



ISSN 2499-9768 print
ISSN 2499-9776 online

**МОРСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ**

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 4 № 3

2019

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

Егоров В. Н., акад. РАН, д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Заместитель главного редактора

Солдатов А. А., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Ответственный секретарь

Корнийчук Ю. М., к. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

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., ФИЦ ИнБЮМ

Зуев Г. В., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

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

Мильчакова Н. А., к. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Миронов О. Г., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Неврова Е. Л., д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Празукин А. В., д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Руднева И. И., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Рябушко В. И., д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Самышев Э. З., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Совга Е. Е., д. г. н., проф., ФИЦ МГИ

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

Финенко З. З., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

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., CNR-IAS, Italy

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

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

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

Editorial Board

Editor-in-Chief

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

Assistant Editor

Soldatov A. A., D. Sc., Prof., IBSS

Executive Secretary

Kornychuk Yu. M., PhD, IBSS

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., IBSS

Finenko Z. Z., D. Sc., Prof., IBSS

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

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

Konovalev S. K., Corr. Member of RAS, D. Sc., Prof.,
MHI RAS, Russia

Magni P., D. Sc., CNR-IAS, Italy

Milchakova N. A., PhD, IBSS

Mironov O. G., D. Sc., Prof., IBSS

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

Nevrova E. L., D. Sc., IBSS

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

Prazukin A. V., D. Sc., IBSS

Rudneva I. I., D. Sc., Prof., IBSS

Ryabushko V. I., D. Sc., IBSS

Samyshev E. Z., D. Sc., Prof., IBSS

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., IBSS

Адрес редакции и издательства

ФИЦ «Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН».

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

Тел.: +7 8692 54-41-10.

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

Address of the Editorial Office

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas
of 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

2019 Том 4 № 3

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Научные сообщения

Аннинский Б. Е., Игнатьев С. М., Финенко Г. А., Дацьк Н. А.

Желетельный макропланктон открытой пелагиали и шельфа Чёрного моря:
распределение осенью 2016 г. и межгодовые изменения биомассы и численности 3–14

Артёмов Ю. Г., Садогурский С. Е., Плугатарь Ю. В., Белич Т. В., Садогурская С. А., Евтушенко Д. Б.

Гидроакустическое исследование макроскопической донной растительности
в заповедной морской акватории у мыса Мартьян (Крым, Чёрное море) 15–25

Болтачева Н. А., Лисицкая Е. В.

К вопросу о видовой принадлежности *Spio* (Annelida, Spionidae)
из Азово-Черноморского бассейна 26–36

Головина И. В.

Устойчивость к негативным воздействиям и соотношение активности ферментов
энергетического обмена в тканях черноморских моллюсков
Mytilus galloprovincialis Lamarck, 1819 и *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) 37–47

Жуковская А. Ф., Чеснокова А. А., Косьяненко Д. В., Косьяненко А. А., Челомин В. П.

Влияние высоких концентраций меди на окисление белков пищеварительной железы
у некоторых представителей рода *Littorina* (Mollusca, Gastropoda) 48–55

Зуев Г. В.

Современное состояние популяции хамсы *Engraulis encrasicolus* (L.) (Pisces: Engraulidae),
зимующей у побережья Восточного Крыма и Северного Кавказа 56–68

Рябушко Л. И., Бондаренко А. В., Баринаева С. С.

Индикаторные микроводоросли бентоса в оценке степени органического загрязнения вод
на примере крымского побережья Азовского моря 69–80

Чмыр В. Д., Ли Р. И., Сеничева М. И.

Определение скорости роста и элиминации отдельных видов и популяций
в сообществе фитопланктона бухты Севастопольская (Чёрное море) 81–94

Исторические хроники

Мионов О. Г.

Севастопольская биологическая станция в 1945–1949 гг. 95–100

Заметки

Загородняя Ю. А., Вдович И. В.

Определение науплиальных стадий черноморских копепод семейства Calanidae
в кишечниках личинок рыб (in Eng.) 101–103

Челядина Н. С., Попов М. А., Поспелова Н. В., Смирнова Л. Л.

Смена пола у черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819
под влиянием тяжёлых металлов 104–106

Хроника и информация

Дмитриева Е. В., Корнийчук Ю. М.

VII Всероссийская конференция с международным участием
«Школа по теоретической и морской паразитологии» 107–110

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2019 Vol. 4 no. 3

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

CONTENTS

Scientific communications

Anninsky B. E., Ignatyev S. M., Finenko G. A., and Datsyk N. A.

Gelatinous macroplankton of the open pelagial and shelf of the Black Sea:

Distribution in autumn 2016 and interannual changes in biomass and abundance (in Russ.) 3–14

Artemov Yu. G., Sadogurskiy S. Ye., Plugatar Yu. V., Belich T. V., Sadogurskaya S. A., and Evtushenko D. B.

Hydroacoustic survey of benthic macro-vegetation in the protected offshore area of Cape Martyan

(Crimea, Black Sea) (in Russ.) 15–25

Boltachova N. A. and Lisitskaya E. V.

On the taxonomic classification of *Spio* (Annelida, Spionidae) species

from the Sea of Azov – Black Sea basin (in Russ.) 26–36

Golovina I. V.

Resistance to negative effects and the ratio of energy metabolism enzyme activity

in tissues of the Black Sea molluscs *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819

and *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (in Russ.) 37–47

Zhukovskaya A. F., Chesnokova A. A., Kos'yanenko D. V., Kos'yanenko A. A., and Chelomin V. P.

Effect of Cu²⁺ high concentrations on protein oxidation (carbonyl proteins) in digestive gland

of some representatives of *Lirrorina* genus (Mollusca, Gastropoda) (in Russ.) 48–55

Zuyev G. V.

Modern state of the population of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* (L.) (Pisces: Engraulidae)

wintering off the coast of the Eastern Crimea and the North Caucasus (in Russ.) 56–68

Ryabushko L. I., Bondarenko A. V., and Barinova S. S.

Indicator benthic microalgae in assessment of the degree of organic water pollution

on the example of Crimean coastal waters of the Sea of Azov (in Russ.) 69–80

Tchmyr V. D., Lee R. I., and Senicheva M. I.

Determination of the growth rate and elimination of certain phytoplankton species and populations

in the Sevastopol Bay (Black Sea) (in Russ.) 81–94

Historical chronicles

Mironov O. G.

Sevastopol Biological Station in 1945–1949 (in Russ.) 95–100

Notes

Zagorodnyaya Yu. A. and Vdodovich I. V.

Identifying naupliar stages of the Black Sea copepods of Calanidae family in fish larvae guts 101–103

Chelyadina N. S., Popov M. A., Pospelova N. V., and Smirnova L. L.

Sex inversion in the Black Sea mussel *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819

under the influence of heavy metals (in Russ.) 104–106

Chronicle and information

Dmitrieva Ye. V., Kornychuk Yu. M.

The VII All-Russian conference with international participation

entitled “School for theoretical and marine parasitology” (in Russ.) 107–110

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК [593.7+593.8](262.5)

**ЖЕЛЕТЕЛЫЙ МАКРОПЛАНКТОН
ОТКРЫТОЙ ПЕЛАГИАЛИ И ШЕЛЬФА ЧЁРНОГО МОРЯ:
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОСЕНЬЮ 2016 г.
И МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ БИОМАССЫ И ЧИСЛЕННОСТИ**

© 2019 г. **Б. Е. Аннинский, С. М. Игнатъев, Г. А. Финенко, Н. А. Дацык**

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Россия
E-mail: anninsky_b@mail.ru

Поступила в редакцию 23.08.2018; после доработки 13.05.2019;
принята к публикации 25.09.2019; опубликована онлайн 30.09.2019.

Сообщество желетелого макропланктона Чёрного моря обновляется ежегодно и функционирует по-разному в зависимости от сложной системы трофических отношений и межгодовых колебаний биотических и абиотических факторов. Мониторинг этого сообщества необходим для оценки современного состояния и векторов возможной эволюции всей пелагической экосистемы. С этой целью в ходе планктонных работ по программе 89-го рейса НИС «Профессор Водяницкий» (сентябрь — октябрь 2016 г.) в прибрежных и открытых районах моря к югу и юго-западу от полуострова Крым на 62 станциях собраны данные по составу, численности, биомассе и распределению массовых видов желетелых. Пробы отбирали сетью Богорова — Расса (площадь входного отверстия — 0,5 м², ячея — 300 мкм) методом тотальных вертикальных ловов от дна до поверхности моря в области мелководного шельфа и от нижней границы кислородной зоны [по данным зонда CTD SBE plus (Sea Bird)] до поверхности моря — в его глубоководной части. Сцифомедуза *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и три вида гребневиков (*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865; *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller, 1776); *Beroe ovata* Bruguière, 1789) присутствовали совместно на 56 станциях. В глубоководных районах моря отмечено увеличение средней биомассы каждого из видов (*A. aurita* — до 260 г·м⁻²). Достоверных различий между показателями 2016 и 2010 г. не обнаружено ($p > 0,05$), при этом численность медузы возросла почти на порядок ($p < 0,001$), *P. pileus* — в 2–5 раз ($p < 0,001$), *B. ovata* — в 3–15 раз ($p < 0,01$). Более высокая численность *M. leidyi* наблюдалась лишь на внешнем шельфе ($p < 0,01$); в других районах моря её увеличению могло помешать хищничество *B. ovata*. Скорость соматического роста медузы в 2016 г. была одной из самых низких за последние 15 лет. Опережающий рост численности желетелых по отношению к их биомассе свидетельствует о тотальном уменьшении размеров особей как в популяциях гребневиков, так и в популяции медузы. Низкая скорость соматического роста медузы указывает на неблагоприятные условия существования этого вида в 2016 г. Тем не менее из-за высокой численности особей весеннего поколения биомасса медузы была выше, чем в прежние годы. Вследствие ослабления конкуренции со стороны гребневиков-планктофагов, в перспективе на ближайшие годы следует ожидать ещё большего увеличения экологической валентности *A. aurita* среди желетелых хищников.

Ключевые слова: желетелый макропланктон, гребневик, медуза, биомасса, пространственное распределение, межгодовые изменения, Чёрное море

Популяции желтелого макропланктона во многих морях находятся под пристальным вниманием экологов. Отчасти это связано с ощутимым ущербом, который испытывают пелагические экосистемы и некоторые производства при массовом развитии желтелых организмов [16, 17], отчасти — с перспективой необратимой трансформации всей системы трофических связей в пелагиали [14, 18]. Известно, что экспансия медуз и гребневиков может приводить к упрощению экосистем и усилению их зависимости от желтелых хищников в роли господствующих консументов [17, 19]. Постоянный мониторинг этих процессов важен для понимания основных векторов современной эволюции пелагической экосистемы Чёрного моря. Из-за пространственной вариабельности состояния популяций в ареале их обитания такие исследования не могут быть ограничены узкой зоной стационарных наблюдений и должны периодически проводиться максимально широко.

Цель настоящей работы — проанализировать современное состояние массовых популяций медуз и гребневиков в Чёрном море, а именно: распределение, численность, биомассу и временную динамику обилия за последние годы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Планктонные работы проводили на НИС «Профессор Водяницкий» (89-й рейс) в период с 30 сентября по 19 октября 2016 г. преимущественно в центральных и сопредельных с юга и запада полуострову Крым районах Чёрного моря ($43^{\circ}22'–45^{\circ}15'$ с. ш. и $31^{\circ}24'–36^{\circ}26'$ в. д.) (рис. 1).

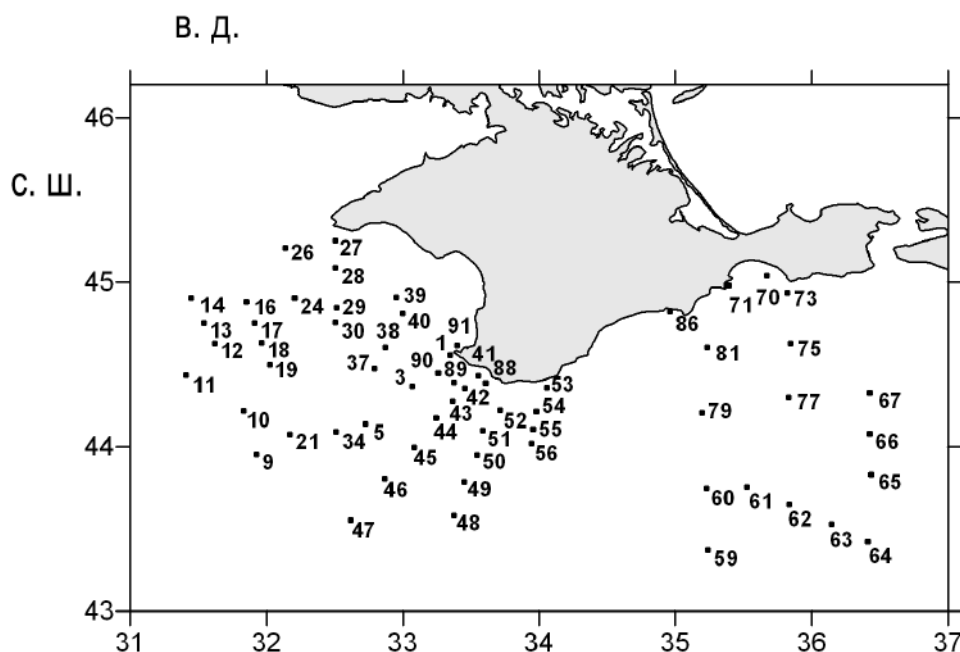


Рис. 1. Карта-схема районов отбора проб желтелого макропланктона в Чёрном море в 89-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» (сентябрь — октябрь 2016 г.). Цифрами обозначены номера станций

Fig. 1. A schematic map of sampling stations (marked with numbers) during RV “Professor Vodyanitsky” 89th cruise in the Black Sea (September – October of 2016)

Пробы отбирали в одной повторности на каждой из 62 станций, в том числе на 39 станциях в районах глубинной эпипелагиали (глубины > 200 м), на 19 станциях в районах внешнего шельфа (глубины 50–200 м) и на 4 станциях в районах внутреннего шельфа (глубины < 50 м). Отбор проб производили сетью Богорова — Расса (площадь входного отверстия — $0,5 \text{ м}^2$, ячея — 300 мкм) методом тотальных вертикальных ловов от дна до поверхности моря в области мелководного шельфа, а также от нижней границы кислородной зоны (по данным зонда CTD SBE plus (Sea Bird), $\sigma_t = 16,2$) до поверхности моря — в его глубоководной части. Первичный анализ желтелого макропланктона (таксономический состав и численность особей размером > 5 мм) осуществляли на борту судна

сразу после отбора проб. Диаметр медуз (расстояние между ропалиями) и орально-аборальную длину гребневиков измеряли с точностью до 1 мм. Массу тела организмов рассчитывали по установленным линейно-весовым соотношениям [6, 7]. Данные по ранним стадиям развития гребневиков (< 5 мм), эфирам аурелии и гидромедузам позже корректировали в стационарных условиях после микроскопии сетных проб, предварительно зафиксированных в 4%-ном растворе формалина, нейтрализованном тетраборатом натрия (бурой).

Расчёты удельной скорости линейного роста медузы во всех случаях производили, исходя из наиболее вероятных сроков массового появления эфир в планктоне (середина марта) и экспоненциальной зависимости для роста [3, 7]. При оценке данных 2016 г. учитывали также эмпирическое линейное соотношение ($Y = 0,29X + 0,76$; $r^2 = 0,40$) между удельной скоростью роста (Y , %·сут⁻¹) и диаметром зонтика медузы в октябре (X , мм). Статистическую обработку данных осуществляли с использованием стандартного программного обеспечения Grapher 3 и Surfer 8 для Windows. Достоверность различий средних оценивали по t -критерию Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Осенью 2016 г. желетелый макропланктон Чёрного моря был в основном представлен сцифомедузой *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и тремя видами гребневиков (*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865; *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller, 1776); *Beroe ovata* Bruguière, 1789), которые присутствовали совместно в подавляющем большинстве (> 90 %) проб (рис. 2). Кроме этих видов, в районах прибрежного шельфа иногда встречались гидромедузы: численно преобладали *Clytia hemisphaerica* (Linnaeus, 1767) [до 28 экз.·м⁻² (ст. 70, 73, 76)] и *Rathkea octopunctata* (M. Sars, 1835) [до 4 экз.·м⁻² (ст. 10, 13, 41)]. Единичная крупная особь (диаметр зонтика — 16 мм) гидромедузы *Blackfordia virginica* Mayer, 1910 выловлена на ст. 39, а ювенильная *Sarsia tubulosa* (M. Sars, 1835) — на ст. 16. Ранее обычная [22] сцифомедуза *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778) в пробах отсутствовала и в море не была замечена ни разу.

По распространённости и биомассе среди указанных видов преобладала медуза *A. aurita*, отсутствовавшая в пробах лишь на ст. 70. Средняя по районам биомасса аурелии (203–676 г·м⁻²) была выше на мелководном шельфе [(676 ± 583) г·м⁻²], однако небольшое количество измерений, их разброс и отсутствие аналогичной закономерности для численности особей говорят о том, что последняя величина — это, скорее всего, результат недостаточной репрезентативности данных (табл. 1). Отсутствие существенных различий по биомассе и численности вида в разных районах эпипелагиали прослеживается по среднегеометрическим оценкам (79–157 г·м⁻² и 10–21 экз.·м⁻² соответственно) и подтверждается статистически ($p > 0,05$).

Максимальные биомасса (2611 г·м⁻²) и численность (92 экз.·м⁻²) медузы обнаружены на северной периферии восточного циклонического круговорота (ст. 79), где, судя по приповерхностной температуре морской воды, происходило поднятие глубинных вод в верхние горизонты моря. В популяции преобладали особи весенней генерации этого года, но встречались и физиологически инактивные экземпляры весенней генерации прошлого года, а также редкие крупные экземпляры осенне-зимней генерации. На 19 станциях обнаружены единичные эфиры нового поколения.

Конкурирующие с медузой *P. pileus* и *M. leidyi* на шельфе и в глубинных районах моря имели приблизительно равную биомассу, однако численно и по распространённости среди них всюду доминировала *P. pileus*. В глубинных районах пространственное распределение *P. pileus* отличалось большей однородностью, чем таковое других желетелых, а биомасса на восьми станциях превышала биомассу медузы. Выделяются два очага наиболее крупных скоплений гребневика — периферия восточного циклонического круговорота (до 161 г·м⁻² и 444 экз.·м⁻²) и пограничные области антициклона западнее Крыма (до 93 г·м⁻² и 331 экз.·м⁻²). В каждом районе длина тела особей находилась в пределах 1–24 мм, причём всюду количественно преобладали экземпляры 5–7 мм, формирующие в среднем 37 % численности популяции.

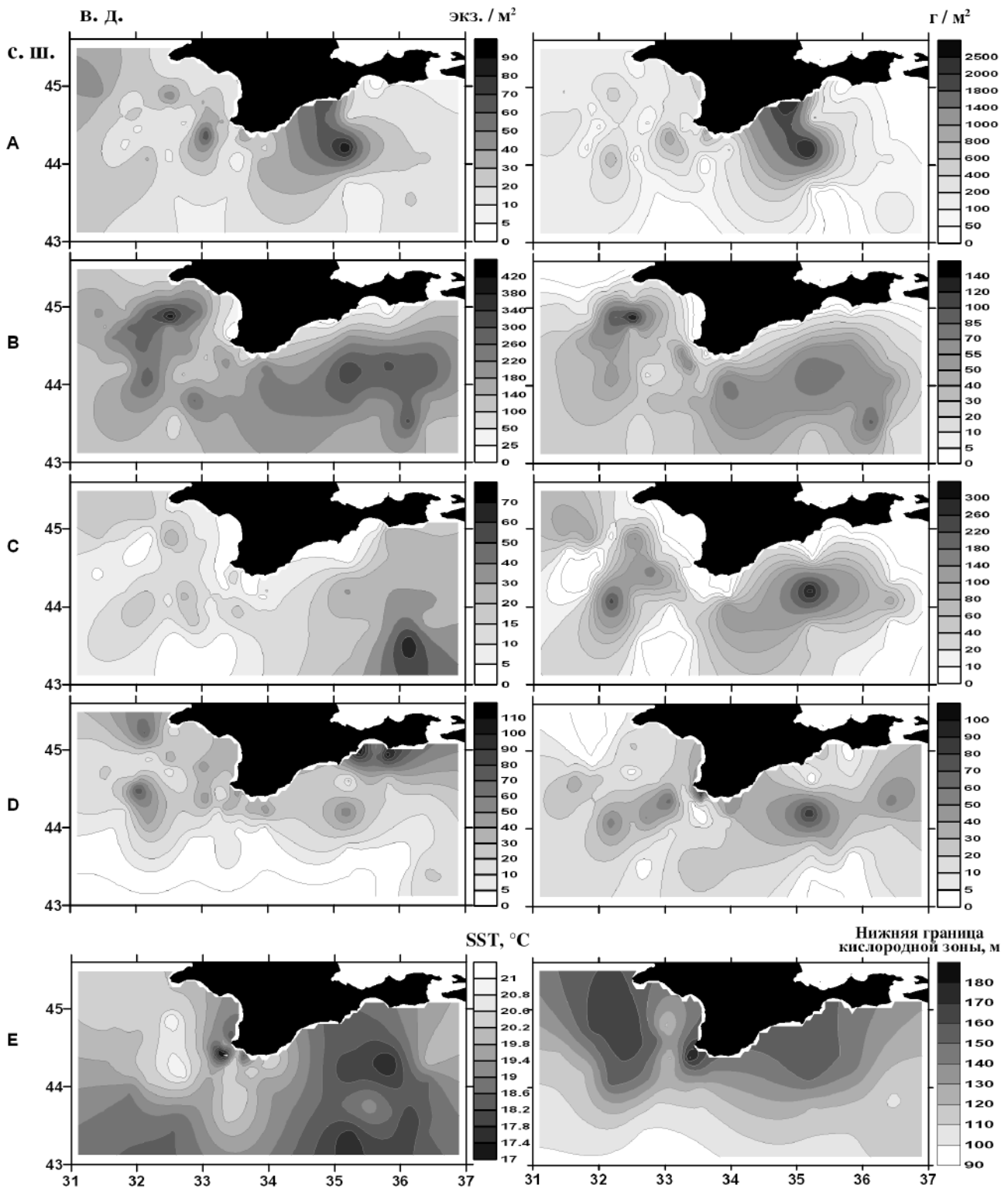


Рис. 2. Распределение желетелого макропланктона (А–D) и некоторые особенности гидрологического режима (Е) в центральных глубоководных и граничащих с ними районах Чёрного моря в сентябре — октябре 2016 г. А — *Aurelia aurita*; В — *Pleurobrachia pileus*; С — *Mnemiopsis leidyi*; D — *Beroe ovata*; Е — приповерхностная температура морской воды (SST, °C) и глубинная граница кислородной зоны (м)

Fig. 2. Spatial distribution of abundance and biomass of gelatinous macroplankton in the central deepwater and nearby areas of the Black Sea with some hydrological features in this region in September and October of 2016. А – *Aurelia aurita*; В – *Pleurobrachia pileus*; С – *Mnemiopsis leidyi*; D – *Beroe ovata*; Е – sea surface temperature (SST, °C) and the lower oxycline depth (m)

Таблица 1. Численность (экз. \cdot м⁻²) и биомасса (г \cdot м⁻²) желетелого макропланктона в глубоководной части и районах шельфа Чёрного моря в сентябре — октябре 2016 г. (n — количество станций). Приведены средние \pm ошибки средних; в скобках указаны среднегеометрические значения

Table 1. Abundance (ind. per m²) and biomass (g of wet weight per m²) of gelatinous macroplankton in deepwater and shelf areas of the Black Sea in September and October of 2016 (n is number of stations). The average \pm errors of the average are given; geometric mean values are in brackets

Вид	Внутренний шельф, < 50 м, $n = 4$		Внешний шельф, 50–200 м, $n = 19$		Глубинные районы, > 200 м, $n = 39$	
	экз. \cdot м ⁻²	г \cdot м ⁻²	экз. \cdot м ⁻²	г \cdot м ⁻²	экз. \cdot м ⁻²	г \cdot м ⁻²
<i>Aurelia aurita</i>	23 \pm 15 (10)	676 \pm 583 (79)	24 \pm 3 (21)	203 \pm 45 (157)	21 \pm 3 (17)	260 \pm 72 (126)
<i>Pleurobrachia pileus</i>	16 \pm 6 (10)	0,1 \pm 0,01 (0,05)	160 \pm 22 (116)	28 \pm 8 (17)	203 \pm 11 (192)	45 \pm 4 (40)
<i>Mnemiopsis leidy</i>	7 \pm 6 (3)	0,2 \pm 0,1 (0,2)	10 \pm 2 (8)	26 \pm 10 (9)	16 \pm 2 (10)	48 \pm 11 (13)
<i>Beroe ovata</i>	75 \pm 21 (66)	11 \pm 6 (8)	29 \pm 4 (25)	22 \pm 6 (14)	16 \pm 3 (10)	22 \pm 3 (13)

Гребневик *M. leidy* обнаружен в макропланктоне на 58 станциях. В целом этот вид встречался чаще и в больших количествах в направлении от внутреннего шельфа к районам глубоководной эпипелагиали. Несмотря на отдельные локальные скопления (до 325 г \cdot м⁻² на ст. 79), биомасса гребневика обычно не превышала 50 г \cdot м⁻², а в открытых районах моря приближалась в среднем к 26–48 г \cdot м⁻². Наиболее вероятные величины биомассы, определённые как геометрические средние, составили здесь 9–13 г \cdot м⁻². Численность *M. leidy* возрастала ближе к восточной части моря, где в редких случаях достигала 70 экз. \cdot м⁻² (ст. 63). В популяции численно преобладали небольшие гребневики (79 % особей — до 15 мм); крупные, старые экземпляры раннелетнего поколения (50–70 мм) встречались единично и только в глубоководных районах. Такая размерно-возрастная структура популяции *M. leidy* могла быть следствием позднего активного размножения (в октябре яйца практически отсутствовали), а также более полного выедания на шельфе крупных экземпляров гребневиком *B. ovata*.

Гребневик *B. ovata* встречался в районе исследований практически повсеместно. Его средняя биомасса находилась в пределах 11–22 г \cdot м⁻², причём обычно была выше в тех же районах, что и биомасса мнемииопсиса (ст. 79 — 92 г \cdot м⁻²). Численность *B. ovata* была максимальной в районе Феодосийского залива (108–112 экз. \cdot м⁻²) и убывала с удалением от побережья Крыма. Полученные результаты дают основание предположить, что изначально популяция гребневика развивалась в прибрежье, а её расселение в открытые районы моря происходило позже. В популяции преобладали ранние личиночные стадии (> 55 % особей имели размеры < 5 мм). На десяти станциях встречались яйца. Доля особей размерами > 40 мм не превышала 3 %.

ОБСУЖДЕНИЕ

Биомасса желетелого макропланктона в открытой, глубоководной части Чёрного моря в 2016 г. была в 1,5 раза выше, чем в 2010 г. (рис. 3), вследствие \approx 40%-ного увеличения биомассы аурелии, \approx 10%-ного — плевробрахии и \approx 50%-ного — берое. Биомасса мнемииопсиса в 2016 г. оказалась вдвое ниже, чем в 2010 г. Гребневики *M. leidy* и *B. ovata* образуют единый комплекс хищник — жертва, в котором биомасса берое — не что иное, как часть ассимилированной биомассы *M. leidy*, а значит, уменьшение таковой у последнего вида может быть лишь отдельным эпизодом острых межпопуляционных отношений.

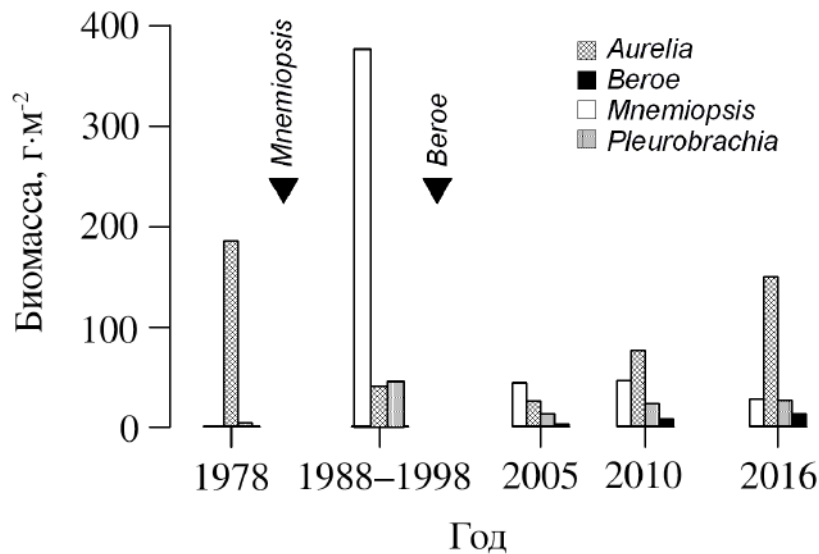


Рис. 3. Многолетняя динамика биомассы доминирующих видов желетелого макропланктона в центральных районах Чёрного моря (глубины > 200 м) в осенние месяцы 1978–2016 гг., по данным сетных ловов. Сведения: 1978 — [21]; 1988–1998 — [4, 12, 21]; 2005 — [20]; 2010 — [4]; 2016 — настоящая работа

Fig. 3. Long-term biomass dynamics in three species of gelatinous macroplankton in central areas of the Black Sea (depths > 200 m) in the autumn months of 1978–2016 according to net samplings. Sources: 1978 – [21]; 1988–1998 – [4, 12, 21]; 2005 – [20]; 2010 – [4]; 2016 – this study

Ориентировочные расчёты (с учётом коэффициентов использования усвоенной пищи на рост K_2 (30 %) и усвояемости пищи (80 %), а также разницы в содержании органического вещества в теле *B. ovata* (Б) и *M. leidyi* (М) Б/М = 2,2 [8]) показывают, что 15 г·м⁻² для *B. ovata* в 2010 г. эквивалентны 138 г·м⁻² *M. leidyi*, а 22 г·м⁻² для *B. ovata* в 2016 г. эквивалентны 202 г·м⁻² *M. leidyi*. Следовательно, в период до сезонного развития популяции *B. ovata* биомасса *M. leidyi* в 2016 г. находилась примерно на том же (или более высоком) уровне (250 г·м⁻²), что и в 2010 г. (224 г·м⁻²).

При общей тенденции к увеличению средней биомассы всех желетелых, достоверных различий между данными 2016 и 2010 г. не найдено ($p > 0,05$). Более существенные изменения, возможно временного характера, наблюдались для численности особей (рис. 4). По сравнению со значениями 2010 г., на внешнем шельфе и в глубинной части моря в 2016 г. численность *A. aurita* увеличилась почти на порядок ($p < 0,001$), а численность *P. pileus* возросла в 2–5 раз ($p < 0,001$). Рост численности *M. leidyi* произошёл лишь на внешнем шельфе ($p < 0,01$). В прибрежье и глубинных районах моря её увеличение было недостоверным ($p > 0,05$). Последний факт может быть, как показано выше, следствием более сильного хищнического пресса популяции *B. ovata* в 2016 г. Численность *B. ovata* в 2016 г. в 3–15 раз превышала численность этого вида в 2010 г., причём во всех районах эпипелагиали ($p < 0,01$).

Опережающий рост численности желетелых организмов по отношению к их биомассе свидетельствует об уменьшении размеров особей как в популяциях гребневиков, так и в популяциях медузы. Это явление может носить сезонный либо более долговременный характер и быть обусловлено многими причинами: условиями среды, межпопуляционными отношениями, дефицитом пищевых ресурсов и другими обстоятельствами [9]. При том что оба года можно считать одними из самых тёплых за последнее десятилетие, верхняя эпипелагиаль моря в июне — июле 2016 г. прогревалась не так сильно (до +25 °С), как в 2010 г. (до +28 °С). Что ещё более важно, температура в августе — октябре 2016 г., наоборот, была на 1,3–2,3 °С выше, чем в тот же период 2010 г. Такие температурные условия (+20...+25 °С) максимально благоприятны для размножения *M. leidyi* [5]. При позднелетнем — осеннем развитии мелкого тепловодного мезозoopланктона (*Oithona davisae*, *Paracalanus parvus*, Cladocera), в массе присутствующего в пище гребневика,

такие температурные условия не могли не привести к появлению многочисленной молодежи. О её прежнем большом количестве говорят значительная «остаточная» численность особей (среди которых доля личинок длиной 3–5 мм составляет $\approx 33\%$) и высокая численность мелкоразмерных *B. ovata*.

Подобные обстоятельства, но уже в осенние месяцы (при понижении поверхностной температуры воды в море примерно до $+20^\circ\text{C}$ с постепенным заглублением и «размыванием» термоклина) могли спровоцировать осеннюю вспышку размножения у *P. pileus*. Между тем доля молодежи (< 3 мм) в популяции *P. pileus* в сентябре — октябре 2016 г. в среднем не превышала 15% . Отметим, что основную часть популяции ($\approx 55\%$) составляло весеннее поколение (пик размножения — в апреле) с модальным размерным классом ≈ 7 мм. Массовое развитие этого поколения — свидетельство в целом хорошей обеспеченности пищей гребневика в 2016 г. Вместе с тем не исключено, что медленное остывание поверхностных горизонтов моря в период с августа по октябрь воспрепятствовало раннему проникновению молодежи *P. pileus* в верхнюю эпипелагиаль и тем самым обострило внутривидовое пищевое соперничество (а также конкуренцию с медузой) в биотопе обитания. Большая численность популяции могла привести к обеднению пищевых ресурсов гребневика с сопутствующим замедлением или даже инверсией роста особей.

Последнее явление ежегодно наблюдается для популяции *B. ovata*: она быстро развивается на пике обилия жертв (обычно в августе — сентябре), после чего постепенно деградирует в условиях дефицита пищи [10]. Между тем основной причиной измельчания *B. ovata* в 2016 г. может быть значительное количество мелкоразмерных *M. leidyi* и *P. pileus*. Слабый химический сигнал со стороны таких жертв затрудняет их пищевое распознавание и делает их улавливание менее эффективным и энергетически не оправданным для крупных особей берое [9]. И наоборот: многочисленность мелких *B. ovata* увеличивает вероятность пищевого контакта с ними, хотя небольшие запасы органического вещества у таких жертв не могут быть достаточным ресурсом для роста хищников. Если позволяют температурные условия, пищи в лучшем случае хватает для личиночного размножения [5]. Так, вероятно, и происходило (судя по обилию яиц) в сентябре — октябре 2016 г. по всей верхней эпипелагиали моря.

Увеличение численности *A. aurita* в 2016 г. произошло за счёт обильной весенней генерации (февраль — март), формирующей $\approx 90\%$ популяции осенью. В дальнейшем развитию этого поколения (как и в случае *P. pileus*) могли препятствовать следующие обстоятельства:

- 1) многочисленность особей, обострившая внутривидовое соперничество за пищу;
- 2) тепловое вытеснение особей в область термоклина при прогревании верхних горизонтов моря;
- 3) усилившаяся пищевая конкуренция с гребневиками, потребителями планктона.

Вследствие вышеизложенного, средний (среднегеометрический) диаметр зонтика медузы в октябре 2016 г. составил лишь 44,3 мм, а скорость роста данной генерации оказалась одной из самых низких за последние 15 лет (рис. 5).

По результатам наших многолетних исследований на внешнем шельфе б. Севастопольская, более быстрый рост популяции *A. aurita* наблюдается в годы с относительно прохладной зимой и слабым паводковым стоком рек в феврале — марте. В этих условиях, приводящих к дефициту фосфатов и силикатов в верхней эпипелагиали [11], сильнее развиваются бактерии и флагеллаты, а также сопутствующие консументы (инфузории, мелкие копеподы и хетогнаты). Медуза, трофический статус которой, по-видимому, лишь немногим выше, чем трофический статус копепод [17], является конечным потребителем преимущественно «микробиальной» пищевой цепи [15, 18, 19]. Следовательно, её развитие во многом зависит от развития микрзоопланктона [13, 20]. Низкая скорость роста *A. aurita* в 2016 г. может указывать на то, что в этом году в пелагическом сообществе значительно активнее функционировала основная пищевая цепь (диатомовые водоросли — рачковый зоопланктон), более благоприятная для популяций гребневиков и мелких пелагических рыб.

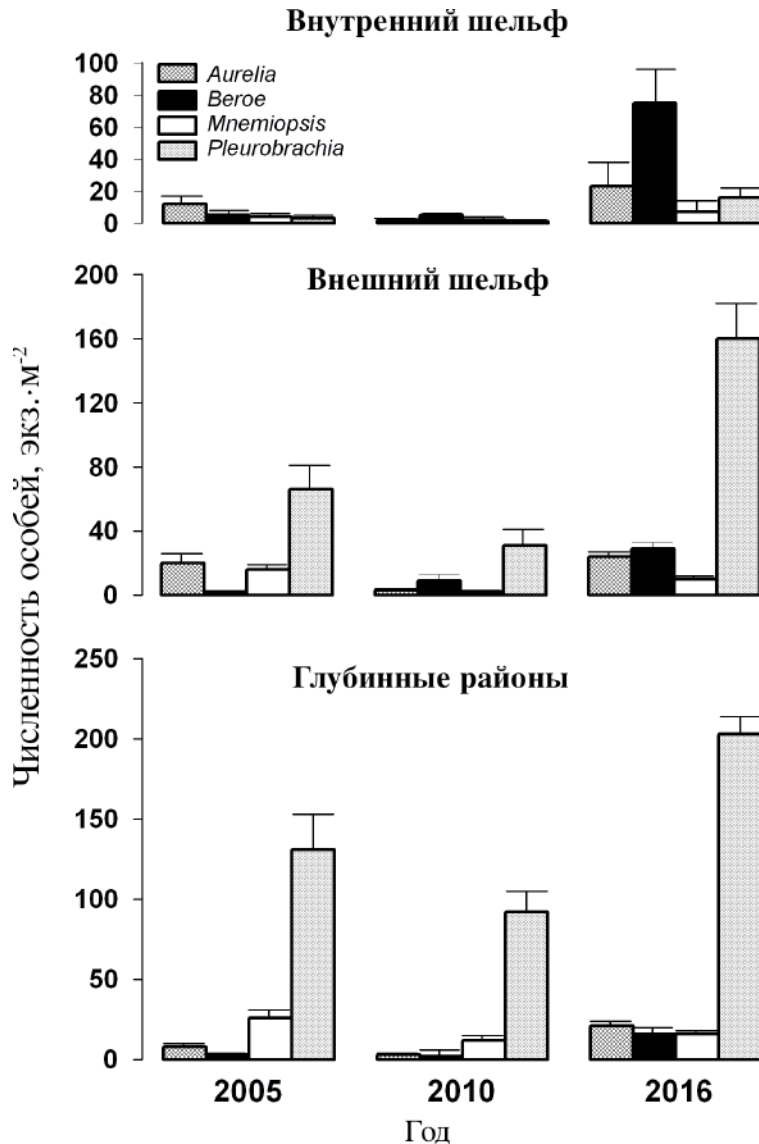


Рис. 4. Межгодовая динамика численности (средние и ошибки средних) доминирующих видов желетелого макропланктона в Чёрном море в сентябре — октябре 2005–2016 гг. по данным сетных ловов. Сведения: 2005 – [20]; 2010 – [4]; 2016 – настоящая работа

Fig. 4. Interannual dynamics of the abundance (average and errors of the average) of the dominant gelatinous macroplankton in the Black Sea in September and October of 2016 according to net samplings. Sources: 2005 – [20]; 2010 – [4]; 2016 – this study

При доминировании прежних видов (*A. aurita*, *M. leidy*, *P. pileus*, *B. ovata*) в Чёрном море сообщество желетелого макропланктона постоянно находится в динамическом равновесии, при котором размерно-количественный состав организмов колеблется в зависимости от климатических факторов, обеспеченности пищей и межпопуляционных отношений (хищничество и конкуренция) [3, 4, 6]. В 2016 г. впервые в составе жертв свежевывловленного *M. leidy* обнаружена 4–5-миллиметровая особь *P. pileus*, что свидетельствует о том, что отношения между этими видами могут выходить за рамки исключительно конкуренции. В целом сезонные вспышки хищничества гребневика *B. ovata* обеспечивают лучшие пищевые условия для *A. aurita*, биомасса которой имеет тенденцию к увеличению. Во многом благодаря этому возрастает и трофическая роль всего желетелого сообщества: больше органического вещества накапливается, а следовательно, потребляется, ассимилируется и минерализуется этими организмами. Если осенью 2005 г. биомасса желетелых была эквивалентна $0,13 \text{ г } C_{\text{орг}} \cdot \text{м}^{-2}$ [2], то в 2010 г. она составила $0,28 \text{ г } C_{\text{орг}} \cdot \text{м}^{-2}$ [4], а в 2016 г. — $0,40 \text{ г } C_{\text{орг}} \cdot \text{м}^{-2}$ (с учётом

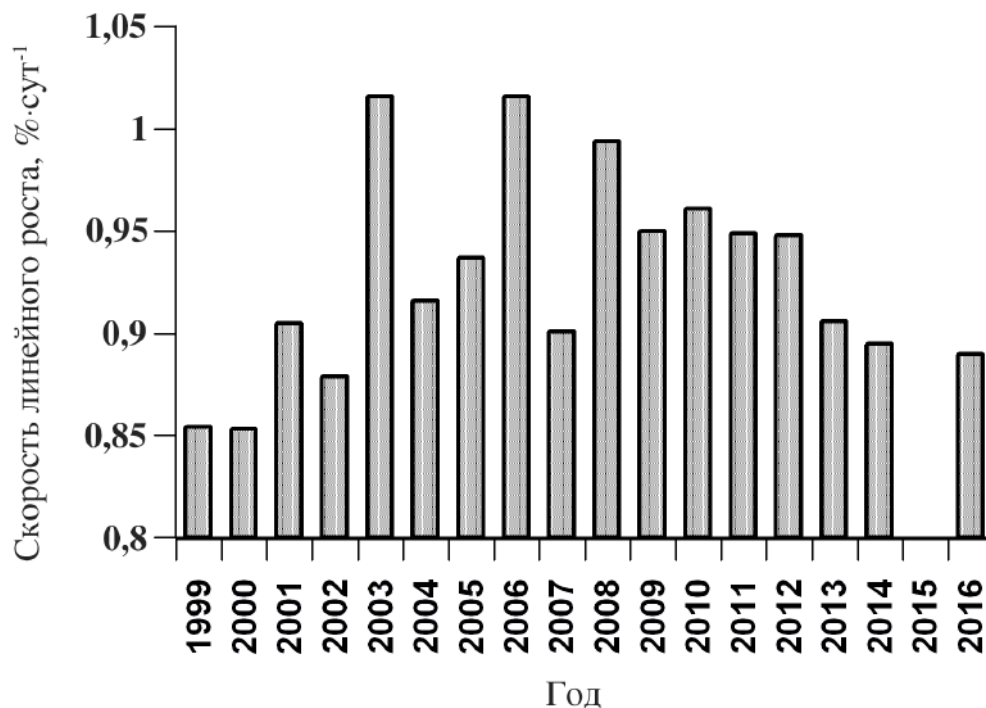


Рис. 5. Межгодовая динамика удельной скорости линейного роста медузы *Aurelia aurita* в Чёрном море: 1999–2014 гг. — данные многолетнего мониторинга на внешнем шельфе у б. Севастопольская [3]; 2016 г. — данные 89-го рейса НИС «Профессор Водяницкий»

Fig. 5. Interannual variations in linear specific growth rate of the jellyfish *Aurelia aurita* from the Black Sea: 1999–2014 – long-term monitoring near Sevastopol Bay [3]; 2016 – data obtained during RV “Professor Vodyanitsky” 89th cruise

того, что содержание $C_{орг}$ в теле *M. leidyi*, *A. aurita* и *P. pileus* достигает 0,060; 0,076 и 0,123 % сырой массы соответственно [1]). На пике биомассы *A. aurita* (в феврале — марте) величины показателя $C_{орг}$ повышаются ещё в 2–3 раза [21]. Частично минерализуясь и частично высвобождаясь непосредственно в экосистему при ежегодном обновлении поколений, органический углерод через бактерии и жгутиковый планктон снова вовлекается в трофические цепи и обеспечивает развитие очередной генерации медузы. Отмеченный в 2016 г. факт её высокой численности при небольших размерах особей даёт основание полагать, что в благоприятных для соматического роста условиях биомасса популяции может увеличиться. По-видимому, в дальнейшем следует ожидать опережающего повышения биомассы *A. aurita* среди желтелых хищников [3]. Считается, что подобная тенденция ведёт к снижению доли рачкового зоопланктона в общей биомассе мезозоопланктона, а следовательно, и к ухудшению пищевых условий для рыб-планктофагов [18, 19]. Между тем, по данным многолетнего мониторинга на внешнем шельфе б. Севастопольская, рост биомассы медузы представляет угрозу лишь для некоторых планктонных видов, обитающих в зоне термоклина (*Oikopleura (Vexillaria) dioica*, *Oithona similis*) и не приводит в межгодовой перспективе к снижению биомассы рачков [3]. Более того, в годы с высокой биомассой медузы растёт и биомасса мелкой тепловодной копеподы *Oithona davisae* — важного компонента пищи личинок и молоди рыб.

Выводы:

1. Состав желтелого макропланктона в Чёрном море с начала XXI века существенно не изменился.
2. Общая биомасса желтелых хищников в море в последние годы увеличилась и сохранила тенденцию к росту, преимущественно за счёт увеличения биомассы медузы *A. aurita*.
3. Натурализовавшийся в Чёрном море гребневик *B. ovata* способен контролировать популяцию *M. leidyi* независимо от её структуры и межгодовых изменений в пелагиали, обусловленных климатической нестабильностью.

4. В 2016 г. наблюдался опережающий рост численности желетелых организмов по отношению к их биомассе, что свидетельствует о тотальном уменьшении размеров особей как в популяциях гребневиков, так и в популяции медузы. Низкая скорость соматического роста медузы указывает на неблагоприятные условия существования *A. aurita* в данный период. Тем не менее, вследствие значительной численности особей весеннего поколения, биомасса медузы в 2016 г. была выше, чем в предыдущие годы. Из-за ослабшей конкуренции со стороны гребневику-планктофагов в перспективе на ближайшие годы следует ожидать ещё большего повышения экологической валентности медуз среди желетелых хищников. Указанный процесс может иметь неблагоприятные последствия для всей экосистемы: он приведёт к усилению «низкоэнергетического» вектора её функционирования и к увеличению хищнического пресса медуз на отдельные виды зоопланктона.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации АААА-А18-118021490093-4) и гранта РФФИ р_а 18-44-920022 «Отклик черноморской пелагической экосистемы на изменение климата в регионе (на примере медуз, гребневиков и мелких пелагических рыб)».

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам ФГБУН ФИЦ МГИ С. А. Шутову и Ю. И. Артамонову за содействие в организации экспедиционных работ и за любезно предоставленные данные по гидрологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Аннинский Б. Е. Состав органического вещества медузы *Aurelia aurita* и двух видов гребневиков Чёрного моря // *Биология моря*. 1994. Т. 20, № 4. С. 291–295. [Anninsky B. E. Organic matter composition of the jelly-fish *Aurelia aurita* and two species of ctenophores from the Black Sea. *Biologiya morya*, 1994, vol. 20, no. 2, pp. 291–295. (in Russ.)]
2. Аннинский Б. Е., Тимофте Ф. Распределение зоопланктона в западном секторе Чёрного моря в октябре 2005 г. // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 1. С. 17–31. [Anninsky B. E., Timofte F. The distribution of zooplankton in the western Black Sea in October 2005. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 1, pp. 17–31. (in Russ.)]
3. Аннинский Б. Е., Финенко Г. А., Дацык Н. А. Роль желетелых хищников в трофодинамике планктонных сообществ прибрежных районов Чёрного моря // *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : в 3-х т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сент. 2016 г.) / под общ. ред. А. В. Гаевской. Севастополь, 2016. Т. 2. С. 221–224. [Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A. The trophodynamic role of gelatinous predators in planctonic communities of the coastal regions of the Black Sea. In: *Morskije biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy* : v 3-kh t. : sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii (Sevastopol, 19–24 Sept., 2016) / A. V. Gaevskaya (Ed.). Sevastopol, 2016, vol. 2, pp. 221–224. (in Russ.)]
4. Аннинский Б. Е., Финенко Г. А., Дацык Н. А., Игнатъев С. М. Желетельный макропланктон в Чёрном море осенью 2010 г. // *Океанология*. 2013. Т. 53, № 6. С. 758–768. [Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A., Ignatyev S. M. Gelatinous macroplankton in the Black Sea in the autumn of 2010. *Oceanology*, 2013, vol. 53, iss. 6, pp. 758–768. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0001437013060015>
5. Финенко Г. А., Дацык Н. А. Репродуктивные особенности гребневика *Mnemiopsis leidyi* в шельфовой зоне Чёрного моря // *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : в 3-х т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сент. 2016 г.) / под общ. ред. А. В. Гаевской. Севастополь, 2016. Т. 1. С. 317–319. [Finenko G. A., Datsyk N. A. The reproductive features of ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in inshore

- zone of the Black Sea. In: *Morskie biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy* : v 3-kh t. : sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii (Sevastopol, 19–24 Sept., 2016) / A. V. Gaevskaya (Ed.). Sevastopol, 2016, vol. 1, pp. 317–319. (in Russ.)]
6. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И., Аннинский Б. Е., Павловская Т. В., Бат Л., Кидейс А. Е. Гребневики-вселенцы и их роль в трофодинамике планктонного сообщества в прибрежных районах крымского побережья Чёрного моря (Севастопольская бухта) // *Океанология*. 2006. Т. 46, № 4. С. 507–517. [Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Anninsky B. E., Pavlovskaya T. V., Bat L., Kideys A. E. Ctenophores-invaders and their role in the trophic dynamics of the planktonic community in the coastal regions off the Crimean coasts of the Black Sea (Sevastopol Bay). *Oceanology*, 2006, vol. 46, iss. 4, pp. 507–517. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0001437006040047>
 7. Anninsky B. E. Organic composition and ecological energetics of jellyfish *Aurelia aurita* L. (Cnidaria, Scyphozoa) under the Black Sea conditions. In: *Trophic relationships and food supply of heterotrophic animals in the pelagic ecosystem of the Black Sea* / G. E. Shulman, B. Öztürk, A. E. Kideys, G. A. Finenko, L. Bat (Eds). Istanbul, Turkey: Black Sea Commission Publications, 2009, pp. 99–160.
 8. Anninsky B. E., Finenko G. A., Abolmasova G. I., Hubareva E. S., Svetlichny L. S., Bat L., Kideys A. E. Effect of starvation on the biochemical compositions and respiration rates of ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* in the Black Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2005, vol. 85, no. 3, pp. 549–561. <https://doi.org/10.1017/S0025315405011471>
 9. Daufresne M., Lengfellner K., Sommer U. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, vol. 106, no. 31, pp. 12788–12793. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106>
 10. Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Anninsky B. E., Svetlichny L. S., Hubareva E. S., Bat L., Kideys A. E. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on planktonic community in Sevastopol Bay of the Black Sea. *Journal of Plankton Research*, 2003, vol. 25, no. 5, pp. 539–549. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.5.539>
 11. Humborg C. V., Ittekkot V., Cociasu A., Bodungen B. V. Effect of Danube River dam on Black Sea biogeochemistry. *Nature*, 1997, vol. 386, pp. 385–388. <https://doi.org/10.1038/386385a0>
 12. Kideys A. E., Romanova Z. A. Distribution of gelatinous macrozooplankton in the southern Black Sea during 1996–1999. *Marine Biology*, 2001, vol. 139, pp. 535–547. <http://dx.doi.org/10.1007/s002270100602>
 13. Malej A., Turk V., Lučić D., Benović A. Direct and indirect trophic interactions of *Aurelia* sp. (Scyphozoa) in stratified marine environment (Mljet Lakes, Adriatic Sea). *Marine Biology*, 2006, vol. 151, pp. 827–841. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0503-1>
 14. Parsons T. R., Lalli C. M. Jellyfish population explosions: Revisiting a hypothesis of possible causes. *La Mer*, 2002, vol. 40, pp. 111–121. http://www.sfjo-lamer.org/la_mer/40-3/40-3-2.pdf
 15. Pomeroy L. R., Williams P. J. leB., Azam F., Hobbie J. E. The microbial loop. *Oceanography*, 2007, vol. 20, no. 2, pp. 28–33. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2007.45>
 16. Purcell J. E. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: A review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2005, vol. 85, no. 3, pp. 461–476. <https://doi.org/10.1017/S0025315405011409>
 17. Purcell J. E., Uye S.-I., Lo W.-T. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and direct consequences for humans: A review. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, vol. 350, pp. 153–174. <https://doi.org/10.3354/meps07093>
 18. Richardson A. J., Bakun A., Hays G. C., Gibbons M. J. The jellyfish joyride: Causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, vol. 24, no. 6, pp. 312–322. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.01.010>
 19. Robinson K. L., Ruzicka J. J., Decker M. B., Brodeur R. D., Hernandez F. J., Quiñones J., Acha E. M., Uye S.-I., Mianzan H., Graham W. M. Jellyfish, forage fish, and the world's major fisheries. *Oceanography*, 2014, vol. 27, no. 4, pp. 104–115. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2014.90>
 20. Stoecker D., Michaels A. E., Davies L. H. Grazing by the jellyfish, *Aurelia aurita*, on microzooplankton. *Journal of Plankton Research*, 1987, vol. 9, pp. 901–915. <https://doi.org/10.1093/plankt/9.5.901>

21. Vinogradov M. E., Shushkina E. A., Mikaylyan A. S., Nezlin N. P. Temporal (seasonal and interannual) changes of ecosystem of the open waters of the Black Sea. In: *Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies* / S. Beşiktepe, U. Ünlüata, A. S. Bologna (Eds). Dordrecht et al.: Kluwer Acad. Publ., 1999, pp. 109–129. (NATO ASI Series ; ASEN2 ; vol. 56). <http://doi.org/10.1007/978-94-011-4568-8>
22. Zaitsev Y., Mamaev V. *Marine biological diversity in the Black Sea. A study of change and decline*. N. Y.: United Nations Publications, 1997, vol. 15, 208 p.

