



ISSN 2499-9768 print
ISSN 2499-9776 online

**МОРСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ**
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 1 № 2

2016

«МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ»

реферируется Международной информационной системой по водным наукам и рыболовству

Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA, ProQuest),

Всероссийским институтом научно-технической информации (ВИНИТИ),

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

Все материалы, подаваемые в «Морской биологический журнал»,

проходят независимое двойное рецензирование

Редакционная коллегия

Главный редактор

Гаевская А. В., д. б. н., проф., гл. н. с. ИМБИ РАН

Заместитель главного редактора

Шульман Г. Е., чл.-корр. НАН Украины, д. б. н., проф., гл. н. с. ИМБИ РАН

Ответственный секретарь

Неврова Е. Л., д. б. н., в. н. с. ИМБИ РАН

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

Азовский А. И., д. б. н., проф. МГУ

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

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

Егоров В. Н., академик НАН Украины, д. б. н., проф., гл. н. с. ИМБИ РАН

Зуев Г. В., д. б. н., проф., зав. отделом ИМБИ РАН

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

Мильчакова Н. А., д. б. н., зам. директора ИМБИ РАН

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

Празукин А. В., д. б. н., в. н. с. ИМБИ РАН

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

Рябушко В. И., д. б. н., зав. отделом ИМБИ РАН

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

Совга Е. Е., д. г. н., проф., в. н. с. МГИ РАН

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

Токарев Ю. Н., д. б. н., проф., науч. рук. ИМБИ РАН

Финенко З. Ч., д. б. н., проф., зав. отделом ИМБИ РАН

Arvanitidis Chr., PhD, Head of Biodiversity Laboratory, HCMR, Greece

Bat L., PhD, Prof., Head of Hydrobiology, Fisheries Faculty, Sinop University, Turkey

Ben Souissi J., PhD, Prof., Institut National Agronomique de Tunisie, Directrice de Département des Sciences Marines, Tunis

Kociolek John Patrick, PhD, Prof., University of Colorado at Boulder, Director Boulder Museum of Natural History and Department of Ecology and Evolutionary Biology, USA

Magni Paolo, PhD, National Research Council / Institute for Coastal Marine Environment (CNR-IAMC), Italy

Moncheva Snejana, PhD, Prof., Deputy Director of Institute of Oceanology BAS, Bulgaria

Zaharia Tania, PhD, Sci. Director, President of Scientific Council National Institute for Marine Research and Development „Grigore Antipa“, Romania

Адреса редакции

Зоологический институт РАН

Университетская наб., д. 1, 199034, Санкт-Петербург, Россия

Телефон 7 (812) 328-00-11

E-mail: director@zin.ru

Институт морских биологических исследований имени

А. О. Ковалевского РАН

пр. Нахимова, 2, 299011 Севастополь, РФ

Телефон 7 (8692) 54-56-62

E-mail: mbj-imbr@mail.ru albina.gaevskaya@mail.ru

Editorial board

Editor-in-chief

Gayevskaya A. V., D. Sc. (Biol.), Prof., chief researcher, IMBR RAS

Assistant editor

Shulman G. E., associated member of NAS of Ukraine, D. Sc. (Biol.), Prof., chief researcher, IMBR RAS

Executive secretary

Nevrova E. L., D. Sc. (Biol.), leading researcher, IMBR RAS

Adrianov A. V., academician of RAS, D.Sc. (Biol.), Prof.,

Director of Institute of Marine Biology Far-Eastern Branch RAS

Azovsky A. I., D. Sc. (Biol.), Prof., Moscow State University

Genkal S. I., D. Sc. (Biol.), Prof., chief researcher,

Institute of Biology of Inland Waters RAS

Gulin S. B., D. Sc. (Biol.), Prof., Director of IMBR RAS

Egorov V. N., academician of NAS of Ukraine, D.Sc. (Biol.), Prof., chief researcher, IMBR RAS

Zuyev G. V., D. Sc. (Biol.), Prof., Head of Department, IMBR RAS

Kononov S. K., associated member of NAN Ukraine, D.Sc. (Geogr.), Prof., acting Director, Marine Hydrophysical Institute RAS

Milchakova N. A., PhD (Biol.), Deputy Director, IMBR RAS

Mironov O. G., D. Sc. (Biol.), Prof., chief researcher, IMBR RAS

Prazukin A. V., D. Sc. (Biol.), leading researcher, IMBR RAS

Rudneva I. I., D. Sc. (Biol.), Prof., leading researcher, IMBR RAS

Ryabushko V. I., D. Sc. (Biol.), Head of Department, IMBR RAS

Samyshev E. Z., D. Sc. (Biol.), Prof., Head of Department, IMBR RAS

Sovga E. E., D. Sc. (Geogr.), Prof., leading researcher,

Marine Hydrophysical Institute RAS

Soldatov A. A., D. Sc. (Biol.), Prof., Head of Department, IMBR RAS

Tokarev Yu. N., D. Sc. (Biol.), Prof., Scientific Supervisor, IMBR RAS

Finenko Z. Z., D. Sc. (Biol.), Prof., Head of Department, IMBR RAS

Arvanitidis Chr., PhD, Head of Biodiversity Laboratory, HCMR, Greece

Bat L., PhD, Prof., Head of Hydrobiology, Fisheries Faculty, Sinop University, Turkey

Ben Souissi J., PhD, Prof., Institut National Agronomique de Tunisie, Directrice de Département des Sciences Marines, Tunis

Kociolek John Patrick, PhD, Prof., University of Colorado at Boulder, Director Boulder Museum of Natural History and Department of Ecology and Evolutionary Biology, USA

Magni Paolo, PhD, National Research Council / Institute for Coastal Marine Environment (CNR-IAMC), Italy

Moncheva Snejana, PhD, Prof., Deputy Director of Institute of Oceanology BAS, Bulgaria

Zaharia Tania, PhD, Sci. Director, President of Scientific Council National Institute for Marine Research and Development „Grigore Antipa“, Romania

Adresses of the Editorial Offices

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences

Universitetskaya emb., 1, St.-Petersburg, 199034, Russian Federation

Tel. 7 (812) 328-00-11

E-mail: director@zin.ru

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Russian Academy of Sciences

2, Nakhimov avenue, Sevastopol, 299011, Russian Federation

Tel. 7 (8692) 54-56-62

E-mail: mbj-imbr@mail.ru albina.gaevskaya@mail.ru

© Зоологический институт РАН, 2016

© Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН, 2016

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2016 Том 1 № 2

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

Содержание

Обзоры

- Ревков Н. К. Особенности колонизации Чёрного моря недавним вселенцем —
двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) 3–17

Научные сообщения

- Бондарев И. П. *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda, Neritidae) как экологический маркер 18–26
- Копытина Н. И., Дудка И. А. Таксономическое разнообразие микробиоты
прибрежных вод Крыма (Чёрное море) 27–38
- Лисицкая Е. В., Болтачева Н. А. Первая находка полихеты
Dinophilus gyrosciliatus O. Schmidt, 1857 (Annelida: Dinophilidae) у берегов Крыма (Чёрное море) 39–42
- Самотой Ю. В., Зуев Г. В. Репродуктивные показатели и экология размножения
атлантической атерины *Atherina hepsetus* L. (Pisces: Atherinidae) у западного побережья Крыма 43–50
- Чучукало В. И., Надточий В. А., Напезаков В. В., Борилко О. Ю., Нуржденко С. А.
Питание и некоторые черты экологии крабов равношипного *Lithodes aequispinus*
и угловатого *Chionoecetes angulatus* в водах северо-западной Камчатки в осенний период 51–60

К 145-летию Севастопольской биологической станции

- Русанов К. В. Владимир Чернявский и Чёрное море.
I. На берегах Крыма, Абхазии и Колхиды (1866–1875) 61–72

Хроника и информация

- Губанова А. Д. Юбилей известного зоопланктолога Александры Александровны Шмелёвой 73–74
- К 80-летию со дня рождения выдающегося гидробиолога, докт. биол. наук, профессора
Виктора Евгеньевича Заики 75–77
- Информация о юбилейной конференции, посвященной 145-летию СБС — ИнБЮМ — ИМБИ 78

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

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2016 Vol. 1 no. 2

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

Content

Review

- Revkov N. K.* Colonization's features of the Black Sea basin
by recent invader *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) 3–17

Scientific communications

- Bondarev I. P.* *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda, Neritidae) as environmental marker 18–26
- Kopytina N. I., Dudka I. A.* The taxonomic diversity of mycobiota
in the coastal waters of Crimea (the Black Sea) 27–38
- Lisitskaya E. V., Boltachova N. A.* The first finding of *Dinophilus gyrociliatus* O. Schmidt, 1857
(Annelida, Polychaeta, Dinophilidae) at the Black Sea coast of Crimea 39–42
- Samotoy Yu. V., Zuyev G. V.* Reproductive ecology of *Atherina hepsetus* L. (Pisces: Atherinidae)
of the west coast of Crimea 43–50
- Chuchukalo V.I., Nadochy V.A., Napazakov V.V., Borilko O.Yu., Nuzhdenko S.A.*
Diet and some features of ecology golden king crab *Lithodes Aequispinus* Benedict, 1895 and triangle tanner crab
Chionoecetes Angulatus Rathbun, 1924 in the waters of the North-Western Kamchatka in autumn 51–60

To the 145th anniversary of Sevastopol Biological Station

- Rusanov K. V.* Vladimir Chernyavsky and the Black sea.
I. On the shores of Crimea, Abkhazia and the Colchis (1866-1875) 61–72

Chronicle and information

- Gubanova A. D.* To the anniversary of the world-famous zooplanktonologist
Alexandra Alexandrovna Shmeleva 73–74
- To the 80th birth anniversary of outstanding hydrobiologist,
Doctor of Biological Sciences, professor, Victor Evgenyevich Zaika 75–77
- Information concerning Conference dedicated to the 145th anniversary of SBS — IBSS — IMBR 78

ОБЗОРЫ

УДК 574.625:594.1 (262.5)

**ОСОБЕННОСТИ КОЛОНИЗАЦИИ ЧЁРНОГО МОРЯ
НЕДАВНИМ ВСЕЛЕНЦЕМ — ДВУСТВОРЧАТЫМ МОЛЛЮСКОМ
ANADARA KAGOSHIMENSIS (BIVALVIA: ARCIDAE)**© 2016 г. **Н. К. Ревков**, канд. биол. наук., в. н. с.

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

E-mail: nrevkov@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.02.2016 г. Принята к публикации 07.06.2016 г.

Одним из значимых элементов в адаптивной трансформации донных экосистем бассейна Чёрного моря во второй половине XX века стал лессепсианский вселенец *Anadara kagoshimensis*. Цель настоящей работы — по материалам из базы данных отдела экологии бентоса ИМБИ РАН и литературным источникам проанализировать пространственно-временные особенности колонизации анадарой бассейна Чёрного моря. Отмечена этапность данного процесса. Вслед за первым обнаружением вида в 1968 г. у берегов Кавказа последовал десятилетний латентный период. Основная волна колонизации Чёрного моря вселенцем, захватившая западный и восточный участки шельфа, приходится на вторую половину 1970-х и 1980-е гг. Здесь происходит массовое развитие поселений, которые формируют собственный репродуктивный потенциал, обеспечивающий в 1990-е годы появление анадары у анатолийского и крымского берегов. Запаздывание приблизительно на 20–25 лет появления анадары на северных и южных участках шельфа, при её наличии на западных и восточных границах, может свидетельствовать о наличии гидрологического барьера при распространении вида между отдалёнными друг от друга прибрежными участками шельфа Чёрного моря. Рассмотрены причины флуктуации количественного развития поселений вида. Отмечен феномен появления и массового развития в Чёрном море *A. kagoshimensis* в период востребованности как потребителя избыточного органического вещества, в условиях пика эвтрофирования бассейна в конце 1980-х — начале 1990-х гг. Максимальное развитие данный вид получил в эстуарных, наиболее подверженных органическому загрязнению участках шельфа. Это обусловлено широкой экологической пластичностью и стрессоустойчивостью *A. kagoshimensis*, которые определяются её физиолого-биохимическими адаптациями к гипоксическим условиям среды, часто сопровождающим высокоэвтрофированные акватории. Анализ материала по численности и биомассе указывает на фактическую реализацию *A. kagoshimensis* в условиях Чёрного моря своего биотического потенциала как минимум на двух (западном и восточном) участках шельфа, где пики её количественного развития пройдены. По крымскому сектору, в связи с его более поздним освоением видом-вселенцем, этот вывод не очевиден. При сохранении тенденции деэвтрофирования бассейна Чёрного моря следует ожидать снижения и стабилизации количественного развития анадары, за исключением зон вблизи источников органического обогащения.

