе частей до 60 м возле плотины Днепрогэс), скорость течения не превышает $0,5 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ даже в период весеннего половодья. Площадь островов и мелководий в нижней части очень небольшая, и эта часть не имеет разработанной террасированной долины.

Оценивая количественный состав зоопланктона, необходимо принимать во внимание его распределение во всех слоях водной толщи, а не только в поверхностном. Между тем подавляющее большинство работ посвящено исследованию количественных показателей зоопланктона водохранилищ и озёр Украины в поверхностном слое. В днепровских водохранилищах вертикальное распределение зоопланктона профундали исследовалось В. А. Яковенко [14], а литорального зоопланктона — В. М. Трохимцом с соавторами [12]. В то же время имеются многочисленные работы по вертикальному распределению зоопланктона водоёмов России [4, 11, 29] и других стран [15, 17, 21, 23, 24].

С практической точки зрения показатели численности и биомассы зоопланктона на разных глубинах водной толщи необходимы для точного расчёта зарыбления водоёма пёстрым толстолобиком *Hypophthalmichthys nobilis* (Richardson, 1845), являющимся основным зоопланктофагом и имеющим промысловое значение. Несмотря на обильные запасы зоопланктона [14, 19] в Запорожском водохранилище, вылов пёстрого толстолобика составляет в среднем $4,1 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ (10 %). В выловах доминируют карась серебряный (26 %) и плотва (20 %) [19]. Это свидетельствует о недостаточном использовании кормовой базы в виде зоопланктона, даже с учётом питания других зоопланктофагов. Взрослый толстолобик из-за высокой скорости плавания и требовательности к наличию большого объёма водной толщи обитает преимущественно в профундали водохранилища, тогда как молодь рыб сосредоточена и питается в литоральной зоне. Поэтому для расчёта зарыбления водохранилища пёстрым толстолобиком необходимы показатели развития зоопланктона, прежде всего в глубоководной части водоёма. Зарыбление водохранилища пёстрым толстолобиком осуществляется ежегодно в нижней части водоёма: она, вследствие большой глубины, характеризуется крайне низкой скоростью течения, что создаёт хорошие предпосылки для развития зоопланктона. Этому благоприятствует также отсутствие промышленных предприятий в данной части водоёма. Между тем наличие промышленных стоков, сосредоточенных в верхней части водохранилища, способствует снижению темпов развития толстолобика и накоплению в рыбе токсических веществ [13, 19]. Тем не менее *Hypophthalmichthys nobilis* вылавливается и в верхней части водохранилища. Поэтому для точного расчёта зарыбления пёстрым толстолобиком необходимо исследование вертикального распределения зоопланктона как в верхней, так и в нижней части водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы отбирали в апреле, июле и сентябре 2017 г. батометром Паталаса объёмом 5 л в трёх повторностях в верхней части водохранилища (о. Монастырский) ($48^{\circ}27'58''\text{N}$, $35^{\circ}04'27''\text{E}$) от поверхности до дна через 1 м, а в нижней части водохранилища (около с. Войсковое) ($48^{\circ}10'17''\text{N}$, $35^{\circ}09'57''\text{E}$) — от поверхности до дна через каждые 5 м (рис. 1).

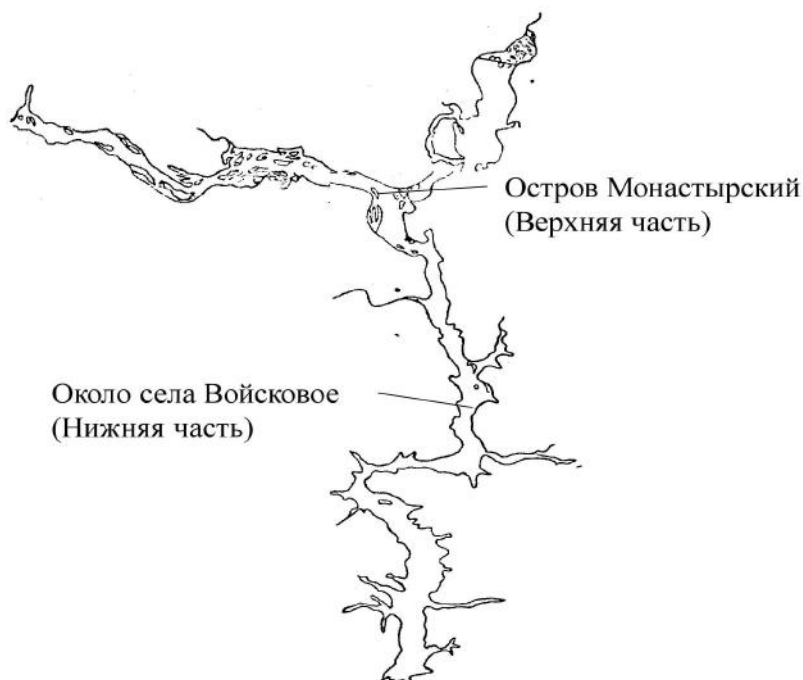


Рис. 1. Участки отбора проб зоопланктона в Запорожском водохранилище

Fig. 1. The sites of zooplankton sampling in the Zaporozhskoye Reservoir

Отобранный материал процеживали через планктонную сеть Апштейна с ячейкой размером 64 мкм и фиксировали 4%-ным формалином. Фиксированные пробы отстаивали в течение суток в мерном цилиндре для осаждения организмов зоопланктона. Количественный подсчёт и первичное определение видового состава зоопланктона проводили в камере Богорова с использованием бинокулярного стереомикроскопа МБС-1 [8]. Науплии и ювенильные стадии веслоногих ракообразных, а также молодёжь ветвистоусых ракообразных подсчитывали отдельно. Дальнейшее уточнение видового состава осуществляли под микроскопом МБД-1. Длину тела гидробионтов измеряли с помощью объектного микрометра. При камеральной обработке материала ветвистоусых рачков и коловраток определяли до вида по [5, 6, 7]. До вида определяли особей IV–VI копепоидных стадий веслоногих ракообразных, длина которых составляла более 70 % длины взрослых гидробионтов. При этом для циклопид использовали определитель [9], а для каланоид — [2]. Продукция зоопланктона рассчитывалась отдельно для пелагиали верхней и нижней частей Запорожского водохранилища. Продукцию отдельных групп зоопланктона рассчитывали по физиологическому методу с поправкой на температуру, согласно уравнению Вант-Гоффа [1]. Коэффициенты использования ассимилированной пищи на образование продукции составляли 0,3 для *Copepoda* и *Asplanchna* и 0,4 для *Cladocera* и *Rotifera* [1]. Общую продукцию зоопланктона определяли с учётом рациона хищников. Принимая в расчёт продукцию зоопланктона, определяли потенциальную рыбопродуктивность пёстрого толстолобика, которая может быть создана за счёт зоопланктона. Величина выедания зоопланктона рыбами принималась равной 80 %, а кормовой коэффициент — 6 [10]. Значения скорости течения взяты из [3]. Для измерения температуры использовался термометр Reuben heaton thermometer, прикреплявшийся

к батометру изнутри. Расчёт продукции зоопланктона водохранилища проведён для общепринятых площадей и глубин плёсов (профундали) верхней и нижней частей водохранилища [13].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время в Запорожском водохранилище доминантными являются виды коловраток (Rotifera): *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766, *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832, *Keratella cochlearis* Gosse, 1851, *Keratella quadrata* Müller, 1786; ветвистоусых ракообразных (Cladocera): *Alona rectangula* Sars, 1861, *Bosmina longirostris* Müller, 1776, *Chydorus sphaericus* Müller, 1776, *Podonevadne trigona* Sars, 1897; веслоногих ракообразных (Copepoda): *Acanthocyclops americanus* Marsh, 1893, *Eurytemora affinis* Poppe, 1880, *Eurytemora velox* Lilljeborg, 1853, *Heterocope caspia* Sars, 1897; а также велигеры моллюсков рода *Dreissena*. Все указанные доминантные виды имеют маленький размер, и даже такие относительно крупные веслоногие ракообразные, как *Eurytemora affinis*, *Eurytemora velox* и *Heterocope caspia*, представлены преимущественно мелкими особями. Основные причины такой размерности зоопланктонных организмов — эвтрофикация и цветение синезелёных водорослей: это приводит к замещению крупных видов малыми, являющимися более адаптированными формами из-за своего короткого жизненного цикла [25]. Также в нижней части водохранилища встречались виды *Daphnia cucullata* Sars, 1862 и *Daphnia hyalina* Leydig, 1860, не обнаруженные в пробах верхней части. Это связано, вероятно, с тем, что данные виды являются лимнофилами [3, 7, 17] и получают достаточное развитие в благоприятных озероподобных условиях нижней части водоёма.

В апреле в профундали обеих частей Запорожского водохранилища было зафиксировано 19 видов зоопланктона (из них 12 видов коловраток, 4 — ветвистоусых ракообразных, 3 — веслоногих ракообразных), а также 1 вид меропланктона (стадия велигера рода *Dreissena*). На фоне цветения водоросли *Melosira islandica* Müll, 1906 и интенсивного весеннего перемешивания вертикальное распределение численности и биомассы зоопланктона в верхней части водохранилища было равномерным (рис. 2). На разных глубинах водного столба численность зоопланктона колебалась от 8,9 до 26,7 тыс. экз.·м⁻³ (в среднем — $(19,2 \pm 5,6)$ тыс. экз.·м⁻³), а биомасса — от 12,0 до 44,8 мг·м⁻³ (в среднем — $(28,5 \pm 11,1)$ мг·м⁻³). Незначительное снижение численности планктофауны наблюдалось на глубине 4 м, однако на глубине 5 м, и особенно 6 м (придонный слой), показатели развития зоопланктона возрастали за счёт развития здесь придонных форм веслоногих ракообразных *Diacyclops bicuspidatus* Claus, 1857 и *Eucyclops macruroides* Lilljeborg, 1901, а также, частично, — за счёт развития придонных коловраток *Philodina citrina* Ehrenberg, 1832 и *Rotaria rotatoria* Pallas, 1766. В придонном слое численность и биомасса зоопланктона оказались максимальными. В среднем, для всего водного столба, доли веслоногих ракообразных и коловраток от общей численности зоопланктона были сопоставимыми — 57,5 и 40,5 % соответственно. По сравнению с долей по численности зоопланктона, доля веслоногих ракообразных по биомассе возрастала до 85,8 %, а коловраток — снижалась до 9,4 % за счёт большей индивидуальной массы тела веслоногих.

Отмечена определённая степень приуроченности науплиев, ювенильных веслоногих ракообразных и доминирующих планктонных коловраток *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata*, *Notholca acuminata* Ehrenberg, 1832, *Notholca squamula* Müller, 1786, *Polyarthra dolichoptera* Idelson, 1925, *Synchaeta oblonga* Ehrenberg, 1832 к поверхностным слоям, а придонных коловраток и взрослых форм ракообразных — к придонным. Это не вызывало заметной разницы между показателями развития зоопланктона на разных глубинах. Равномерное распределение численности и биомассы планктофауны в данной части водохранилища объясняется не только весенним перемешиванием, но и небольшой глубиной, относительно высокой скоростью течения (до 0,3 м·с⁻¹) [3, 13] и гомотермией (табл. 1). Все эти факторы исключают наличие градиентов численности или биомассы зоопланктона на разных слоях водной толщи.

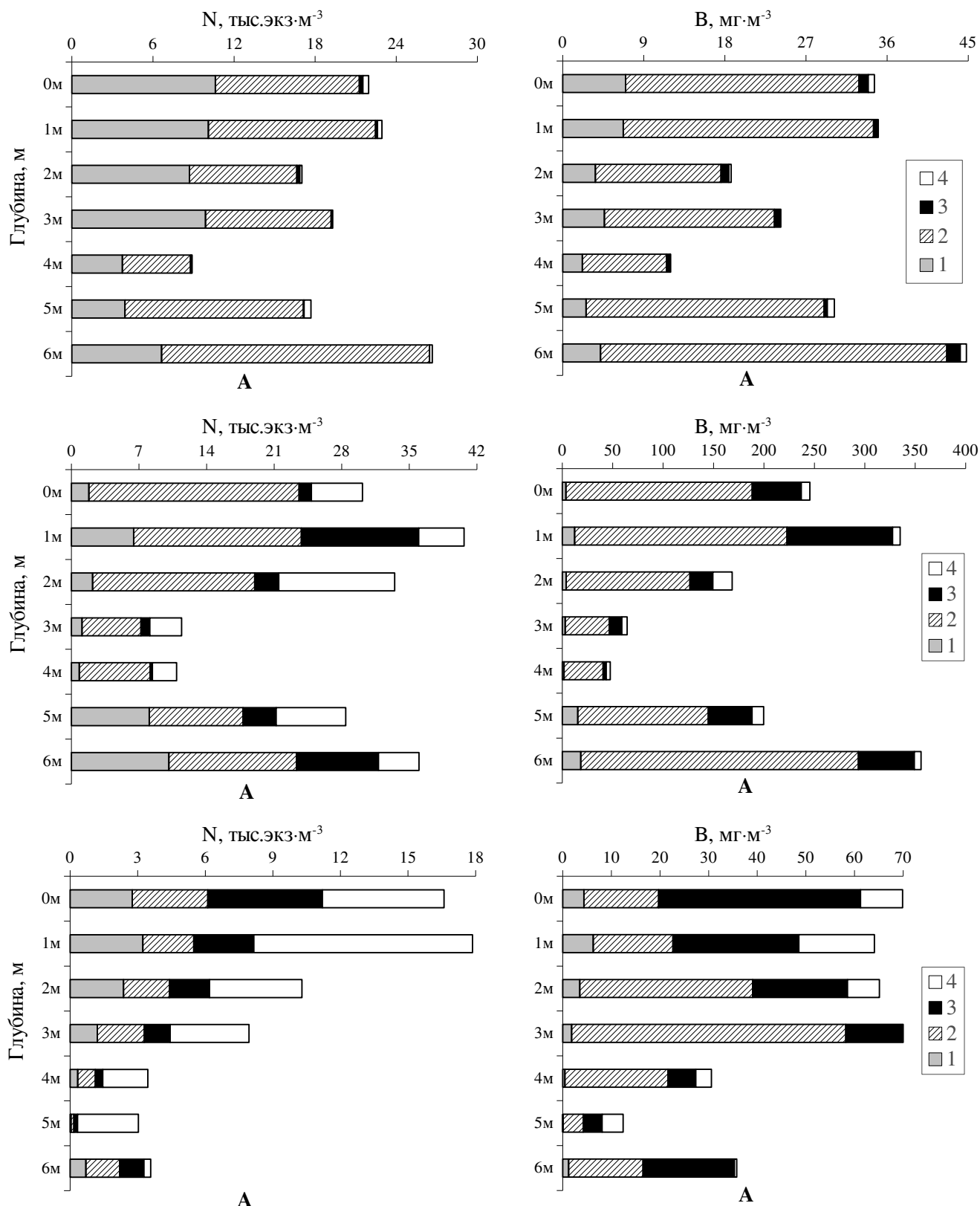


Рис. 2. Вертикальное распределение численности (N) и биомассы (B) зоопланктона верхней части Запорожского водохранилища в апреле (А–Б), июле (В–Г) и сентябре (Д–Е) 2017 г. 1 — Rotifera, 2 — Copepoda, 3 — Cladocera, 4 — велигеры *Dreissena*

Fig. 2. Vertical distribution of abundance (N) and biomass (B) of zooplankton in the upper section of the Zaporozhskoye Reservoir in April (А–Б), July (В–Г) and September (Д–Е) in 2017. 1 – Rotifers, 2 – Copepoda, 3 – Cladocera, 4 – *Dreissena veligers*

Таблица 1. Температура воды (°C) на различных глубинах частей Запорожского водохранилища
Table 1. Water temperature (°C) at different depths of the Zaporozhskoye Reservoir sections

Верхняя часть водохранилища				Нижняя часть водохранилища			
Глубина, м	15 апреля	2 июля	17 сентября	Глубина, м	15 апреля	2 июля	17 сентября
0	9	25	21	0	9	26	21
1	9	25	21	5	9	25	21
2	9	24	21	10	9	21	21
3	9	23	21	15	9	19	20
4	9	22	21	20	9	18	20
5	9	22	21	25	9	16	20
6	9	22	20	30	9	16	19

В июле в профундали обеих частей Запорожского водохранилища было зафиксировано 57 видов зоопланктона (из них 25 видов коловраток, 12 — веслоногих ракообразных, 20 — ветвистоусых ракообразных), а также 1 вид меропланктона (стадия велигера рода *Dreissena*).

В верхней части водоёма численность зоопланктона в разных слоях водной толщи колебалась от 10,9 до 40,7 тыс. экз.·м⁻³ (в среднем — (27,3 ± 11,7) тыс. экз.·м⁻³), а биомасса — от 47,6 до 355,8 мг·м⁻³ (в среднем — (202,4 ± 120,5) мг·м⁻³). Максимум численности и биомассы зоопланктона отмечен в поверхностном (0–2 м) и придонном слоях (см. рис. 2). В поверхностном слое доминировали *Euchlanis dilatata*, *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata*, *Polyarthra dolichoptera*, *Polyarthra vulgaris* Carlin, 1943, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Podonevadne trigona*, *Acanthocyclops americanus*, *Eurytemora affinis*, *Eurytemora velox*, *Heterocope caspia*, *Thermocyclops oithonoides* Sars, 1863, а также велигеры *Dreissena*. С увеличением глубины количественные показатели зоопланктона снижались. Высокое значение биомассы зоопланктона в придонном слое (6 м) было обусловлено наличием большого количества крупных циклопов (*Acanthocyclops americanus*, *Acanthocyclops vernalis* Fischer, 1853, *Macrocyclops albidus* Jurine, 1820, *Mesocyclops leuckarti* Claus, 1857), имеющих большую индивидуальную массу. В среднем, для всего водного столба, веслоногие ракообразные были доминирующей группой как по численности (54 %), так и по биомассе (71,8 %). Коловратки занимали второе место по численности (12,8 %), а ветвистоусые ракообразные — по биомассе (18,3 %). Вследствие малой глубины и высокой скорости течения, в верхней части водохранилища температура слабо изменяется по слоям водной толщи (см. табл. 1), а расслоение на эпи-, мета- и гипolimнион отсутствует даже в летний период, что исключает наличие градиентов численности или биомассы зоопланктона.