**GELATINOUS MACROPLANKTON
OF THE OPEN PELAGIAL AND SHELF OF THE BLACK SEA:
DISTRIBUTION IN AUTUMN 2016
AND INTERANNUAL CHANGES IN BIOMASS AND ABUNDANCE**

B. E. Anninsky, S. M. Ignatyev, G. A. Finenko, and N. A. Datsyk

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: anninsky_b@mail.ru

The gelatinous macroplankton community of the Black Sea renews annually and functionates differently depending on the complicated system of trophic relations and interannual fluctuations of biotic and abiotic factors. Its monitoring is necessary for the evaluation of the current state and possible vectors of evolution of the whole pelagic ecosystem. For this purpose the data on the composition and distribution of gelatinous organisms were collected on the 89th cruise of the RV “Professor Vodyanitsky” (September – October of 2016) at 62 stations located in coastal areas and in the open sea to the south and southwest of Crimea. Samples were taken with the Bogorov – Rass net (inlet area of 0.5 m², mesh of 300 µm) using vertical net hauls from the bottom to the sea surface in the shallow shelf and from the lower boundary of the oxygen zone [according to the dissolved oxygen sensor CTD SBE plus (Sea Bird)] to the sea surface – in deepwater areas. *Aurelia aurita* and 3 ctenophore species (*Mnemiopsis leidyi*, *Pleurobrachia pileus*, and *Beroe ovata*) were present together in the 90 % of the samples (on 56 stations). In spite of some increase in average biomass of every species in deep sea areas, and, particularly, of *A. aurita* up to 260 g per m², there was no difference between the data of 2016 and 2010 ($p > 0.05$). The abundance of *A. aurita* increased by about one order of magnitude ($p < 0.001$); the abundance of *P. pileus* increased 2–5 times ($p < 0.001$); of *B. ovata* – 3–15 times ($p < 0.01$). *M. leidyi* abundance increased only at the outer Black Sea shelf; in other regions it could have been restricted by *B. ovata* predation. *A. aurita* linear specific growth rate in 2016 was one of the lowest for the last 15 years. Slow somatic growth of the jellyfish indicates unfavorable conditions for this species in 2016. However, the jellyfish biomass was higher than that of previous years because of the huge abundance of the spring generation. The weakening competition with planktivorous ctenophores may lead to even greater increase in the ecological valence of *A. aurita* among other gelatinous predators in the nearest future.

Keywords: gelatinous macroplankton, ctenophore, jellyfish, biomass, spatial distribution, interannual changes, Black Sea

УДК 551.463.2:581.526.323(262.5)

**ГИДРОАКУСТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ
МАКРОСКОПИЧЕСКОЙ ДОННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
В ЗАПОВЕДНОЙ МОРСКОЙ АКВАТОРИИ У МЫСА МАРТЬЯН
(КРЫМ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)**

© 2019 г. Ю. Г. Артёмов^{1,2}, С. Е. Садогурский², Ю. В. Плугатарь², Т. В. Белич²,
С. А. Садогурская², Д. Б. Евтушенко¹

¹ Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени
А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Россия

² Никитский ботанический сад — Национальный научный центр РАН, Ялта, Россия
E-mail: yu.g.artemov@gmail.com

Поступила в редакцию 24.06.2019; после доработки 07.08.2019;
принята к публикации 25.09.2019; опубликована онлайн 30.09.2019.

В заповедной акватории у мыса Мартьян (Южный берег Крыма) выполнено обследование макроскопической донной растительности (МДР) с применением гидробиотических (контактных) и гидроакустических (дистанционных) методов. Показана принципиальная возможность и эффективность использования мобильного акустического комплекса на базе эхолота SeaCharter 480 DF и специализированного программного обеспечения WaveLens для детектирования и установления общей характеристики МДР, а также для выявления границ её обитания, проективного покрытия, высоты растительного покрова и пр. Модифицирована и апробирована методика, включая программное обеспечение, для автоматического определения высоты зарослей МДР по профилю обратного рассеяния звука. С помощью дистанционных методов показано, что распределение сублитеральной МДР вдоль берега характеризуется поясностью, причём нижняя граница распространения ограничена изобатами 10–12 м, что соответствует результатам, полученным контактными методами. Общая площадь зарослей МДР — около 0,39 км²; максимальные значения проективного покрытия, достигающие 95–97 % на глубинах 2–3 м, к нижней границе снижаются до 50–70 %. Установлено, что общие запасы сублитеральной МДР составляют до 1431,3 т, из которых 99,6 % приходится на сообщества *Cystoseira*. Отмечено, что цистозиры (*Cystoseira barbata* (Stackhouse) C. Agardh, 1820 и *Cystoseira crinita* Duby, 1830) и взморники (*Zostera marina* Linnaeus, 1753 и *Zostera noltei* Hornemann, 1832), доминирующие в растительных сообществах исследованного участка, являются сильными звукорассеивателями вследствие значительной разности акустического сопротивления (импеданса) воздуха, содержащегося в органах и тканях, и воды, что существенно повышает результативность детектирования и описания МДР. За нижней границей МДР, на глубинах до 32 м, зафиксированы неопознанные придонные акустические объекты в виде одиночных или групповых целей высотой до 2–4 м. Вероятно, их природа различна и обусловлена наличием в исследованном районе метановых сипов либо плотных скоплений рыбы. Отмечено, что проведение количественного исследования МДР с использованием гидроакустических методов снижает негативное трансформирующее воздействие на объект изучения: данная методика не предполагает значительного изъятия МДР, что особенно важно для соблюдения условий заповедного режима в границах особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Полученные результаты наглядно показали эффективность совместного применения контактных и дистанционных методов. Предложено в дальнейшем использовать гидроакустические методы для мониторинга МДР, картирования растительного покрова и определения запасов макрофитов заповедной прибрежно-морской акватории у м. Мартьян и других аквальных ООПТ.

Ключевые слова: мыс Мартьян, ООПТ, макроскопическая донная растительность, *Cystoseira* C. Agardh, *Zostera* L., акустический метод, звукорассеяние

Макроскопическая донная растительность (далее — МДР) формирует структурный и трофический фундамент подавляющего большинства морских прибрежных биотопов, поэтому её комплексное изучение чрезвычайно актуально. Оценка количественных параметров и особенностей пространственного распределения, а также картирование МДР могут быть выполнены с применением методов, которые условно делятся на контактные (непосредственное наблюдение и отбор гидробиотических проб в водной среде с их последующей камеральной обработкой), дистанционные в воздушной среде (расшифровка аэро- или космоснимков) и дистанционные в водной среде. Использование первых, при всех их несомненных достоинствах, весьма продолжительно и трудоёмко, вторых — лимитировано прозрачностью и состоянием поверхности вод, облачностью и пр. В то же время гидроакустический метод, который основан на измерении количества акустической энергии, рассеянной донной растительностью, в сочетании с применением высокоточных систем GPS и современных технологий обработки сигналов обеспечивает быстрый и эффективный сбор данных со значительным пространственным разрешением. Он позволяет выделять участки с различной МДР и оценивать особенности её пространственного распределения и скорость роста макрофитов. Данный метод успешно используется для определения объёма и динамики фиторесурсов, в том числе промысловых, с первой половины 2000-х гг. [2, 6, 11]. Другой подход предполагает количественную оценку МДР по индексу биомассы, которая пропорциональна высоте и процентному покрытию дна зарослями макрофитов [17]. Эти параметры могут быть определены эхолотом автоматически на основе анализа формы профиля обратного рассеяния, без измерения абсолютных значений коэффициента обратного объёмного рассеяния зарослей, что удобно при изучении сложных акустических объектов, к которым относятся, например, сообщества черноморских цистозир (из-за специфики строения талломов). Очевидно, что метод следует внедрить в инструментарий решения вопросов, связанных с сохранением и восстановлением морских прибрежных биотопов в системе особо охраняемых природных территорий (далее — ООПТ), поскольку одно из его преимуществ — отсутствие или крайне незначительное (происходящее лишь на предварительном этапе) изъятие МДР.

ООПТ у мыса Мартьян (природный заповедник с 1973 г.; природный парк с 2015 г. по настоящее время) — единственный природный средиземноморский территориально-аквальный комплекс Южного берега Крыма (далее — ЮБК), обеспеченный реальной охраной [9]. Его акватория является неотъемлемой частью территориально-аквального комплекса, который входит в состав структурного элемента (Area of Special Conservation Interest, ASCI) экологической сети Emerald [16]. Вместе с тем единственная попытка картирования МДР контактным методом была предпринята около 40 лет назад [8], причём все первичные материалы к настоящему времени утеряны.

В связи с этим цель данной работы — провести гидроакустическое обследование дна у м. Мартьян; установить особенности звукорассеивающих свойств макрофитов, доминирующих в заповедной акватории; определить высоту зарослей, площадь распространения и запасы МДР.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Охраняемый территориально-аквальный комплекс м. Мартьян расположен на восточном замыкании Ялтинского горно-лесного амфитеатра (Крым, Чёрное море). В районе исследований берег приглубый, особенно в центральной и восточной частях заповедной акватории, где дно изрезано чередой небольших каньонов, перпендикулярных береговой линии. У берега доминируют твёрдые скальные грунты, представляющие собой глыбовый и валунно-глыбовый навал мраморовидных известняков, которые с глубины 8–10 м (местами с 14 м) сменяются рыхлыми отложениями — песками с незначительной примесью ракуши. На твёрдых грунтах в псевдолиторали, характеризуемой наиболее нестабильным режимом увлажнения из-за сгонно-нагонных (либо в большей мере прибойных) колебаний уровня воды, развиваются полидоминантные мозаичные сообщества с сезонными вариациями биомассы и сменой доминантов, а в результате — всего облика МДР. Псевдолиторальная

МДР образует полосу, ширина которой достигает 0,3–0,4 (до 0,6) м ($\pm(0,15-0,20)$ (до $\pm 0,30$) м над и под урезом воды) [1]. Высота растительного покрова не превышает 0,10–0,15 м; ярусность не выражена; проективное покрытие (далее — ПП) достигает 60–90 %, а биомасса колеблется в зависимости от морфологии берега и сезона года (при выраженной сезонной смене доминантов). В сублиторали до глубины примерно 0,5 м характер МДР в определённой мере сходен с таковым в псевдолиторали, но сезонные изменения количественных показателей и состава сообществ менее выражены. Глубже, в интервале 0,5–10 (12) м, доминируют высокопродуктивные многоярусные сообщества цистоziры (*Cystoseira barbata* (Stackhouse) C. Agardh, 1820 и *Cystoseira crinita* Duby, 1830) (рис. 1А). При этом занимаемая ими полоса существенно расширяется — от 25–50 м в западной части акватории до 200–300 м в её центральной и восточной частях. Рыхлые грунты в интервале глубин 6–8 м занимают сообщества взморника (*Zostera marina* Linnaeus, 1753 и *Zostera noltei* Hornemann, 1832) (рис. 1В). Ярусность в них не выражена; ПП в зарослях колеблется в пределах 25–30 % [12, 13]. Сезонность в сообществах цистоziры и взморника проявляется относительно слабо. Она выражается в изменении состава ряда сопутствующих видов эпифитона и соотношения некоторых компонентов (например, вегетативных и генеративных побегов взморника и т. п.), что не сопровождается трансформацией доминирующего комплекса и всего облика МДР.

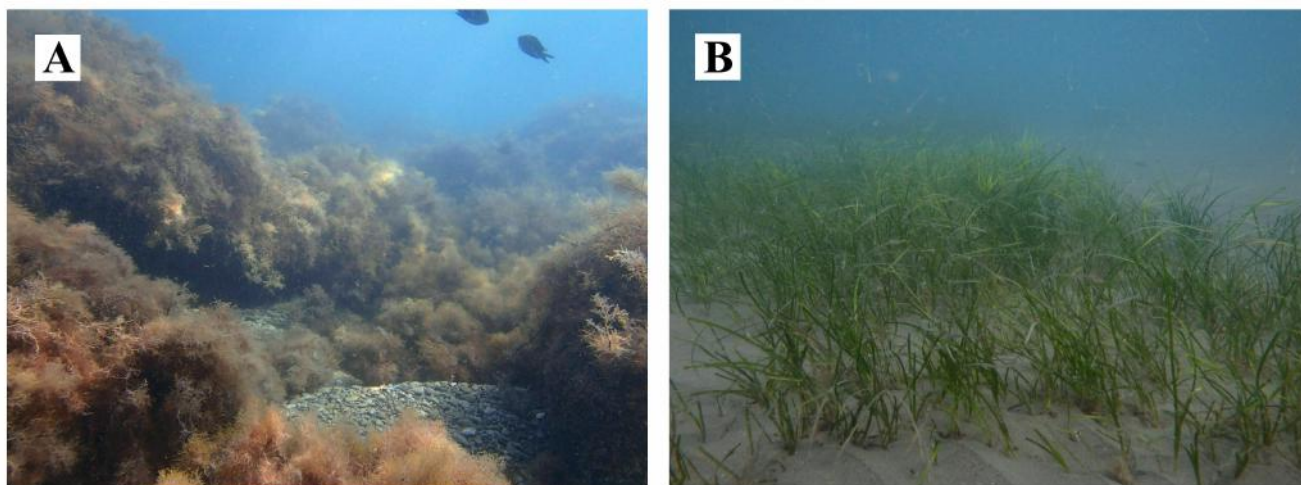


Рис. 1. Сообщества макроскопической донной растительности (МДР), доминирующие в акватории у м. Мартьян (фото авторов): А — сообщество *Cystoseira crinita* + *Vertebrata subulifera* – *Cladostephus spongiosum*, глубина 3 м (виден участок галечника, лишённый растительного покрова); В — сообщество *Zostera marina* + *Zostera noltei*, глубина 8 м

Fig. 1. Benthic macro-vegetation (BMV) communities dominating in the offshore area of the Cape Martyan (photos by authors): А – *Cystoseira crinita* + *Vertebrata subulifera* – *Cladostephus spongiosum*, water depth of 3 m (visible gravel area is devoid of vegetation); В – *Zostera marina* + *Zostera noltei*, water depth of 8 m

Обследование МДР традиционным контактным способом проведено в летний сезон 2018 г. по общепринятой гидрботанической методике [4]. Отбор проб для определения количественных показателей макрофитов и выявления структурных особенностей МДР выполнен на стационарном мониторинговом профиле ($44^{\circ}50'71.83''N$, $34^{\circ}25'12.94''E$ в точке пересечения уреза воды) в интервале глубин 0–8 м на расстоянии до 250 м от берега (глубже, до изобаты 12 м, выполнены визуальные исследования). Номенклатура и систематическое положение макрофитов даны по AlgaeBase [15].

Гидроакустическое исследование МДР выполнено в июле 2018 г. на борту пластиковой лодки Terhi 440 с навесным мотором. Маршрут гидроакустического исследования МДР представляет сеть галсов на площади 2 км² (рис. 2), что перекрывает всю заповедную акваторию от минимальной глубины 1,5–2 м, которая на мелководье лимитирована «мёртвой зоной» антенны эхолота, до глубины 35–36 м. Продвижение моторного судна сопровождалось одновременными визуальными наблюдениями МДР.

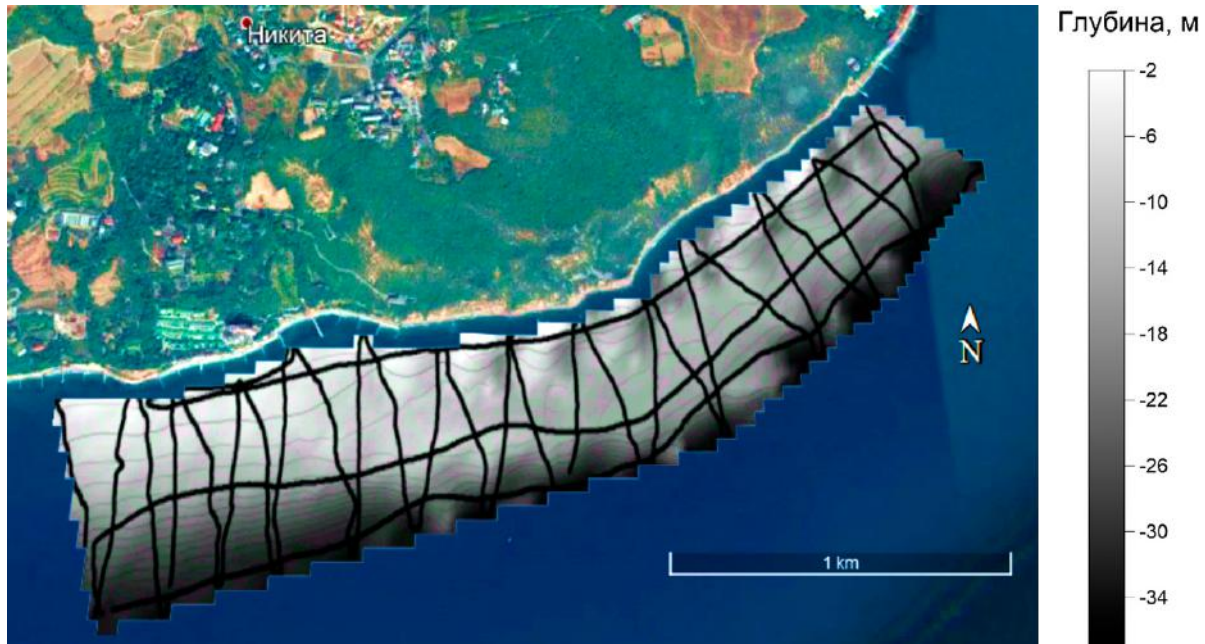


Рис. 2. Маршрут исследования (сплошная чёрная линия) и батиметрическая карта-схема (градации серого цвета) морской акватории у мыса Мартьян

Fig. 2. Boat's path during survey (solid black line) and bathymetric map chart (in gray gradient) of the offshore area of the Cape Martyan

Использован мобильный акустический комплекс на базе портативного эхолота SeaCharter 480 DF с приёмником GPS и гидроакустической антенной Skimmer[®], которая работает на частоте 200 кГц при номинальной ширине диаграммы направленности 12°, закреплённой на привальном бруске в средней части судна для снижения шумового эффекта от работы гребного винта. Частоту повторения и длительность импульса эхолот устанавливал автоматически. Эхолот оборудован устройством записи профилей обратного рассеяния звука и навигационных данных на флеш-карту в формате SLG, разработанном фирмой Lowrance (США). Записи формата SLG являются двоичными блоками постоянной длины (1970 байт), состоящими из заголовков и массивов отсчётов уровня эхосигнала. Длина заголовков может меняться в зависимости от количества и состава содержащихся в нём параметров, что определяется, в свою очередь, значением специального 16-битового маркера заголовка. По результатам изучения формата записей эхолота SeaCharter 480 DF был разработан алгоритм чтения записей, который включён в программу WaveLens [14], содержащую набор аналитических функций и ранее применявшуюся для обработки и визуального отображения данных с различных типов эхолотов, в том числе SIMRAD EK500, SIMRAD EK60, ATLAS PARASOUND (DS, DS-3).

Как известно [17], донная растительность отображается на акустических профилях обратного рассеяния как непрерывный вертикальный эхосигнал, примыкающий непосредственно ко дну. Он характеризуется более слабой интенсивностью обратного рассеяния, чем сигнал от дна, но более сильной, чем фоновый сигнал (то есть МДР «растягивает» вверх передний фронт сигнала от дна). Для настоящего исследования выполнена модификация программы WaveLens, позволяющая оперировать двумя значениями расстояния от антенны, которые определяются эхолотом по профилю обратного рассеяния автоматически: H_1 указывает на переднюю (верхнюю) границу фронта эхосигнала от морского дна, а H_2 — на его пик. Значения H_1 мы интерпретировали как расстояние от антенны эхолота до вершины зарослей макрофитов, а H_2 — до их основания, то есть до морского дна. Соответственно, высоту зарослей (длину макрофитов) H_B определяли по формуле:

$$H_B = H_2 - H_1 . \quad (1)$$

В зависимости от результата сравнения этой величины с пороговым значением $N_{\text{КР}}$ поверхность дна классифицировали как «голую» или «заросшую»; для неё запоминали, соответственно, высоту зарослей. Эмпирически была установлена оптимальная величина порогового значения $N_{\text{КР}} = 0,2$ м, обеспечивающая в обследованном районе приемлемые уровни распознавания зарослей с одной стороны и отсекающая случаи их ложного распознавания при затяжке фронта эхосигнала от дна с другой. При прохождении судном фрагмента пути (1, 10 или 100 м) для конкретного участка дна, характеризующегося географическими координатами, по накопленным данным определяли величины проективного покрытия дна растительностью и среднее значение высоты зарослей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты гидробиотических исследований, выполненных в заповедной акватории у м. Мартьян традиционными, контактными методами, дают следующую картину. МДР в обследованном районе (как и в целом вдоль ЮБК) имеет поясное распределение, которое нарушается и усложняется особенностями подводного рельефа отдельных участков дна. В период проведения исследований, по нашим наблюдениям, биомасса МДР в цистозировых сообществах колебалась от $1,4 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ вдоль верхней границы зарослей до $6,7 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ вдоль трёхметровой изобаты (со снижением до $4,7 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ вдоль нижней границы зарослей). В то же время литературные данные свидетельствуют о том, что ранее были зарегистрированы значения до $11 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ [10]. При этом, по нашим наблюдениям, в период максимального развития макрофитов около 30 % (иногда и более) общей биомассы образуют водоросли нижних ярусов и обильный эпифитон (в первую очередь *Cladostephus spongiosum* f. *verticillatum* (Lightfoot) Prud'homme van Reine, 1972, *Phyllophora crispa* (Hudson) P. S. Dixon, 1964 и эпифитная *Vertebrata subulifera* (C. Agardh) Kuntze, 1891).

Установлено, что в цистозировых сообществах ПП в период проведения исследований достигало 100 % в границах участков сплошных зарослей (на глыбах и валунах), хотя значения с учётом площади галечников, лишённых постоянного растительного покрова (см. рис. 1А), колебались в пределах 65–85 %. Высота МДР (длина талломов) составляла 0,3–0,4 м. На рыхлых грунтах в западной части обследованной акватории до 20 % площади дна занимали сообщества взморника (см. рис. 1В), ПП которых достигало 30 %, надземная биомасса — $0,3\text{--}0,4 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ (вклад эпифитов, среди которых преобладают *Chondria capillaris* (Hudson) M. J. Wynne, 1991 и *Vertebrata subulifera*, незначителен), а средняя длина побегов — 0,3–0,35 м.

Гидроакустическая съёмка акватории на всём протяжении маршрута была выполнена плотной сетью галсов в условиях штилевой погоды, благодаря чему объём промерных данных оказался достаточным для построения батиметрической карты (см. рис. 2). В обследованной части сублиторали на полученных нами эхограммах отчётливо различаются два типа звукорассеивающих объектов — непрерывный, плотно примыкающий ко дну слой высокой интенсивности, идентифицированный нами как заросли МДР, и одиночные либо групповые вертикально ориентированные неидентифицируемые акустические цели существенно меньшей интенсивности (рис. 3).

Результаты гидроакустической съёмки наглядно подтвердили, что сублиторальная МДР вдоль берега (в направлении с запада на восток) распределена поясно, но неравномерно. Нижняя граница распространения сообществ макрофитов определена вдоль изобаты 10–12 м, что соответствует результатам, полученным контактными методами. Также предварительно установлено, что общая площадь зарослей МДР в обследованной акватории составляет около $0,39 \text{ км}^2$; максимальные значения проективного покрытия МДР уменьшаются от 95–97 % на глубине 2–3 м до 50–70 % на глубине 11–12 м, локальных максимумов два — на глубине 3 и 8 м (рис. 4).

Получен статистический ряд из примерно 600 значений высоты зарослей (длины талломов/побегов) МДР в диапазоне глубин 2–12 м (рис. 5). Результаты статистического анализа показали, что закон распределения этого показателя близок к нормальному со средним 0,48 м при стандартном отклонении 0,25 (рис. 5В).

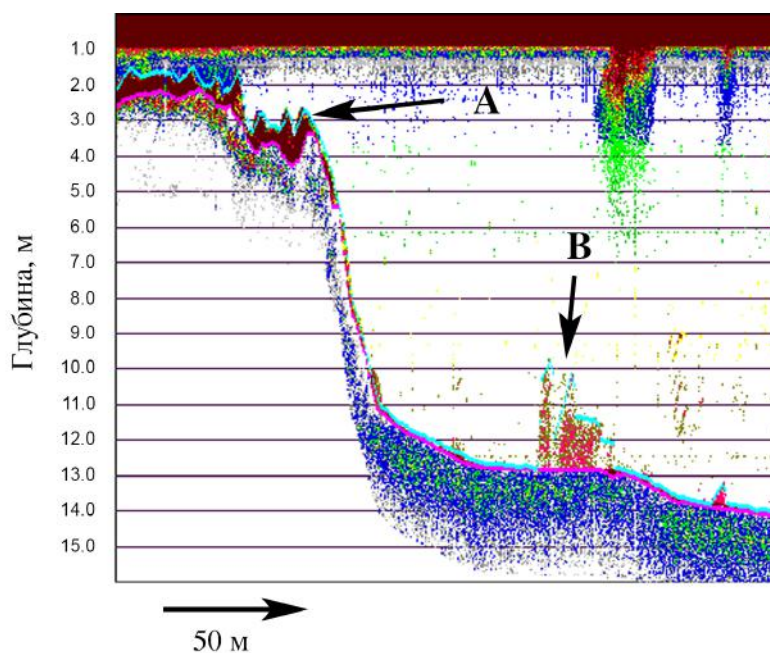


Рис. 3. Фрагмент эхограммы с различными видами звукорассеивателей в акватории у мыса Мартьян: А — заросли МДР; В — неидентифицируемые объекты. По вертикали — глубина; по горизонтали — дистанция

Fig. 3. Fragment of echogram with different types of sound scatterers in the offshore area of the Cape Martyan: А – BMV; В – unidentified objects. Vertical axe – depth; horizontal axe – distance

Сопоставление данных гидроакустической съёмки (см. рис. 3, 4, 5), сопровождавшейся визуальными наблюдениями МДР, с результатами собственных гидробиотических исследований и ранее опубликованными сведениями [8] позволяет утверждать, что выявленные акустическим методом заросли МДР на большей части обследованной акватории представляют собой сообщества цистозир (*Cystoseira barbata*, *C. crinita*), площадь которых достигает 309 000 м². Хорошо прослеживаются поясной характер распределения зарослей, их границы, ПП и, в общих чертах, высота. Вместе с тем гидробиотические наблюдения в заповедной акватории (собственно, как и вдоль всего ЮБК) свидетельствуют о том, что средняя длина талломов цистозир 0,3–0,4 м стабильна на протяжении почти полувека исследований [10]. Талломы длиной 0,6–0,7 м и более встречаются весьма редко, а талломы 1–1,2 м и более нами не зарегистрированы вообще, поэтому детектирование таких крупных талломов (высоты зарослей, см. рис. 5В) мы объясняем тем, что рельеф и микрорельеф дна крайне неравномерны. Боковые поверхности глыб, имеющих до нескольких метров в поперечнике, также обрастают цистозирой; при этом такие участки зарослей часто нависают над галечным или валунным дном на высоте 1–2 м, что эхолот, вероятно, воспринимает как высоту самих зарослей [см. (1)]. Полагаем, что данное явление в итоге обусловило и заметное превышение моды гистограммы (см. рис. 5В) по сравнению с реальной картиной. Это следует учитывать при анализе данных, полученных в условиях сложного рельефа дна. Один из возможных способов решения описанной проблемы заключается в отдельной обработке данных, полученных на ровных и на скалистых участках исследуемой акватории. Кроме того, на этом этапе мы не можем только по акустическим сигналам уверенно дифференцировать заросли взморника (*Zostera marina* и *Z. noltei*), локализованные на рыхлых грунтах в западной части обследованной акватории. Между тем, принимая в расчёт результаты собственных гидробиотических наблюдений, мы полагаем, что именно взморники в левой части карты-схемы дают жёлто-зеленый треугольный сегмент, сужающийся к западу ($S = 81\,300\text{ м}^2$), который соответствует ПП до 20 (30) % (см. рис. 4А) и высоте зарослей до 0,2 м (см. рис. 5А). Средняя длина побегов взморников несколько выше, но их дистальные концы склонны к понижению, особенно при обрастании эпифитами (см. рис. 1В), поэтому высота зарослей в целом соответствует

значениям на эхограммах. Важно отметить, что талломы макроводорослей рода *Cystoseira* C. Agardh, как и всех представителей сем. Sargassaceae Kütz., имеют воздушные пузыри [5]. Вследствие значительной разности акустического сопротивления (импеданса) воды и воздушных пузырьков в талломах, они являются очень сильными звукорассеивателями, и даже одиночные экземпляры цистозир могут быть с уверенностью детектированы на записях эхолотов в широком диапазоне частот. Основу побегов у представителей рода *Zostera* L., как и у большинства типичных гидатофитов, формирует аэренхима, в которой обширные межклетники тоже заполнены воздухом [7], из-за чего звукорассеивающая способность цистозир и взморников на порядки выше, чем у прочих макрофитов. Данный факт необходимо учитывать при организации и проведении гидроакустических наблюдений, а также при анализе и интерпретации их результатов.

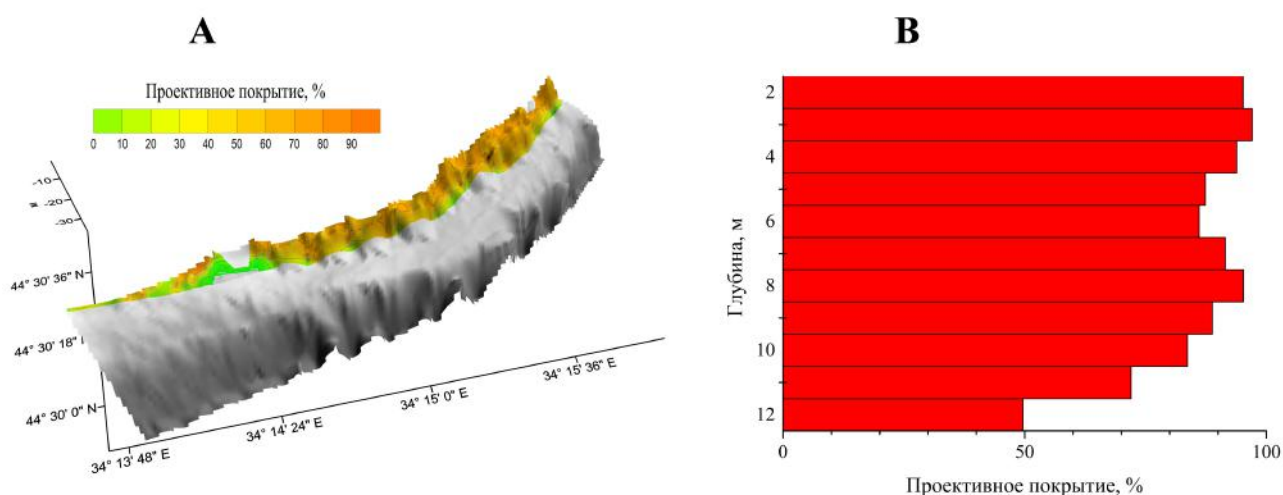


Рис. 4. Проективное покрытие дна зарослями МДР в акватории у м. Мартьян: А — карта-схема пространственного распределения, В — изменение проективного покрытия с глубиной

Fig. 4. Projective cover of BMV in the offshore area of the Cape Mart्यान: А – the map chart of the spatial distribution, В – variation of projective cover with depth

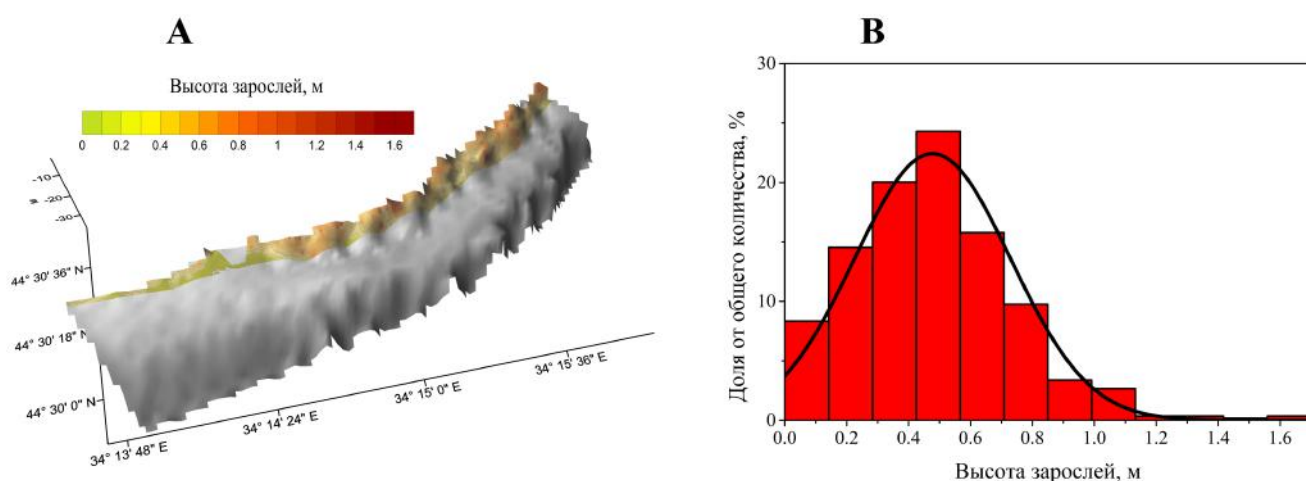


Рис. 5. Высота зарослей МДР (м) в акватории у м. Мартьян: А — карта-схема пространственного распределения высоты зарослей; В — плотность распределения этого показателя (сплошной линией показано теоретическое нормальное распределение)

Fig. 5. BMV height (m) in the offshore area of the Cape Mart्यान: А – the map chart of the spatial distribution of vegetation height, В – frequency distribution of this parameter (the solid line shows the theoretical normal distribution)

Согласно итогам проведённого исследования и с учётом определённых нами площадей МДР и показателей биомассы (см. выше), в акватории у м. Мартьян запасы цистозирры достигают, по предварительным расчётам, 1425,6 т, а запасы взморника — 5,7 т.

Что касается другого типа звукорассеивателей (см. рис. 3В), то его природа пока не выяснена. Эти одиночные или групповые объекты высотой до 4 м (и более) весьма многочисленны в придонных слоях обследованной акватории. Тяготея к значительным глубинам (вплоть до 32 м), они расположены мористее нижней границы поясных зарослей МДР (рис. 6). Учитывая размеры объектов и глубину локализации, мы предполагаем, что часть их может быть образована шлейфами газонаполненных пузырьков. Данное явление подтверждается недавним обнаружением в районе м. Мартьян многочисленных площадок газовой разгрузки дна [3]. Не исключено также, что некоторые объекты представляют собой скопления рыбы. Этот тип звукорассеивателей в данном районе будет исследован дополнительно.

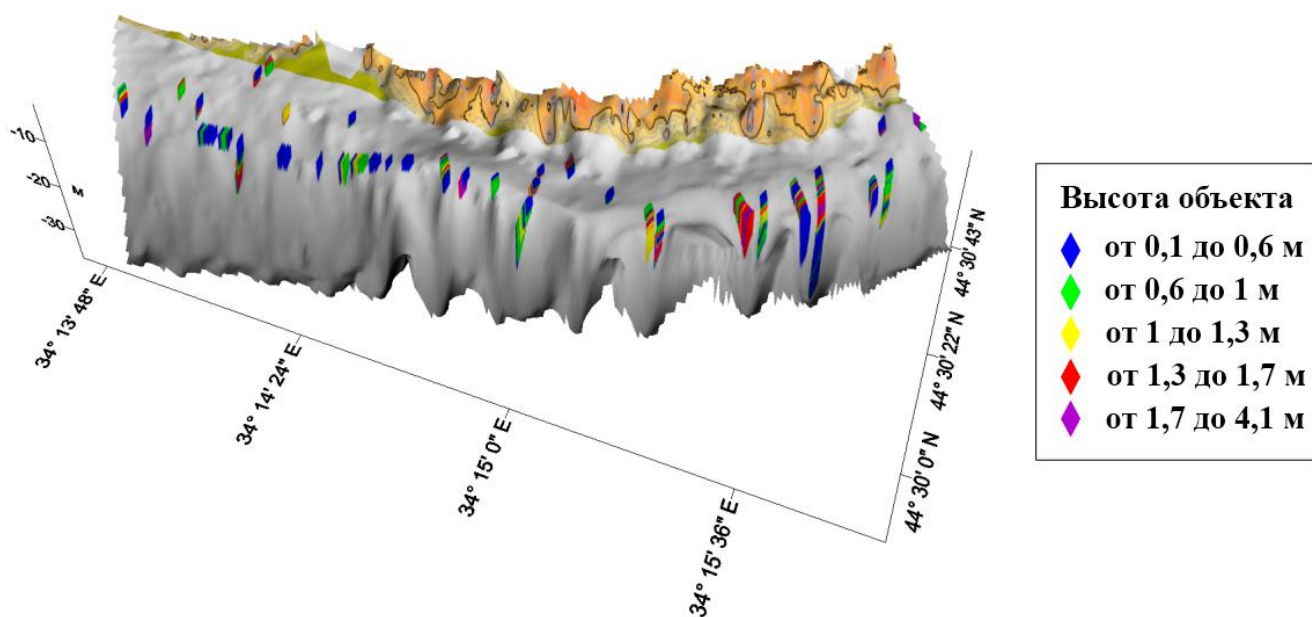


Рис. 6. Пространственное распределение и высота (м) неопознанных акустических объектов (обозначены цветными маркерами), расположенных за пределами зарослей МДР в акватории у м. Мартьян

Fig. 6. Spatial distribution and height (m) of unidentified acoustic objects (indicated by color markers) located outside the BMV in the offshore area of the Cape Martyan

Заключение. В заповедной акватории у м. Мартьян выполнено гидроакустическое обследование МДР с использованием мобильного акустического комплекса на базе эхолота SeaCharter 480 DF и специализированного программного обеспечения WaveLens. Сравнение данных, полученных гидроботаническими и гидроакустическими методами, показало эффективность использования последних для определения границ, высоты зарослей и проективного покрытия МДР. Установлено, что общая площадь МДР в заповедной акватории «Мыс Мартьян» составляет 0,39 км². Выявленная акустическим методом МДР на большей части обследованной акватории представлена сообществами цистозирры (*Cystoseira barbata* (Stackhouse) C. Agardh, 1820 и *Cystoseira crinita* Duby, 1830), а на рыхлых грунтах в западной части акватории — зарослями взморника (*Zostera marina* Linnaeus, 1753 и *Zostera noltei* Hornemann, 1832). Показано, что распределение сублиторальной МДР вдоль берега характеризуется поясностью, а нижняя граница распространения ограничена изобатами 10–12 м. Максимальные значения проективного покрытия, достигающие 95–97 % на глубинах 2–3 м, к нижней границе снижаются до 50–70 %. Определено, что общие запасы сублиторальной МДР достигают 1431,3 т, из которых 99,6 % приходится на сообщества цистозирры. Применение гидроакустических

методов оптимизирует длительный и трудоёмкий процесс гидробиотических исследований и снижает негативное трансформирующее воздействие на МДР, что особенно важно в условиях заповедного режима в границах ООПТ. На глубине до 32 м замечены неопознанные придонные акустические объекты в виде одиночных или групповых целей высотой до 2–4 м. Вероятно, их природа различна и обусловлена наличием в исследованном районе метановых сипов либо плотных скоплений рыбы. Результаты проведённых исследований послужили началом гидроакустического мониторинга МДР, который ранее не проводили в границах аквальных ООПТ. Предложено в дальнейшем использовать гидроакустические методы для картирования растительного покрова и определения запасов макрофитов заповедной прибрежно-морской акватории у м. Мартьян.

Работа выполнена в рамках государственного задания НБС — ННЦ «Проведение мониторинговых исследований и определение современного состояния биоты Государственного природного заповедника «Мыс Мартьян» в 2016–2020 гг.» (№ гос. регистрации АААА-А18-118013190157-1) и ФИЦ ИнБЮМ «Молисмологические и биогеохимические основы гомеостаза морских экосистем» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890090-2), а также при финансовой поддержке гранта РФФИ р_а 18-45-920057 «Изучение локализации холодных сипов, их потоков, химического состава и генезиса струйных газовыделений в прибрежной зоне Крыма: в бухте Ласпи и в заповедной акватории мыса Мартьян».

Благодарность. Авторы выражают искреннюю признательность академику РАН В. Н. Егорову (ФИЦ ИнБЮМ) за ценные советы и поддержку при выполнении настоящей работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Белич Т. В., Садогурский С. Е., Садогурская С. А. Ревизия флоры макрофитов заповедника «Мыс Мартьян» // *Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН*. 2018. Вып. 3 (7). С. 3–21. [Belich T. V., Sadogurskiy S. Ye., Sadogurskaya S. A. Revision flora of makrofytes of the Mys Martyan Nature Reserve. *Trudy Karadagskoi nauchnoi stantsii im. T. I. Vyazemskogo – prirodnogo zapovednika RAN*, 2018, iss. 3 (7), pp. 3–21. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.17236.45440>
2. Гаврилов Е. Н. Методические особенности мониторинга запаса ламинариевых водорослей техническими средствами // *Известия Южного федерального университета. Технические науки*. 2009. № 6 (95). С. 51–56. [Gavrilov E. N. Methods of monitoring of laminaria algae with the use of some technical facilities. *Izvestiya Federal'nogo yuzhnogo universiteta. Tekhnicheskie nauki*, 2009, no. 6 (95), pp. 51–56. (in Russ.)]
3. Егоров В. Н., Плугатарь Ю. В., Малахова Т. В., Садогурский С. Е., Мосейченко И. Н. Обнаружение струйных газовыделений в акватории у Мыса Мартьян // *Бюллетень Никитского ботанического сада*. 2018. № 126. С. 9–13. [Egorov V. N., Plugar Yu. V., Malakhova T. V., Sadogurskiy S. Ye., Moseichenko I. N. Gas seeps detection offshore the Martian Cape. *Vyulleten' Nikitskogo botanicheskogo sada*, 2018, no. 126, pp. 9–13. (in Russ.)]
4. Калугина А. А. Исследование донной растительности Чёрного моря с применением легководолазной техники // *Морские подводные исследования*. Москва : Наука, 1969. С. 105–113. [Kalugina A. A. Investigation of the bottom vegetation of the Black Sea with the use of diver technique. In: *Morskije podvodnye issledovaniya*. Moscow: Nauka, 1969, pp. 105–113. (in Russ.)]
5. Калугина-Гутник А. А. *Фитобентос Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1975. 248 с. [Kalugina-Gutnik A. A. *Fitobentos Chernogo morya*. Kyiv: Naukova dumka, 1975, 248 p. (in Russ.)]
6. Кузнецов М. Ю., Жильцова Л. В., Убарчук И. А., Сыроваткин Е. В. Гидроакустические исследования запасов и распределения морской водоросли анфельции тобучинской *Ahnfeltia tobuchiensis* в заливе Петра Великого // *Вопросы рыболовства*. 2014. Т. 15, № 1. С. 140–150. [Kuznetsov M. Yu., Giltsova L. V., Ubarchuk I. A., Syrovatkin E. V. Hydroacoustic researches of distribution and stocks of seaweed *Ahnfeltia tobuchiensis* in the Great Peter Bay. *Voprosy rybolovstva*, 2014, vol. 15, no. 1, pp. 140–150. (in Russ.)]
7. Куликова Н. М., Иванова И. К. Анатомо-морфологическая характеристика *Zostera marina* L. из Севастопольской бухты // *Биология моря*. 1972. Вып. 26. С. 133–145. [Kulikova N. M., Ivanova I. K. Anatomical and morphological

- characteristics of *Zostera marina* from Sevastopol Bay. *Biologiya morya*, 1972, iss. 26, pp. 133–145. (in Russ.)
8. Маслов И. И., Куропатов Л. А. К детальному описанию биоценоза цистозеры заповедника «Мыс Мартьян» // *Бюллетень Никитского ботанического сада*. 1987. Вып. 63. С. 13–17. [Maslov I. I., Kuropatov L. A. To the detailed description of the biocenosis of cystoseires of the Cape Martyan Nature Reserve. *Byulleten' Nikitskogo botanicheskogo sada*, 1987, no. 63, pp. 13–17. (in Russ.)]
 9. Плуатарь Ю. В., Багрикова Н. А., Белич Т. В., Костин С. Ю., Крайнюк Е. С., Маслов И. И., Садогурский С. Е., Садогурская С. А., Саркина И. С. *Природный заповедник «Мыс Мартьян»* / [изд. 2-е, испр. и доп.]. Симферополь: ИТ «Ариал», 2018. 104 с. [Plugatar Yu. V., Bagrikova N. A., Belich T. V., Kostin S. Yu., Krainyuk E. S., Maslov I. I., Sadogurskiy S. E., Sadogurskaya S. A., Sarkina I. S. *Cape Martian Nature Reserve* / [2nd ed., rev. and add.]. Simferopol: PP “ARIAL”, 2018, 104 p. (in Russ.)]
 10. Погребняк И. И., Маслов И. И. К изучению донной растительности района мыса Мартьян // *Труды Никитского ботанического сада*. 1976. Вып. 70. С. 105–113. [Pogrebnyak I. I., Maslov I. I. To the study of the bottom vegetation of the Cape Martyan area. *Trudy Nikitskogo botanicheskogo sada*, 1976, vol. 70, pp. 105–113. (in Russ.)]
 11. Пронина О. А., Дегтев А. И., Кудрявцев В. И., Воробьев А. В. Опыт количественной оценки запасов макрофитов Белого моря гидроакустическим методом // *Рыбное хозяйство*. 2004. № 3. С. 36–39. [Pronina O. A., Degtev A. I., Kudryavtsev V. I., Vorob'ev A. V. Opyt kolichestvennoi otsenki zapasov makrofitov Belogo morya gidroakusticheskim metodom. *Rybnoe khozyaistvo*, 2004, no. 3, pp. 36–39. (in Russ.)]
 12. Садогурский С. Е. Эколого-биологические особенности видов рода *Zostera* L. у Южного берега Крыма // *Бюллетень Никитского ботанического сада*. 1998. Вып. 80. С. 27–36. [Sadogurskiy S. Ye. Ecological-biological characteristic of species of genus *Zostera* L. near the Southern Coast of Crimea. *Byulleten' Nikitskogo botanicheskogo sada*, 1998, iss. 80, pp. 27–36. (in Russ.)]
 13. Садогурский С. Е. Альгофлора фитоценозов *Zostera* L. у Южного берега Крыма // *Бюллетень Никитского ботанического сада*. 1998. Вып. 80. С. 36–48. [Sadogurskiy S. Ye. Seaweed of phytocenoses of *Zostera* L. near the Southern Coast of Crimea. *Byulleten' Nikitskogo botanicheskogo sada*, 1998, iss. 80, pp. 36–48. (in Russ.)]
 14. Artemov Yu. G. Software support for investigation of natural methane seeps by hydroacoustic method. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2006, vol. 5, iss. 1, pp. 57–71. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/850>
 15. Guiry M. D., Guiry G. M. *AlgaeBase*. Galway: National University of Ireland, 2018. URL: <http://www.algaebase.org> [accessed 2019.01.12].
 16. *Mys Martian Nature Reserve*. Natura 2000 Network Viewer. URL: <http://natura2000.eea.europa.eu/Emerald/SDF.aspx?site=UA0000007&release=2> [accessed 2019.01.12].
 17. Sabol B. M., Melton R. E., Chamberlain R., Doring P., Haunter K. Evaluation of a digital echo sounder system for detection of submersed aquatic vegetation. *Estuaries and Coasts*, 2002, vol. 25, no. 1, pp. 133–141. <https://doi.org/10.1007/BF02696057>

HYDROACOUSTIC SURVEY OF BENTHIC MACRO-VEGETATION IN THE PROTECTED OFFSHORE AREA OF CAPE MARTYAN (CRIMEA, BLACK SEA)

**Yu. G. Artemov^{1,2}, S. Ye. Sadogurskiy², Yu. V. Plugatar²,
T. V. Belich², S. A. Sadogurskaya², and D. B. Evtushenko¹**

¹A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation

²Nikitsky Botanical Gardens – National Scientific Center of RAS, Yalta, Russian Federation

E-mail: yu.g.artemov@gmail.com

Survey of benthic macro-vegetation (BMV) was conducted within the marine part of the nature reserve “Cape Martyan” (the South Coast of Crimea) using hydrobotanical (contact) and hydroacoustic (remote sensing) methods. It clearly showed a fundamental possibility and efficiency of using mobile acoustic equipment based on the SeaCharter 480 DF echo sounder and specialized software WaveLens for detecting and studying general nature of BMV, as well as for identifying BMV boundaries, projective

cover, height, etc. The method, including software, was adapted and tested to automatically determine the height of BMV from the sound backscatter profile. In good conformity with data of contact methods, the zonality of BMV distribution along the coastline with a propagation boundary limited by 10–12 m isobaths was shown using acoustic method. The total area of BMV is of about 0.39 km²; the maximum values of the projective cover reach 95–97 % at a depth of 2–3 m, but decrease to 50–70 % at greater depth boundary. It is established that the total stocks of sublittoral BMV reach 1431.3 tones, of which 99.6 % are in the community of *Cystoseira*. It is noted that cystoseires (*Cystoseira barbata* (Stackhouse) C. Agardh, 1820 and *Cystoseira crinita* Duby, 1830) and seagrasses (*Zostera marina* Linnaeus, 1753 and *Zostera noltei* Hornemann, 1832), whose communities dominate the vegetation cover of the area, are strong sound scatterers due to high acoustic impedance between air containing in organs and tissues and seawater, which significantly increases the efficiency of detection and description of BMV. At depths of up to 32 m, unidentified bottom acoustic objects in the form of single or group targets up to 2–4 m were recorded at the lower boundary of the BMV; their nature is probably different and is due to the presence of methane seeps or dense accumulations of fish in the studied area. The attention is drawn that conducting a quantitative study of BMV using hydroacoustic methods reduces the negative transforming effect on the object of study, since it does not imply a significant removal of BMV, for example, during mapping. This is especially important in the conditions of nature reserve regime within the specially protected natural areas (SPNA). The study clearly showed the effectiveness of the joint use of contact and distance methods. The results of this study form the basis of the BMV hydroacoustic monitoring; they will be used to map vegetation cover and to determine algae abundance in the protected coastal-marine area near Cape Martyan and other aquatic SPNA.

Keywords: Cape Martyan, SPNA, benthic macro-vegetation, *Cystoseira* C. Agardh, *Zostera* L., acoustic method, sound scattering

УДК 595.142.2(262.5+262.54)

**К ВОПРОСУ О ВИДОВОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ *SPIO*
(ANNELIDA, SPIONIDAE)
ИЗ АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОГО БАССЕЙНА**

© 2019 г. **Н. А. Болтачева, Е. В. Лисицкая**

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Россия
E-mail: nboltacheva@mail.ru

Поступила в редакцию 16.02.2019; после доработки 16.07.2019;
принята к публикации 25.09.2019; опубликована онлайн 30.09.2019.

Для Чёрного моря указано три вида полихет рода *Spio* Fabricius, 1785 — *Spio decorata* Bobretzky, 1870; *Spio filicornis* (Müller, 1776); *Spio multioculata* (Rioja, 1918); для Азовского — один [*Spio filicornis* (Müller, 1776)]. *S. multioculata* известен лишь для Прибосфорского района и берегов Румынии. Вид *S. decorata* описан в 1870 г. Н. В. Бобрецким из материалов, собранных в районе Севастополя. *S. filicornis* впервые отмечен у берегов Крыма в районе Карадага К. А. Виноградовым в 1931 г. В дальнейшем полихет рода *Spio*, найденных в северо-западной части Чёрного моря, у берегов Крыма и Кавказа, у берегов Болгарии, а также в Азовском море, определяли как *Spio filicornis*. Вид *S. decorata* был забыт, несмотря на то, что его регистрировали и в Средиземном море, и у побережья Европы. Для уточнения видовой принадлежности *Spio* использованы полихеты из сборов макрозообентоса в Чёрном и Азовском морях в рейсах НИС «Профессор Водяницкий», а также из б. Севастопольская, являющейся типовым местонахождением *Spio decorata*. Отбор донных осадков осуществляли с помощью дночерпателя «Океан-25» ($S = 0,25 \text{ м}^2$). Грунт промывали через сита с наименьшим диаметром 1 мм. В б. Севастопольская сбор макрозообентоса проводили ручным водолазным дночерпателем ($S = 0,1 \text{ м}^2$). Личинок полихет отбирали ежемесячно в б. Севастопольская сетью Джели. Обработку живого материала проводили под микроскопом МБС-9; личинок *Spio* отсаживали и подращивали до появления характерных видовых признаков. В работе дано морфологическое описание собранных *Spio*, приведены фотографии и рисунки их характерных признаков. Установлено, что морфологические характеристики рассмотренных полихет рода *Spio* как из Чёрного, так и из Азовского морей соответствуют описанному в 1870 г. виду *Spio decorata* Bobretzky, 1870. Отмечено, что *S. decorata* широко распространён в северо-западной части Чёрного моря, где зарегистрирован на глубине до 38 м. Вид встречается на различных грунтах, но предпочитает слегка заиленный ракушечник с песком. Наибольшая встречаемость *S. decorata* (38 %) отмечена на глубине 20–30 м, а плотность — на глубине менее 20 м. Максимальная плотность *S. decorata* ($556 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-2}$) зарегистрирована в 2010 г. в северо-западной части Чёрного моря на глубине 19 м. Личинки *S. decorata* в планктоне встречались с марта по октябрь при температуре воды от +8 до +26 °С. То, что размножение данного вида в Чёрном море происходит в весенне-летний сезон, а также его экологические особенности свидетельствуют о его теплолюбивости, что отличает *S. decorata* от *S. filicornis*, обитающего в арктических водах. Можно предположить, что предыдущие указания о нахождении полихеты *S. filicornis* в Азово-Черноморском бассейне на самом деле относятся к виду *S. decorata*.

Ключевые слова: полихеты, *Spio decorata* Bobretzky, 1870, Азовское море, Чёрное море

В настоящее время в Чёрном море отмечено три вида полихет рода *Spio* Fabricius, 1785 — *Spio decorata* Bobretzky, 1870, *Spio filicornis* (Müller, 1776) и *Spio multioculata* (Rioja, 1918); в Азовском море — *Spio filicornis* (Müller, 1776) [7, 13, 18, 31]. *S. multioculata* известен только для Прибосфорского района [15, 26] и берегов Румынии [22]. Вид *S. decorata* описан из района Севастополя [2], в дальнейшем указан для районов Крыма и Кавказа [20], позднее отмечен у берегов Турции [24] и Румынии [35], а также в Прибосфорье [32]. *S. filicornis* впервые в Чёрном море обнаружен в районе Карадага К. А. Виноградовым в 1931 г. [4, 5]. Полихет рода *Spio*, найденных в северо-западной части Чёрного моря [6], у берегов Крыма и Кавказа [11], у берегов Болгарии [15], а также в Азовском море [8, 12, 16], определяли как *S. filicornis*. Оказалось, что это обычный, часто встречающийся в Азово-Черноморском бассейне вид. Его приводили в таксономических списках многих донных сообществ; он указан в различных публикациях по исследованию разнообразия бентоса и меропланктона [3, 14, 17, 18, 19]. Таким образом, на протяжении XX в., после выхода работы К. А. Виноградова [5], всех полихет рода *Spio* из Азово-Черноморского бассейна, кроме Прибосфорского района, относили к *S. filicornis*. Вид *S. decorata* был забыт, несмотря на то, что его находили в Средиземном море и у побережья Европы [21, 23, 25, 28, 30]. Описание *S. filicornis* является кратким [27, 34], однако переописание вида в 2011 г. [33] дало возможность провести более детальное сравнение морфологии черноморских *Spio* с морфологией видов *S. filicornis* и *S. decorata*.