Ключевые слова: вид-вселенец, особенности колонизации, *Anadara kagoshimensis*, численность, биомасса, Чёрное море

К настоящему времени сложилось понимание [55, 63, 74, 76, 87, 89], что биологические инвазии представляют значительную угрозу для многих природных, в том числе водных, экосистем, экономик различных государств. Основными источниками в мировом распространении инвазивного материала являются обрастания и балластные воды судов, аквакультура и аквариумистика [57, 88].

Средиземноморский бассейн не является исключением. В среднем каждые 9 [95] – 14 [97] дней здесь происходит обнаружение одного нового вида-вселенца. Дальнейший успех их натурализации в последние десятиле-

тия (с конца 1990-х годов) связывают с глобальным повышением температуры, создающим благоприятные условия для развития лессепсианских мигрантов из района Индо-Пацифики [72, 79]. К 2012 г. общее число вселенцев в Средиземное море достигло 986 видов, среди которых доминируют моллюски (215 видов), ракообразные (159) и полихеты (132) [97]. Аналогичная цифра для Чёрного моря в среднем на порядок величин ниже. За одно десятилетие общее число вселенцев в Чёрное море возросло почти втрое — с 26 [92] до 35 [46], 59 [93], 70 [1] и 130 видов [8], что в определённой степени связано с повышением ис-

следовательского интереса к обсуждаемой теме [10]. В работе Т. А. Шигановой [47] приведены данные уже по 153 видам-вселенцам (включая пресноводные формы) в акваторию Чёрного моря.

В Чёрном море, в отличие от Средиземного, среди морских вселенцев доля представителей зообентоса ниже. В период с 1884 по 1986 г. здесь значатся всего 20 «доверенных вселенцев» [10], а с 1930 по 1986 г. — только 14, из которых 6 — ракообразные и 5 — моллюски. Среди последних — вид семейства арцид *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), ставший наряду с двумя другими новыми для Чёрного моря моллюсками — *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) и *Mya arenaria* Linnaeus, 1758 — одним из значимых элементов в адаптивной трансформации донных экосистем бассейна во второй половине XX века. В Средиземном море анадара отнесена к локально инвазивной группе видов [60, 96]. Её принадлежность к данной группе в Чёрном море пока не подтверждена.

Цель настоящей работы — по материалам из базы данных отдела экологии бентоса ИМБИ РАН (крымский регион) и литературным источникам проанализировать особенности колонизации анадарой бассейна Чёрного моря. Информация по виду-вселенцу для крымского региона извлечена из общего массива, включающего 1103 бентосные станции, выполненные в период с 1960-х по 2013 гг. в диапазоне глубин 0–50 м.

Некоторые замечания к систематическому положению «черноморской» анадары. Раковины неизвестных моллюсков, впервые обнаруженных в Средиземном море, были идентифицированы итальянскими малакологами как *Scapharca* cf. *cornea* [58] и *Anadara* (*Scapharca*) *inaequivalvis* [59, 67, 82, 83]. В работах по Чёрному морю в 1980–1990 гг. этот моллюск значился под различными названиями: *Anadara* sp. [26, 69], *Cunearca cornea* [13, 16, 19, 23], *Scapharca inaequalis* [61], а в начале 2000-х — как *A. inaequalis* [32, 33, 40, 73]. Последнее видовое название широко использовалось многими европейскими авторами [64, 77, 94] вплоть до 2010 г. Однако ещё в 2006 г. были высказаны сомнения в правильности этого определения и отличии черноморско-средиземноморской анадары от экземпляров из типового местонахождения вида (южная Индия, район Коромандельского побережья) [22]. Позже было показано [65], что известный валидный вид *Anadara inaequalis* (Bruguère, 1789), как и *Anadara cornea* (Reeve, 1844), в Чёрном и Средиземном морях не обитает (они не отмечены ни как нативные, ни как виды-вселенцы), и моллюсков, регистрируемых здесь под видовым названием *A. inaequalis*, следует отнести к *A. kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Сделанный вывод нашёл подтверждение в результатах генетического анализа: сходство черноморских форм и *A. kagoshimensis* из Японского моря составило 99.8–100.0 % [66]. Собственно же сама *A. kagoshimensis* ранее в течение длительного периода была известна как *Anadara* (*Scapharca*) *subcrenata* (Lischke, 1869); последняя является младшим

гомонимом другого известного вида — *Arca subcrenata* (Michelotti, 1861) [68].

Примечательно, что одновременно с генетическим подтверждением видовой принадлежности черноморской анадары к *A. kagoshimensis* [66] появилась работа [52], указывающая на то, что границы и характер конхологической изменчивости азово-черноморской анадары соответствуют таковой *A. inaequalis* из типовой местности — Коромандельского побережья Индии. В связи с этим возникает настоятельная необходимость генетического сравнения анадар-вселенцев в Азово-Черноморско-Средиземноморский бассейн (определённых как *A. kagoshimensis*) с формой *A. inaequalis* из района Коромандельского побережья Индии. Важно убедиться, что это — два разных вида. В противном случае приоритет в названии «черноморской» анадары должен быть отдан *Anadara inaequalis*.

Динамика освоения анадарой акватории Чёрного моря. К настоящему времени имеется довольно подробная информация о развитии поселений анадары на различных участках черноморского шельфа. Наиболее изученными являются его западный (побережье Болгарии, Румынии), северный (украинский участок северо-западного шельфа и побережье Крыма) и восточный (побережье Кавказа) районы; меньше сведений по анатолийскому побережью.

Анадара в Чёрном море впервые обнаружена в 1968 г. (рис. 1). На полигоне Туапсе — Шепси (кавказское побережье) в диапазоне глубин 20–30 м на одной из 8 станций в бентосные пробы попал один ювенильный (массой менее 0.002 г) экземпляр неизвестного для Чёрного моря моллюска. О нём вспомнили только в 1980-х гг. после появления информации о распространении на шельфе Чёрного моря нового вселенца — представителя семейства Arcidae. Анализ сохранившейся пробы позволил М. И. Киселёвой [16] отнести ранее не определённый вид двустворчатого моллюска к уже известной на то время *Cunearca cornea*.

Следующая регистрация анадары в бентосе Чёрного моря произошла после десятилетнего латентного периода также у берегов Кавказа. На его южном участке (устье р. Чорох) в 1978–1979 гг. в пробах были встречены моллюски длиной 1.0–2.5 см [91]. Дальнейшее подтверждение факта освоения анадарой кавказского шельфа (на участке между Геленджиком и Поти) было получено в ходе бентосных съёмок во второй половине 1980-х гг. Численность и биомасса вселенца, встреченного в биоценозе *Chamelea gallina* + *Gouldia minima* на глубине 20–30 м, составляла соответственно 0.4 экз.·м⁻², 4.26 г·м⁻² (1986 г.) и 10.0 экз.·м⁻², 68.00 г·м⁻² (1989 г.) [16].

На западном участке черноморского шельфа анадара обнаружена в начале 1980-х: в 1981 г. у берегов Болгарии в Варненском [24] и в 1982 г. в Бургасском [26] (цит. по: [23]) заливах; чуть позже — у берегов Румынии [61]. Подробные маршрутные исследования береговых выбро-

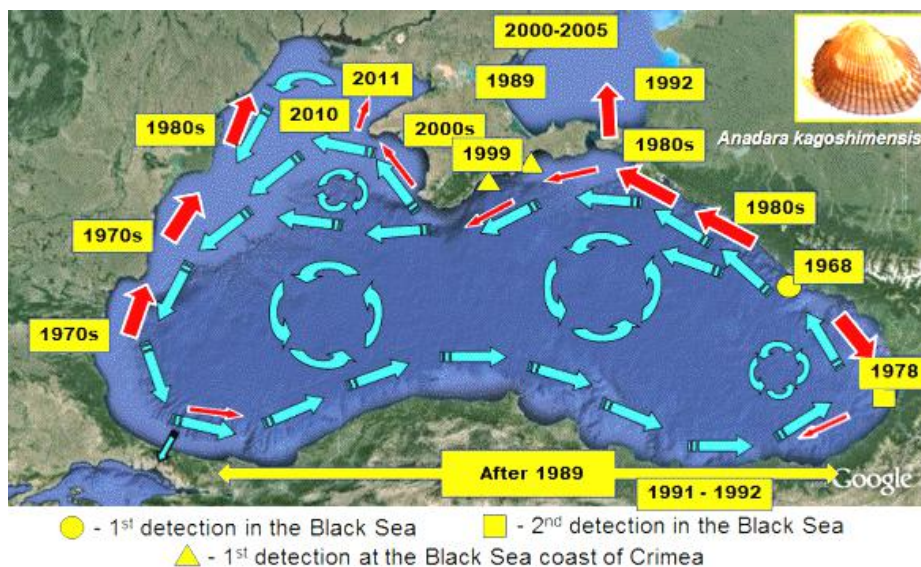


Рис. 1. Схема освоения *A. kagoshimensis* акваторий Чёрного и Азовского морей. Красные стрелки — вектор распространения *A. kagoshimensis*, голубые — векторы основных течений по [42]

Fig. 1. Scheme of *A. kagoshimensis* colonization the Black Sea and Sea of Azov. Red arrows — propagation vector of *A. kagoshimensis*, blue — vectors of the main streams after [42]

сов у болгарского побережья, выполненные осенью 1984 и летом 1985 г., принесли массовые находки в приустьевой части р. Маринка в Бургасском заливе пустых створок анадара длиной до 60 мм [23]. Судя по длине створок и известным темпам роста моллюсков [45], их возраст может оцениваться в 4–6 лет. Последнее указывает на ориентировочное время массового появления анадара в бентосе региона в конце 1970-х гг., фактически совпадающее с таковым для кавказского шельфа.

На украинском участке северо-западного шельфа (севернее о. Змеиный и в б. Жебриянская) анадара впервые обнаружена в 1986–1987 гг. (моллюски длиной до 43 мм) [11]. Уже к 2004–2005 гг. она становится обычным [48], а в 2008 г. — доминирующим по биомассе видом в бентосе придунайского региона [38].

Первые находки *A. kagoshimensis* в Керченском проливе относятся к 1986 г. [11], и уже в 1989 г. на траве Камыш-Бурунской косы в южной части пролива на заиленном грунте на стыке биоценозов церастодермы и венуса был найден её собственный биоценоз [14]. По данным 2003–2008 гг., на северном и северо-восточном участках пролива анадара выступает в качестве содоминанта в сообществах *Mytilaster lineatus* и *Cerastoderma glaucum* и характерного элемента — в сообществе *Mytilus galloprovincialis* [7]. В этот же период в южной части пролива она обнаружена только в 2005 г. [20].

У черноморских берегов Турции анадара появляется позже (в обширной бентосной съёмке 1988–1989 гг. от Стамбула до Ризе она отсутствует [71]). Впервые она обнаружена на восточном участке анатолийского побережья (район Трабзон) в 1998–1999 гг. [84]. Здесь в массовом

материале отмечены моллюски длиной до 85 мм, максимальный возраст которых оценивался в 7 лет [85]. Таким образом, появление поселений анадара у берегов Турции может быть отнесено примерно к 1991–1992 гг. К 2000–2001 гг. анадара в прибосфорском районе Турции в диапазоне глубин 0.5–65.0 м становится одной из массовых форм макрозообентоса с встречаемостью до 25 % [51].

Начало освоения анадарой Азовского моря датируется её первым обнаружением в апреле 1989 г. на севере Казантипского залива [45]. К 1997 г. в южной части моря она уже выступала в качестве руководящего вида одноимённого биоценоза [41], а находки моллюсков в 2005 г. в северной части Азовского моря дали основание говорить о завершении фазы колонизации данным видом Азово-Черноморского бассейна [3].

У черноморских берегов Крыма (исключая район Керченского пролива) анадара впервые зарегистрирована в 1999 г. (акватории Карадага и Алушты) [32], то есть фактически через 30 лет после первого обнаружения (1968 г.) в бентосе Чёрного моря и примерно через 20–25 лет после начала массовой колонизации (1970-е гг.) западного и восточного участков черноморского шельфа (рис. 1). В 2000-е гг. последовали другие находки вселенца в районах юго-восточного (Карадаг [33], Феодосийский залив [5]), южного (м. Плака [39]), юго-западного (бухты Ласпи, Балаклавская [29]), западного (б. Севастопольская, устье р. Бельбек [34]) и северо-западного Крыма (2011 г., Каркинитский залив). К настоящему времени можно говорить о фактическом завершении расселения анадара вдоль крымского побережья Чёрного моря, с относительно дискретным характером пространственного освоения новых акваторий.