В осенний период в профундали обеих частей водохранилища зафиксировано 40 видов зоопланктеров (17 коловраток, 9 веслоногих ракообразных, 14 ветвистоусых ракообразных) и 1 вид меропланктона (велигеры *Dreissena*). В верхней части водоёма численность зоопланктона по слоям водного столба колебалась от 3 до 17,9 тыс. экз.·м⁻³ (в среднем — (9 ± 6,3) тыс. экз.·м⁻³), а биомасса — от 12,4 до 88,4 мг·м⁻³ (в среднем — (52,3 ± 26,6) мг·м⁻³). Максимум численности зоопланктона приходился на поверхностный слой 0–1 м, а биомасса распределялась равномерно, заметно снижаясь лишь на глубине 5 м. Если в поверхностном слое доминировали виды *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata*, *Alona rectangula*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Oxyurella tenuicaudis* Sars, 1862, а также велигеры *Dreissena*, то в средних и глубинных слоях — *Acanthocyclops americanus* и *Thermocyclops oithonoides*. По численности наибольшей была доля велигеров (47,0 %) и веслоногих ракообразных (21,5 %), по биомассе доминировали веслоногие (44,8 %) и ветвистоусые ракообразные (37,6 %). Таким образом, в осенний период наибольшая разница численности зоопланктеров между смежными слоями водной толщи отмечена для мелких ветвистоусых ракообразных, концентрировавшихся в поверхностном слое. В нижней части водохранилища в весенний период показатели развития зоопланктона были сопоставимы с таковыми в верхней части (рис. 3),

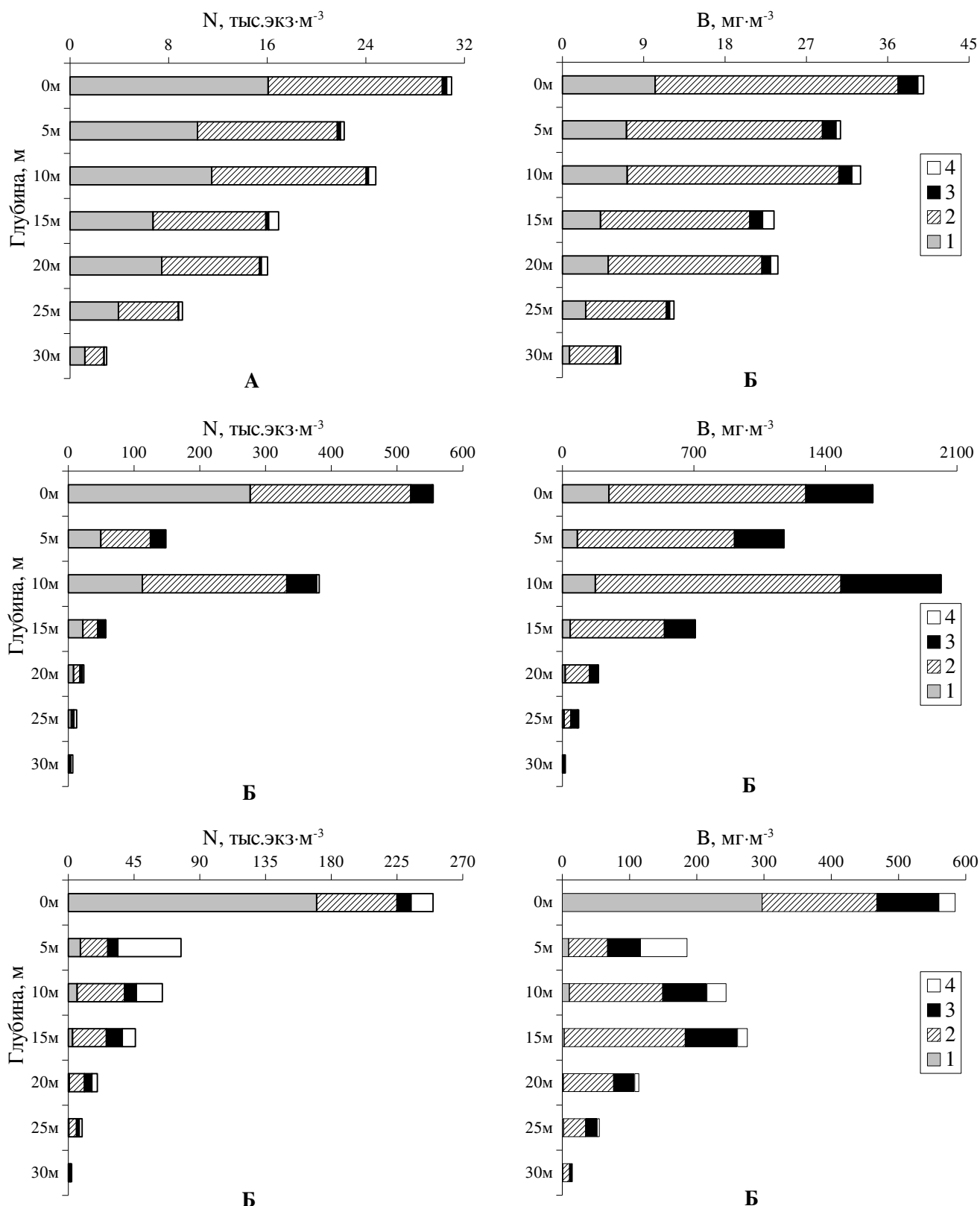


Рис. 3. Вертикальное распределение численности (N) и биомассы (B) зоопланктона нижней части Запорожского водохранилища в апреле (А–Б), июле (В–Г) и сентябре (Д–Е) 2017 г. 1 — Rotifera, 2 — Copepoda, 3 — Cladocera, 4 — велигеры *Dreissena*

Fig. 3. Vertical distribution of abundance (N) and biomass (B) of zooplankton in the lower section of the Zaporozhskoye Reservoir in April (А–Б), July (В–Г) and September (Д–Е) in 2017. 1 – Rotifers, 2 – Copepoda, 3 – Cladocera, 4 – *Dreissena* veligers

однако вертикальное распределение зоопланктона в нижней части было более неравномерным, чем в верхней. Численность зоопланктона колебалась от 3 до 31 тыс. экз. $\cdot$ м⁻³ (в среднем — $(17,6 \pm 9,5)$ тыс. экз. $\cdot$ м⁻³), а биомасса — от 6,5 до 40 мг $\cdot$ м⁻³ (в среднем — $(24,3 \pm 11,7)$ мг $\cdot$ м⁻³). Основу численности зоопланктона составляли веслоногие ракообразные (50,8 %) и коловратки (45,0 %), биомассы — веслоногие ракообразные (71,8 %). На глубине 0 и частично 5 м концентрировались коловратки, науплии веслоногих ракообразных и малочисленные представители ветвистоусых ракообразных — *Bosmina longirostris* и *Chydorus sphaericus*. В более глубоких слоях водной толщи увеличивалась доля взрослых особей веслоногих ракообразных — *Acanthocyclops americanus*, *Diacyclops bicuspidatus*, *Eucyclops serrulatus* Fischer, 1851 и *Mesocyclops leuckarti*. Таким образом, в условиях равномерного распределения температуры во время цветения *Melosira islandica* всё же происходило некоторое снижение количественных показателей планктофауны в направлении от поверхности ко дну. Это явление было связано, вероятно, с уменьшением интенсивности освещения по мере увеличения глубины и с положительным фототропизмом, присущим коловраткам, кладоцерам и молоди копепоид [15, 22]. Также Гроссер и др. [21] установили явление тропизма кладоцер (color dances), обусловленное не видимым светом в целом, а узким диапазоном, соответствующим цвету скоплений водорослей.

В июле на разных глубинах в нижней части водоёма численность зоопланктона колебалась от 6,9 до 554,9 тыс. экз. $\cdot$ м⁻³ (в среднем — $(169,3 \pm 215,6)$ тыс. экз. $\cdot$ м⁻³), а биомасса — от 15,8 до 2016,4 мг $\cdot$ м⁻³ (в среднем — $(835,8 \pm 800,4)$ мг $\cdot$ м⁻³). Наибольшие численность и биомасса отмечены на глубинах от 0 до 10 м. Количественные показатели зоопланктона намного превышали таковые в верхней части в первую очередь благодаря уменьшению скорости течения в нижней, бывшей порожистой, части водохранилища (в среднем — $0,05$ м $\cdot$ с⁻¹) вследствие существенного увеличения глубины. Данный эффект отмечен как в Запорожском водохранилище, так и в других водоёмах [3, 11, 17]. Ещё одной причиной более низких показателей развития зоопланктона в верхней части водоёма может быть влияние промышленных сточных вод, насыщенных тяжёлыми металлами и нефтепродуктами [14, 19, 27]. Доля коловраток в общей численности зоопланктона снижалась в направлении от поверхности к придонному слою, а веслоногих ракообразных — наоборот, возрастала.

Наибольшего количественного развития в поверхностном слое достигали *Asplanchna brightwelli* Gosse, 1850, *Bipalpus hudsoni* Imhof, 1891, *Euchlanis dilatata*, *Polyarthra vulgaris*, *Synchaeta oblonga*, *Bosmina longirostris*, *Corniger maeoticus* Pengo, 1879, *Daphnia cucullata*, *Podonevadne trigona*, *Eurytemora affinis*, *Eurytemora velox*, а также ювенильные веслоногие ракообразные. Например, численность вида *Polyarthra vulgaris* в слое 0–5 м колебалась от 3,7 до 173 тыс. экз. $\cdot$ м⁻³, науплиев веслоногих ракообразных — от 42,3 до 162,6 тыс. экз. $\cdot$ м⁻³. Для нижней части водохранилища отмечена положительная корреляция численности зоопланктона и температуры в июле ($r = 0,78$). В среднем, для водного столба, доли коловраток и веслоногих ракообразных от общей численности зоопланктона были сходными — 39,3 и 36,7 % соответственно. Для всего водного столба основу биомассы зоопланктона составляли веслоногие (66,3 %) и ветвистоусые (22,1 %) ракообразные; первые доминировали во всех слоях. В придонном слое численность и биомасса зоопланктона оказались минимальными (очевидно, вследствие недостатка питания и кислорода для зоопланктона); данное явление нередко отмечается в литературе [11, 24, 29]. После незначительного спада на глубине 5 м возрастание биомассы зоопланктона на глубине 10 м связано, вероятно, с эффектом второго дна, возникающим вследствие резкого перепада температуры (см. табл. 1). Эффект второго дна также отмечается в литературе [3, 4, 11, 23], в данном слое происходит концентрация взрослых особей. Так, в 1960-е гг. резкое возрастание показателей развития зоопланктона наблюдалось на глубине 15 м [3]. Концентрацией больших по биомассе зоопланктеров на данной глубине можно объяснить отсутствие достоверной корреляции между биомассой зоопланктона и температурой ($r = -0,42$). В июле в нижней части водохранилища отмечено расслоение на эпилимнион (глубина от 0 до 5 м), металимнион (от 5 до 10 м) и гиполимнион (ниже 10 м). Для июля характерны резкие

скачки температуры, часто возникающие на глубинах 8–15 м [3]. В данном месяце в нижней части водоёма перепад температуры в этом слое приводил к заметному снижению количественных показателей зоопланктона на горизонтах ниже 10 м. Ещё одним фактором, обуславливающим более низкую биомассу зоопланктона поверхностного слоя по сравнению с таковой на глубине 10 м, может быть цветение синезелёных водорослей, токсины которых, накапливаясь, оказывают аллелопатическое угнетающее воздействие на зоопланктон [16, 20]. Несмотря на способность доминантных видов зоопланктона питаться как синезелёными водорослями, так и микроорганизмами, размножающимися в условиях детритной пищевой цепи, а также несмотря на резистентность к токсинам синезелёных водорослей [26], слишком высокая концентрация последних в условиях водохранилища летом [28] вполне может создавать токсические условия для зоопланктона в поверхностном слое водной толщи.

В осенний период в поверхностном слое нижней части водоёма доминирующими как по численности, так и по биомассе были виды *Asplanchna brightwelli*, *Bipalpus hudsoni*, *Filinia longiseta* Ehrenberg, 1834, *Keratella cochlearis*, *Polyarthra vulgaris*, *Pompholyx complanata* Gosse, 1851, *Synchaeta oblonga*, *Bosmina coregoni* Müller, 1867, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Podonevadne trigona*, науплии и ювенальные формы веслоногих ракообразных, велигеры *Dreissena*. В литературе также есть упоминания о преобладании более мелких зоопланктонных организмов в поверхностном слое [24, 29]. Преобладание в сообществе зоопланктона мелких видов и молоди веслоногих ракообразных, которые интенсивно развивались и концентрировались в поверхностном слое, приводило к огромной разнице, прежде всего по численности, между поверхностным слоем 0 м (170 тыс. экз.·м⁻³) и нижележащими слоями водного столба (от 0,32 до 8,31 тыс. экз.·м⁻³). В среднем, вдоль всего водного столба, по численности наибольшей была доля веслоногих ракообразных (42,3 %), а по биомассе доминировали веслоногие (53,6 %) и ветвистоусые (25,5 %) ракообразные.

Исходя из полученных показателей вертикального распределения численности и биомассы зоопланктона верхней и нижней частей Запорожского водохранилища в апреле, июле и сентябре, была рассчитана продукция зоопланктона для весеннего, летнего и осеннего сезонов соответственно (рис. 4).

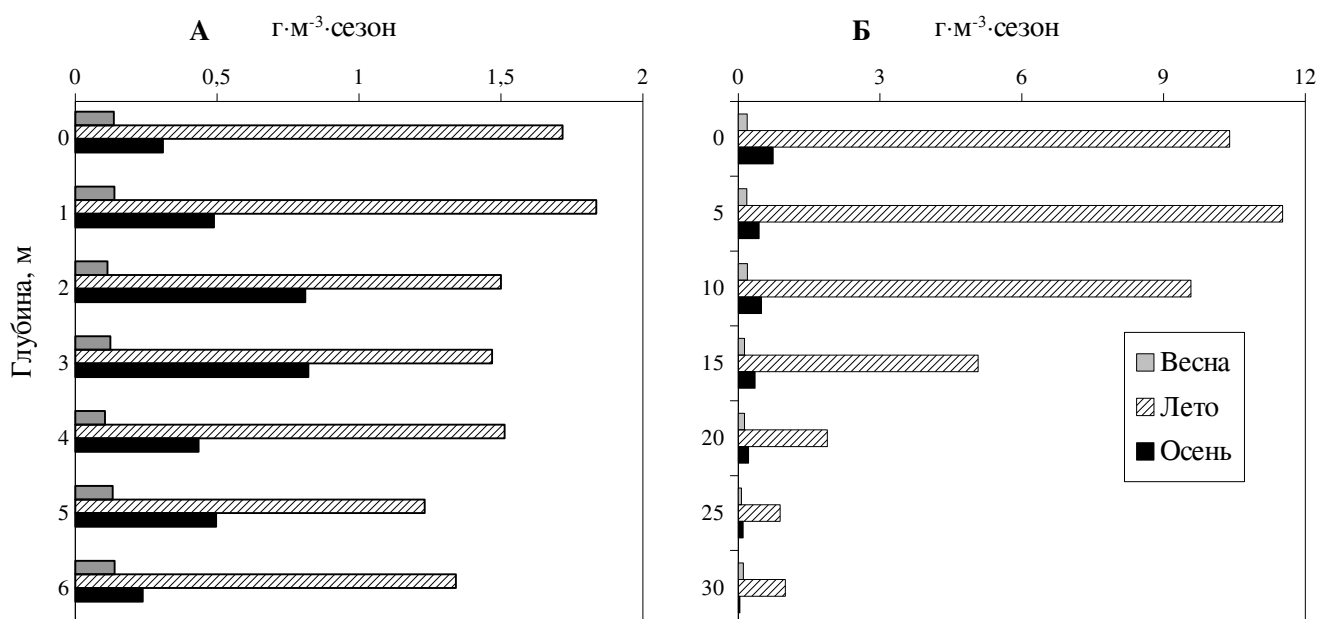


Рис. 4. Вертикальное распределение продукции зоопланктона Запорожского водохранилища. А — верхняя часть, Б — нижняя часть

Fig. 4. Vertical distribution of zooplankton production of the Zaporozhskoye Reservoir. A — upper section, Б — lower section

Для максимальной точности использован физиологический метод, который, в отличие от применения известных из литературы коэффициентов P/B , позволяет рассчитать продукцию зоопланктона с учётом конкретных средних размеров его видов, обнаруженных в водоёме. Вычисленная средняя по глубинам продукция зоопланктона верхней части водохранилища составила $0,127 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ весной, $1,515 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ летом и $0,514 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ осенью. С учётом среднего процента выедания зоопланктона (80 %) и усвоения шестой части зоопланктона [10] при средней глубине верхней части Запорожского водохранилища 5 м [3] потенциальная продукция рыб-планктофагов за счёт запасов зоопланктона верхней части водохранилища составляет $14,4 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. В настоящее время вылов пёстрого толстолобика в водохранилище равен в среднем $4,1 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. С учётом того, что треть от общего объёма выедания зоопланктона рыбами-планктофагами составляет его потребление толстолобиком, продукция пёстрого толстолобика за счёт запасов зоопланктона верхней части водохранилища может достичь показателя $4,79 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. Процент выживания двухлеток толстолобика выше (в первую очередь вследствие меньшего поедания их хищными рыбами по сравнению с поеданием молоди), а значит, целесообразно зарыблять водоём именно двухлетками. С учётом того, что среднего товарного веса $2,4 \text{ кг}$ толстолобик достигает за 2 года, можно сказать, что расчётное количество двухлеток для зарыбления составит $\Pi = \frac{4,8-4,1}{2,4} = 0,3 \text{ экз.} \cdot \text{га}^{-1}$. Таким образом, полученное значение потенциальной рыбопродуктивности пёстрого толстолобика за счёт зоопланктона ($4,79 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$) очень близко к реальному объёму вылова *Hypophthalmichthys nobilis* в водоёме. Зарыбление пёстрым толстолобиком верхней части водохранилища не рекомендуется из-за её загрязнённости и из-за относительно высокой скорости течения.

Средняя продукция зоопланктона водного столба нижней части Запорожского водохранилища составила $0,144 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ весной, $5,764 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ летом и $0,342 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ осенью. Приняв в расчёт среднюю глубину нижней части водоёма (18 м [3]), а также вышеуказанные пропорции выедания зоопланктона и его усваивания, можно заключить, что потенциальная продукция рыб-планктофагов за счёт запасов зоопланктона нижней части водохранилища составляет $150 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. С учётом того, что доля выедания зоопланктона толстолобиком составляет треть от его выедания всеми рыбами-планктофагами, продукция *Hypophthalmichthys nobilis* за счёт запасов зоопланктона нижней части водохранилища может составить $50 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. Таким образом, в нижней части водохранилища целесообразно зарыбление двухлетками пёстрого толстолобика в количестве $\frac{50-4,1}{2,4} = 19,1 \text{ экз.} \cdot \text{га}^{-1}$.

Для сравнения: продукция зоопланктона поверхностного слоя нижней части Запорожского водохранилища составила $0,189 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ весной, $10,399 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ летом и $0,739 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ осенью. Если принимать в расчёт продукцию зоопланктона лишь в поверхностном слое, то с учётом глубины водоёма и пропорции выедания и усваивания зоопланктона потенциальная продукция всех рыб-планктофагов за счёт запасов зоопланктона нижней части водохранилища составит $271,8 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$, а потенциальная продукция пёстрого толстолобика — $90,6 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. При этом рекомендуемая величина зарыбления толстолобиком составит $\frac{90,6-4,1}{2,4} = 36 \text{ экз.} \cdot \text{га}^{-1}$, что значительно выше средней величины зарыбления, полученной на основании средней продукции зоопланктона во всём водном столбе. При перерасчёте на площадь нижней части Запорожского водохранилища ($14\,607 \text{ га}$ [3]) разница величин зарыбления пёстрым толстолобиком оказывается существенной: 279 тыс. экз. на весь водоём (исходя из количественных показателей зоопланктона во всём столбе водной толщи) против 525,8 тыс. экз. (исходя из численности и биомассы зоопланктона в поверхностном слое). Таким образом, избыток зарыбления пёстрым толстолобиком составит 246,8 тыс. экз., что приведёт к экономическим убыткам в связи с отходом зарыбляемого материала вследствие недостатка кормовой базы — зоопланктона.

Выводы:

1. Видовой состав зоопланктона обеих исследованных частей водохранилища был сходным, лишь виды *Daphnia cucullata* и *Daphnia hyalina* встречались исключительно в нижней части. Весной было идентифицировано 20 видов зоопланктона и меропланктона, летом — 58, осенью — 41.

2. Весной вертикальное распределение зоопланктона обеих частей водохранилища было равномерным, с незначительным возрастанием количественных показателей в придонном слое благодаря развитию циклопид.
3. Летом в обеих частях водохранилища отмечены характерные максимумы развития зоопланктона. Более высокие показатели и более выраженная неравномерность вертикального распределения зоопланктона с колебаниями биомассы от 15,8 до 2016,4 мг·м⁻³ были отмечены в нижней (более глубокой) части водохранилища, с концентрацией организмов в поверхностном слое и на глубине 10 м. В летний период для данной части водоёма отмечена положительная корреляция между численностью зоопланктона и температурой ($r = 0,78$). В верхней части водоёма колебания биомассы зоопланктона составляли от 47,6 до 355,8 мг·м⁻³, с наибольшими показателями развития в поверхностном и придонном слоях.
4. Осенью также наблюдались высокие показатели развития зоопланктона и более значительная неравномерность его распределения в нижней части водохранилища. Наиболее сильные колебания были характерны для численности (от 0,32 до 170 тыс. экз.·м⁻³), однако корреляция численности или биомассы зоопланктона с температурой отсутствовала. В верхней части водоёма не наблюдалось выраженной неравномерности распределения, максимум численности зоопланктона приходился на поверхностный слой 0–1 м, а биомасса распределялась равномерно, заметно снижаясь лишь на глубине 5 м.
5. Во все сезоны в обеих частях водоёма мелкие организмы зоопланктона (планктонные коловратки, науплии и ювенильные веслоногие ракообразные) были приурочены к поверхностным слоям, а придонные коловратки и взрослые формы ракообразных — к придонным. Данная характерная особенность распределения в наибольшей степени проявлялась осенью.
6. Для эффективного использования кормовой базы в виде зоопланктона целесообразно зарыбление водохранилища двухлетками пёстрого толстолобика в количестве 19,1 экз.·га⁻¹ для нижней части водоёма. Из-за загрязнённости верхней части водохранилища и из-за относительно высокой скорости течения зарыбление пёстрым толстолобиком данной части водоёма не рекомендуется. Расчёт зарыбления указанным планктофагом на основе продукции зоопланктона в поверхностном слое, а не во всём столбе водной толщи нижней части водохранилища, показал: полученная почти двукратная переоценка (избыток составит 246,8 тыс. экз.) приведёт к экономическим убыткам из-за отхода зарыбляемого материала вследствие недостатка кормовой базы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. *Продукционная гидробиология*. Санкт-Петербург : Наука, 2013. 339 с. [Alimov A. F., Bogatov V. V., Golubkov S. M. *Produktsionnaya gidrobiologiya*. Sankt-Petersburg: Nauka, 2013, 339 p. (in Russ.)].
2. Боруцкий Е. В., Степанова Л. А., Кос М. С. *Определитель Calanoida пресных вод СССР*. Ленинград : Наука, 1991. 504 с. [Borutskiy Ye. V., Stepanova L. A., Kos M. S. *Opredelitel' Calanoida presnykh vod SSSR*. Leningrad: Nauka, 1991, 504 p. (in Russ.)].
3. Дворецкий А. И., Рябов Ф. П., Емец Г. П., Галинский В. Л., Загубиженко Н. И. *Запорожское водохранилище*. Днепропетровск : Днепропетр. нац. ун-т, 2000. 170 с. [Dvoretskiy A. I., Ryabov F. P., Yemets G. P., Galinsky V. L., Zagubizhenko N. I. *Zaporozhskoe vodokhranilishche*. Dnepropetrovsk: Dnepropetr. nats. un-t, 2000, 170 p. (in Russ.)].
4. Крылов А. В., Цветков А. И., Малин М. И. Вертикальное распределение зоопланктона малой реки // *Поволжский экологический журнал*. 2009. № 1. С. 47–53. [Krylov A. V., Tsvetkov A. I., Malin M. I. Vertical distribution of the zooplankton of a small river. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2009, iss. 1, pp. 47–53. (in Russ.)].
5. Кутикова Л. А. *Бделлоидные коловратки фауны России*. Москва : Тов-во науч. изд. КМК, 2005. 305 с. [Kutikova L. A. *Bdelloidnyye kolovratki fauny Rossii*. Moscow: Tov-vo nauch. izd. KMK, 2005, 305 p. (in Russ.)].