Цель настоящей работы — уточнить видовую принадлежность *Spio* из Азово-Черноморского бассейна на основании материалов из различных районов, в том числе из б. Севастопольская, являющейся типовым местонахождением *Spio decorata*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для морфологического исследования использованы полихеты из выполненных в рейсах НИС «Профессор Водяницкий» сборов макрозообентоса в Чёрном и Азовском морях, а также материал, отобранный в б. Севастопольская (табл. 1). Анализ распространения *Spio* проведён на основе данных, полученных в рейсе 15/2 НИС *Maria S. Merian* (май 2010 г.) и в 64, 68, 70, 72, 84, 86, 90, 96-м рейсах НИС «Профессор Водяницкий» (июль 2010 г., ноябрь 2010 г., август 2011 г., апрель 2016 г., июнь 2016 г., октябрь 2016 г., июль 2017 г.) в северо-западной части Чёрного моря в диапазоне глубин 11–137 м. Отбор донных осадков осуществляли с борта НИС «Профессор Водяницкий» дночерпателем «Океан-25» ($S = 0,25 \text{ м}^2$), с борта НИС *Maria S. Merian* — с помощью *Box corer* ($S = 0,1 \text{ м}^2$). Грунт промывали через сита с наименьшим диаметром 1 мм. Всего собрано и обработано 236 проб со 160 станций. В б. Севастопольская сбор макрозообентоса на глубине 0,5–9 м проводили ручным водолазным дночерпателем ($S = 0,1 \text{ м}^2$), на глубине 10–16 м — дночерпателем Петерсена ($S = 0,04 \text{ м}^2$) (ноябрь 2014 г., сентябрь 2017 г.). Материал фиксировали 4%-ным раствором формалина. Всего просмотрено 1404 экз. *Spio*. Морфологический анализ проведён у 41 экз.

Личинок полихет отбирали в б. Севастопольская сетью Джеди (диаметр входного отверстия — 36 см, размер ячеек мельничного газа — 135 мкм). Ежемесячно облавливали слой воды от дна до поверхности (10–0 м). Обработку живого материала проводили под бинокляром МБС-9. Личинок *Spio* отсаживали для подращивания до появления характерных видовых признаков в кристаллизаторы с фильтрованной морской водой ($V = 50 \text{ мл}$), в которые подавали воздух микрокомпрессором ProSilent. Воду меняли раз в два дня, а после оседания личинок — дважды в неделю. В качестве корма добавляли смеси микроводорослей (*Isochrysis galbana* Paarke, 1949; *Tetraselmis suecica* (Kylin) Butcher, 1959; *Chaetoceros calcitrans* (Paulsen) H. Takano, 1968; *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin, 1898; *Rhodomonas salina* (Wislouch) D. R. A. Hill & R. Wetherbee, 1989), предоставленные к. б. н. Ладыгиной Л. В. (ФИЦ ИнБЮМ). Для определения видовой принадлежности полихет использовали световой микроскоп «Микмед-5».

Таблица 1. Материал, использованный для изучения морфологии *Spio***Table 1.** The material used to study the morphology of *Spio*

Район отбора проб, дата	N, экз.	Регистрационный номер пробы	Плотность, экз.·м ⁻²	Глубина, м	Координаты	Грунт
Акватория Севастополя, б. Круглая, ноябрь 2014 г.	5	IBSS-POL / Spionidae / № 1	–	6	44°36'19"N, 33°26'48"E	Крупный песок
Акватория Севастополя, б. Круглая, сентябрь 2017 г.	4	IBSS-POL / Spionidae / № 42	–	15	44°36'29"N, 33°26'32"E	Средний песок
Чёрное море, Филлофорное поле (68-й рейс, ст. 12), ноябрь 2010 г.	5	IBSS-POL / Spionidae / № 38	556	19	45°50'38"N, 30°44'32"E	Песок средний, ракуша из мидий
Чёрное море, Филлофорное поле (68-й рейс, ст. 22), ноябрь 2010 г.	7	IBSS-POL / Spionidae / № 41	330	25	45°50'40"N, 31°21'34"E	Песок крупный с ракушей
Чёрное море, северо-западная часть (68-й рейс, ст. 25), ноябрь 2010 г.	8	IBSS-POL / Spionidae / № 39	414	20	46°4'2"N, 31°35'5"E	Ракушечник с песком, слегка заиленный
Чёрное море, Филлофорное поле (70-й рейс, ст. 20), август 2011 г.	6	IBSS-POL / Spionidae / № 21	368	24	45°37'13"N, 30°37'43"E	Песок с примесью ракуши и ила
Чёрное море, северо-западная часть (70-й рейс, ст. 25), август 2011 г.	4	IBSS-POL / Spionidae / № 40	216	14,5	46°26'50"N, 31°23'3"E	Заиленный ракушечник
Азовское море, юго-западная часть (100-й рейс, ст. 39), декабрь 2017 г.	2	IBSS-POL / Spionidae / № 43	4	11	45°30'0"N, 36°30'40"E	Заиленный ракушечник

Полихет для детального изучения окрашивали метиленовым синим, затем на короткое время помещали в спирт для удаления излишков красителя, после чего просветляли в глицерине и рассматривали под микроскопами МБС-10 и Olympus CX-41. Фотографии выполнены фотокамерами Canon Digital IXUS 90 IS и Sony Cyber-shot 16.2. Собранный материал хранится в коллекции ФИЦ ИнБЮМ (IBSS-POL / Spionidae / № 1, 21, 38–43). Часть материала передана в коллекцию Музея Национального научного центра морской биологии имени А. В. Жирмунского ДВО РАН (ММВ 36667, 36669, 36672).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полихеты имели до 55 сегментов, при этом ширина полихеты — 1,1 мм, длина — 20 мм. Максимальная ширина — 2 мм. Передняя часть головной лопасти округлая, без выемки. Простомииум в передней части расширен, в задней части слегка сужен и продолжается до 1–2-го сегмента. Две пары глаз чёрного цвета, расположены трапециевидно; передние немного крупнее задних, в форме полумесяца, задние округлые (рис. 1). Простомииум отделён от перистомииума хорошо заметной бороздой, окрашенной в коричневый цвет. Задняя часть простомииума слегка вздутая, образует небольшой затылочный гребень. Пальпы сравнительно короткие, толстые. У живых экземпляров на пальпах поперечные полосы снежно-белого цвета (рис. 2), которые после фиксации не видны.



Рис. 1. *Spio decorata* (IBSS-POL / Spionidae / № 42): фиксированный червь, окрашенный метиленовым синим. Передний конец

Fig. 1. *Spio decorata* (IBSS-POL / Spionidae / № 42): fixed specimen, stained with methylene blue. Anterior end



Рис. 2. *Spio decorata*: живые ювенильные особи

Fig. 2. *Spio decorata*: alive juvenile specimens

На дорсальной стороне от основания пальп отходят продольные ресничные полосы — чувствительные органы, которые продолжают до 3-го сегмента. С 5-го сегмента вдоль тела слегка заметны продольные ресничные полосы. Жабры одинаковой длины, начинаются с 1-го щетинкового сегмента и имеются практически на всех сегментах, за исключением нескольких последних (рис. 3А, В). Параподии двуветвистые. На боковой поверхности между ното- и невроподиями в передней части тела со 2-го по 7–10-й сегменты имеются отчётливо заметные тёмно-коричневые пигментные пятна (рис. 3В).

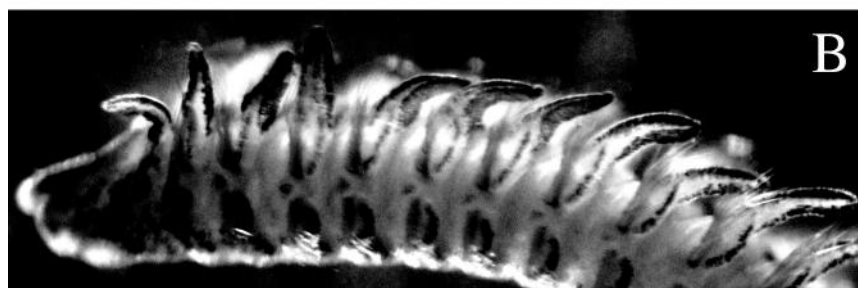


Рис. 3. А — *Spio decorata* (IBSS-POL / Spionidae / № 42), окрашенный метиленовым синим, вид сверху; В — *S. decorata*, вид сбоку

Fig. 3. А – dorsal view of *Spio decorata* (IBSS-POL / Spionidae / № 42), stained with methylene blue, overhead view; В – *S. decorata*, lateral view

В нотоподиях волосовидные щетинки расположены в два ряда: в одном около 10 длинных щетинок, в другом — 6–8 более коротких. В невроподиях с 11-го сегмента (иногда с 10-го) к коротким волосовидным щетинкам добавляются крючковидные капюшонированные щетинки. Их количество изменяется от 5 до 10 и зависит от размера червя, чаще составляя 7–9. У ювенильных особей крючковидные капюшонированные щетинки трёхзубые (рис. 4А); у взрослых особей третий зуб слабо заметен и щетинки выглядят как двузубые (рис. 4В, С). В задней половине тела в невроподиях волосовидные щетинки только короткие, частично замещаются тремя саблевидными щетинками. Пигидий с четырьмя анальными лопастями примерно одинаковой длины.

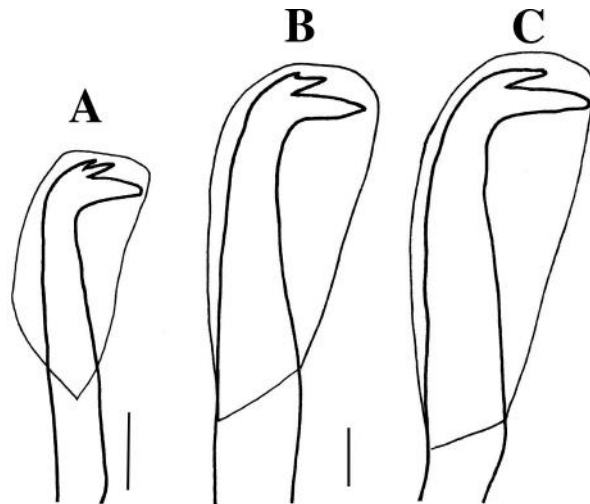


Рис. 4. Крючковидные капюшонированные щетинки *Spio decorata* (IBSS-POL / Spionidae / № 42): А — у ювенильных особей; В, С — у взрослых экземпляров. Размерная шкала: 10 мкм

Fig. 4. Hooked chaetae with hood of *Spio decorata* (IBSS-POL / Spionidae / № 42): А – in juvenile specimens; В, С – in adult specimens. Scale bar: 10 μm

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенностями, отличающими *S. decorata* от *S. filicornis*, являются форма простомиума, пигментация, длина жабр на первом сегменте и строение капюшонированных крючковидных щетинок (табл. 2).

Таким образом, все экземпляры рода *Spio*, просмотренные нами, следует отнести к виду *S. decorata*.

Полихеты рода *Spio*, собранные нами в бухтах Севастополя и переданные в Музей Национального научного центра морской биологии ДВО РАН (г. Владивосток), были идентифицированы В. И. Радашевским как *S. decorata* (устное сообщение). Можно предположить, что полихеты, которых с момента обнаружения в 1931 г. в Чёрном море (а позже — и в Азовском) определяли как *S. filicornis* [4, 8], на самом деле относятся к виду *S. decorata*, впервые описанному из б. Севастопольская и впоследствии забытому большинством исследователей.

Возможно, отчасти причиной ошибочного представления явилось то, что в первоописании *S. decorata* указано, что крючковидные щетинки имеют два зуба [2]. В дальнейшем другие специалисты отмечали наличие либо трёхзубых щетинок у молоди, а двузубых — у взрослых полихет [13, 25], либо только трёхзубых щетинок [23, 28]. Следует отметить, что, кроме различия щетинок у взрослых полихет и молоди, имеет значение то, под каким увеличением рассматривают щетинки. По нашим наблюдениям, при увеличении 10×20 и 10×40 щетинки взрослых *S. decorata* выглядят двузубыми; третий зуб виден только при увеличении 10×100. По устному сообщению V. Surugiu, третий апикальный зуб отделён неотчётливо и частично прикрыт капюшоном, так что его трудно различить;

Таблица 2. Морфологические особенности полихет *S. decorata* и *S. filicornis***Table 2.** Morphological features of polychaetes *S. decorata* and *S. filicornis*

<i>S. decorata</i>	<i>S. filicornis</i>	<i>Spio</i> , исследованные нами
Передняя часть простомиума округлая [2]	Передняя часть простомиума спереди округлая, с небольшим срединным разрезом [33]	Передняя часть простомиума округлая
На пальцах поперечные полосы снежно-белого цвета [2]	На пальцах пигментация в виде тёмных колец [9, 27, 33, 34]	На пальцах поперечные полосы белого цвета
Жабры на 1-м сегменте такой же длины, как и на последующих [23, 25]	Жабры на 1-м сегменте на 1/3 короче и уже, чем на последующих [33]	Жабры на 1-м сегменте такой же длины, как и на последующих
Между ното- и невроподиями в передней части тела имеется отчётливо заметное тёмно-коричневое пигментное пятно [2]	У основания жабр с 1-го до 10-го сегмента имеются пятна тёмно-коричневого пигмента [33]	Между ното- и невроподиями в передней части тела со 2-го по 7–10-й сегменты имеется отчётливо заметное тёмно-коричневое пигментное пятно
Крючковидные капюшонированные щетинки двузубые [2]. Крючковидные капюшонированные щетинки трёхзубые [25, 28]	Крючковидные капюшонированные щетинки двузубые [33]	Крючковидные капюшонированные щетинки трёхзубые, что отчётливее заметно у молодых особей*

* М. И. Киселева отмечала [13], что у молодых особей черноморских *Spio* капюшонированные щетинки трёхзубые

при рассмотрении щетинок под электронным микроскопом третий зуб явственно виден у всех экземпляров *S. decorata*. Вероятно, именно поэтому многие исследователи считали, что у черноморских *Spio* щетинки двузубые.

Данный вид является массовым, часто встречающимся в Чёрном море. Известно, что он обитает на песчаных и песчано-илистых грунтах до глубины 30 м [13, 15]. Вид отмечен при солёности 10,5–18,08 ‰ [6]. В местах обитания *Spio* в Азово-Черноморском бассейне температура воды колеблется от –0,97 °С (температура замерзания воды в прибрежной зоне северной части моря) до +28...+29 °С при максимальном летнем прогреве. Средняя температура на поверхности равна +14,87 °С [10].

На отдельных участках дна *Spio* образует массовые поселения, его численность достигает существенных величин. Так, максимальные значения плотности поселений *Spio* отмечены близ устья р. Дунай — 86 300 экз.·м⁻² [Văcescu et al., 1965, цит. по: 13]. По нашим данным, *S. decorata* широко распространён в северо-западной части Чёрного моря, где зарегистрирован на глубинах до 38 м. Встречается на различных грунтах, но предпочитает слегка заиленный ракушечник с песком. В диапазоне глубин 10–20 м встречаемость вида составляла 19 %, средняя плотность — 199 экз.·м⁻²; в диапазоне 20–30 м — 38 % и 156 экз.·м⁻²; в диапазоне 30–40 м — 13 % и 7 экз.·м⁻² соответственно. Максимальная плотность *S. decorata* в северо-западной части Чёрного моря в 2010 г. на глубине 19 м достигала 556 экз.·м⁻². Таким образом, наибольшую встречаемость *S. decorata* наблюдали на глубине 20–30 м, а плотность — на глубине менее 20 м. В районе Севастополя максимальная плотность *S. decorata* (12 экз.·м⁻²) отмечена на глубине 6 м.

Личинок *Spio* обычно регистрировали в планктоне в весенне-летних сборах. Так, их встречаемость в б. Ласпи в июне 1985 г. достигала 22,9 % при максимальной плотности 150 экз.·м⁻³, в б. Балаклавская — 23,3 % и 28 экз.·м⁻³ соответственно. В мористых районах средняя плотность личинок составляла 121 экз.·м⁻³ при встречаемости 11,1 % [17]. По нашим данным, личинки *S. decorata* в планктоне б. Севастопольская отмечены с марта по октябрь при температуре воды от +8 до +26 °С (рис. 4). Плотность личинок не превышала, как правило, 25–30 экз.·м⁻³. Известно, что продолжительность пелагической стадии у *S. decorata* в Средиземном море — около двух недель [29]; следовательно, можно предположить, что в Чёрном море размножение *S. decorata* происходит в весенне-летний сезон.

В Адриатическом море *S. decorata* обитает при температуре $+9,8\dots+28,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ и солёности 31–38‰, а размножение происходит при $+12\dots+20\text{ }^{\circ}\text{C}$ [29]. Вид *S. decorata* указан не только из Чёрного и Средиземного морей, но и из Северо-Восточной Атлантики [21, 25, 30], но эти данные нуждаются в подтверждении [23].

В Чёрном море (за исключением Прибосфорского района) макрозообентос обитает от уреза воды до глубины 100–120 м: глубже воды заражены сероводородом. По нашим данным, максимальная глубина, на которой зарегистрирован *Spio*, — 38 м. Известно также, что обычно вид встречается до глубин 30 м [6, 13, 15]. Вертикальная структура вод Чёрного моря отличается тем, что верхний слой (до 50–55 м) значительно прогревается в летний сезон, тогда как глубже залегает квазиоднородный слой с температурой воды около $+8\text{ }^{\circ}\text{C}$ [10]. В поверхностном слое температура воды в летнее время может достигать $+28\dots+29\text{ }^{\circ}\text{C}$. В мелководной северо-западной части Чёрного моря граница верхнего слоя, изменяющегося как по температуре, так и по солёности, лежит выше — на глубине около 30 м [1]. Возможно, нижняя граница обитания вида *Spio* в Чёрном море обусловлена именно температурным режимом.

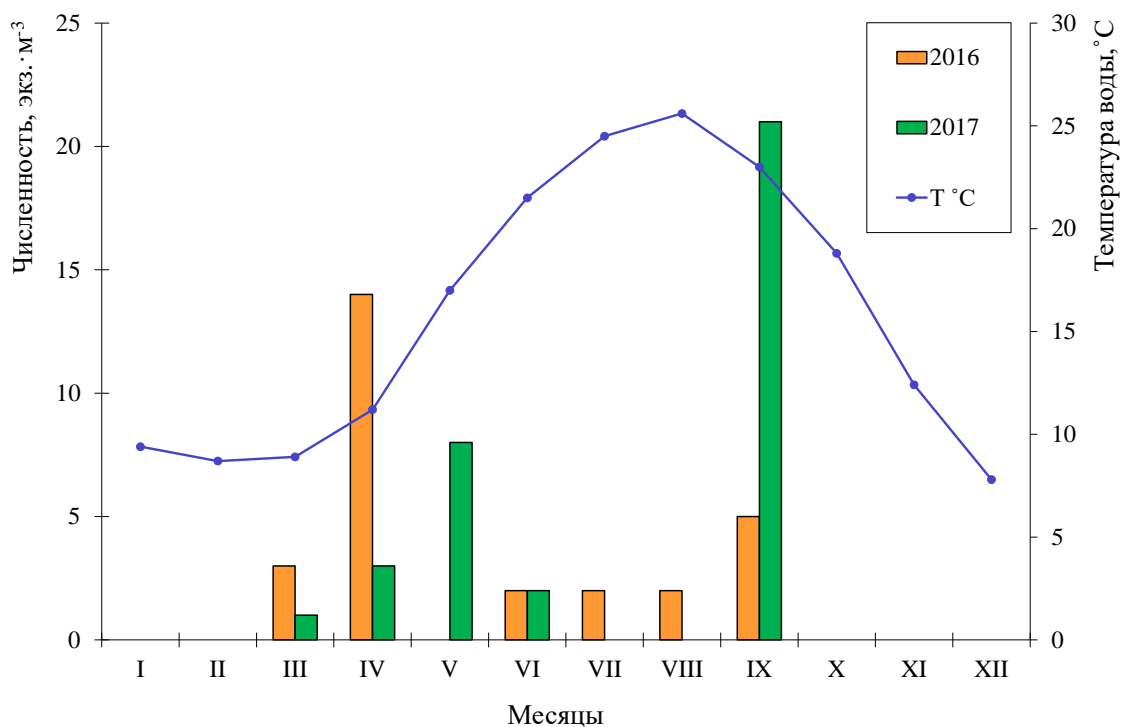


Рис. 5. Сезонная динамика численности личинок *S. decorata* в б. Севастопольская (2016, 2017)

Fig. 5. Seasonal dynamics of the abundance of *S. decorata* larvae in the Sevastopol Bay (2016, 2017)

Таким образом, вертикальное распределение *Spio* в Чёрном море до глубины 30–40 м, а также его размножение в тёплый сезон при температуре воды выше $+8\text{ }^{\circ}\text{C}$ свидетельствуют о теплолюбивости данного вида и могут служить подтверждением его отличия в физиологическом плане от *S. filicornis* — холодолюбивого вида, типовым местообитанием которого являются прибрежные воды Гренландии [9, 33].

Заключение. Рассмотренные морфологические характеристики *Spio* из Азово-Черноморского бассейна соответствуют характеристикам описанного в 1870 г. вида *Spio decorata* Bobretzky, 1870. Экологические особенности обитания данного вида в Чёрном море свидетельствуют о его теплолюбивости, в отличие от *S. filicornis*, обитающего в арктических водах. Можно предположить, что предыдущие указания о нахождении полихеты *S. filicornis* в Азово-Черноморском бассейне на самом деле относятся к *S. decorata* — виду, впервые описанному из Чёрного моря Н. В. Бобрецким и впоследствии забытому большинством исследователей.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2) и «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).

Благодарности. Выражаем искреннюю благодарность В.И. Радашевскому (НИЦМБ ДВО РАН, г. Владивосток) и V. Surugiu (“Alexandru Ioan Cuza” University of Iași, Romania) за научные консультации, а также А. А. Надольному (ФИЦ ИнБЮМ) за подготовку фотографий (рис. 1 и 3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Блатов А. С., Булгаков Н. П., Иванов В. А. *Изменчивость гидрофизических полей Чёрного моря*. Ленинград : Гидрометеиздат, 1984. 239 с. [Blatov A. S., Bulgakov N. P., Ivanov V. A. *Izmenchivost' gidrofizicheskikh polei Chernogo morya*. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1984, 239 p. (in Russ.)]
2. Бобрецкий Н. В. Материалы для фауны Чёрного моря. Аннелиды // *Записки Киевского общества естествоиспытателей*. 1870. Т. 1, вып. 1. С. 1–18. [Bobretskii N. V. Materialy dlya fauny Chernogo morya. Annelidy. *Zapiski Kievskogo obshchestva estestvoispytatelei*, 1870, vol. 1, iss. 1, pp. 1–18. (in Russ.)]
3. Болтачева Н. А., Ревков Н. К., Бондаренко Л. В., Колесникова Е. А., Тимофеев В. А., Копий В. Г. Таксономический состав макрозообентоса Каркинитского залива (Чёрное море) в начале XXI века // *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : в 3-х т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сент. 2016 г.) / под общ. ред. А. В. Гаевской. Севастополь, 2016. Т. 2. С. 36–39. [Boltacheva N. A., Revkov N. K., Bondarenko L. V., Kolesnikova E. A., Timofeev V. A., Kopii V. G. Taxonomic composition of macrozoobenthos Karkinitzky Bay (Black Sea) in early XXI century. In: *Morskie biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy* : v 3-kh t. : sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii (Sevastopol, 19–24 Sept., 2016) / A. V. Gaevskaya (Ed.). Sevastopol, 2016, vol. 2, pp. 36–39. (in Russ.)]
4. Виноградов К. А. Некоторые дополнения к фауне Polychaeta Чёрного моря // *Труды Карадагской биологической станции*. 1931. Вып. 4. С. 5–21. [Vinogradov K. A. Nekotorye dopolneniya k faune Polychaeta Chernogo morya. *Trudy Karadagskoi biologicheskoi stantsii*, 1931, iss. 4, pp. 5–21. (in Russ.)]
5. Виноградов К. А. К фауне кольчатых червей (Polychaeta) Чёрного моря // *Труды Карадагской биологической станции*. 1949. Вып. 8. С. 3–84. [Vinogradov K. A. K faune kol'chatykh chervei (Polychaeta) Chernogo morya. *Trudy Karadagskoi biologicheskoi stantsii*, 1949, iss. 8, pp. 3–84. (in Russ.)]
6. Виноградов К. А., Лосовская Г. В. Тип кольчатые черви – Annelida // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Т. 1. Свободноживущие беспозвоночные. Киев : Наукова думка, 1968. С. 251–405. [Vinogradov K. A., Losovskaya G. V. Annelida. *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Vol. 1. *Svobodnozhivushchie bespozvonochnyye*. Kiev: Naukova dumka, 1968, pp. 251–405. (in Russ.)]
7. Воловик С. П., Корпакова И. Г., Барабашин Т. О., Воловик Г. С. *Фауна водных и прибрежно-водных экосистем Азово-Черноморского бассейна*. Краснодар : ФГУП «АзНИИРХ», 2010. 251 с. [Volovik S. P., Korpakova I. G., Barabashin T. O., Volovik G. S. *Fauna vodnykh i pribrezhno-vodnykh ekosistem Azovo-Chernomorskogo basseina*. Krasnodar: FGUP “AzNIIRKh”, 2010, 251 p. (in Russ.)]
8. Воробьев В. П. Гидробиологический очерк Восточного Сиваша и возможности его рыбохозяйственного использования // *Труды АзЧерНИРО*. 1940. Вып. 12. С. 69–164. [Vorob'ev V. P. Gidrobiologicheskii ocherk Vostochnogo Sivasha i vozmozhnosti ego rybokhozyaistvennogo ispol'zovaniya. *Trudy AzCherNIRO*, 1940, iss. 12, pp. 69–164. (in Russ.)]

9. Жирков И. А. *Полихеты Северного Ледовитого океана*. Москва : Янус-К, 2001. 632 с. [Zhirkov I. A. *Polikhety Severnogo Ledovitogo okeana*. Moscow: Yanus-K, 2001, 632 p. (in Russ.)]
10. Иванов В. А., Белокопытов В. Н. *Океанография Чёрного моря*. Севастополь : Б. и., 2011. 212 с. [Ivanov V. A., Belokopytov V. N. *Okeanografiya Chernogo morya*. Sevastopol: S. I., 2011, 212 p. (in Russ.)]
11. Киселева М. И., Славина О. Я. Качественный состав и количественное распределение макро- и мейобентоса у северного побережья Кавказа // *Бентос*. Киев : Наукова думка, 1965. С. 62–80. [Kiseleva M. I., Slavina O. Ya. Kachestvennyi sostav i kolichestvennoe raspredelenie makro- i meiobentosa u severnogo poberezh'ya Kavkaza. In: *Bentos*. Kiev: Naukova dumka, 1965, pp. 62–80. (in Russ.)]
12. Киселева М. И. Изменения в составе и распределении многощетинковых червей в Азовском море // *Гидробиологический журнал*. 1987. Т. 23, № 2. С. 40–45. [Kiseleva M. I. Changes in the composition and distribution of *Polychaeta* worms in the Sea of Azov. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1987, vol. 23, no. 2, pp. 40–45. (in Russ.)]
13. Киселева М. И. *Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей*. Апатиты : Изд-во Кольского научного центра РАН, 2004. 409 с. [Kiseleva M. I. *Mnogoshchetinkovye chervi (Polychaeta) Chernogo i Azovskogo morei*. Apatity: Izd-vo Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN, 2004, 409 p. (in Russ.)]
14. Лисицкая Е. В. Меропланктон Балаклавской бухты (Крым, Чёрное море) // *Гидробиологический журнал*. 2010. Т. 46, № 3. С. 29–38. [Lisitskaya E. V. Meroplankton of the Balaklava Bay (Crimea, the Black Sea). *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 2010, vol. 46, no. 3, pp. 29–38. (in Russ.)]
15. Маринов Т. М. *Многощетинности червеи (Polychaeta). Фауна на Българиа*. София : Изд-во Бълг. АН, 1977. 258 с. [Marinov T. M. *Mnogochetinessiti chervei (Polychaeta). Fauna na B'lgariya*. Sofiya: Izd-vo B'lg. AN, 1977, 258 p. (in Bulg.)]
16. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каталог фауны свободноживущих беспозвоночных Азовского моря // *Зоологический журнал*. 1960. Т. 39, вып. 10. С. 1454–1465. [Mordukhai-Boltovskoi F. D. Katalog fauny svobodnozhivushchikh bespozvonochnykh Azovskogo morya. *Zoologicheskii zhurnal*, 1960, vol. 39, iss. 10, pp. 1454–1465. (in Russ.)]
17. Мурина В. В. Распределение и численность пелагических личинок многощетинковых червей спионид в Чёрном море // *Экология моря*. 1989. Вып. 31. С. 35–41. [Murina V. V. Distribution and numbers of pelagic larvae of many-bristled worms of Spionidae in the Black Sea. *Ekologiya morya*, 1989, iss. 31, pp. 35–41. (in Russ.)]
18. Сёмин В. Л. *Экология полихет Азовского моря и лиманов российской части его побережий* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 25.00.28. Мурманск, 2011. 25 с. [Semin V. L. *Ekologiya polikhet Azovskogo morya i limanov rossiiskoi chasti ego poberezhii* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 25.00.28. Murmansk, 2011, 25 p. (in Russ.)]
19. Фроленко Л. Н., Мальцева О. С. О сообществе *Anadara* в Азовском море // *Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона* : материалы IX Междунар. науч.-практ. конф., Керчь, 6 октября 2017 г. Керчь : КФ (ЮгНИРО) ФГБНУ АзНИИРХ, 2017. С. 99–103. [Frolenko L. N., Mal'tseva O. S. On the *Anadara* community in the Azov Sea. In: *Sovremennye rybokhozyaistvennye i ekologicheskie problemy Azovo-Chernomorskogo regiona* : materialy IX Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., Kerch', 6 Oct., 2017. Kerch': KB (YugNIRO) FSBSI AzNIIRKh, 2017, pp. 99–103. (in Russ.)]
20. Чернявский В. Н. Материалы для сравнительной зоографии Понта. III. Черви // *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. 1881. Т. 56, № 1. С. 338–420. [Czerniavsky V. Materialia ad sravnitel'noi zoographiam Ponticam comparatam. III. Vermes. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 1881, vol. 56, pt. 1, pp. 338–420. (in Russ.)]
21. Baux N., Pezy J.-Ph., Bachelet Q., Baffreau A., Méar Y., Poizot E., Guyonnet B., Dauvin J.-C. Soft bottom macrobenthic communities in a semi-enclosed bay bordering the English Channel: The Rade de Cherbourg. *Regional Studies in Marine Science*, 2017, vol. 9, pp. 106–116. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2016.11.010>
22. Begun T., Teacă A., Gomoiu M. T. State of the macrobenthos within *Modiolus phaseolinus* biocoenosis from Romanian Black Sea continental shelf. *Geo-Eco-Marina*, 2010, vol. 16, pp. 5–18.
23. Bick A., Otte K., Meißner K. A contribution to the taxonomy of *Spio* (Spionidae, Polychaeta, Annelida) occurring in the North and Baltic seas, with a key to species recorded in this area. *Marine Biodiversity*, 2010, vol. 40, iss. 3, pp. 161–180. <http://doi.org/10.1007/s12526-010-0040-5>

24. Çınar M. E., Gönlügür-Demirci G. Polychaete assemblage on shallow water benthic habitats along the Sinop Peninsula (Black Sea, Turkey). *Cahiers de Biologie Marine*, 2005, vol. 46, pp. 253–263.
25. Dauvin J.-C. Sur la présence de *Spio decoratus* Bobretzky, 1871 en Manche et remarques sur *Spio martinensis* Mesnil, 1896 et *Spio filicornis* (O. F. Müller, 1776). *Cahiers de Biologie Marine*, 1989, vol. 30, pp. 167–180.
26. Dumitrescu E. Nouvelle contribution à l'étude des Polychètes de la Mer Noire. *Travaux du Muséum d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, 1962, vol. 3, pp. 61–68.
27. Fabricius O. Von dem *Spio*-Geschlecht, einem neuen Wurmgeschlecht *Nereis seticornis* und *Nereis filicornis*, mit Abbildungen. *Sitzungsbericht der Gesellschaft der naturforschenden Freunde zu Berlin*, 1785, vol. 6, pp. 256–270.
28. Giordanella E. Contribution à l'étude de quelques *Spionidae*. *Receuil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 1969, vol. 45, pp. 325–349.
29. Giangrande A., Quarta S., Caroppo C. Observations of *Spio decoratus* (Polychaeta Spionidae) life history under laboratory conditions, with taxonomic considerations. *Oebalia*, 1992, vol. 18, pp. 83–93.
30. Guerin J.-P. Rapports taxonomiques et développement larvaire de *Spio decoratus* Bobretzky 1871 (Annelide Polychète). *Cahiers de Biologie Marine*, 1972, vol. 13, pp. 321–339.
31. Kurt-Şahin G., Çınar M. E. A check-list of polychaete species (Annelida: Polychaeta) from the Black Sea. *Journal of the Black Sea / Mediterranean Environment*, 2012, vol. 18, no. 1, pp. 10–48. <http://doi.org/10.3906/zoo-1405-72>
32. Kurt-Şahin G., Sezgin M., Ünlüer F., Öztürk B., Cavdar E., Dağlı E. Macrozoobenthic community structure of İğneada region in Turkey (the southwestern Black Sea). *The Oceanological and Hydrobiological Studies*, 2017, vol. 46, no. 3, pp. 340–349. <http://dx.doi.org/10.1515%2Fohs-2017-0035>
33. Meißner K., Bick A., Bastrop R. On the identity of *Spio filicornis* (O. F. Müller, 1776) – with the designation of a neotype, and the description of two new species from the North East Atlantic Ocean based on morphological and genetic studies. *Zootaxa*, 2011, vol. 2815, pp. 1–27. <https://www.mapress.com/jzt/article/view/zootaxa.2815.1.1>
34. Müller O. F. *Zoologiae Danicae prodromus: seu Animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characteres, nomina, et synonyma imprimis popularium*. Hafniae, 1776, pp. 1–282. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.13268>
35. Surugiu V. Inventory of inshore polychaetes from the Romanian coast (Black Sea). *Mediterranean Marine Science*, 2005, vol. 6, pp. 51–73. <http://dx.doi.org/10.12681/mms.193>

**ON THE TAXONOMIC CLASSIFICATION
OF *SPIO* (ANNELIDA, SPIONIDAE) SPECIES
FROM THE SEA OF AZOV – BLACK SEA BASIN**

N. A. Boltachova and E. V. Lisitskaya

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: nboltacheva@mail.ru

Three polychaete species of the genus *Spio* Fabricius, 1785 have been found in the Black Sea: *Spio decorata* Bobretzky, 1870; *Spio filicornis* (Müller, 1776); *Spio multioculata* (Rioja, 1918). Only one was found in the Sea of Azov – *Spio filicornis* (Müller, 1776). *S. multioculata* is known to occur only in the near-Bosporus region and off the coast of Romania. The species *S. decorata* was first described in 1870 by N. V. Bobretzky using materials collected in the Sevastopol area. *S. filicornis* was first found near the coast of Crimea in the Karadag region in 1931 by K. A. Vinogradov. Later, polychaetes of the genus *Spio*, found in the southwestern part of the Black Sea, off the coasts of Crimea, Caucasus and Bulgaria, and in the Sea of Azov, were classified as *Spio filicornis*. The species *S. decorata* was forgotten despite the fact that it was registered in the Mediterranean Sea and off the European coast. To clarify the species identity, polychaetes from the Sea of Azov and Black Sea macrozoobenthos collected during research cruises on RV “Professor Vodyanitsky” and from the Sevastopol Bay (the usual natural habitat of *Spio decorata*) were used. The bottom sediments were sampled using bottom grabs “Okean-25” (with the capture

area of 0.25 m²). The sediments were washed through sieves with the smallest mesh size of 1 mm. In the Sevastopol Bay, macrozoobenthos was collected using a scuba-diver hand-held grab ($S = 0.1 \text{ m}^2$). Polychaete larvae were collected monthly in the Sevastopol Bay using the Juday net. The live material was processed under a binocular microscope MBS-9; *Spio* larvae were set aside and let grow until characteristic species attributes appeared. In this work, a morphological description of the collected *Spio* species as well as photographs and drawings of their characteristic attributes are given. The morphological characteristics of the considered polychaetes of the genus *Spio* are found to match those of *Spio decorata* Bobretzky, 1870. It is noted that *S. decorata* is widespread in the northwestern part of the Black Sea, where it is found at depths up to 38 m. The species occurs in different types of sediments, but prefers slightly silted coquina with sand. The largest occurrence of *S. decorata* (38 %) is observed at depths of 20–30 m, and the largest density of specimens is at a depth less than 20 m. The maximum density of *S. decorata* (556 ind. per m²) was registered in 2010 in the northwestern part of the Black Sea at a depth of 19 m. Larvae of *S. decorata* are found in plankton from March to October at water temperature of +8...+26 °C. Consequently, breeding of this species in the Black Sea occurs in the spring and summer seasons, and the environmental characteristics of its habitat point out the thermophilic character of this species, as opposed to *S. filicornis* dwelling in Arctic waters. It can be assumed, that in the previous reports on finding the polychaete *S. filicornis* in the Sea of Azov – Black Sea basin, the found species was actually *S. decorata*.

Keywords: Polychaeta, *Spio decorata* Bobretzky, 1870, Sea of Azov, Black Sea

УДК 577.15:594.1(262.5)

**УСТОЙЧИВОСТЬ К НЕГАТИВНЫМ ВОЗДЕЙСТВИЯМ
И СООТНОШЕНИЕ АКТИВНОСТИ ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА
В ТКАНЯХ ЧЕРНОМОРСКИХ МОЛЛЮСКОВ
MYTILUS GALLOPROVINCIALIS LAMARCK, 1819
И *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906)**

© 2019 г. **И. В. Головина**

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Россия
E-mail: ivgolovina@mail.ru

Поступила в редакцию 11.02.2019; после доработки 16.07.2019;
принята к публикации 25.09.2019; опубликована онлайн 30.09.2019.

Определение соотношения активности ферментов энергетического обмена малатдегидрогеназы (МДГ, 1.1.1.37) и лактатдегидрогеназы (ЛДГ, 1.1.1.27) позволяет получить интегральную оценку физиологического состояния объекта исследования в ответ на воздействия разной природы. Цель работы — сравнить изменение величины отношения МДГ/ЛДГ в тканях двустворчатых моллюсков: аборигенной *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и успешного вселенца *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), в лабораторных условиях под влиянием гипоксии, аноксии, токсиканта полихлорбифенила, сероводородного заражения и длительного содержания в аквариуме без кормления. Половозрелые моллюски собраны в районе г. Севастополя. Длина раковины мидии составляла 45–62 мм, анадары — 27–49 мм. Активность ферментов измеряли спектрофотометрически (при 340 нм и 25 °С) по скорости окисления НАДН в цитоплазме тканей (мышцы, гепатопанкреас, жабры). Как правило, под воздействием негативных факторов активность ЛДГ снижалась значительно (на 36–80 %), активность МДГ оставалась стабильной, а коэффициент МДГ/ЛДГ в тканях обоих видов моллюсков увеличивался в 1,5–4 раза. Отмечено, что у гемоглобинсодержащей анадары коэффициент МДГ/ЛДГ был на порядок ниже, чем у мидии, как в контроле, так и в опыте. Сопоставление с литературными данными показало, что величина отношения МДГ/ЛДГ устойчивой к гипоксии анадары такая же низкая, как у оксифильных гидробионтов, в частности гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) и ракообразных *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758) и *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847. По-видимому, низкое значение коэффициента МДГ/ЛДГ отражает способность анадары сохранять высокий уровень окислительных процессов в тканях благодаря значительному пулу соединений (эритроцитарный гемоглобин, каротиноиды, глутатион), поддерживающих аэробный процесс и осуществляющих антиоксидантную защиту. Величина коэффициента МДГ/ЛДГ может быть использована для оценки степени оксигенации тканей моллюсков в норме и в условиях гипоксии различного происхождения при мониторинговых исследованиях.

Ключевые слова: малатдегидрогеназа, лактатдегидрогеназа, биомаркеры, гипоксия, моллюски, вселенцы, Чёрное море, *Mytilus galloprovincialis*, *Anadara kagoshimensis*

Глобальные климатические трансформации и загрязнение большинства водоёмов, вовлечённых в хозяйственную деятельность человека, изменяют среду обитания и влияют на выживание, размножение и развитие морских организмов. Получить интегральную оценку физиологического состояния объекта исследования в ответ на воздействия разной природы, спрогнозировать изменения в структуре распределения видов, выявить возможные причины их вымирания или успешной

натурализации позволяет применение неспецифических биомаркеров [4, 9, 16, 18, 21, 26, 28]. Двустворчатые моллюски устойчивы к различным экологическим факторам, и их традиционно используют для биомониторинга водной среды. Активность ферментов энергетического обмена — малатдегидрогеназы (МДГ, 1.1.1.37) и лактатдегидрогеназы (ЛДГ, 1.1.1.27) — является одним из основных показателей интенсивности и направленности обмена веществ у моллюсков при изменении кислородного режима, температуры, солёности морской воды, при воздействии поллютантов и внедрении паразитов [3, 4, 21, 28]. Соотношение активности ферментов используют для расчёта диагностических коэффициентов: МДГ/ЛДГ, коэффициента де Ритиса, фумаратредуктазы/сукцинатдегидрогеназы, ЛДГ/цитратсинтетазы, пентозного коэффициента и др. [4, 5, 6, 24, 26, 29]. Цель настоящей работы — проанализировать изменение активности ЛДГ и МДГ при воздействии различного рода негативных факторов и сравнить величину коэффициента МДГ/ЛДГ в тканях черноморских моллюсков с разными эколого-физиологическими особенностями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служили взрослые особи двустворчатых моллюсков: аборигенной мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 (Bivalvia: Mytilidae) и вселенца *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Bivalvia: Arcidae), собранные в районе г. Севастополя в весенний, летний и осенний периоды.

Мидия. Гипоксию в течение одних суток создавали путём естественного поглощения мидиями кислорода из литровых респирометров. В них помещали по 5 экз. одноразмерных мидий (длина раковины — 58–65 мм). Исходная концентрация кислорода в респирометрах составляла $5,4 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$, концентрация по окончании опыта — 2–3 % от первоначальной. Контролем служили мидии, находившиеся в проточном аквариуме. Температура воды в экспериментальных сосудах, в которых содержали мидий обеих групп, была такой же, как в море, и составляла $+18^\circ \text{C}$ (октябрь).

Токсикологический эксперимент с ПХБ (стандартный препарат Agoclor 1254) продолжительностью 21 сутки проводили при температуре воды $+21 \dots +23^\circ \text{C}$ (июнь). Мидий (длина раковины — 45–55 мм) распределяли по 90 экз. в две ёмкости объёмом 35 л каждая с постоянно аэрируемой морской водой. Подкормку обеих групп осуществляли капельным способом культурой микроводоросли *Isochrysis galbana* Parke, 1949. Ежедневно обновляли 5 % объёма воды с целью удаления продуктов обмена. Концентрацию токсиканта в воде опытной группы поддерживали на уровне $110 \text{ нг} \cdot \text{л}^{-1}$; контрольную группу моллюсков содержали без его добавления; фоновая концентрация ПХБ в воде составляла $20,6 \text{ нг} \cdot \text{л}^{-1}$.

Анадара. Опыты в условиях аутогенной гипоксии (7 и 10 суток) проводили при температуре морской воды $+18^\circ \text{C}$ (май). В респирометры помещали по 10 экз. анадары (длина раковины — 27–32 мм). Насыщение воды кислородом в контрольной группе составляло 95–97 %, в опытной группе оно снижалось до 4–8 %.

Для создания аноксии в камеру объёмом 13,5 л помещали 30 экз. анадары (длина раковины — 30–33 мм). Содержание кислорода в воде снижали в течение трёх часов с $8,5\text{--}8,7$ до $0 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ прокачиванием азота [27]. Экспозиция продолжалась трое суток при температуре воды $+20^\circ \text{C}$ (октябрь). Контрольную группу моллюсков содержали при концентрации кислорода в воде $8,5\text{--}8,7 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ (95–97 % насыщения). Ежедневно в опыте и контроле производили полную смену воды в ёмкостях для удаления метаболитов [1].

Воздействие гипоксии в сочетании с сероводородным заражением исследовали при температуре воды $+20^\circ \text{C}$ (октябрь) в камере объёмом 4,5 л, в которую поместили пять особей анадары (длина раковины — 43–49 мм). Содержание кислорода в воде снижали в течение 40 мин. с $8,5\text{--}8,7$ до $0,05 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ прокачиванием азота [27]. В работе применяли оксиметр DO Meter ST300D RU (США). Затем в камеру вносили маточный раствор Na_2S до финальной концентрации 4–8 $\text{мг} \text{ S}^{2-} \cdot \text{л}^{-1}$. Контроль за содержанием HS^{2-} в воде проводили с применением сульфидселективного сенсора

MSBS (Нидерланды). Компенсацию роста значений pH при растворении Na_2S в морской воде осуществляли внесением в камеру 1,0 н раствора HCl. Регистрацию значений pH осуществляли на pH-метре InoLab pH 720 (Германия). Экспозиция продолжалась 24 ч. Контрольную группу моллюсков содержали при концентрации кислорода в воде $8,5\text{--}8,7 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ (95–97 % насыщения).

Длительное содержание анадары (длина раковины — 27–32 мм) в лабораторных условиях без кормления в непроточном аквариуме (20 л) с аэрацией проводили в течение 16 суток (10 экз.) и 64 суток (12 экз.) при температуре морской воды $+20\text{...}+25 \text{ }^\circ\text{C}$ (май — июль) и концентрации кислорода в ней $6,9\text{--}7,5 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$. Для удаления метаболитов ежедневно производили полную замену морской воды в аквариуме.

Гибели особей мидии и анадары в ходе перечисленных экспериментов не происходило. Жизнеспособность моллюсков оценивали по рефлекторному закрытию створок в ответ на прикосновение к ноге и мантии. Контрольные и опытные группы моллюсков содержали в морской воде с солёностью 17–18 ‰.

Препарирование тканей, гомогенизацию и центрифугирование проводили при температуре $(0 \pm 4) \text{ }^\circ\text{C}$. Активность МДГ и ЛДГ измеряли спектрофотометрически при длине волны 340 нм и стандартной температуре инкубации $+25 \text{ }^\circ\text{C}$ в цитоплазме ткани ноги, мускула-замыкателя (аддуктора), жабр, гепатопанкреаса и гонад, используя в качестве среды выделения 0,2 М Трис-HCl буфер, pH 7,5 [8]. Определение активности ферментов проводили по скорости окисления восстановленной формы кофермента НАДН₂. В качестве субстрата для определения ЛДГ использовали пируват, для МДГ — оксалоацетат. Удельную активность ферментов выражали в мкмольх НАДН₂ за 1 мин. на 1 мг белка супернатанта. Достоверность различий оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента; результаты представлены как $(x \pm Sx)$; различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Мидия. Установлено, что после аутогенной гипоксии в течение одних суток активность МДГ уменьшилась только в тканях ноги моллюска (на 34 %, $p < 0,05$), в то время как активность ЛДГ понизилась в трёх тканях: ноги, аддуктора и гепатопанкреаса (на 40–50 %, $p < 0,05$) (рис. 1А, В). В тканях жабр и гонад активность исследованных ферментов и соотношение её величин после краткосрочной гипоксии не изменились. В результате отношение МДГ/ЛДГ достоверно увеличилось в тканях мышцы-аддуктора, ноги и гепатопанкреаса в 1,5–2 раза (рис. 1С).

Содержание мидий в течение 21 суток в морской воде с ПХБ привело к возрастанию активности МДГ в тканях жабр на 78 % ($p < 0,05$) и к уменьшению активности ЛДГ в тканях ноги на 65 % ($p < 0,05$). Значения коэффициента МДГ/ЛДГ увеличились в 2,2 и 2,6 раза соответственно ($p < 0,05$) (рис. 1). В тканях аддуктора и гепатопанкреаса подобные реакции отсутствовали.

Анадара. Семидневная аутогенная гипоксия была предварительным экспериментом, по окончании которого у моллюска отпрепарирована только ткань ноги. Активность МДГ в ней не изменилась по сравнению с таковой контроля; активность ЛДГ уменьшилась на 55 % ($p < 0,05$); коэффициент МДГ/ЛДГ увеличился в 2,2 раза ($p < 0,05$) (рис. 2).

После десятидневной аутогенной гипоксии активность МДГ в тканях ноги и аддуктора оставалась стабильной; в жабрах — уменьшилась на 52 % ($p < 0,05$); в гепатопанкреасе снизилась несущественно (рис. 2А). Напротив, активность ЛДГ в большинстве тканей уменьшилась значительно: в ноге — на 80 %, в аддукторе и жабрах — на 57–59 %. Тенденция к снижению активности фермента установлена и для гепатопанкреаса (рис. 2В). В результате отношение активности МДГ/ЛДГ достоверно увеличилось в тканях ноги и аддуктора в 3,9 и 2,8 раза соответственно ($p < 0,05$) (рис. 2С).

Трёхдневная аноксия не повлияла на активность МДГ в тканях ноги, жабр и гепатопанкреаса, в то время как активность ЛДГ в них уменьшилась на 73–79 % ($p < 0,05$), что привело к росту коэффициента МДГ/ЛДГ в исследованных тканях в 2,7–3,9 раза ($p < 0,05$) (рис. 2С).

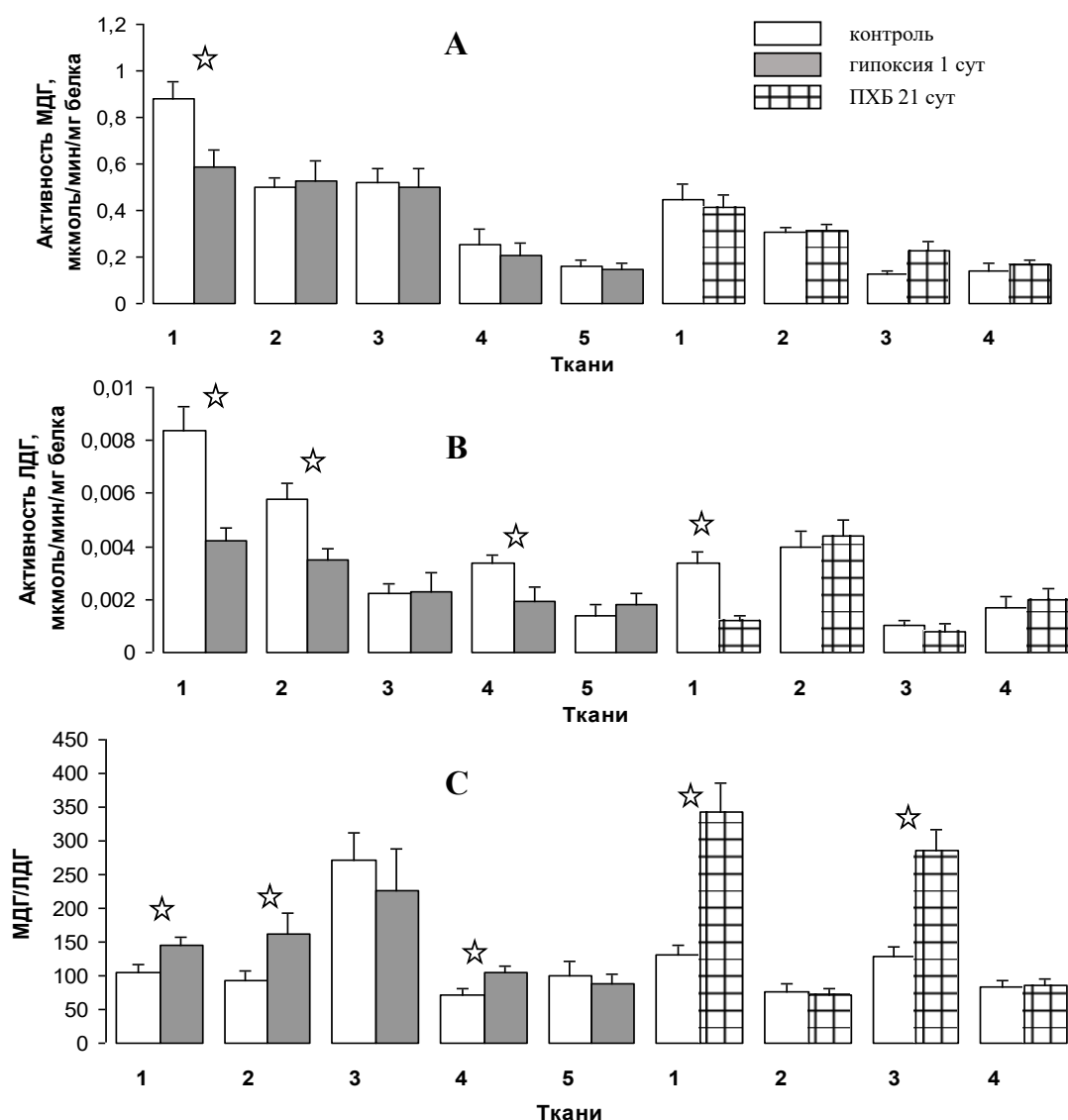


Рис. 1. Влияние гипоксии и ПХБ на активность МДГ (А) и ЛДГ (В), индекс МДГ/ЛДГ (С) в тканях *Mytilus galloprovincialis*: 1 — нога; 2 — аддуктор; 3 — жабры; 4 — гепатопанкреас; 5 — гонады. Звёздочками отмечены достоверные изменения по сравнению с контролем ($p < 0,05$)

Fig. 1. Effect of hypoxia and PCB on the activity of MDH (A) and of LDH (B), MDH/LDH ratio (C) in the tissues of *Mytilus galloprovincialis*: 1 – foot; 2 – adductor; 3 – gills; 4 – hepatopancreas; 5 – gonads. The asterisks indicate a significant difference compared with the control ($p < 0.05$)

Сочетанное суточное воздействие гипоксии и сероводорода практически не изменило активность МДГ (рис. 2А), однако активность ЛДГ в тканях ноги и гепатопанкреаса достоверно уменьшилась на 50 и 64 %, а коэффициент МДГ/ЛДГ в этих тканях вырос в 2,1 и 3,4 раза ($p < 0,05$) соответственно. Обычно ярко-красные ткани анадары, омываемые кровью, которая содержит эритроцитарный гемоглобин, почернели.