Из 393 станций, выполненных у берегов Крыма в 2000–2010 гг. на глубине до 40 м, *A. kagoshimensis* встречена на 41, то есть в 10 % случаев.

Особенности колонизации анадарой бассейна Чёрного моря. Анализ почти 50-летней истории освоения анадарой бассейна Чёрного моря позволяет говорить об этапности данного процесса, связанного с механизмом её первоначального проникновения в Чёрное море, особенностями его гидрохимического и гидрологического режимов и экологической пластичностью вида-вселенца.

Проникновение анадары в Чёрное море связывают со случайным заносом личинок с балластными водами судов. Фактически одновременное обнаружение моллюсков в Чёрном море у берегов Кавказа (1968 г.) [16] и в Адриатическом море у берегов Италии (1969 г.) [58] обусловлено наличием развитой разnobассейновой экспортной магистралей между портами Индо-Пацифики, где происходила балластировка судов местными водами с «инвазивным» материалом, и портами Средиземного и Чёрного морей, где балластные воды сливались. В связи с возникшей необходимостью уточнения принадлежности черноморской анадары к *A. kagoshimensis* [66] либо к *A. inaequivalvis* [52], а также широким распространением *A. inaequivalvis* в Индо-Пацифике (от Индии и Шри-Ланки до Индонезии, от Японии до северного побережья Австралии [78]), сейчас трудно установить точный район донорства. Были ли это прибрежные воды Филиппинских островов (Тихий океан) [47, 92], умеренные широты северной части Тихого океана [96], побережье Индии или Австралии — спорный вопрос. Для ответа на него необходимо иметь более полную информацию как по видовой идентификации анадар из района Индо-Пацифики, так и по существовавшим в 1960–1970-е гг. транспортным коридорам, обеспечившим проникновение анадары в Чёрное море.

Ввиду отсутствия в 1970–1980-е гг. планомерных исследований бентоса по всей шельфовой зоне бассейна, подробная схема освоения анадарой Чёрного моря неизвестна. Как отмечено выше, в ряде случаев или регистрировались случайные находки молоди (побережье Кавказа, 1968, 1978–1979 гг.; южный берег Крыма, 1999), или обнаруживались уже сложившиеся поселения моллюсков (шельф Болгарии, Румынии, начало 1980-х; юго-восточное побережье Турции, 1998–1999 гг.). Тем не менее в хронологии событий можно выделить три ключевых момента: 1) первое (не массовое) появление вида в Чёрном море в конце 1960-х, 2) массовую колонизацию западных и восточных участков шельфа в конце 1970-х, 3) появление поселений анадары на шельфе Крыма и Турции в 1990-е гг.

Именно на вторую половину 1970-х приходится вторая волна уже массового появления в Чёрном море вида-вселенца, с его последующим прогрессирующим продвижением на север — на украинский участок шельфа Чёрного моря.

Недостаток информации не позволяет с уверенностью

говорить о том, насколько отмеченная для 1970-х годов волна колонизации анадарой Чёрного моря захватила и шельфовую зону турецкого побережья. Отсутствие вселенца в бентосе последнего в 1989 г. [70, 71] и появление на его юго-восточном участке только в 1991–1992 гг. (по данным из [84]) дают основание предположить, что развитие поселений анадары у берегов Турции могло происходить уже за счёт собственных (черноморских) репродуктивных источников, сформировавшихся к этому времени на западном (зоны Болгарии, Румынии) и восточном (зона Кавказа) участках черноморского шельфа. Аналогичное предположение о репродуктивных источниках может быть сделано и для крымских поселений моллюска.

Разница в появлении поселений анадары у берегов Крыма и Турции, в сравнении с появлением в болгарско-румынском и кавказском секторах шельфа, достигает 20 и более лет. Принимая во внимание зависимость распространения её планктонных личинок от системы течений, становится понятным, что причины запаздывания освоения видом-вселенцем новых акваторий в большей степени имеют гидрологический характер. Не претендуя на полноту раскрытия данной темы, обратим внимание на некоторые моменты.

Известно, что основное течение Чёрного моря (ОЧТ) формирует замкнутую циркуляцию вод против часовой стрелки параллельно побережью, охватывает всё море кольцом шириной от 37 до 93 км, и в наибольшей степени выражено на расстоянии 3.7–18.5 км от берега, где имеет среднюю скорость до $0.463 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ [21]. Важную особенность ОЧТ представляет меандрирование, которое может приводить к образованию изолированных вихрей разного знака размером 40–90 км [37, 42]. Внутри кольца ОЧТ располагаются западный и восточный циклонические круговороты («очки Книповича») со средней скоростью $0.05–0.26 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. Подобная система циркуляции вод предполагает возможность относительно быстрого освоения шельфа бентосными организмами, имеющими планктонную стадию развития. Теоретически при благополучном стечении обстоятельств за две недели (общее время развития личинок анадары в планктоне неизвестно) нахождения в планктоне, будучи подхваченными геострофическими течениями, они могут преодолевать значительные расстояния — до 240–480 км. Однако следует отметить преимущественное появление (генерацию) этих личинок в прибрежной зоне вне основной струи ОЧТ. Здесь проблематичной оказывается сама возможность быстрого (что важно для ограниченного времени развития в планктоне) попадания личинок анадары в основную струю ОЧТ, как, впрочем, и выхода из него (для оседания в благоприятных условиях небольших глубин прибрежной зоны).

В прибрежной зоне действует своя система генерируемых ОЧТ круговоротов и ветровых кросс-шельфовых течений [28, 37]. Система прибрежных антициклонических вихрей приводит к вдольбереговому переносу вод против ОЧТ. Сама же зона конвергенции антициклони-

ческих круговоротов формирует две составляющие переноса водных масс — горизонтальную и вертикальную [28]. Первая направлена от берега к зоне конвергенции, вторая направлена вниз в середине прибрежных антициклонических вихрей и совпадает с опусканием вод на периферии циклонических круговоротов. При выносе водных масс из прибрежной зоны происходит рассеивание личинок в открытой части моря, с определённой вероятностью их попадания в основной поток ОЧТ.

Таким образом, пассивные личинки анадары, как и ларватон в целом, находясь в прибрежной зоне вне основной струи ОЧТ, оказываются вовлечёнными в сложную систему переносов, имеющих вероятностный характер, не гарантирующий попадание в благоприятные условия для формирования взрослых поселений моллюсков.

Предполагаемый вектор миграции личинок анадары со стороны западного участка шельфа Чёрного моря в направлении анатолийского побережья совпадает с румелийским (вдоль западного шельфа) течением западного циклонического круговорота. В дополнение к отмеченным выше особенностям прибрежной гидрологии здесь следует обратить внимание на возможные при вдольбереговом переносе потери, связанные с выносом части личинок в потоке поверхностного Босфорского течения в Мраморное море (357 км^3 в год [4]). Ограничение в проникновении личинок анадары на шельф Турции со стороны Кавказа определяется южной ветвью восточного циклонического круговорота, основное направление которого — против обсуждаемого вектора миграции личинок (рис. 1).

Учитывая сказанное выше, по-видимому, следует признать наличие и весомость естественных гидрологических барьеров на пути перемещения личинок анадары, как, впрочем, и других меропланктонных форм, вдоль черноморского шельфа. Фактическое запаздывание на 20–25 лет освоения прибрежным видом-вселенцем северных и южных участков шельфа, при наличии анадары на западных и восточных границах, может свидетельствовать об ограниченном прямом водообмене между прибрежными отдалёнными районами шельфа Чёрного моря.

Очевидно, что для освоения новых акваторий пул личинок анадары должен иметь определённую ёмкость для реализации этой возможности. Не случайно, что бентосные беспозвоночные, имеющие пелагическую стадию развития, обеспечивают себя избытком личинок для реализации своего биотического потенциала. Ориентировочные расчеты для трёх массовых видов черноморских двустворчатых моллюсков (*Ch. gallina*, *G. minima* и *M. galloprovincialis*), диапазон глубин обитания которых соответствует таковому анадары, показали, что для поддержания популяций этих видов достаточно, чтобы из общего количества вымётываемых данными видами яиц в бенталь возвращалось соответственно 0.130, 0.034 и 0.007 % личинок [15]. Безусловно, в общие потери, кроме естественной смертности личинок и их выедания, включаются и миграционные. По-видимому, в освоении анадарой

северных (крымских) и южных (анатолийских) участков черноморского шельфа, помимо гидрологических барьеров, задержка обусловлена и необходимостью последовательного формирования в направлении ветвей вдольбереговой миграции базовых поселений моллюсков, достаточных для генерации пула личинок, необходимого для заселения новых акваторий.

Численность и биомасса поселений анадары. Уже на первых этапах массовой регистрации в бентосе Чёрного моря (шельф Болгарии и Румынии) анадара демонстрирует абсолютно высокий (практически максимальный для всего периода наблюдений) биотический потенциал своего развития. Её средняя биомасса в собственном биоценозе в 1982 г. в Бургасском заливе оценивалась в $530 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, при максимальных значениях до $4280 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ [23]. Этот биотический потенциал вида-вселенца оказался близок уровню развития основных аборигенных видов двустворчатых моллюсков северо-западной части Чёрного моря в их собственных биоценозах в 1983–2003 гг.: *M. galloprovincialis* ($1487 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$), *Ch. gallina* (532), *M. lineatus* (415) и *Mya arenaria* (217) [36]. В дальнейшем максимальные значения биомассы анадары, отмечаемые на других участках черноморского шельфа, уже не превышали ранее достигнутого верхнего порога: побережье Болгарии (2008 г.) — $176 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ [90], воды Румынии (2006 г.) — $219 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ [50], Дунайско-Днестровское междуречье (1992–2003 гг.) — $199 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ [36], побережье Крыма (табл. 1) — $374 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, побережье Кавказа (Гудаутская устричная банка, 1990; район Геленджик — Адлер, 2001 г.) — соответственно $233 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ [12] и $450 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ (макс. $1180 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$) [44].

При сопоставлении количественных данных развития анадары, имеющихся для западного (болгарский, румынский и украинский), восточного (Кавказ) и северного (Крым) участков черноморского шельфа, можно отметить следующее. У берегов Крыма наблюдается более позднее развитие и более низкий уровень реализации биотического потенциала вида (как по численности, так и по биомассе) (рис. 2). На восточном участке черноморского шельфа реализуется более длительный период развития поселений: от первого обнаружения моллюсков в 1960-х до умеренного развития в конце 1980-х — начале 1990-х и пика (по численности и биомассе) в начале 2000-х гг. На западном участке с начала 1980-х по конец 2000-х гг. отмечен в целом стабильно высокий уровень реализованного биотического потенциала анадары.

Некоторые причины флуктуации поселений анадары. При уже состоявшемся освоении анадарой акватории Чёрного моря естественная пространственная неравномерность распределения её поселений на различных участках шельфа создаёт трудности в определении и описании изменений и трендов её количественного развития. Однако при общем взгляде на черноморскую популяцию анадары нельзя не заметить как тренд естественного роста показателей её численности и биомассы

Таблица 1. Количественные показатели развития поселений *A. kagoshimensis* у берегов Крыма и на Филлофорном поле Зернова**Table 1.** Quantitative indicators of *A. kagoshimensis* settlements near the coast of Crimea and on the Zernov Phyllophora field

Район	Годы	Кол-во станций*	Глубина, м	Численность, экз.·м ⁻²	Биомасса, г·м ⁻²
Каркинитский залив	2011	1	18	2	5.238
Западный Крым (р-н Учкеевки)	2003–2012	22	8–19	1–63 (22)	0.0003–361.7500 (55.0520)
б. Севастопольская	2006–2013	6	4–17	8–13 (10)	0.004–1.250 (0.219)
б. Балаклавская	2006–2013	5	9–15	8–13 (10)	0.001–1.633 (0.339)
р-н Ласпи	2010	1	45	30	81.560
р-н м. Плака	2006	2	13, 15	15–25 (20)	0.170–79.058 (39.614)
Карадаг	2006	5	27–35	1–25 (11)	0.010–219.800 (56.326)
Феодосийский залив	2006–2011	8	21–34	13–328 (83)	1.792–374.375 (77.896)
Керченский пролив	1986	3	7–13	4–8 (5)	10–24 (16)
Керченское предпроливье	2011	1	32	20	5.138
Филлофорное поле Зернова	2010, 2011	5	20–35	2–40 (16)	0.001–22.535 (6.680)

* — учтены станции, на которых обнаружена анадара (в скобках указаны средние значения)

* — accounted stations with anadara (the mean values are in parentheses)

при освоении восточного шельфа Чёрного моря, так и «всплеск» развития на начальном этапе освоения западного шельфа (1980-е гг.) с абсолютным максимумом биомассы 4280 г·м⁻² [23], который позже нигде не достигался (рис. 2). Подобные «всплески» развития видов в начальный период освоения ими акватории Чёрного моря известны (*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 в 1988 г., *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в начале 1950-х гг.) [10] и могут быть отнесены к биологическим закономерностям, когда виды-вселенцы при отсутствии внешнего лимитирования попадают в благоприятные трофические условия.