6. Кутикова Л. А. *Коловратки фауны СССР*. Ленинград : Наука, 1970. 744 с. [Kutikova L. A. *Kolovratki fauny SSSR*. Leningrad: Nauka, 1970, 744 p. (in Russ.)].
7. Мануйлова Е. Ф. *Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР*. Москва ; Ленинград : Наука, 1964. 328 с. [Manuilova E. F. *Vetvistousyye rachki (Cladocera) fauny SSSR*. Moscow ; Leningrad: Nauka, 1964, 328 p. (in Russ.)].
8. *Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод* / ред. В. Д. Романенко. Київ, 2006. 628 с. [Metody hidroekologichnykh doslidzhen' poverkhnevyykh vod / V. D. Romanenko (Ed.). Kiev, 2006, 628 p. (in Ukrainian)].
9. Монченко В. І. *Щелепнороті циклоподібні, циклопи (Cyclopoidae)*. Київ : Наукова думка, 1974. 452 с. (Фауна України ; т. 27, вып. 3). [Monchenko V. I. *Shchelepnoroti tsyklopodibni, tsyklopi (Cyclopoidae)*. Kiev: Naukova dumka, 1974, 452 p. (Fauna Ukrainy; vol. 27, iss. 3). (in Ukrainian)].
10. *Про затвердження Методики розрахунку збитків, заподіяних рибному господарству внаслідок порушення законодавства про охорону навколишнього природного середовища*. Київ. Наказ № 36 від 18.05.1995. [Pro zatverdzhennya Metodyky rozrakhunku zbytkiv, zapodiyanykh rybnomu hospodarstvu vnaslidok porushennya zakonodavstva pro okhoronu navkolyshnogo pryrodnogo seredovyscha. Kiev. Nakaz no. 36 vid 18.05.1995. (in Ukrainian)].
11. Столбунова В. Н. *Зоопланктон озера Пleshcheevo*. Москва : Наука, 2006. 152 с. [Stolbunova V. N. *Zooplankton ozera Pleshcheevo*. Moscow: Nauka, 2006, 152 p. (in Russ.)].
12. Трохимець В. М., Алексієнко В. Р. Розподіл та поведінка зоопланктону прибережної зони Кременчуцького та Канівського водосховищ // *Вісник Київського університету (Біологія)*. 2002. Вип. 36. С. 61–63. [Trokhyets' V. M., Aleksienko V. R. Rozpodil ta povedinka zooplanktonu pryberezhnoi zony Kremenchuts'koho ta Kanivs'koho vodoskhovysch. *Visnyk Kyivs'koho universitetu (Biologiya)*, 2002, iss. 36, pp. 61–63. (in Ukrainian)].
13. Федоненко О. В., Яковенко В. О., Єсіпова Н. Б., Шарамок Т. С., Ананьєва Т. В., Жежеря В. А. *Сучасні проблеми гідробіології. Запорізьке водосховище*. Дніпропетровськ, 2012. 280 с. [Fedonenko O. V., Yakovenko V. O., Esipova N. B., Sharamok T. S., Ananieva T. V., Zhezherya V. A. *Suchasni problemi hidrobiologii. Zaporiz'ke vodoskhovysche*, Dnipropetrovs'k, 2012, 280 p. (in Ukrainian)].
14. Яковенко В. О. *Зоопланктон Дніпровського водосховища в умовах антропогенного пресу*: автореф. дис. ... канд. біол. наук : 03.00.17. Київ, 2009. 21 с. [Yakovenko V. O. *Zooplankton Dniprovs'koho vodoskhovyscha v umovakh antropohennoho presu*: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk: 03.00.17, Kiev, 2009, 21 p. (in Ukrainian)].
15. Burris J. Vertical migration of zooplankton in the Gulf of Finland. *American Midland Naturalist*, 1980, vol. 103, no. 2, pp. 316–321.
16. Choslock M. F., Sarnelle O., Jernigan L. M., Wilson A. E. Do high concentrations of microcystin prevent *Daphnia* control of phytoplankton? *Water Research*, 2013, vol. 47, iss. 6, pp. 1961–1970. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2012.12.038>.
17. Dodson S. I., Newman A. L., Will-Wolf S., Alexander M. L., Woodford M. P., Van Egeren S. The relationship between zooplankton community structure and lake characteristics in temperate lakes (Northern Wisconsin, USA). *Journal of Plankton Research*, 2009, vol. 31, iss. 1, pp. 93–100. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn095>.
18. Fedonenko E., Yakovenko V. Zoobenthos of Zaporozhskoye Reservoir. *North Caucasus Ecological Herald*, 2016, vol. 12, iss. 1, pp. 14–21.
19. Fedonenko E., Yakovenko V., Ananieva T., Sharamok T., Marenkov O. Fishery and environmental situation assessment of water bodies in the Dnipropetrovsk region of Ukraine. *World Scientific News*, 2018, vol. 92, iss. 1, pp. 1–138.
20. Ghadouani A., Pinel-Alloul B., Prepas E. Effects of experimentally induced cyanobacterial blooms on crustacean zooplankton communities. *Freshwater Biology*, 2003, vol. 48, iss. 2, pp. 363–381. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01010.x>.
21. Grosser B. I., Baylor E. R., Smith F. E. Analysis of geotactic responses in *Daphnia magna*. *Ecology*, 1953, vol. 34, iss. 4, pp. 804–805. <https://doi.org/10.2307/1931346>.
22. Haney J. F. Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 1987, vol. 21, iss. 3, pp. 467–475. <https://doi.org/10.1080/00288330.1987.9516242>.
23. Karpowicz M., Ejsmont-Karabin J. Effect of metalimnetic gradient on phytoplankton and zooplankton (Rotifera, Crustacea) communities in different trophic conditions. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2017, vol. 189, pp. 367 (13 p.).

- <https://doi.org/10.1007/s10661-017-6055-7>.
24. Lampert W., McCauley E., Manly B. Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: ideal free distribution with costs? *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*, 2003, vol. 270, iss. 1516, pp. 765–773. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2291>.
 25. Li Y., Xie P., Zhao D., Zhu T., Guo L., Zhang J. Eutrophication strengthens the response of zooplankton to temperature changes in a high-altitude lake. *Ecology and Evolution*, 2016, vol. 6, iss. 18, pp. 6690–6701. <https://doi.org/10.1002/ece3.2308>.
 26. Paes T. A. S. V., Costa I. A. S., Silva A. P. C., Eskinazi-Sant'Anna E. M. Can microcystins affect zooplankton structure community in tropical eutrophic reservoirs? *Brazilian Journal of Biology*, 2016, vol. 76, no. 2, pp. 450–460. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.21014>.
 27. Yakovenko V., Fedonenko E., Zaychenko E. Oil-Oxidizing Bacteria of Zaporozhskoye Reservoir. *International Letters of Natural Sciences*, 2016, vol. 56, pp. 65–72. <https://doi.org/10.18052/www.scipress.com/ILNS.56.65>.
 28. Yakovenko V., Melnik S., Fedonenko E. Species composition, seasonal dynamics and distribution of phytoplankton of the Zaporizke Reservoir. *International Letters of Natural Sciences*, 2017, vol. 62, pp. 1–10. <https://doi.org/10.18052/www.scipress.com/ILNS.62.1>.
 29. Zadereev E. S., Tolomeyev A. P. The vertical distribution of zooplankton in brackish meromictic lake with deep-water chlorophyll maximum. *Hydrobiologia*, 2007, vol. 576, iss. 1, pp. 69–82. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0294-x>.

STUDY OF VERTICAL DISTRIBUTION OF ZOOPLANKTON IN ZAPOROZHSKOYE RESERVOIR AIMING TO CALCULATE BIGHEAD CARP STOCKING^{*)}

V. A. Yakovenko & E. Yu. Zaychenko

Oles Honchar Dnipro National University, Dnipro, Ukraine

E-mail: yakovenko_vla@ukr.net

The article focuses on the vertical distribution of zooplankton because of its importance for calculation of bighead carp stocking the Zaporozhskoye Reservoir. The reservoir is a water-body of complex use with fish catching being one of the priorities of the reservoir. Zooplankton is an important component of fish forage base, so accurate quantitation of zooplankton development is necessary for improving efficiency of forage base use of the reservoir by means of appropriate stocking with fish. These indicators depend significantly on the depth of the reservoir and can vary through the vertical section. At the same time, almost all investigations of the reservoir were aimed at studying the indicators of zooplankton development in the surface layer which can lead to inaccurate calculations concerning the stocking of the reservoir with planktivorous fish. Therefore, the purpose of this work was not only to study the vertical distribution of zooplankton of the Zaporozhskoye Reservoir, but also to calculate the zooplankton production and the corresponding rates of stocking the reservoir with bighead carp. In summer and autumn periods, the heterogeneous vertical distribution of zooplankton was found in both parts of the reservoir. In the upper part of the reservoir, the maximum values of zooplankton development were observed in the surface and near-bottom layers whereas in the lower part of the reservoir – in the surface layer and at the depth of 10 m. Since conditions of the upper part of the reservoir are unfavorable for bighead carp, and the estimated value of the stocking density ($0.3 \text{ spec.} \cdot \text{ha}^{-1}$) is negligible, no stocking of this part of the reservoir with the indicated planktivorous fish is expected. When calculating the stocking based on the zooplankton production in the surface layer only, but not in the whole water column, almost double overvaluation obtained (excess would be 246.8 thousand specimens) would lead to economic losses because of the wasteful expenditure of stocked material due to a lack of food resources. For effective utilization of zooplankton as the food base it is advisable to stock the lower part of the reservoir with two-year-old bighead carps with the stocking density of $19.1 \text{ spec.} \cdot \text{ha}^{-1}$.

Keywords: zooplankton, vertical distribution, Zaporozhskoye Reservoir, production, stocking with fish, bighead carp, *Hypophthalmichthys nobilis*

^{*)}Scientific communication on the materials of the reports of All-Russian conference with international participate, devoted to the 110th anniversary of Dr. Viktor Sergeevich Ivlev (1907–1964) and to the 100th anniversary of Dr. Irina Viktorovna Ivleva (1918–1992) “Prospects and directions of aquatic ecology development” (11–15 October, 2017, Sevastopol).

УДК 597.556.35(282.247.36)

**ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ КАЛКАНА
SCOPHTHALMUS MAEOTICUS (SCOPHTHALMIDAE)
В ПРИУСТЬЕВОМ ВЗМОРЬЕ Р. ДОН**

© 2018 г. Д. Н. Куцын¹, А. В. Старцев^{2,3}

¹Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

²Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, Россия

³Донской государственный технический университет, Ростов-на-Дону, Россия

E-mail: makaira88@gmail.com

Поступила в редакцию 26.03.2018; после доработки 22.05.2018;
принята к публикации 09.08.2018; опубликована онлайн 28.09.2018.

Цель данной работы — описать первый случай регистрации калкана *Scophtthalmus maeoticus* (Pallas, 1814) в приустьевом взморье р. Дон (47°3'57"N, 39°12'39"E) и проанализировать его в контексте роста солёности Азовского моря. Материалом послужили два экземпляра калкана, отловленных 16.07.2016 и 01.09.2016 ставной сетью с ячейёй 55 мм. В статье приводятся основные мери-стические и пластические признаки пойманных особей в сравнении с таковыми из литературных источников. Солёность вод Азовского моря оценивали путём ежегодного мониторинга на трёх гидрометеопостах в дельте Дона и в восточной части Таганрогского залива. Проанализирована динамика солёности Азовского моря и Таганрогского залива. Обнаружение калкана в приустьевом взморье р. Дон является свидетельством трансформации ихтиоценов в связи с осолонением Азовского моря до 12,5‰ и Таганрогского залива — до 6‰ и хорошо согласуется с тенденцией увеличения доли морских и солоноватоводных видов при уменьшении численности аборигенных полупроходных форм.

Ключевые слова: первая находка, *Scophtthalmus maeoticus*, Scophtthalmidae, Азовское море, Таганрогский залив, осолонение

Бассейн Азовского моря ввиду своего географического положения и экономической значимости чрезвычайно подвержен антропогенному воздействию и климатическим изменениям. В связи с этим для экосистемы Азовского моря характерна высокая лабильность, приводящая к частой трансформации структуры сообществ гидробионтов.

Одним из ключевых факторов, определяющих состав ихтиоценов Азовского моря в целом и Таганрогского залива в частности, является солевой режим. За всю историю изучения, в зависимости от изменчивости затока вод черноморского происхождения и речного стока, солёность Азовского моря варьировала в интервале от 8 до 14‰. Вследствие малого объёма моря и большой изменчивости речного стока межгодовые перепады солёности могут достигать 1‰ и более [4]. В условиях развивающегося осолонения нередким является распространение представителей морской ихтиофауны в Таганрогском заливе вплоть до самой восточной его части и до устья р. Дон [2].

В контексте климатических изменений, происходящих в глобальных и региональных масштабах, описание случаев регистрации видов-вселенцев становится актуальной задачей. Оно важно как для решения ряда теоретических проблем, так и для осуществления рациональной хозяйственной деятельности.

Поводом для настоящего сообщения явилась поимка в 2016 г. двух экземпляров калкана *Scophthalmus maeoticus* (Pallas, 1814) в нехарактерном для него районе Азовского бассейна — в приустьевом взморье Дона (рис. 1).

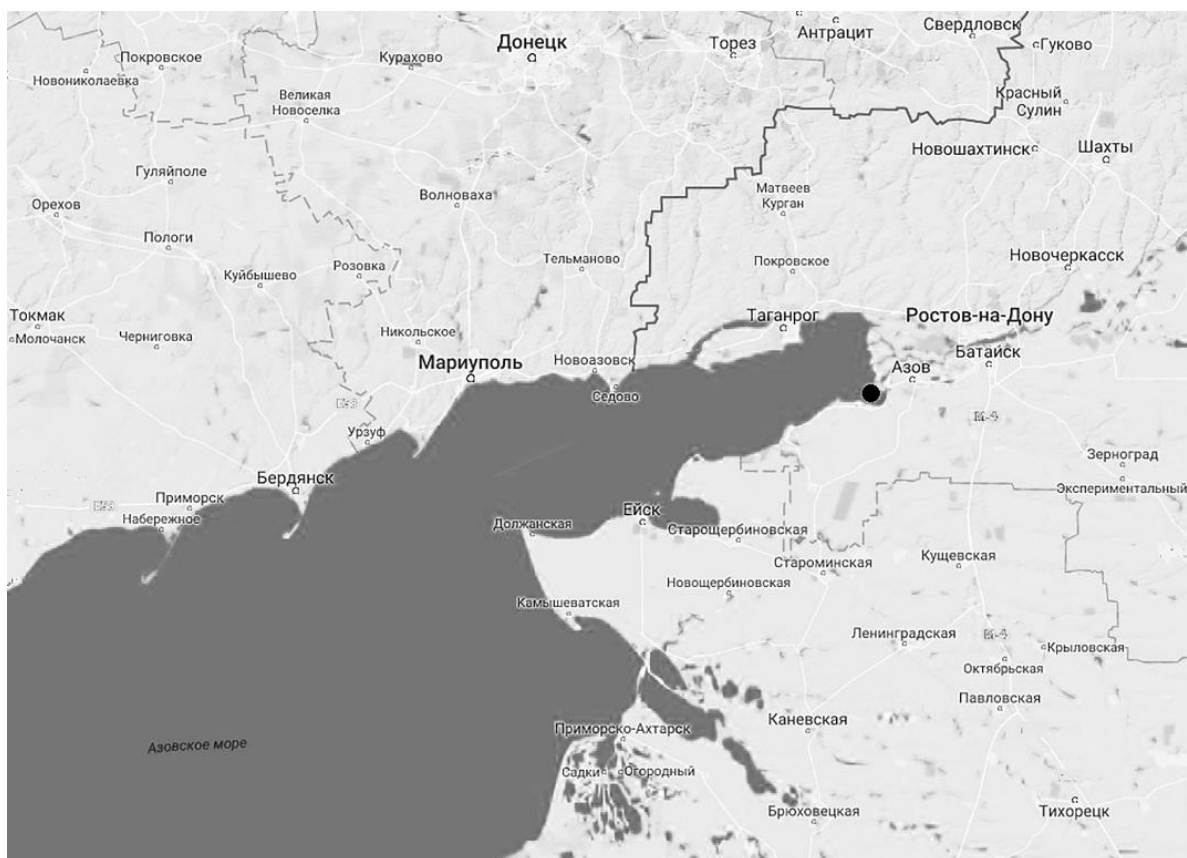


Рис. 1. Карта с указанием места поимки (●) калкана в приустьевом взморье р. Дон

Fig. 1. Map marking the place of capture (●) of the Black Sea turbot in the estuarine seashore of Don River

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены результаты ихтиологического мониторинга в восточной части Таганрогского залива в 2016 г. Контрольный лов осуществляли жаберными сетями с ячейей 30–60 мм. Сроки наблюдений включали большую часть года, с января по ноябрь, и не охватывали лишь незначительную часть зимнего сезона. Для описания пойманных экземпляров использовали ряд пластических и меристических признаков, рекомендованных для камбаловых рыб [6, 8].

Для оценки халинных условий осуществляли ежегодный мониторинг на трёх гидрометеопостах, два из которых расположены в устье Дона, а один — в приустьевом взморье. Солёность вод измеряли кондуктометрическим способом с помощью датчиков электропроводности «Солис» СЛ15-10Т. Гидрометеопосты оснащены регистраторами Aanderaa RCM 9LW и океанографическим зондом CTD-90. База данных с гидрометеопостов включает более 150 тыс. измерений солёности воды и колебаний уровня моря в 2013–2015 гг. С 2009 по 2015 г. на судах провели около 80 экспедиций, в которых с помощью океанографических зондов SBE-21, SBE-19 и CTD-60M регистрировали солёность Азовского моря на океанологическом разрезе дельта Дона — Керченский пролив.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Материал. *Scophthalmus maeoticus* — 2 экз., *SL* 131 и 195 мм (рис. 2). Первый экземпляр пойман 16.07.2016, второй — 01.09.2016. Орудие лова — ставная жаберная сеть с шагом ячейи 55 мм. Место поимки — восточная часть Таганрогского залива (47°3'57"N, 39°12'39"E). Сборщик — Д. Н. Куцын.

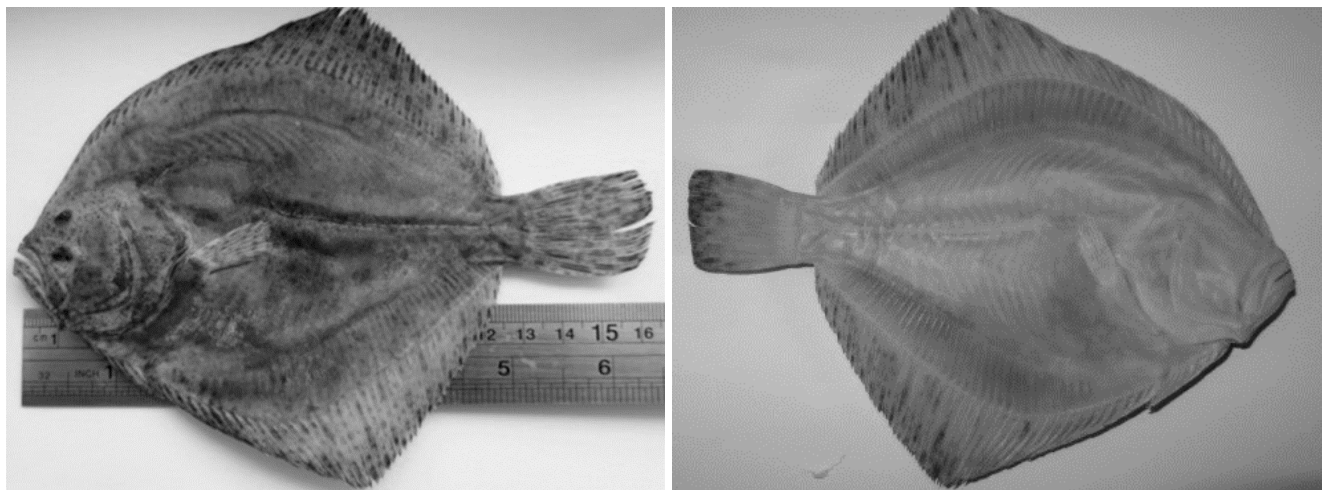


Рис. 2. Калкан, пойманный в приустьевом взморье р. Дон, и его слепая сторона

Fig. 2. Black Sea turbot caught in the estuary of the Don River and his blind side

Описание. Первый экземпляр: D 62, A 44, P 11, $sp. br.$ 16, $l. l.$ 86. Второй экземпляр: D 63, A 45, P 11, $sp. br.$ 16, $l. l.$ 88 (табл. 1). Костные бугорки покрывают лишь глазную сторону, немногочисленные, меньше диаметра глаза, в виде плоских, эллиптических на теле и округлённых на голове щитков, со слабо выраженными шипиками посередине (рис. 3). Высота тела составляет 64–69 % его длины. Длина головы 3 раза укладывается в SL . Длина рыла укладывается 4 раза в длине головы, диаметр глаза — около 10 раз. Антедорсальное расстояние короткое, укладывается в SL 17 раз, антеанальное — 3 раза. Окраска фиксированных экземпляров буровато-коричневая с рядами небольших тёмных пятен. На плавниках пятна вытягиваются вдоль лепидотрихий. Слепая сторона жёлтая, без пятен, у оснований спинного и анального плавников становится буроватой. Как видно из табл. 1, пойманные особи калкана по большинству признаков соответствуют описанному в литературе азовскому подвиду.