После длительного содержания без кормления в непроточном аквариуме с аэрацией у анадары была извлечена только мышечная ткань. В ткани ноги анадары, подвергнутой экспозиции в течение 16 суток, активность МДГ увеличилась незначительно — на 17 % ($p > 0,05$), при этом активность ЛДГ достоверно уменьшилась на 68 % ($p < 0,05$), а коэффициент МДГ/ЛДГ вырос вдвое (рис. 2). Продление экспозиции до 65 суток привело к аналогичным результатам, хотя диапазон величин уменьшился: отмечены несущественный (на 14 %) рост активности МДГ ($p > 0,05$), достоверное понижение активности ЛДГ на 36 % ($p < 0,05$), увеличение коэффициента МДГ/ЛДГ в 1,5 раза.

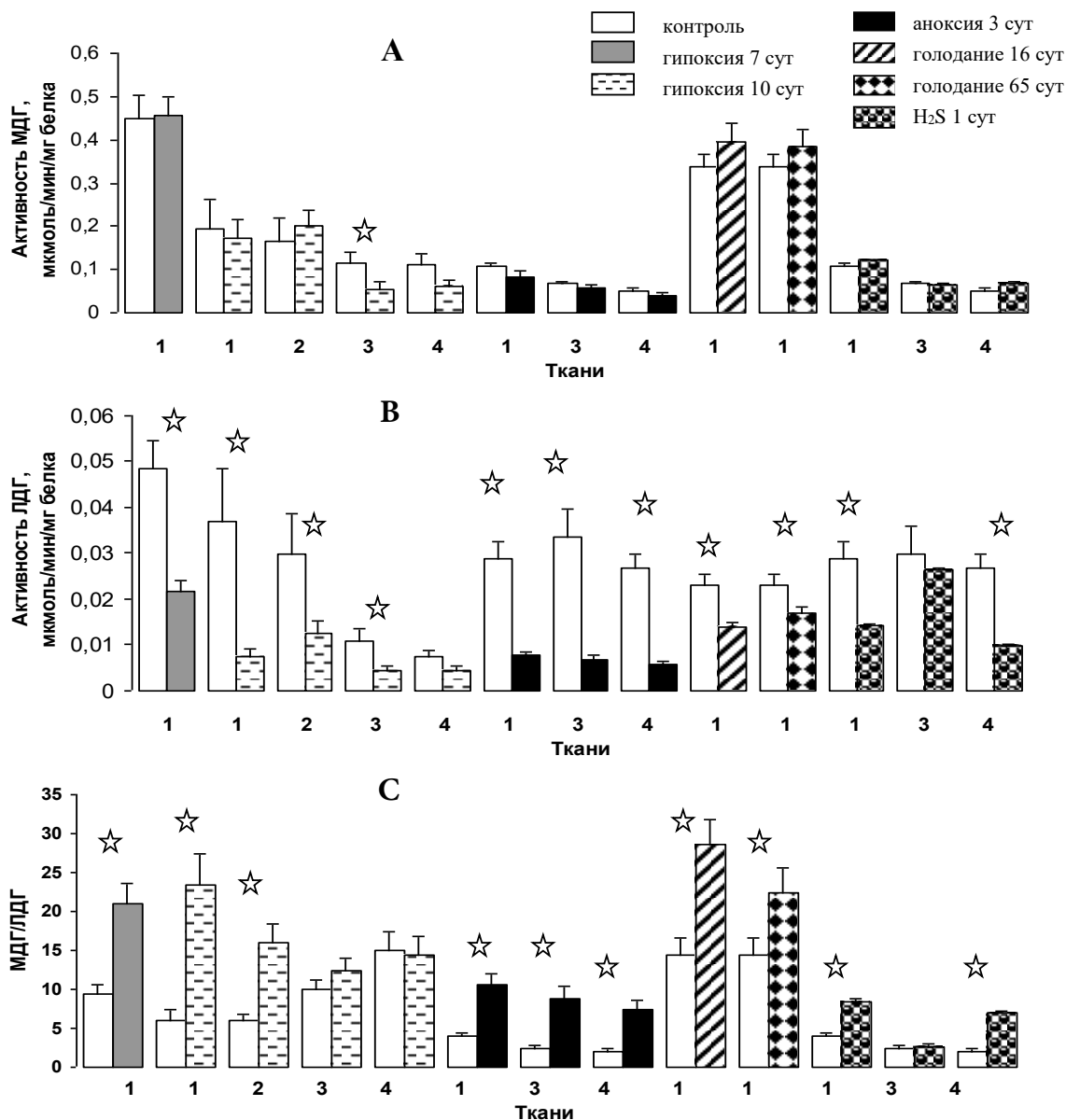


Рис. 2. Влияние гипоксии, аноксии, голодания и сероводородного заражения в сочетании с гипоксией на активность МДГ (А) и ЛДГ (В), индекс МДГ/ЛДГ (С) в тканях *Anadara kagoshimensis*: 1 — нога; 2 — аддуктор; 3 — жабры; 4 — гепатопанкреас. Звёздочками отмечены достоверные изменения по сравнению с контролем ($p < 0,05$)

Fig. 2. Effect of hypoxia, anoxia, starvation and hydrogen sulphide contamination in combination with hypoxia on the activity of MDH (A) and LDH (B), MDH/LDH ratio (C) in the tissues of *Anadara kagoshimensis*: 1 – food; 2 – adductor; 3 – gills; 4 – hepatopancreas. The asterisks indicate a significant difference compared with the control ($p < 0.05$)

ОБСУЖДЕНИЕ

Стратегия выживания гидробионтов в условиях депрессии метаболизма включает в себя снижение активности ЛДГ, заключительного фермента гликолиза, и усиление роли МДГ, что позволяет избегать чрезмерного накопления лактата в тканях, сохранять равновесие окислительно-восстановительного потенциала, эффективно использовать энергетические субстраты, переключаясь на альтернативные метаболические пути [4, 21, 23]. Цитоплазматическая МДГ сопряжена с гликолитическими процессами через фосфоенолпируваткарбоксикиназу, трансформирующую фосфоенолпируват в оксалоацетат. МДГ восстанавливает оксалоацетат до малата, который посредством малат-сукцинатного переносчика направляется в митохондрии и в обратном участке цикла

Кребса при помощи митохондриальной МДГ превращается в сукцинат с образованием АТФ. Цитоплазматическая МДГ двустворчатых моллюсков, в отличие от высших животных, гораздо более активна, чем митохондриальная, 70 % активности МДГ сосредоточено в цитоплазме [4]. Конкурирующие за цитоплазматический НАДН дегидрогеназы являются важной экспериментальной системой для исследователей; структура и конформационная подвижность ЛДГ и МДГ хорошо изучены [28].

В условиях опыта под влиянием гипоксии различного происхождения отмечены тканевые особенности изменения индекса МДГ/ЛДГ: в ноге мидии и анадары он всегда достоверно увеличивался, в аддукторе, жабрах и гепатопанкреасе он повышался реже (рис. 1С и 2С). В преобладающем большинстве случаев рост индекса был обусловлен снижением активности ЛДГ. Продолжительность гипоксии оказывала влияние на величину индекса МДГ/ЛДГ следующим образом: суточная гипоксия приводила к росту индекса МДГ/ЛДГ в 1,5 раза, а десятидневная гипоксия, как и аноксия, увеличивала его величину в 3,9 раза.

Наряду с гипоксией одним из самых значительных стрессов для организма является пищевой голодание, как и гипоксия различной степени, ведёт к истощению основной формы запаса углеводов у моллюсков — гликогена — и к ослаблению общего физиологического состояния [4]. Содержание анадары в аквариуме без кормления сопровождалось достоверным снижением активности ЛДГ и увеличением активности МДГ. Отклик на депрессию метаболизма выражался в двукратном увеличении индекса МДГ/ЛДГ в мышечной ткани анадары после 16 суток содержания моллюсков без кормления, а продление экспозиции до 65 суток приводило к постепенному истощению энергетических резервов и к уменьшению роста этого индекса (рис. 2).

Хронический эксперимент с ПХБ вызвал рост величины индекса МДГ/ЛДГ в тканях жабр и ноги мидии в 2,2 и 2,6 раза соответственно ($p < 0,05$) (рис. 1). По-видимому, в этих тканях произошло развитие гипоксии гистотоксического типа, поскольку воздействие токсичного Aroclor 1254 ингибирует митохондриальные дыхательные комплексы и вызывает избыточное продуцирование свободных радикалов [13]. Именно в тканях жабр и ноги мидии в данном эксперименте установлены статистически значимые отличия в динамике аккумуляции Aroclor 1254, содержание которого повысилось на 57 и 160 % ($p < 0,05$) соответственно [2]. Стойкие органические загрязнители с низкой растворимостью в воде, такие как ПХБ, сорбируются на поверхности тканей моллюсков, затрудняя газообмен. Под воздействием ПХБ и других нефтеуглеводородов исследователи отмечают наряду с низкой активностью ЛДГ повышение концентрации в тканях рыб и моллюсков сукцината и аланина, что свидетельствует о сопряжении реакций гликолиза с белковым обменом при дефиците кислорода [4, 30]. На этот же процесс указывает возрастание активности аминотрансфераз в тканях ноги и жабр анадары при аноксии, вследствие чего реализуются сукцинаттиокиназная и фумаратредуктазная реакции и пополняется ресурс макроэргов в анаэробных условиях без накопления токсичных метаболитов в тканях [1].

После суточной экспозиции анадары в условиях гипоксии в сочетании с сероводородным заражением в тканях ноги и гепатопанкреаса моллюска установлено значительное снижение активности ЛДГ, тенденция к увеличению активности МДГ и рост индекса МДГ/ЛДГ в 2,1–3,4 раза ($p < 0,05$), что является, очевидно, адаптивной реакцией в ответ на подавление тканевого дыхания (рис. 2). Сероводород, взаимодействуя с ионами железа гемоглобина анадары, образует сульфид железа чёрного цвета, кровь теряет способность транспортировать кислород, блокируется работа цитохромов и ферментов (цитохромоксидазы, сукцинатдегидрогеназы и др.). Кроме того, изменяются морфометрические характеристики эритроцитов анадары, в гемолимфу моллюска поступают содержащие гематин гранулярные включения, которые могут вступать в реакцию с H_2S с образованием Fe_2S_3 , нейтрализуя токсический эффект сероводорода [27]. Нарушение окислительного фосфорилирования в клетке под воздействием сероводорода и влияние сульфидов на биологические системы были предметом многочисленных исследований, тем не менее о точной роли H_2S в гомеостазе известно относительно мало [19, 20, 22, 25]. Грань между физиологическими и токсическими

эффектами влияния H_2S тонкая: отмечены как стимулирующее действие на потребление кислорода при низких сульфидных концентрациях, так и ингибирующий эффект при высоких концентрациях. Толерантность к растворённому сероводороду у морских беспозвоночных коррелирует со степенью аноксических условий, которые встречаются в естественной среде обитания вида.

Сульфид водорода является не только мощным токсином аэробного дыхания, но и сигнальной молекулой и субстратом для производства АТФ [20]. Установлено, что сероводород фактически синтезируется тканями сульфидтолерантных моллюсков и служит источником энергии в электронно-транспортной цепи митохондрий. H_2S наряду с NO стимулирует биение жаберных ресничек. H_2S представляет собой сезонный эндогенный модулятор сокращения жаберных мышц [17]. Возможно, наличием данных функций объясняется бóльшая устойчивость жабр анадары по сравнению с мышцами и гепатопанкреасом к экспериментальному воздействию сероводорода. Многие двустворчатые моллюски, которые обитают в мягких грунтах, содержат в своих жабрах симбиотические бактерии, метаболизирующие H_2S , и эти моллюски используют ряд биохимических, поведенческих и анатомических приспособлений для поддержания своих симбионтов [17]. Например, *Lucina pectinata* sp., защищаясь от токсичности H_2S , применяет гемоглобин для связывания и транспортировки сульфидов к симбиотическим бактериям [22]. Растворённый сероводород является составной частью почти всех морских осадочных грунтов, которые *Anadara kagoshimensis* успешно колонизирует в Азово-Черноморском бассейне. Некоторые участки обитания дальневосточной *Anadara broughtoni* (Schrenck, 1867), также имеющей эритроцитарный гемоглобин, совпадают с зонами сероводородного загрязнения [10].

При определении активности ферментов, как и других биохимических показателей, необходимо учитывать сезонную динамику состояния гидробионтов, чтобы избежать ложных заключений при мониторинге. В связи с этим в зимний период покоя коэффициент МДГ/ЛДГ не рассчитывали: по нашим и литературным данным, активность ЛДГ у теплолюбивых черноморских рыб и моллюсков является в это время низкой [4, 16]. Падение осенью температуры воды в море с +18 до +6 °С приводит к снижению активности ЛДГ в тканях мидий до следовой, а также к уменьшению скорости дыхания и фильтрации [11, 15]. В то же время понижение температуры существенно не влияет на активность цитоплазматической МДГ, возмещающей низкую активность ЛДГ у моллюсков, и сопровождается значительным ростом активности глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, фермента пентозофосфатного пути (ПФП). На протяжении годового цикла у черноморских рыб и моллюсков изменяется скорость гликолиза и ПФП, альтернативных систем реакций обмена углеводов, конкурирующих за общий субстрат (глюкозо-6-фосфат) и продуцирующих общие метаболиты: фруктозо-6-фосфат и глицеральдегид-3-фосфат [4, 16].

Своеобразные устойчивые состояния, через которые в течение года проходит анадара, также свидетельствует о циклическом изменении интенсивности метаболизма. Наблюдения за анадарой в естественных условиях обитания показали, что в конце осени, при охлаждении придонного слоя до критически низкой температуры (+2...+4 °С), анадара впадает в зимнюю спячку [10]. С начала декабря по март моллюски смыкают створки и не проявляют каких-либо признаков фильтрационной или двигательной активности, постепенно погружаясь в толщу ила. Весной, в преднерестовый период, когда придонный слой прогревается до +7...+16 °С, особи анадары выбираются на поверхность грунта и возобновляют фильтрационную активность. Нерест происходит летом (+17...+24 °С), посленерестовый период начинается в августе-сентябре и заканчивается при температуре +4 °С. В аквариальных условиях исследователи выявили ту же сезонную динамику, тот же эндогенный ритм в поведении анадары, несмотря на то, что в течение всего года в аквариуме поддерживали постоянную температуру +15...+17 °С.

Существует связь между устойчивостью моллюсков и ракообразных к гипоксии и индексом МДГ/ЛДГ: величина его выше у организмов, проявляющих бóльшую выносливость к недостатку кислорода [4, 14, 21, 28]. В рамках этой стратегии индекс МДГ/ЛДГ в тканях анадары увеличивается

при негативных воздействиях, что показали наши эксперименты. Изменения, происходящие в мышечной ткани моллюсков, наиболее значительны, поскольку интенсивность гликолиза в ней самая высокая. Примечательным является тот факт, что абсолютная величина коэффициента устойчивой к гипоксии *Anadara kagoshimensis* такая же низкая, как у оксифильных гидробионтов — гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) и ракообразных (рис. 3).

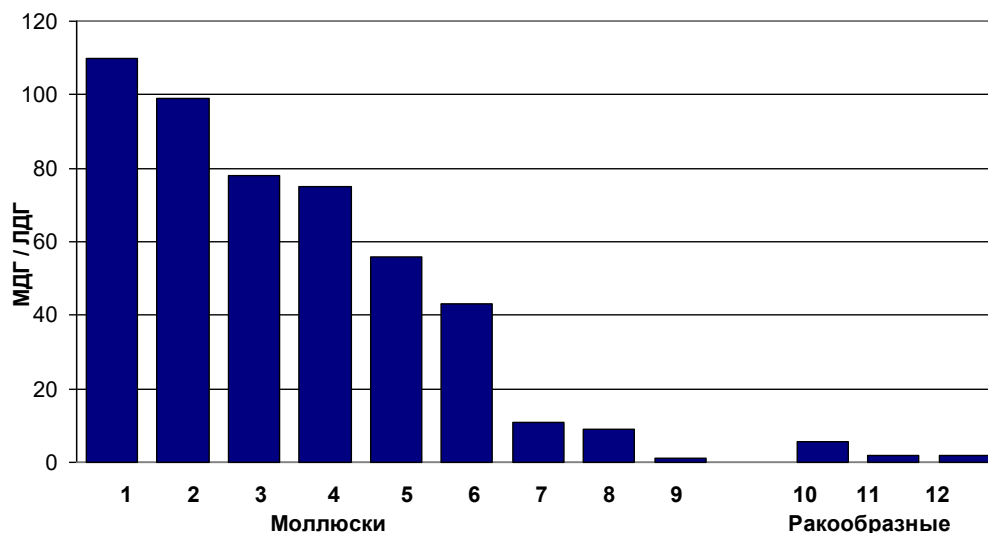


Рис. 3. Величина коэффициента МДГ/ЛДГ в условиях нормоксии в мышечной ткани морских беспозвоночных по литературным [4] и собственным [3]* данным: 1 — *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758); 2* — *Mytilus galloprovincialis*; 3 — *Spisula sachalinensis* (Schrenck, 1862); 4 — *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853); 5 — *Mytilus galloprovincialis*; 6 — *Glycymeris yessoensis* (G. B. Sowerby III, 1889); 7 — *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857); 8* — *Anadara kagoshimensis*; 9* — *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846); 10 — *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854); 11 — *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847; 12 — *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758)

Fig. 3. MDH/LDH ratio in muscle tissue of marine invertebrates in normoxia conditions according to literature [4] and own [3]* data: 1 – *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758); 2* – *Mytilus galloprovincialis*; 3 – *Spisula sachalinensis* (Schrenck, 1862); 4 – *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853); 5 – *Mytilus galloprovincialis*; 6 – *Glycymeris yessoensis* (G. B. Sowerby III, 1889); 7 – *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857); 8* – *Anadara kagoshimensis*; 9* – *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846); 10 – *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854); 11 – *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847; 12 – *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758)

Изменение отношения МДГ/ЛДГ в сторону уменьшения у подвижных гидробионтов связано с увеличением активности ЛДГ в их тканях [4]. Анадара имеет массивную ногу и может быстро передвигаться, активность ЛДГ в её тканях в 2–6 раз больше, чем у мидии [3]. Более низкий индекс МДГ/ЛДГ по сравнению с мидией сохраняется и при гипоксии, что отражает, по видимому, способность анадары поддерживать необходимый уровень окислительных процессов в тканях благодаря значительному пулу соединений, обеспечивающих аэробный процесс и осуществляющих антиоксидантную защиту. Моллюск-вселенец имеет гемоглобинсодержащие эритроциты, содержание каротиноидов в жабрах и ноге больше в 2–6 раз, глутатиона — в 3–4 раза, уровень ПОЛ в тканях вдвое ниже, чем у аборигенной мидии [12]. Многие другие биохимические, физиологические и морфологические характеристики также указывают на готовность анадары к анаэробному метаболизму [18]. *Anadara kagoshimensis* принадлежит к видам, достигшим значительной «степени свободы и независимости от условий своего существования и колебаний внешней среды» [7].

Заключение. Проведённое исследование показало, что под влиянием негативных факторов разной природы в тканях двустворчатых моллюсков *Mytilus galloprovincialis* и *Anadara kagoshimensis* происходили адаптивные перестройки активности ЛДГ и МДГ — ферментов энергетического обмена, конкурирующих за цитоплазматический НАДН. Как правило, активность ЛДГ значительно

снижалась (на 36–80 %), активность МДГ оставалась стабильной, а коэффициент МДГ/ЛДГ в тканях обоих видов моллюсков увеличивался в 1,5–4 раза. Наибольшие изменения происходили в мышечной ткани, для данных ферментов она может быть рекомендована как индикаторная. Величина индекса МДГ/ЛДГ у анадары в условиях нормы и депрессии метаболизма была меньше по сравнению с мидией, что обусловлено наличием у вселенца ряда механизмов энергообеспечения клеток при гипоксии (эритроцитарный гемоглобин, высокий уровень активности ферментов энергетического обмена и содержания низкомолекулярных оксидантов и др.). Полученные изменения активности исследованных оксидоредуктаз отражают значительные различия в энергетическом обмене мидии и анадары, а также особенности компенсаторного ответа организма моллюсков на воздействие гипоксии, аноксии, голодания, ПХБ и сероводородной интоксикации. Коэффициент МДГ/ЛДГ может быть использован в мониторинге и марикультуре для оценки физиологического состояния моллюсков при различных условиях обитания.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации АААА-А18-118021490093-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Андреев Т. И., Солдатов А. А., Головина И. В. Адаптивная реорганизация метаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* Bruguiere в условиях экспериментальной аноксии // *Доповіді НАН України*. 2009. № 7. С. 155–160. [Andreenko T. I., Soldatov A. A., Golovina I. V. Adaptivnaya reorganizatsiya metabolizma u dvustvorchatogo mollyuska *Anadara inaequivalvis* Bruguiere v usloviyakh eksperimental'noi anoksii. *Dopovidi NAN Ukrainy*, 2009, no. 7, pp. 155–160. (in Russ.)]
2. Бочко О. Ю., Солдатов А. А. Распределение полихлорированных бифенилов в тканях мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. в естественных и экспериментальных условиях // *Экология моря*. 2006. Вып. 71. С. 68–72. [Bochko O. Yu., Soldatov A. A. Polychlorinated biphenyls distribution in the tissues of *Mytilus galloprovincialis* Lam. from natural population and under experimental conditions. *Ekologiya morya*, 2006, iss. 71, pp. 68–72. (in Russ.)]
3. Головина И. В. Особенности активности ферментов энергетического обмена в тканях черноморских моллюсков разной подвижности в норме и при патологии // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 1. С. 14–23. [Golovina I. V. Peculiarities of energy metabolism enzymes activity in tissues of Black Sea molluscs of different mobility in norm and at pathology. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 1, pp. 14–23. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.1.02>
4. Горомосова С. А., Шапиро А. З. *Основные черты биохимии энергетического обмена у мидий*. Москва : Лёгкая и пищевая промышленность, 1984. 120 с. [Goromosova S. A., Shapiro A. Z. *Osnovnye cherty biokhimii energeticheskogo obmena u midii*. Moscow: Legkaya i pishchevaya promyshlennost', 1984, 120 p. (in Russ.)]
5. Ильин В. С., Замосковская Г. А., Усатенко М. С. Влияние денервации и реиннервации на лактатдегидрогеназу и малатдегидрогеназы в скелетных мышцах кролика // *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*. 1974. Т. 10, № 1. С. 10–16. [Il'in V. S., Zamoskovskaya G. A., Usatenko M. S. The effect of denervation and reinnervation on lactate and malate dehydrogenases in rabbit skeletal muscles. *Zhurnal evolyutsionnoi biokhimii i fiziologii*, 1974, vol. 10, no. 1, pp. 10–16. (in Russ.)]
6. Кудрявцева Г. В., Шишкин В. И. *Надёжность и качество ферментативных функциональных систем*. Санкт-Петербург : Изд-во СПб ун-та, 1996. 68 с. [Kudryavtseva G. V., Shishkin V. I. *Nadezhnost' i kachestvo fermentativnykh funktsional'nykh sistem*. Saint Petersburg: Izd-vo SPb un-ta, 1996, 68 p. (in Russ.)]
7. Кулаев Б. С. Эволюция систем поддержания гомеостаза клетки – основа прогрессивной эволюции клетки // *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*. 1997. Т. 33, № 1. С. 82–99. [Kulaev B. S. Evolution of cell homeostasis supporting systems as the basis of progressive evolution

- of organisms. *Zhurnal evolyutsionnoi biokhimii i fiziologii*, 1997, vol. 33, no. 1, pp. 82–99. (in Russ.)]
8. Мильман Л. С., Юровецкий Ю. Г., Ермолаева Л. П. Определение активности важнейших ферментов углеводного обмена // *Методы биологии развития*. Москва : Наука, 1974. С. 346–364. [Mil'man L. S., Yurovetskii Yu. G., Ermolaeva L. P. Opredelenie aktivnosti vazhneishikh fermentov uglevodnogo obmena. In: *Metody biologii razvitiya*. Moscow: Nauka, 1974, pp. 346–364. (in Russ.)]
 9. Немова Н. Н., Мещерякова О. В., Лысенко Л. А., Фокина Н. Н. Оценка состояния водных организмов по биохимическому статусу // *Труды КарНЦ РАН*. 2014. № 5. С. 18–29. [Nemova N. N., Meshcheryakova O. V., Lysenko L. A., Fokina N. N. The assessment of the fitness of aquatic organisms relying on the biochemical status. *Trudy KarNTs RAN*, 2014, no. 5, pp. 18–29. (in Russ.)]
 10. Олифиренко А. Б. Условия формирования поселений двустворчатого моллюска *Anadara broughtoni* в заливе Петра Великого (Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2007. Т. 149. С. 122–137. [Olifirenko A. B. Usloviya formirovaniya poselenii dvustvorchatogo mollyuska *Anadara broughtoni* v zalive Petra Velikogo (Yaponskoe more). *Izvestiya TINRO*, 2007, vol. 149, pp. 122–137. (in Russ.)]
 11. Финенко Г. А., Аболмасова Г. И. Особенности энергетического бюджета мидий в Севастопольской бухте // *Биология моря*. 1992. Т. 18, № 1–2. С. 43–51. [Finenko G. A., Abolmasova G. I. Osobennosti energeticheskogo byudzheta midii v Sevastopol'skoi bukhte. *Biologiya morya*, 1992, vol. 18, no. 1–2, pp. 43–51. (in Russ.)]
 12. *Черноморские моллюски: элементы сравнительной и экологической биохимии* / под ред. Г. Е. Шульмана, А. А. Солдатова ; Ин-т биологии южных морей НАН Украины. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. 323 с. [*Black Sea mollusks: Elements of comparative and environmental biochemistry*. G. E. Shul'man, A. A. Soldatov (Eds) ; In-t biologii yuzhnykh morei NAN Ukrainy. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2014, 323 p. (in Russ.)]
 13. Aly H. A. A., Domènech Ò. Aroclor 1254 induced cytotoxicity and mitochondrial dysfunction in isolated rat hepatocytes. *Toxicology*, 2009, vol. 262, iss. 3, pp. 175–183. <https://doi.org/10.1016/j.tox.2009.05.018>
 14. Bishop R. E., Kakuk B., Torres J. J. Life in the hypoxic and anoxic zones: Metabolism and proximate composition of Caribbean troglobitic crustaceans with observations on the water chemistry of two anchialine caves. *Journal of Crustacean Biology*, 2004, vol. 24, iss. 3, pp. 379–392. <https://doi.org/10.1651/C-2459>
 15. Emeretli I. V. Influence of hypoxia of varying duration on malate dehydrogenase and lactate dehydrogenase activities in the tissues of mussel. *Hydrobiological Journal*, 2002, vol. 38, iss. 3, pp. 50–56. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v38.i3.50>
 16. Emeretli I. V., Rusinova O. S. The activities of enzymes of the main pathways of carbohydrates oxidation in fish tissues. *Hydrobiological Journal*, 2002, vol. 38, iss. 2, pp. 70–79. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v38.i2.70>
 17. Gainey L. F. Jr., Greenberg M. J. Hydrogen sulfide is synthesized in the gills of the clam *Mercenaria mercenaria* and acts seasonally to modulate branchial muscle contraction. *The Biological Bulletin*, 2005, vol. 209, no. 1, pp. 11–20. <https://doi.org/10.2307/3593138>
 18. Golovina I. V., Gostyukhina O. L., Andreyenko T. I. Specific metabolic features in tissues of the ark clam *Anadara kagoshimensis* Tokunaga, 1906 (Bivalvia: Arcidae), a Black Sea invader. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2016, vol. 7, iss. 2, pp. 137–145. <https://doi.org/10.1134/S2075111716020065>
 19. Grieshaber M. K., Völkel S. Animal adaptations for tolerance and exploitation of poisonous sulfide. *Annual Review of Physiology*, 1998, vol. 60, pp. 33–53. <https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.60.1.33>
 20. Hildebrandt T. M., Grieshaber M. K. Three enzymatic activities catalyze the oxidation of sulfide to thiosulfate in mammalian and invertebrate mitochondria. *The FEBS Journal*, 2008, vol. 275, iss. 13, pp. 3352–3361. <https://doi.org/10.1111/j.1742-4658.2008.06482.x>
 21. Hochachka P. W., Somero G. N. *Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2002, 356 p.
 22. Kabil O., Motl N., Banerjee R. H₂S and its role in redox signaling. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2014, vol. 1844, iss. 8, pp. 1355–1366. <https://doi.org/10.1016/j.bbapap.2014.01.002>
 23. Larade K., Storey K. B. A profile of the metabolic responses to anoxia in marine invertebrates. In: *Cell and Molecular Responses to Stress*. Vol. 3. *Sensing, Signaling and Cell Adaptation* / K. B. Storey, J. M. Storey (Eds). Amsterdam: Elsevier Science B. V., 2002, 346 p.

24. Lebedeva I. Yu., Leibova V. B., Ernst L. K. Activity of protein and carbohydrate metabolism enzymes in black pied heifer blood in relation to subsequent reproductive intensity. *Russian Agricultural Sciences*, 2012, vol. 38, iss. 3, pp. 247–250. <https://doi.org/10.3103/S1068367412030123>
25. Olson K. R. Mitochondrial adaptations to utilize hydrogen sulfide for energy and signaling. *Journal of Comparative Physiology B*, 2012, vol. 182, iss. 7, pp. 881–897. <https://doi.org/10.1007/s00360-012-0654-y>
26. Rinke C., Lee R. W. Pathways, activities and thermal stability of anaerobic and aerobic enzymes in thermophilic vent paralvinellid worms. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, vol. 382, pp. 99–112. <https://doi.org/10.3354/meps07980>
27. Soldatov A. A., Kukhareva T. A., Andreeva A. Yu., Efremova E. S. Erythroid elements of hemolymph in *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) under conditions of the combined action of hypoxia and hydrogen sulfide contamination. *Russian Journal of Marine Biology*, 2018, vol. 44, iss. 6, pp. 452–456. <https://doi.org/10.1134/S1063074018060111>
28. Somero G. N. The physiology of climate change: How potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine ‘winners’ and ‘losers’. *Journal of Experimental Biology*, 2010, special iss. 213, pp. 912–920. <https://doi.org/10.1242/jeb.037473>
29. Washizu T., Nakamura M., Izawa N., Suzuki E., Tsuruno S., Washizu M., Nakajo S., Arai T. The activity ratio of the cytosolic MDH/LDH and the isoenzyme pattern of LDH in the peripheral leukocytes of dogs, cats and rabbits. *Veterinary Research Communications*, 2002, vol. 26, iss. 5, pp. 341–346.
30. Zwaan A., Eertman R. H. M. Anoxic or aerial survival of bivalves and other euryoxic invertebrates as a useful response to environmental stress – A comprehensive review. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1996, vol. 113, iss. 2, pp. 299–312. [https://doi.org/10.1016/0742-8413\(95\)02101-9](https://doi.org/10.1016/0742-8413(95)02101-9)

**RESISTANCE TO NEGATIVE EFFECTS
AND THE RATIO OF ENERGY METABOLISM ENZYME ACTIVITY
IN TISSUES OF THE BLACK SEA MOLLUSCS
MYTILUS GALLOPROVINCIALIS LAMARCK, 1819
AND *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906)**

I. V. Golovina

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: ivgolovina@mail.ru

Determining the ratio of energy metabolism enzyme activity of malate dehydrogenase (MDH, 1.1.1.37) and lactate dehydrogenase (LDH, 1.1.1.27) allows getting the cumulative assessment of the physiological condition of the object of study in response to the impact of different nature. The aim of the study was to compare the change of value of MDH/LDH ratio in the tissues of bivalve molluscs: native mussel *Mytilus galloprovincialis* and successful invader *Anadara kagoshimensis* – in laboratory conditions under the effect of hypoxia, anoxia, PCBs, hydrogen sulfide contamination and long-term maintenance in the aquarium without feeding. Sexually mature molluscs were collected near Sevastopol. Shell length of a mussel was 45–62 mm, of anadara – 27–49 mm. Enzyme activity was measured spectrophotometrically (at 340 nm and 25 °C) by the rate of NADH oxidation in the cytoplasm of tissues (muscles, hepatopancreas, gills). Under the effect of negative factors, as a rule, LDH activity decreased significantly (by 36–80 %), MDH activity remained stable, and MDH/LDH ratio in the tissues of both species of molluscs increased 1.5–4 times. However, in the tissues of hemoglobin-containing anadara the ratio was 10 times lower than that of mussels, both in control and in the experiment. Comparison with literature data showed that tolerant to hypoxia mollusc-invader had the same low MDH/LDH ratio as oxyphilic hydrobionts: scallop *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857), crustaceans *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758) and *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847. Apparently, the low MDH/LDH ratio reflects the ability of anadara to maintain a high level of oxidizing processes in the tissues due to the content in them of a significant pool of erythrocyte hemoglobin, carotenoids, glutathione, which support the aerobic process and implement antioxidant protection. The ratio of the activity of MDH/LDH can be used in monitoring studies to assess the degree of oxygenation of molluscs tissues in normal and hypoxic conditions of different origin.

Keywords: malate dehydrogenase, lactate dehydrogenase, biomarkers, hypoxia, molluscs, invaders, Black Sea, *Mytilus galloprovincialis*, *Anadara kagoshimensis*

УДК 594.3:577.112:546.56

**ВЛИЯНИЕ ВЫСОКИХ КОНЦЕНТРАЦИЙ МЕДИ
НА ОКИСЛЕНИЕ БЕЛКОВ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ ЖЕЛЕЗЫ
У НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *LITTORINA*
(MOLLUSCA, GASTROPODA)**

© 2019 г. А. Ф. Жуковская¹, А. А. Чеснокова², Д. В. Косьяненко¹,
А. А. Косьяненко¹, В. П. Челомин¹

¹Тихоокеанский океанологический институт имени В. И. Ильичёва ДВО РАН, Владивосток, Россия

²Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет
(ФГБОУ «Дальрыбвтуз»), Владивосток, Россия

E-mail: avianna@poi.dvo.ru

Поступила в редакцию 14.03.2019; после доработки 17.08.2019;
принята к публикации 25.09.2019; опубликована онлайн 30.09.2019.

Одной из разновидностей антропогенного воздействия на морскую среду является поступление в прибрежные акватории солей тяжёлых металлов, которые способны аккумулироваться в тканях гидробионтов. Накопление тяжёлых металлов приводит к нарушениям в биохимических процессах, что нередко вызывает гибель организма. Чувствительность и устойчивость к токсичности, опосредованно вызванной поступлением металлов в организм морских беспозвоночных, может также зависеть от таких физических факторов, как доступность кислорода, солёность, температура. Цель работы — с помощью биомаркера окислительного стресса — карбониллов белков (окисление белков) — сравнить влияние высоких концентраций меди на представителей морских беспозвоночных, различающихся по своим эколого-физиологическим особенностям, — *Littorina mandshurica* (Schrenk, 1861) и *Littorina squalida* Broderip & G. V. Sowerby I, 1829. Моллюски отобраны в б. Алексеева, расположенной в заливе Петра Великого (Японское море) и инкубированы с разными концентрациями Cu^{2+} (10, 40 и 100 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$) в среде. Анализ содержания окисленных форм белков в пищеварительной железе исследуемых видов проводили через 5 и 10 дней эксперимента. Выявлена видоспецифическая чувствительность моллюсков как к разным концентрациям ионов меди в среде, так и к различному времени воздействия токсиканта. Показаны зависимости увеличения концентрации карбониллов белков в пищеварительной железе *L. mandshurica*, а также темпов гибели особей *L. squalida* от эколого-физиологических особенностей этих видов.

Ключевые слова: брюхоногие моллюски, карбонилы белков, сульфат меди, окислительный стресс, биомаркеры, *Littorina mandshurica*, *Littorina squalida*

Поступление в прибрежные морские акватории различных токсических веществ, таких как соли тяжёлых металлов, полициклические ароматические углеводороды, поверхностно-активные вещества и пр., влияет на жизнедеятельность гидробионтов, вызывая в них изменения морфологического характера, нарушение протекания процессов на биохимическом уровне, замедление темпов роста и размножения.

Среди тяжёлых металлов медь характеризуется высокой токсичностью в отношении живых организмов, главным образом морских беспозвоночных прибрежной зоны [14]. Повышенный уровень ионов меди в воде приводит к их аккумуляции в тканях гидробионтов. Медь — физиологически

важный микроэлемент, но в больших концентрациях он токсичен для ряда морских и пресноводных гидробионтов. Считается, что токсическое действие меди обусловлено её способностью усиливать процессы свободнорадикального окисления — окислять сульфгидрильные группы белков и ферментов, взаимодействовать с кислородными радикалами и генерировать с помощью реакции Фентона образование высокорективного ОН-радикала, который, в свою очередь, вызывает деградацию макромолекул (белков, нуклеиновых кислот) и запускает перекисное окисление липидов [16, 19, 20].

Повреждающее действие некоторых токсических веществ, в том числе тяжёлых металлов, может усиливаться при изменении естественных факторов среды, например содержания кислорода [5, 8, 15, 18]. Вследствие этого при оценке повреждающего действия меди на морские организмы необходимо учитывать такой параметр, как их эколого-физиологические особенности [17]. Высоким разнообразием вышеуказанных особенностей характеризуются многочисленные представители типа Моллюски, населяющие толщу воды, литораль, сублитораль. Даже внутри одного рода могут встречаться виды, обитающие в различных экологических условиях. Так, представители рода *Littorina* Férussac, 1822 (Mollusca, Gastropoda) могут населять как литоральную зону со значительными вариациями кислородного режима, так и сублиторальную зону с относительно постоянным содержанием кислорода в воде.

В работе исследованы представители двух видов, занимающих разные экологические ниши, — *Littorina mandshurica* (Schrenk, 1861) и *Littorina squalida* Broderip & G. V. Sowerby I, 1829. Первый населяет каменистую зону литорали, подверженную интенсивному приливно-отливному циклу, а второй обитает на литорали и сублиторали на глубине до 20 м, преимущественно на скалистых, каменистых и гравийно-галечных грунтах, а также на слоевищах водорослей и на листьях морских трав [1].

Цель работы — сравнить влияние высоких концентраций ионов меди в среде на представителей морских Gastropoda — *L. mandshurica* и *L. squalida* (беспозвоночных, различающихся по своим эколого-физиологическим особенностям). Образование окисленных форм белков (карбониллов белков) как одного из биомаркеров окислительного стресса использовали для оценки влияния меди на моллюсков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Особей двух видов рода *Littorina* (тип Mollusca, класс Gastropoda) — *Littorina mandshurica* и *Littorina squalida* — отобрали из экологически чистой акватории б. Алексеева на острове Попова в заливе Петра Великого (Японское море) (рис. 1), в июле между 9:00 и 11:00 и перенесли в аквариумы для проведения эксперимента. Часть особей использовали как контрольные образцы; у них пищеварительную железу извлекли на льду с немедленным погружением в жидкий азот.

Задействовали шесть аквариумов — по одному для каждой экспериментальной группы исследуемого вида. Перед экспериментом моллюсков (100 особей на каждый аквариум) адаптировали на протяжении 5 дней в 50-литровых аквариумах с ежедневной сменой воды и постоянной аэрацией при температуре $(18 \pm 0,5) ^\circ\text{C}$. После адаптационного периода особей инкубировали с различными концентрациями Cu^{2+} в среде: 10, 40 и $100 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$. Источником меди являлся раствор CuSO_4 , рабочие концентрации которого пересчитаны на ион меди. Инкубацию с CuSO_4 проводили в течение 5 дней с ежедневной сменой воды и постоянной аэрацией. Для определения концентрации карбониллов в пищеварительной железе из каждого аквариума после 5 дней эксперимента отобрали по 20 особей каждого вида, после 10 дней эксперимента — по 20 особей *L. mandshurica*.

Для биохимического исследования пищеварительную железу исследуемых особей извлекали на льду с немедленным погружением в жидкий азот и дальнейшей транспортировкой в лабораторию.

В ходе эксперимента всех выловленных особей разделили на аналитические группы ($n = 4$). Одна группа объединяла по 5 особей каждого вида.

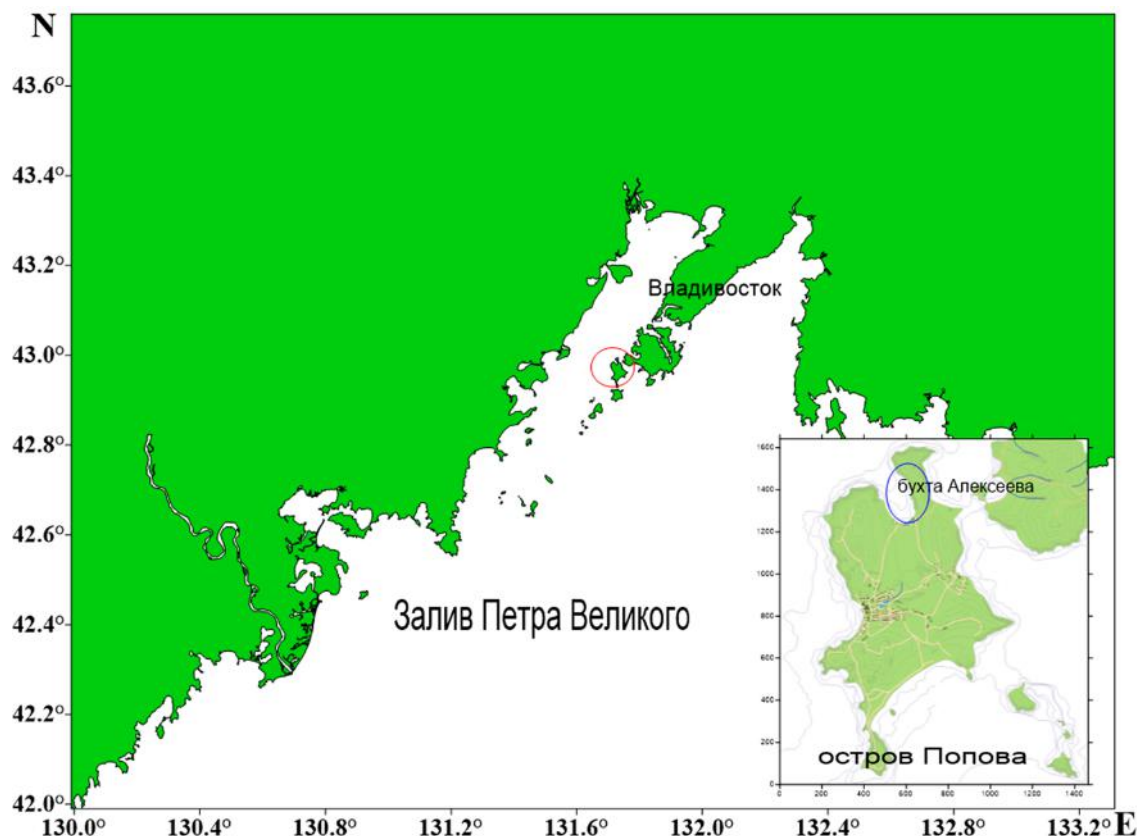


Рис. 1. Карта-схема места отбора особей брюхоногих моллюсков *Littorina mandshurica* и *L. squalida* из акватории б. Алексева (о. Попова, залив Петра Великого, Японское море, Россия) (42°59'03.1"N, 131°43'46.6"E)

Fig. 1. Location of the gastropods *Littorina mandshurica* and *L. squalida* sampling site in Alekseev Bay (Popov Island, Peter the Great Bay, Japan Sea, Russia) (42°59'03.1"N, 131°43'46.6"E)

Для определения карбониллов в исследуемой ткани пищеварительную железу гомогенизировали в 0,05 М фосфатном буфере (рН 7,0) с добавлением 1 Ммоль PMSF (фенилметансульфонилфторид) для ингибирования протеаз. Карбонильные группы белков в пищеварительной железе определяли щелочным методом [13]. К 400 мкл белкового раствора добавляли 400 мкл 10 Ммоль ДНФГ (динитрофенилгидразин) в 0,5 М H_3PO_4 ; через 10 минут инкубации к смеси добавляли 200 мкл 6N NaOH. Через 10 минут измеряли оптическую плотность рабочего раствора при $\lambda = 450$ нм с использованием спектрофотометра Shimadzu UV-2550.

Концентрацию общего белка и белка в гомогенате определяли модифицированным методом Лоури [10, 11].

Концентрацию карбониллов выражали в Ммоль \cdot мг белка⁻¹ \cdot мл, с учётом коэффициента молярной экстинкции для ДНФГ 22 000 М \cdot см⁻¹.

Статистическую обработку полученных результатов выполнили с использованием Microsoft Excel. О достоверности судили по различиям средних значений, применяя критерий Стьюдента. В расчётах принят 5%-ный уровень значимости. Выборку проверяли на нормальность и на равенство дисперсий, для чего использовали *F*-критерий и критерий Левена.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Обнаружено, что окисление белков и образование карбониллов в пищеварительной железе *L. mandshurica* и *L. squalida* зависят от эколого-физиологических особенностей видов.

В пищеварительной железе контрольных особей *L. squalida* концентрация карбониллов была выше в 1,8 раза, чем у *L. mandshurica*.

Через 5 дней инкубации с $10 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ меди в среде концентрация карбониллов у *L. squalida* увеличилась в 1,24 раза, а у *L. mandshurica* — в 1,75 раза относительно контроля (табл. 1, табл. 2). В среде с $40 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ меди у *L. squalida* концентрация карбониллов увеличилась в 1,44 раза относительно контроля, у *L. mandshurica* — в 1,81 раза. В среде с $100 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ меди у *L. mandshurica* концентрация карбониллов увеличилась в 1,9 раза. Для особей *L. squalida* такая доза оказалась критической, и к пятому дню эксперимента смертность составила 95 %. В то же время все особи *L. mandshurica* оставались живыми; концентрация карбониллов резко возросла в 1,9 раза для среды с $10 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ меди и в 2,4 раза — для среды с 40 и $100 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ меди через 10 дней содержания моллюсков в экспериментальных условиях (табл. 2).

Таблица 1. Концентрация карбониллов ($\text{Ммоль}\cdot\text{мг белка}^{-1}\cdot\text{мл}$) в пищеварительной железе брюхоногого моллюска *Littorina squalida* после инкубации с CuSO_4

Table 1. Concentration of carbonyls ($\text{Mmol}\cdot\text{mg protein}^{-1}\cdot\text{ml}$) in the digestive gland of *Littorina squalida* after incubation with CuSO_4

	Концентрация Cu^{2+}	
	$10 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$	$40 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$
Контроль	$1,933 \pm 0,038$	
5 дней	$2,402 \pm 0,06$	$2,793 \pm 0,055$

Примечание: результаты представлены как (среднее значение \pm стандартное отклонение); $n = 4$

Note: results are presented as (mean value \pm standard deviation); $n = 4$

Таблица 2. Концентрация карбониллов ($\text{Ммоль}\cdot\text{мг белка}^{-1}\cdot\text{мл}$) в пищеварительной железе брюхоногого моллюска *Littorina mandshurica* после инкубации с CuSO_4

Table 2. Concentration of carbonyls ($\text{Mmol}\cdot\text{mg protein}^{-1}\cdot\text{ml}$) in the digestive gland of *Littorina mandshurica* after incubation with CuSO_4

	Концентрация Cu^{2+}		
	$10 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$	$40 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$	$100 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$
Контроль	$1,054 \pm 0,026$		
5 дней	$1,845 \pm 0,036$	$1,916 \pm 0,04$	$2,034 \pm 0,045$
10 дней	$2,027 \pm 0,05$	$2,513 \pm 0,056$	$2,523 \pm 0,05$

Примечание: результаты представлены как (среднее значение \pm стандартное отклонение); $n = 4$

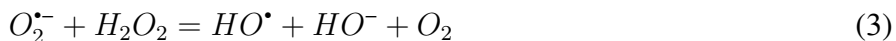
Note: results are presented as (mean value \pm standard deviation); $n = 4$

Таким образом, проведённый эксперимент выявил способность вида *L. mandshurica* выдерживать в течение продолжительного времени высокие концентрации Cu^{2+} в среде (ПДК меди для водных объектов рыбохозяйственного значения составляет $5 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$). У второго исследуемого вида, *L. squalida*, адаптивная стратегия к внезапному повышению концентрации Cu^{2+} в среде обитания, по-видимому, не развита. Устойчивость *L. mandshurica* к изменению среды (к увеличению концентрации Cu^{2+}) напрямую связана с устойчивостью к окислительному стрессу. Механизм этого стресса заключается в образовании в клетке реактивных кислородных радикалов, или активных форм кислорода (далее — АФК), которые не способны утилизироваться по ряду причин и накопление которых приводит к различным метаболическим нарушениям, в том числе к гибели организма. В настоящее время к числу АФК относят производные кислорода радикальной природы: супероксид-радикал $\text{O}_2^{\cdot-}$, гидроперекисный радикал HO_2^{\cdot} , гидроксил-радикал (HO^{\cdot}), а также его

реактивные производные — перекись водорода (H_2O_2), синглетный кислород (1O_2) и пероксинитрит. Супероксид-радикал и перекись водорода в присутствии ионов меди (Cu^{2+}) могут вступать в реакции Фентона:



и Габера — Вейса:



и образовывать гидроксильный радикал, который является самым мощным окислителем, взаимодействующим с нуклеиновыми кислотами и белками [3, 7, 9].

На примере моллюска *Mya arenaria* Linnaeus, 1758 показано: чем выше содержание лабильного железа, тем выше содержание продуктов перекисного окисления липидов в тканях как одного из маркеров окислительного стресса [6]. Другим ключевым показателем устойчивости организма к окислительному стрессу и развитию патологий служит степень окисления белков. Так, у представителя семейства митилид *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 наблюдается увеличение степени окисления белковых молекул в пищеварительной железе вследствие окислительного стресса, вызванного антропогенным воздействием [12].

В отличие от *L. mandshurica*, *L. squalida* обитает в условиях с относительно постоянным содержанием кислорода, поэтому у особей *L. squalida* в тканях пищеварительной железы с повышением концентрации меди в среде увеличивается синтез HO^{\bullet} до такой степени, когда естественная антиоксидантная защита моллюска уже не способна утилизировать этот высокотоксичный радикал. Увеличение производства гидроксил-радикала приводит к возникновению гидроперекисей липидов, образующих ненасыщенные альдегиды, которые взаимодействуют в белковой цепи с остатками лизина, гистидина и цистеина, формируя карбонилы белка. Кроме того, высокие концентрации меди способны вызывать прямое карбонилирование белков. Результаты эксперимента свидетельствуют о том, что при $100 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1} Cu^{2+}$ в среде антиоксидантная система *L. squalida* не справляется с нейтрализацией чрезмерного образования высокореактивных продуктов окислительного стресса, вследствие чего происходит гибель моллюсков. Системы антиоксидантной защиты могут быть ослаблены из-за болезни и/или старения организма (процессов, приводящих к накоплению окислительно-модифицированных белков и в итоге — к потере жизненно необходимых функций). Между тем отобранные для эксперимента представители *L. squalida* и *L. mandshurica* принадлежали к одной возрастной группе и фенотипически были здоровы. По-видимому, выявленные результаты связаны с эколого-физиологическими особенностями исследуемых видов.

Эксперимент показал, что *L. mandshurica* обладает более гибким биохимическим аппаратом, вследствие чего данный вид, являясь эврибионтом, более устойчив к увеличению концентрации ионов меди в среде, чем стенобионтные организмы [16]. Даже при сравнении контрольных особей можно отметить, что белки у *L. mandshurica* менее окислены, чем у *L. squalida*. Первый из упомянутых видов регулярно испытывает на себе недостаток кислорода в момент отлива и повышение концентрации кислорода в среде — в период прилива (табл. 1, табл. 2), и его биохимическая система адаптации постоянно готова к флуктуациям содержания кислорода в среде. Таким образом, устойчивость *L. mandshurica* к изменению среды служит примером развития механизмов, которые отражают особенность в стратегии биохимической адаптации, когда в ответ на изменение каких-либо условий в среде замещается функция того или иного сегмента биохимических путей. Известно, что *L. mandshurica* способна переносить недостаток кислорода, и эта особенность связана с увеличением синтеза низкомолекулярных антиоксидантов [2], что и является одним из защитных механизмов, уменьшающих окислительное повреждение белков. Когда период недостатка кислорода сменяется периодом увеличения его содержания в среде, в клетках тканей моллюска сохраняется

пул синтезированных компонентов антиоксидантной защиты с предыдущего периода, что делает его устойчивым к окислительному повреждению. Слаженность в работе антиоксидантной системы защиты наблюдается и у двустворчатого моллюска *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853): присутствие в среде ионов Cu^{2+} при недостатке кислорода вызывает активацию свободнорадикальных процессов. Один из защитных механизмов у данного вида — мобилизация ферментативного звена антиоксидантной системы [4].

У исследуемого нами вида *L. mandshurica* при добавлении в среду Cu^{2+} в результате реакций Фентона [(1) и (2)] и Габера — Вейса (3) должна увеличиваться продукция АФК. Предполагается, что уровень образования карбониллов белков зависит от интенсивности формирования АФК. В случае невысоких концентраций меди и, по-видимому, умеренного возрастания АФК регистрируется незначительное увеличение концентрации карбониллов в ткани исследуемых моллюсков. При значимом повышении концентраций меди уровень карбонилирования белков возрастает. Интересен тот факт, что при чрезмерной, заведомо токсичной дозе Cu^{2+} ($100 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) концентрация карбониллов в ткани сопоставима с показателями в эксперименте, где концентрация Cu^{2+} в среде значительно ниже ($40 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) (табл. 2). Данный факт мы связываем с тем, что высокая пластичность метаболизма и, как следствие, адаптация, наблюдаемая при невысоких концентрациях, сменяются компенсацией, направленной на временное возмещение функции повреждённых структур. Именно поэтому мы полагаем, что способность вида *L. mahdshurica* развивать или «переключать» биохимический аппарат адаптации к изменяющимся условиям среды является фактором устойчивости и выживания.