К настоящему времени известны некоторые факторы, влияющие на пространственно-временную неоднородность развития поселений анадары в пределах естественных глубин её обитания (4–45 м). Наряду с периодом личиночного развития в планктоне наиболее уязвимыми в жизненном цикле анадары являются первые два года жизни в бентосе, когда она является кормовым объектом рыб-бентофагов [45]. Взрослые особи, в связи с массивностью створок, становятся менее доступными для питания рыб [92] и рапаны [12], что даёт им определённые преимущества в освоении акваторий. В Чёрном море отмечено более низкое потребление анадары рапаной в сравнении с другими двусторчатками моллюсками (*M. galloprovincialis*, *Pitar rudis*) в зонах их совместного обитания [12]. Однако в зоне массовых поселений анадара может выступать в качестве основного объекта питания хищной рапаны [6]. В условиях Адриатического моря экспериментальные данные [86] указывают на равное, в весовом отношении, потребление рапаной *A. kagoshimensis* и *M. galloprovincialis*, однако за счёт предпочтения большего количества более мелких моллюсков первого вида.

Возможность формирования поселений анадары в заиленных биотопах, основанная на известных физиолого-биохимических особенностях существования в кислород-дефицитных условиях [2], дала ей конкурентные преимущества перед аборигенным видом *Ch. gallina* у берегов Кавказа в диапазоне глубин более 15 м [53]. Прогрессирующее заиливание донного субстрата привело здесь к смещению нижней границы обитания псаммофильной хамелеи на меньшие глубины и к её «компенсаторному» замещению в качестве одной из руководящих форм бентоса — на анадару. Однако и устойчивой к заиливанию анадаре для оседания личинок необходим подходящий твёрдый субстрат. В качестве такового часто выступают поверхности организмов эпифауны — раковины самой же анадары в области выводного сифона, приподнимающегося над поверхностью грунта, веточки гидроидов и раковины подвижных гастропод *Nassarius reticulatus* (Linnaeus, 1758).

Естественная пространственно-временная неоднородность пула личинок анадары и ограниченность в подходе для их оседания субстрате определяют вероятностный характер формирования её поселений. Например, нестабильное в разные годы пополнение поселений молодью определило межгодовые изменения численности и биомассы анадары в 2006–2008 гг. в районе дельты Дуная [38]. Кроме слабого пополнения молодью здесь было зафиксировано также резкое внутригодовое (2008 г.) снижение её численности и биомассы соответственно с 230±62 экз.·м⁻² и 926±274 г·м⁻² (июнь) до 65±21, 223±46 (август) и 44±9, 120±26 (октябрь). Объяснение последним изменениям не было найдено, но, принимая во внимание особенности Дунайского стока, можно предположить наличие некоторого «залпового» воздействия за-

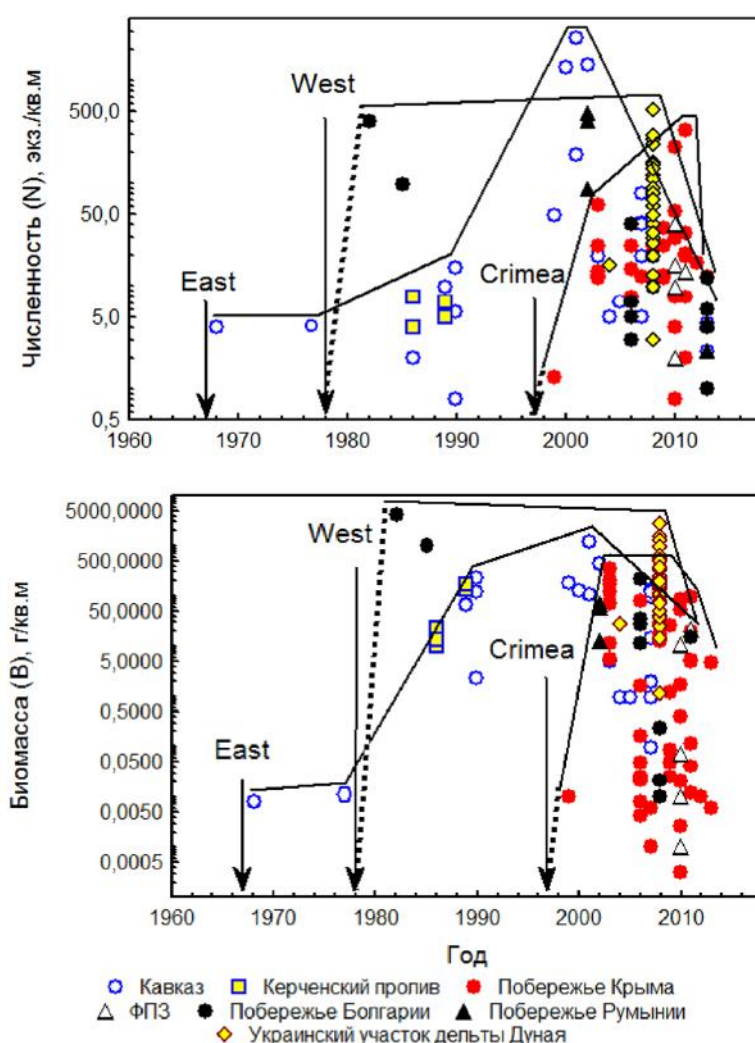


Рис. 2. Динамика численности (N) и биомассы (B) *A. kagoshimensis* в поселениях на восточном (побережье Кавказа), западном (болгарский, румынский и украинский) и северном (крымский) участках черноморского шельфа. Использованы данные из работ [7, 11, 12, 16, 23, 25, 38, 43, 44, 48, 50, 53, 56, 61, 69, 75, 90], информация по Крыму — из базы данных отдела экологии бентоса ИМБИ РАН. Стрелками указаны годы предполагаемого начала освоения участков шельфа

Fig. 2. Dynamics of *A. kagoshimensis* abundance (N) and biomass (B) in settlements along the Eastern (Caucasus), Western (Bulgarian, Romanian, Ukrainian) and Northern (Crimean) sectors of Black Sea shelf. The used data for the figure are from [7, 11, 12, 16, 23, 25, 38, 43, 44, 48, 50, 53, 56, 61, 69, 75, 90], information on Crimea — from the database of Benthos ecology department of IMBR RAN. Arrows indicate the years of the alleged beginning colonization of shelf

грязнителей, вызвавших гибель части поселений моллюсков. На возможность подобного рода воздействий указывает другой известный пример резкого сокращения поселений анадары в результате загрязнения донных осадков солями кадмия у северо-кавказских берегов в 2007 г. [17].

Многолетние изменения численности и биомассы анадары на северо-кавказском побережье в настоящее время связывают с биотическими взаимодействиями между аллохтонными и автохтонными видами [54]. Практически полное исчезновение популяций двустворчатых моллюсков в конце 1990-х годов на глубинах 5–30 м на участ-

ке шельфа от Геленджика до Адлера объясняется массовым размножением *R. venosa*, а также выеданием личинок двустворчатых моллюсков гребневиком *M. leidy*. Появление в 1999 г. нового вселенца — гребневика *Beroe ovata* Bruguière, 1789, питающегося *M. leidy*, — привело к снятию пелагического пресса личинок анадары и её массовому оседанию [18]. Последнее в свою очередь спровоцировало новую вспышку развития рапаны. Результатом этого стало сокращение к 2003 г. популяции анадары: по численности — с 1780 до 5–10 экз.·м⁻², по биомассе — с 700 до граммов-десятих грамма на 1 м² [43]. В 2007 г. в

районе б. Инал биомасса и численность *A. kagoshimensis* продолжали оставаться на относительно низком уровне — $\sim 99 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ и $\sim 40 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$, при максимальных значениях в целом для северо-кавказских берегов на данный период исследования $\sim 139 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ и $80 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ [25].

Если отойти от рассмотрения локальных событий и оценивать развитие северо-кавказской популяции анадары в целом, то оказывается, что на протяжении длительного времени здесь сохраняются относительно стабильные параметры биомассы данного вида. Наиболее показательной является динамика максимальных значений из известных средних, составляющая для временного ряда 1989, 1990, 1999, 2000–2002, 2003–2005 и 2007 гг. соответственно 68 [16], 233 [12], 180 [53], 450 [44, 53]; 25 [43, 53] и $130 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ [25]. Из анализа этого ряда следует, что максимальная биомасса анадары соответствует временному интервалу 1990–2002 гг. ($180\text{--}450 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$) с последующим снижением в 2003–2007 гг. ($25\text{--}130 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$).

Не отрицая факта влияния на динамику поселений анадары пресса рапаны и мнемнопсиса, обратим внимание на следующее. Массовое развитие поселений анадары в бассейне Чёрного моря происходило фактически на пике эвтрофирования последнего (1980–1990-е гг.). Избыточность доступной органики, несомненно, сыграла положительную роль в освоении новых акваторий данным видом, относящимся по типу питания к фильтраторам-сестонофагам. По-видимому, здесь можно говорить о некотором феномене появления и массового развития в Чёрном море анадары именно в период её наибольшей востребованности как потребителя избыточного органического вещества [35]. Максимальное развитие данный вид получил в прибрежных акваториях, в наибольшей степени подверженных органическому «загрязнению». Такими «горячими» зонами развития анадары стали обогащённые органикой приустьевые участки западного и восточного черноморского шельфа [43, 50, 62]. Несомненно, что этому способствовали широкая экологическая пластичность и стрессоустойчивость анадары [53], определяемые её физиолого-биохимическими адаптациями к гипоксическим условиям среды [2], часто сопровождающим высокоэвтрофированные участки акваторий.

Сказанное выше согласуется с известным положением об усилении развития и роли фильтраторов-сестонофагов в условиях роста органического обогащения акваторий [27, 31]. При известном снижении трофического статуса Чёрного моря после прохождения кризиса и начала его де-эвтрофикации в конце XX века [9, 49] вполне логичным оказывается отмеченное выше сокращение поселений анадары у берегов Северного Кавказа. Аналогичная реакция макрозообентоса в части ответа фильтраторов-сестонофагов на снижение количества доступной пищи отмечена в прибрежных открытых акваториях крымского побережья Чёрного моря [30, 31, 80] и в бухтовых акваториях, где влияние рапаны как хищника в период исследований не прослеживалось [81].

Заключение. Имеющиеся данные свидетельствуют об этапности процесса освоения *Anadara kagoshimensis* Чёрного моря. Вслед за первым обнаружением в 1968 г. у берегов Кавказа следует десятилетний латентный период. Основная волна колонизации бассейна анадарой приходится на вторую половину 1970-х — начало 1980-х гг. и захватывает западный и восточный участки шельфа. Происходит массовое развитие поселений, которые формируют собственный репродуктивный потенциал, обеспечивающий в 1990-е годы появление вида-вселенца у анатолийского и крымского берегов. Фактическое запаздывание на 20–25 лет освоения анадарой северных и южных участков шельфа, при её наличии на западных и восточных границах, может свидетельствовать о наличии гидрологического барьера между отдалёнными друг от друга прибрежными участками шельфа Чёрного моря.

Отмечен феномен появления и массового развития в Чёрном море анадары как потребителя избыточного органического вещества именно в период её востребованности, в условиях пика эвтрофирования бассейна конца 1980-х — начала 1990-х гг. Наибольшее развитие данный вид получил в обогащённых органикой приустьевых участках черноморского шельфа. Этому способствовали его широкая экологическая пластичность и стрессоустойчивость, определяемые физиолого-биохимическими адаптациями к гипоксическим условиям среды, часто сопровождающим высокоэвтрофированные акватории.