ОБСУЖДЕНИЕ

Калкан — типичный морской вид, он распространён в Чёрном море у всех берегов, встречается в восточной части Средиземного и в Адриатическом море [7]. Вид оседлый, радиус миграции стад калкана обычно не превышает 60 км [8]. В Азовском море ряд исследователей [7, 8] выделяет подвид *Scophthalmus maeoticus torosus* (Rathke, 1837), который встречается преимущественно у западных и северных берегов (у кос Обиточной, Бердянской и Белосарайской) и реже — вдоль восточных берегов (у Арабатской стрелки, у Казантипа и Ачуевской косы) [7]. Л. И. Семененко и А. И. Смирнов [8] отмечали приуроченность калкана к глубинам 5–10 м и к солёности воды 11–13 ‰. В этой связи обнаружение данного вида в восточной части Таганрогского залива, а именно в приустьевом взморье Дона, представляет значительный интерес.

Как основную предпосылку обнаружения калкана за пределами нативного ареала следует рассматривать изменение гидрологического режима Азовского моря. Причины увеличения солёности кроются во внутривековой цикличности климата (30, 60 лет) и в уменьшении стока после перекрытия долины Дона в 1952 гг. Цимлянской плотиной [4, 5]. Для Азовского моря характерна высокая степень зависимости океанологических условий от речного стока. Во второй половине XX в., вследствие естественных климатических изменений, аридизации и гидротехнического строительства, участились годы с аномально низким стоком. Так, в период 1942–2015 гг. годовой объём стока р. Дон сократился с 52 до 11 км³; в настоящее время происходит его замещение солоноватыми черноморскими водами. В итоге с 2004 по 2015 г. средняя солёность Азовского моря увеличилась с 11,0 до 12,5 ‰.

Таблица 1. Морфометрические признаки пойманных экземпляров азовского калкана в сравнении с таковыми из литературных источников

Table 1. Morphometric features of caught specimens of the Black Sea turbot in comparison with the published data

Признак	I экземпляр	II экземпляр	По Семенову, Смирнову [8] (n = 25)		По Діріпаско [1] (n = 75)	
			M ± m	lim	M ± m	lim
SL, мм	131,4	195,0	401,9 ± 4,0	330–460	272,5 ± 5,9	270,5–380,0
меристические признаки						
D	62	63	63,40 ± 0,53	59–70	63,75 ± 0,13	56–70
A	44	45	46,44 ± 0,35	43–49	46,12 ± 0,12	39–51
LP	11	11	11,28 ± 0,19	9–14	–	–
RP	10	10	–	–	–	–
sp. br.	16	16	15,80 ± 0,11	14–17	15,23 ± 0,05	13–17
l. l.	86	88	83,20 ± 0,49	70–86	–	–
в % от SL						
H	69,41	64,10	70,43 ± 0,59	64,1–74,2	69,75 ± 0,37	63,4–77,1
h	12,86	11,74	11,15 ± 0,15	8,9–12,3	12,21 ± 0,06	11,0–13,4
aD	5,78	5,38	5,43 ± 0,13	4,6–6,7	5,47 ± 0,06	4,3–6,8
aV	18,49	19,33	18,43 ± 0,26	17,1–22,8	18,52 ± 0,10	16,1–20,2
aA	33,56	33,33	35,87 ± 0,45	30,1–38,5	36,19 ± 0,24	32,3–40,0
V–A	4,34	4,15	5,19 ± 0,34	3,8–7,9	–	–
pl	4,72	3,18	4,63 ± 0,17	3,3–6,1	5,49 ± 0,08	4,2–7,0
hD	16,13	14,41	15,35 ± 0,15	13,8–16,7	16,49 ± 0,10	14,5–18,1
hA	17,12	17,03	15,55 ± 0,17	13,2–16,9	16,80 ± 0,12	14,7–18,6
ILP	15,07	13,69	14,31 ± 0,18	11,9–16,0	15,4 ± 0,12	13,0–17,7
IRP	13,01	11,23	–	–	–	–
IV	10,12	7,74	8,47 ± 0,14	7,1–9,8	–	–
c	33,49	29,95	33,80 ± 0,25	29,5–34,0	31,99 ± 0,08	30,6–33,3
в % от c						
r	28,41	25,86	23,99 ± 0,49	19,4–29,3	–	–
o	10,23	11,82	10,39 ± 0,18	8,8–12,2	15,53 ± 0,22	11,7–21,9
po	65,23	62,84	65,63 ± 0,46	60,0–97,7	61,46 ± 0,15	59,5–63,6
Hc	78,64	96,58	87,10 ± 0,90	76,2–98,2	79,00 ± 0,35	74,5–85,0
lmx	43,64	47,77	45,43 ± 0,31	36,8–49,4	64,08 ± 0,16	43,4–48,7
lmd	40,45	40,24	50,50 ± 0,30	37,4–52,3	52,04 ± 0,13	49,5–54,6
io	11,0	13,0	10,79 ± 0,27	9,0–14,7	11,29 ± 0,08	10,1–13,1

Примечание. SL — стандартная длина; D — число лучей в спинном плавнике; A — то же в анальном плавнике; LP — то же в левом грудном плавнике; RP — то же в правом грудном плавнике; sp. br. — число жаберных тычинок на первой жаберной дуге; l. l. — число чешуй в боковой линии; H — наибольшая высота тела; h — наименьшая высота тела; aD — антедорсальное расстояние; aV — антевентральное расстояние; aA — антеанальное расстояние; V–A — расстояние между основаниями брюшного и анального плавников; pl — длина хвостового стебля; hD — высота спинного плавника; hA — высота анального плавника; ILP — длина левого грудного плавника; IRP — длина правого грудного плавника; IV — длина брюшного плавника; c — длина головы; r — длина рыла; o — диаметр глаза; po — заглазничный отдел головы; Hc — высота головы; lmx — длина верхней челюсти; lmd — длина нижней челюсти; io — ширина лба.

Note. SL – standard length; D – number of rays in dorsal fin; A – same in anal fin; LP – same in left pectoral fin; RP – same in right pectoral fin; sp. br. – number of gill rakers on the first gill arch; l. l. – the number of scales in the lateral line; H – maximum height of the body; h – lowest body height; aD – antedorsal distance; aV – anteventral distance; aA – anteanal distance; V–A – distance between the bases of the abdominal and anal fins; pl – length of the caudal peduncle; hD – height of dorsal fin; hA – height of anal fin; ILP – length of left pectoral fin; IRP – length of right pectoral fin; IV – length of ventral fin; c – length of head; r – length of snout; o – eye diameter; po – postorbital head division; Hc – head height; lmx – length of the maxilla; lmd – length of the mandibula; io – width of the forehead.

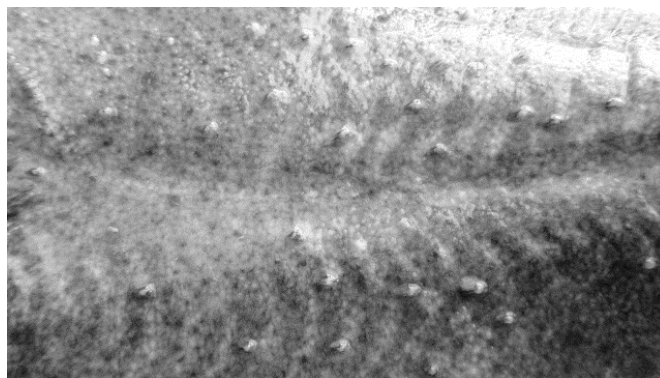


Рис. 3. Костные бугорки на глазной стороне калкана

Fig. 3. Bony tubercles on turbot ocular side

При этом троекратно — с 2 до 6‰ — возросла средняя солёность Таганрогского залива (рис. 4). В 2016 г. тенденция осолонения сохранилась. В районе ихтиологического мониторинга, где был обнаружен калкан (рис. 1), солёность достигала 6‰.

Как отмечает Г. Г. Матишов с соавторами [5], появление солоноватых вод (4–8‰) в авандельте Дона — новое явление, оно возникает в результате снижения объёмов вод, поступающих в Азовское море из р. Дон, и замещения их высокосолоноватыми (морскими) водами Чёрного моря. В этой связи появление новых элементов морской ихтиофауны может носить закономерный характер и подлежит дальнейшему изучению.

Таким образом, обнаружение калкана в приустьевом взморье Дона является свидетельством трансформации ихтиоценов Азовского бассейна в связи с осолонением и хорошо согласуется с тенденциями увеличения доли морских и солоноватоводных видов и уменьшения численности аборигенных полупроходных форм в эстуарной зоне р. Дон [2, 3].

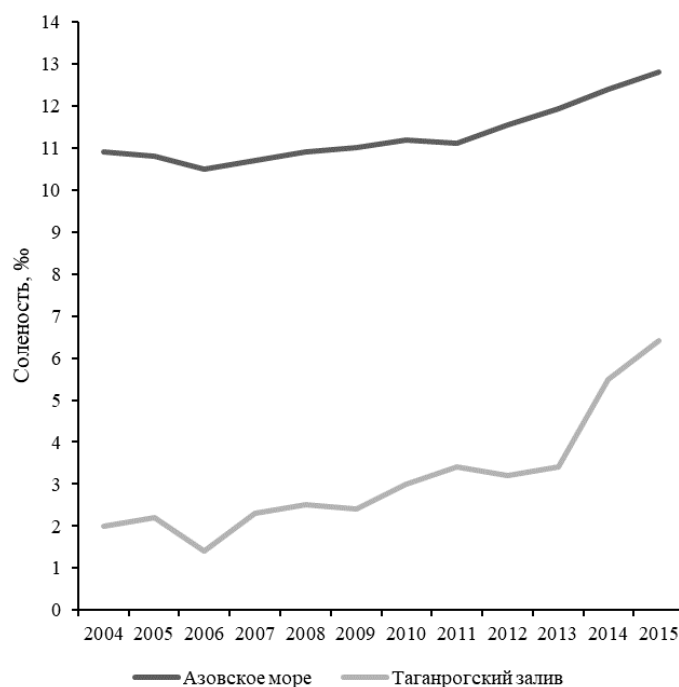


Рис. 4. Динамика среднегодовых значений солёности Азовского моря и Таганрогского залива в 2004–2015 гг.

Fig. 4. Dynamics of average annual salinity in the Sea of Azov and Taganrog Bay during 2004–2015

Работа выполнена по темам госзаданий «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана», № гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2 (ИМБИ РАН), и «Оценка современного состояния, анализ процессов формирования водных биоресурсов южных морей России в условиях антропогенного стресса и разработка научных основ технологии реставрации ихтиофауны, сохранения и восстановления хозяйственно-ценных видов рыб», № гос. регистрации 01201354245 (0256-2014-0010) (ЮНЦ РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Діріпаско О.О. Морфологічна характеристика азовського калкана *Psetta maeotica torosa* (Pleuronectiformes, Scophtalmidae) у зв'язку з вивченням фенетичного різноманіття виду // *Таврійський науковий вісник*. 2006. Вип. 43. С. 183–189. [Diripasko O. O. Morfolohichna kharakterystyka azovs'koho kalkana *Psetta maeotica torosa* (Pleuronectiformes, Scophtalmidae) u zvyazku z vyvchenniam fenetychnoho riznomanittya vydu. *Tavriis'kyi naukovyi visnyk*, 2006, iss. 43, pp. 183–189. (in Russ.)].
2. Куцын Д. Н. Трансформация ихтиофауны Таганрогского залива (Азовское море) в условиях осолонения // «Понт Эвксинский – 2017»: тез. X Всерос. науч.-практ. конф. молодых ученых по проблемам водных экосистем, в рамках проведения Года экологии в Российской Федерации, Севастополь, 11–16 сент. 2017 г. Севастополь, 2017. С. 115–118. [Kutsyn D. N. Transformatsiya ikhtiofauny Taganrogs'kogo zaliva (Azovskoe more) v usloviyakh osoloneniya. “Pontus Euxinus – 2017”: tez. X Vseros. nauch.-prakt. konf. molodykh uchenykh po problemam vodnykh ekosistem, v ramkakh provedeniya Goda ekologii v Rossiiskoi Federatsii, Sevastopol, 11–16 Sept., 2017. Sevastopol, 2017, pp. 115–118. (in Russ.)].
3. Матишов Г. Г., Болтачев А. Р., Степаньян О. В., Старцев А. В., Карпова Е. П., Статкевич С. В., Аблязов Э. Р., Прищепа Р. Е. Современное таксономическое разнообразие и пространственное распределение сообществ рыб и некоторых высших ракообразных экотона эстуарной зоны р. Дон // *Наука Юга России*. 2017. Т. 13, № 1. С. 84–101. [Matishov G. G., Boltachev A. R., Stepan'yan O. V., Startsev A. V., Karpova E. P., Statkevich S. V., Ablyazov E. R., Prishchepa R. E. The modern taxonomic diversity and spatial distribution of the fish and some malacostracan communities of the ecotone of the Don River estuary. *Nauka Yuga Rossii*, 2017, vol. 13, no. 1, pp. 84–101. (in Russ.)]. <http://doi.org/10.23885/2500-0640-2017-13-1-84-101>.
4. Матишов Г. Г., Гаргопа Ю. М., Бердников С. В., Дженюк С. Л. Закономерности экосистемных процессов в Азовском море. Москва: Наука, 2006. 304 с. [Matishov G. G., Gargopa Yu. M., Berdnikov S. V., Dzhenyuk S. L. *Zakonomernosti ekosistemnykh protsessov v Azovskom more*. Moscow: Nauka, 2006, 304 p. (in Russ.)].
5. Матишов Г. Г., Григоренко К. С., Московец А. Ю. Механизмы осолонения Таганрогского залива в условиях экстремально низкого стока Дона // *Наука Юга России*. 2017. Т. 13, № 1. С. 35–43. [Matishov G. G., Grigorenko K. S., Moskovets A. Yu. The salinization mechanisms in the Taganrog Bay under the conditions of the Don River extremely low runoff. *Nauka Yuga Rossii*, 2017, vol. 13, no. 1, pp. 35–43. (in Russ.)]. <http://doi.org/10.23885/2500-0640-2017-13-1-35-43>.
6. Правдин И. Ф. *Руководство по изучению рыб*. Москва: Пищ. пром-ть, 1966. 391 с. [Pravdin I. F. *Rukovodstvo po izucheniiu ryb*. Moscow: Pishch. prom-t', 1966, 391 p. (in Russ.)].
7. Световидов А. Н. *Рыбы Черного моря*. Москва: Наука, 1964. 550 с. [Svetovidov A. N. *Ryby Chernogo morya*. Moscow: Nauka, 1964, 550 p. (in Russ.)].
8. Семененко Л. И., Смирнов А. И. Таксономический статус калкана *Scophtalmus maeoticus torosus* (Rathke) Азовского моря // *Вопросы ихтиологии*. 1980. Т. 20, вып. 3 (122). С. 431–436. [Semenenko L. I., Smirnov A. I. Taksonomicheskii status kalkana *Scophtalmus maeoticus torosus* (Rathke) Azovskogo morya. *Voprosy ikhtiologii*, 1980, vol. 20, iss. 3 (122), pp. 431–436. (in Russ.)].

**FIRST FIND OF THE BLACK SEA TURBOT
SCOPHTHALMUS MAEOTICUS (SCOPHTHALMIDAE)
IN DON RIVER ESTUARY**

D. N. Kutsyn¹, A. V. Startsev^{2,3}

¹Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation

²Southern Scientific Center RAS, Rostov-on-Don, Russian Federation

³Don State Technical University, Rostov-on-Don, Russian Federation

E-mail: makaira88@gmail.com

The aim of the work was to describe the first catch of *Scophthalmus maeoticus* (Pallas, 1814) in the Don River estuary (47°3'57"N, 39°12'39"E) and to analyze it in the context of salinity increasing in the Sea of Azov. The study was carried out using two turbot specimens caught on July 16, 2016, and on September 1, 2016, by a net with a mesh 55 mm. Assessment of the chalinic conditions of the Sea of Azov was carried out through annual monitoring at 3 hydrometeorological stations in Don River delta and in the eastern part of the Taganrog Bay. The article presents main meristic and plastic features of the turbot studied in comparison with published data. The dynamics of the salinity in the Sea of Azov and in the Taganrog Bay is analyzed. Find of the turbot in the estuary of the Don River is an evidence of ichthyocene transformation in response to salinity increasing (up to 12.5‰ in the Sea of Azov and up to 6‰ in the Taganrog Bay). The first catch of the turbot corresponds with trend of increasing of marine and brackish-water species share and with a decrease in the number of native semi-anadromous fish species.

Keywords: first find, *Scophthalmus maeoticus*, Scophthalmidae, Sea of Azov, Taganrog Bay, salinization

UDC 582.261.1:595.34(262.5)

HOW DIATOM *CYLINDROTHECA CLOSTERIUM* VANQUISH INVASIVE COPEPOD *OITHONA DAVISAE*

© 2018 A. N. Khanaychenko

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

E-mail: a.khanaychenko@gmail.com

Received by the Editor 22.02.2018; after revision 30.03.2018;
accepted for publication 09.08.2018; published online 28.09.2018.

Some diatoms are rich food for herbivorous copepods, while others are toxic for their recruitment. No negative effect of diatom *Cylindrotheca closterium* was ever observed for copepods, and some estuarine copepods preferred it as a food. Data on grazing diatoms by abundant now in the Black Sea coastal waters invasive copepod *Oithona davisae* are still contradictory. Interaction of *O. davisae* and *C. closterium*, both having high colonizing potential and both typical for coastal waters, was studied in experimental culture. Two weeks after inoculation of *C. closterium* the cultured *O. davisae* was drastically fouled by globulous conglomerates of diatom cells. Diatom cells in “colonies” on copepod exoskeleton were interconnected by means of adhesive substances at one of their flexible ends at the point-wise areas at various parts of copepods exoskeleton, and the opposite flexible ends performed various circular roll-over fan-shaped movements around the axis passing through the point of their attachment. “Colonies” behaved as integrated aggressive organisms against any approaching flagellate and prevented normal locomotion of copepods. Herein we present the first report on epizotic behavior of *C. closterium*: quick disastrous colonization of alive copepods *O. davisae* by diatom “colonies” led to total extinction of cyclopoid experimental population while alive diatoms formed dense network on copepods degenerative tissues.

Keywords: diatom, *Cylindrotheca closterium*, colonization, copepod, *Oithona davisae*, Black Sea

Diatoms often dominate in temperate waters during seasonal blooms in winter, early spring and autumn, and had been reputed for a long time as excellent food for herbivorous copepods and the basis for their recruitment. However, in the late 1990s, the copepod-diatom interaction was re-considered when the insidious effect of diatoms on copepod reproduction was found [16]. Diatom-induced inhibition of copepod reproduction was registered in different environments and laboratories proved by field and experimental data. Feeding some species of diatoms can disturb different stages of development of copepods from embryonic to postembryonic related to anti-proliferative action of diatoms associated with low molecular weight aldehydes leading to copepods mortality [8, and literature cited thereafter].

No toxic, or any other negative effect of ubiquitous marine diatom *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & J. C. Lewin, 1964 (Bacillariaceae, Bacillariophycidae) (formerly *Nitzschia closterium*) was observed on reproduction of copepods *Calanus helgolandicus* and *Acartia clausi* [4]. Unlike some other diatom species known to produce toxins, this diatom was never associated with any harmful toxins release, and to date, is widely cultured for far going pharmacological purposes as a transporter of Ag associated nanoparticles [20], or as a source of fucoxanthin [23]. Some coastal harpacticoid copepods even prefer *C. closterium* as a food source to other diatoms [29].