Заключение. Исследуемые виды рода *Littorina* по-разному реагируют на воздействие ионов меди в среде. Так, *Littorina squalida*, обитающая в сублиторальной зоне с относительно постоянным содержанием кислорода в воде, не способна переносить высокие концентрации меди. В то же время *Littorina mandshurica*, повсеместно встречающаяся в зоне литорали и хорошо адаптированная к значительным флуктуациям содержания кислорода в среде в связи с приливно-отливным циклом, более устойчива к очень высоким концентрациям меди ($100 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$). Используемый в качестве биомаркера окислительного стресса показатель содержания карбониллов белков отражает более высокую степень окисления белка в ткани пищеварительной железы у брюхоногого моллюска *Littorina squalida*.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ТОИ ДВО РАН по теме «Влияние природных и антропогенных факторов на биогеохимические процессы и состояние биоты в морских экосистемах» (№ гос. регистрации АААА-А17-117030110038-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Животные и растения залива Петра Великого. Ленинград : Наука, Ленинград. отд-е, 1976. 362 с. [*Zhivotnye i rasteniya zaliva Petra Velikogo*. Leningrad: Nauka, Leningrad. otd-e, 1976, 362 p. (in Russ.)]
2. Истомина А. А., Довженко Н. В., Бельчева Н. Н., Челомин В. П. Влияние меди на антиоксидантную систему брюхоногих моллюсков *Littorina mandshurica* и *Tegula rustica* в условиях гипоксии // *Вестник СПбГУ. Серия 3: Биология*. 2011. Вып. 4. С. 25–31. [Istomina A. A., Dovzhenko N. V., Bel'cheva N. N., Chelomin V. P. Effect of copper on the antioxidant system in the gastropods *Littorina mandshurica* and *Tegula rustica* during air exposure. *Vestnik SpbGU. Seriya 3: Biologiya*, 2011, iss. 4, pp. 25–31. (in Russ.)]
3. Almroth B. C., Sturve J., Berglund Å., Förlin L. Oxidative damage in eelpout (*Zoarces viviparus*) measured as protein carbonyl and TBARS, as biomarkers. *Aquatic Toxicology*, 2005, vol. 73, iss. 2, pp. 171–180. <http://doi.org/10.1016/j.aquatox.2005.03.007>
4. Belcheva N., Istomina A., Dovzhenko N., Lishavskaya T., Chelomin V. Using heavy metal content and lipid peroxidation indicators in the tissues of the mussel *Crenomytilus grayanus* for pollution assessment after marine environmental remediation. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2015, vol. 95, iss. 4, pp. 481–487. <http://doi.org/10.1007/s00128-015-1624-3>

5. Funes V., Alhama J., Navas J.I., López-Barea J., Peinado J. Ecotoxicological effects of metal pollution in two mollusc species from the Spanish South Atlantic littoral. *Environmental Pollution*, 2006, vol. 139, iss. 2, pp. 214–223. <http://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.05.016>
6. Gonzales P. M., Wilhelms-Dick D., Abele D., Puntarulo S. Iron in coastal marine ecosystems: Role in oxidative stress. In: *Oxidative Stress in Aquatic Ecosystems* / Abele D., Vazquez-Medina J. P., Zenteno-Savin (Eds). Boston ; Oxford: Blackwell Publishing, 2012, pp. 115–125.
7. Grimsrud P. A., Xie H., Griffin T. J., Bernlohr D. A. Oxidative stress and covalent modification of protein with bioactive aldehydes. *The Journal of Biological Chemistry*, 2008, vol. 283, no. 3, pp. 21837–21841. <http://doi.org/10.1074/jbc.R700019200>
8. Istomina A., Belcheva N., Chelomin V. Antioxidant system of the intertidal mollusk *Littorina kurila* in its natural habitat. *Journal of Environmental Science and Engineering*, 2013, vol. 2, no. 2A, pp. 713–718.
9. Livingstone D. Oxidative stress in aquatic organisms in relation to pollution and aquaculture. *Revue de Médecine Vétérinaire*, 2003, vol. 154, no. 6, pp. 427–430. https://www.revmedvet.com/2003/RMV154_427_430.pdf
10. Lowry O.H., Rosebrough N.J., Farr A.L., Randall R.J. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry*, 1951, vol. 193, iss. 1, pp. 265–275.
11. Markwell M.A.K., Haas S.M., Bieber L.L., Tolbert N.E. A modification of the Lowry procedure to simplify protein determination in membrane and lipoprotein samples. *Analytical Biochemistry*, 1978, vol. 87, iss. 1, pp. 206–210. [http://doi.org/10.1016/0003-2697\(78\)90586-9](http://doi.org/10.1016/0003-2697(78)90586-9)
12. McDonagh B., Tyther R., Sheehan D. Carbonylation and glutathionylation of proteins in the blue mussel *Mytilus edulis* detected by proteomic analysis and Western blotting: Actin as a target for oxidative stress. *Aquatic Toxicology*, 2005, vol. 73, iss. 3, pp. 315–326. <http://doi.org/10.1016/j.aquatox.2005.03.020>
13. Mesquita C.S., Oliveira R., Bento F., Geraldo D., Rodrigues J.V., Marcos J.C. Simplified 2,4-dinitrophenylhydrazine spectrophotometric assay for quantification of carbonyls in oxidized proteins. *Analytical Biochemistry*, 2014, vol. 458, pp. 69–71. <http://doi.org/10.1016/j.ab.2014.04.034>
14. O'Connor T.P., Lauenstein G.G. Status and trends of copper concentrations in mussels and oysters in the USA. *Marine Chemistry*, 2005, vol. 97, iss. 1–2, pp. 49–59. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2004.04.007>
15. Veldhuizen-Tsoerkan M.B., Holwerda D.A., Zandee D.I. Anoxic survival time and metabolic parameters as stress indices in sea mussel exposed to cadmium or polychlorinated biphenyls. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 1991, vol. 20, iss. 2, pp. 259–265. <https://doi.org/10.1007/BF01055913>
16. Vosloo D., Sara J., Vosloo A. Acute responses of brown mussel (*Perna perna*) exposed to sub-lethal copper levels: Integration of physiological and cellular responses. *Aquatic Toxicology*, 2012, vol. 106–107, pp. 1–8. <http://doi.org/10.1016/j.aquatox.2011.10.001>
17. Wu R.S.S. Hypoxia: From molecular responses to ecosystem responses. *Marine Pollution Bulletin*, 2002, vol. 45, iss. 1–12, pp. 35–45.
18. Xiu M., Pan L., Jin Q. Bioaccumulation and oxidative damage in juvenile scallop *Chlamys farreri* exposed to benzo[a]pyrene, benzo[b]fluoranthene and chrysene. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2014, vol. 107, pp. 103–110. <http://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2014.05.016>
19. Xu K., Tang Z., Liu S., Liao Z., Hu X., Liu L., Wang Z., Qi P. Effects of low concentrations copper on antioxidant responses, DNA damage and genotoxicity in thick shell mussel *Mytilus coruscus*. *Fish & Shellfish Immunology*, 2018, vol. 82, pp. 77–83. <http://doi.org/10.1016/j.fsi.2018.08.016>
20. Zitoun R., Clearwater S.J., Hassler C., Thompson K.J., Albert A., Sander S.G. Copper toxicity to blue mussel embryos (*Mytilus galloprovincialis*): The effect of natural dissolved organic matter on copper toxicity in estuarine waters. *Science of the Total Environment*, 2019, vol. 653, pp. 300–314. <http://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.263>

**EFFECT OF Cu^{2+} HIGH CONCENTRATIONS ON PROTEIN OXIDATION
(CARBONYL PROTEINS) IN DIGESTIVE GLAND
OF SOME REPRESENTATIVES OF *LITTORINA* GENUS
(MOLLUSCA, GASTROPODA)**

**A. F. Zhukovskaya¹, A. A. Chesnokova², D. V. Kos'yanenko¹,
A. A. Kos'yanenko¹, and V. P. Chelomin¹**

¹V. I. Ilichev Pacific Oceanological Institute of the Far Eastern Branch of RAS, Vladivostok, Russian Federation

²Far Eastern State Technical Fisheries University, Vladivostok, Russian Federation

E-mail: avianna@poi.dvo.ru

One of the anthropogenic impacts on the marine environment is the entry into the coastal waters of heavy metals easily accumulating in the tissues of marine hydrobionts. The heavy metals accumulation leads to disruptions in the normal course of biochemical processes, which often result in the death of the total organism. The metals toxicity to the organism can be enhanced due to a number of physical factors, such as oxygen availability, salinity, and temperature fluctuations. The aim of the work is to compare the effect of copper ions high concentrations on representatives of marine invertebrates differing in ecological and physiological characteristics (*Littorina mandshurica* (Schrenk, 1861) and *Littorina squalida* Broderip & G. B. Sowerby I, 1829) using oxidative stress biomarker – carbonyl proteins. Molluscs were taken from Alekseev Bay of the Peter the Great Bay (Sea of Japan, Russia) and incubated at different concentrations of Cu^{2+} (10, 40 and 100 μg per l) in the seawater. Analysis of the content of proteins oxidized forms in the digestive gland of the studied species was carried out after 5 and 10 days of the experiment. In the course of the experiment, the species sensitivity to different concentrations of Cu^{2+} and to the time of toxicant exposure was revealed. The dependence of the obtained results (an increase of the protein carbonyls concentration in the digestive gland of *L. mandshurica* and the death of individuals of *L. squalida*) on ecological and physiological features of the studied species is shown.

Keywords: Gastropod, proteins carbonyl, copper, oxidative stress, biomarkers, *Littorina mandshurica*, *Littorina squalida*

УДК 597.554.5(262.5)

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ХАМСЫ
ENGRAULIS ENCRASICOLUS (L.) (PISCES: ENGRAULIDAE),
ЗИМУЮЩЕЙ У ПОБЕРЕЖЬЯ ВОСТОЧНОГО КРЫМА
И СЕВЕРНОГО КАВКАЗА**

© 2019 г. Г. В. Зуев

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,

Севастополь, Россия

E-mail: zuev-ger@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.10.2018; после доработки 25.05.2019;

принята к публикации 25.09.2019; опубликована онлайн 30.09.2019.

Хамса, или европейский анчоус, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) — один из наиболее массовых видов рыб в Азово-Черноморском бассейне. В данном регионе хамса является основным промысловым объектом, и в последние десятилетия доля её вылова достигает 80–85 %. Вид представлен двумя формами — черноморской и азовской хамсой. Одна из актуальных задач современных исследований — оценка состояния популяции хамсы и прогноз её возможных изменений при воздействии различных природных и антропогенных факторов. В данной работе приведены результаты изучения многолетней (2010/11–2017/18) динамики размерно-возрастной структуры и внутривидового состава хамсы, зимовавшей у побережья Восточного Крыма и Северного Кавказа, и дана оценка современного состояния её популяции. Материалом для исследований послужила хамса из траловых уловов промысловых судов. Собрано 138 проб; с точностью 0,1 см выполнены измерения общей и стандартной длины 44 202 экз. хамсы. Определён возраст у 1162 экз., составлен размерно-возрастной ключ. Установлена внутривидовая идентификация хамсы с помощью индекса отолитов (метод Сказкиной). В качестве показателей размерно-возрастной структуры изучены средняя и предельная длина, средний возраст, распределение (численное соотношение) представителей разных размерных групп и возрастных (годовых) классов. Установлены положительные тренды средней длины и среднего возраста хамсы, отражающие увеличение в составе популяции доли крупных (> 9,5 см) особей — представителей старших возрастных классов (трёх- и четырёхлеток). По многолетним наблюдениям, средняя длина хамсы увеличилась с 8,06 до 9,09 см, при этом относительная численность мелких (< 7,5 см) особей сократилась почти в 4 раза (с 22,5 до 5,7 %), а доля крупных особей увеличилась почти в 6 раз (с 5,7 до 33 %). Средний возраст хамсы вырос с 1,64 до 1,98 года за счёт почти 3-кратного (с 7,1 до 2,6 %) сокращения относительной численности сеголеток (0+) и 1,5-кратного (с 72,6 до 47,7 %) — двухлеток (1+), а также за счёт 2,4- и 4,3-кратного увеличения относительной численности трёхлеток (2+) и четырёхлеток (3+). Непосредственной причиной этих изменений послужило появление урожайных поколений в 2013, 2014 и 2015 гг. Установлена внутривидовая принадлежность хамсы, идентифицированы азовская и черноморская формы. Показана многолетняя динамика количественного перераспределения хамсы в пользу черноморской формы. Так, в 2010/11–2013/14 гг. в составе смешанных зимовальных скоплений хамсы доминирующее положение занимала азовская форма; её доля составляла в среднем 58,5 %, варьируя от 55 до 63 %. Доля черноморской формы в среднем не превышала 41,5 %, варьируя от 37 до 45 %. В 2014/15 гг. численное соотношение азовской и черноморской форм изменилось на противоположное: доминирующее положение заняла черноморская хамса, доля которой увеличилась до 53 % и колебалась в последующие годы от 52 до 63 % (при среднем значении 56 %). Полученные результаты находятся в полном соответствии с предложенной нами ранее гипотезой перестройки внутривидовой структуры хамсы, вызванной изменением климатических условий (общим региональным потеплением).

Гипотеза основана на результатах изучения многолетней (1999–2010) динамики внутривидовой структуры хамсы, зимовавшей у западного побережья Крыма. Согласно гипотезе, в зимовальных скоплениях в 1999–2004 гг. доминирующее положение занимала азовская хамса, доля которой составляла в среднем 66,7 % общей численности, варьируя в разные годы от 56 до 87 %. Доля черноморской хамсы в этот период не превышала 33,3 %, изменяясь в разные годы от 13 до 44 %. В 2005 г. соотношение численности двух форм изменилось на противоположное. Доминирующее положение заняла черноморская хамса, её доля в 2005–2010 гг. составила в среднем 76,7 % (с вариациями в разные годы от 57 до 88 %). Перестройку внутривидовой структуры популяции хамсы следует рассматривать как экологическую адаптацию данного вида, обеспечивающую его более совершенную приспособленность к изменившимся условиям среды, в частности к температуре воды, поскольку азовская и черноморская хамса являются «температурными расами», первая из которых устойчива к более низкой репродуктивной температуре, а вторая — к более высокой. Учитывая произошедшие изменения в размерно-возрастной структуре, современное состояние популяции хамсы следует признать благополучным. Вместе с тем, принимая во внимание резкое сокращение относительной численности сеголеток в 2016 и 2017 гг., следует ожидать в ближайшие годы значительного омоложения популяции, и, соответственно, измельчания особей хамсы.

Ключевые слова: размерно-возрастная структура, многолетняя динамика, индекс отолитов, черноморская хамса, азовская хамса, внутривидовой состав

Хамса, или европейский анчоус, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) — традиционный объект промысла в Азовском и Чёрном морях. В последние десятилетия доля вылова хамсы в этом регионе составляет не менее 80–85 %. Главный промысловый район — прибрежные воды Турции и Грузии, где зимует основная часть популяции. Наряду с главным зимовальным ареалом у анатолийских и южнокавказских берегов существует дополнительный, уступающий по своей значимости; он занимает акваторию черноморского шельфа, прилегающую к побережью Восточного Крыма (Керченский предпроливный район) и Северного Кавказа. Зимовальные скопления хамсы в этом районе формируются за счёт рыб, мигрирующих из Азовского моря и из прилегающей акватории Чёрного моря [1, 3].

В период с начала 1980-х гг. доля вылова хамсы в этом районе колебалась от 19,3 % (1980–1988) до 4,5 % (1989–2007) от её общего вылова в Чёрном море [11, 14]. В абсолютном выражении средние значения вылова в эти периоды составляли 76,9 и 10,5 тыс. т соответственно. Причиной более чем 7-кратного падения уловов азовской хамсы в 1990-х — первой половине 2000-х гг. явилось массовое развитие в акватории Чёрного и Азовского морей гребневика мнемипсиса, подрывавшего кормовую базу хамсы и других пелагических видов рыб. Однако с середины 2000-х гг. ситуация в регионе начала меняться в лучшую сторону. В 2007 г. впервые за многие годы в Азовском море в результате увеличения промыслового запаса появилось урожайное поколение молоди. В осенне-зимнюю путину 2009/10 г. объём вылова хамсы на Украине достиг 10 тыс. т, что в 16,6 раза больше такового в сезон 2005/06 г. (0,607 тыс. т). В последующие годы вылов постепенно увеличивался, превысив 30 тыс. т в сезоны 2016/17 и 2017/18 гг. Суммарный вылов Украины и РФ с 2007 по 2013 г. вырос с 10,5 до 54,5 т. Столь резкое приращение вылова азовской хамсы связано с увеличением её запаса (в 2010–2013 гг. он составлял 370–650 тыс. т) [16]. Восстановление промыслового запаса хамсы в 2010-х гг. объясняют улучшением условий её питания в результате распространения в Азовском море хищного гребневика берое — потребителя мнемипсиса, а также благоприятными условиями зимовки и снижением промыслового пресса в предыдущие годы.

Цель данной статьи — на основе изучения многолетней (2010–2018) динамики размерно-возрастной структуры и внутривидового состава хамсы, зимующей у побережья Восточного Крыма и Северного Кавказа, оценить современное состояние её популяции и рассмотреть вероятность возможных изменений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований послужила хамса из уловов промысловых судов с разно-глубинными тралами с ячейей 6,5–8,0 мм в периоды осенне-зимней путины (ноябрь — март) в 2010/11–2017/18 гг. Район исследований охватывал акваторию шельфа Чёрного моря, прилегающую к побережью Восточного Крыма (Керченский предпроливный район) и Северного Кавказа от Анапы до Сочи. Всего собрано 138 проб. Стандартная длина (SL) 44 202 экз. измерена с точностью 0,1 см. Индивидуальный возраст рыб определён по отолитам [8]. На основе выполненных 1162 определений разработан размерно-возрастной ключ (табл. 1). Отолиты использованы и для внутривидовой идентификации хамсы [10]. С помощью окуляр-микрометра под бинокулярным микроскопом МБС-9 (увеличение 8×2) выполнен морфометрический анализ более чем 10 тыс. отолитов рыб, имеющих стандартную длину > 7,5 см. Средняя длина и средний возраст рассчитаны как средневзвешенные значения размерных и возрастных классов. Во всех расчётах принята стандартная длина.

Таблица 1. Размерно-возрастной ключ хамсы

Table 1. Length-age key of anchovy

Размерный класс, см	Возраст, годы (%)			
	0+	1+	2+	3+
5,5–5,9	100	–	–	–
6,0–6,4	80	20	–	–
6,5–6,9	40	60	–	–
7,0–7,4	15	85	–	–
7,5–7,9	5	90	5	–
8,0–8,4	1	82	17	–
8,5–8,9	–	70	30	–
9,0–9,4	–	50	50	–
9,5–9,9	–	20	78	2
10,0–10,4	–	4	91	5
10,5–10,9	–	–	85	15
11,0–11,4	–	–	–	–
11,5–11,9	–	–	–	–

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как известно [13], одним из основных показателей состояния видов (популяций) и степени их благополучия является размерно-возрастная структура, отражающая такие важные процессы жизнедеятельности, как скорость роста и увеличения размеров особей, интенсивность их воспроизводства, уровень смертности, скорость смены поколений. Изучение направленности и скорости изменения размерно-возрастной структуры как индикатора благополучия видов (популяций) — одно из условий для прогнозирования их состояния и, соответственно, заблаговременного определения и разработки мер управления биоресурсами.

Размерная структура. В качестве показателей размерной структуры использованы средняя и предельная длина особей, а также распределение (численное соотношение) представителей разных размерных групп. В размерном ряду условно выделены группы мелких (длина < 7,5 см); средних (длина 7,5–9,5 см) и крупных (длина > 9,5 см) особей. В многолетнем плане с учётом этих показателей были выделены три разных типа размерной структуры (рис. 1). Соответствующие данным типам вариационные кривые распределения хамсы по длине представлены на рис. 1.

Усреднённая вариационная кривая, соответствующая первому типу, охватывает 5-летний период — с 2010/11 по 2014/15 г. (рис. 1А) — и имеет одновершинную, близкую к симметричной форму. Пик численности хамсы (49,3 %) приходится на размерный класс 7,5–8,5 см. Представители разных размерных групп распределяются между собой следующим образом: 71,8 % общей численности приходится на долю среднеразмерных особей, 22,5% (почти $\frac{1}{4}$) — на долю мелких и только 5,7 % — на долю крупных особей. Средняя длина хамсы — 8,06 см, предельная — 11,7 см.

В 2015/16 г. произошло довольно заметное изменение размерной структуры (второй тип) (рис. 1Б). Вариационная кривая распределения из близкой к симметричной трансформировалась в асимметричную. Основной пик численности (54,8 %) сместился в правую часть ряда — в размерный класс 8,5–9,5 см. При этом относительная численность представителей среднеразмерной группы практически не изменилась, её доля сохранилась на уровне 73,1%. Вместе с тем весьма заметные изменения произошли в распределении представителей двух других размерных групп. Наиболее показательные изменения — увеличение в 2,5 раза (с 5,7 до 14,0 %) относительной численности представителей группы крупных особей и уменьшение более чем в 1,5 раза (с 22,5 до 12,9 %) относительной численности мелких. Средняя длина хамсы — 8,61 см, предельная — 11,6 см.

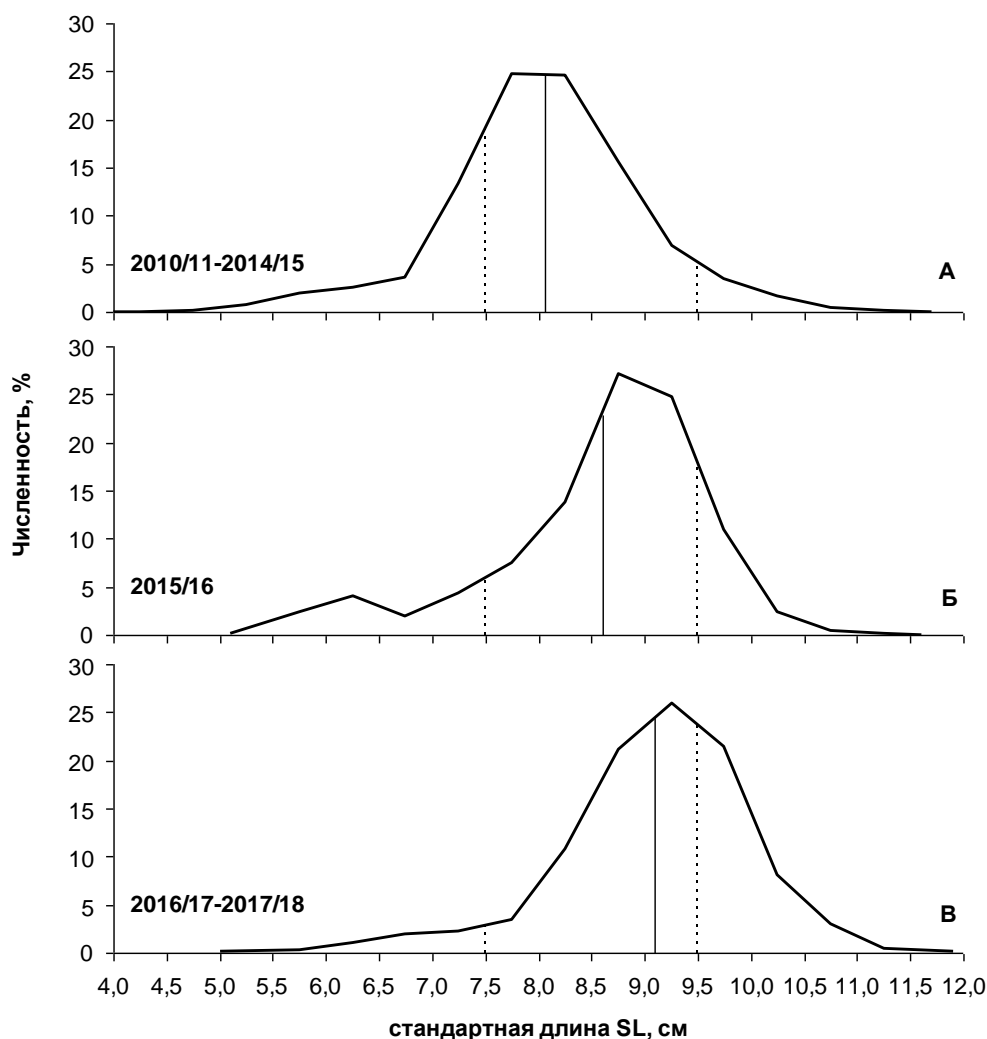


Рис. 1. Размерная структура хамсы в 2010/11–2017/18 гг. Сплошные линии — средняя длина; пунктирные линии — границы между представителями разных размерных групп

Fig. 1. Length structure of anchovy in 2010/11–2017/18. Solid lines – the average length; dotted lines – the borders between length groups

Следующее изменение размерной структуры (третий тип) наблюдается в 2016/17–2017/18 гг. (рис. 1В). В результате дальнейшего смещения пика численности вправо, в размерный класс 9,0–9,5 см, вариационная кривая приобретает ещё более асимметричную форму, при этом доля среднеразмерных особей снижается до 61,3 %. Сохраняются прежние тренды в распределении хамсы мелкой и крупной фракций: продолжают сокращение относительной численности представитель первой группы и увеличение — второй. Так, доля крупных особей достигла 33,0 %, то есть выросла почти в 2,4 раза по сравнению с таковой 2015/16 г. и почти в 6 раз — по сравнению с таковой 2010/11–2014/15 гг. Доля мелких особей, напротив, сократилась до 5,7 %, что более чем в 2 раза меньше значения в 2015/16 г. и почти в 4 раза — значения в 2010/11–2014/15 гг. Средняя длина хамсы — 9,09 см, предельная — 11,9 см.

Возрастная структура. Чтобы понять причину происходившего преобразования размерного состава хамсы, последовательно направленного в сторону увеличения доли крупных особей и, соответственно, средней длины, мы изучили возрастную структуру популяции и её многолетнюю динамику. В качестве показателей возрастной структуры использованы соотношение численности представителей разных возрастных (годовых) классов и средний возраст особей. Во все годы исследований возрастной состав хамсы включал четыре возрастных класса: сеголеток, двух-, трёх- и четырёхлеток. Наиболее многочисленный возрастной класс — двухлетки. В многолетнем плане их доля составляла 63,4 %, изменяясь от 47,1 до 74,5 %. Амплитуда межгодовых колебаний не превышала 1,58 раза. Второй по численности возрастной класс — трёхлетки. Их доля в составе популяции составляла 28,4 %, то есть более чем в два раза уступала доле двухлеток, варьируя в разные годы от 17,5 до 48,7 %. Амплитуда колебаний — 2,78 раза. Суммарная доля этих двух возрастных классов в многолетнем плане составляла 91,8 %, варьируя от 83,2 до 96,9 %. Следующий по численности возрастной класс — сеголетки. Их доля в среднем не превышала 7,6 %, варьируя от 1,7 до 16,5 %. Межгодовой размах колебаний составлял 9,7 раза. Наконец, крайне незначительную часть популяции — в среднем около 0,5 % (0,1–1,4 %) — представляли четырёхлетки.

На протяжении 8-летнего периода наших исследований возрастная структура хамсы не оставалась постоянной. Можно выделить по крайней мере три формы проявления её состояния, последовательно сменяющие друг друга (рис. 2). В первые три года (2010/11–2012/13) возрастная структура пребывала в довольно устойчивом состоянии; численное соотношение представителей всех возрастных классов сохранялось относительно неизменным и подвергалось весьма незначительным межгодовым колебаниям. Относительная численность сеголеток в эти годы составляла 6,4–7,5 % (при среднем значении 7,1 %); амплитуда межгодовых колебаний не превышала 1,14 раза. Относительная численность двухлеток изменялась от 71,1 до 74,5 % (при среднем значении 72,6 %); амплитуда межгодовых колебаний составляла 1,05 раза. Относительная численность трёхлеток оставалась в пределах 17,9–21,2 %, средняя — 20,1%; амплитуда колебаний — 1,18 раза. Доля четырёхлеток составляла 0,1–0,4 %. Значения среднего возраста особей сохранились в пределах 1,61–1,65 года (среднее — 1,64 года).

В 2013 г. прежнее, устойчивое состояние возрастной структуры было нарушено по причине появления урожайного поколения, что сопровождалось заметным увеличением доли сеголеток (до 10,2 %) в составе популяции. В последующие два года (2014/15 и 2015/16) их относительная численность варьировала от 16,5 до 8,2 % (рис. 3). В среднем доля сеголеток в эти три года составляла 11,6 % общей численности популяции. Как видно, эта величина более чем в 1,6 раза превышает значение в предыдущий период (7,1 %). Изменения относительной численности представителей других возрастных классов в эти годы были менее существенными. Так, относительная численность двухлеток сократилась лишь в 1,12 раза (с 72,6 до 64,7 %), а относительная численность трёхлеток увеличилась в 1,16 раза (с 20,1 до 23,4 %). Изменения возрастной структуры, происходившие в этот период, сопровождались соответствующими изменениями среднего возраста. Увеличение относительной численности сеголеток в результате появления урожайных поколений ожидаемо привело

к тому, что в 2013/14 и 2014/15 гг. значения среднего возраста снизились до 1,58 и 1,52 года. Однако в следующем, 2015/16 г. его значение увеличилось до 1,77 года. Это произошло в результате двукратного повышения (с 17,5 до 34,5 %) относительной численности трёхлеток — представителей урожайного поколения 2013 г.

Весьма существенное преобразование возрастной структуры произошло в 2016/17 и 2017/18 гг. Оно ознаменовалось резким уменьшением относительной численности сеголеток: их доля в эти годы последовательно сократилась до 3,5 и 1,7 %. По сравнению с таковой предыдущего периода

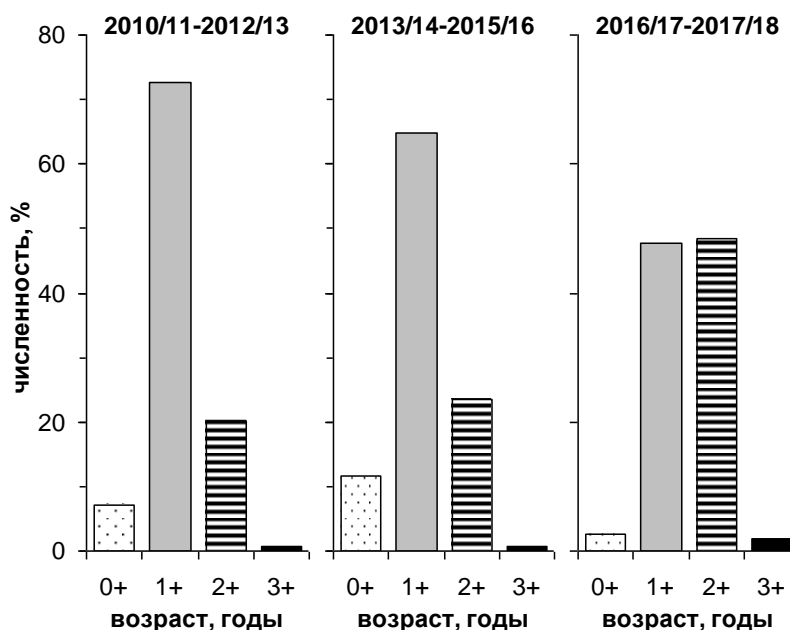


Рис. 2. Возрастная структура хамсы в 2010/11–2017/18 гг. Пояснения см. в тексте
Fig. 2. Age structure of anchovy in 2010/2011–2017/18. Explanations see in the text

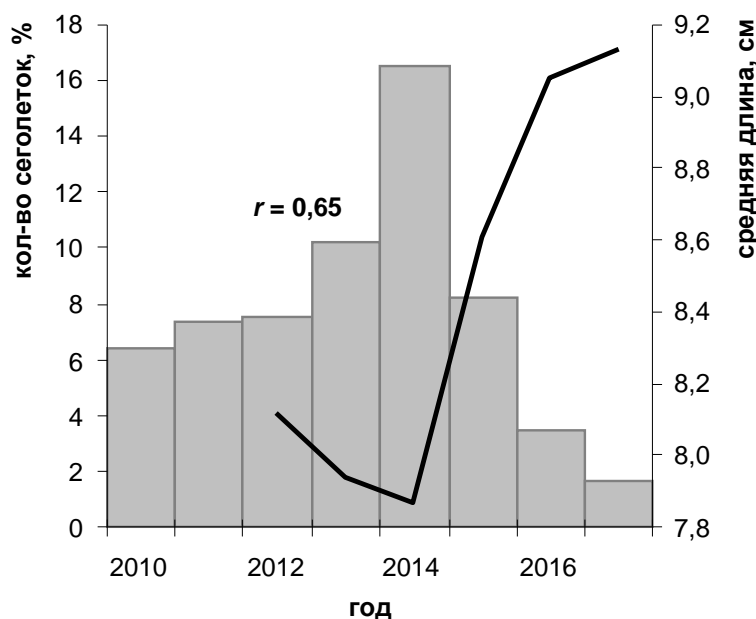


Рис. 3. Относительная численность сеголеток (гистограмма) и средняя стандартная длина хамсы (кривая) в 2010/11–2017/18 гг.

Fig. 3. Relative number of young-of-the-year individuals (histogram) and average standard length of anchovy (curve line) in 2010/11–2017/18

она уменьшилась почти в 4,5 раза — с 11,6 до 2,6 %. В это же время почти в 1,5 раза (с 64,7 до 47,7 %) сократилась доля двухлеток и более чем в 2 и почти в 5 раз увеличились доли трёх- и четырёхлеток соответственно. При этом доля трёхлеток (48,5 %) превысила долю двухлеток (47,7 %), то есть произошла возрастная инверсия. Данная ситуация вкупе с почти 5-кратным увеличением доли четырёхлеток (с 0,3 до 1,3 %) явилась результатом урожайности поколений 2013, 2014 и 2015 гг. (вспышек численности). Из-за значительного увеличения в составе популяции представителей старших возрастных групп (трёх- и четырёхлеток) средний возраст особей вырос до 1,97–2,00 года (среднее значение — 1,98).

При сопоставлении результатов изучения размерных и возрастных изменений, произошедших в популяции за исследованный период, ожидаемо выявлено, что непосредственной причиной укрупнения размерного состава хамсы послужили преобразования возрастной структуры. Вплоть до 2014/15 г. соотношение численности представителей разных размерных групп сохранялось постоянным благодаря устойчивому состоянию возрастной структуры популяции в 2010/11–2012/13 гг. Произошедшее в 2015/16 г. повышение относительной численности крупных особей, сопровождавшееся увеличением средней длины с 8,06 до 8,61 см, было связано с появлением в 2013 г. урожайного поколения. В 2015/16 г. представители этого поколения — трёхлетки — составили более 1/3 общей численности (34,5 %) популяции. По сравнению с предыдущим 5-летним периодом их доля возросла в 1,8 раза.

Дальнейшее укрупнение размеров хамсы (до 9,09 см средней длины), отмеченное в 2016/17 и 2017/18 гг., связано напрямую со значительным увеличением относительной численности трёхлеток (представителей урожайных поколений 2014 и 2015 гг.) и четырёхлеток (представителей урожайных поколений 2013 и 2014 гг.). Их суммарная доля в эти годы достигла 49,4 и 50,1 % соответственно. По сравнению с 2010/11–2014/15 гг. она увеличилась в 2,6 раза.

Полученные результаты вполне убедительно свидетельствуют, по нашему мнению, о наличии прямой зависимости между появлением урожайных поколений 2013, 2014 и 2015 гг. и последующим увеличением абсолютных размеров хамсы в 2015/16–2017/18 гг. Для доказательства справедливости данного заключения был рассчитан коэффициент корреляции между относительной численностью сеголеток и средней длиной хамсы, смещённой на два года вперёд. Сдвиг средней длины на два года вперёд относительно года рождения сеголеток связан с тем обстоятельством, что среди крупноразмерных особей доминирующее положение (> 80 % численности) составляют трёхлетки. Величина коэффициента корреляции между данными показателями, рассчитанная за период 2010/11–2017/18 гг., составила +0,65, что в условиях неполного присутствия (недолова промысловыми тралами) в наших экспериментальных сборах представителей младших возрастов (сеголеток) позволяет с уверенностью говорить о тесной связи между данными показателями.

Внутривидовой состав. Согласно результатам наших исследований внутривидового состава хамсы, зимовавшей в 2006/07–2012/13 гг. в Керченском предпроливном районе, во все годы улов включал азовскую и черноморскую хамсу, образующую смешанные скопления [3]. При этом азовская хамса постоянно численно преобладала в уловах; её доля составляла в среднем 70 %, изменяясь от 55 до 98 %. Установлено, что формирование зимовальных скоплений происходило по двум направлениям — как со стороны Азовского моря, так и со стороны Чёрного. В многолетнем плане отмечена определённая тенденция последовательного увеличения в уловах (положительный тренд) доли черноморской хамсы. Высказано предположение, что наблюдаемое явление не случайно и что оно свидетельствует о соответствующем преобразовании (перестройке) внутривидовой структуры, которое связано с процессом потепления климата, создающим более благоприятные условия для жизни теплолюбивой черноморской формы. Как известно [9], с конца 1990-х гг. в северной части Чёрного моря в результате глобального потепления наблюдается общее повышение температуры воздуха и воды.

С целью подтверждения высказанного предположения исследованы внутривидовой состав хамсы и его динамика в 2010/11–2017/18 гг. Внутривидовую принадлежность особей устанавливали, изучая морфологическое строение отолитов [10]; в качестве диагностического признака азовской и черноморской хамсы принята величина индекса их отолитов (отношение длины к ширине). Используются отолиты рыб, достигших стандартной длины 7,5 см [4]. На основании морфометрического анализа выделены два типа отолитов, соответствующие по своим морфологическим (структурным) показателям таковым для азовской и черноморской форм хамсы. Средние значения их индексов — 2,00 и 2,20 соответственно.

С помощью метода расовых исследований А. В. Морозова [7] были рассчитаны численные соотношения представителей азовской и черноморской хамсы в смешанных скоплениях в разные годы. Суть метода заключается в том, что в смешанных скоплениях двух каких-либо групп, характеризующихся разными величинами индексов, среднее арифметическое индекса смешанной совокупности занимает промежуточное положение между средними арифметическими индексов смешиваемых групп, приближаясь по своему значению к той группе, доля которой является наибольшей. Процентное содержание представителей каждой группы в составе смешанной совокупности определяется с помощью графика прямой пропорциональности между средними значениями индексов разных групп. Средние значения индексов отолитов смешанных совокупностей черноморской и азовской форм хамсы и процентное содержание в их составе представителей разных форм в 2010/11–2017/18 гг. представлены в табл. 2 и на рис. 4.

Таблица 2. Средние значения индекса отолитов смешанных совокупностей хамсы в 2010/11–2017/18 гг. и относительной численности азовской и черноморской форм

Table 2. Otolith index average values of anchovy mixed aggregates in 2010/11–2017/18 and relative numbers of Sea of Azov form and Black Sea form

Годы	Индекс отолитов	Численность, %		Количество экземпляров
		азовская хамса	черноморская хамса	
2010/11	2,086	58	42	1713
2011/12	2,074	63	37	1699
2012/13	2,089	55	45	5926
2013/14	2,086	57	43	3966
2014/15	2,106	48	52	926
2015/16	2,130	37	63	1221
2016/17	2,107	48	52	1513
2017/18	2,105	50	50	1726

Как видно, в исследованный период в Керченском предпроливном районе и у побережья Северного Кавказа вплоть до Сочи постоянно зимовали представители обеих форм хамсы. Относительная численность азовской хамсы в разные годы колебалась от 35 до 63 % с амплитудой, близкой к 2,5 раза. Относительная численность черноморской формы колебалась от 37 до 65 %. В многолетнем плане доля азовской хамсы составила 51,25 %, доля черноморской — 48,75 % (соотношение, близкое к 1 : 1). Обращает на себя внимание следующая особенность многолетней динамики количественного соотношения разных форм. В 2010/11–2013/14 гг. в составе смешанных зимовальных скоплений доминирующее положение занимала азовская форма; её доля в среднем составляла 58,5 % общей численности хамсы, варьируя от 55 до 63 %. Доля черноморской формы в среднем не превышала 41,5 %, варьируя от 37 до 45 %. Между тем в 2014/15 г. численное соотношение двух форм изменилось на противоположное: доминирующее положение заняла черноморская хамса, доля которой увеличилась до 53 % и в последующие годы колебалась от 52 до 63 % (при среднем значении 56 %). Соответственно, доля азовской хамсы в этот период сократилась

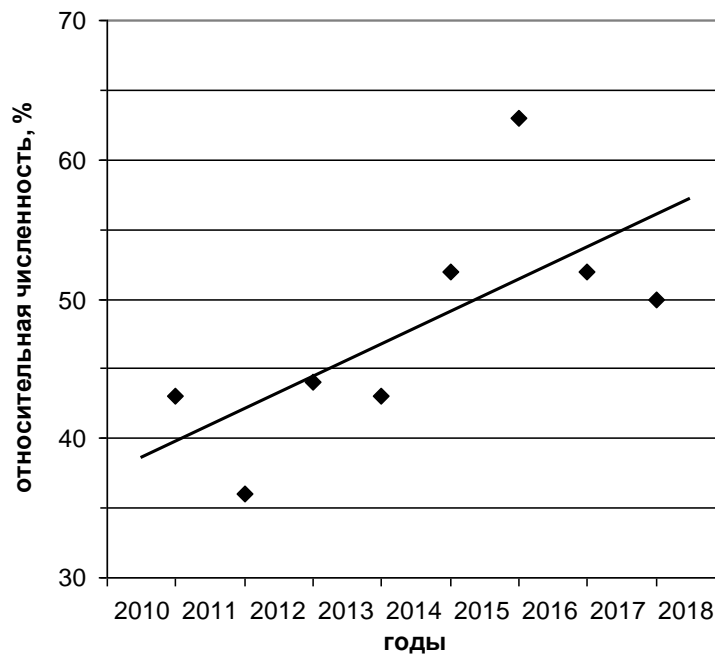


Рис. 4. Относительная численность черноморской хамсы в 2010/11–2017/18 гг.

Fig. 4. Relative number of Black Sea anchovy in 2010/11–2017/18

до 44 % (среднее значение) с межгодовыми колебаниями от 35 до 48 %. Обращаясь к результатам изучения внутривидовой структуры хамсы, зимовавшей в этом регионе в 2006/07–2009/10 гг., можно увидеть, что доля азовской хамсы в те годы составляла в среднем 76,7 %, варьируя от 62 до 98 % [3]. Сопоставляя эти сведения с более поздними, изложенными в данной статье, можно заметить, что эскалация процесса количественного перераспределения азовской и черноморской хамсы в пользу последней носит последовательный, устойчивый характер. Полученные результаты находятся в полном соответствии с гипотезой перестройки внутривидовой структуры хамсы, вызванной изменением климатических условий (общим региональным потеплением), которая была предложена нами ранее на основе данных по изучению многолетней (1999–2010) динамики внутривидовой структуры хамсы, зимовавшей у западного и южного побережья Крыма [2]. Так, в 1999–2004 гг. в составе зимовальных скоплений доминирующее положение занимала азовская, или «прибрежная», хамса, доля которой составляла в среднем 66,7 % общей численности, варьируя в разные годы от 56 до 87 %. Доля черноморской хамсы в этот период — в среднем лишь 33,3 % (в разные годы — от 13 до 44 %). В 2005 г. соотношение численности двух форм изменилось на противоположное: доминирующее положение заняла черноморская хамса. Её доля в 2005–2010 гг. составила в среднем 76,7 % (с вариациями в разные годы от 57 до 88 %). В результате азовско-черноморский тип структуры сменился черноморско-азовским. По-видимому, перестройку внутривидовой структуры хамсы следует рассматривать как экологическую адаптацию вида, обеспечивающую его более совершенную приспособленность к изменившимся условиям среды, в частности к температуре воды. Азовская и черноморская хамса являются «температурными расами», одна из которых (азовская) устойчива к более низкой репродуктивной температуре, другая (черноморская) — к более высокой [5].

Вместе с тем известны случаи, когда в зимовальных скоплениях в регионе черноморская хамса не была обнаружена. В частности, это относится к 1981, 1989, 1990, 1994 и 2012 гг. [12, 15]. В связи с вышеизложенным, необходимо прокомментировать сведения об относительном отсутствии черноморской хамсы на зимовке в Керченском предпроливном районе в 2012/13 г. [12]. В данном случае для идентификации азовской и черноморской хамсы в качестве индикатора авторы использовали содержание докозагексаеновой кислоты в фосфолипидах. Не сомневаясь в научной обоснованности

данного метода и правомерности его применения для определения азовской и черноморской хамсы, рассмотрим возможные причины, повлёкшие за собой получение результатов, отличных от наших. Одна из них может заключаться в том, что для внутривидовой идентификации в качестве азовской хамсы *a priori*, без предварительного морфологического анализа, была принята хамса, выловленная в Керченском проливе, а в качестве черноморской — выловленная у берегов Турции в 2006–2012 гг. Следует отметить известный факт: как у Крымского, так и у Анатолийского побережья зимуют обе формы хамсы, причём присутствуют они в разных соотношениях. Это означает, что выборки хамсы из данных регионов вполне могли оказаться смешанными, то есть исходный материал изначально не был «чистым». Так, по нашим данным (см. выше), в период 2006–2012 гг. зимовальные скопления хамсы у восточного побережья Крыма были смешанными, состоящими из представителей черноморской и азовской хамсы, при этом доля последней составляла в разные годы 55–98 % (средняя — 67,7 %). Другая возможная причина разницы в результатах могла быть связана с недостаточным объёмом материала наших коллег. Как следует из текста статьи, в их распоряжении было всего три выборки — из районов г. Керчи и мысов Такиль и Опук. В то же время в зимний сезон 2012/13 г. (09.11.2012 – 23.04.2013) мы проанализировали 43 выборки хамсы (по 100 экз.). Все выборки были смешанными, численное соотношение азовской и черноморской хамсы в них варьировало от 90 : 10 до 35 : 65, при этом азовская хамса преобладала более чем в 95 % случаев (41 выборка). Столь широкий диапазон изменчивости значений численного соотношения в выборках азовской и черноморской хамсы даёт основание предполагать наличие внутренней структурированности смешанных зимовальных скоплений, то есть в них представители разных форм сохраняют свою пространственную обособленность, а не распределяются просто случайным образом. Данные внутривидовые образования во многом напоминают описанные Н. В. Лебедевым в Азовском море элементарные популяции хамсы — «пространственно обособленные биологические внутривидовые группы рыб, состоящие из многочисленных особей, которые могут быть оконтурены в пространстве и наблюдаемы во времени» [6].

Заключение. С позиции выявленных изменений размерно-возрастной структуры, происходивших в 2010–2017 гг., современное состояние популяции хамсы следует признать благополучным. Об этом убедительно свидетельствуют многолетние положительные тренды показателей средней длины и среднего возраста, отражающие последовательное увеличение в составе популяции доли крупных особей — представителей возрастных классов 2+ и 3+. Непосредственной причиной данного преобразования размерно-возрастной структуры явилось появление в 2013, 2014 и 2015 гг. трёх урожайных поколений хамсы, на что указывает наличие тесной положительной корреляционной связи ($r = +0,65$) между относительной численностью сеголеток и средней длиной рыб, смещённой на два года вперёд. Вместе с тем, принимая во внимание резкое сокращение в 2016/17 и 2017/18 гг. относительной численности сеголеток, следует ожидать в 2018/19 г. значительного омоложения популяции, и, соответственно, измельчания хамсы.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Гришин А. Н. Особенности формирования зимовальных скоплений хамсы (*Engraulis encrasicolus*) у восточного побережья Крыма // *Морской экологический журнал*. 2014. Т. 13, № 1. С. 9–16. [Grishin A. N. Features of forming of winter accumulations of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) at the eastern coast of Crimea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2014, vol. 13, no. 1, pp. 9–16. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1320>
2. Зуев Г. В., Бондарев В. А., Мурзин Ю. Л., Новоселова Ю. В. Внутривидовая структурно-

- функциональная дифференциация зимующей у черноморского побережья Крыма хамсы и ее многолетняя динамика // *Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона* : материалы VIII Междунар. конф., Керчь, 20–23 июня 2012 г. Керчь : ЮгНИРО, 2012. Т. 1. С. 51–58. [Zuev G. V., Bondarev V. A., Murzin Yu. L., Novoselova Yu. V. Vnutrividovaya strukturno-funktsional'naya differentsiatsiya zimuyushchei u chernomorskogo poberezh'ya Kryma khamsy i ee mnogoletnyaya dinamika. In: *Sovremennye rybokhozyaistvennyye i ekologicheskie problemy Azovo-Chernomorskogo regiona* : materialy VIII Mezhdunar. konf., Kerch', 20–23 June, 2012. Kerch': YugNIRO, 2012, vol. 1, pp. 51–58. (in Russ.)]
3. Зуев Г. В., Бондарев В. А., Мурзин Ю. Л., Самотой Ю. В. Многолетняя и годовая изменчивость внутривидовой и биологической структуры хамсы *Engraulis encrasicolus* L. (Pisces: Engraulidae), зимующей у восточного побережья Крыма // *Морской экологический журнал*. 2014. Т. 13, № 2. С. 31–40. [Zuyev G. V., Bondarev V. A., Murzin U. L., Samotoy U. V. Long-term and annual variability of intraspecific and biological structures of anchovy *Engraulis encrasicolus* (L.) (Pisces: Engraulidae) wintered near the east coast of Crimea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2014, vol. 13, no. 2, pp. 31–40. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1340>
 4. Зуев Г. В., Гуцал Д. К., Репетин Л. Н., Салехова Л. П., Мельникова Е. Б., Бондарев В. А., Мурзин Ю. Л. Популяционная структура и условия формирования промыслового запаса хамсы *Engraulis encrasicolus* у побережья Крыма в осенне-зимний сезон 2007/2008 гг. // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 1. С. 42–53. [Zuyev G. V., Gutsal D. K., Repetin L. N., Salehova L. P., Melnikova E. B., Bondarev V. A., Murzin Y. L. Population structure and the factors of stock formation of the anchovy *Engraulis encrasicolus* near the Crimean coast in autumn-winter season 2007/2008. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 1, pp. 42–53. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/999>
 5. Зуев Г. В., Климова Т. Н. Многолетняя динамика репродуктивных показателей европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* L. (1758) и их связь с температурными условиями // *Морской биологический журнал*. 2017. Т. 2, № 2. С. 3–19. [Zuyev G. V., Klimova T. N. Long-term dynamic of reproductive performance of European anchovy *Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758 and its connection with temperature. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2017, vol. 2, no. 2, pp. 3–19. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.2.01>
 6. Лебедев Н. В. *Элементарные популяции рыб*. Москва : Пищевая промышленность, 1967. 212 с. [Lebedev N. V. *Elementarnye populyatsii ryb*. Moscow : Pishhevaya promyshlennost', 1967, 212 p. (in Russ.)]
 7. Морозов А. В. К методике расовых исследований вообще и воibly в частности // *Труды Волго-Каспийской рыбохозяйственной станции*. Саратов, 1932. 24 с. [Morozov A. V. K metodike rasovykh issledovaniy voobshche i vobly v chastnosti. *Trudy Volgo-Kaspiiskoi rybokhozyaistvennoi stantsii*. Saratov, 1932, 24 p. (in Russ.)]
 8. Правдин И. Ф. *Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных)* / под ред. П. А. Дрягина, В. В. Покровского ; 4-е изд., перераб. и доп. Москва : Пищевая промышленность, 1966. 376 с. [Pravdin I. F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestveno presnovodnykh)* / P. A. Dryagin, V. V. Pokrovsky (Eds). Moscow: Pishhevaya promyshlennost', 1966, 376 p. (in Russ.)]
 9. Репетин Л. Н. Пространственная и временная изменчивость температурного режима прибрежной зоны Чёрного моря // *Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых зон и комплексное исследование ресурсов шельфа* : сб. науч. тр. / НАН Украины, МГИ, ИГН, ОФ ИнБЮМ. Севастополь, 2012. Т. 1, вып. 26. С. 99–116. [Repetin L. N. Spatial and temporal variability of temperature regime in the Black Sea coastal zone. In: *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnykh i shel'fovyykh zon i kompleksnoe issledovanie resursov shel'fa* : sb. nauch. tr. / NAN Ukrainy, MGI, IGN, OF InBYuM. Sevastopol, 2012, vol. 1, iss. 26, pp. 99–116. (in Russ.)]
 10. Сказкина Е. П. Различия азовской и черноморской хамсы по отолидам // *Вопросы икhtiологии*. 1965. Т. 5, вып. 4 (37). С. 600–605. [Skazkina E. P. Razlichie azovskoi i chernomorskoi khamsy po otolitam. *Voprosy ikhtiologii*, 1965, vol. 5, iss. 4 (37), pp. 600–605. (in Russ.)]
 11. Чашин А. К., Дубовик В. Е., Негода С. А. Воздействие желетельных гидробионтов-вселенцев на популяции азовских пелагических рыб

- и перспективы промысла // *Рибне господарство України*. 2011. № 1. С. 10–18. [Chashchin A. K., Dubovik V. E., Negoda S. A. Vozdeistvie zhelelykh gidrobiontov-vselentsev na populyatsii azovskikh pelagicheskikh ryb i perspektivy promysla. *Rybne hospodarstvo Ukrainy*, 2011, vol. 1, pp. 10–18. (in Russ.)]
12. Юнева Т. В., Забелинский С. А., Никольский В. Н., Щепкина А. М., Бат Л., Кая Я., Сейхан К., Шулман Г. Е. Идентификация азовской и черноморской хамсы в Чёрном море у берегов Украины и Турции в промысловый период 2006–2012 гг. на основе содержания в фосфолипидах декозагексаеновой кислоты // *Морской экологический журнал*. 2014. Т. 13, № 2. С. 82–89. [Yuneva T. V., Zabelinsky S. A., Nikolsky V. N., Shchepkina A. M., Bat L., Kaya Ya., Seyhan K., Shulman G. E. Identification of the Azov and Black Sea anchovy in the Black Sea off the coast of Ukraine and Turkey during fishing period 2006–2012 years based on the content of docosahexaenoic fatty acid in phospholipids. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2014, vol. 13, no. 2, pp. 82–89. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1348>
 13. Яблоков А. В. *Популяционная биология*. Москва : Высшая школа, 1987. 303 с. [Yablokov A. V. *Populyatsionnaya biologiya*. Moscow: Vysshaya shkola, 1987, 303 p. (in Russ.)]
 14. *Black Sea assessments* (STECF-15-16). (Oct. 2015). Cardinale M., Damalas D. (Eds). Luxembourg: EU Publ., 2015, 278 p. (Sci., Techn. and Econom. Comm. for Fish. STECF).
 15. Ivanova P. P., Dobrovlov I. S., Bat L., Kideys A. E., Nikolsky V. N., Yuneva T. V., Shchepkina F. M., Shulman G. E. Application of esterase polymorphism to specify population genetic structure of *Engraulis encrasicolus* (Pisces: Engraulidae) in the Black and Azov Seas. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 4, pp. 45–52. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1308>
 16. Chashchin A., Shlyakhov V. A., Dubovik V. E., Negoda S. Stock assessment of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in Northern Black Sea and Sea of Azov. In: *Progressive Engineering Practices in Marine Resource Management* / I. Zlateva, V. Raykov, N. Nycolov (Eds). Hertshey, PA: IGI Global, 2015, ch. 6, pp. 209–243. <http://doi.org/10.4018/978-1-4666-8333-4.ch006>

**MODERN STATE OF THE POPULATION OF THE EUROPEAN ANCHOVY
ENGRAULIS ENCRASICOLUS (L.) (PISCES: ENGRAULIDAE)
WINTERING OFF THE COAST OF THE EASTERN CRIMEA
AND THE NORTH CAUCASUS**

G. V. Zuyev

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: zuev-ger@yandex.ru

European anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) is one of the most abundant fish species in the Sea of Azov – Black Sea basin. Anchovy is the main commercial species in the region. In recent decades the share of anchovy catch has reached 80–85 %. The species is represented by two forms – Black Sea anchovy and Sea of Azov anchovy. One of the most important aims of modern research is to assess the state of anchovy population and to forecast its possible changes under the influence of various natural and anthropogenic factors. The results of studying the long-term (2010/11–2017/18) dynamics of the length-age structure and the intraspecific composition of anchovy wintering off the coast of the Eastern Crimea and the North Caucasus are presented. Totally 138 fish samples from trawl catches of fishing vessels were studied. Standard length of 44 202 specimens was measured with accuracy of 0.1 cm. The age of 1162 specimens was determined. Length-age key was compiled. The intraspecific identification of European anchovy was determined using otolith index (method of Skazkina). As indicators of the length-age structure, the average length and average age, distribution (number ratio of representatives of different length groups and age classes) were studied. Positive trends of the average length and the average age of anchovy were found, reflecting an increase of the proportion of large (> 9.5 cm) individuals in the population – three yearlings (2+) and four yearlings (3+). In the long-term plan the average length of the anchovy increased from 8.06 to 9.09 cm. At the same time the relative number of small (< 7.5 cm) individuals decreased almost 4 times (from 22.5 to 5.7 %), and the share of large individuals increased almost 6 times (from 5.7 to 33 %). The average

age increased from 1.64 to 1.98 year. On the one hand, it was due to a nearly 3-fold reduction (from 7.1 to 2.6 %) in the relative number of young-of-the-year individuals (0+) and 1.5-fold reduction (from 72.6 to 47.7 %) of yearlings (1+). On the other hand, it was due to 2.4- and 4.3-fold increase in the relative number of three yearlings (2+) and four yearlings (3+), respectively. The appearance of abundant year class in 2013, 2014 and 2015 was the immediate reason of these changes. The intraspecific determination of the anchovy was found, Sea of Azov and Black Sea forms were identified. In the long-term plan their quantitative redistribution was shown. So, in 2010/11–2013/14 Sea of Azov form dominated in mixed wintering aggregations. Its average share was 58.5 %, with the share varying from 55 to 63 %. Average share of Black Sea form did not exceed 41.5 %, with the share varying from 37 to 45 %. However, in 2014/15 the number ratio of Sea of Azov and Black Sea forms changed to the opposite – with Black Sea anchovy dominating. Its share increased to 53 %, and in subsequent years ranged from 52 to 63 %, with average value of 56 %. The results obtained are in full accordance with the hypothesis of intraspecific structure reorganization of anchovy because of the change in climatic conditions (general regional warming). Earlier we suggested this hypothesis based on the results of research of long-term (1999–2010) structure dynamics of anchovy wintering off the western coast of Crimea. According to this hypothesis, in 1999–2004 Sea of Azov anchovy dominated in wintering aggregations with average share 66.7 % of the total number, with the share varying from 56 to 87 % in different years. The average share of Black Sea anchovy in that period did not exceed 33.3 %, with the share varying from 13 to 44 % in different years. In 2005 the ratio of two forms changed to the opposite. Black Sea anchovy dominated. In 2005–2010 its share was 76.7 % on average, varying in different years from 57 to 88 %. Apparently, the reorganization of the anchovy intraspecific structure should be considered as ecological adaptation of this species, ensuring more perfect adaptability to changing environmental conditions, in particular, to the water temperature. Sea of Azov anchovy and Black Sea anchovy are “temperature races”. Sea of Azov anchovy is resistant to lower reproductive temperature, Black Sea anchovy – to higher one. From the standpoint of the occurred changes in the length-age structure, the current state of anchovy population can be considered as quite good. However, taking into account the sharp decline of relative number of young-of-the-year individuals (0+) in 2016 and 2017, significant rejuvenescence of the population, and consequently anchovy length decrease should be expected in the nearest future.