Анализ материала по численности и биомассе анадары показывает, что в условиях Чёрного моря этот вид фактически реализовал свой биотический потенциал: как минимум на двух (западном и восточном) участках шельфа пики количественного развития анадары пройдены. По крымскому сектору, в связи с его более поздним освоением видом-вселенцем, этот вывод не очевиден, и ещё предстоит сделать ряд уточнений. При сохранении тенденции де-эвтрофирования бассейна следует ожидать снижения и стабилизации количественного развития анадары, за исключением зон вблизи источников органического обогащения.

Благодарности. Автор глубоко признателен уважаемым рецензентам за ценные замечания при подготовке работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Александров Б. Г. Изменение экосистемы Чёрного моря: причины и последствия вселения экзотических видов // *Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности* : тез. докл. междунар. конф. (г. Азов, 15–18 июня 2003 г.). Ростов-на-Дону, 2003. С. 36–38. [Aleksandrov B. G. *Izmenenie ekosistemy Chernogo morya: prichiny i posledstviya vseleniya ekzoticheskikh vidov*. In: *Evolutsiya morskikh ekosistem pod vliyaniem vselentsev i iskusstvennoi smertnosti*: tez. dokl. mezhdunar. konf.

- (Azov, 15–18 July 2003). Rostov-on-Don, 2003, pp. 36–38.]
2. Андреев Т. И., Солдатов А. А., Головина И. В. Специфика тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara inaequalis* (Bruguiere, 1789) // *Черноморские моллюски: элементы сравнительной и экологической биохимии* / ред. Г. Е. Шульман, А. А. Солдатов. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. С. 169–216. [Andreenko T. I., Soldatov A. A., Golovina I. V. Spetsifika tkanevogo metabolizma u dvustvorchatogo mollyuska-vselentsa *Anadara inaequalis* (Bruguiere, 1789). In: *Black Sea molluscs: elements of comparative and environmental biochemistry*. G. E. Shulman, A. A. Soldatov (Eds.). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2014, pp. 169–216. (in Russ.)]
 3. Анистратенко В. В., Халиман И. А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Чёрноморского бассейна // *Вестник зоологии*. 2006. Т. 40, № 6. С. 505–511. [Anistratenko V. V., Khaliman I. A. Bivalve Mollusc *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) in the Northern Part of the Sea of Azov: Completion of Colonization of the Azov-Black Sea Basin. *Vestnik zoologii*, 2006, vol. 40, no. 6, pp. 505–511. (in Russ.)]
 4. Богданова А. К. Гидрология Босфора и прибосфорского района Чёрного моря // *Водообмен через Босфор и его влияние на гидрологию и биологию Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1969. С. 5–121. [Bogdanova A. K. *Gidrologiya Bosfora i pribosforskogo raiona Chernogo morya*. In: *Vodoobmen cherez Bosfor i ego vliyanie na gidrologiyu i biologiyu Chernogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 1969, pp. 5–121.]
 5. Болтачева Н. А., Колесникова Е. А., Мазлумян С. А. Макрозообентос Феодосийского залива // *Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей* / ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 163–169. [Makrozoobentos Feodosiiskogo zaliva. In: *Biological resources of the Black Sea and Sea of Azov*. V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya, G. E. Shulman, Ju. A. Zagorodnyaya (Eds.). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2011, pp. 163–169. (in Russ.)]
 6. Бондарев И. П. Особенности питания и перспективы развития рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в Чёрном море // *Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов : материалы Международной научной конференции* (г. Ростов-на-Дону, 27 ноября 2015 г.). Ростов-на-Дону, 2015. С. 44–48. [Bondarev I. P. Feeding habits and development prospects of rapa-whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Black Sea. In: *Some problems on biodiversity conservation of aquatic biocenoses: proceedings of the International Conference* (Rostov-on-Don, November 27, 2015.). Rostov-on-Don, 2015, pp. 44–48. (in Russ.)]
 7. Головкина Е. М., Набоженко М. В. Современное состояние донных сообществ Керченского пролива (Российский сектор) и заливов Таманского полуострова // *Вестник южного научного центра РАН*. 2012. Т. 8, № 2. С. 53–61. [Golovkina E. M., Nabozhenko M. V. Sovremennoe sostoyanie donnykh soobshchestv Kerchenskogo proliva (Rossiiskii sektor) i zalivov Tamanskogo poluostrova. *Vestnik yuzhnogo nauchnogo tsentra RAN*, 2012, vol. 8, no. 2, pp. 53–61.]
 8. Губанов Е. П., Гетманенко В. А., Сизова Е. А. Вселенцы Азовского и Чёрного морей: эскалация продолжается // *Рибне господарство України*. 2009. Вып. 1. С. 12–25. [Gubanov E. P., Getmanenko V. A., Sizova E. A. Vselentsy Azovskogo i Chernogo morei: eskalatsiya prodolzhaetsya. *Ribne gospodarstvo Ukraini*, 2009, iss. 1, pp. 12–25.]
 9. Заика В. Е. Де-эвтрофикация Чёрного моря и влияние климатических осцилляций // *Состояние экосистемы шельфовой зоны Чёрного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия : сб. ст., посвящ. 90-летию Новороссийской морской биологической станции им. проф. В. М. Арнольди*. Краснодар, 2011. С. 88–93. [Zaika V. E. De-evtrofikatsiya Chernogo morya i vliyanie klimaticheskikh ostillyatsii. In: *Sostoyanie ekosistemy shel'fovoi zony Chernogo i Azovskogo morei v usloviyakh antropogennoho vozdeistviya: sbornik statei, posvyashchenniy 90-letiyu Novorossiiskoi morskoi biologicheskoi stantsii im. professora V. M. Arnol'di*. Krasnodar, 2011, pp. 88–93.]
 10. Заика В. Е., Сергеева Н. Г., Колесникова Е. А. Вселенцы в донной макрофауне Чёрного моря: распространение и влияние на сообщества бентали // *Морской экологический журнал*. 2010. Т. 9, № 1. С. 5–22. [Zaika V. E., Sergeeva N. G., Kolesnikova E. A. Alien species in bottom macrofauna of the Black Sea: their distribution and influence on benthic communities. *Morskoi ekologicheskii zhurnal*, 2010, vol. 9, no. 1, pp. 5–22. (in Russ.)]
 11. Золотарев В. Н., Золотарев П. Н. Двустворчатый моллюск *Cunearca cornea* — новый элемент фауны Чёрного моря // *Доклады АН СССР*. 1987. Т. 297, № 2. С. 501–502. [Zolotarev V. N., Zolotarev P. N. Bivalve *Cunearca cornea* — A New Element of the Fauna of the Black Sea. *Doklady AN SSSR*, 1987, vol. 97, no. 2, pp. 501–502. (in Russ.)]
 12. Золотарёв П. Н., Терентьев А. С. Изменения в сообществах макробентоса Гудаутской устричной банки // *Океанология*. 2012. Т. 52, № 2. С. 251–257. [Zolotarev P. N., Terent'ev A. S. Changes in the macrobenthic communities of the Gudauta oyster bank. *Okeanologiya*, 2012, vol. 52, no. 2, pp. 251–257. (in Russ.)]
 13. Иванов Д. А. Аутоакклиматизация промыслового двустворчатого моллюска *Cunearca cornea* в Керченском

- проливе // *Биология моря*. 1991. № 5. С. 95–98. [Ivanov D. A. Autoacclimatization of the commercial bivalve *Cunearca cornea* in the Kerch Strait. *Biologiya morya*, 1991, no. 5, pp. 95–98. (in Russ.)]
14. Иванов Д. А., Синегуб И. А. Трансформация биоценозов Керченского пролива после вселения хищного моллюска *Rapana thomasiana* и двустворчатых *Mya arenaria* и *Cunearca ornea* // *Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона* : материалы III Междунар. конф. (10–11 октября 2007 г.). Керчь, 2008. С. 45–51. [Ivanov D. A., Sinegub I. A. Transformatsiya biotsenozov Kerchenskogo proliva posle vseleniya khishchnogo mollyuska *Rapana thomasiana* i dvustvorchatykh *Mya arenaria* i *Cunearca cornea*. In: *Sovremennye problemy ekologii Azovo-Chernomorskogo regiona* : materialy III Mezhdunar. konf. (10–11 Oct. 2007). Kerch, 2008, pp. 45–51.]
 15. Киселева М. И. Основные черты биологии бентосных животных // *Основы биологической продуктивности Чёрного моря* / ред. В. Н. Грезе. Киев : Наукова думка, 1979. С. 212–218. [Kiseleva M. I. Osnovnye cherty biologii bentosnykh zhyvotnykh. In: *Osnovy biologicheskoi produktivnosti Chernogo morya*. V. N. Greze (Ed.). Kiev: Naukova dumka, 1979, pp. 212–218.]
 16. Киселева М. И. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // *Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря* / ред. В. Е. Заика. Киев : Наукова думка, 1992. С. 84–99. [Kiseleva M. I. Sravnitel'naya kharakteristika donnykh soobshchestv u poberezh'ya Kavkaza. In: *Mноголетnie izmeneniya zoobentosa Chernogo morya*. V. E. Zaika (Ed.). Kiev: Naukova dumka, 1992, pp. 84–99.]
 17. Колючкина Г. А., Милютин Д. М. Использование морфо-функционального анализа *Anadara* sp. cf. *Anadara inaequalis* (Bivalvia) в экологическом мониторинге // *Океанология*. 2013. Т. 53, № 2. С. 192–199. [Kolyuchkina G. A., Miljutin D. M. Application of the morpho-functional analysis *Anadara* sp. cf. *Anadara inaequalis* (Bivalvia) to environmental monitoring. *Okeanologiya*, 2013, vol. 53, no. 2, pp. 192–199. (in Russ.)]
 18. Кучерук Н. В., Басин А. Б., Котов А. В., Чикина М. В. Макрозообентос рыхлых грунтов северокавказского побережья Чёрного моря: многолетняя динамика сообществ // *Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря* / под ред. А. Г. Зацепина, М. В. Флинта. Москва : Наука, 2002. С. 289–297. [Kucheruk N. V., Basin A. B., Kotov A. V., Chikina M. V. Makrozoobentos rykhlykh gruntov severokavkazskogo poberezh'ya Chernogo morya: mnogoletnyaya dinamika soobshchestv. In: *Kompleksnye issledovaniya severo-vostochnoi chasti Chernogo morya*. A. G. Zatsepin, M. V. Flint (Eds.). Moscow: Nauka, 2002, pp. 289–297.]
 19. Кънева-Абаджиева В., Маринов Т. Нов вид мида за Черно море *Cunearca cornea* (Reeve) // *Природа*. 1984. № 1. С. 63–64. [Kънева-Abadzhieva V., Marinov T. Nov vid mida za Chernomore *Cunearca cornea* (Reeve). *Priroda*, 1984, no. 1, pp. 63–64. (in Bulg.)]
 20. Литвиненко Н. М., Евченко О. В. Состояние донного сообщества в Керченском проливе за период 2005–2009 гг. // *Основные результаты комплексных исследований в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане*. Керчь : ЮгНИРО, 2010. С. 9–14. [Litvinenko N. M., Evchenko O. V. Sostoyanie donnogo soobshchestva v Kerchenskom prolive za period 2005–2009 gg. In: *Osnovnye rezul'taty kompleksnykh issledovaniy v Azovo-Chernomorskom basseine i Mirovom okeane*. Kerch: YugNIRO, 2010, pp. 9–14.]
 21. *Лоция Чёрного моря*. Министерство обороны Союза ССР. Главное управление навигации и океанографии. Москва, 1976. 511 с. [Lotsiya Chernogo morya. Ministerstvo oborony Soyuzs SSR. Glavnoe upravlenie navigatsii i okeanografii. Moscow, 1976, 511 p.]
 22. Лутаенко К. А. К фауне двустворчатых моллюсков подсемейства Anadarinae (Arcidae) южной Индии // *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*. 2006. Вып. 10. С. 102–121. [Lutaenko K. A. On the fauna of bivalves of the subfamily Anadarinae (Arcidae) from southern India. *The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society*, 2006, vol. 10, pp. 102–121. (in Russ.)]
 23. Маринов Т. М. Зообентос Болгарского сектора Чёрного моря. София : Издательство Болгарской академии наук, 1990. 195 с. [Marinov T. M. *The zoobenthos from the Bulgarian sector of the Black Sea*. Sofia: Publishing House of the Bulgarian Academy of Science, 1990, 195 p. (in Bulg.)]
 24. Маринов Т., Стойков Ст., Барек М. Зообентосът от сублиторального пясъчно и тинесто дъно на Варненския залив // *Изв. Ин-та рибни ресурси*. 1983. Т. 20. С. 109–133. [Marinov T., Stoikov St., Barek M. Zoobenthos from the sandy and muddy sublittoral bottoms at Varna Bay. *Izv. Inst. Ryb. Resursy*. Varna, 1983, vol. 20, pp. 109–133. (in Bulg.)]
 25. Набоженко М. В. Современное распределение двустворчатых моллюсков (Mollusca: Bivalvia) северо-восточной части Чёрного моря // *Вестник южного научного центра РАН*. 2011. Т. 7, № 3. С. 79–86. [Nabozhenko M. V. Recent distribution of bivalve mollusks (Mollusca: Bivalvia) in the northeastern Black Sea. *Vestnik Yuzhnogo Nauchnogo Tsentra RAN*, 2011, vol. 7, no. 3, pp. 79–86. (in Russ.)]
 26. Нгуен Суан Ли. Качествен состав и количественно распределение на зообентоса в Бургаския залив : канд. дисс. Варна, 1984. 177 с. [Nguen Suan Li. Qualitative composition and quantitative distribution of zoobenthos in the Bay of Bourgas. Phd. Thesis, IFR, Varna, 1984, 177 p. (in Bulg.)]
 27. Несис К. Н. Некоторые вопросы пищевой структуры