The Black Sea coastal waters were recently invaded by Asian cyclopoid copepod *Oithona davisae*, and nowadays during warm periods it periodically contributes up to 99 % of total copepod abundance in the Sevastopol Bay [2, 25] similar to that observed in its native environment in Tokyo Bay [27]. It is interesting that both diatom *C. closterium* and copepod *O. davisae* have high colonizing potential and are considered typical representatives of the same coastal waters, as for example, Tokyo Bay [18]. *C. closterium* is often found in plankton and is abundant in offshore areas [21]. Study of feeding selectivity of *O. davisae* in natural environment of the Black Sea so far did not reveal feeding on diatoms [13]. Currently, the data on feeding of ambush feeder *O. davisae* on diatoms are contradictory and uncertain [10] while this copepod is often abundant during summer diatom blooms [20]. Herein, the interaction between *O. davisae* and *C. closterium* in experimental culture was studied to find out whether the former can feed on the latter.

MATERIAL AND METHODS

Microalgae culture. Marine semi-benthic tychoplanktonic pennate non-colonial diatom *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & J.C. Lewin, 1964 (Bacillariaceae, Bacillariophycidae) (formerly, synonym *Nitzschia closterium*), cosmopolitan in temperate and tropical waters [11], initially isolated from the Black Sea coastal waters, was kept in the Museum of Alive Phytoplankton Cultures of the Department of Physiology of Algae in A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS (former Institute of Biology of the Southern Seas). This species was cultured intensively using new modified artificial medium for mariculture purposes [23], and sub-samples of it from the batch culture were kindly provided for our experiments by Ms Zheleznova S. N.

Copepod culture. Culture of copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984, originated from the ovigerous females selected from alive zooplankton samples from the Sevastopol Bay in June 2013, and thereafter was fed cultured cryptophytes IBSS Cr-54 isolate [13]. The sub-culture of copepod was separated in late August 2013, and besides cryptophytes, diatom *C. closterium* was added at initial level 10^3 cells·mL⁻¹, to test this diatom as a possible prey for *O. davisae*, while control culture of *O. davisae* was fed only cryptophytes. The experiment was carried out in two 750 mL (10 cm diameter) glass beakers filled by sterilized by filtration and UV natural Black Sea water 18 salinity. Copepods (only adults and late copepodites, male:female ratio appr. 1:15) were inoculated at initial density appr. 0.1 per mL. Observations were conducted under natural light (var. 3000–7000 lux) and photoperiod appr. 13:11 hrs (light:dark) at $(25 \pm 2)^\circ\text{C}$.

Images were obtained using light inverted microscope Nikon Eclipse E200 connected to a video camera: alive copepods – at magnification 4×10 and 10×10 , and various movement modalities of alive microalgae cells – at magnification 10×40 , and processed using free ImageJ software (<http://imagej.nih.gov/ij/>).

RESULTS

Several days after sub-culture of *Cylindrotheca closterium* was added to the sub-culture of *Oithona davisae*, copepods started to decrease their activity. Two weeks after the start of the experiment the copepod movements appeared to be too slow and atypical for this ambush predator. No new nauplii were found in the sub-culture of *O. davisae* where *C. closterium* was added, while control culture of copepods fed only cryptophytes successfully reproduced, and different stages of development including nauplii were observed in it. Thereafter, the copepods from the sub-culture “*O. davisae* – *C. closterium*” were investigated under light inverted microscope to clarify the problem of their “lethargy”.

Microscopic study was carried out 2 weeks after the start of the experiment, and disastrous effect of diatoms on copepods was revealed. All specimens were found fouled but the severity (degree) of infestation varied, possibly, depending on the data of the first attachment of diatom. In less fouled copepods, presumably, at the early stage of infestation, the cells of *C. closterium* attached mainly to the lower part of cephalothorax (Fig. 1A) or to the genital segment (Fig. 1B), forming small ball-shaped conglomerates of cells.

Severely affected by diatoms, most likely infested earlier copepods had the appearance as if their cephalothorax was dressed in a fur coat (Fig. 2A), and their appendages in muffs (Fig. 2B).

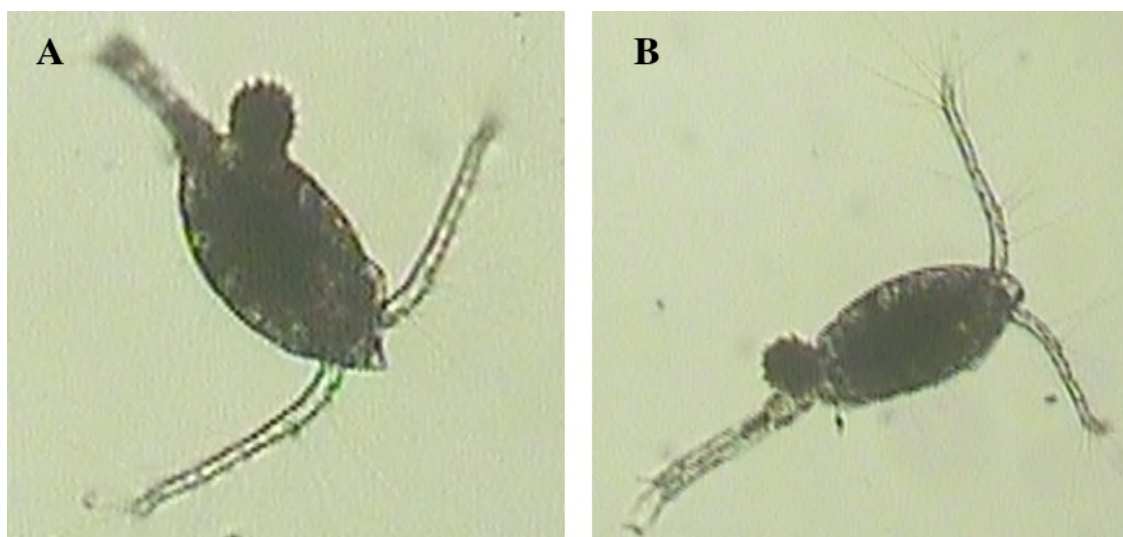


Fig. 1. Start of fouling of *Oithona davisae* carapax by conglomerates of *Cylindrotheca closterium* attached to the lower part of cephalothorax (A) or genital segment near spermatheca (B) of females of *Oithona davisae*. Light inverted microscope Nikon Eclipse E200. Magnification 4×10

Рис. 1. Начало обрастания карапакса *Oithona davisae* конгломератами *Cylindrotheca closterium*, прикреплёнными к нижней части цефалоторакса (A) или к генитальному сегменту около сперматеки (B) самок *Oithona davisae*. Световой микроскоп Nikon Eclipse E200. Увеличение 4×10

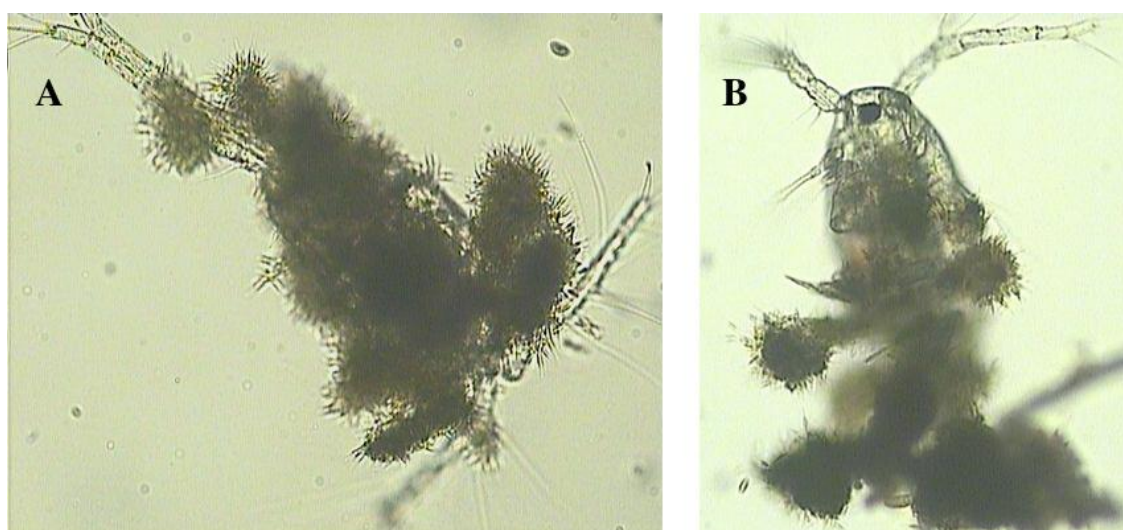


Fig. 2. Late stage of infestation by conglomerates of diatom *Cylindrotheca closterium* on different females of *Oithona davisae*. Light inverted microscope Nikon Eclipse E200. Magnification 10×10

Рис. 2. Поздняя стадия заражения конгломератами диатомовых *Cylindrotheca closterium* разных самок *Oithona davisae*. Световой инвертированный микроскоп Nikon Eclipse E200. Увеличение 10×10

Microscopic investigation and video registration of copepods at higher magnification (40×10) showed that carapaces of *O. davisae* were totally colonized by globulous agglomerates of active movable *C. closterium* cells adhered to different parts of copepods exoskeleton. One of the flexible ends of typical slightly sigmoid lanceolate cells of *C. closterium* were adhered tightly to each other (25–45 cells per cluster) and to a small point-wise area of copepods carapax while the opposite free ends formed small ball-shaped, verticil-like conglomerations of fusiform frustules (Fig. 3). The free flexible ends of *C. closterium* performed composite smooth circular fan-shaped and oscillatory movements around the axis passing through the point of their firm adhesion to substratum (copepod carapax) (video is available as a supplementary file at <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.3.08>).

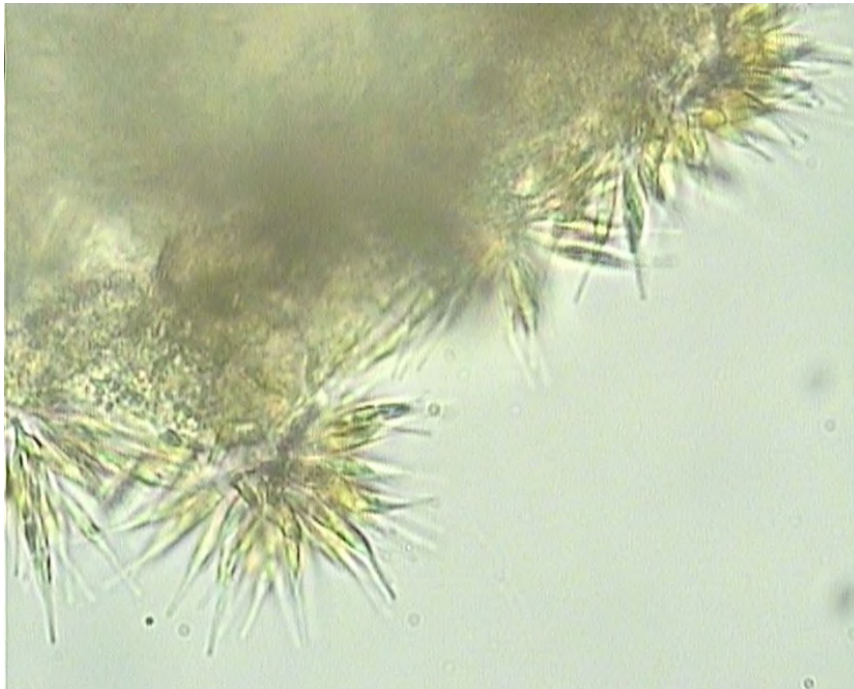


Fig. 3. Urchin-like clusters of movable flexible ends of alive cells of *Cylindrotheca closterium* attached to point-wise areas on carapax of *Oithona davisae*. Light inverted microscope Nikon Eclipse E200. Magnification 10×40

Рис. 3. Ежеподобные пучки подвижных гибких концов живых клеток *Cylindrotheca closterium*, прикреплённых к точечным областям карапакса *Oithona davisae*. Световой инвертированный микроскоп Nikon Eclipse E200. Увеличение 10×40

Three weeks after the start of the experiment we observed on already dead copepod carapax that the cells of *C. closterium* still continued to grow on its degenerative tissues: conglomerates of alive moving diatom cells were found attached elsewhere on carapax of decaying copepod, or attached to the antennula of a dead copepod *O. davisae* (Fig. 4). Free cells of *C. closterium* found nearby substratum area were conducting various movement modalities: “smooth gliding”, “pivot”, and “pirouette” (named so according [3]).

The diatom cells in “colonies” behaved as an integrated aggressive organism injuring approaching cells of alive nanoflagellates. Some of cryptophyte cells were “glued” by mucilageous substances to diatom cells matrix, immobilized (Fig. 4) and died later, while cells of larger microalgae, naked dinoflagellates *Gyrodinium* sp. (when added occasionally) even “glued” to adhesive substances of *C. closterium* were able to detach from adhesive diatom substances (video is available as a supplementary file at <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.3.08>).

Meanwhile, control culture of *O. davisae* fed cryptophytes reproduced successfully, and in two weeks the second generation of copepods originated from nauplii produced by females (started 2 days after the start of the experiment) reached adulthood.

Our experiment showed that no feeding of copepods, *O. davisae*, on *C. closterium* took place. *Vice versa*, fouled by diatoms *O. davisae* (100 % of copepods) lack mobility and rapidity (obligatory for ambush predator), decreased feeding rate on cryptophytes and ceased reproduction. The impact of diatoms on copepods thereafter logically resulted in complete elimination of copepods experimental population in 5 weeks (more than 90 % of copepods were dead, the remaining were still alive but in poor condition) while diatom population flourished for a long time (minimum a month of observation) on the decomposed copepods remnants. Cells of *C. closterium* formed a dense network on the carapax of the dying and dead *O. davisae* specimens and around it at the bottom of culture vessel (Fig. 5A, 5B), apparently using decomposed organic matter as nutrients.



Fig. 4. Full coverage of antennula of already dead copepod *Oithona davisae* by alive moving cells of *Cylindrotheca closterium*. Free cells of *Cylindrotheca closterium* (below the antennula) are approaching the substrate. Dying oval cryptophyte cell (above antennula) “glued” by EPS (extracellular polymeric substances) to *C. closterium* cells. Light inverted microscope Nikon Eclipse E200. Magnification 10×40

Рис. 4. Антеннула погибшей копеподы *Oithona davisae*, полностью покрытая прикреплёнными одним концом живыми подвижными клетками *Cylindrotheca closterium*. Свободные клетки *Cylindrotheca closterium* (ниже антеннулы) приближаются к субстрату. Отмирающие овальные клетки криптофитовых водорослей «приклеены» экзополимерными веществами к клеткам *C. closterium*. Световой инвертированный микроскоп Nikon Eclipse E200. Увеличение 10×40

DISCUSSION

Many species of pennate diatoms were reported as epibionts on planktonic copepods. Blooming of tychoplanktonic diatom *Cylindrotheca closterium*, common in phytoplankton samples, have been reported in coastal environments, i. e. along the west coast of Southern Baja California in the Gulf of California [9, and references thereafter]. They dominate in planktonic aggregates in Adriatics [1]. Registered as a permanent and abundant species in different Black Sea benthic communities [19, 22] it was listed among the Black Sea phytoplankton species causing blooms with maximum densities attaining $3.2 \times 10^6 \text{ cells} \cdot \text{L}^{-1}$ in Varna Bay, $5 \times 10^6 \text{ cells} \cdot \text{L}^{-1}$ at Cape Galata [17], $(6 \times 10^6) - (13 \times 10^6) \text{ cells} \cdot \text{L}^{-1}$ in the Romanian area [5]. The cells of *C. closterium* present permanently in plankton, and can dominate early summer algal blooms ($7.4 \times 10^5 \text{ cells} \cdot \text{L}^{-1}$ in early July) in the surface waters of the Sinop Bay [28].

Until recently *C. closterium* had not been listed among epizoic species. Discovery of similar epizoic nature and behavior of *C. closterium* on different zooplankton objects in different marine systems, regardless temperature and salinity, was revealed for the first time practically at the same time and independently by several researchers: heavy infestation of *C. closterium* on exoskeleton of a specimen of marine copepod *Paracalanus* sp. found in planktonic sample from the Gulf of California in October 2013 at 28°C [9]; severe infection of the sea urchin juveniles from St. Lawrence estuary, Canada, at 8°C in 2016 [15], and fatal colonization of cyclopoid copepod *Oithona davisae* by *C. closterium* revealed in the laboratory experiments in the Black Sea water at 25°C in September 2013 (reported in this paper). In all three cases similar type of attachment of the cells of *C. closterium* by one of their flexible ends was observed in *Paracalanus* sp. [9], in *O. davisae* (this paper) and in the sea urchin [15].

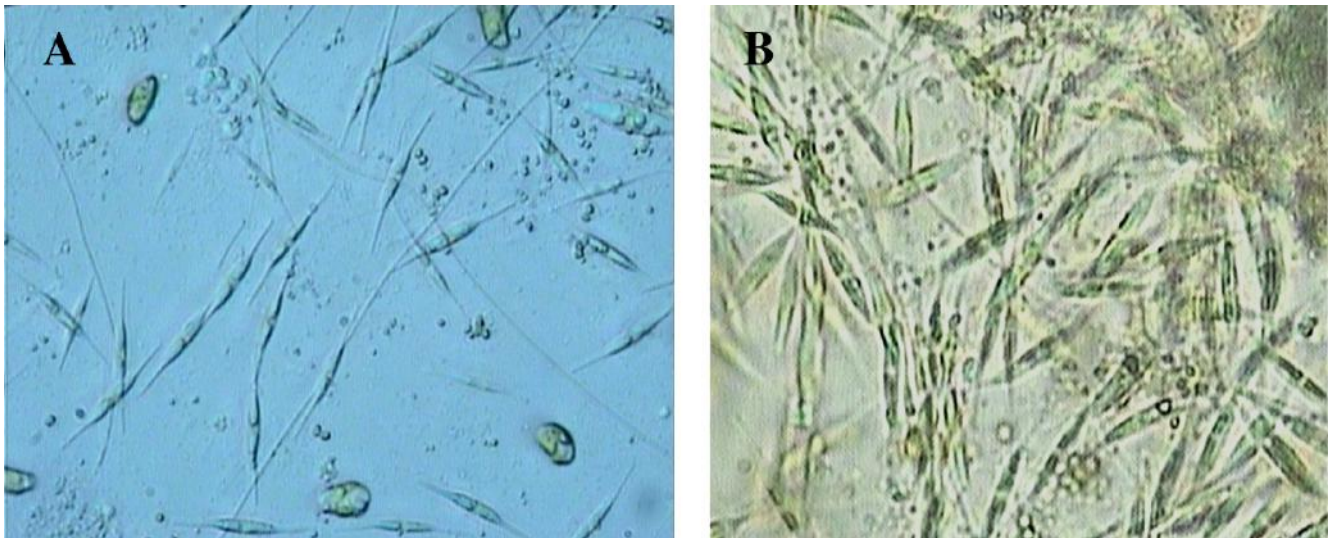


Fig. 5. Cells of *Cylindrotheca closterium* at the bottom of culture vessel. A – ovoid cells of cryptophyte ($(16.9 \pm 1.4) \mu\text{m}$ long; $(7.1 \pm 1.4) \mu\text{m}$ wide) among lanceolate cells of *C. closterium* (apical axis $30\text{--}55 \mu\text{m}$; transapical axis $1.7\text{--}3.6 \mu\text{m}$). B – alive cells of *C. closterium* forming dense network at the bottom of culture vessel. Light inverted microscope Nikon Eclipse E200. Magnification 10×40

Рис. 5. Клетки *Cylindrotheca closterium*, образующие густую сеть на дне культурального сосуда. А — овальные клетки криптофитовых ($(16,9 \pm 1,4) \mu\text{м}$ в длину; $(7,1 \pm 1,4) \mu\text{м}$ в ширину) среди ланцетовидных клеток *C. closterium* (вариации апикальной оси $30\text{--}55 \mu\text{м}$; вариации трансапикальной оси $1,7\text{--}3,6 \mu\text{м}$). В — живые клетки *C. closterium*, образующие густую сеть на дне культурального сосуда. Световой инвертированный микроскоп Nikon Eclipse E200. Увеличение 10×40

During the process of infestation, the cells of *C. closterium* were linked by exopolymeric substances in clusters of 25–45 per group on the carapax of *O. davisae* (this paper), comparable with appr. 30 per group on the spines of the sea urchin [15] attached to the small areas of substratum. Cells of *C. closterium* colonizing sea urchin juveniles from Canadian waters at 8°C were distributed in three discrete classes: small cells with length $(65 \pm 7) \mu\text{m}$ and width $(4.9 \pm 0.6) \mu\text{m}$; larger cells with length $(112 \pm 4) \mu\text{m}$ and width $(5.5 \pm 0.6) \mu\text{m}$; and cells without flexible valve ends with length $(22 \pm 2) \mu\text{m}$ and width $(4.7 \pm 0.5) \mu\text{m}$ [15]. Cells of *C. closterium* proliferating in the culture of *O. davisae* in the Black Sea water at $(25 \pm 2)^\circ\text{C}$ varied in apical axis from 30 to $55 \mu\text{m}$ and in transapical axis – from 1.7 to $3.6 \mu\text{m}$. The type of cells lacking typical flexible ends, or the cells with flexible ends longer than $15 \mu\text{m}$ each [15] were never observed in our culture of *C. closterium*, either on the carapaces of copepods, or at the bottom of culture vessels. Differences of the cell morphotypes of *C. closterium* in our work and the work carried out by Magesky et al. [15] could be connected with different conditions of growth of genetically different geographic isolates of diatom.