Keywords: length-age structure, long-term dynamics, otolith index, Black Sea anchovy, Sea of Azov anchovy, intraspecific composition

УДК 582.26/.27:628.193:581.526.323(262.54)

ИНДИКАТОРНЫЕ МИКРОВОДОРОСЛИ БЕНТОСА В ОЦЕНКЕ СТЕПЕНИ ОРГАНИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВОД НА ПРИМЕРЕ КРЫМСКОГО ПРИБРЕЖЬЯ АЗОВСКОГО МОРЯ

© 2019 г. Л. И. Рябушко¹, А. В. Бондаренко¹, С. С. Барина²

¹Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Россия

²Институт эволюции Университета Хайфы, Хайфа, Израиль
E-mail: larisa.ryabushko@yandex.ua

Поступила в редакцию 09.07.2018; после доработки 10.04.2019;
принята к публикации 25.09.2019; опубликована онлайн 30.09.2019.

Приведены данные по исследованию микрофитобентоса крымского побережья Азовского моря на 17 станциях в заливе Сиваш (восточный и западный), б. Камыш-Бурунская (г. Керчь) и бухтах м. Казантип в течение 2005–2006, 2008–2011 и 2014 гг. Обнаружено 200 видов и внутривидовых таксонов микроводорослей, относящихся к 77 родам. Среди них выделено 78 видов — индикаторов сапробности с известными биоиндикационными свойствами органического загрязнения вод (относящихся к цианобактериям — 17 %, к диатомовым водорослям — 83 %), с использованием которых проведён анализ по экотопам и районам исследования. В составе микроводорослей ведущее место (31 вид) принадлежит индикаторной группе бетамезосапробионтов — показателей III класса качества вод с умеренным органическим загрязнением с индексом сапробности $S = 2,0$. Второе место (10 видов) занимает группа олигосапробионтов — показателей II класса качества вод, которая является типичной для природных чистых вод с индексом $S = 1,0$. Установлено, что в изученном регионе отсутствуют негативные для биоты изменения качества вод, что свидетельствует о том, что антропогенное воздействие не превышает самовосстановительного потенциала морской экосистемы. Между тем наличие в бентосных сообществах видов — индикаторов IV класса качества вод (17–21 %) указывает на постоянный приток органических веществ, которые постепенно утилизируются живой составляющей прибрежных экосистем. Обсуждаются сравнительные данные по соотношению состава индикаторных видов микроводорослей Азовского моря с таковыми в других морях умеренных широт.

Ключевые слова: микроводоросли, микрофитобентос, сапробность, класс качества вод, Крым, Азовское море

Азовское море — уникальный водоём, который считают самым континентальным и мелководным морем в мире. Оно характеризуется резким изменением солёности в различных своих регионах и значительными колебаниями температуры воды. Надёжными биоиндикаторами экологического состояния водоёмов служат микроводоросли [1, 2, 12, 18, 19, 24]: по их флористическим, количественным и продукционным характеристикам, а также по данным их отношения к солёности и сапробности воды можно оценивать состояние водных экосистем.

В настоящее время к наиболее изученным группам бентали Азовского моря относятся диатомовые водоросли и цианобактерии [15]. Его микрофитобентос исследован неравномерно и недостаточно [3, 4, 5, 7, 8, 15, 16, 23]. Последние данные свидетельствуют о том, что в крымском мелководье Азовского моря существует единый эколого-флористический комплекс видов микроводорослей фитопланктона и микрофитобентоса [3], аналогичный таковому для побережья Чёрного моря [12].

К важной экологической характеристике качества вод водоёмов относится показатель солёности как одного из абиотических факторов. Система оценки сапробности водоёмов по индикаторным видам микроводорослей, детально разработанная для пресных вод, за последнее время была усовершенствована [1, 18] и сейчас широко используется при анализе разнообразного материала, однако для морских микроводорослей подобные сведения остаются отрывочными и достаточно скудными. Этот методический подход слабо и ограниченно информационно представлен в работах по изучению микроводорослей бентоса Азовского, Чёрного и Японского морей, а также египетского побережья Средиземного моря [2, 3, 4, 5, 12, 13, 25]. В некоторых из этих публикаций приведены данные по массовым видам бентосных диатомовых водорослей, характеризующих ацидификацию вод и указывающих на преобладание в изученных биотопах алкалофильных видов с отдельными индифферентными формами. При этом следует учитывать тот факт, что в морях, в отличие от пресных водоёмов, рН изменяется слабо, а значит, при характеристике качества вод с использованием микроводорослей данными рН можно пренебречь.

Противоречивость и ограниченность сведений о валидном систематическом статусе некоторых видов донных микроводорослей и их экологической характеристике, недостаточность количественных данных по сезонной динамике распределения популяций и сообществ микрофитобентоса в разных экотопах моря, а также отсутствие разработанной шкалы сапробности для целей биоиндикации и оценки экологической обстановки в локальных акваториях, включая особо охраняемые природные территории, свидетельствуют о необходимости и целесообразности сочетания разных методов и подходов. Особенно важным, актуальным и перспективным является анализ микрофитобентоса морской среды с различным уровнем органического загрязнения. В связи с вышеизложенным назрела необходимость использовать полученные данные по изучению донных микроводорослей, топически тесно связанных с субстратом, для оценки качества морских вод.

Цель работы — проанализировать альгологические, экологические и биоиндикационные характеристики микроводорослей бентоса в различных экотопах и районах исследования крымского побережья Азовского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для анализа альгологических, экологических и биоиндикационных характеристик микрофитобентоса крымского побережья Азовского моря послужили пробы, собранные на 17 станциях (рис. 1) в течение 2005–2006, 2008–2011 и 2014 гг. на глубине 0,3–1,5 м в трёх мелководных акваториях: I — залив Сиваш (45°93′ с. ш., 34°46′ в. д.), II — Керченский пролив (45°29′ с. ш., 36°42′ в. д.), III — м. Казантип, включая бухты Казантипского заповедника (45°28′ с. ш., 35°52′ в. д.). Всего за период исследования в разные сезоны собрано и обработано 229 проб микрофитобентоса (в I районе — 55, во II — 50, в III — 124), охватывающих следующие экотопы: эпилитон, эпифитон и рыхлые грунты [3]. Рыхлые грунты в исследованных районах представлены смесью песка, ила и ракуши; микроводоросли входят в смешанные сообщества эпипелона, эпипсаммона и ракуши.

Солёность воды в районе I составляла 34–46‰, во II — 13–15‰, в III — 11,5‰.

Температура воды за период проведения работ варьировала от –0,5 °С (февраль) до +29 °С (август). Исследование объектов проводили в световых микроскопах «БИОЛАМ-212» и Axioskop 40 (Carl Zeiss) при увеличении в диапазоне от ×400 до ×1000 с окуляром 10 и объективами 40, 90 и 100 соответственно [12]. Для определения размеров морфологических структур клеток микроводорослей применяли программу AxioVisionRel. 4.6. При анализе биоиндикационных характеристик микроводорослей и при их таксономической идентификации использовали литературные источники [1, 6, 11, 13, 14, 15, 18, 21, 22, 23, 24].

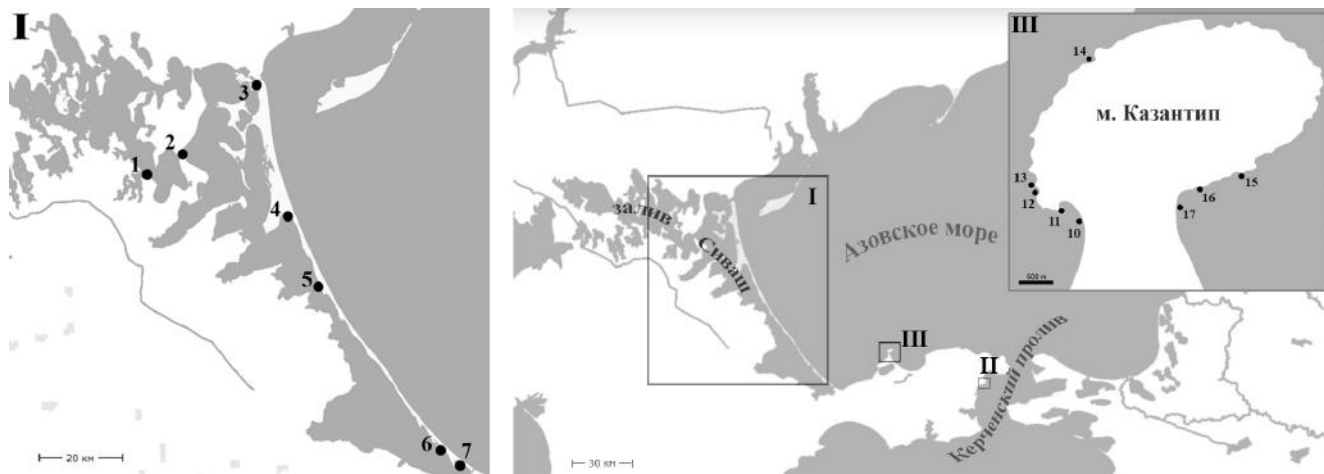


Рис. 1. Карты районов исследования (I–III) и станции (1–17) отбора проб микрофитобентоса крымского побережья Азовского моря: I — залив Сиваш (западный и восточный) (50 проб); II — Керченский пролив (станции 8, 9), б. Камыш-Бурунская (55 проб); III — бухты мыса Казантип (124 пробы)

Fig. 1. Maps of the studied regions (I–III) and microphytobenthos sampling stations (1–17) in Crimean coastal waters of the Sea of Azov: I – Sivash Gulf (Western and Eastern) (50 samples); II – Kerch Strait (stations 8, 9), Kamysh-Burunskaya Bay (55 samples); III – bays of Kazantip Cape (124 samples)

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате исследований составлен общий список водорослей микрофитобентоса, обитающих в разных экотопах трёх районов крымского побережья Азовского моря (рис. 1). Обнаружено 200 видов и внутривидовых таксонов микроводорослей, относящихся к 77 родам из 5 отделов: Cyanoprokaryota (32), Bacillariophyta (157), Dinophyta (7), Haptophyta (3) и Chlorophyta (1) — с преобладанием диатомовых (78 %) [3]. Отмечено 64 % бентосных, 19 % бенто-планктонных и 17 % планктонных видов. Относительно высокая доля планктонных водорослей обусловлена, по-видимому, мелководностью районов исследования.

Классификация видового состава микроводорослей по их отношению к солёности воды показала, что при разных её значениях в крымском побережье Азовского моря преобладают морские виды микроводорослей: в I районе — 48 %, во II — 41 %, в III — 35 %. В то же время заметный вклад вносят пресноводные и пресноводно-солонатоводные виды (рис. 2).

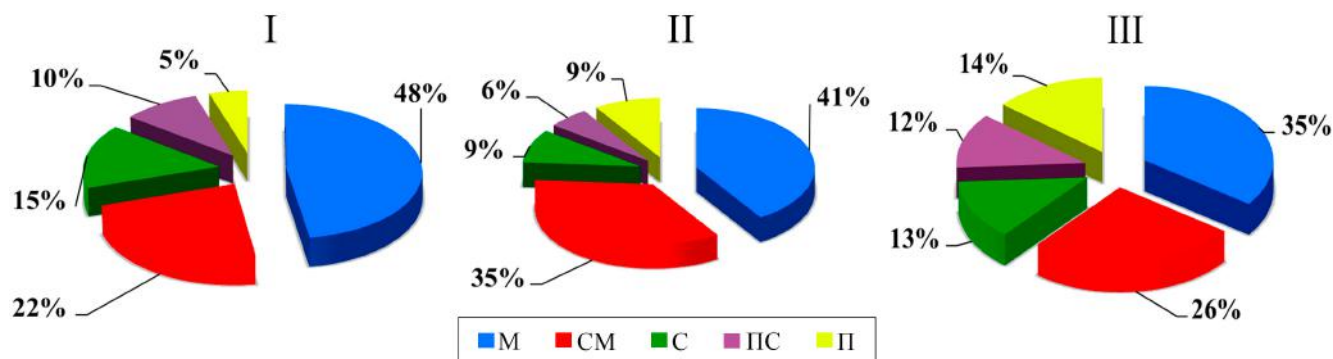


Рис. 2. Процентное соотношение экологических групп водорослей микрофитобентоса в зависимости от солёности воды. М — морские, CM — солонатоводно-морские, С — солонатоводные, ПС — пресноводно-солонатоводные, П — пресноводные формы в разных регионах крымского побережья Азовского моря: I — залив Сиваш (западный и восточный); II — б. Камыш-Бурунская; III — бухты мыса Казантип

Fig. 2. The percentage of ecological groups of the microphytobenthos algae, depending on the water salinity. М – marine, CM – brackish marine, С – brackish, ПС – freshwater-brackish, П – freshwater forms in different regions of Crimean coastal waters of the Sea of Azov: I – Sivash Gulf (Western and Eastern); II – Kamysh-Burunskaya Bay; III – bays of Kazantip Cape

В результате анализа биоиндикационных характеристик микроводорослей исследованных районов крымского побережья Азовского моря из общего количества обнаруженных видов нами выбрано 78 видов — индикаторов сапробности, для которых известны индексы их отношения к органическому загрязнению (табл. 1). Отметим, что в основном индексы сапробности указаны для микроводорослей из пресных водоёмов. Упомянутые выше водоросли принадлежат к 2 отделам и 39 родам; из них 13 видов относятся к цианобактериям (17 % общего количества) и 65 видов — к диатомовым (83 %). По экотопам обитания отмечено: в эпифитоне — 62 вида, эпилитоне — 36, рыхлых грунтах (ил, песок, ракуша) — 46. По регионам исследования: в заливе Сиваш — 43 вида, Керченском проливе — 37, у мыса Казантип — 51 (табл. 1).

Таблица 1. Видовой состав микроводорослей — индикаторов сапробности в исследованных экотопах и районах крымского побережья Азовского моря

Table 1. Species composition of microalgae – the saprobity indicators in the studied ecotopes and regions of Crimean coastal waters of the Sea of Azov

Taxa	ЭФ	ЭЛ	Р	СИБ	КБ	КАЗ	Sapro	S
CYANOPROKARYOTA								
<i>Aphanocapsa incerta</i> (Lemmermann) G. Cronberg & Komárek, 1994	+	–	–	–	–	+	β	2,2
<i>Aphanothece stagnina</i> (Sprengel) A. Braun, 1863	+	+	+	+	–	+	β - α	2,4
<i>Leptolyngbya foveolara</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek, 1988	+	–	–	–	–	+	β - α	2,4
<i>Leptolyngbya fragilis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek, 1988	+	–	+	+	–	–	β - o	1,7
<i>Lyngbya aestuarii</i> Liebman ex Gomont, 1892	+	–	–	+	–	–	o	1,3
<i>Merismopedia glauca</i> (Ehrenberg) Kützing, 1845	–	–	+	+	–	–	β - o	1,75
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing, 1846	+	+	+	–	–	+	β	2,1
<i>Microcystis pulverea</i> (H. C. Wood) Forti, 1907	+	–	+	–	–	+	o - β	1,5
<i>Microcystis wesenbergii</i> (Komárek) Komárek ex Komárek, 2006	+	–	+	–	+	+	o - α	1,9
<i>Nodularia harveyana</i> Thuret ex Bornet & Flahault, 1886	+	–	–	–	–	+	o	1,2
<i>Phormidium breve</i> (Kützing ex Gomont) Anagnostidis & Komárek, 1988	+	–	–	+	–	–	α	3,1
<i>Pleurocapsa minor</i> Hansgirg, 1891	–	+	–	–	+	–	x - o	0,5
<i>Spirulina tenuissima</i> Kützing, 1836	+	–	+	+	–	+	o - β	1,4
BACILLARIOPHYTA								
<i>Achnanthes brevipes</i> C. Agardh, 1824	+	+	+	+	+	+	β	2,0
<i>Amphora ovalis</i> (Kützing) Kützing, 1844	–	–	+	+	–	+	o - β	1,5
<i>Bacillaria paxillifera</i> (O. F. Müller) Hendey, 1951	+	+	+	–	+	+	β	2,3
<i>Cocconeis costata</i> Gregory, 1855	+	+	+	–	+	+	β	2,0
<i>Cocconeis disculus</i> (Schumann) Cleve, 1882	+	+	+	+	+	+	o - x	0,7
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehrenberg, 1838	+	–	–	+	–	–	o - α	1,8
<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>intermedia</i> (Héribaud-Joseph & M. Peragallo) Cleve, 1895	+	+	+	+	+	+	o - β	1,4
<i>Cocconeis scutellum</i> Ehrenberg, 1838	+	+	+	+	+	+	β	2,0
<i>Ctenophora pulchella</i> (Ralfs ex Kützing) D. M. Williams & Round, 1986	–	–	+	–	+	–	β	2,3
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reimann & J. C. Lewin, 1964	+	+	–	–	+	+	β	2,0
<i>Diatoma tenuis</i> C. Agardh, 1812	+	+	–	–	–	+	o	1,3
<i>Diatoma vulgare</i> Bory de Saint-Vincent, 1824	+	–	–	–	–	+	β	2,2
<i>Diploneis didyma</i> (Ehrenberg) Ehrenberg, 1839	–	–	+	–	–	+	β	2,0

Продолжение на следующей странице...

Taxa	ЭФ	ЭЛ	Р	СИБ	КБ	КАЗ	Sapro	S
<i>Entomoneis alata</i> (Ehrenberg) Ehrenberg, 1845	-	-	+	+	-	-	β	2,0
<i>Entomoneis paludosa</i> (W. Smith) Reimer, 1975	+	+	+	-	+	+	β - α	2,5
<i>Fallacia pygmaea</i> (Kützing) A. J. Stickle & D. G. Mann, 1990	-	+	-	-	+	-	α - o	2,7
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières, 1825	+	+	+	-	+	+	β - o	1,6
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton, 1869	+	-	-	-	+	+	o - β	1,5
<i>Fragilariforma virescens</i> (Ralfs) D. M. Williams & Round, 1988	+	+	+	-	+	+	x - o	0,4
<i>Gyrosigma fasciola</i> (Ehrenberg) J. W. Griffith & Henfrey, 1856	-	-	+	+	-	-	o	1,0
<i>Gyrosigma scalproides</i> (Rabenhorst) Cleve, 1894	+	-	+	+	-	+	β	2,2
<i>Gyrosigma wansbeckii</i> (Donkin) Cleve, 1894	-	-	+	+	-	-	β	2,0
<i>Halamphora acutiuscula</i> (Kützing) Levkov, 2009	+	+	+	-	+	+	β	2,0
<i>Halamphora coffeaeformis</i> (C. Agardh) Levkov, 2009	+	+	+	+	+	+	α	3,0
<i>Hippodonta capitata</i> (Ehrenberg) Lange-Bertalot, Metzeltin & Witkowski, 1996	-	+	+	-	-	+	β	2,1
<i>Hyalodiscus scoticus</i> (Kützing) Grunow, 1879	+	-	-	-	+	-	β	2,0
<i>Mastogloia smithii</i> Thwaites ex W. Smith, 1856	+	-	+	+	-	+	o	1,3
<i>Melosira lineata</i> (Dillwyn) C. Agardh, 1824	+	-	-	-	+	-	o - α	1,8
<i>Melosira moniliformis</i> var. <i>moniliformis</i> (O. F. Müller) C. Agardh, 1824	+	+	+	+	+	+	β	2,0
<i>Melosira moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i> (Grunow) Hustedt, 1927	+	-	-	-	+	-	β	2,0
<i>Navicula cryptocephala</i> Kützing, 1844	+	-	-	+	-	-	β	2,1
<i>Navicula digitoradiata</i> (Gregory) Ralfs, 1861	+	+	-	+	+	+	β	2,0
<i>Navicula peregrina</i> (Ehrenberg) Kützing, 1844	+	-	+	+	+	+	o - β	1,5
<i>Navicula radiosa</i> Kützing, 1844	+	-	-	+	-	-	o	1,3
<i>Navicula salinarum</i> Grunow, 1880	+	+	-	+	-	+	β	2,1
<i>Navicula veneta</i> Kützing, 1844	+	+	-	-	-	+	α - o	2,7
<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow, 1862	+	-	-	-	+	-	β	2,1
<i>Nitzschia dissipata</i> (Kützing) Rabenhorst, 1860	+	-	+	+	+	+	β - o	1,7
<i>Nitzschia gracilis</i> Hantzsch, 1860	+	-	+	+	-	-	o - α	1,8
<i>Nitzschia holsatica</i> Hustedt, 1930	+	-	+	+	-	-	β	2,3
<i>Nitzschia lanceolata</i> W. Smith, 1853	+	+	+	-	+	+	β	2,0
<i>Nitzschia linearis</i> W. Smith, 1853	+	-	-	-	+	-	β - o	1,7
<i>Nitzschia obtusa</i> W. Smith, 1853	+	+	-	+	+	+	β - α	2,4
<i>Nitzschia recta</i> Hantzsch ex Rabenhorst, 1862	+	-	-	+	-	-	o - β	1,5
<i>Nitzschia scalpelliformis</i> Grunow, 1880	+	-	-	-	-	+	β	2,0
<i>Nitzschia sigma</i> (Kützing) W. Smith, 1853	+	+	+	+	+	+	α	3,0
<i>Nitzschia sigmoidea</i> (Nitzsch) W. Smith, 1853	+	+	+	+	+	+	β - α	2,5
<i>Nitzschia vermicularis</i> (Kützing) Hantzsch, 1860	+	+	-	+	-	+	β	2,2
<i>Odontella aurita</i> (Lyngbye) C. Agardh, 1832	-	+	+	+	+	-	β	2,0
<i>Planothidium delicatulum</i> (Kützing) Round & Bukhtiyarova, 1996	+	-	-	+	-	-	β	2,0
<i>Planothidium hauckianum</i> (Grunow) Round & Bukhtiyarova, 1996	+	-	-	-	-	+	o	1,0
<i>Pleurosigma angulatum</i> (J. T. Queckett) W. Smith, 1852	+	-	+	+	+	+	β	2,0
<i>Pleurosigma elongatum</i> W. Smith, 1852	+	+	+	+	+	+	β	2,0
<i>Pseudostaurosira brevistriata</i> (Grunow) D. M. Williams & Round, 1987	+	+	-	-	-	+	o	1,2

Продолжение на следующей странице...

Taxa	ЭФ	ЭЛ	P	СИВ	КБ	КАЗ	Sapro	S
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C. Agardh) Lange-Bertalot, 1980	+	+	+	–	–	+	<i>o-a</i>	1,9
<i>Rhopalodia gibberula</i> (Ehrenberg) O. F. Müller, 1899	–	–	+	+	–	–	β	2,0
<i>Rhopalodia musculus</i> (Kützing) O. F. Müller, 1899	–	–	+	+	–	–	<i>o</i>	1,0
<i>Skeletonema subsalsum</i> (Cleve-Euler) Bethge, 1928	+	–	–	–	–	+	<i>o</i>	1,0
<i>Surirella ovalis</i> Brébisson, 1838	+	–	+	+	–	+	α	3,0
<i>Tabularia fasciculata</i> (C. Agardh) D. M. Williams & Round, 1986	+	–	–	–	–	+	$\beta-\alpha$	2,5
<i>Tabularia parva</i> (Kützing) Williams & Round, 1986	+	+	+	+	+	+	α	3,0
<i>Tryblionella acuminata</i> W. Smith, 1853	+	+	–	+	+	–	$\alpha-o$	2,9
<i>Tryblionella apiculata</i> Gregory, 1857	–	–	+	+	–	–	$\alpha-o$	2,7
<i>Tryblionella hungarica</i> (Grunow) Frenguelli, 1942	+	+	+	+	+	+	$\alpha-o$	2,9
<i>Tryblionella levidensis</i> W. Smith, 1856	–	+	+	–	+	+	$\alpha-o$	2,6
Итого:	62	36	46	43	37	51	–	–

Примечание: экотопы: ЭФ — эпифитон; ЭЛ — эпилитон; P — рыхлые грунты. Районы исследования: СИВ — залив Сиваш; КБ — бухта Камыш-Бурунская (г. Керчь); КАЗ — бухты мыса Казантип. Сапробность: Sapro — зона самоочищения; S — видовой индекс сапробности по Sládeček [1, 24]. Названия индикаторных групп указаны в табл. 2

Note: ecotopes: ЭФ – epiphyton; ЭЛ – epilithon; P – loose soil. Studied regions: СИВ – Sivash Gulf; КБ – Kamysh-Burunskaya Bay (Kerch); КАЗ – bays of Kazantip Cape. Saprobity: Sapro – self-cleaning zone; S – species saprobity index according to Sládeček [1, 24]. Indicator group names are listed in table 2

Во флоре микроводорослей зарегистрировано наибольшее число индикаторных видов (31), принадлежащих к группе бетамезосапробионтов — показателей умеренного органического загрязнения вод с индексом $S = 2,0$. Второе место занимает группа олигосапробионтов (10 видов), которая является типичной для природных чистых водоёмов с $S = 1,0$ (табл. 2).

На основе характеристик сапробности микроводорослей (согласно шкале Европейского союза [19]) для каждого из трёх исследованных типов субстратов крымского побережья Азовского моря установлено процентное соотношение видов-индикаторов, характеризующих 4 класса качества вод по их сапробности (табл. 2). Результаты анализа распределения по исследованным экотопам видов

Таблица 2. Распределение индикаторных групп микроводорослей и их сапробность по классу качества вод в крымских прибрежных водах Азовского моря, согласно цветовому коду стандартной шкалы Европейского союза (ЕС)

Table 2. Distribution of microalgae indicator groups and their saprobity by Water Quality Class in Crimean coastal waters of the Sea of Azov, according to European Union (EC) color code

Класс качества воды	Цветовой код (ЕС)	Групповой специфический индекс, s	Сапробность индикаторных групп	Количество индикаторных таксонов
1	Голубой	$x-o$ — 0,4	Ксено-олигосапробионт	1
2	Зелёный	$o-x$ — 0,6	Олиго-ксеносапробионт	1
2	Зелёный	$x-o$ — 0,5	Ксено-бетамезосапробионт	1
2	Зелёный	o — 1,0	Олигосапробионт	10
2	Зелёный	$o-\beta$ — 1,4	Олиго-бетамезосапробионт	7
3	Жёлтый	$\beta-o$ — 1,6	Бета-олигосапробионт	5
3	Жёлтый	$o-a$ — 1,8	Олиго-альфамезосапробионт	5
3	Жёлтый	β — 2,0	Бетамезосапробионт	31
3	Жёлтый	$\beta-\alpha$ — 2,4	Бета-альфамезосапробионт	6
4	Оранжевый	$\alpha-o$ — 2,6	Альфа-олигосапробионт	6
4	Оранжевый	α — 3,0	Альфамезосапробионт	5

микроводорослей — индикаторов органического загрязнения практически не выявили резких различий, поскольку в сообществах в основном присутствуют виды — индикаторы III класса качества вод, характеризующие умеренное загрязнение (рис. 3). Между тем на илистых грунтах, в отличие от других субстратов, отмечено увеличение количества видов — индикаторов IV класса (высокая степень загрязнения вод).

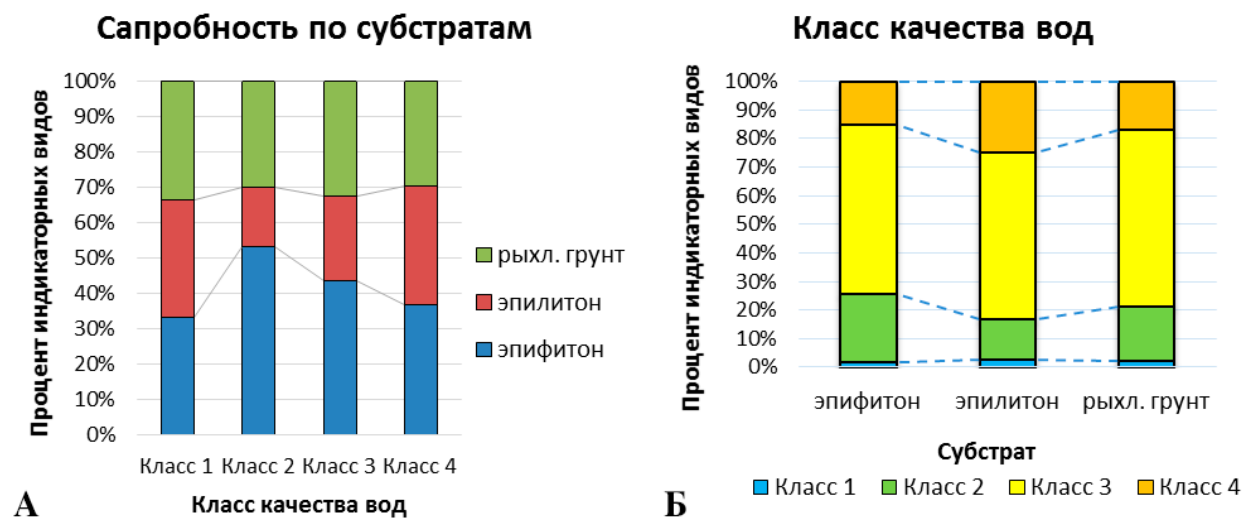


Рис. 3. Процентное соотношение микроводорослей — индикаторов сабробности (А) в зависимости от класса качества вод (Б) в разных экотопах крымского побережья Азовского моря

Fig. 3. The percentage of microalgae species – the saprobity indicators (A) depending on the Water Quality Class (B) in different ecotopes of Crimean coastal waters of the Sea of Azov

В целом в прибрежных сообществах не прослеживается чёткой специфичной приуроченности каких-либо групп видов — индикаторов сабробности к тому или иному субстрату, что, возможно, объясняется тем, что в прибрежной зоне, особенно на мелководье, воды постоянно перемешиваются во время штормов, ветров, течений, сгонно-нагонных явлений в море, поэтому между разными экотопами происходит регулярное перераспределение органических веществ.

Результат сравнительного анализа распределения индикаторных видов по классам качества вод в исследованных районах показал, что доминирующей группой являются бетамезосапробионты, или индикаторы III класса качества вод (рис. 4).

Отметим, что в акваториях у м. Казантип и залива Сиваш отмечена высокая доля видов, характеризующих II класс качества вод (показатели относительно чистых вод), — 26 и 25 % соответственно. В б. Камыш-Бурунская (г. Керчь) обнаружено максимальное число видов — индикаторов III класса качества вод (63 %) при минимальной доле видов II класса (13 %). Вклад видов — показателей IV класса в состав микрофитобентоса бухт м. Казантип составлял 17 %, залива Сиваш и б. Камыш-Бурунская — 20 и 21 % соответственно. Таким образом, акватории заповедника м. Казантип могут быть оценены как более чистые, чем акватории других исследованных районов. Присутствие здесь видов микроводорослей, характерных для загрязнённых вод, указывает на постоянное поступление органических веществ, что связано, вероятно, с функционированием многочисленных объектов рекреации, расположенных с двух сторон заповедного комплекса. Подтверждением данного предположения служит факт массового развития бета- и альфамезосапробионтов в эпифитоне и эпилитоне побережья м. Казантип в конце лета [3]. В заливе Сиваш высокий процент видов, характерных для загрязнённых органикой вод, объясняется, скорее, естественными факторами, чем антропогенной нагрузкой, поскольку здесь залегают илы, представляющие собой смесь минеральных и органических веществ и местами достигающие толщины 5 м.

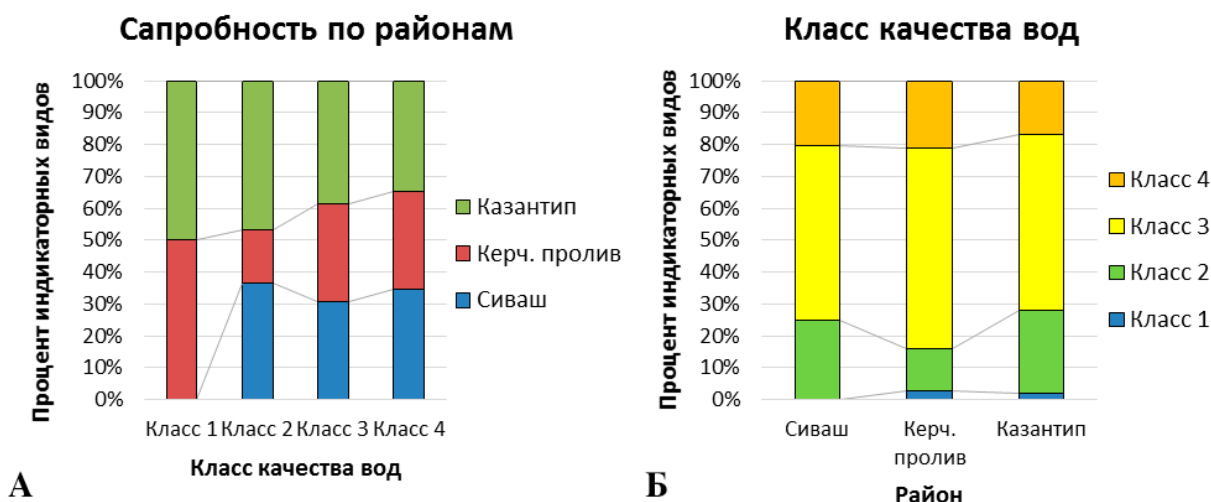


Рис. 4. Процентное соотношение микроводорослей — индикаторов сабробности (А) в зависимости от класса качества вод (Б) в исследованных районах крымского побережья Азовского моря

Fig. 4. The percentage of microalgae species — the saprobity indicators (A) depending on the Water Quality Class (B) in the studied regions of Crimean coastal waters of the Sea of Azov

В целом в крымском побережье Азовского моря во всех экотопах и районах исследования отмечены микроводоросли — индикаторы органического загрязнения вод с широким диапазоном варьирования индекса сабробности S (от 0,4 до 3,0) с преобладанием видов — показателей III класса качества вод, соответствующих средней степени загрязнения водоёмов. Акватории крымского побережья Азовского моря можно оценить как умеренно загрязнённые и отнести к мезотрофным водам, что обусловлено, вероятно, отсутствием здесь влияния крупных портов и промышленных объектов. Наличие в бентосных сообществах видов — индикаторов IV класса качества вод указывает на постоянный приток органического вещества, которое постепенно утилизируется живой составляющей прибрежных экосистем.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для сравнительного анализа индикаторных видов микроводорослей при использовании их в целях биоиндикации качества вод привлечены, наряду с собственными данными по микрофитобентосу различных экотопов в разных морях, литературные сведения по фитопланктону, поскольку многие авторы в планктоне указывают и бентосные виды. Ниже приведём ряд примеров в трактовке подобного материала по методу Пантле — Бука в модификации Sládeček [24] и с учётом класса качества вод (см. табл. 1, 2).

Азовское море. Результат предварительного анализа степени загрязнения побережья восточной части моря показал, что некоторые акватории региона соответствуют преимущественно III классу качества вод в диапазоне S от 1,48 до 2,26 (по данным Г. В. Ковалёвой [7]), либо IV классу по европейскому стандарту (по данным С. С. Бариновой с соавторами [19]). В планктоне и бентосе отмечен 41 таксон диатомовых водорослей и цианобактерий [7], которые являются общими с указанными в табл. 1. Преобладала группа бетамезосапробионтов (46 %).

Из 64 таксонов микроводорослей, обнаруженных в эпибиозе гидроидного полипа *Garveia franciscana* (Torrey, 1902), одного из преобладающих видов в обрастании гидротехнических сооружений и системы водоснабжения металлургического комбината «Азовсталь» в Таганрогском заливе [9], 15 видов диатомовых являлись общими с перечисленными в табл. 1. Доминировали бетамезосапробионты (5 видов) и альфамезосапробионты (3 вида) — показатели II–IV класса качества вод. В перифитоне Таганрогского залива из указанных ранее [5] видов микроводорослей нами выделено 20 общих индикаторных видов диатомовых и цианобактерий с преобладанием бетамезосапробионтов (9 видов).

Для сравнения со списком табл. 1 проведён анализ работ по фитопланктону Азовского моря. Так, по данным [17], 14 сапробионтных видов микроводорослей, найденных в лиманах Восточного Приазовья и Кызылташской системы, являются общими; из них 8 видов — бетамезосапробионты, они относятся в основном к индикаторам III класса качества вод. При анализе другой публикации по фитопланктону в разных частях Азовского моря [10] нами выделено 32 общих таксона диатомовых водорослей и цианобактерий с преобладанием группы бетамезосапробионтов (43 %) с элементами бета-альфамезосапробионтов.

Чёрное море. Здесь в микрофитобентосе (в том числе в крымском побережье) указано общих с Азовским морем 60 (37) видов диатомовых и 8 (2) видов цианобактерий [12]. Доминируют бетамезосапробионты (29 видов, или 43 %), являющиеся индикаторами III класса качества вод. Близкое сходство классов качества вод крымского побережья Чёрного и Азовского морей указывает на средний уровень антропогенного загрязнения, не превышающий самовосстановительного потенциала морских экосистем.

Средиземное море. Сравнение видового состава сообществ микроводорослей вышеуказанных морей с таковым в более загрязнённых участках Восточного Средиземноморья, особенно в районе выноса загрязнений р. Кишон (Qishon River) и в акватории порта г. Хайфа, одного из крупнейших на побережье, показало, что сообщества здесь представлены преимущественно видами — индикаторами группы альфамезосапробионтов [19]. Некоторые данные имеются и для бентоса египетского побережья близ г. Порт-Саид. Обнаружено 167 таксонов диатомовых водорослей, относящихся к 52 родам. Из них отмечено более 82 % бентосных и 18 % планктонных видов с преобладанием полигалобов (67,5 %); мезогалобные формы составляли 15,5 %; олигогалобные — 17 % [25]. В этом же районе на разных глубинах в эпифитоне макрофитов обнаружено 46 и в эпипсаммоне — 14 видов диатомовых [12]. При сравнении видового состава диатомовых в акваториях г. Порт-Саид и крымского побережья Азовского моря (с учётом указанных в табл. 1) выявлено 22 общих индикаторных вида, из которых 12 являются бетамезосапробионтами, 4 — олигосапробионтами, по 2 — альфамезосапробионтами, альфа-олигосапробионтами и бета-альфамезосапробионтами.

Японское море. Примером оценки качества вод водоёмов с использованием индикаторных видов микроводорослей является анализ микрофитобентоса приустьевое участка р. Рудная, впадающей в Японское море, который подвержен влиянию выносов загрязнений, связанных с производством концентратов полиметаллов и боратов [19, 20]. Видовой состав здесь представлен индикаторами широкой амплитуды значений групп сапробионности с преобладанием бета- и бета-альфамезосапробионтов [20].

Использование донных диатомовых водорослей для биоиндикации органического загрязнения прибрежных вод известно и для российских вод Японского моря. В частности, в сравнительных целях проведены исследования в экстремально загрязнённой б. Золотой Рог и в относительно чистой б. Рында [2, 13]. Обнаружено 94 вида и внутривидовых таксона диатомовых; из них в б. Золотой Рог отмечено 45 видов, в б. Рында — 60. Для акваторий указанных бухт выявлена группа из 31 вида — индикатора органического загрязнения вод; из неё 15 видов являются общими с видами из списка микроводорослей крымского побережья Азовского моря. В б. Золотой Рог доминировали альфа- и бетамезосапробионты, а в б. Рында — бетамезосапробионты. Также в б. Рында отмечены олиго- и ксено-олигосапробионты, которые не были зарегистрированы в б. Золотой Рог.

Таким образом, результаты анализа данных по индикаторным видам микроводорослей из различных экотопов показали, что в более загрязнённых регионах Азовского, Средиземного и Японского морей доминировали альфа- и бетамезосапробионты. Полученные значительные величины индекса сапробионности, соответствующие III и IV классам качества вод, свидетельствуют о влиянии на морские экосистемы загрязнителей различных типов, поступающих в акватории из крупных портов и промышленных объектов.

Заключение. Биоиндикация органического загрязнения вод в различных экотопах (эпифитон, эпицитон и рыхлые грунты) изученных районов крымского побережья Азовского моря, проведённая на основе анализа 78 видов микроводорослей-сапробионтов, которые относятся к цианобактериям (13 таксонов) и диатомеям (65 таксонов), выявила преобладание бетамезосапробной группы водорослей, являющихся индикаторами III класса качества вод и характеризующих умеренную степень загрязнения. Видовой состав водорослей-сапробионтов микрофитобентоса Азовского моря и их экологические характеристики по отношению к солёности, органическому загрязнению вод и характеру субстрата могут служить важными мониторинговыми и прогностическими показателями при оценке качества вод.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ 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. Баринава С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. *Биоразнообразие водорослей – индикаторов окружающей среды*. Тель-Авив. 2006. 498 с. [Barinova S. S., Medvedeva L. A., Anisimova O. V. *Biodiversity of algae – indicators of the environment*. Tel Aviv, 2006, 498 p. (in Russ.)]
2. Бегун А. А., Рябушко Л. И., Звягинцев А. Ю. Bacillariophyta перифитона экспериментальных пластин в бухте Золотой Рог (российское побережье Японского моря) в условиях антропогенного загрязнения // *Альгология*. 2010. Т. 20, №4. С. 449–470. [Begun A. A., Ryabushko L. I., Zvyagintsev A. Yu. Bacillariophyta of the periphyton of experimental plates of the Gold Horn Bay of the Sea of Japan (Russia) in the conditions of the anthropogenic contamination. *Al'gologiya*, 2010, vol. 20, no. 4, pp. 449–470. (in Russ.)]
3. Бондаренко А. В. *Микроводоросли бентоса крымского побережья Азовского моря* : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10 – гидробиология. Севастополь, 2017. 176 с. [Bondarenko A. V. *Mikrovodorosli bentosa krymskogo pribrezh'ya Azovskogo morya*. [dissertation]. Sevastopol, 2017, 176 p. (in Russ.)]
4. Борисюк М. В. К изучению Bacillariophyta перифитона Азовского моря // *Учёные записки Таврического национального университета. Серия: Биология*. Симферополь, 2001. Т. 14, №1. С. 37–40. [Borisjuk M. V. K izucheniyu Bacillariophyta perifitona Azovskogo morya. *Uchenye zapiski Tavricheskogo natsional'nogo universiteta. Seriya: Biologiya*, 2001, vol. 14, no. 1, pp. 37–40. (in Russ.)]
5. Борисюк М. В. Видовой состав фитоперифитона Таганрогского залива Азовского моря // *Альгология*. 2002. Т. 12, №4. С. 408–420. [Borisjuk M. V. Species composition of phytoplankton of the Sea of Azov. *Al'gologiya*, 2002, vol. 12, no. 4, pp. 408–420. (in Russ.)]
6. Голлербах М. М., Косинская В. И., Полянский Е. К. *Определитель пресноводных водорослей СССР*. Вып. 2: *Синезелёные водоросли*. Москва: Советская наука, 1953. 651 с. [Gollerbakh M. M., Kosinskaya V. I., Polyanskiy E. K. *Opredelitel' presnovodnykh vodoroslei SSSR. Iss. 2: Sinezelenye vodorosli*. Moscow: Sovetskaya nauka, 1953, 651 p. (in Russ.)]
7. Ковалёва Г. В. *Микроводоросли бентоса, перифитона и планктона прибрежной части Азовского моря* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 – ботаника. Санкт-Петербург, 2006. 19 с. [Kovaleva G. V. *Mikrovodorosli bentosa, perifitona i planktona pribrezhnoi chasti Azovskogo morya* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.05. Saint Petersburg, 2006, 19 p. (in Russ.)]
8. Ковалёва Г. В. Систематический список микроводорослей бентоса и планктона прибрежной части Азовского моря и прилегающих водоемов // *Современные проблемы альгологии* : материалы Междунар. науч. конф. и VII Школы по морской биологии, Ростов-на-Дону, 9–13 июня 2008 г. Ростов-на-Дону, 2008. С. 174–192. [Kovaleva G. V. Sistematicheskii spisok mikrovodoroslei bentosa i planktona pribrezhnoi chasti Azovskogo morya i prilegayushchikh vodoemov. In: *Sovremennye problemy al'gologii* : materialy Mezhdunar. nauch. konf. i VII Shkoly po morskoj biologii, Rostov-on-Don, 9–13 June, 2008. Rostov-on-Don, 2008, pp. 174–192. (in Russ.)]

9. Парталы Е. М. *Экология гидроида Garveia franciscana (Torrey) в Азовском море*. Мариуполь : Новый мир, 2006. 184 с. [Partaly E. M. *Ekologiya gidroida Garveia franciscana (Torrey) v Azovskom more*. Mariupol': Novyi Mir, 2006, 184 p. (in Russ.)]
10. Пицык Г. К. О качественном составе фитопланктона Азовского моря // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1963. Т. 16. С. 71–89. [Pitsyk G. K. O kachestvennom sostave fitoplanktona Azovskogo morya. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1963, vol. 16, pp. 71–89. (in Russ.)]
11. Прошкина-Лавренко А. И. *Диатомовые водоросли планктона Азовского моря*. Москва ; Ленинград : АН СССР, 1963. 190 с. [Proshkina-Lavrenko A. I. *Diatomovye vodorosli planktona Azovskogo morya*. Moscow ; Leningrad: AN SSSR, 1963, 190 p. (in Russ.)]
12. Рябушко Л. И. *Микрофитобентос Чёрного моря*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. 416 с. [Ryabushko L. I. *Microphytobenthos of the Black Sea*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2013, 416 p. (in Russ.)]
13. Рябушко Л. И., Бегун А. А. *Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря : в 2-х т.* Севастополь ; Симферополь : Н. Орианда, 2015. Т. 1. 288 с. [Ryabushko L. I., Begun A. A. *Diatoms of microphytobenthos of the Sea of Japan : in 2 vols*. Sevastopol ; Simferopol: N. Orianda, 2015, vol. 1, 288 p. (in Russ.)]
14. Рябушко Л. И., Бегун А. А. *Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря (снопсис и атлас) : в 2-х т.* Севастополь : ПК «КИА», 2016. Т. 2. 324 с. [Ryabushko L. I., Begun A. A. *Diatoms of microphytobenthos of the Sea of Japan (synopsis and atlas) : in 2 vols*. Sevastopol: PK «KIA», 2016, vol. 2, 324 p. (in Russ.)]
15. Рябушко Л. И., Бондаренко А. В. *Микроводоросли планктона и бентоса Азовского моря (чек-лист, синонимика, комментарий) / под ред. А. В. Гаевской*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. 211 с. [Ryabushko L. I., Bondarenko A. V. *Microalgae of the plankton and benthos of the Sea of Azov (check-list, synonyms, comment) / A. V. Gaevskaya (Ed.)*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2011, 211 p. (in Russ.)]
16. Садогурская С. А., Садогурский С. Е., Белич Т. В. Аннотированный список фитобентоса Казантипского природного заповедника // *Труды Никитского ботанического сада – Национального научного центра*. 2006. Т. 126. С. 190–208. [Sadogurskaya S. A., Sadogursky S. E., Belich T. V. Annotated list of phytobenthos of the Kazantip Nature Reserve. *Trudy Nikitskogo botanicheskogo sada – Natsional'nogo nauchnogo tsentra*, 2006, vol. 126, pp. 190–208. (in Russ.)]
17. Фуштей Т. В. К видовому составу фитопланктона лиманов Восточного Приазовья и Тамани // *Экосистемные исследования Азовского моря и побережья*. 2002. Т. 4. С. 219–235. [Fushtey T. V. K vidovomu sostavu fitoplanktona limanov Vostochnogo Priazov'ya i Tamani. *Ekosistemnye issledovaniya Azovskogo morya i poberezh'ya*, 2002, vol. 4, pp. 219–235. (in Russ.)]
18. Barinova S. *Algal Diversity Dynamics, Ecological Assessment, and Monitoring in the River Ecosystems of the Eastern Mediterranean*. New York: Nova Science Publishers, 2011, 363 p.
19. Barinova S. S., Anissimova O. V., Nevo E., Jarygin M. M., Wasser S. P. Diversity and ecology of algae from Nahal Qishon River, Northern Israel. *Plant Biosystems – An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 2004, vol. 138, iss. 3, pp. 245–259. <http://doi.org/10.1080/11263500400006985>
20. Barinova S. S., Medvedeva L. A., Nevo E. Regional influences on algal biodiversity in two polluted rivers of Eurasia (Rudnaya River, Russia, and Qishon River, Israel) by bio-indication and Canonical Correspondence Analysis (CCA). *Applied Ecology and Environmental Research*, 2008, vol. 6, iss. 4, pp. 29–59. https://doi.org/10.15666/aeer/0604_029059
21. Cleve-Euler A. *Die Diatomeen von Schweden und Finnland*. Stockholm: Almqvist & Wiksells Boktryckeri AB, 1953, teil 2, bd 4, no. 1, 158 p.
22. Cleve-Euler A. *Die Diatomeen von Schweden und Finnland*. Stockholm: Almqvist & Wiksells Boktryckeri AB, 1953, teil 3, 254 p.
23. Ryabushko L. I., Bondarenko A. V. The qualitative and quantitative characteristics of the benthic diatoms near Kazantip Cape of the Sea of Azov. *Journal of the Black Sea / Mediterranean Environment*, 2016, vol. 22, no. 3, pp. 237–249.
24. Sládeček V. Diatoms as indicators of organic pollution. *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica*, 1986, vol. 14, iss. 5, pp. 555–566. <https://doi.org/10.1002/ahch.19860140519>
25. Zalat A. A. Distribution and origin of diatoms in the bottom sediments of the Suez Canal lakes and adjacent areas, Egypt. *Diatom Research*, 2002, vol. 17, iss. 1, pp. 243–266. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2002.9705542>

**INDICATOR BENTHIC MICROALGAE
IN ASSESSMENT OF THE DEGREE OF ORGANIC WATER POLLUTION
ON THE EXAMPLE OF CRIMEAN COASTAL WATERS OF THE SEA OF AZOV**

L. I. Ryabushko¹, A. V. Bondarenko¹, and S. S. Barinova²

¹A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation

²Institute of Evolution, University of Haifa, Haifa, Israel

E-mail: larisa.ryabushko@yandex.ua

Data of the study of microphytobenthos of Crimean coastal waters of the Sea of Azov during 2005–2006, 2008–2011 and 2014 at 17 stations in the Sivash Gulf (East and West), Kamysh-Burunskaya Bay (Kerch) and bays of Kazantip Cape are given. Totally 200 taxa of microalgae belonging to 77 genera were found. Of these, 78 species – saprobity indicators, related to cyanobacteria (17 %) and diatoms (83 %), from 39 genera, for which bioindicative characteristics of organic water pollution are known, are used for the analysis of different ecotopes and regions. A leading place in microalgae flora belongs to a group of betamesosaprobionts (31 species) – indicators of moderate organic pollution, or of the III class of water quality with index of saprobity $S = 2.0$. The second place belongs to a group of oligosaprobionts (10 species), or of the II class of water quality, which is typical for natural clean waters with $S = 1.0$. According to the indicator of microalgae, there are no negative changes in the water quality in the regions. This indicates that anthropogenic impacts do not exceed the self-restoring potential of marine ecosystems. However, the presence of the IV class of water quality indicators (17–21 %) in benthic communities indicates a constant flow of organic substances, which are gradually utilized by the living component of coastal ecosystems. The comparative data of the ratio of the Sea of Azov indicator microalgae species with those of other seas of moderate latitudes are discussed.