- морского биоценоза // *Океанология*. 1965. Т. 5, вып. 4. С. 701–714. [Nesis K. N. Nekotorye voprosy pishchevoi struktury morskogo biotsenoza. *Okeanologiya*, 1965, vol. 5, iss. 4, pp. 701–714.]
28. Овчинников И. М., Титов В. Б. Антициклоническая завихренность течений в прибрежной зоне Чёрного моря // *Доклады АН СССР*. 1990. Т. 314, № 5. С. 1236–1239. [Ovchinnikov I. M., Titov V. B. Anticyclonic vorticity of currents in the offshore zone of the Black Sea. *Doklady AN SSSR*, 1990, vol. 314, no. 5, pp. 1236–1239 (in Russ.)]
 29. Ревков Н. К. Таксоценоз моллюсков биотопа рыхлых грунтов Балаклавской бухты (Крым, Чёрное море) // *Экология моря*. 2006. Вып. 72. С. 38–46. [Revkov N. K. Mollusks taxocenosis of the soft-bottom biotope in Balaklava bay (Crimea, the Black Sea). *Ekologiya morya*, 2006, iss. 72, pp. 38–46. (in Russ.)]
 30. Ревков Н. К. Некоторые замечания по составу и многолетней динамике фауны моллюсков рыхлых грунтов юго-восточного Крыма (Чёрное море) // *Кардаг — 2009 : сборник научных трудов, посвящ. 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины* / ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. С. 251–261. [Revkov N. K. Some remarks about composition and long-term changes in fauna of molluscs inhabiting soft-bottoms along the south-eastern coast of Crimea (Black Sea). In: *Karadag — 2009: Collection of scientific papers dedicated to the 95th anniversary of the Karadag Research Station and 30th anniversary of the Karadag Nature Reserve of the National Academy of Sciences of Ukraine*. A. V. Gaevskaya, A. L. Morozova (Eds.). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2009, pp. 251–261. (in Russ.)]
 31. Ревков Н. К., Валовая Н. А., Колесникова Е. А., Николаенко Т. В., Шаляпин В. К. К вопросу о реакции Черноморского макрозообентоса на эвтрофирование // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа : сборник научных трудов*. Севастополь, 1999. С. 199–212. [Revkov N. K., Valovaya N. A., Kolesnikova E. A., Nikolaenko T. V., Shalyapin V. K. K voprosu o reaksii Chernomorskogo makrozoobentosa na evtrofirovanie. In: *Ecological safety of coastal and shelf zones and comprehensive use of shelf resources: collected scientific papers*. Sevastopol, 1999, pp. 199–212. (in Russ.)]
 32. Ревков Н. К., Болтачева Н. А., Николаенко Т. В., Колесникова Е. А. Биоразнообразие зообентоса рыхлых грунтов Крымского побережья Чёрного моря // *Океанология*. 2002. Т. 42, № 4. С. 561–571. [Revkov N. K., Boltacheva N. A., Nikolaenko T. V., Kolesnikova E. A. The soft bottom zoobenthos diversity along the Crimean coastal zone of the Black Sea. *Okeanologiya*, 2002, vol. 42, no. 4, pp. 561–571. (in Russ.)]
 33. Ревков Н. К., Костенко Н. С., Киселева Г. А., Анистратенко В. В. Тип Моллюски Mollusca Cuvier, 1797 // *Кардаг. Гидробиологические исследования: сборник научных трудов, посвящ. 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины* / ред. А. Л. Морозова, А. В. Гаевская. Симферополь : СОНАТ, 2004. Кн. 2. С. 399–435. [Revkov N. K., Kostenko N. S., Kiseleva G. A., Anistratenko V. V. Tip Mollyuski Mollusca Cuvier, 1797. In: *Karadag. Hydrobiological observations. Scientific works dedicated to 90th anniversary of T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station and 25th anniversary of Karadag Natural Reserve of Ukraine National Academy of Science*. A. L. Morozova, A. V. Gaevskaya (Eds.). Simferopol: SONAT, 2004, book 2, pp. 399–435. (in Russ.)]
 34. Ревков Н. К., Тимофеев В. А., Лисицкая Е. В. Состав и сезонная динамика макрозообентоса локального биотического комплекса *Chamelea gallina* (западный Крым, Чёрное море) // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 2014. Вып. 11. С. 247–259. [Revkov N. K., Timofeev V. A., Lisitskaya E. V. Composition and seasonal dynamics of macrozoobenthos in local biotic complex *Chamelea gallina* (western Crimea, the Black Sea). *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana*, 2014, iss. 11, pp. 247–259. (in Russ.)]
 35. Ревков Н. К., Болтачева Н. А., Бондарев И. П., Бондаренко Л. В., Тимофеев В. А. Состояние зооресурсов бентали глубоководной зоны шельфа Крыма после кризиса черноморской экосистемы второй половины XX века (по данным экспедиционных исследований 2010 г. на НИС «Профессор Водяницкий») // *100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского : сборник научных трудов* / ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова. Симферополь : Н. Орианда, 2015. С. 549–571. [Revkov N. K., Boltacheva N. A., Bondarev I. P., Bondarenko L. V., Timofeev V. A. The state of animal resources benthic deep-sea zone Crimean shelf after the crisis of the Black Sea ecosystem in second-half of XX century (based on expeditionary research 2010 on the RV “Professor Vodyanitsky”). In: *100 years of the T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station: issue of scientific papers*. A. V. Gaevskaya, A. L. Morozova (Eds.). Simferopol: N. Orianda, 2015, pp. 549–571. (in Russ.)]
 36. Синегуб И. А. Макрозообентос. Донные сообщества. 1984–2002 гг. // *Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология* / ред. Ю. П. Зайцев, Б. Г. Александров, Г. Г. Миничева. Киев : Наукова думка, 2006. С. 276–286. [Sinegub I. A. Macrozoobenthos. Benthos communities. 1984–2002. In: *The North-Western part of the Black Sea: biology and ecology*. Yu. P. Zaitsev, B. G. Aleksandrov, G. G. Minicheva (Eds.). Kiev: Naukova dumka, 2006, pp. 276–286. (in Russ.)]

37. Спутниковый мониторинг Российского сектора Чёрного и Азовского морей. ФГБУ «НИЦ «Планета». 2016. [Sputnikovyi monitoring Rossiiskogo sektora Chernogo i Azovskogo morei. FGBU «NITs «Planeta», 2016.]. <http://planet.iitp.ru/index1.html>.
38. Стадниченко С. В., Золотарёв В. Н. Популяционная структура морских двустворчатых моллюсков в районе дельты Дуная в 2007–2008 гг. // *Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых зон и комплексное использование ресурсов шельфа* : сборник научных трудов. Севастополь, 2009. Вып. 20. С. 248–261. [Stadnichenko S. V., Zolotarev V. N. Populyatsionnaya struktura morskikh dvustvorchatykh mollyuskov v raione del'ty Dunaya v 2007–2008. In: *Ecological safety of coastal and shelf zones and comprehensive use of shelf resources*: collected scientific papers. Sevastopol, 2009, iss. 20, pp. 248–261 (in Russ.)]
39. Трощенко О. А., Гринцов В. А., Губанов В. И., Евстигнеева И. К., Ревков Н. К., Субботин А. А., Танковская И. Н. Комплексные исследования экологического состояния района мыса Плака (Крым) // *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка*. Серія: біологія. Спеціальний випуск: Гідроекологія. 2010. № 3 (44). С. 289–292. [Troschenko O. A., Grintsov V. A., Gubanov V. I., Evstigneeva I. K., Revkov N. K., Subbotin A. A. Complex researches of the ecological state of district of cape of Plaka (Crimea). *Naukovi zapysky Ternopil'skogo nacional'nogo pedagogichnogo universytetu imeni Volodymyra Gnatjuka*. Serija: biologija. Special'nyj vypusk: Hidroekologija, 2010, no. 3 (44), pp. 289–292. (in Russ.)]
40. Финогонова Н. Л., Куракин А. П., Ковтун О. А. Морфологическая дифференциация *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) в Чёрном море // *Гидробиологический журнал*. 2012. Т. 48, № 5. С. 3–10. [Finogenova N. L., Kurakin A. P., Kovtun O. A. Morfologicheskaya differentsiatsiya *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) v Chernom more. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 2012, vol. 48, no. 5, pp. 3–10.]
41. Фроленко Л. И., Деревянкина О. В. Формирование биоценоза вселенца кунearки *Cunearca cornea* в Азовское море // *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна* : сборник трудов / АЗНИРХ. Ростов-на-Дону, 1998. С. 115–118. [Frolenko L. I., Derevyankina O. V. Formirovanie biotsenoza vselentsa kunearki *Cunearca cornea* v Azovskoe more. In: *Osnovnye problemy rybnogo khozyaistva i okhrany rybokhozyaistvennykh vodoemov Azovo-Chernomorskogo basseina*: sbornik trudov / AzNIRKH. Rostov-na-Donu, 1998, pp. 115–118.]
42. Чёрное море // Национальный Атлас России : в 4 т. Т. 2 : Природа и экология. Москва, 2007. С. 249–
253. [Chernoe more // *Natsional'nyi Atlas Rossii*: v 4 vol. Vol. 2: Priroda i Ekologiya. Moscow, 2007. pp. 249–253.] <http://национальныйатлас.рф/cd2/249-253/249-253.html>.
43. Чикина М. В. Макрозообентос рыхлых грунтов Северо-Кавказского побережья Чёрного моря: пространственная структура и многолетняя динамика : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2009. 25 с. [Chikina M. V. Makrozoobentos rykhlykh gruntov Severo-Kavkazskogo poberezh'ya Chernogo morya: prostranstvennaya struktura i mnogoletnyaya dinamika: avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. Moscow, 2009, 25 p.]
44. Чикина М. В., Колучкина Г. А., Кучерук Н. В. Аспекты биологии размножения *Scapharca inaequalis* (Bruguière) (Bivalvia, Arcidae) в Чёрном море // *Экология моря*. 2003. Вып. 64. С. 72–77. [Chikina M. V., Koluchkina G. A., Kucheruck N. V. Some features of reproduction biology of *Scapharca inaequalis* (Bruguière) (Bivalvia, Arcidae) in the Black Sea. *Ekologiya morya*, 2003, iss. 64, pp. 72–77. (in Russ.)]
45. Чихачев А. С., Фроленко Л. Н., Реков Ю. И. Новый вселенец в Азовское море // *Рыбное хозяйство*. 1994. № 3. С. 40. [Chikhachev A. S., Frolenko L. N., Rekov Yu. I. Novyi vselenets v Azovskoe more. *Rybnoe khozyaistvo*, 1994, no. 3, pp. 40.]
46. Шадрин Н. В. Дальние вселенцы в Чёрном и Азовском морях: экологические взрывы, их причины, последствия, прогноз // *Экология моря*. 2000. Вып. 51. С. 72–78. [Shadrin N. V. The distant invaders in the Black and Azov Seas: ecological explosion, their cause, effect, prognosis. *Ekologiya morya*, 2000, iss. 51, pp. 72–78. (in Russ.)]
47. Шиганова Т. А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва, 2009. 56 с. [Shiganova T. A. Chuzherodnye vidy v ekosistemakh yuzhnykh vnutrennikh morei Evrazii: avtoref. diss. ... dokt. biol. nauk. Moscow, 2009, 56 p.]
48. Шурова Н. М., Золотарев В. Н. Структура популяций морских двустворчатых моллюсков в районе дельты Дуная // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*: сборник научных трудов. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007. Вып. 15. С. 556–566. [Shurova N. M., Zolotarev V. N. Struktura populyatsii morskikh dvustvorchatykh mollyuskov v raione del'ty Dunaya. In: *Ecological safety of coastal and shelf zones and comprehensive use of shelf resources*: collected scientific papers. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2007, iss. 15, pp. 556–566. (in Russ.)]
49. Юнев О. А. Антропогенная эвтрофикация и ее влияние на состояние экосистемы пелагиали Чёрного моря // *Устойчивость и эволюция океанологических характеристик экосистемы Чёрного моря* / ред. В. Н. Еремеев, С. К. Коновалов. Севастополь :