The main movements of the free ends of the cells of *C. closterium* (attached in clusters by their flexible ends on a point-wise area of *O. davisae* carapax) observed in our study resembled modalities described as “pivot” and “pirouette” with one tip of the cells of *C. closterium* attached to substratum [3] while free cells of *C. closterium* performed mainly “smooth gliding” and “pirouette”. Quick colonization of copepods by diatoms observed in our study is explainable by possibility for active settlement and attachment of cells of *C. closterium* in 30–45 min [21]. More strong and aggregated adhesion of *C. closterium* (*N. closterium*) cells was revealed onto hydrophobic surfaces in contrast to hydrophilic surfaces where diatoms distribute more uniformly [14], hence, chitin of copepods, mainly consisting of highly hydrophobic polysaccharides [6], is likely to be a preferable substrate for diatoms adhesion.

In mechanisms of adherence and locomotion, the expulsion of highly hydrated extracellular polymeric substances (EPS) from the raphe system of diatom is implicated [1, 13]. This process is closely linked to migratory rhythms, light and dark cycles, and the highest levels of EPS are produced under phosphorus limitation. Production of bound EPS closely associated with the diatom

aggregates occurred only in the light and was the highest during the exponential phase [7]. EPS produced by *C. closterium* organizes a web of polysaccharide fibrils with two types of cross-linking: fibrils association forming junction zones and fibril-globule interconnections with globules connecting two or more fibrils; and these flexible fibrils extend up to 15 µm from the cell [26]. Complex mucilaginous matrix of *C. closterium* was considered to be one of the triggers for large aggregates and “marine snow” formation, especially in coastal waters [1]. Our experiments were performed under natural light of high intensity during late summer and early autumn, extra amount of phosphorus initially present in diatom culture medium, was absent in experiment, and these two factors seemed to be enough for the quick expansion of diatoms on copepods exoskeleton. Yet, the infestation behavior of *C. closterium* on the sea urchin juveniles [15] could not be explained by these factors.

According to our results, diatom *C. closterium*, a facultative heterotroph [24], can use hydrophobic surfaces of alive hosts (planktonic copepod *O. davisae*, as example) as substratum; attach to them by self-released EPS rapidly and tightly; form aggressive colonies; stick and immobilize the copepod flagellate prey (presumably due to production of allelopathic chemicals) [12]; damage the host alive tissues; break normal locomotion and behavior of the host decreasing its ability to feed, reproduce and escape from predators; lead to the death of the host, and, thereafter, proliferate on its degenerative tissues in a similar way to that observed for sea urchin [15].

Although results obtained in the laboratory do not always strictly reproduce processes in natural populations, our findings highlight the possibility of tycho planktonic diatom *C. closterium* to affect negatively copepod populations due to biofouling of their exoskeleton, changes in behavioral and, consequently, in their reproduction ecology, possibly, involving copepods into “marine snow” aggregates. The kind of interaction between copepods and diatoms revealed in the present study has identified the need for further research in order to evaluate properly the impact of tycho planktonic diatoms with adhesive properties on copepods population dynamics.

Acknowledgments. This work was supported by RFBR project (grant agreement no. 14-45-01576) and RAS project (grant agreement no. 0828-2018-0004).

REFERENCES / СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Alcoverro T., Conte E., Mazzella L. Production of mucilage by the Adriatic epipelagic diatom *Cylindrotheca closterium* (Bacillariophyceae) under nutrient limitation. *Journal of Phycology*, 2000, vol. 36, iss. 6, pp. 1087–1095. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2000.99193.x>.
2. Altukhov D., Gubanov A., Mukhanov V. New invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984: seasonal dynamics in Sevastopol Bay and expansion along the Black Sea coasts. *Marine Ecology*, 2014, vol. 35, iss. s1, pp. 28–34. <https://doi.org/10.1111/maec.12168>.
3. Apoya-Horton M. D., Yin L., Underwood G. J. C., Gretz M. R. Movement modalities and responses to environmental changes of the mudflat diatom *Cylindrotheca closterium* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 2006, vol. 42, iss. 2, pp. 379–390. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00194.x>.
4. Ban S., Burns C., Castel J., Chaudron Y., Christou E., Escribano R., Ianora A. The paradox of diatom-copepod interactions. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, vol. 157, pp. 287–293. <https://doi.org/10.3354/meps157287>.
5. Bodeanu N. Algal blooms in Romanian Black Sea waters in the last two decades of the XXth century. *Cercetări Marine*, 2002, vol. 34, pp. 7–22.
6. Cheba B. A. Chitin and chitosan: marine biopolymers with unique properties and versatile applications. *Global Journal of Biotechnology & Biochemistry*, 2011, vol. 6, no. 3, pp. 149–153.
7. De Brouwer J. F., Stal L. J. Daily fluctuations of exopolymers in cultures of the benthic diatoms *Cylindrotheca closterium* and *Nitzschia* sp. (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 2002, vol. 38, iss. 3, pp. 464–472. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2002.01164.x>.
8. Dhankar R., Molinero J. C., Kumar R., Tseng L. C., Ianora A., Hwang J. S. Responses of the estuarine

- copepod *Pseudodiaptomus annandalei* to diatom polyunsaturated aldehydes: Reproduction, survival and postembryonic development. *Harmful algae*, 2015, vol. 43, pp. 74–81. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.02.002>.
9. Gárate-Lizárraga I., Esqueda-Escárcega G. M. Proliferation of *Falcula hyalina* and *Cylindrotheca closterium* (Bacillariophyceae) on copepods in Bahía de La Paz, Gulf of California, Mexico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 2016, vol. 15, no. 1, pp. 197–201. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572016000100021>.
 10. Gifford S. M., Rollwagen-Bollens G., Bollens S. M. Mesozooplankton omnivory in the upper San Francisco Estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, vol. 348, pp. 33–46. <https://doi.org/10.3354/meps07003>.
 11. Guiry M. D., Guiry G. M. *Algaebase. World-wide electronic publication*. National University of Ireland, Galway, 2018. <http://www.algaebase.org>.
 12. Hiromi J., Imanishi D., Kadota S. Effect of *Cylindrotheca closterium* (Bacillariophyceae) on the growth of red-tide raphidophycean flagellate *Heterosigma akashiwo*. *Bulletin of the College of Agriculture and Veterinary Medicine*, Nihon University, 1995, vol. 52, pp. 122–125.
 13. Khanaychenko A., Mukhanov V., Aganesova L., Besiktepe S., Gavrilova N. Grazing and feeding selectivity of *Oithona davisae* in the Black Sea: importance of cryptophytes. *Turkish Journal of Fisheries and Aquaculture Research*, 2018, vol. 18, pp. 937–949. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v18_8_02.
 14. Li Y., Gao Y. H., Li X. S., Yang J. Y., Que G. H. Influence of surface free energy on the adhesion of marine benthic diatom *Nitzschia closterium* MMDL533. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 2010, vol. 75, iss. 2, pp. 550–556. <https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2009.09.026>.
 15. Magesky A., Belzile C., Pelletier É. Cell-mediated immune response of post-metamorphic sea urchin juveniles against infectious stages of diatom *Cylindrotheca closterium* (Bacillariophyceae). *Journal of Invertebrate Pathology*, 2017, vol. 148, pp. 124–128. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2017.06.005>.
 16. Miralto A., Barone G., Romano G., Poulet S. A., Ianora A., Russo G. L., Giacobbe M. G. The insidious effect of diatoms on copepod reproduction. *Nature*, 1999, vol. 402, no. 6758, pp. 173–176.
 17. Moncheva S., Gotsis-Skretas O., Pagou K., Krastev A. Phytoplankton blooms in Black Sea and Mediterranean coastal ecosystems subjected to anthropogenic eutrophication: similarities and differences. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2001, vol. 53, iss. 3, pp. 281–295. <https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0767>.
 18. Nakane T., Nakaka K., Bouman H., Platt T. Environmental control of short-term variation in the plankton community of inner Tokyo Bay, Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2008, vol. 78, iss. 4, pp. 796–810. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.02.023>.
 19. Nevrova E. L., Petrov A. N. Comparative analysis of benthic diatoms taxonomic diversity in different regions of the Black Sea. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2007, vol. 6, no. 4, pp. 43–54. (in Russ.).
 20. Pinzaru S. C., Müller C., Tomšić S., Venter M. M., Brezestean I., Ljubimir S., Glamuzina B. Live diatoms facing Ag nanoparticles: surface enhanced Raman scattering of bulk *Cylindrotheca closterium* pennate diatoms and of the single cells. *RSC Advances*, 2016, vol. 6, iss. 49, pp. 42899–42910. <https://doi.org/10.1039/C6RA04255D>.
 21. Pletikapić G., Radić T. M., Zimmermann A. H., Svetličić V., Pfannkuchen M., Marić D., Žutić V. AFM imaging of extracellular polymer release by marine diatom *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reiman & J. C. Lewin. *Journal of Molecular Recognition*, 2011, vol. 24, iss. 3, pp. 436–445. <https://doi.org/10.1002/jmr.1114>.
 22. Ryabushko L. I. *Microphytobenthos of the Black Sea*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofisika, 2013, 416 p. (in Russ.).
 23. Ryabushko V. I., Zheleznova S. N., Nekhoroshev M. V. Effect of nitrogen on fucoxanthin accumulation in the diatom *Cylindrotheca closterium* (Ehrenb.) Reimann et Lewin. *International Journal on Algae*, 2017, vol. 19, no. 1, pp. 79–84. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v19.i1.70>.
 24. Saks N. M., Stone R. J., Lee J. J. Autotrophic and heterotrophic nutritional budget of salt marsh epiphytic algae. *Journal of Phycology*, 1976, vol. 12, iss. 4, pp. 443–448. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1976.tb02870.x>.
 25. Svetlichny L., Hubareva E., Khanaychenko A., Gubanova A., Altukhov D., Besiktepe S. Adaptive strategy of thermophilic *Oithona davisae* in the cold Black Sea environment. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2016, vol. 16, no. 1, pp. 77–90. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v16_1_09.
 26. Svetličić V., Žutić V., Pletikapić G., Radić T. M. Marine polysaccharide networks and diatoms at the nanometric scale.

- International Journal of Molecular Sciences*, 2013, vol. 14, no. 10, pp. 20064–20078. <https://doi.org/10.3390/ijms141020064>.
27. Tsuda A., Nemoto T. Feeding of copepods on natural suspended particles in Tokyo Bay. *Journal of the Oceanographical Society of Japan*, 1988, vol. 44, iss. 5, pp. 217–227. <https://doi.org/10.1007/BF02303425>.
 28. Turkoglu M., Koray T. Algal blooms in surface waters of the Sinop Bay in the Black Sea, Turkey. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 2004, vol. 7, iss. 9, pp. 1577–1585. <https://doi.org/10.3923/pjbs.2004.1577.1585>.
 29. Wyckmans M., Chepurinov V. A., Vanreusel A., De Troch M. Effects of food diversity on diatom selection by harpacticoid copepods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2007, vol. 345, iss. 2, pp. 119–128. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.02.002>.

КАК ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ *CYLINDROTHECA CLOSTERIUM* УНИЧТОЖАЮТ ИНВАЗИВНЫХ КОПЕПОД *OITHONA DAVISAE*

А. Н. Ханайченко

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

Одни виды диатомовых водорослей являются важным компонентом пищи растительноядных копепоид, другие оказываются токсичными для их размножения. До настоящего времени отсутствовали сведения о негативном влиянии диатомовых *Cylindrotheca closterium* на питающихся ими копепоид; известно, что некоторые эстуарные копепоиды даже предпочитают данный вид другим микроводорослям. Литературные данные по питанию диатомовыми микроводорослями недавних вселенцев в Чёрное море, копепоид *Oithona davisae*, противоречивы. В экспериментальной культуре было изучено взаимодействие *O. davisae* и *C. closterium* как двух организмов, обладающих высоким потенциалом колонизации и являющихся типичными для прибрежных вод. Через две недели после инокуляции *C. closterium* в культуру *O. davisae* поверхность тела копепоид обрастала шарообразными конгломератами диатомовых клеток. Данные клетки в «колониях» на поверхности тела копепоид были связаны между собой и прикреплены с помощью адгезивных веществ одним из гибких концов в точечных областях на разных участках экзоскелета копепоид, а противоположные гибкие концы клеток диатомовых выполняли различные круговые веерообразные движения вокруг оси, проходящей через точку их прикрепления. «Колонии» диатомовых вели себя как интегрированные агрессивные организмы против любой приближающейся жгутиковой микроводоросли и препятствовали нормальной локомоции копепоид. В данной статье впервые сообщается об эпизоотическом поведении *C. closterium* по отношению к циклопоидным копепоидам: быстрая катастрофическая колонизация живых *O. davisae* диатомовыми приводит к полной элиминации экспериментальной популяции, в то время как живые клетки диатомовых образуют плотную сетку на дегенеративных тканях отмирающих копепоид.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, *Cylindrotheca closterium*, обрастание, копепоиды, *Oithona davisae*, Чёрное море

УДК 594.124:591.1(262.5)

**ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ И ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЯ МИДИИ
MYTILUS GALLOPROVINCIALIS LAM.,
КУЛЬТИВИРУЕМОЙ НА ВНЕШНЕМ РЕЙДЕ Г. СЕВАСТОПОЛЯ
(КРЫМ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)**

© 2018 г. Н. С. Челядина

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

E-mail: chelydina2007@mail.ru

Поступила в редакцию 21.12.2017; после доработки 20.04.2018;
принята к публикации 09.08.2018; опубликована онлайн 28.09.2018.

Морфофизиологические исследования гидробионтов и, в частности, мидий, культивируемых в марихозяйствах, становятся актуальными для современной гидробиологии. Изучение фенотипической структуры поселений мидий в Чёрном море — важный аспект мониторинга состояния популяции моллюска в изменяющихся условиях среды. Сведения о закономерностях реализации пола в определённых условиях могут быть основой активного управления формированием поселений при культивировании мидий. Не менее важно наличие актуальных данных о закономерностях полового созревания моллюсков, стадиях развития гонад и вымете половых продуктов. Целью работы была оценка фенотипической и половой структуры поселений моллюсков, а также стадии зрелости гонад мидий *Mytilus galloprovincialis*, культивируемых на мидийно-устричной ферме. Моллюсков с размером раковины от 4,9 до 5,4 мм отбирали ежемесячно с марта 2015 г. по август 2016 г. на мидийно-устричной ферме, расположенной на внешнем рейде г. Севастополя. Окраску раковины, пол и стадию зрелости гонад определяли у мидий по стандартным методикам. По итогам исследования частоты встречаемости цветовых морф моллюсков на мидийно-устричной ферме отмечен больший процент особей с чёрной окраской раковины, чем с коричневой. В среднем за изученный период соотношение данных фенотипов составило 1,8 : 1. При анализе половой структуры *M. galloprovincialis* отмечено, что количество самцов преобладало над количеством самок (в среднем — 2,8 : 1 (♂ : ♀)). Доля гермафродитов — 1–6 %. Соотношение полов (♂ : ♀) каждый месяц отличалось. В марте 2015 г. оно составляло 1,7 : 1. К августу 2015 г., по мере роста моллюсков на коллекторе, наблюдалась максимальная доля самцов (8 : 1). После прореживания мидий на коллекторе соотношение полов стабилизировалось к октябрю 2015 г. и сохранялось на уровне 2 : 1 до марта 2016 г. В дальнейшем оседание молодежи и возрастание массы *M. galloprovincialis* на коллекторе вновь привели к максимальному сдвигу половой структуры (до 7,5 : 1) к маю 2016 г. Одни из возможных причин увеличения доли самцов на мидийно-устричной ферме — высокая плотность моллюсков в друзе и сопутствующие этому процессу гипоксия и слабая доступность корма. В результате анализа степени зрелости гонад культивируемых мидий выделено два пика нереста — весенний (март — апрель) и осенний, растянутый во времени (с октября до начала декабря). Массовое размножение моллюсков происходило весной (при прогреве поверхностного слоя воды до 9–12 °С) и осенью (со снижением температуры воды до 18 °С), однако отдельные особи в нерестовом состоянии встречались летом и зимой. Отмечена асинхронность созревания гонад *M. galloprovincialis* обоих полов. Самцы имели большую вариабельность по стадиям зрелости, чем самки. В различные месяцы количество стадий зрелости гонад варьировало. Сдвиг соотношения полов в сторону увеличения самцов, рост числа мидий с чёрной окраской раковины и асинхронность созревания гонад *M. galloprovincialis* на мидийно-устричной ферме можно рассматривать как физиологический отклик моллюсков на изменения окружающей среды.

Ключевые слова: Чёрное море, мидия *Mytilus galloprovincialis*, фен, пол, стадия зрелости гонад, мидийно-устричная ферма

Искусственное разведение мидии имеет многовековую историю, и в настоящее время наблюдается тенденция к увеличению объёмов культивирования этого моллюска. Мидия *Mytilus galloprovincialis* — один из наиболее массовых и широко распространённых объектов марикультуры в акватории Чёрного моря [13].

В последние десятилетия экосистема Чёрного моря испытывает антропогенный стресс. Это приводит к сокращению биоразнообразия и в конечном счёте — к уменьшению добычи гидробионтов [16, 19].

Морфофизиологические исследования гидробионтов и, в частности, мидий, культивируемых в марихозяйствах, становятся актуальными для современной гидробиологии. Изучение фенотипической структуры поселений мидий в Чёрном море — важный аспект мониторинга состояния популяции моллюска в изменяющихся условиях среды. Большое значение приобретает установление факта наследственной обусловленности полиморфизма окраски раковины: это подводит генетический фундамент под многочисленные популяционные исследования *M. galloprovincialis*, использующие признаки окраски раковины в качестве маркеров физиологических процессов [4, 14, 15]. Сведения о закономерностях формирования половой структуры группировок мидий в определённых условиях также могут быть основой активного управления формированием поселений при культивировании моллюсков. При выращивании мидий в марихозяйствах полициклического типа должно выполняться условие о наличии надёжного источника спата, которым является природная популяция моллюсков. Не менее важно оперировать актуальными данными о закономерностях полового созревания мидий, стадиях развития гонад и вымете половых продуктов.

Целью работы было выявление изменений фенотипической, половой структуры поселений моллюсков и стадий зрелости гонад *M. galloprovincialis*, культивируемых на мидийно-устричной ферме.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экспериментальную часть работы проводили с марта 2015 г. по август 2016 г. на мидийно-устричной ферме, расположенной на внешнем рейде г. Севастополя (44°37'13,4"N, 33°30'13,6"E). Ежемесячно с глубины 6 м, с экспериментального верёвочного коллектора, выставленного в 2013 г., отбирали около 150 экз. мидий *M. galloprovincialis*. Измерения длины проводили при помощи штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Размер раковин составлял 4,9–5,4 мм. В выборке моллюсков определяли окраску раковины, пол и стадию зрелости гонад. Окраску раковин моллюсков устанавливали по методике, предложенной Драголи [3]: он среди разнообразных форм выделял мидий с чёрной (Ч) и коричневой (К) окраской. Для определения пола и стадии зрелости гонад применяли методику визуального изучения их мазков под бинокуляром МБИ-6 [10].

Для статистической обработки материала использовали пакет программ Microsoft Office Excel 2007.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При определении частоты встречаемости цветовых морф мидий отмечен больший процент моллюсков с чёрной окраской раковины за весь период исследований. На рис. 1 представлены усреднённые результаты анализа фенотипической структуры поселений культивируемых мидий за 18 месяцев.

По результатам наших исследований, соотношение мидий с чёрной окраской раковины к таковым с коричневой было 1,8:1. Различные адаптивные реакции моллюсков с чёрной и коричневой окраской, связанные с физиологическими процессами, обусловлены генетическими особенностями. Чёрные мидии численно доминируют на скалах, коричневые — на илистых грунтах. Особи чёрной морфы населяют преимущественно твёрдые субстраты в прибойной зоне морских акваторий [1, 12, 15].

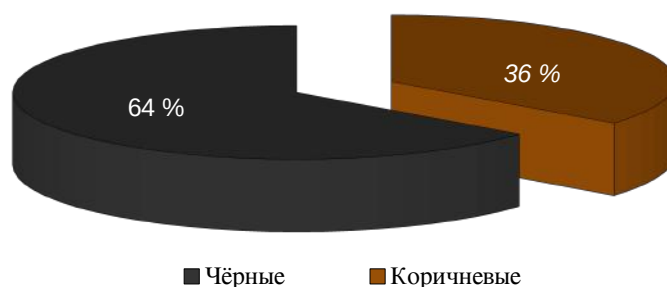


Рис. 1. Соотношение численности особей с разной окраской раковины у мидии *M. galloprovincialis* на обследованной мидийно-устричной ферме

Fig. 1. The shell color ratio of the mussel *M. galloprovincialis* cultivated on the studied mussel-oyster farm (dark segment – black shell (64 %); gray segment – brown shell (36 %))

Известно, что мидии оседают на коллекторы в соотношении фенотипов 1 : 1 (Ч : К) [6]. Ранее показано [14], что соотношение особей с различной окраской раковины у *M. galloprovincialis* может меняться в зависимости от месторасположения мидийных ферм. По мере роста моллюсков на коллекторах количество особей с чёрной окраской раковины увеличивалось в акваториях с неблагоприятной экологической обстановкой, а соотношение раковин с различной окраской в б. Мартыновой достигало 3,7 : 1 (Ч : К). Известно, что моллюски с чёрной окраской раковины имеют более прочный биссусный аппарат, а мидии с коричневой окраской раковины более чувствительны к загрязнению воды [2]. По мере роста моллюсков, по-видимому, во время штормов на дно опадают мидии преимущественно с коричневой окраской раковины. В результате естественного отбора выживают особи, наиболее приспособленные к данному местообитанию. Изменение соотношения фенотипов можно рассматривать как характерный отклик мидийной популяции на влияние окружающей среды.