Keywords: microalgae, microphytobenthos, saprobity, class of water quality, Crimea, Sea of Azov

УДК 581.526.325:581.143(262.5)

ОПРЕДЕЛЕНИЕ СКОРОСТИ РОСТА И ЭЛИМИНАЦИИ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ И ПОПУЛЯЦИЙ В СООБЩЕСТВЕ ФИТОПЛАНКТОНА БУХТЫ СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2019 г. В. Д. Чмыр, Р. И. Ли, М. И. Сеничева

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Россия
E-mail: vikchm@mail.ru

Поступила в редакцию 27.12.2018; после доработки 26.06.2019;
принята к публикации 25.09.2019; опубликована онлайн 30.09.2019.

Актуальность исследования определяется ключевой ролью фитопланктона в функционировании морских экосистем: одноклеточные водоросли образуют начальное трофическое звено в пищевой цепи, осуществляя первичную продукцию органического вещества в процессе фотосинтеза. Важными задачами являются определение значения скорости чистого (видимого) роста фитопланктона в целом и составляющих его элементов, включая популяции отдельных видов, и изучение возможности оценивать скорость их действительного роста и выедания на основе регулярных короткопериодных определений численности и биомассы фитопланктона в природных сообществах. Для решения данной задачи использованы как полученные ранее материалы подекадного мониторинга состояния фитопланктона в прибрежной зоне, так и результаты недавно проведённых экспериментов. Выполненные в течение 2007 г. подекадные определения в зоне устья б. Севастопольская включали измерения численности и биомассы фитопланктона, а также концентрации хлорофилла *a* с периодичностью в несколько суток, что позволило рассчитывать скорость чистого удельного роста биомассы (видимый рост, **k**) согласно её изменениям, фиксированным за этот период. Путём сопоставления численности отдельных видов в ближайших по времени определениях рассчитаны 29 значений скорости видимого роста для 9 массовых видов. Видимый рост, являясь разницей между действительным ростом и выеданием, может быть использован для определения этих величин. Закономерности, которые связывают значения скорости видимого и действительного роста клеток водорослей с их размерами, выявлены в экспериментах, проведённых по методу разбавления, изначально предназначенному для исследования суммарного фитопланктона, но адаптированному нами для определения функциональных параметров отдельных видов, что и позволило выявить связующие их закономерности. Используя найденные закономерности, мы получили 22 значения скорости роста **μ** и скорости выедания **m** для 7 массовых видов фитопланктона в зоне устья б. Севастопольская. Показано, что скорость роста отдельных видов фитопланктона, объём клеток которых составляет до 1000 мкм³, может достигать значений свыше 1 сут⁻¹. Для водорослей, объём клеток которых превышает 1500 мкм³, значения **μ** приближаются к значениям **k**, а значения **m** — к нулю. Для этой группы скорость действительного роста **μ** принимается равной скорости видимого роста **k**, а скорость выедания **m** — равной нулю. В действительности в естественной популяции мелкие виды преимущественно выедаются в верхнем освещённом слое; крупные виды оседают на дно или в глубинные горизонты. Полученные нами сравнительно высокие значения **k** свидетельствуют, возможно, о низких значениях элиминации, в том числе о низкой выедаемости. По результатам эксперимента, при увеличении объёма клеток водорослей до 1600 мкм³ значения **k** возрастают до уровня значений **μ**, в то время как значения **m** падают до нуля. Это означает, что выеданию подвержены прежде всего популяции фитопланктона с мелкими клетками; виды с более крупными клетками не выедаются. Между тем с таким заключением не согласуются показатели скоростей видимого роста, измеренных *in situ*, которые включают

как положительные, так и отрицательные значения для всех популяций независимо от размера клеток. Это противоречие объясняется тем, что в эксперименте отмирающие и оседающие на дно сосуда крупные клетки учитывают наравне с живыми, что скрывает эффект элиминации.

Ключевые слова: фитопланктон, сообщество, популяция, удельный рост, элиминация, структура, экспозиция

В процессе изучения феномена сезонного цветения морской воды в Северной Атлантике в первой половине XX в. была выдвинута концепция критической глубины [20], на основании которой в дальнейшем была разработана одноимённая гипотеза [26], объясняющая цветение фитопланктона (phytoplankton bloom) образованием устойчивого верхнего перемешанного слоя (ВПС) в результате весеннего прогревания вод. Согласно гипотезе, цветение наступает при формировании ВПС выше определённой критической глубины, где рост биомассы превышает её потери.

В настоящее время многолетние спутниковые наблюдения за оцениваемой по хлорофиллу биомассой фитопланктона в Северной Атлантике, проводимые с периодичностью в 8 суток, показали несоответствие основным положениям гипотезы критической глубины. Вместо неё предложена гипотеза разбавления и компенсации, которая фокусирует внимание на балансе между ростом и выеданием фитопланктона и на сезонных колебаниях физических процессов, влияющих на этот баланс [18].

Следовательно, благодаря спутниковым наблюдениям изменения цветности моря, проводимым с периодичностью в 8 суток, можно сделать ценные, хотя и предельно обобщённые выводы о функционировании сообщества фитопланктона. Очевидно, что выполнение более подробных его исследований, как минимум на реперных станциях, с периодичностью в несколько суток позволяет создать развёрнутую картину функционирования сообщества не только в простейших приполярных экосистемах, где видовое богатство ограничивается несколькими массовыми видами [20], но и в более сложных водных экосистемах, включающих сотни видов [4].

С целью детального исследования как сезонных, так и короткопериодных изменений в развитии фитоплена, в том числе его видовой структуры [10, 16, 17], в Институте биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН (ранее — ИнБЮМ НАН Украины, ИМБИ РАН) в течение ряда лет проводили подекадные определения численности и биомассы фитопланктона, а также концентрации хлорофилла *a* на трёх станциях в приустьевой зоне б. Севастопольская. В настоящей работе поставлены задачи определить значения скорости видимого роста фитопланктона в целом и составляющих его элементов, включая популяции отдельных видов, а также изучить возможность оценки скорости их действительного роста и элиминации на основе регулярных короткопериодных определений численности и биомассы фитопланктона в природных сообществах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для решения поставленной задачи использованы как полученные ранее материалы регулярных определений фитопланктона [10] в прибрежной зоне, так и результаты недавно проведённых нами экспериментов.

Выполненные в течение 2007 г. подекадные определения вблизи устья б. Севастопольская на станциях 1 (Вежа), 2 (Плантация) и 3 (Равелин) (рис. 1) включали измерения биомассы и численности фитопланктона, а также концентрации хлорофилла *a* с периодичностью в несколько суток, что позволяло рассчитывать скорость чистого удельного роста биомассы (видимый рост, *k*) согласно её изменениям, фиксированным за этот период, по уравнению, аналогичному использованному в исследованиях по Северной Атлантике [18]:

$$k = \ln(B_t/B_0)/\Delta t. \quad (1)$$

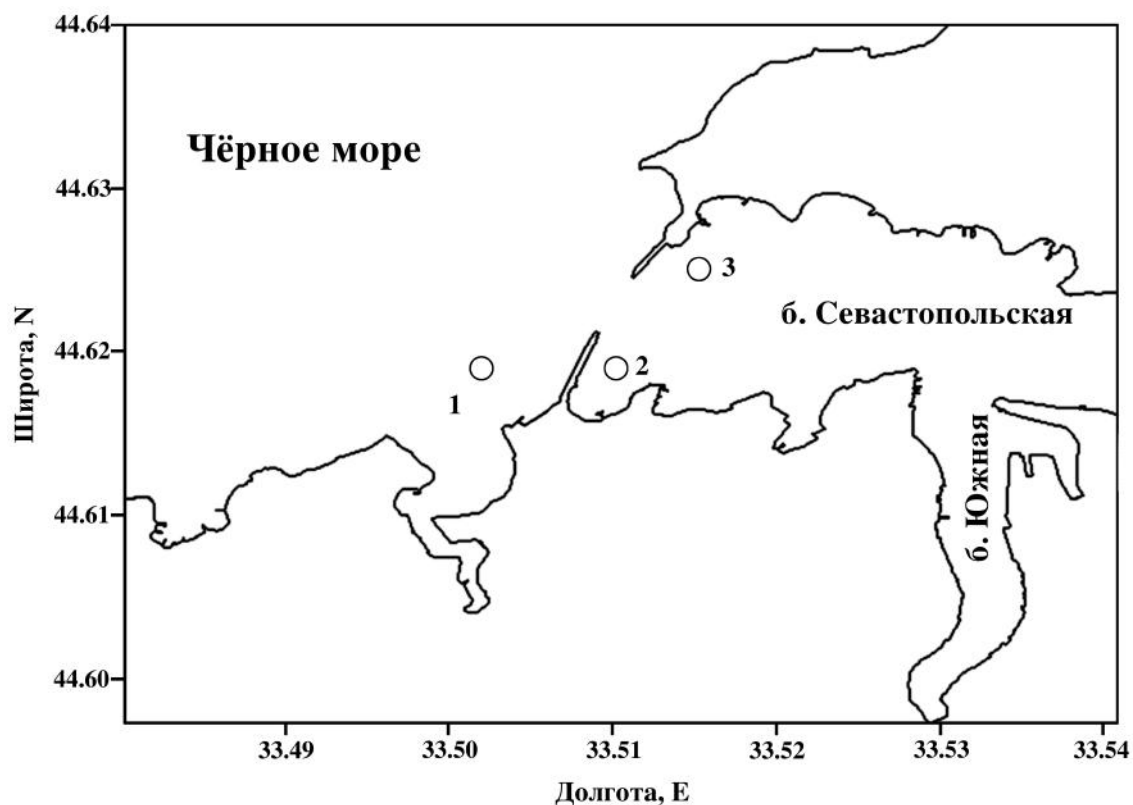


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб в прибрежье Севастополя (2007–2015): 1 — Веха; 2 — Плантация; 3 — Равелин

Fig. 1. Scheme of sampling stations location in the Sevastopol coastal zone (2007–2015): 1 – Vekha; 2 – Plantatsiya; 3 – Ravelin

На ст. 2 определены значения видимого удельного роста суммарной биомассы, а также биомассы основных систематических групп фитопланктона. Сезонный ход значений видимого роста концентрации хлорофилла *a* в дальнейшем получен на нескольких станциях, в том числе на ст. 3 (2014–2015).

Удельные значения видимого роста численности отдельных видов рассчитаны на ст. 3. В течение года проведено 27 последовательных определений фитопланктона в поверхностном слое. Из них примерно половина выполнена с интервалом 6–8 суток, а остальные — с интервалом 14–28 суток. Очевидно, что действительное значение коэффициента *k* можно найти при минимальных значениях периода времени Δt . Хотя состав и плотность прибрежного сообщества какое-то время могут оставаться сравнительно однородными в пределах значительной акватории [10], самыми надёжными следует считать значения *k*, полученные при минимальных Δt .

Общее количество видов в приустьевой зоне бухты превышает 200; в отобранных пробах насчитывали, как правило, от 20 до 35. Сопоставляя списки видов, полученные при ближайших по времени определениях, отбирали те, численность которых n_0 и n_t была достаточной для расчётов, так как при низких её значениях возрастает элемент случайности. Всего проведено 29 определений значений видимого роста для 9 массовых видов фитопланктона, найденных в 20 пробах из 27.

Для объяснения значений скорости видимого роста необходима была методика параллельного измерения в эксперименте значений скорости действительного роста и выедания клеток отдельных видов фитопланктона. Она разработана нами в 2017 г. на основе метода разбавления.

Метод разбавления был предложен в 1982 г. М. Landry с соавторами [21, 22] и получил широкое распространение среди специалистов, занимающихся изучением скорости роста и выедания фитопланктона в природных сообществах. К настоящему времени вышли сотни

публикаций, описывающих результаты этих исследований. В нашей работе теоретические построения, терминология и уравнения расчётов в основном соответствуют изложенным в работах авторов метода [21, 22, 23, 25]. Конкретные буквенные обозначения в уравнениях, как правило, совпадают с таковыми первоисточников. Минимальные замены предприняты с целью унификации обозначений в настоящем изложении.

Метод разбавления основан на сопоставлении плотности фитопланктона в начале (p_0) и в конце (p_t) экспозиции цельных и разбавленных фильтрованной водой проб в условиях, близких к естественным. Принимается, что за время экспозиции концентрация питательных веществ и скорость размножения клеток остаются постоянными, а скорость выедания изменяется пропорционально при разбавлении концентрации консументов. Основными потребителями фитопланктона являются организмы микрозоопланктона — преимущественно инфузории и личинки ракообразных размером 20–200 мкм. Суммарную плотность фитопланктона первоначально оценивали по концентрации хлорофилла a .

В наших экспериментах классический метод разбавления, предназначенный для исследования суммарного фитопланктона, адаптирован для определения функциональных параметров отдельных видов. Для этого находили коэффициенты видимого роста за время экспозиции (t , сут) численности клеток (n) каждого исследуемого вида отдельно в цельной (k) и в разбавленной (k^d) пробах по следующим уравнениям:

$$k = \ln(n_t/n_0)/\Delta t, \quad (2)$$

$$k^d = \ln(n_t^d/n_0^d)/\Delta t. \quad (3)$$

Используя значения коэффициентов k и k^d , рассчитывали коэффициент элиминации m :

$$m = (k^d - k)/(1 - x), \quad (4)$$

где x — доля цельной воды в составе разбавленной пробы, объём которой принят равным 1.

Скорость размножения (действительный рост, μ) определяют как сумму видимого роста и элиминации:

$$\mu = k + m. \quad (5)$$

Единица измерения значений k , m и μ — сут⁻¹.

Для проведения экспериментов воду отбирали с поверхности моря на ст. 3, расположенной в фарватере б. Севастопольская вблизи её устья. Время взятия пробы — около 10:00 28 апреля 2017 г., температура воды составляла +12,2 °С. Воду наливали в 5-литровые пластиковые баллоны. В одной ёмкости проба на 2/3 объёма была разбавлена водой, пропущенной через ядерный фильтр (диаметр ячеек — 1 мкм). В другой ёмкости проба оставалась неразбавленной. Баллоны экспонировали в море у причала радиобиологического корпуса ИнБЮМ в течение трёх суток. Температура воды в конце экспозиции достигала +15 °С. В начале и в конце экспозиции определяли численность клеток каждого найденного вида в обеих экспериментальных ёмкостях.

Для определения структуры фитопланктона пробы объёмом до 2 л концентрировали до объёма 10 мл с помощью воронки обратной фильтрации с ядерным фильтром (диаметр ячеек — 1 мкм) [11, 15], и фиксировали 1 мл нейтрализованного 40%-ного формалина. Подсчёт клеток фитопланктона различной плотности и размерного состава осуществляли под световым микроскопом «Микмед-2» (увеличение — от ×40 до ×1500) на специальных счётных стеклах, на поверхность которых дозатором наносили несколько капель (0,02 мл) суспензии из тщательно перемешанной исследуемой пробы. Каждая проба просчитана в трёх повторностях. Для вычисления биомассы фитопланктона применяли метод истинного объёма (формулы геометрического подобия клеток), предложенный И. А. Киселевым [5]. Расчёт биомассы и численности проводили по стандартным методикам [3].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты определения сезонного хода значений видимого удельного роста биомассы фитопланктона на ст. 2 в 2007 г. (рис. 2) — это значения видимого удельного роста суммарной биомассы, а также биомассы основных систематических групп и доминирующего вида — *Emiliana huxleyi* (Lohmann) W. W. Hay & H. P. Mohler, 1967 (Haptophyta).

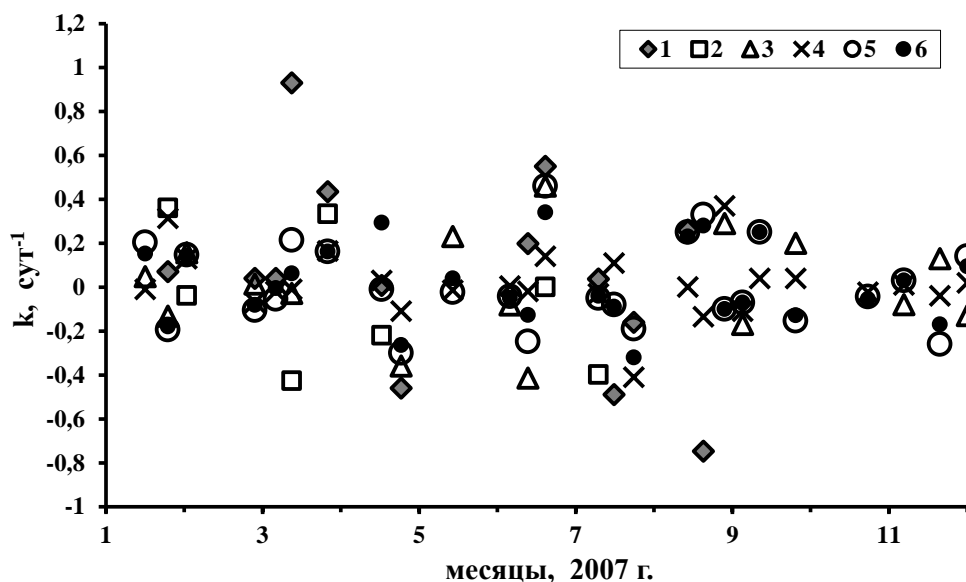


Рис. 2. Сезонный ход суточных значений видимого удельного роста биомассы фитопланктона на ст. 2, 2007 г., горизонт 0 м: 1 — сине-зелёные; 2 — зелёные; 3 — *Emiliana huxleyi*; 4 — динофитовые; 5 — диатомовые; 6 — суммарная биомасса

Fig. 2. Seasonal variation of daily values of apparent specific growth of phytoplankton biomass at station 2, 2007, horizon of 0 m: 1 – Cyanobacteria; 2 – Chlorophyta; 3 – *Emiliana huxleyi*; 4 – Dinophyta; 5 – Bacillariophyta; 6 – total biomass

Полученные значения положительных и отрицательных скоростей роста биомассы сообщества и отдельных его компонентов показывают, что скорости видимого роста суммарной биомассы k находятся в пределах от $+0,4$ до $-0,4$ сут⁻¹, а скорости роста отдельных её компонентов выходят за указанные границы. Так, скорости роста биомассы сине-зелёных (Cyanobacteria) приблизительно укладываются в пределы от $+1$ до -1 сут⁻¹.

Результаты регулярных подекадных определений фитопланктона с параллельными измерениями концентрации хлорофилла a на ст. 3 (фарватер б. Севастопольская) и ст. 1 (800 м от берега) показывают, что практически все значения видимого роста, рассчитанные по колебаниям концентрации хлорофилла a на этих станциях в 2013–2015 гг., укладываются в пределы $\pm 0,15$ сут⁻¹ (рис. 3, ст. 3).

Значение видимого роста (разница между показателями роста и элиминации) является источником сведений об этих величинах, и особый интерес представляет возможность расчёта скоростей видимого роста для отдельных видов. Имея представление об уровне скорости роста отдельных видов в сообществе, по скорости видимого роста можно судить об элиминации, в частности о их выедании. Таким образом, накопление знаний по значениям скорости видимого роста отдельных видов может способствовать выявлению скрытых процессов внутри сообщества фитопланктона.

Определения значений скорости видимого роста отдельных видов в естественной популяции проведены по результатам мониторинга состояния фитопланктона в устье б. Севастопольская на протяжении 2007 г. По данным короткопериодных наблюдений на ст. 3 рассчитаны 29 значений видимого роста для 9 массовых видов фитопланктона: *Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendey, 1937; *Chaetoceros socialis* H.S. Lauder, 1864; *Chaetoceros* sp. sp.; *Emiliana huxleyi*; *Gleocapsa* sp.; *Kryptoperidinium triquetrum* (Ehrenberg) U. Tillmann, M. Gottschling, M. Elbrächter,

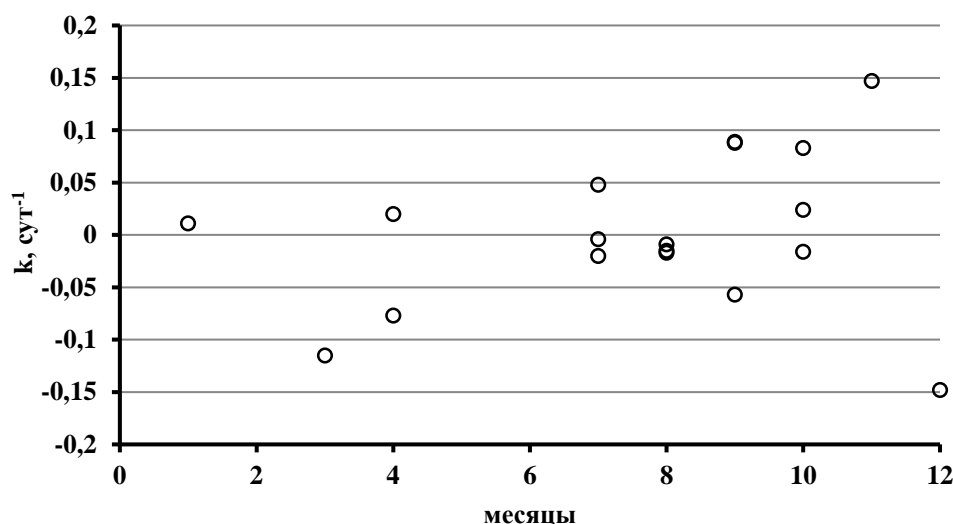


Рис. 3. Сезонное распределение удельных значений скорости видимого роста хлорофилла *a* (сут⁻¹) на ст. 3 в течение 2015 г., горизонт 0 м

Fig. 3. Seasonal distribution of specific values of apparent growth rate of chlorophyll *a* (day⁻¹) at station 3 during 2015, horizon of 0 m

W.-H. Kusber & M. Hoppenrath, 2019; *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden in Heiden et Kolbe, 1928; *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström, 1986; *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, 1873 (табл. 1). Как отмечено выше, наиболее надёжные значения получены при минимальном Δt (экспозиция 6–8 суток); они выделены в табл. 1 жирным шрифтом.

Таблица 1. Чередование и скорость видимого роста популяций массовых видов фитопланктона в устье б. Севастопольская на протяжении 2007 г. (ст. 3, горизонт 0 м): B_{sum} — суммарная биомасса фитопланктона в пробе; B_n / B_{sum} — биомасса популяции в долях от суммарной биомассы; $V_{кл}$ — объём клетки; k — скорость видимого роста популяции

Table 1. Alternation and apparent growth rate of populations of phytoplankton mass species at the mouth of the Sevastopol Bay during 2007 (station 3, horizon of 0 m): B_{sum} – total biomass of phytoplankton in the sample, mg per m³; B_n / B_{sum} – biomass of the population in the total biomass; V – cell volume, mkm³; k – apparent growth rate of the population, day⁻¹

Месяц	№ пробы	B_{sum} , мг·м ⁻³	Виды	B_n / B_{sum}	$V_{кл}$, мкм ³	k , сут ⁻¹
I	1	259	<i>K. triquetrum</i>	0,45	2 465	-0,05
			<i>S. costatum</i>	0,15	224	0,128
II	2	1 270	<i>K. triquetrum</i>	0,40	5 835	0,375
	3	1 965	<i>S. costatum</i>	0,71	600	-0,20
III	4	992	<i>S. costatum</i>	0,75	456	0,135
			<i>K. triquetrum</i>	0,02	4 540	-0,47
IV	5	731	<i>S. costatum</i>	0,11	500	0,680
	6	5 404	<i>C. pelagica</i>	0,60	7 551	0,960
			<i>Ps.-nitz. delicatissima</i>	0,37	245	0,350
V	7	5 558	<i>S. costatum</i>	0,44	3 388	0,230
			<i>C. socialis</i>	0,92	277	0,385
VI	8	1 077	<i>E. huxleyi</i>	0,03	268	0,250
			<i>E. huxleyi</i>	0,72	268	0,053
VII	9	492	<i>E. huxleyi</i>	0,38	268	0,320
VIII	10	403	<i>E. huxleyi</i>	0,24	268	-0,49
	11	82	<i>C. pelagica</i>	0,54	6 158	0,27

Продолжение на следующей странице...

Месяц	№ пробы	V_{sum} , мг·м ⁻³	Виды	V_n / V_{sum}	$V_{\text{кл}}$, мкм ³	k , сут ⁻¹
IX	12	5 814	<i>C. pelagica</i>	0,51	15 075	0,46
			<i>Gleocapsa</i> sp.	0,36	135	-1,27
			<i>P. alata</i>	0,09	34 176	0,33
	13	52 529	<i>C. pelagica</i>	0,92	15 075	-0,54
			<i>P. alata</i>	0,07	34 172	0,09
			<i>P. alata</i>	0,91	34 132	0,048
14	9 271	<i>C. pelagica</i>	0,07	15 075	-0,93	
		<i>P. alata</i>	0,980	34 205	0,053	
		<i>P. alata</i>	0,999	32 500	-0,07	
X	15	13 060	<i>P. alata</i>	0,950	30 000	-0,10
	16	18 812	<i>P. alata</i>			
	17	7 039	<i>P. alata</i>			
XI	18	370	<i>S. costatum</i>	0,450	800	0,180
			<i>P. alata</i>	0,060	30 000	-0,20
			<i>C. pelagica</i>	0,040	9 752	0,090
	19	484	<i>E. huxleyi</i>	0,030	268	-0,06
XII	20	214	<i>P. alata</i>	0,090	9 807	-0,19
			<i>C. socialis</i>	0,170	390	0,180
			<i>C. sp. sp.</i>	0,372	1 622	0,087
			<i>K. triquetrum</i>	0,080	4 621	0,260
			<i>S. costatum</i>	0,050	400	0,160
			<i>K. triquetrum</i>	0,260	1 681	0,020
			<i>E. huxleyi</i>	0,400	268	0,305

По нашим данным, биомасса массовых видов составляла от 0,020 до 0,999 в долях от суммарной биомассы в анализируемых пробах. Получены как скорости видимого роста от 0,02 до 0,96 сут⁻¹, так и отрицательные значения от -0,05 до -0,93 сут⁻¹.

Для того чтобы по полученным в естественной популяции значениям скорости видимого роста оценить скорость действительного роста, необходимо установить взаимосвязь между данными показателями. С этой целью в апреле — мае 2017 г. проведены эксперименты, в ходе которых в пробах, отобранных в устье б. Севастопольская на ст. 3, измерены функциональные параметры отдельных видов фитопланктона. Всего в этих пробах идентифицировано около 40 видов. Следует отметить, что только у 31 вида численность была существенной (табл. 2).

Таблица 2. Численность видов фитопланктона, обнаруженных 28 апреля 2017 г. в устье б. Севастопольская на ст. 3

Table 2. The number of phytoplankton species (cells per l) found on April 28, 2017 at the mouth of the Sevastopol Bay at station 3

№ п/п	Таксон	Численность, кл.·л ⁻¹
ОТДЕЛ BACILLARIOPHYTA		
1	<i>Berkeleya micans</i> var. <i>micans</i> (Lyngbye) Grunow, 1868	3 192
2	<i>Chaetoceros affinis</i> Lauder, 1864	16 907
3	<i>Chaetoceros coronatus</i> Gran, 1897	2 233
4	<i>Chaetoceros curvisetus</i> Cleve, 1889	42 746
5	<i>Chaetoceros insignis</i> Proschkina-Lavrenko, 1955	87 406
6	<i>Chaetoceros peruvianus</i> Brightwell, 1856	2 233
7	<i>Chaetoceros socialis</i> H. S. Lauder, 1864	69 542
8	<i>Chaetoceros subtilis</i> Cleve, 1896	34 452

Продолжение на следующей странице...

№ п/п	Таксон	Численность, кл.·л ⁻¹
9	<i>Cyclotella caspia</i> Grunow, 1878	1 595
10	<i>Diploneis</i> sp.	638
11	<i>Licmophora abbreviata</i> C. Agardh, 1831	319
12	<i>Fallacia forcipata</i> (Greville) Stickle & D. G. Mann in Round, R. M. Crawford & D. G. Mann, 1990	319
13	<i>Navicula</i> sp.	319
14	<i>Nitzschia tenuirostris</i> Mer.	14 993
15	<i>Pleurosigma elongatum</i> W. Smith, 1852	319
16	<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (Cleve) Heiden in Heiden et Kolbe, 1928	2 233
17	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i> (Bergon) Hasle in Hasle & Syvertsen, 1996	1 595
18	<i>Skeletonema costatum</i> (Greville) Cleve, 1873	765 600
	ОТДЕЛ МИОЗО	
19	<i>Glenodinium pilula</i> (Ostenfeld) Schiller, 1935	319
20	<i>Gonyaulax spinifera</i> (Claparède & Lachmann) Diesing, 1866	319
21	<i>Kryptoperidinium triquetrum</i> (Ehrenberg) U. Tillmann, M. Gottschling, M. Elbrächter, W.-H. Kusber & M. Hoppenrath, 2019	2 871
22	<i>Prorocentrum micans</i> Ehrenberg, 1834	957
23	<i>Protoceratium reticulatum</i> (Claparède & Lachmann) Bütschli, 1885	638
24	<i>Protoperidinium bipes</i> (Paulsen, 1904) Balech, 1974	1 914
25	<i>Protoperidinium brevipes</i> (Paulsen, 1908) Balech, 1974	1 276
26	<i>Protoperidinium pallidum</i> (Ostenfeld, 1899) Balech, 1973	638
27	<i>Protoperidinium pellucidum</i> Bergh, 1881	1 914
28	<i>Scrippsiella acuminata</i> (Ehrenberg) Kretschmann, Elbrächter, Zinssmeister, S. Soehner, Kirsch, Kusber & Gottschling, 2015	2 233
	ОТДЕЛ ОСХРОПЫТА	
29	<i>Dinobryon porrectum</i> Schiller, 1925	319
	ОТДЕЛ EUKARYOTA UNASSIGNED PHYLUM	
30	<i>Poropila dubia</i> J. Schiller, 1925	1 276
	ОТДЕЛ EUGLENOZOA	
31	<i>Euglena acusformis</i> J. Schiller, 1925	1 595

Из приведённого в табл. 2 списка для расчётов функциональных параметров могли быть использованы только массовые виды, обнаруживаемые в эксперименте в достаточном количестве как в начале, так и в конце экспозиции. Этим требованиям соответствовали лишь шесть видов диатомовых водорослей: *Chaetoceros socialis*, *Chaetoceros subtilis*, *Chaetoceros insignis*, *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros curvisetus*, *Chaetoceros peruvianus* (табл. 3). Для них получены такие функциональные параметры, как значения видимого и действительного роста, а также элиминации, которая в условиях эксперимента практически равна выеданию. Объём клеток исследованных видов варьировал от 75 до 1413 мкм³ (см. табл. 3).

Расчитанные значения скорости видимого роста находились в пределах 0,100–0,629 сут⁻¹. Значения суточного выедания — 0,049–0,876. Значения действительного роста — в пределах 0,549–1,033 сут⁻¹.

Расположив данные в порядке увеличения объёма клеток, можно увидеть тенденции к возрастанию удельного значения видимого роста и к падению значений суточной элиминации клеток отдельных видов. Между тем наиболее важной, как нам представляется, является чёткая положительная зависимость отношения значений видимого и действительного роста (k/μ) от объёма клеток исследованных видов.

Таблица 3. Численность и функциональные параметры (сут^{-1}) клеток шести массовых видов планктонных водорослей в устье б. Севастопольская. Эксперимент проводили 28 апреля — 02 мая 2017 г., горизонт 0 м

Table 3. The number and functional parameters (day^{-1}) of cells of six mass species of planktonic algae at the mouth of the Sevastopol Bay. Experiment was conducted on April 28 – May 2, 2017, horizon of 0 m

Виды	Объём клетки, $\mu\text{м}^3$	Численность, кл. $\cdot \text{л}^{-1}$	Видимый рост, $\text{к}, \text{сут}^{-1}$	Выедание, $\text{м}, \text{сут}^{-1}$	Рост, $\mu, \text{сут}^{-1}$	$\text{к}/\mu, \%$
<i>C. socialis</i>	75	69 542	0,157	0,876	1,033	15,2
<i>C. subtilis</i>	157	34 452	0,100	0,449	0,549	18,0
<i>C. insignis</i>	314	87 406	0,170	0,694	0,864	20,0
<i>S. costatum</i>	417	765 600	0,291	0,305	0,596	49,0
<i>C. curvisetus</i>	1 041	42 746	0,433	0,247	0,680	64,0
<i>C. peruvianus</i>	1 413	2 233	0,629	0,049	0,678	92,8

Отложив значения $\text{к}/\mu$ (%) по оси Y, а значения объёма клеток — по оси X, мы построили график зависимости (рис. 4), согласно которому линейная функция имеет вид:

$$Y = 0,0563X + 11,094 \quad (6)$$

при достоверности аппроксимации $R^2 = 0,933$ ($p = 0,002$).

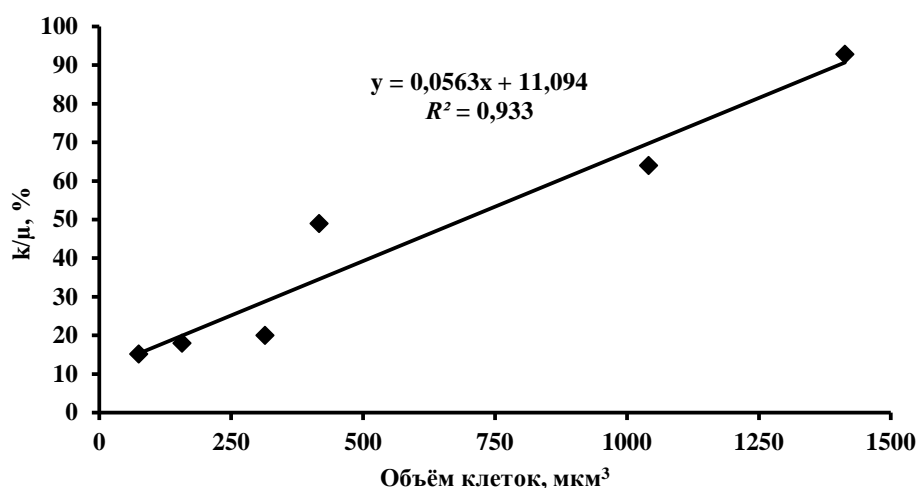


Рис. 4. Зависимость отношения значений скорости видимого и действительного роста (% , по оси ординат) от объёма клеток шести видов фитопланктона ($\mu\text{м}^3$, по оси абсцисс) по результатам эксперимента

Fig. 4. Dependence of the ratio of the values of apparent and actual growth rates (% , along the Y-axis) on the volume of cells of six phytoplankton species ($\mu\text{м}^3$, along the X-axis) according to the experiment results

Полученные в эксперименте абсолютные значения видимого роста в основном согласуются с положительными значениями, рассчитанными по результатам мониторинга 2007 г. (табл. 1, рис. 2, 3). В целом скорость видимого роста близка к диапазону $\pm 1 \text{сут}^{-1}$ для отдельных таксонов, $\pm 0,4 \text{сут}^{-1}$ — для суммарной биомассы фитопланктона, $\pm 0,15 \text{сут}^{-1}$ — для интегральной концентрации хлорофилла.

Установленный каскад значений видимого роста позволяет предположить, что различные уровни этого показателя у разных таксонов фитопланктона, суммируясь, понижают предельные значения роста суммарной биомассы до $\pm 0,4 \text{сут}^{-1}$. Разница же между предельными значениями видимого роста суммарной биомассы и суммарного хлорофилла a объясняется, возможно, наличием значительного количества мёртвых (отмирающих) клеток фитопланктона с низким содержанием хлорофилла [9].

По результатам спутникового мониторинга цветности моря, проводившегося с периодичностью в 8 суток, установлены особенности возникновения феномена весеннего цветения фитопланктона в Северной Атлантике [18]. Для исследования функционирования сообщества фитопланктона у побережья Крыма мы проанализировали изменения его состояния по результатам мониторинга видового состава и численности отдельных популяций, аналогичного по временным интервалам между наблюдениями.

Сопоставляя рассчитанные нами значения скорости видимого роста фитопланктона с результатами, приведёнными в [18], отметим, что максимальные значения видимого роста, полученные для Северной Атлантики в период с декабря по апрель, не превышают $0,025 \text{ сут}^{-1}$ (среднее — $0,018$), достигая лишь $1/10$ значения действительного роста фитопланктона μ . Низкие относительно μ значения видимого роста означают высокие значения скорости элиминации, близкие к значениям скорости действительного роста.

Представленные в табл. 1 значения видимого роста фитопланктона в устье б. Севастопольская включают как положительные, так и отрицательные величины. Отрицательные значения k свидетельствуют о преобладании в популяциях процессов элиминации. В случае низкой выедаемости популяции отрицательное значение видимого роста указывает на то, что её элиминация происходит за счёт отмирания клеток и их оседания. Результаты проведённого эксперимента свидетельствуют о низкой выедаемости популяций с крупными клетками, создающих самые высокие биомассы, поэтому очевидно, что эти популяции и являются основными источниками накопления органики на дне бухты.

Отмеченные нами сравнительно высокие значения видимого роста (табл. 1) соответствуют низким значениям элиминации, в том числе невысокой выедаемости. Действительно, по результатам нашего эксперимента, при возрастании объёма клеток водорослей до 1600 мкм^3 значения k увеличиваются до уровня значений μ , в то время как значения m падают до нуля. Данный факт может означать, что выеданию подвержены прежде всего популяции фитопланктона с мелкими клетками, а популяции с более крупными клетками не выедаются. Отметим: хотя с таким заключением не согласуются параметры скорости видимого роста (см. табл. 1), измеренные *in situ*, которые включают как положительные, так и отрицательные значения для всех популяций независимо от размера клеток, данное противоречие может быть объяснено тем, что в эксперименте отмирающие и оседающие на дно сосуда крупные клетки учитываются наравне с живыми, что скрывает эффект элиминации.

Высокие значения видимого роста, полученные в некоторых случаях и для мелкоклеточных диатомовых (см. табл. 1), указывают на низкую выедаемость на начальной стадии резкого увеличения численности популяции при наступлении благоприятных условий среды. Можно предположить, что параллельное возрастание числа консументов происходит с некоторым отставанием, что позволяет популяциям с мелкими клетками также накапливать высокие биомассы. Затем, по мере роста числа потребителей, наступает период стагнации, сменяющийся периодом столь же резкого падения численности за счёт выедания мелких или оседания крупных клеток на дно и характеризующийся отрицательными значениями скорости видимого роста доминантных видов фитопланктона. При этом создаются условия для формирования нового максимума с возможным чередованием видов-доминантов. В результате изменяющихся условий среды, а также взаимодействия продуцентов и консументов сезонный ход биомассы фитопланктона, оцениваемой по хлорофиллу a или по численности, может быть представлен в виде чередующихся максимумов и минимумов, а сезонный ход суточных значений видимого роста — в основном значениями от $+1$ до -1 .

Вышеописанное явление, по-видимому, является одной из причин образования многометровой толщи иловых отложений на дне б. Севастопольская, так называемого жидкого дна. Результаты нашего исследования показывают, что один из факторов аккумуляции иловых отложений в б. Севастопольская — оседание на дно крупных клеток фитопланктона (мелкие клетки выедает зоопланктон в толще воды). Каков реальный вклад сообщества фитопланктона в процесс

образования донных депозитов б. Севастопольская в сравнении с вкладом отложений бентосных диатомовых водорослей [7], выноса грунта с течением р. Чёрная, ливнёвых стоков с берегов и поступлений хозяйственных вод, нам ещё предстоит выяснить.

Определение скорости роста отдельных видов фитопланктона в условиях естественной популяции впервые проведено Т. М. Кондратьевой в 1961 г. в стеклянных цилиндрах, торцы которых были затянуты пористыми мембранами [6]. По этой методике в дальнейшем проводили определения на оз. Байкал [1] и в б. Севастопольская [9], позволившие рассчитывать как продукцию отдельных видов, так и первичную продукцию всего фитоплена. Позже метод Кондратьевой, требующий трудоёмкого анализа проб под микроскопом, игнорировали как устаревший. Исследования функциональных параметров фитопланктона стали проводить преимущественно радиоуглеродным методом и методом разбавления, разработанными для суммарного фитопланктона [12, 13, 19]. Определение скорости роста водорослей в культурах [14] — отдельная область исследований, которая здесь не рассматривается.

Проведённые нами исследования роста отдельных видов фитопланктона в естественных условиях непосредственно в водоёме и в рамках эксперимента предприняты с целью получения информации об их продукции и потреблении. Большой объём публикаций в научной литературе, связанных с применением метода разбавления, не позволяет с уверенностью оценить степень приоритетности нашего исследования. Обширные аналогичные короткопериодные наблюдения на оз. Ланао на Филиппинах [24] преследовали цель использовать видимый рост как показатель экологического сходства и филогенетических отношений отдельных видов, поэтому в обстоятельной публикации автора значения видимого роста как таковые отсутствуют. Излагаются и обсуждаются только производные от этих значений коэффициенты.

Заключение. Проведённые в зоне устья б. Севастопольская сезонные исследования сообщества фитопланктона выявили чередование доминирующих популяций, каждая из которых проходит стадии роста, стагнации и падения биомассы. Элиминация мелкоклеточных видов (объём клеток — примерно до 1600 мкм³) осуществляется преимущественно за счёт их выедания зоопланктоном в толще воды, элиминация же крупноклеточных популяций — преимущественно путём старения, отмирания и оседания клеток на дно бухты, что, в частности, вносит свой вклад в накопление многометрового слоя иловых отложений.

В перспективе уравнения, аналогичные полученному в нашем эксперименте (6), могут быть использованы для расчёта значений роста и выедания отдельных видов фитопланктона в естественных сообществах, если удельные значения видимого роста будут найдены по изменению числа клеток в эксперименте после короткой (1–3-суточной) экспозиции либо по результатам регулярных короткопериодных измерений их численности *in situ*.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации АААА-А18-118021490093-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Антипова Н. Л., Загоренко Г. Ф. К вопросу об определении суточной продукции некоторых видов Байкальского фитопланктона // *Известия Биолого-географического научно-исследовательского института при Иркутском государственном университете*. 1971. Т. 25, № 1. С. 20–29. [Antipova N. L., Zagorenko G. F. K voprosu ob opredelenii sutochnoi produktsii nekotorykh vidov Baikal'skogo fitoplanktona. *Izvestiya Biologo-geograficheskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta pri Irkutskom gosudarstvennom universitete*, 1971, vol. 25, no. 1, pp. 20–29. (in Russ.)]
2. Богоров В. Г. *Планктон Мирового океана*. Москва : Наука, 1974. 320 с. [Bogorov V. G. *Plankton Mirovogo okeana*. Moscow: Nauka, 1974, 320 p. (in Russ.)]

3. *Водоросли : справочник*. Киев : Наукова думка, 1989. 608 с. [*Vodorosli : spravochnik*. Kiev: Naukova dumka, 1989, 608 p. (in Russ.)]
4. Зенкевич Л. А. *Биология морей СССР*. Москва : Изд-во АН СССР, 1963. 740 с. [*Zenkevich L. A. Biologiya morei SSSR*. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1963, 740 p. (in Russ.)]
5. Киселев И. А. Методы исследования планктона // *Жизнь пресных вод СССР* / под ред. Е. Н. Павловского, В. И. Жади́на. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1956. Т. 4. С. 183–270. [Kiselev I. A. Metody issledovaniya planktona. In: *Zhizn' presnykh vod SSSR* / E. N. Pavlovskii, V. I. Zhadin (Eds). Moscow ; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1956, vol. 4, pp. 183–270. (in Russ.)]
6. Кондратьева Т. М. Определение суточной продукции фитопланктона в Севастопольской бухте // *Первичная продукция морей и внутренних вод* / под ред. Г. Г. Винберга. Минск : Изд-во Мин. высшего и среднего спец. образования БССР, 1961. С. 71–82. [Kondrat'eva T. M. Opredelenie sutochnoi produktsii fitoplanktona v Sevastopol'skoi bukhte. In: *Pervichnaya produktsiya morei i vnutrennikh vod* / G. G. Vinberg (Ed.). Minsk: Izd-vo Min. vysshego i srednego spets. obrazovaniya BSSR, 1961, pp. 71–82. (in Russ.)]
7. Неврова Е. Л. Таксономическое разнообразие и структура таксоцены бентосных диатомовых (Bacillariophyta) в Севастопольской бухте (Чёрное море) // *Морской экологический журнал*. 2013. Т. 12, № 3. С. 55–67. [Nevrova E. L. Taxonomic diversity and structure of benthic diatom taxocene (Bacillariophyta) at Sevastopol Bay (the Black Sea). *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 3, pp. 55–67. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1296>
8. Сеничева М. И. Сезонная динамика численности, биомассы и продукции фитопланктона Севастопольской бухты // *Экология моря*. 1980. Вып. 1. С. 3–11. [Senicheva M. I. Seasonal dynamics of the phytoplankton number, biomass and production in the Sevastopol Bay. *Ekologiya morya*, 1980, iss. 1, pp. 3–11. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/2722>
9. Сеничева М. И. Динамика популяции *Skeletonema costatum* (Grev.) в Севастопольской бухте // *Экология моря*. 1980. Вып. 1. С. 11–15. [Senicheva M. I. Dynamic of *Skeletonema costatum* population in the Sevastopol Bay. *Ekologiya morya*, 1980, iss. 1, pp. 11–15. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/2723>
10. Сеничева М. И. Видовое разнообразие, сезонная и межгодовая изменчивость микроводорослей в планктоне у берегов Крыма // *Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования* / под ред. Ю. Н. Токарева, З. З. Финенко, Н. В. Шадрина ; НАН Украины, Институт биологии южных морей. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. С. 5–17. [Senicheva M. I. Species diversity, seasonal and interannual variability of microalgae in plankton off the coast of the Crimea. In: *The Black Sea Microalgae: Problems of Biodiversity Preservation and Biotechnological Usage* / Yu. N. Tokarev, Z. Z. Finenko, N. V. Shadrin (Eds) ; NAS of Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. Sevastopol: ECOSI-Gidrofizika, 2008, pp. 5–17. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/5521>
11. Сорокин Ю. И. К методике концентрирования проб фитопланктона // *Гидробиологический журнал*. 1979. Т. 15, № 2. С. 71–76. [Sorokin Yu. I. K metodike kontsentrirvaniya prob fitoplanktona. *Gidrobiologicheskij zhurnal*, 1979, vol. 15, no. 2, pp. 71–76. (in Russ.)]
12. Стельмах Л. В., Куфтаркова Е. А., Бабич И. И. Сезонная изменчивость скорости роста фитопланктона в прибрежных водах Чёрного моря (район Севастополя) // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 1. С. 67–80. [Stelmakh L. V., Kuftarkova E. A., Babich I. I. Seasonal variations of phytoplankton growth rate in coastal waters of the Black Sea (near Sevastopol). *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 1, pp. 67–80. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1001>
13. Стельмах Л. В., Бабич И. И., Родионова Н. Ю. Основные структурно-функциональные характеристики фитопланктона поверхностных вод западной части Черного моря в летний период // *Системы контроля окружающей среды*. 2012. Вып. 17. С. 171–176. [Stelmakh L. V., Babich I. I., Rodionova N. Yu. Main structural and functional characteristics of phytoplankton in surface waters of the western Black Sea in summer. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2012, iss. 17, pp. 171–176. (in Russ.)]

14. Стельмах Л. В., Мансурова И. И., Акимов А. И. Культуры динофитовых водорослей Чёрного моря: экспериментальные исследования и практическое значение // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 2014. Вып. 11. С. 260–266. [Stelmakh L. V., Mansurova I. M., Akimov A. I. Cultures of the Black Sea dinoflagellates: Experimental studies and practical significance. *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana*, 2014, iss. 11, pp. 260–266. (in Russ.)]
15. Суханова И. Н. Концентрирование фитопланктона в пробе // *Современные методы количественной оценки распределения морского планктона*. Москва : Наука, 1983. С. 97–105. [Sukhanova I. N. Phytoplankton concentration in the sample. In: *Sovremennye metody kolichestvennoi otsenki raspredeleniya morskogo planktona*. Moscow: Nauka, 1983, pp. 97–105. (in Russ.)]
16. Чмыр В. Д., Сеничева М. И., Ли Р. И., Щербатенко Л. С. Кинетика структуры и видимой скорости роста фитопланктона у побережья Севастополя // *Экобиологические проблемы Азово-Черноморского региона и комплексное управление биологическими ресурсами* : тез. науч.-практ. конф., Севастополь, 28–30 сент. 2015 г. Севастополь, 2015. С. 171–174. [Tchmyr V. D., Senicheva M. I., Lee R. I., Scherbatenko L. S. Kinetics of the structure and apparent growth rate of phytoplankton off the coast of Sevastopol. In: *Ecobiological problems of the Azov – Black Sea region and integrated management of biological resources* : тез. науч.-практ. конф., Севастополь, 28–30 сент., 2015. Sevastopol, 2015, pp. 171–174. (in Russ.)]
17. Чмыр В. Д., Сеничева М. И., Ли Р. И., Щербатенко Л. С. Сообщество фитопланктона: чередование и скорость роста популяций // *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : в 3-х т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции, Севастополь, 19–24 сент. 2016 г. / под общ. ред. А. В. Гаевской. Севастополь, 2016. Т. 2. С. 469–472. [Tchmyr V. D., Senicheva M. I., Lee R. I., Scherbatenko L. S. Phytoplankton community: Alternation and growth rate of populations. In: *Morskie biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy* : v 3-kh t. : sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii, Sevastopol, 19–24 Sept., 2016 / A. V. Gaevskaya (Ed.). Sevastopol, 2016, vol. 2, pp. 469–472. (in Russ.)]
18. Behrenfeld M. J. Abandoning Sverdrup's Critical Depth Hypothesis on phytoplankton blooms. *Ecology*, 2010, vol. 91, no. 4, pp. 977–989. <https://doi.org/10.1890/09-1207.1>
19. Calbet A., Saiz E. Effects of trophic cascades in dilution grazing experiments from artificial saturated feeding responses to positive slopes. *Journal of Plankton Research*, 2013, vol. 35, iss. 6, pp. 1183–1191. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt067>
20. Gran H. H., Braarud T. A quantitative study on the phytoplankton of the Bay of Fundy and the Gulf of Maine (including observations on hydrography, chemistry and turbidity). *Journal of the Biological Board of Canada*, 1935, vol. 1, no. 5, pp. 279–467. <https://doi.org/10.1139/f35-012>
21. Landry M. R., Hassett R. P. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton. *Marine Biology*, 1982, vol. 67, iss. 3, pp. 283–288. <https://doi.org/10.1007/BF00397668>
22. Landry M. R., Haas L. W., Fagerness V. L. Dynamics of microplankton communities: Experiments in Kaneohe Bay, Hawaii. *Marine Ecology Progress Series*, 1984, vol. 16, no. 1–2, pp. 127–133. <http://dx.doi.org/10.3354/meps016127>
23. Landry M. R., Brown S. L., Rii Y. M., Selph K. E., Bidigare R. R., Yang E. J., Simmons M. P. Depth-stratified phytoplankton dynamics in Cyclone Opal, a subtropical mesoscale eddy. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2008, vol. 55, iss. 10–13, pp. 1348–1359. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.02.001>
24. Lewis W. M. Jr. Net growth rate through time as an indicator of ecological similarity among phytoplankton species. *Ecology*, 1977, vol. 58, no. 1, pp. 149–157.
25. Li Q. P., Franks P. J. S., Landry M. R., Goericke R., Taylor A. G. Modeling phytoplankton growth rates and chlorophyll to carbon ratios in California coastal and pelagic ecosystems. *Journal of Geophysical Research – Biogeosciences*, 2010, vol. 115, iss. G4, article ID G04003. <http://dx.doi.org/10.1029/2009jg001111>
26. Sverdrup H. U. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *Journal du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 1953, vol. 18, iss. 3, pp. 287–295.

DETERMINATION OF THE GROWTH RATE AND ELIMINATION OF CERTAIN PHYTOPLANKTON SPECIES AND POPULATIONS IN THE SEVASTOPOL BAY (BLACK SEA)

V. D. Tchmyr, R. I. Lee, and M. I. Senicheva

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: vikchm@mail.ru

The relevance of the study is determined by the key role of phytoplankton in the functioning of marine ecosystems, since unicellular algae carry out the primary production of organic matter in photosynthesis and form the first trophic link in the food chain. The tasks of the work are to determine the values of the net (apparent) growth rate of phytoplankton as a whole and of its constituent elements, including populations of certain species, and to study the possibility of estimating the rate of their actual growth and consumption based on regular short-period determinations of phytoplankton abundance and biomass in natural communities. For the determinations, we used both the previously obtained data of the decadal monitoring of the phytoplankton state in the coastal zone and the results of recent experiments. The decadal determinations performed during 2007 near the mouth of the Sevastopol Bay included measurements of phytoplankton abundance and biomass, as well as of chlorophyll *a* concentrations at intervals of several days, which made it possible to calculate the net specific biomass growth rate (apparent growth, **k**) according to its changes identified during this period. By comparing the abundance of certain species during short-period determinations, 29 values of the apparent growth were obtained for 9 mass species. The apparent growth, being the difference between actual growth and consumption, can be used to determine these values. Patterns linking the values of the apparent and actual growth of algae cells with their sizes were found in the experiments conducted by the dilution method. In our experiments, we adapted classical dilution method for the study of total phytoplankton to determine the functional parameters of certain species, which made it possible to find the linking patterns. Using the found patterns, we obtained 22 values of growth rate μ and consumption rate **m** for 7 mass phytoplankton species at the mouth of the Sevastopol Bay. Studies show that the growth rate of certain species of phytoplankton, whose cell volume is less than $1000 \mu\text{m}^3$, can reach values over 1 day^{-1} . For algae with the cell volume exceeding $1500 \mu\text{m}^3$, the values of μ approach the values of **k**, and the values of **m** approach zero. For this group, the actual growth rate μ is taken to be equal to the apparent growth rate **k**, and the rate of consumption **m** is taken to be zero. In fact, in the natural population, small species are predominantly consumed in the upper illuminated layer, while the larger ones sink to the bottom or into deep horizons. This means that primarily phytoplankton populations with small cells are consumed, while populations with larger cells are not consumed. However, this conclusion is not consistent with the rates of apparent growth measured *in situ*, which include both positive and negative values for all populations, regardless of cell size. This contradiction is explained by the fact, that in the experiment, large cells dying off and sinking to the bottom of the vessel are taken into account on a par with living cells, and it hides the effect of elimination.