- ЭКОСИ-Гидрофизика, 2012. С. 300–330. [Yunev O. A. Antropogennaya evtrofikatsiya i ee vliyaniye na sostoyaniye ekosistemy pelagiali Chernogo morya. In: *Ustoichivost' i evolyutsiya okeanologicheskikh kharakteristik ekosistemy Chernogo morya* V. N. Eremeev, S. K. Kononov (Eds.) Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2012, pp. 300–330.]
50. Abaza V., Dumitrache C., Dumitrescu E. Structure and distribution of the main molluscs from the Romanian marine areas designated for their growth and exploitation. *Cercetări marine — Recherches marines*, 2010, vol. 39, pp. 137–152.
 51. Albayrak S. On the Mollusca fauna of the Black Sea near Istanbul. *Zoology in the Middle East*, 2003, vol. 30, pp. 69–75.
 52. Anistratenko V. V., Anistratenko O. Yu., Khaliman I. A. Conchological Variability of *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) in the Black–Azov Sea Basin. *Vestnik zoologii*, 2014, vol. 48, iss. 5, pp. 457–466.
 53. Chikina M. V., Kucheruk N. V. Contemporary dynamics of coastal benthic communities of the north Caucasian coast of the Black Sea. In: *International Workshop on the Black Sea Benthos* (Istanbul-Turkey, 18–23 April 2004). Istanbul, 2004, pp. 155–160.
 54. Chikina M. V., Kucheruk N. V. Long-term changes in the structure of coastal benthic communities in the northeastern part of the Black Sea: influence of alien species. *Oceanology*, 2005, vol. 45, suppl. 1, pp. 176–182.
 55. EEA. *Progress towards the European 2010 biodiversity target*. Copenhagen, 2009. 56 p. (European Environmental Agency Report; 4/2009).
 56. *Final report on macrozoobenthic sampling results at “South stream” survey area*. Marine Ecology. 2014, Chapter 12 (URS-EIA-REP-204635), 156 p. ; Chapter 13 (URS-EIA-REP-202375), 179 p.
 57. Galil B. S. Taking stock: inventory of alien species in the Mediterranean Sea. *Biological Invasions*, 2009, vol. 11, iss. 2, pp. 359–372.
 58. Ghisotti F. *Scapharca* cfr. *cornea* (Reeve), ospite nuova del Mediterraneo. *Conchiglie*, 1973, vol. 9, no. 3–4, pp. 68.
 59. Ghisotti F., Rinaldi E. Osservazioni sulla popolazione di *Scapharca*, insediata in questi ultimi anni su un tratto del litorale Romagnolo. *Conchiglie*, 1976, vol. 12, no. 9–10, pp. 183–195.
 60. Gofas S., Zenetos A. Exotic molluscs in the Mediterranean basin: Current status and perspectives. *Oceanography and Marine Biology: An annual Review*, 2003, vol. 41, pp. 237–277.
 61. Gomoiu M.-T. *Scapharca inaequalis* (Bruguère) — a new species in the Black Sea. *Cercetări marine — Recherches marines*, 1984, vol. 17, pp. 131–141.
 62. Gomoiu M.-T. Non-indigenous species in the Romanian Black Sea littoral zone: *Mya arenaria*, *Rapana venosa* and others. NEAR Curriculum in Natural Environmental Science. *Terre et Environnement*, 2005, vol. 50, pp. 155–176.
 63. Hoppe K. N. *Teredo navalis* The cryptogenic shipworm In: *Invasive aquatic species in Europe. Distribution, impacts and management*. E. Leppäkoski, S. Gollash, S. Olenin (Eds.). Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publ., 2002, pp. 116–120.
 64. Hrs-Brenko M., Legac M. A review of bivalve species in the eastern Adriatic Sea. II. Pteromorphia (Arcidae and Noetiidae). *Natura Croatica*, 1996, vol. 5, no. 3, pp. 221–247.
 65. Huber M. Compendium of bivalves : a full-color guide to 3,300 of the World's Marine Bivalves : a status on Bivalvia after 250 years of research. Hackenheim: ConchBooks, 2010, 901 p.
 66. Krapal A.-M., Popa O. P., Levarda A. F., Iorgu E. I., Costache M., Crocetta F., Popa L. O. Molecular confirmation on the presence of *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Mollusca: Bivalvia: Arcidae) in the Black Sea. *Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle “Grigore Antipa”*, 2014, vol. 57, iss. 1, pp. 9–12.
 67. Lazzari G., Rinaldi E. Casi estremi polimorfismo in *Scapharca inaequalis* (Brug.). *Bolletino Malacologico*, 1981, vol. 17, fasc. 5–6, pp. 115–117.
 68. Lutaenko K. A. On the distribution of *Anadara kabanovi* (Bivalvia: Arcidae: Anadarinae). *The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society*, 2008, vol. 12, pp. 122–126.
 69. Micu D., Micu S. A new type of macrozoobenthic community from the rocky bottoms of the Black Sea. In: *International Workshop on the Black Sea Benthos* (Istanbul-Turkey, 18–23 April 2004). Istanbul, 2004, pp. 70–83.
 70. Mutlu E. Invertebrate species of fauna in Turkish Black Sea waters In: *Black Sea Biological Diversity: Turkey*, B. Ozturk (Comp.). 1998, pp. 88–105. (Black Sea Environmental Series, vol. 9).
 71. Mutlu E., Usnal M., Bingel F. Faunal community of soft-bottom mollusc of the Turkish Black Sea. *Turkish Journal of Zoology*, 1993, vol. 17, no. 2, pp. 189–206.
 72. Occhipinti-Ambrogi A. Global change and marine communities: Alien species and climate change. *Marine Pollution Bulletin*, 2007, vol. 55, iss. 7–9, pp. 342–352.
 73. Occhipinti-Ambrogi A., Savini D. Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*, 2003, vol. 46, iss. 5, pp. 542–551.
 74. Perrings C., Williamson M., Barbier E. B., Delfino D., Dalmazzone S., Shogren J., Simmons P., Watkinson A. Biological invasion risks and the public good: an economic perspective. *Conservation Ecology*, 2002, vol. 6, iss. 1, pp. 1–7.
 75. Petrova E., Stoykov S. Environmental studies of the macrozoobenthos in the nearby coastal zone along the Bulgarian Black Sea coast. *Agricultural Science and Technology*, 2013, vol. 5, no. 1, pp. 111–114.

76. Pimentel D., Zuniga R., Morrison D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 2005, vol. 52, iss. 3, pp. 273–288.
77. Poppe G.T., Goto Y. *European Seashells. Vol. 2 (Scaphopoda, Bivalvia, Cephalopoda)*. Wiesbaden: Verlag Christa Hemmen, 1993, 221 p.
78. Poutiers J.M. Bivalves (Acephala, Lamellibranchia, Pelecypoda) In: *FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. 1. Seaweeds, corals, bivalves and gastropods*. K.E. Carpenter, V.H. Niem (Eds.). Rome: FAO, 1998, pp. 123–362.
79. Raitos D.E., Beaugrand G., Georgopoulos D., Zenetos A., Pancucci-Papadopoulou A.M., Theocharis A., Papathanassiou E. Global climate change amplifies the entry of tropical species into the Eastern Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography*, 2010, vol. 55, no. 4, pp. 1478–1484.
80. Revkov N.K., Abaza V., Dumitrache C., Todorova V., Konsulova T., Mickashavidze E., Varshanidze M., Sezgin M., Ozturk B., Chikina M.V., Kucheruk N.V. *The state of zoobenthos In: State of the Environment of the Black Sea (2001–2006/7)* T. Oguz (Ed.) / Publications of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC) 2008–3. Istanbul, Turkey, 2008, pp. 273–320.
81. Revkov N.K., Petrov A.N., Kolesnikova E.A., Dobrotina G.A. Comparative analysis of long-term alterations in structural organization of zoobenthos under permanent anthropogenic impact (case study: Sevastopol Bay, Crimea). *Marine Ecological Journal* (Russian), 2008, vol. 7, no. 3, pp. 37–49.
82. Rinaldi E. Su un esemplare teratologico di *Scapharca inaequalis*. *Conchiglie*, 1978, vol. 14, fasc. 7–8, pp. 147–148.
83. Rinaldi E. Alcune considerazioni sulla validità del genere *Scapharca* Gray, 1847. *Bolletino Malacologico*, 1994, vol. 29, fasc. 9–12, pp. 227–232.
84. Sahin C., Düzgüneş E.I., Okumuş I. Seasonal variations in condition index and gonadal development of the introduced blood cockle *Anadara inaequalis* (Bruguiere, 1789) in the southeastern Black Sea coast. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2006, vol. 6, pp. 155–163.
85. Sahin C., Emiral H., Okumus I., Mutlu Gozler A. The Benthic Exotic Species of the Black Sea: Blood Cockle (*Anadara inaequalis*, Bruguière, 1789: Bivalve) and Rapa Whelk (*Rapana thomasiana*, Crosse, 1861: Mollusc). *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 2009, vol. 8, iss. 2, pp. 240–245.
86. Savini D., Occhipinti-Ambrogi A. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea. *Helgoland Marine Research*, 2006, vol. 60, iss. 2, pp. 153–159.
87. Schmitz D.C., Simberloff D. Biological invasions: a growing threat. *Issues in Science and Technology*, 1997, vol. 13, iss. 4, pp. 33–40.
88. Streftaris N., Zenetos A., Papathanassiou E. Globalisation in marine ecosystems — The story of non-indigenous marine species across European Seas. *Oceanography and Marine Biology: An annual Review*, 2005, vol. 43, pp. 419–453.
89. Streftaris N., Zenetos A. Alien marine species in the Mediterranean — the 100 ‘worst invasives’ and their impact. *Mediterranean Marine Science*, 2006, vol. 7, no. 1, pp. 87–118.
90. Todorova V., Trayanova A., Konsulova T. Biological monitoring of coastal marine waters and lakes — benthic invertebrate fauna: report / Bulgarian Academy of Sciences, Institute of Oceanology. Varna, 2008, 47 p.
91. Varshanidze M., Guchmanidze A. Ecological role of benthic and pelagic invaders in benthic ecosystem, their biology and history of invasion. In: *International Workshop on the Black Sea Benthos* (Istanbul-Turkey, 18–23 April 2004). Istanbul, 2004, pp. 237–241.
92. Zaitzev Yu., Mamaev V. *Biodiversity in the Black Sea: A study of Change and Declines*. New York: United Nations Publ., 1997, 208 p. (Black Sea environmental series, vol. 3).
93. Zaitsev Yu., Oztürk B. (Eds.). *Exotic Species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas*. Istanbul, Turkey, 2001, 267 p.
94. Zenetos A., Gofas S., Russo G., Templado J. *CIESM Atlas of Exotic Species in the Mediterranean*. Monaco: CIESM Publ., 2003, vol. 3, 376 p.
95. Zenetos A., Meri M., Verlaque M., Galli P., Boudouresque C.F., Giangrande A., Inar M.E., Bilecenoglu M. Additions to the annotated list of marine alien biota in the Mediterranean with special emphasis on Foraminifera and Parasites. *Mediterranean Marine Science*, 2008, vol. 9, no. 1, pp. 119–165.
96. Zenetos A., Gofas S., Verlaque M., Cinar M.E., Garcia Raso J.E., Bianchi C.N., Morri C., Azzurro E., Bilecenoglu M., Frogia C., Siokou I., Violanti D., Sfriso A., San Martin G., Giangrande A., Katagan T., Ballesteros E., Ramos-espla A., Mastrototaro F., Ocana O., Zingone A., Gambi M.C., Streftaris N. Alien species in the Mediterranean Sea by 2010. A contribution to the application of European Union’s Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part I. Spatial distribution. *Mediterranean Marine Science*, 2010, vol. 11, no. 2, pp. 381–493.
97. Zenetos A., Gofas S., Morri C., Rosso A., Violanti D., García Raso J.E., Çinar M.E., Almogi-Labin A., Ates A.S., Azzurro E., Ballesteros E., Bianchi C.N., Bilecenoglu M., Gambi M.C., Giangrande A., Gravili C., Hyams-Kaphzan O., Karachle P.K., Katsanevakis S., Lipej L., Mastrototaro F., Mineur F., Pancucci-Papadopoulou M.A., Ramos Esplá A., Salas C., San

Martín G., Sfriso A., Streftaris N., Verlaque M. Alien species in the Mediterranean Sea by 2012. A contribution to the application of European Union's Marine Strategy

Framework Directive (MSFD). Part 2. Introduction trends and pathways. *Mediterranean Marine Science*, 2012, vol. 13, no. 2, pp. 328–352.