Исследования, проведённые нами в 2005–2007 гг. на мидийной ферме, выявили большее количество самцов в выборке вне зависимости от размера моллюска [14]. Результаты изучения половой структуры в выборке *M. galloprovincialis* на мидийно-устричной ферме в 2015–2016 гг. приведены на рис. 2.

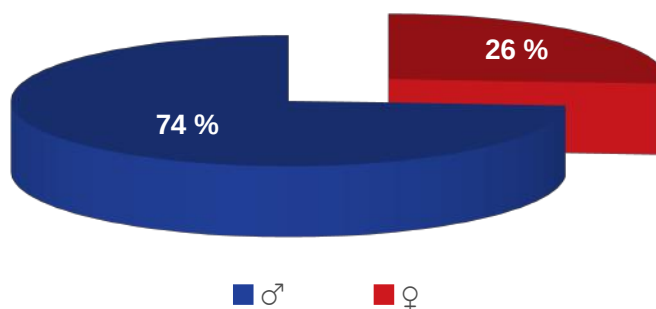


Рис. 2. Соотношение полов у мидии *M. galloprovincialis* на обследованной мидийно-устричной ферме (2015–2016)

Fig. 2. Ratio of sexes of the mussel *M. galloprovincialis* cultivated on the studied mussel-oyster farm (2015–2016)

Отмечено, что количество самцов преобладало над количеством самок. В среднем за 18 месяцев соотношение ♂ : ♀ составило 2,8 : 1. Доля гермафродитов — 1–6 %.

В табл. 1 представлены данные об изменении половой структуры поселения мидии за март 2015 г. — август 2016 г.

Таблица 1. Соотношение полов в выборке мидий, культивируемых на обследованной мидийно-устричной ферме ($n = 2325$)**Table 1.** Ratio of sexes in the sample of mussels cultivated on the studied mussel-oyster farm ($n = 2325$)

Месяц	♂	♀	Соотношение ♂ : ♀
2015 г.			
Март	110	67	1,7 : 1
Апрель	73	39	1,9 : 1
Май	73	35	2,1 : 1
Июнь	102	31	3,3 : 1
Июль	83	14	5,9 : 1
Август	73	6	8,1 : 1
Сентябрь	95	18	5,3 : 1
Октябрь	106	37	2,9 : 1
Ноябрь	98	50	2,0 : 1
Декабрь	88	46	1,9 : 1
2016 г.			
Январь	144	68	2,1 : 1
Февраль	120	67	1,7 : 1
Март	113	46	2,5 : 1
Апрель	109	26	4,2 : 1
Май	68	9	7,5 : 1
Июнь	93	25	3,7 : 1
Июль	44	13	3,4 : 1
Август	110	26	4,2 : 1

Соотношение полов (♂ : ♀) было различным каждый месяц. В марте 2015 г. оно составляло 1,7 : 1, а к августу 2015 г., по мере роста моллюсков на коллекторе, сдвиг в сторону преобладания самцов достиг 8 : 1. В этот период мидии образовывали плотные друзы, располагаясь на коллекторе в несколько слоёв, при этом нижние слои моллюсков находились в угнетённом состоянии [13]. После прореживания мидий на коллекторе соотношение полов стабилизировалось к октябрю 2015 г. и сохранялось на уровне 2 : 1 до марта 2016 г. Последующее оседание молоди и возрастание массы мидий на коллекторе вновь привело к максимальному сдвигу половой структуры (до 7,5 : 1) к маю 2016 г. (см. табл. 1).

В большинстве случаев у берегов Чёрного моря описывают равное соотношение полов моллюсков при 1–3 % гермафродитов, независимо от сезона года [1, 5, 10]. В последние годы появились публикации с данными о сдвиге половой структуры поселений мидий в сторону преобладания как самцов, так и самок [7, 11, 14, 15]. Известно, что соотношение самцов и самок в популяции моллюсков зависит как от генетических механизмов формирования пола, так и от условий окружающей среды [20]. К экологическим факторам, влияющим на соотношение полов мидий, можно отнести неблагоприятные условия обитания: гипоксию, расположение в друзе, интенсивность водообмена и т. д. [10, 15]. Ранее мы отмечали [14], что половая структура выборки моллюсков зависела от их размера и местообитания. В акваториях с неблагоприятной экологической обстановкой увеличивалось количество самцов. Такая маскулинизация популяции моллюсков, происходящая под воздействием загрязняющих веществ, может быть следствием репрессии части половых генов [11].

Акватория размещения исследуемой мидийно-устричной фермы характеризуется сравнительно благоприятными гидролого-гидрохимическими условиями по сравнению с акваторией других районов размещения мидийных ферм [8]. Именно поэтому одними из возможных причин увеличения количества самцов на изучаемой мидийно-устричной ферме являются высокая плотность моллюсков в друзе и сопутствующие данному процессу гипоксия и слабая доступность корма.

Результаты исследования созревания гонад у *M. galloprovincialis* товарного размера на мидийно-устричной ферме представлены на рис. 3.

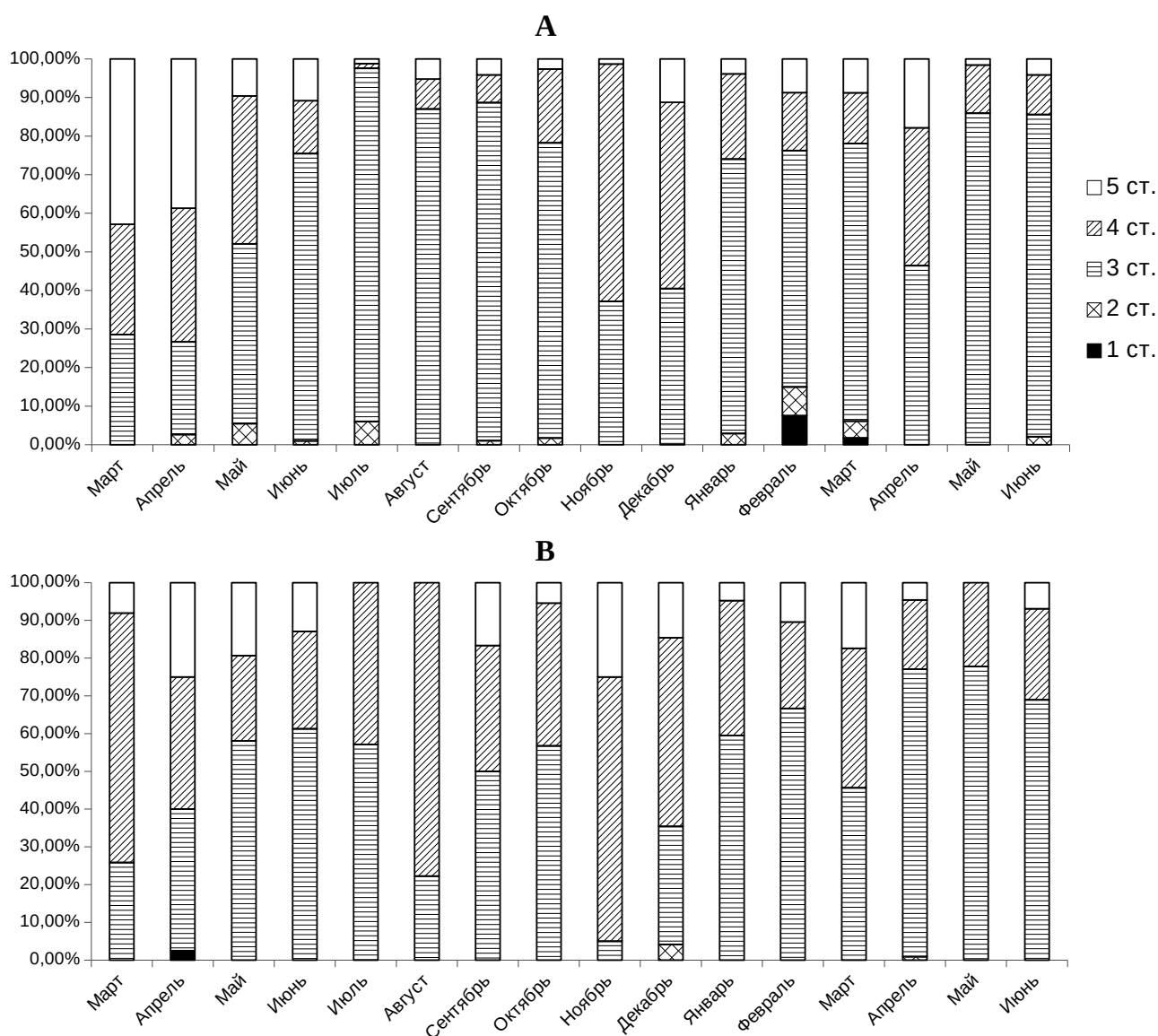


Рис. 3. Распределение стадий зрелости гонад у мидий, культивируемых на обследованной мидийно-устричной ферме (А — самцы; В — самки; $n = 2325$)

Fig. 3. Distribution of stages of gonads maturity in mussels cultivated on the studied mussel-oyster farm (A – males; B – females; $n = 2325$; 1–5 – maturity stages)

Доля мидий, проходящих ранние стадии гаметогенеза (1 — стадия относительного покоя, 2 — начало гаметогенеза), увеличивалась после массового нереста (5-я стадия) и достигала наибольших значений в мае, июне, январе и феврале. Самая продолжительная — стадия активного гаметогенеза (3-я стадия) — занимает значительную часть репродуктивного цикла моллюсков. Именно поэтому мидий на 3-й стадии можно встретить в любой сезон года (рис. 3). Проанализировав состояние гонад культивируемых моллюсков на мидийно-устричной ферме в течение 18 месяцев, можно выделить два пика нереста — весенний (март — апрель) и осенний, растянутый во времени (продолжался с октября до начала декабря). Массовое размножение мидий происходило весной при прогреве поверхностного слоя воды до 9–12 °С и осенью со снижением температуры воды до 18 °С. Между тем отдельные особи в нерестовом состоянии встречались в летний и зимний периоды (рис. 3).

У *M. galloprovincialis* отмечена асинхронность созревания гонад обоих полов за весь период исследований. Самцы находились на 2, 3, 4 и 5-й стадиях зрелости гонад, а самки — в основном на 3, 4 и 5-й, то есть самцы мидий быстрее переходили на последующие стадии, чем самки.

Аналогичная тенденция отмечена для *M. galloprovincialis* из Адриатического моря [17]. Более быстрое созревание самцов, по сравнению с таковым самок, связано, по-видимому, с физиологическими особенностями протекания овогенеза и сперматогенеза у моллюсков. Овогенез — более сложный процесс, требующий больших энергетических затрат, чем сперматогенез [9].

Параметр синхронности полового цикла мидий, как и количество половых стадий, одновременно отмечаемых в пробе, является чувствительным инструментом экологического мониторинга и позволяет на малообъёмных выборках статистически достоверно выявить влияние окружающей среды на физиологию моллюсков [18]. При её неблагоприятных условиях увеличивается количество мидий с чёрной окраской раковины, по численности доминируют самцы, возрастает количество стадий зрелости, одновременно отмеченных в выборке моллюсков.

Выводы:

1. На анализируемой мидийно-устричной ферме преобладали, независимо от сезона и года, мидии с чёрной окраской раковины. В среднем соотношение моллюсков с чёрной и коричневой окраской раковины составляло 1,8 : 1.
2. Самцы количественно преобладали над самками, соотношение $\sigma^7 : \text{♀}$ в среднем составило 2,8 : 1. Доля гермафродитов — 1–6 %.
3. У культивируемых мидий зафиксировано два пика нереста — весенний (март — апрель) и осенний, растянутый во времени (октябрь — начало декабря).
4. Отмечена асинхронность созревания гонад *M. galloprovincialis* обоих полов. Самцы имели большую вариабельность по стадиям зрелости, чем самки.
5. Сдвиг соотношения полов в сторону увеличения доли самцов, рост количества мидий с чёрной окраской раковины, асинхронность созревания гонад *M. galloprovincialis* на мидийно-устричной ферме можно рассматривать как эколого-физиологический отклик моллюсков на изменения окружающей среды.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН ИМБИ по теме «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации АААА-А18-118021350003-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Биология культивируемых мидий. Киев : Наукова думка, 1989. 100 с. [*Biologiya kul'tiviruemykh midii*. Kiev: Naukova dumka, 1989. 100 p. (in Russ.)].
2. Булатов К. В., Звездина Т. В. Различия в прикреплении к субстрату мидий разных генотипов // *Цитология и генетика*. 1987. Т. 21, № 1. С. 71–74. [Bulatov K. V., Zvezdina T. V. Razlichiya v prikreplenii k substratu midii raznykh genotipov. *Tsitologiya i genetika*, 1987, vol. 21, no. 1, pp. 71–74. (in Russ.)].
3. Драголи А. Л. К вопросу о взаимосвязи между вариациями черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) // *Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях*. Киев : Наукова думка, 1966. С. 3–15. [Dragoli A. L. K voprosu o vzaimosvyazi mezhdru variatsiyami chernomorskoj midii (*Mytilus galloprovincialis* Lam.). In: *Raspredelenie bentosa i biologiya donnykh zhivotnykh v yuzhnykh moryakh*. Kiev: Naukova dumka, 1966, pp. 3–15. (in Russ.)].
4. Жуковская Е. А., Кодолова О. П. Взаимосвязь цветового полиморфизма и морфологических признаков у раковин черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. // *Вісник Житомирського державного університету імені Івана Франка*. 2002. Вип. 10. С. 43–46. [Zhukovskaya E. A., Kodolova O. P. Vzaimosvyaz' tsvetovogo polimorfizma i morfologicheskikh priznakov u rakovin chernomorskoj midii *Mytilus galloprovincialis* Lam. *Visnik Zhitomirskoho*

- derzhavnoho universitetu imeni Ivana Franka*, 2002, iss. 10, pp. 43–46. (in Russ.).
5. Иванович Г. В., Холодковская Е. В. Гетерогенность репродуктивного цикла мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam. Одесского залива // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 2009. № 20. С. 321–326. [Ivanovich G. V., Kholodkovskaya E. V. Geterogennost' reproductivnogo tsikla midii *Mytilus galloprovincialis* Lam. Odesskogo zaliva. *Ekologicheskaya bezopasnost' pri-brezhnoi i shelfovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*, 2009, no. 20, pp. 321–326. (in Russ.).]
 6. Казанкова И. И. *Формирование поселений Mytilus galloprovincialis* Lam. на искусственных субстратах у южных и юго-западных берегов Крыма : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.17. Севастополь, 2006. 163 с. [Kazankova I. I. *Formirovanie poselenii Mytilus galloprovincialis* Lam. na iskusstvennykh substratakh u yuzhnykh i yugo-zapadnykh beregov Kryma. [dissertation]. Sevastopol, 2006, 163 pp. (in Russ.).]
 7. Караванцева Н. В. Половая структура мидий *Mytilus galloprovincialis* (Lam.), обитающих у берегов Крыма // *Экология моря*. 2009. Вып. 77. С. 57–61. [Karavantseva N. V. Sex structure of mussels *Mytilus galloprovincialis* (Lam.) near the Crimean coast. *Ekologiya morya*, 2009, iss. 77, pp. 57–61. (in Russ.).]
 8. Куфтаркова Е. А., Губанов В. И., Ковригина Н. П., Ерёмин И. Ю., Сеничева М. И. Экологическая оценка современного состояния вод в районе взаимодействия Севастопольской бухты с прилегающей частью моря // *Морской экологический журнал*. 2006. Т. 5, № 1. С. 72–91. [Kuftarkova E. A., Gubanov V. I., Kovrigina N. P., Eremin I. Yu., Senicheva M. I. Ecological assessment of modern state of waters in the region of interaction of the Sevastopol bay and part of the sea contiguous to it. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2006, vol. 5, no. 1, pp. 72–91. (in Russ.).]
 9. Масленникова Л. А. Сперматогенез двустворчатого моллюска *Anadara broughtoni* (Schrenck) // *Известия ТИНРО*. 2000. Т. 127, № 1–2. С. 453–460. [Maslennikova L. A. Spermatogenez dvustvorchatogo mollyuska *Anadara broughtoni* (Schrenck). *Izvestiya TINRO*, 2000, vol. 127, no. 1–2, pp. 453–460. (in Russ.).]
 10. Пиркова А. В. *Размножение мидии Mytilus galloprovincialis* Lam. и элементы биотехнологии её культивирования : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.18. Севастополь, 1994. 198 с. [Pirkova A. V. *Razmnozhenie midii Mytilus galloprovincialis* Lam. i elementy biotekhnologii ee kul'tivirovaniya. [dissertation]. Sevastopol, 1994, 198 p. (in Russ.).]
 11. Пиркова А. В. Возрастно-половая структура культивируемых мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam. в Чёрном море // *Современные проблемы популяционной экологии : материалы IX Междунар. науч-практ. экол. конф., Белгород, 2–5 окт. 2006 г.* Белгород, 2006. С. 155–156. [Pirkova A. V. Vozrastno-polovaya struktura kul'tiviruemykh midii *Mytilus galloprovincialis* Lam. v Chernom more. In: *Sovremennye problemy populyatsionnoi ekologii: materialy IX Mezhdunar. nauch-prakt. ekol. konf., Belgorod, 2–5 Okt., 2006*. Belgorod, 2006, pp. 155–156. (in Russ.).]
 12. Сереевский С. О. Фенетическая структура популяций брюхоногого моллюска *Littorina obtusata* в эстуарии реки Кереть (Белое море) // *Биология моря*. 1985. № 3. С. 44–53. [Seregeevskii S. O. Feneticheskaya struktura populyatsii bryukhonogogo mollyuska *Littorina obtusata* v estuarii reki Keret' (Beloe more). *Biologiya morya*, 1985, no. 3, pp. 44–53. (in Russ.).]
 13. Холодов В. И., Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. *Выращивание мидий и устриц в Чёрном море*. Воронеж : Изд-во ООО «ИЗДАТ-ПРИНТ», 2017. 508 с. [Kholodov V. I., Pirkova A. V., Ladygina L. V. *Cultivation of mussels and oysters in the Black Sea*. Voronezh: Izd-vo ООО “IZDAT-PRINT”, 2017, 508 p. (in Russ.).]
 14. Челядина Н. С. *Морфологические, биохимические и химические характеристики мидии Mytilus galloprovincialis* Lam., культивируемой в Чёрном море : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10. Севастополь, 2014. 144 с. [Chelyadina N. S. *Morfologicheskie, biokhimicheskie i khimicheskie kharakteristiki midii Mytilus galloprovincialis* Lam., kul'tiviruemoi v Chernom more. [dissertation]. Sevastopol, 2014, 144 p. (in Russ.).]
 15. Шурова Н. М. *Структурно-функциональная организация популяции мидий Mytilus galloprovincialis* Чёрного моря : дис. ... докт. биол. наук : 03.00.17. Севастополь, 2009. 398 с. [Shurova N. M. *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya populyatsii midii Mytilus galloprovincialis* Chernogo morya. [dissertation]. Sevastopol, 2009, 398 p. (in Russ.).]
 16. Bookbinder M. P., Dinerstein E., Rijal A., Cauley H., Rajouria A. Ecotourism's support

- of biodiversity conservation. *Conservation Biology*, 1998, vol. 12, iss. 6, pp. 1399–1404. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.97229.x>.
17. Da Ros L., Bressan M., Marin M. G. Reproductive cycle of the mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lmk) in Venice Lagoon (North Adriatic). *Bolletino di Zoologia*, 1985, vol. 52, iss. 3–4, pp. 223–229. <https://doi.org/10.1080/11250008509440522>.
 18. Kholodkovskaya E. V., Kudinsky O. Yu. Index of synchronism of maturation of mussel gonads as an instrument of ecological monitoring // *Management and conservation of the northern-western Black Sea coast*: proceedings of the EUCC international symposium. Odessa, 1996, pp. 71–76.
 19. Kotlyakov V. M., Mandych A. F. Current trends and environmental issues of the Black Sea regional development. In: *Conservation of the biological diversity as a prerequisite for Sustainable development in the Black Sea region*. Netherlands: Kluwer Academic Publ., 1996, pp. 29–52. (Series Proceedings of the NATO Advanced Research Workshop).
 20. Le J. S. Sex and sex reversal of bivalves. *The Korean Journal of Malacology*, 2015, vol. 31, no. 4, pp. 315–322.