Keywords: phytoplankton, community, population, specific growth, elimination, structure, exposure

ИСТОРИЧЕСКИЕ ХРОНИКИ

УДК 061.6

СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ В 1945–1949 гг.

© 2019 г. **О. Г. Миронов**

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Россия
E-mail: miroнов_33@mail.ru

Поступила в редакцию 01.08.2019; после доработки 01.08.2019;
принята к публикации 25.09.2019; опубликована онлайн 30.09.2019.

Описаны быт, взаимоотношения и условия работы сотрудников Севастопольской биологической станции в первую послевоенную пятилетку — в 1945–1949 гг.

Ключевые слова: Севастопольская биологическая станция

В книге В. А. Водяницкого [1] периоду первой пятилетки после войны отведено около 10 страниц, и посвящены они общим проблемам развития Севастопольской биологической станции (далее — СБС). Там есть такие строки: «В частично отремонтированном здании станции жили учёный секретарь М. А. Долгопольская, её муж В. А. Паули, хозяйственник Н. М. Сабанов и его жена, бухгалтер С. Н. Сабанова. Здесь же поселился микробиолог Ф. И. Копп с женой. Из Симферополя прибыла библиотекарь А. Н. Шаврова. Приехали гидрохимик М. А. Добржанская и зоопланктонист Г. Н. Миронов». Как же они жили, какими были их быт и взаимоотношения?

По современной нумерации помещений, семья Мироновых из трёх человек размещалась в комнате 32. У меня остались воспоминания о ней в день 22 июня 1941 г. После ночного взрыва немецкой противокорабельной мины у Памятника затопленным кораблям (налёт начался в 03:15) весь пол комнаты был засыпан осколками стекла; валялись вырванные оконные рамы; лёгкая перегородка, разделяющая комнату и коридор, была частично повалена. В комнате 31 была та же картина разрушений.

После ночной постановки мин в Севастопольской бухте предполагалось, что город будут бомбить. Детей сотрудников станции решили защитить, спрятав в маленькой тёмной комнате, над которой возвышались четыре этажа перекрытий. Тогда я впервые увидел Н. М. Сабанова, вместе с другими мужчинами стаскивающего в эту комнату матрацы (на них дети провели ночь). Теперь мимо незаметной двери в нише этого помещения проходит каждый, кто спускается по лестнице в «офис» Аквариума.

Больше на этаже, где размещались комнаты 31 и 32, отремонтированных помещений не было. В коридоре, который ведёт в них от лестничного пролёта, отсутствовала крыша, как и в современных помещениях 29 и 30, засыпанных тогда строительными обломками. Вместо крыши были набросаны доски, которые немного защищали от дождя и снега.

На площадке, где был установлен один из баков для запасов морской воды, зиял дверной проём (сейчас это комната 34а). Баки хорошо видны на первых фотографиях СБС. Поднявшись к баку, слева можно было увидеть провал, заваленный обломками крыши и этажным перекрытием современного конференц-зала. Справа можно было протиснуться и спуститься на крышу комнаты, в которой сейчас находится отдел кадров.

Этажом ниже, где теперь помещения 25 и 26, располагались Водяницкие. В комнате 26 была спальня, а в 25 — жилое помещение, оно же кабинет директора.

Прямо под ними (в комнате, где сейчас архив) была бухгалтерия. Рядом жили Сабановы (теперь там библиотека). В помещении, где ютилась бухгалтерия, раз в неделю после окончания рабочего дня проходили политзанятия по истории ВКП(б) для обслуживающего персонала. Научные сотрудники самостоятельно изучали труды классиков марксизма-ленинизма, писали конспекты, проводили семинары. В то время подобным мероприятиям придавали большое значение, их контролировали вышестоящие партийные органы. Вначале на СБС был только один коммунист — Г. Е. Иванов, работавший шофёром. В дальнейшем он стал секретарём парторганизации биостанции и с гордостью говорил: «Я принял в партию Владимира Алексеевича». Руководитель учреждения не мог оставаться беспартийным.

В помещении, где сейчас находится отдел кадров (оно было без перегородки), размещалась лаборатория фито- и зоопланктона. Там проводили собрания. Этажом ниже, в комнате 12, принадлежащей теперь отделу морской санитарной гидробиологии, формировалась гидрохимическая лаборатория.

Помещения отапливали печами. Уголь для них привозили грузовиками и ссыпали в люк у торца северного крыла, выходящего на Приморский бульвар (см. рис. 1). По жёлобу уголь попадал в помещение (2), откуда сотрудники носили его вёдрами к себе. Там в дальнейшем построили котельную.

Ни воды, ни канализации первое время не было. Воду и сотрудники, и жители близлежащих развалин брали из единственного крана (1), который располагался в нише сбоку от лестницы, ведущей к зданию. Содержимое «ночных ваз» выбрасывали в выгребную яму, находившуюся там, где впоследствии оборудовали хоздвор, мастерские и гараж. Довольно скоро над выгребной ямой сделали из досок туалет, и им пользовались пленные немцы, восстанавливавшие здание СБС. Выглядели они как люди, которых содержали в весьма удовлетворительных условиях, чего не скажешь о наших пленниках, увиденных мной в оккупированной Феодосии.

Неудобства были и с электричеством. У нас, в комнате 32, отсутствовали розетки, а единственная лампочка висела на проводе в центре помещения. В те времена очень выручали «жулики». Лампочку вкручивали не непосредственно в патрон, а во ввинченный в него «жулик», в верхней части которого имелись две пары отверстий для вилок электроприборов. Таким образом, при необходимости можно было пользоваться утюгом и электроплиткой одновременно. В дневное время лампочку чуть-чуть выкручивали, чтобы она не светила.



Рис. 1. Лестница у входа в здание Севастопольской биологической станции. Пояснения к (1) и (2) см. в тексте

Рис. 1. Staircase at the entrance to the building of the Sevastopol Biological Station. Explanations for (1) and (2) see in the text

На основные продукты существовали карточки, и нормы были маленькими. Для помощи сотрудникам В. А. Водяницкий посылал станционную полуторку в Курск за картошкой. На этой же полуторке организовывали загородные экскурсии сотрудников СБС (рис. 2).



Рис. 2. Сотрудники Севастопольской биологической станции на экскурсии:
 1 — Николай Иванович Сабанов;
 2 — Мина Айзиковна Долгопольская;
 3 — её сын Буся (Александр), в будущем — лаборант лаборатории Г. Г. Поликарпова;
 4 — Софья Николаевна Сабанова;
 5 — Нина Васильевна Морозова-Водяницкая;
 6 — Ольга Александровна Галаджиева;
 7 — Гавриил Ефремович Иванов, водитель;
 8 — Константин Михайлович Ковальчук, механик, в будущем — главный инженер Института биологии южных морей;
 9 — Олег Глебович Миронов

Fig. 2. Sevastopol Biological Station employees on excursion:
 1 – Nikolai Ivanovich Sabanov;
 2 – Mina Aizikovna Dolgopol'skaya;
 3 – her son Busya (Aleksandr), in the future – assistant in G. G. Polikarpov's laboratory;
 4 – Sof'ya Nikolaevna Sabanova;
 5 – Nina Vasil'evna Morozova-Vodyanitskaya;
 6 – Ol'ga Aleksandrovna Galadzhieva;
 7 – Gavriil Efremovich Ivanov, driver;
 8 – Konstantin Mikhailovich Koval'chuk, mechanic, in the future – chief engineer of Institute of Biology of the Southern Seas;
 9 – Oleg Glebovich Mironov

Возле Артбухты был открытый базарчик. Там располагались палатки с овощами и рыбный ряд, где по утрам торговали местные рыбаки. Несколько далее базарчика по субботам и воскресеньям функционировала «барахоловка», которую в поисках экзотики посещали М. А. Добржанская и Ф. И. Копп. Мария Александровна каждый раз возвращалась с каким-нибудь трофеем.

В новогоднюю ночь 1945–1946 гг. Водяницкие пригласили всех научных сотрудников в нынешнюю комнату 25. Праздничный стол собирали в складчину.

Ф. И. Копп пришёл со своей стопкой из чёрного серебра. Это была настоящая чарка объёмом 123 мл, на которой славянской вязью было выведено «Только одну». С ней Филипп Исаакович ходил на все застолья.

Дома этот удивительный человек держал небольшой террариум, в котором жил тарантул. Ф. И. Копп собственноручно ловил мух для его кормления.

В упомянутой книге «Записки натуралиста» [1] есть фраза: «К сожалению, не долго прожили после окончания войны М. А. Галаджиев и Ф. И. Копп». М. А. Галаджиева я не помню, зато от О. А. Галаджиевой у меня сохранился географический атлас 1930 г. издания с надписью: «Милому Олегу Миронову от О. А. Галаджиевой».

Несмотря на трудности, возник вопрос о проведении исследований в Севастопольской бухте. Плавсредств для отбора проб не было. В те годы южное и западное побережье Артиллерийской бухты не были забетонированы. Там базировались несколько десятков рыбацких яликов, в основном плоскодонки, вместимостью 1–2 человека. Владимир Алексеевич решил приобрести такой ялик и поручил это дело Г. Н. Миронову. Глеб Николаевич рассказывал, что один из рыбаков, расхваливая свою плоскодонку, сказал: «Да я на ней в свежую погоду до ревуна ходил». Ревун — это гидрографическое устройство (буй). Он стоял на якоре недалеко от входа в Севастопольскую бухту. Старожилы помнят его стонущие-воющие сигналы при усилении волнения моря. Договорились за одну тысячу рублей (это происходило до денежной реформы 1947 г.).

Ялик покрасили. Вместо старого названия («Инвалид») появилось новое («Тередо»). В летнее время ялик стоял на бакштове (тросе с кормы шлюпки, стоящей на якоре), который крепился к набережной напротив СБС. На нём успешно проводили отбор проб планктона (горизонтальный и вертикальный лов). Один раз попробовали на нём драгировать, но потеряли драгу. При встречной волне или даже волне от катера грести на «Тередо» было трудно. При ударе о волну ялик терял ход, необходимо было каждый раз преодолевать «энергию покоя», о которой нам говорили в школе. Однажды во время штормовой погоды бакштов порвался, какое-то время ялик оставался на плаву, а затем перевернулся, но продолжал держаться благодаря воздушной подушке. Немцы, которые работали на восстановлении южного крыла станции, качали головами и говорили: «Капут!» На следующий день, когда погода улучшилась, ялик перевернули, а воду вычерпали. Ялик опять оказался в рабочем состоянии.

В то время практически все плавсредства, включая большие рыбацкие лодки, ходили на вёслах. Я наблюдал из окна, с каким трудом рыбаки выгребали зимой против сильного норд-оста, возвращаясь из Артбухты на Северную (некоторые из них жили в пещерах на скалистом берегу, где сейчас стоит памятник Славы воинов 2-й гвардейской армии).

Лодки связывали центр города, Северную и Корабельную сторону (Павловский мысок). Стоимость проезда на Павловский мысок составляла 20 коп. Когда лодка отходила от пристани, рыбак передавал пассажирам пустую консервную банку, чтобы они бросали туда мелочь. Сдачу с бумажного рубля брали самостоятельно. Когда Мария Александровна Добржанская пользовалась таким видом транспорта, она всегда клала в банку рубль и не брала сдачу: «Им и так тяжело».

Спустя некоторое время появилось ещё одно плавсредство: рыбаки, принятые в штат биостанции, переделали четырёхвёсельный ял. Получился удобный для работы ялик, правда в вёсельном варианте. Им мог управлять один человек. Габариты ялика позволяли опускать и поднимать мережку для ловли рыбы. Одна мережка ставилась на подводную косу, являющуюся продолжением мыса Хрустальный, а вторая — мористее Памятника затопленным кораблям. Вместе с рыбой попадались травяные крабы. Один из рыбаков, когда было его дежурство, вытаскивал крабов и с остервенением разбивал о планширь ящика. Я спросил: «За что?» Он ответил: «Мерзкие травяшки, только рыбу портят».

Во время штормовой погоды мережку уносило от места установки. Когда море утихало, её искали, опустив за борт якорь-кошку из толстой проволоки и передвигаясь галсами над возможным районом нахождения сетей. В большинстве случаев после непогоды приходилось доставлять разорванные мережки на берег, освобождать от водорослей и зашивать. Вместе с крылом конструкция имела длину несколько десятков метров, поэтому занимались починкой мережки на набережной, между биостанцией и восстанавливаемым зданием Института физических методов лечения (его реконструировали как Дворец пионеров). Рыбаки страдали во время починки мережки: летом всё, что застревало в сети (водоросли, медузы, капли морской воды), высыхало и превращалось в пыль, попадавшую в глаза и носоглотку.

Появление нового плавсредства, которое нарекли «Ульянин», значительно расширило возможности сбора материала, в том числе планктона. С тех пор на подоконнике в коридоре, ведущем к морю, выставляли банки, на которых писали, кому из сотрудников какой планктон нужен. Утром, к началу рабочего дня, отобранные пробы уже стояли на окне.

Рыбаки жили тут же, на станции, а их принадлежности (вёсла, багры, вёдра, сети) хранились в помещении, где сейчас ларёк Аквариума. Связи с демонстрационным залом комната тогда не имела. Вход был из коридора (теперь он заложен).

Иногда планктон нужно было отбирать вечером. Эту процедуру рыбаки не любили, хотя плановые суточные станции проводили безропотно. Однажды я стал свидетелем такого разговора между «заказчиком» и рыбаком:

— Надо сходить по бухте, взять горизонтальный и вертикальный лов.

— Да куда идти? Посмотрите на море: норд-ост стенку поставил, линия горизонта поломана, ревун стонет, уключины скрипят.

— Да это же в бухте. Я для уключин смазку дам.

— Да мы что, против? Сейчас сделаем.

Вёсла на плечи — и к ялику.

Из посещающих биостанцию учёных запомнился профессор Н. И. Тарасов. Он приезжал на СБС и занимался акустикой. Николай Иванович со своими приборами размещался на первом этаже. Однажды он пригласил меня «послушать море» и долго объяснял, кто является источником того или иного звука. Я ничего не понял и запомнил только pistolетные щелчки рачка альфеуса.

Спустя несколько лет, когда уже была восстановлена центральная часть здания, а я учился в старших классах, Николай Иванович (естественно, по согласованию с моим отцом) попросил ему помочь. На крыше центральной части здания (четвёртый этаж ещё не был построен) установили теодолит, который наводили на буи, располагавшиеся возле Константиновской и Михайловской батарей. Работу проводили совместно с Черноморским флотом. В согласованное время в бухту входил эсминец, и в момент прохождения им ворот в боновых ограждениях я должен был выпустить из ракетницы ракету. Далее в мою задачу входило включение секундомера при прохождении форштевня корабля через первую точку и выключение при прохождении через вторую. Такую процедуру проводили иногда дважды в день. Корабль разворачивался, выходил из бухты, а потом вновь в неё заходил. Данные секундомера я передавал Николаю Ивановичу.

На плоской крыше собирался снег, и его приходилось периодически убирать. Однажды этой процедурой занимались В. А. Водяницкий и Г. Н. Миронов. Я присоединился к ним — стал скатывать и сбрасывать большие комья. «Только не бросай их на крышу Аквариума», — сказал мне Владимир Алексеевич. Он иногда поднимался на крышу СБС и любовался открывшейся панорамой, а снег мог подпортить вид.

Небольшой коллектив биостанции жил дружно, хотя и были некоторые нюансы. Библиотекарь Александра Николаевна Шаврова держала кота Мурика, любившего сидеть или лежать посередине коридора. Владислав Львович Паули, который очень плохо видел, часто об него спотыкался. По вечерам Александра Николаевна выпускала Мурика погулять и оставляла входную дверь полуоткрытой, подкладывая консервную банку. Владислав Львович выходил из комнаты, где жил с женой и сыном (она находилась там, где сейчас отдел бентоса), спускался на несколько ступенек, подходил к входной двери и ногой вышибал банку. Поздним вечером из-под закрытой двери на весь Приморский бульвар раздавались вопли кота. Александра Николаевна спускалась с третьего этажа и впускала своего питомца.

Жизнь продолжалась. Возрождались здания, приходили новые сотрудники... В 1947 г. отменили карточки. Пленных немцев и румын отправили домой. В дальнейшем Севастопольскую биологическую станцию восстанавливали наши строители.

Первая послевоенная пятилетка подходила к концу, и перед СБС открывались новые научные горизонты. В разделе о 1950–1954 гг. В. А. Водяницкий писал [1]: «Станцию посетил академик — секретарь Отделения биологических наук (АН СССР. — О. М.) А. И. Опарин. Разговор касался её деятельности и судьбы. «Станция, несомненно, будет институтом», — сказал Александр Иванович».

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Молисмологические и биогеохимические основы гомеостаза морских экосистем» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890090-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Водяницкий В. А. *Записки натуралиста*. Москва: Наука, 1975. 192 с. [Vodyanitsky V. A. *Zapiski naturalista*. Moscow: Nauka, 1975, 192 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1129>

SEVASTOPOL BIOLOGICAL STATION IN 1945–1949

O. G. Mironov

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: mironov_33@mail.ru

Life, relationships and working conditions of employees of the Sevastopol Biological Station in the first five years after the war (1945–1949) are described.

Keywords: Sevastopol Biological Station



NOTES

UDC 595.34:597.2/.5:574.582(262.5)

**IDENTIFYING NAUPLIAL STAGES
OF THE BLACK SEA COPEPODS OF CALANIDAE FAMILY
IN FISH LARVAE GUTS**

© 2019 **Yu. A. Zagorodnyaya and I. V. Vdodovich**

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: artam-ant@yandex.ru

Received by the Editor 18.01.2019; after revision 30.07.2019;
accepted for publication 25.09.2019; published online 30.09.2019.

Naupliar stages of copepods are known to be the main food items for fish larvae. Their identification in fish larvae guts is usually a difficult task and a time-consuming procedure. Original approach to identification of larvae and juvenile fish common food items – naupliar stages of the Black Sea copepods of family Calanidae – is proposed. This work is a continuation of the initiated studies on the developing a method for determining the juvenile copepod stages from fish larvae guts. On the example of naupliar stage III of *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991, specific features that can be used in identifying naupliar stages of three species of the Black Sea copepods from fish larvae guts are shown.

Keywords: food items, fish larvae, copepods, Calanidae, Black Sea

Naupliar stages of copepods are known to be the main food items for fish larvae [7, 8]. Their identification in fish larvae guts is usually a hard and time-consuming procedure. It was shown [2] that “feeding of fish is characterized by high species specificity...”, so identifying species composition of food items consumed is an important task. At present, there are neither illustrations, nor generally accepted method for the determination of marine crustaceans in fish larvae guts, when analyzing the remains of food items. This work is a continuation of the initiated studies [9] on the developing a method for determining the juvenile copepod stages by fragments in the intestines of fish larvae.

Larvae of *Trisopterus luscus* (Linnaeus, 1758) were collected in the Black Sea in October 2016 (the 89th cruise of RV “Professor Vodyanitsky”). Samples with larvae were fixed in 4% formaldehyde solution. Species identification of fish larvae was made by [5]. In the laboratory, after species identification and morphological analysis of fish larvae, they were dissected under a binocular microscope, and their guts were removed as described in [1]. Food items found in guts were investigated under light microscope Nikon Eclipse 100 (4×10); all food items found in guts were counted and measured, and then identified to the proper taxon. Identification of food items in fish larvae guts was carried out by [3, 6]. Photomicrography of food items found in fish larvae guts was made with camcorder Ikegami ICD-848P, connected to the Nikon Eclipse 100 (light mode 10×10).

To identify naupliar stages of copepods (Fig. 1A), the following specific features were taken into account: the number of body segments and limb pairs, the number of branches on antennae, antennae and mouth part, as well as the location and length of setae, presence of spines, shape and downiness of labrum,

appearance of rudimentary swimming legs, caudal arms, and a number of others [3, 6]. Most of these features cannot be used for identifying nauplii from fish larvae guts, because as a result of digestion they are not distinguishable or are destroyed.

In the Black Sea, the family of Calanidae (Copepoda) is represented by one species – *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991, and its nauplii stages are characterized by comma-like body shape [3, 6]. This shape of the body remains the same in fish larvae guts, but it is often not noticeable (Fig. 1B), as the abdominal segment can be pressed to cephalothorax, and it complicates the identification, while in the lateral projection the abdominal segment is well distinguishable (Fig. 1C). When identifying, one should also focus on the shape, length and the number of paired caudal setae and spines, which are usually well maintained in the nauplii of this family (Fig. 1D). Such a defining attribute as “thin hairs on the inferior border of labrum” [6] is not suitable for identifying semi-digested nauplius remains, but the shape of labrum is clearly distinguishable in the lateral projection.

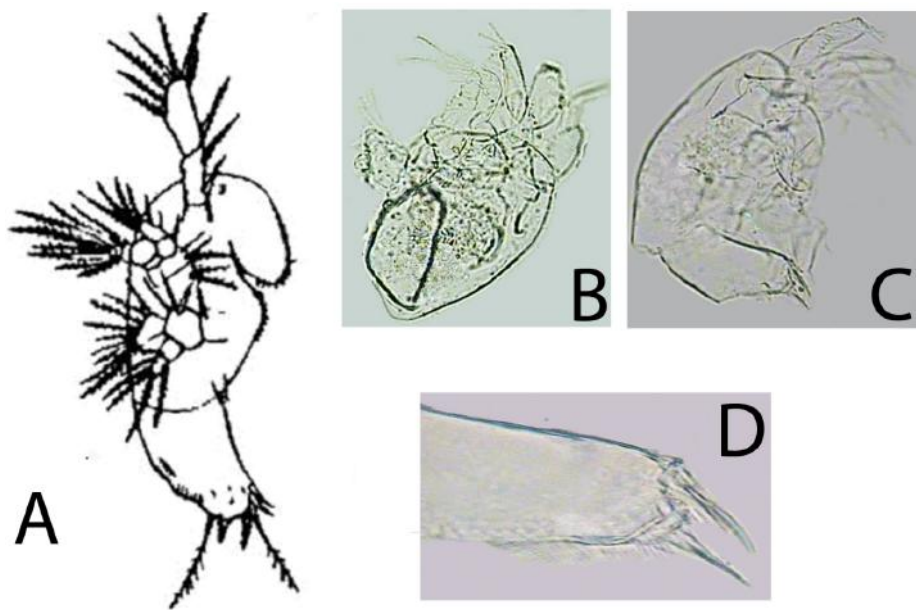


Fig. 1. The nauplii of *Calanus euxinus*, stage III. A – figure from [6]. B–D – original photos of nauplii from guts of *Trisopterus luscus* larvae: B – abdomen tucked under thoracal segment; C – abdomen and labrum; D – remains of caudal setae (with increasing)

Рис. 1. Науплиусы *Calanus euxinus*, III стадия. А — рисунок из [6]. В–D — оригинальные фотографии науплиусов из кишечника личинки тресочки *Trisopterus luscus*: В — abdomen подогнут под торакальный отдел; С — боковая проекция, на которой хорошо видны abdomen и верхняя губа; D — различные остатки каудального вооружения (увеличено)

Length of III nauplii stages of *Calanus euxinus* is 0.28–0.33 mm [3, 6], while the digested nauplii of this stage from fish larvae guts were smaller due to deformation of their body, usually to 0.28 mm. Nauplii stages of two other species of the Black Sea copepods – *Pseudocalanus elongatus* (Boeck, 1865) (Clausocalanidae) and *Paracalanus parvus* (Claus, 1863) (Paracalanidae) [4] – have a similar form, while they are well distinguishable by size, as a rule [3, 6]. Thus, using the example of stage III of *Calanus euxinus* nauplius, the following specific features are illustrated: characteristic body shape in the form of a comma, especially the caudal spines and setae, size of nauplius that can be used to identify the nauplii stages of three species of the Black Sea copepods from fish larvae guts.

This scientific note was prepared within the framework of research issue of IBSS “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” (no. AAAA-A18-118020890074-2).

REFERENCES / СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Duka L. A., Sinyukova V. I. *Rukovodstvo po izucheniyu pitaniya lichinok i mal'kov morskikh ryb v estestvennykh i eksperimental'nykh usloviyakh*. Kiev: Naukova dumka, 1976, 110 p. (in Russ.)
2. Kasumyan A. O. Otsenka rybami ob"ektov pitaniya s pomoshch'yu vnutrirotovoi retseptsii: povedencheskie i fiziologicheskie aspekty. In: *Sovremennye problemy fiziologii i biokhimii vodnykh organizmov*. Vol. 1: *Ekologicheskaya fiziologiya i biokhimiya vodnykh organizmov* : sb. nauch. st. Petrozavodsk: KarNTs RAS, 2010, pp. 74–79. (in Russ.)
3. *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Vol. 2. *Svobodnozhivushchie bespozvonochnye. Rakoobraznye*. Kiev: Naukova dumka, 1969, 536 p. (in Russ.)
4. Razouls C., de Bovée F., Kouwenberg J., Desreumaux N. *Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods*. Sorbonne University, CNRS, 2005–2019. URL: <http://copepodes.obs-banyuls.fr> [accessed 2019.01.15].
5. Russell F. S. *The eggs and planktonic stages of British marine fishes*. London ; New York ; San Francisco: Academic Press, 1976, 522 p.
6. Sazhina L. I. *Naupliusy massovykh vidov pelagicheskikh kopepod Mirovogo okeana*. Kiev: Naukova dumka, 1985, 238 p. (in Russ.)
7. Turner J. T. *The feeding ecology of some zooplankters that are important prey items of larval fish*. Washington, DC : U. S. Dept. of Commerce, National Oceanic ; NOAA / National Marine Fisheries Service, 1984, pp. 1–28. (NOAA Tech. Rep. NMFS ; 7).
8. Turner J. T. The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. *Zoological Studies*, 2004, vol. 43, no. 2, pp. 255–266.
9. Vdodovich I. V., Khanaychenko A. N., Gubanova A. D., Kolesnikova E. A., Aganesova L. O. Identification of some common food items in the guts of fish larvae and juveniles in the Black Sea. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2017, vol. 2, no. 1, pp. 3–10. <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.1.01>

ОПРЕДЕЛЕНИЕ НАУПЛИАЛЬНЫХ СТАДИЙ ЧЕРНОМОРСКИХ КОПЕПОД СЕМЕЙСТВА CALANIDAE В КИШЕЧНИКАХ ЛИЧИНОК РЫБ

Ю. А. Загородняя, И. В. Вдодович

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Россия
E-mail: artam-ant@yandex.ru

Известно, что науплиальные стадии копепод являются наилучшим кормом для личинок рыб. Их идентификация в кишечниках рыб ранних стадий онтогенеза — сложная и трудоёмкая задача. Предложен собственный подход к идентификации массово встречающихся объектов питания личинок и мальков рыб — науплиальных стадий черноморских копепод семейства Calanidae. Данная работа является продолжением исследований по созданию методики определения ювенильных стадий копепод из кишечников личинок. На примере III стадии науплиусов *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 проиллюстрированы характерные признаки, которые можно использовать при идентификации науплиальных стадий трёх видов черноморских копепод в кишечниках личинок рыб.

Ключевые слова: пищевые объекты, личинки рыб, копеподы, Calanidae, Чёрное море

УДК 594.124:591.4(262.5)

**СМЕНА ПОЛА У ЧЕРНОМОРСКОЙ МИДИИ
MYTILUS GALLOPROVINCIALIS LAMARCK, 1819
ПОД ВЛИЯНИЕМ ТЯЖЁЛЫХ МЕТАЛЛОВ**

© 2019 г. Н. С. Челядина¹, М. А. Попов¹, Н. В. Поспелова¹, Л. Л. Смирнова²

¹Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Россия

²Институт природно-технических систем, Севастополь, Россия
E-mail: chelydina2007@mail.ru

Поступила в редакцию 29.08.2019; после доработки 19.09.2019;
принята к публикации 25.09.2019; опубликована онлайн 30.09.2019.

В последние десятилетия в экосистеме Чёрного моря наблюдаются изменения, вызванные влиянием как естественных факторов окружающей среды, так и хозяйственной деятельности человека. Одно из наиболее существенных негативных последствий — увеличение содержания веществ антропогенного происхождения, токсичность которых для большинства водных организмов проявляется уже при малых концентрациях [1, 3, 5]. Особую опасность для водных экосистем представляют тяжёлые металлы [1, 2, 3]: накапливаясь в организме гидробионтов, они способны оказывать токсическое воздействие [3, 5, 7]. Известно, что некоторые компоненты техногенного загрязнения могут быть причиной инверсии пола мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, при этом смена пола у моллюсков идёт в одном направлении — от самок к самцам [6].

Целью работы было изучить воздействие Zn, Cd, Pb, Hg, Cu на инверсию пола мидий *M. galloprovincialis* в период посленерестовой перестройки их гонад.

Моллюсков *M. galloprovincialis* с раковиной размером ($55,3 \pm 3,1$) мм отбирали в 2018–2019 гг., в период весеннего массового нереста, с верёвочных коллекторов мидийно-устричной фермы г. Севастополя ($44^{\circ}37'13.4''N$, $33^{\circ}30'13.6''E$). Самок отбирали в лабораторных условиях путём температурной стимуляции нереста [6]. Каждую мидию помещали в отдельную ёмкость объёмом 250 мл, температуру воды в ней доводили до 18–22 °С. Пол моллюсков после нереста определяли с помощью микроскопа JenaVal (увеличение $\times 100$). Отобранных самок мидий помещали по 15 экз. в отдельные ёмкости с морской водой объёмом 20 л; одну ёмкость использовали в качестве контроля; воду меняли ежедневно. Эксперимент проводили в двух повторностях.

Интоксикацию самок проводили солями тяжёлых металлов: $CuSO_4 \cdot 5H_2O$, $ZnCl_2$, $Pb(COOCH_3)_2$, $Hg(NO_3)_2 \cdot H_2O$, $CdSO_4 \cdot 8H_2O$ — 1 раз в день. Необходимое количество солей рассчитывали с учётом получения в ёмкостях концентраций ионов Zn, Pb, Hg, Pb, Cd на уровне 2 ПДК. Длительность лабораторного эксперимента — 1 месяц. После этого моллюсков размещали в отдельные маркированные садки и вывешивали на мидийно-устричную ферму. Через 3 месяца определяли пол моллюсков методом визуального изучения мазков гонад под микроскопом [6]. На протяжении эксперимента вели учёт погибших мидий. Долю мидий с инверсией пола рассчитывали от числа выживших моллюсков.

Полученные результаты показали инверсию пола у 42–65 % самок, что может свидетельствовать о воздействии на смену пола ионов Zn^{+2} , Cd^{+2} , Pb^{+2} , Hg^{+2} , Cu^{+2} . Смертность самок, находящихся под влиянием ионов Cu^{+2} , была максимальной и достигала 33 %. Ионы Hg^{+2} вызывали смертность 13 % мидий. Действие остальных металлов было практически одинаковым, количество погибших моллюсков составляло 7–10 % (рис. 1).

Ионы исследуемых тяжёлых металлов проникают через клеточные мембраны, образуя в тканях гидробионтов металлотионеиноподобные белковые комплексы [4]. Накопление металлов в составе таких комплексов может достигать высоких уровней, что оказывает токсическое воздействие на организм [2]. Известно [1], что ионы Pb^{+2} активно влияют на генетический аппарат, оказывают гонадотоксическое и эмбриотоксическое действие. Медь, вызывающая смену пола у 65 % самок в эксперименте, занимает в ряду анализируемых металлов первое место по токсичности.

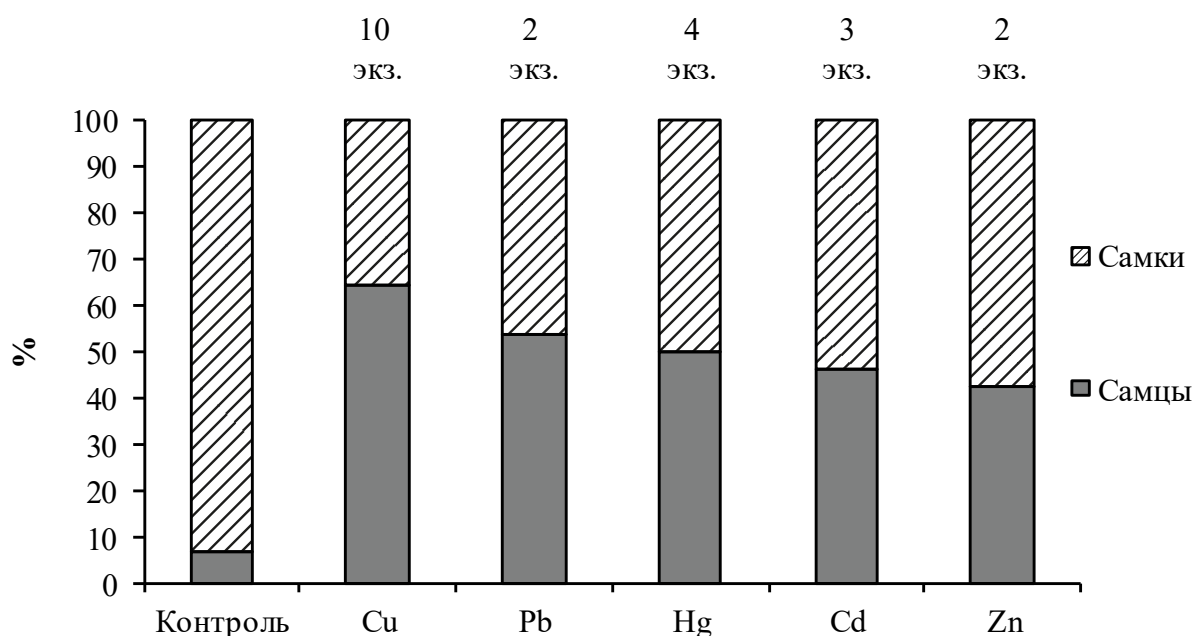


Рис. 1. Инверсия пола самок мидии *M. galloprovincialis* после эксперимента по воздействию тяжёлых металлов (над столбцами указана смертность моллюсков, экз.)

Fig. 1. Sex inversion of females of mussel *M. galloprovincialis* after the experiment showing the influence of heavy metals (figures above the columns indicate the mortality of molluscs, ind.)

Таким образом, в период посленерестовой перестройки гонад самки *M. galloprovincialis*, культивируемые у крымского побережья, под влиянием ионов Zn^{+2} , Cd^{+2} , Pb^{+2} , Hg^{+2} , Cu^{+2} меняют пол. В лабораторных условиях наиболее токсичное воздействие (смертность до 33 %, смена пола у 65 % особей) на самок мидий оказали ионы меди.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ 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) и ФГБНУ ИПТС «Фундаментальные и прикладные исследования закономерностей и механизмов формирования региональных изменений природной среды и климата под влиянием глобальных процессов в системе океан — атмосфера и антропогенного воздействия» (№ гос. регистрации АААА-А19-119031490078-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Влияние физико-химических факторов на содержание тяжелых металлов в водных экосистемах / под ред. О. А. Давыдова, Е. С. Климова, Е. С. Ваганова, А. С. Ваганова. Ульяновск : Изд-во УЛГТУ, 2014. 167 с. [*Vliyanie fiziko-khimicheskikh faktorov na sodержanie tyazhelykh metallov v vodnykh ekosistemakh* / O. A. Davydov, E. S. Klimov, E. S. Vaganov, A. S. Vaganov (Eds). Ul'yanovsk: Izd-vo UIGTU, 2014, 167 p. (in Russ.)]
2. Сабиров Ж. Б. Пути возникновения структурных мутаций при химической природе мутагенеза // *Гигиена труда и медицинская экология*. 2015. № 2 (47). С. 26–31. [Sabirov Zh. B. Puti vznikhoveniya strukturnykh mutatsii pri khimicheskoi prirode mutageneza. *Gigiena truda i meditsinskaya ekologiya*, 2015, no. 2 (47), pp. 26–31. (in Russ.)]
3. Силкина Е. Н., Силкин Ю. А., Силкин М. Ю., Столбов А. Я., Силкина А. Ю. Влияния тяжелых металлов на функциональные и биохимические показатели морских гидробионтов как биоиндикаторов экологического состояния среды // *Современные проблемы науки и образования*. 2016. № 6. С. 532–532. [Silkina E. N., Silkin Yu. A., Silkin M. Yu., Stolbov A. Ya., Silkina A. Yu. Study of heavy metals in the functional and biochemical indicators marine as hydrobionts bioindicators environmental protection status. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*, 2016, no. 6, pp. 532–532. (in Russ.)]
4. Слесарев В. И. *Химия: основы химии живого*. Санкт-Петербург : Изд-во СПб «Химиздат», 2005. 784 с. [Slesarev V. I. *Khimiya: osnovy khimii zhivogo*. Saint Petersburg: Izd-vo Spb “Khimizdat”, 2005, 784 p. (in Russ.)]
5. *Черноморские моллюски: элементы сравнительной и экологической биохимии* / под ред. Г. Е. Шульмана, А. А. Солдатов. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. 323 с. [*Chernomorskie molluski: elementy sravnitel'noi i ekologicheskoi biokhimii* / G. E. Shul'man, A. A. Soldatov (Eds). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2014, 323 p. (in Russ.)]
6. Chelyadina N., Pospelova N., Popov M., Smyrnova L., Kharchuk I., Ryabushko V. Sex inversion in cultivated mussels *Mytilus galloprovincialis* Lam. (Crimea, Black Sea) under influence of external environmental factors. *Ecologica Montenegrina*, 2018, vol. 19, pp. 26–31.
7. Lee J. S. Sex and sex reversal of bivalves. *The Korean Journal of Malacology*, 2015, vol. 31, iss. 4, pp. 315–322. <http://dx.doi.org/10.9710/kjm.2015.31.4.315>

**SEX INVERSION IN THE BLACK SEA MUSSEL
MYTILUS GALLOPROVINCIALIS LAMARCK, 1819
UNDER THE INFLUENCE OF HEAVY METALS**

N. S. Chelyadina¹, M. A. Popov¹, N. V. Pospelova¹, and L. L. Smirnova²

¹A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation

²Institute of Natural and Technical Systems, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: chelyadina2007@mail.ru

Heavy metals may be one of the factors causing a change in sexual structure in the settlements of mussel *Mytilus galloprovincialis* Lam. cultivated on the Sevastopol seaside. The aim of the work was to study the influence of Zn⁺², Cd⁺², Pb⁺², Hg⁺², Cu⁺² ions on the sex inversion of cultivated mussels during spring post spawning of gonads. Chronic intoxication of female mussel at ion concentration of 2 MPC was carried out for a month in laboratory conditions. After 3 months of a natural experiment, the sex of each mollusc was individually examined by the method of visual study of gonad smears. The sex inversion of the females occurred under the influence of all heavy metals. The maximum shares of males were observed after the influence of Cu⁺² and Pb⁺² – 65 and 52 %, respectively. Both laboratory and natural experiments showed high toxic effect of Cu⁺² and Hg⁺² ions, with female mortality reaching 33 and 13 %, respectively.

Keywords: Black Sea, molluscs, mariculture, females of mussel, heavy metals, sex inversion

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

**VII ВСЕРОССИЙСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ
«ШКОЛА ПО ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ И МОРСКОЙ ПАРАЗИТОЛОГИИ»**

<https://cprs.marine-research.org/events/parasites2019>



Седьмая Всероссийская конференция с международным участием «Школа по теоретической и морской паразитологии» состоялась 9–14 сентября 2019 г. в Севастополе.

На пленарной сессии было заслушано 10 докладов. Они охватывали широкий круг фундаментальных проблем — от вопросов специфики морфофункциональных адаптаций к паразитическому образу жизни до таксономического разнообразия и филогенетики паразитов, включая возможность происхождения свободноживущих животных от паразитических предков.

В сообщении д. б. н. Галактионова К. В. (ЗИН РАН) были подведены этапные итоги исследований биоразнообразия и жизненных циклов трематод в прибрежных экосистемах северных морей, определены подходы к пониманию механизмов освоения трематодами новых хозяев и регионов в ходе ледниковых циклов, дан прогноз изменений видового состава и жизненных циклов трематод в условиях начавшегося потепления климата. Д. б. н. Алёшин В. В. (МГУ имени М. В. Ломоносова)

на основании анализа молекулярно-генетических данных показал, что так называемые Mesozoa — ортонектиды и дициемиды — представляют собой вторично и независимо упрощённые группы Bilateria, но с усложнёнными (путём введения в них чередования поколений) жизненными циклами. Д. б. н. Карпов С. А. (ЗИН РАН) проанализировал существующие гипотезы происхождения грибов и пришёл к выводу о том, что аргументация в пользу их происхождения от свободноживущих предков не менее обоснованна, чем гипотеза их эволюции от паразитов. В докладе д. б. н. Никишина В. П. (ИБПС ДВО РАН) было подчёркнуто, что сложность функциональной нагрузки клеток и тканей гельминтов, их мультифункциональность не являются характерной адаптацией к паразитическому образу жизни, но свойственны и некоторым свободноживущим животным, при этом представляя собой безусловный пример усложнения организации. К. б. н. Семёнова С. К. и к. б. н. Хрисанфова Г. Г. (Институт биологии гена РАН) сравнили структурную организацию митохондриальных геномов у 35 видов трематод и показали, что их полиморфизм определяется вариацией протяжённых некодирующих последовательностей, содержащих видоспецифичные прямые и инвертированные повторы разной длины и состава. К. б. н. Атопкин Д. М. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) оценил значение морфологических и молекулярных критериев в систематике трематод, подчеркнув необходимость морфологических и морфометрических оснований для таксономических ревизий, и призвал коллег воздержаться от введения новых таксонов ранга подсемейства и выше до тех пор, пока не будут накоплены обширные молекулярные данные. К. б. н. Водясова Е. А. (ФИЦ ИнБЮМ) рассказала о новых технологиях исследований отдельных клеток, позволяющих изучать процессы их онтогенеза и дифференциации, выявлять межклеточные регуляторные пути, составлять атласы типов клеток, основываясь не только на морфологии, но и на геномных и транскриптомных данных. Д. б. н. Рысс А. Ю. (ЗИН РАН) представил гипотезу эволюции ствольных фитонематод, оригинальный жизненный цикл которых включает пропативные поколения на растении и грибе и трансмиссивных личинок — в насекомом, находящемся на стадии диапаузы. К. б. н. Юрлова Н. И. и к. б. н. Пономарёва Н. М. (ИСиЭЖ СО РАН) показали, что годовая продукция и биомасса церкарий даже одного вида трематод достигает $2 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, составляя до половины биомассы популяции хозяина (прудовика); она сопоставима с биомассой доминирующих видов беспозвоночных (моллюсков, стрекоз, водных жуков, пиявок); в целом трематоды вносят существенный вклад в биомассу и энергетический поток в северных пресноводных экосистемах. Д. б. н. Атаев Г. Л. (РГПУ имени А. И. Герцена) рассказал об особенностях развития инфрапопуляции трематоды *Echinostoma caproni* в промежуточном хозяине (моллюске), одной из которых является высокая смертность заражённых моллюсков в эксперименте, вызванная их вторичной инвазией церкариями и превращением их в метацеркарий.

В продолжение работы секции «Современные экологические и эволюционные проблемы теоретической и морской паразитологии» были представлены результаты изучения роли утиных птиц в распространении трематод (асп. Виноградова А. А. с соавторами, РГПУ им. Герцена), а также итоги масштабного исследования видового разнообразия микроскопических грибов, ассоциированных с микроводорослями и рыбами в водоёмах Понто-Каспийского бассейна, доложенные сотрудниками ФИЦ ИнБЮМ д. б. н. Рябушко Л. И. и к. б. н. Копытиной Н. И., и распространения грибоподобных простейших, лабиринтул, паразитирующих на диатомовых водорослях (Попова О. В., МГУ им. Ломоносова). Асп. Полянина К. С. (ЗИН РАН) представила результаты совместного с д. б. н. Рыссом А. Ю. исследования, в итоге которого установлена независимость специфичности нематод листовенных деревьев к растениям-хозяевам от вида переносчика и освещены особенности их филогенетической специфичности.

Секция «Биоразнообразие, жизненные циклы, популяционная биология паразитов морских организмов, взаимоотношения в системах паразит — хозяин» оказалась самой представительной. Заслушано 13 докладов, освещены различные вопросы биологии трематод. Так, коллеги из РГПУ им. Герцена (к. б. н. Исакова Н. П., к. б. н. Прохорова Е. Е. с соавторами,

к. б. н. Токмакова А. С. с соавторами) исследовали особенности отношений паразит — хозяин трематод и их хозяев, пульмонат. Д. б. н. Прокофьев В. В. (ПсковГУ) доложил результаты экспериментального изучения влияния кислотности воды на поведение церкарий трематод. К. б. н. Корнийчук Ю. М. (ФИЦ ИнБЮМ) отметила, по итогам анализа данных многолетних фаунистических исследований, резкое обеднение фауны трематод рыб в Карадагском природном заповеднике за последние 70 лет, не имеющее однозначного объяснения. Проблемы таксономии черноморских нематод были затронуты в докладе Пронькиной Н. В. (ФИЦ ИнБЮМ), цестод — в сообщении к. б. н. Поляковой Т. А. (ФИЦ ИнБЮМ). Об особенностях жизненных циклов некоторых гельминтов информировали сотрудники ИБПС ДВО РАН: к. б. н. Регель К. В. проанализировала литературные и собственные данные о роли литоральных ракообразных в циркуляции цестод морских уток в северо-западных и северо-восточных акваториях Евразии, а к. б. н. Михайлова Е. И. показала, что состояние популяций трёх видов скребней рода *Neoechinorhynchus* в условиях Субарктики зависит как от экологических связей популяций хозяев, так и от температурных адаптаций паразитов. Д. б. н. Головина Н. А. (ВНИРО) обобщила методические подходы к изучению паразито-хозяинных взаимодействий.

В ходе работы секции «Молекулярные маркеры в систематике, филогении и экологии паразитов» были представлены данные о внутри- и межвидовой изменчивости моногеной, цестод и трематод из различных регионов Евразии. К. б. н. Макариков А. А. (ИСиЭЖ СО РАН) отметил, что система гиленолепидид, основанная на морфологических критериях и гостальной специализации, нуждается в ревизии, однако подчеркнул, что ревизия должна основываться на данных как морфологического, так и молекулярно-генетического анализа. Разумное сочетание морфологических и молекулярно-генетических исследований прослеживалось и в докладах Белоусовой Ю. В. с соавторами (ФИЦ ИнБЮМ) о личинках трематод в черноморских моллюсках *Pitar rudis*; Дюминой А. В. (ЗИН РАН) с соавторами — о таксономическом статусе нескольких родов акантоцефалов; Прохоровой Д. А. с соавторами (ФИЦ ИнБЮМ) — о морфологической и генетической изменчивости черноморской моногеной *Gyrodactylus sphynx*. Проблемы генетической изменчивости локусов ядерной ДНК, используемых для баркодинга видов моногеной, рассмотрены в докладе к. б. н. Дмитриевой Е. В. (ФИЦ ИнБЮМ) на примере видов *Ligophorus* из Южно-Китайского моря.

Работу секции «Морфологические аспекты паразитизма» открыл методический доклад к. б. н. Ляха А. М. с соавторами (ФИЦ ИнБЮМ) о применении новых методов анализа форм двумерных структур на примере исследования прикрепительных образований моногеной; была представлена оригинальная программа «Эльфурье», позволяющая переводить контуры в массивы числовых дескрипторов форм. К. б. н. Поспехова Н. А. (ИБПС ДВО РАН) рассмотрела морфологические особенности метацестод (цистицеркоидов) из подотряда гиленолепидат, изученные методами световой и электронной микроскопии, а к. б. н. Корниенко С. А. (ИСиЭЖ СО РАН) подтвердила независимый статус родов гиленолепидидных цестод, образующих самостоятельную трибу.

Секции «Использование паразитов для оценки состояния водных экосистем и в качестве биологических меток при изучении различных сторон экологии хозяев» и «Прикладные аспекты морской паразитологии» были объединены. К. б. н. Андреева Н. А. (ИПТС РАН) представила результаты изучения микробиоты в организме больных дельфинов: определены её количественные и качественные изменения под влиянием факторов среды и вследствие ослабления иммунитета дельфинов. К. б. н. Мальцев В. Н. (Керченский филиал ЮгНИРО) обобщил сведения о паразитофауне ценных промысловых видов кефалевых рыб Чёрного, Азовского и Восточного морей и поднял вопрос о критериях болезней рыб, вызываемых паразитами. Было дано представление о паразитах сибирской ряпушки в Забайкалье (к. б. н. Дугаров Ж. Н. с соавторами, ИОЭБ СО РАН) и обитающей в Южной Балтике европейской корюшки (к. б. н. Беляева А. Д. с соавторами, АтлантНИРО). К. б. н. Карасёв А. Б. с соавторами (ПИНРО), характеризуя фауну паразитов рыб меромиктического озера Могильное, отметил наличие микроспоридий при отсутствии в водоёме олигохет и полихет — предполагаемых

промежуточных хозяев этих паразитов, что говорит о возможности осуществления прямого цикла развития последних. Были представлены сведения о новых видах микроспоридий от побережья Вьетнама (к. б. н. Юрахно В. М., ФИЦ ИнБЮМ, в соавторстве с вьетнамскими коллегами).

Устные доклады завершились мастер-классом д. б. н. Рысса А. Ю. по фитопаразитологии, предваряемым его же лекцией об особенностях становления жизненных циклов и эволюции стволовых паразитических нематод и о методах прогноза эпифитотий в лесонасаждениях. Все участники практического занятия смогли попробовать себя в определении фитонематод.

В последний день была проведена сессия стендовых докладов: авторы представленных на ней работ, присутствовавшие в зале заседаний, выступали с короткими сообщениями и отвечали на вопросы участников конференции. С докладами коллег, которые не смогли приехать на Школу, можно было ознакомиться самостоятельно в течение всего периода работы научного форума.

Помимо отечественных, в работе конференции участвовали учёные из Азербайджана, Беларуси, Вьетнама, Казахстана, Польши, Турции. Всего заслушано 55 докладов и рассмотрено более 20 стендовых сообщений. Представленные на Школе научные работы выполнены на материале из различных регионов: Арктики и Антарктики, Дальнего Востока, Сибири, Чёрного моря, Беларуси, европейских стран, государств Западного полушария.

Необходимо отметить не только высокий методический уровень представленных на Школе работ, но и хорошее теоретическое обоснование исследований. В целом обсуждён широкий круг тем современных паразитологических исследований. Это служит координации исследовательской и практической деятельности учёных-паразитологов России и сопредельных стран в решении важнейших проблем паразитологии и популяризации ее достижений.

Как и предыдущая конференция, состоявшаяся в Севастополе в 2016 г., прошедшая Школа отличалась прекрасной организацией, доброжелательным отношением хозяев (администрации ФИЦ ИнБЮМ и коллектива отдела экологической паразитологии), насыщенной экскурсионной программой.

Следующую, восьмую по счёту Школу по теоретической и морской паразитологии дирекция ФИЦ ИнБЮМ предлагает провести в 2021 г. также в Крыму — на базе Карадагского природного заповедника.

Е. В. Дмитриева, Ю. М. Корнийчук, ФИЦ ИнБЮМ

THE VII ALL-RUSSIAN CONFERENCE WITH INTERNATIONAL PARTICIPATION ENTITLED “SCHOOL FOR THEORETICAL AND MARINE PARASITOLOGY”

<https://cprs.marine-research.org/events/parasites2019>

The conference was held on 9–14 September, 2019 in Sevastopol. Ten reports of the plenary session covered a wide range of fundamental problems – from the specifics of morphofunctional adaptations to a parasitic lifestyle, to the taxonomic diversity and phylogenetics of parasites. Conference scientific program included oral and poster presentations in the areas of modern environmental and evolutionary problems of theoretical and marine parasitology; biodiversity, life cycles, population biology of parasites of marine organisms, relationships in parasite – host systems; molecular markers in taxonomy, phylogeny and parasite ecology; parasitism morphological aspects; use of parasites to assess the aquatic ecosystems state and as biological labels in the study of various aspects of the host ecology; applied aspects of marine parasitology.

Ye. V. Dmitrieva, Yu. M. Kornyychuk, IBSS

Научное издание

Морской биологический журнал
Основан в феврале 2016 г.

Издатели журнала:
ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»
ФГБУН Зоологический институт РАН

Рекомендовано к печати
решением учёного совета
ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН»
(протокол № 2 от 25.09.2019)

Свидетельство о государственной регистрации:
Сер. ПИ № ФС 77 - 76872 от 24.09.2019
Сер. ЭЛ № ФС 77 - 76873 от 24.09.2019
ISSN 2499-9768 print
ISSN 2499-9776 online

Выпускающий редактор:
Неврова Е. Л.

Корректор:
Копытова О. Ю.

Компьютерная вёрстка:
Баяндин А. С.

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

Подп. к печати 25.09.2019	Формат 60 × 84/8	Бум. офсетная № 1	Печать офсетная
Уч.-изд. листов 12,1	Усл.-печ. листов 12	Тираж 150 экз.	Заказ № 10А/02

Отпечатано в ООО «ИТ «Ариал»», ОГРН 1149102043530 от 18.09.2014,
295015, г. Симферополь, ул. Севастопольская, 31-а/2, +7 978 71 72 901, it.ariel@yandex.ru



Вниманию читателей!

*Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН,
Зоологический институт 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 ИнБЮМ.
Адрес: ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН», пр. Нахимова, 2,
г. Севастополь, 299011, Российская Федерация.
Тел.: +7 8692 54-41-10.
E-mail: mbj@imbr-ras.ru.

*A. O. Kovalevsky Institute of Biology
of the Southern Seas of RAS,
Zoological Institute of 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 IBSS.
Address: A. O. Kovalevsky Institute of Biology
of the Southern Seas of RAS, 2 Nakhimov avenue,
Sevastopol, 299011, Russian Federation.
Tel.: +7 8692 54-41-10.
E-mail: mbj@imbr-ras.ru.