**PHENOTYPIC AND SEXUAL STRUCTURE
OF *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAM.,
CULTIVATED ON THE MUSSEL-OYSTER FARM
IN THE OUTER HARBOR OF SEVASTOPOL CITY (CRIMEA, BLACK SEA)**

N. S. Chelyadina

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

E-mail: chelyadina2007@mail.ru

Morphophysiological studies of hydrobionts, and, in particular, mussels cultivated in marine farms, become important for modern hydrobiology. The study of the phenotypic structure of the mussel settlements in the Black Sea is an important aspect of monitoring the state of the mollusk population in changing environmental conditions. Information about patterns of sex realization under certain conditions can be the basis for active management of settlement formation in the cultivation of mollusks. Data about the regularities of sexual maturation of mussels, the stages of maturity of gonads and gametes spawning are also of importance. The aim of the work was to assess the phenotype and sex structure of the mussel populations as well as the stages of gonads maturity of the mussel *Mytilus galloprovincialis* cultivated on the mussel-oyster farm located in the outer harbor of Sevastopol. Mussels with the size of the shell from 4.9 to 5.4 mm were collected monthly from March 2015 to August 2016 on the studied mussel-oyster farm. Phenotype, sex and stages of gonad maturity were determined in mollusks by standard methods. When determining the frequency of occurrence of mussel phenotype on the mussel-oyster farm, a higher percentage of mollusks with black color shells (Bl) in comparison with those with brown color shells (Br) was observed, and on average for the studied period the shell phenotype ratio (Bl:Br) was 1.8:1 respectively. Data on the sexual structure of *M. galloprovincialis* on the studied mussel-oyster farm are presented. Average ♂:♀ ratio was 2.8:1, with the proportion of hermaphrodites reaching 1–6%. The sex ratio was different every month. In March 2015 it was 1.7:1 (♂:♀) and by August 2015, while mollusks growing on the mussel's collector, the share of males reached its maximum (8:1). After thinning the mussels on the collector, the sex ratio had stabilized by October 2015 and remained at the level of 2:1 until March 2016. The next subsidence of the young and increase of mussels mass on the collector had again led to a significant shift of the mussel sexual structure (7.5:1) by May 2016. One of the reasons of the increase in the number of males in the studied mussel-oyster farm is thought to be the high density of mussels in the druse resulting in local hypoxia and poor food accessibility. The analysis of the state of gonads maturity of cultivated mussels showed two peaks of spawning – spring (March, April) and a long autumn one (started in October and continued until early December). Mass reproduction of mussels was observed in the spring when the surface water layer warmed up to 9–12 °C and in the autumn with the decrease of water temperature to 18 °C. The asynchronous maturation of the gonads of *M. galloprovincialis* of both sexes was observed. Males had greater variability of maturity stages than females. The shift in the ratio of the sexes towards the increase of males share as well as the increase of the number of mussels with black color shell and also the asynchronous maturation of the gonads of *M. galloprovincialis* on the studied farm can be considered as the ecological and physiological response of mollusks to the environment changes.

Keywords: Black Sea, mussel *Mytilus galloprovincialis*, phene, sex, maturity stage of the gonads, mussel-oyster farm

NOTES

UDC 595.135:597.2/.5:574.582(262.5)

FISH LARVAE AS FOOD ITEM OF PLANKTONIC PREDATOR (CHAETOGNATHA)

© 2018 I. V. Vdodovich, P. S. Podrezova, T. N. Klimova

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

E-mail: vdodovich@mail.ru

Received by the Editor 08.05.2018; after revision 23.07.2018;
accepted for publication 09.08.2018; published online 28.09.2018.

Photos of predation of sagitta (Chaetognatha) to fish larvae are presented for the first time for the Black Sea. While analyzing ichthyoplankton samples obtained in May and November in 2017 (94th and 98th cruises of RV “Professor Vodyanitsky”) several sagittas were found with their guts containing fish larvae. Fish larvae seem to have been captured by sagittas in the same way as sagittas in cannibalism cases, with both folding in half at the spot of capture. The data obtained allow us to assume sagittas in conditions of high abundance of eggs and fish larvae in the plankton to be not only a food competitor of larvae and juveniles of fish, as a fodder plankton consumer, but an active predator, being able to play a significant role in the elimination of ichthyoplankton.

Keywords: food items, fish larvae, sagitta, predation, Black Sea

According to numerous studies, predation is one of the main causes of fish larvae mortality. The paper [2] focuses on the analysis of some biotic factors affecting fish larvae survival, and larvae and juveniles of Decapoda, nauplii of *Balanus* are considered as some of the most dangerous predators. Consumption of fish eggs by amphipods, decapods and isopods was studied both in natural fish spawning grounds and experimentally [6]. Based on field observations and experimental data of different scientists the following conclusion has been made: high abundance of predators in the plankton in summer period can have a negative effect on the number of fish larvae [2, 5]. Feeding of the Black Sea sagittas (*Sagitta setosa* Müller, 1847) was studied in detail in the 1950s, using both field samples (including those collected at daily stations) and experimental ones [7]. Sagittas were shown to feed actively at the sea surface at night and in layers of plankton swarm in the daytime [3]. Since food items in the guts of sagittas are usually heavily digested, it makes quantifying of the consumed items difficult in most cases. The content of weakly digested food items can be determined through sagittas guts [7]. According to the data available in literature zooplankton (specifically copepods) are the main food items of sagittas, along with fish larvae as well as sagittas themselves [3, 4, 7]. Location of the consumed items allowed to assume that sagittas capture crustaceans mainly by the head while sagittas capture other sagittas by any part of their body, with the captured sagittas folding in half at the spot of capture [7]. There are no data available for the Black Sea on the way sagittas capture fish larvae, and there are no photos confirming this fact.

The analysis of ichthyoplankton samples obtained in May and November in 2017 (94th and 98th cruises of RV “Professor Vodyanitsky”) showed that guts of several sagittas contained fish larvae. Fish larvae seem to have been captured by sagittas in the same way as sagittas in cannibalism cases, with both folding

in half at the spot of capture (Fig. 1B), as described by O. G. Mironov [7]. Several occurrences of fish larvae capture by sagittas by caudal fin have also been observed (Fig. 1A).

Sagitta length of 9.4 mm is shown in (Fig. 1B). Fish larvae which we identified as sprat – *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) with the size of about 4 mm – is clearly seen through the transparent covers of the of sagitta body (Fig. 1B, C, D).

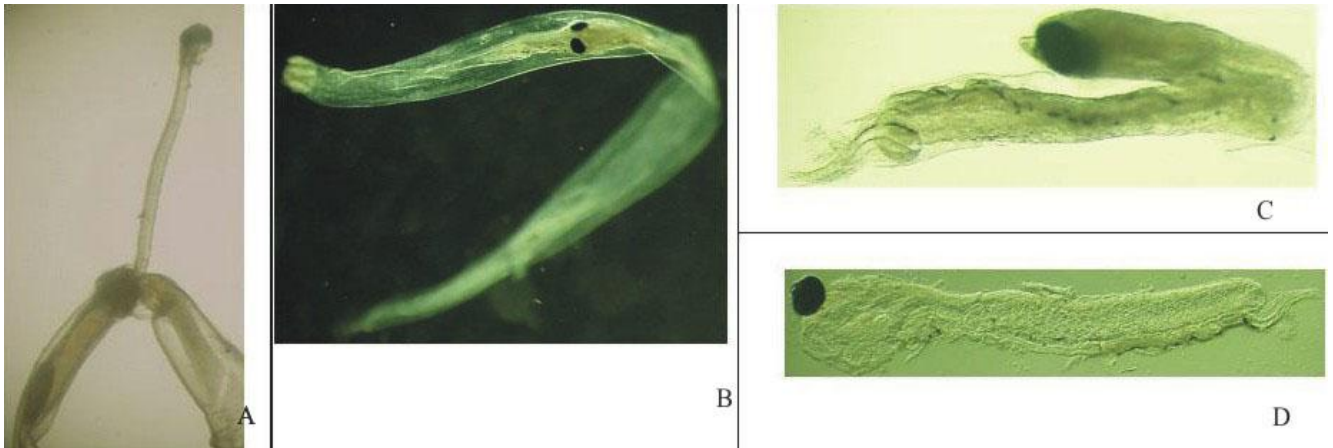


Fig. 1. Sagitta with the larvae of *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758): A – sagittas in the process of capturing of *S. sprattus* larvae by caudal fin (May 2017); B – sagitta with *S. sprattus* larvae in the gut; C – folded in half *Sprattus sprattus* larvae from the gut of sagitta; D – *S. sprattus* larvae from the gut of sagitta straightened under a cover glass (November 2017)

Рис. 1. Сагитта с личинкой шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758): А — сагитты в процессе захвата личинки шпрота за хвостовой плавник (май 2017 г.); В — сагитта с личинкой шпрота в кишечнике; С — сложенная вдвое личинка шпрота из кишечника сагитты; D — личинка шпрота из кишечника сагитты, выпрямленная под покровным стеклом (ноябрь 2017 г.)

The share of the consumed ichthyoplankton in the daily diet of sagittas for the Sea of Okhotsk was studied in [4]. It was shown that the share of ichthyoplankton in the daily diet of sagittas with the length of less than 15 mm in winter-spring period was 0.1 %, and in summer-autumn period it was 0.5 % (% of body weight of sagitta) [4]. According to [4] sagittas consume those groups of hydrobionts that dominate in zooplankton, and are available in sizes, preferring items of a relatively large size. It should be noted that in May and November 2017 there was a high abundance of larvae *S. sprattus* in the Black Sea near Crimea. In the first decade of May it reached 54 ind.·m⁻², and in November – 70 ind.·m⁻², with average being 18 and 20 ind.·m⁻², respectively. In the 1950–1960s at the coasts of Crimea *S. sprattus* larvae were generally observed as single individuals and their maximum number even at spawning peak did not exceed 30 ind.·m⁻². There are no reliable data available on feeding the Black Sea sagittas on fish eggs as membranes of eggs seem to be easily destroyed when being captured by sagittas. But considering that average number of *S. sprattus* eggs in November 2017 off Crimea was 262 ind.·m⁻² and maximum number was over 800 ind.·m⁻², these values being four times higher than in the 1950–1960s [1], it can be assumed that *S. sprattus* eggs were easily available food items for sagittas.

The data obtained allow us to assume sagittas in conditions of high abundance of eggs and fish larvae to be not only a food competitor of larvae and juveniles of fish, as a fodder plankton consumer, but an active predator, being able to play a significant role in the elimination of ichthyoplankton.

This paper was made within the framework of research issues of IMBR RAS no. AAAA-A18-118020890074-2 “Regularities of formation and anthropogenic transformation of biodiversity and bioresources of the Sea of Azov – the Black Sea basin and other regions of the World Ocean” (Vdodovich I. V., Klimova T. N.) and no. AAAA-A18-118021490093-4 “Functional, metabolic and toxicological aspects of the existence of hydrobionts and their population in biotopes with different physico-chemical regime” (Podrezova P. S.).

REFERENCES / СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Dekhnik T. V. *Ikhtioplankton Chernogo morya* [*Ichthyoplankton of the Black Sea*]. Kiev: Naukova dumka, 1973, 234 p. (in Russ.).
2. Dekhnik T. V., Dubrovin I. Ya. Vliyanie abioticheskikh i bioticheskikh faktorov na vyzhivanie ikri-nok i lichinok morskikh ryb [Influence of abiotic and biotic factors on the survival of eggs and larvae of marine fish]. *Biologiya morya*, 1976, iss. 38, pp. 39–46. (in Russ.).
3. Drits A. V., Utkina S. V. Pitanie *Sagitta setosa* v sloyakh dnevnogo skopleniya planktona v Chernom more [Sagitta setosa feeding in the deep layers of high plankton concentration during daytime in the Black Sea]. *Okeanologiya*, 1988, vol. 28, iss. 6, pp. 1014–1019. (in Russ.).
4. Gorbatenko K. M. Raspredelenie, biomassa, mezhgodovaya dinamika sagitt Okhotskogo morya [Distribution, biomass, and year-to-year dynamics of Sagitta in the Okhotsk Sea]. *Izvestiya TINRO*, 2016, vol. 184, pp. 168–177. (in Russ.).
5. Logachev V. S. Vyedanie lichinok ryb naupliusami balyanusov v eksperimental'nykh usloviyakh [Consumption of fish larvae by nauplius of balanus in experimental conditions]. *Biologiya morya*, 1971, iss. 23, pp. 160–167. (in Russ.).
6. Logachev V. S. Vyedanie ikry ryb sem. Gobiidae i Blenniidae некотoryми ракообразными Черного моря [Consumption of fish eggs of Gobiidae and Blenniidae families by some crustaceans of the Black Sea]. *Biologiya morya*, 1973, iss. 29, pp. 86–99. (in Russ.).
7. Mironov O. G. Pitanie planktonnykh khishchnikov: II. Pitanie sagitty [Feeding of plankton predators: II. The feeding of Sagitta]. *Trudy Sevastopol'skoj biologicheskoy stantsii*, 1960, vol. 13, pp. 78–88. (in Russ.).

ЛИЧИНКИ РЫБ

КАК КОРМОВОЙ ОБЪЕКТ ПЛАНКТОННОГО ХИЩНИКА (СНАЕТОГНАТНА)

И. В. Вдодович, П. С. Подрезова, Т. Н. Климова

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

E-mail: vdodovich@mail.ru

Впервые для Чёрного моря представлены фотодокументы, свидетельствующие о хищничестве сагитты по отношению к личинкам рыб. При разборе ихтиопланктонных проб, полученных в 2017 г. в мае и ноябре (94-й и 98-й рейсы НИС «Профессор Водяницкий»), были отмечены несколько сагитт, в кишечниках которых обнаружили свежезаглоченные личинки рыб. Личинки рыб захватывались хищниками так же, как сагитты при каннибализме, и в месте захвата складывались вдвое. Полученные данные позволяют сделать предположение о том, что при высокой численности икры и личинок рыб в планктоне сагитты являются не только конкурентами в питании личинок и молоди рыб как потребители кормового планктона, но и активными хищниками, и могут играть существенную роль в элиминации ихтиопланктона.

Ключевые слова: пищевые объекты, личинки рыб, сагитта, хищничество, Чёрное море

ПАМЯТИ СЕРГЕЯ БОРИСОВИЧА ГУЛИНА (01.03.1960 – 27.09.2018)

Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН понёс невосполнимую утрату: 27 сентября 2018 г. безвременно ушёл из жизни директор института доктор биологических наук, профессор Сергей Борисович Гулин.



Сергей Борисович родился 01.03.1960 в г. Жёлтые Воды. Окончив в 1984 г. с отличием Симферопольский государственный университет по специальности «биология», он всю свою дальнейшую жизнь посвятил науке. В 1990 г. С. Б. Гулин защитил диссертацию на соискание учёной степени кандидата биологических наук по специальности «гидробиология», а в 2002 г. — диссертацию на соискание учёной степени доктора биологических наук по специальности «радиобиология».

Основные направления исследований Сергея Борисовича были связаны с изучением радиоактивного загрязнения морской среды после аварии на ЧАЭС и с разработкой радиохимических и радиотрассерных методов определения биогеохимических характеристик экосистем. Он внёс большой вклад в исследование средообразующей и экологической роли струйной метановой разгрузки дна Чёрного моря.

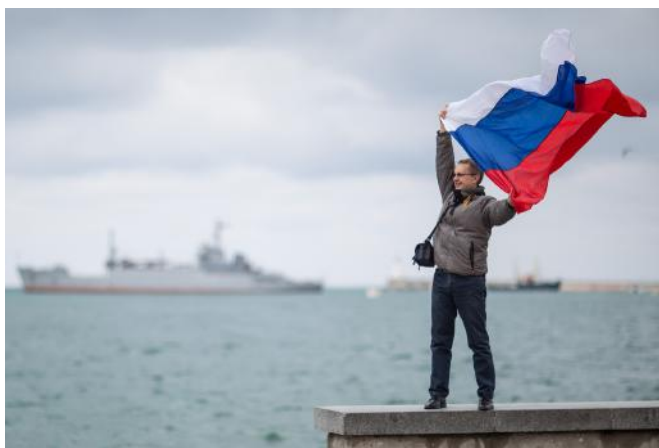
Сергей Борисович участвовал в более чем 40 экспедициях на океанографических судах в Средиземноморском бассейне, Балтийском море, Атлантическом океане и в Антарктике. Он принимал активное участие в организации и проведении более чем 20 морских экспедиций по программам Международного агентства по атомной энергии (IAEA) и Европейского союза, погружался в морские глубины на исследовательской подводной лодке «Бентос-300». С. Б. Гулин был ответственным исполнителем более чем 15 грантов Евросоюза, IAEA, NATO, NOAA и межправительственных международных программ, работал в национальной лаборатории Risø (Дания), в Лаборатории морской среды (Монако), в экспертных миссиях IAEA на Ближнем Востоке, был сопредседателем ряда всероссийских и международных конференций.

Результаты научных исследований Сергея Борисовича получили широкое мировое признание. Он изучил основные параметры радиоэкологического отклика Чёрного моря на аварию на ЧАЭС и установил тенденции распространения постчернобыльских осколочных радионуклидов в водной среде от 50-х широт Северного полушария до акватории Антарктики. Сергей Борисович разработал метод ядерной геохронологии донных отложений и оценки интенсивности седиментационных процессов в вековом масштабе. Им получены значимые научные результаты в сфере изучения биогеохимических механизмов формирования критических зон, радиоёмкости окислительной и глубоководной сероводородных зон Чёрного моря, радиационной и химической экотоксикологии. С. Б. Гулин

обнаружил карбонатные бактериальные постройки в глубоководной зоне Чёрного моря. Он показал, что они являются формой существования ранее неизвестного феномена жизни в условиях сероводородного заражения вод — анаэробного окисления метана консорциумом архей и сульфатредуцирующих бактерий. Установил, что возраст бактериальных построек на разных глубинах соответствует тренду сероводородного заражения моря в последний период его геологической эволюции.

Сергей Борисович опубликовал 200 научных работ, включая 13 монографий, ему принадлежат 5 патентов на изобретения. Он был членом-корреспондентом Крымской академии наук, действительным членом Международного союза радиоэкологов, а также членом Международного союза по экологической этике, читал курс лекций по радиохимии в Севастопольском институте ядерной энергии и промышленности.

С.Б. Гулин имел выдающиеся организаторские способности. Он успешно работал в должности заведующего научной лабораторией, с 2009 по 2015 г. исполнял обязанности заведующего отделом радиационной и химической биологии, а с 2015 г., после возвращения Севастополя в состав Российской Федерации, возглавлял ИМБИ РАН. На должностях заведующего лабораторией и отделом он поддерживал высокий научный уровень исследований во вверенных ему научных подразделениях. Но наиболее ярко как научный руководитель



Сергей Борисович проявил себя на должности директора. За время своего пребывания на этом посту он добился проведения ремонтно-строительных работ в институте и улучшения его материально-технического снабжения, создал современную химико-аналитическую лабораторию, привлёк администрацию г. Севастополя к выделению причалов для базирования плавсредств, организовал регулярное проведение научно-исследовательских рейсов на маломерных судах и на НИС «Профессор Водяницкий», обеспечил работоспособность научной базы в Батилимане, а также согласовал объединение ИМБИ РАН с Карадагской научной станцией имени Т. И. Вяземского.

Сергей Борисович был высококвалифицированным специалистом, талантливым организатором и всемирно известным учёным, целеустремлённой личностью, тактичным и глубоко порядочным человеком, настоящим патриотом Российской Федерации. Он войдёт в историю ИМБИ РАН как деятель, положивший все свои силы на благо института, морских исследований и Российской академии наук. Мы глубоко скорбим в связи с его преждевременным уходом из жизни. Память о Сергее Борисовиче навсегда сохранится в наших сердцах.

*Егоров В. Н.,
зл. н. с. ИМБИ РАН,
д. б. н., проф., академик РАН*

TO THE MEMORY OF SERGEY GULIN (01.03.1960 – 27.09.2018)

A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of the Russian Academy of Sciences suffered an irreparable loss: on September 27, 2018, Sergey Borisovich Gulin, the director of the Institute, passed away. The main areas of his research were related to the study of radioactive contamination of the marine environment after a nuclear accident at the Chernobyl Nuclear Power Plant and of the development of radiochemical and radio-trace methods for determining the biogeochemical characteristics of ecosystems.

Keywords: Gulin Sergey, IMBR RAS, radioactivity, radiobiology

Egorov V. N., IMBR RAS

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 № 7 от 24.08.2018)

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

Выпускающий редактор:

И. В. Довгаль

Корректор:

О. Ю. Копытова

Разработка оригинал-макета:

Р. Г. Геворгиз

Компьютерная вёрстка:

А. С. Баяндин

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

Подп. к печати 24.08.2018	Формат 60 × 84/8	Бум. офсетная № 1	Печать офсетная
Уч.-изд. листов 12,1	Усл.-печ. листов 12	Тираж 150 экз.	Заказ № 28918

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

- МБЖ — периодическое издание открытого доступа. Подаваемые материалы проходят независимое двойное слепое 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, экологи, биофизики, гидро- и радиобиологи, 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

- MBJ 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, ecologists, biophysicists, hydrobiologists, radiobiologists, 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.