Colonization's features of the Black Sea basin by recent invader *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae)

N. K. Revkov

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

E-mail: nrevkov@yandex.ru

Lessepsian invader *Anadara kagoshimensis* is one of the important elements in the adaptive transformation of the Black sea shelf ecosystem in the second half of the XX century. The aim of the work is to analyse the Black Sea spatial and temporal colonization by this species according to the benthic database of Benthos Ecology Department of IMBR RAS (for the Crimean coasts) and literary sources for the whole Black Sea basin. The phases of this process are considered. A 10-year latency period followed after the first detection anadara in 1968 at Caucasian shelf. The main wave of anadara colonization in the Black Sea covered the Western and Eastern parts of the sea and fall within the period from second half of 1970s to 1980s. During that time period the extended development of *A. kagoshimensis* lead to forming own reproductive potential for next steps of expansion of this species to Anatolian and Crimean coasts in 1990s. About 20–25 years delay in detection of introduced species at the Northern and Southern parts of the Black Sea shelf, in presence at the Western and Eastern parts, could be an evidence of existing hydrological barrier between far distant nearshore areas of the Black Sea shelf. The reasons of the fluctuations in development of this species settlements are discussed. The phenomenon of introduction and mass development of *A. kagoshimensis* in the Black Sea during its the “most demand” period as a consumer of excess amount of organic matter, in conditions of eutrophication's peak in the Black Sea basin at the end of 1980s — the beginning of 1990s is marked. Estuarine areas of the Black Sea shelf enriched by organic matter are the most favourable conditions for the mass development of this species. This quantitative rising is due to wide ecological plasticity and stress tolerance of *A. kagoshimensis*, which are determined by its physiological and biochemical adaptations to a hypoxic conditions often appearing during eutrophication. Based on parameters of abundance and biomass the actual implementation of *A. kagoshimensis* biotic potential in the Black Sea is revealed at least within Eastern and Western areas of the shelf, where peaks of its quantitative development are already passed in previous years. This conclusion for the Crimean sector is not obvious because of more recent invasion by anadara of this region. A decrease and stabilization of *A. kagoshimensis* development, with the exception of local zones near organic “pollution” sources should be expected under maintaining the tendency of the basin de-eutrophication.

Keywords: alien species, colonization's features, *Anadara kagoshimensis*, abundance, biomass, Black Sea

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 574.9:594.3(262.5)

**THEODOXUS FLUVIATILIS (GASTROPODA, NERITIDAE)
КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МАРКЕР**

© 2016 г. **И. П. Бондарев**, канд. биол. наук., с. н. с.

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

E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

Поступила в редакцию 02.02.2016 г. Принята к публикации 07.06.2016 г.

Рассмотрен феномен присутствия *Theodoxus fluviatilis* в пресноводных и морских водоёмах как биоиндикатора солёности вод. Проанализирована информация о нахождении *T. fluviatilis* в бассейнах Чёрного, Балтийского и Северного морей, а также критически рассмотрена возможность использования лабораторных опытов по адаптационной способности вида к различной солёности. Материалы бурения в Севастопольской бухте изучены, и результаты сопоставлены с опубликованными данными по хорологии и экологии вида. Присутствие *T. fluviatilis* в голоценовых морских отложениях бухты и в современной солоноватоводной среде объясняется локализацией моллюсков вблизи источников субмаринной разгрузки подземных вод. Сделан вывод о возможности использования *T. fluviatilis* в качестве вида — индикатора пресной или солоноватой (до 5 ‰) водной среды.

Ключевые слова: «оазис», солёность, стратиграфия, экология, *Theodoxus*

Семейство брюхоногих моллюсков Neritidae, широко распространённое в Мировом океане, состоит преимущественно из морских видов. Однако один из его родов — *Theodoxus* Monfort, 1810 — объединяет виды, обитающие исключительно в пресных либо солоноватых (до 5 ‰) водоёмах Евразии. Это обстоятельство позволяет использовать их в качестве биоиндикаторов пресноводной среды, что имеет большое значение для палеорекоkonструкций. В этой связи представляют интерес сведения о существовании локальных популяций *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758) в морской среде с солёностью от 13 [5] до 24 ‰ [17]. *T. fluviatilis* (L., 1758) и *T. littoralis* (L., 1758), предложенные как самостоятельные виды, обитающие, соответственно, в пресной и морской среде, ныне считаются формами одного вида на основании генетической и морфологической идентичности [15].

Если *T. fluviatilis* действительно способен адаптироваться к столь широкому диапазону солёности вод, то индикативная ценность этого моллюска и других теодоксусов девальвируется. Особенно важно правильно оценить экологические возможности теодоксусов для четвертичной стратиграфии Чёрного моря, в предголоценовой истории которого имела место длительная озёрная стадия — новоэвксин. Теодоксусы являются характерными предста-

вителями таксоцены гастропод этого этапа развития бассейна [8]. Обнаружение теодоксусов в более поздних донных отложениях, вплоть до современных, Чёрного моря принято объяснять перемещением их раковин из новоэвксинского горизонта в результате биотурбации [6].

На основании комплекса геологических, океанологических и биологических данных была предложена гипотеза, объясняющая присутствие пресноводных элементов в черноморской среде наличием «оазисов», локализованных в местах субмаринной разгрузки пресных подземных вод [3, 13]. Этим феноменом предположительно объяснено локализованное присутствие в буровых кернах в калямитских и джеметинских отложениях Севастопольской бухты значительного количества особей *T. fluviatilis* среди средиземноморских видов моллюсков [2, 4, 14].

По морфологии раковин и их окраске в одной скважине присутствуют раковины с фенотипами, соответствующими нескольким видам: *T. danasteri* Lindholm, 1924, *T. euxinus* (Clessin, S., 1885), *T. fluviatilis* (L., 1758), *T. sarmaticus* Lindholm, 1901, *T. velox* V. Anistratenko in O. Anistratenko, Starobogatov & V. Anistratenko, 1999 и *T. pallasi* Lindholm, 1924, а также формы, которые можно считать переходными (рис. 1).

Этот феномен описан впервые в 2014 г. [2], а изна-



Рис. 1. Раковины *T. fluviatilis* из скважины № 3, Севастопольская бухта Чёрного моря

Fig. 1. *T. fluviatilis* shells from borehole № 3, Sevastopol Bay, the Black Sea

начально вышеуказанные таксоны были предложены как самостоятельные виды, обитающие в различных районах. Обнаружение в пределах одного геологического слоя и фактически в одной пробе фенотипов, описанных на основе материалов из различных местообитаний как отдельные и даже эндемичные виды, даёт конхологическое и экологическое подтверждение результатам генных исследований [9]. Аллозимный анализ по данным генного маркирования показал конспецифичность *T. danasteri*, *T. sarmaticus*, *T. velox* и *T. euxinus* широко распространённому виду *T. fluviatilis*. К такому же выводу приводят и результаты морфометрического анализа раковины и половой системы [9]. *T. pallasi*, обнаруживаемый в черноморском бассейне только в субфосильном состоянии [6, 8], не подвергался генетическому анализу, однако не исключено, что и этот вид конспецифичен *T. fluviatilis*. Далее мы рассматриваем обнаруженный нами в скважинах Севастопольской бухты комплекс раковин *Theodoxus* как принадлежащий одному виду *T. fluviatilis*.

Севастопольская бухта, расположенная на юго-западе Крымского п-ова (рис. 2), представляет собой врезанную на 6.5 км субшироко вытянутую корытообразную впадину шириной до 1.4 км. Современная максимальная глубина в бухте составляет 19 м. Крутые борта и материнское днище бухты сложены третичными известняками, мергелями и глинами, а ложе заполнено неконсолированными четвертичными отложениями мощностью более 40 м. Свой современный вид Севастопольская бухта приобрела в ходе голоценовой трансгрессии, сформировавшей характерный риасовый тип [4].

Севастопольская бухта является полигоном постоянных морских биологических исследований с начала XX века. Первая подробная карта бентосных биоценозов бухты с описанием их таксономического состава была со-

ставлена С. А. Зерновым [7]. Более чем 100-летние мониторинговые исследования бухты не обнаружили в её акватории живых особей *T. fluviatilis*. Иногда в бентосных пробах в различных частях бухты отмечаются пустые раковины *T. fluviatilis* (Н. К. Ревков, перс. сообщ.), что, очевидно, является результатом выноса в бухту живых особей на плавнике из впадающей в бухту реки Чёрная. Этот вид обитает в реке, начиная с её середины вверх по течению, а в устьевой части отсутствует, что, возможно, связано с повышенной солёностью, вызванной смешением с морскими водами бухты [11]. Солёность поверхностных вод Севастопольской бухты варьирует от 8.00–9.00 ‰ в кутовой части, где происходит смешение с речной водой, до 17.00 на внешнем выходе, где солёность придонных вод достигает 18.45 ‰.

Данные по солёности поровых вод донных голоценовых отложений в разрезе Севастопольской бухты и литературные сведения о специфике распределения и физиологических возможностях *T. fluviatilis* позволяют подтвердить «оазисный» характер присутствия пресноводных моллюсков рода *Theodoxus* в голоценовых комплексах морских видов. Рассмотрение этого необычного феномена важно для понимания взаимодействия специфических «оазисных» комплексов с современной морской экосистемой и уточняет возможности использования теодоксусов в качестве индикаторных видов при палеорекострукциях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Верификация гипотезы «оазисного» характера присутствия пресноводных элементов в морской среде осуществлена на основе анализа опубликованной литературы и собственных данных по экологии и хоровологии *T. fluviatilis*.

Базовые материалы для рассмотрения особенностей



Рис. 2. А — Карта района Севастопольской бухты и реки Чёрная; В — схема расположения участков проведения буровых работ (четырёхугольники) в районе Севастопольской бухты: 1 — устьевая часть, 2 — средняя часть, 3 — кутовая часть

Fig. 2. А — Map of the area of Sevastopol Bay and River Chornaya; В — scheme of the arrangement of drilling plots (quads) in Sevastopol Bay area: 1 — outer part, 2 — middle part, 3 — inner part

формирования и существования *T. fluviatilis* в голоцене получены в результате бурения скважин в акватории Севастопольской бухты (рис. 2). Бурение скважин проводилось механическим колонковым способом трубами диаметром 151–132 мм. Проанализированы керны из 29 скважин, распределённых по трём профилям, расположенным в устьевой (17 скважин), средней (6) и в кутовой (6) частях бухты. В кернах скважин определены литологические типы осадков и таксономический состав моллюсков, что позволило описать фациальную структуру разреза четвертичных отложений бухты [4, 14].

Раковины *T. fluviatilis* были обнаружены в разрезе двух скважин (№ 2, № 3) средней части бухты. Для установления параметров среды обитания моллюсков были привлечены данные по солёности поровых вод грунтов из этих скважин. Для сравнения были проанализированы образцы как из слоя с *T. fluviatilis*, так и из подстилающего (скважина № 3) и вышележащих слоев грунта (скважины № 2 и № 3) (рис. 3). Лабораторные исследования образцов грунта проведены в Севастопольском институте геодинамики и инженерно-технических изысканий (ООО «СИ ГИИН-ТИЗ»). Определение видового состава моллюсков выполнено автором в Институте морских биологических исследований (ИМБИ) им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам анализа данных бурения в акватории Севастопольской бухты в 2013 г., в двух рядом расположенных скважинах помимо морской фауны обнаружены моллюски рода *Theodoxus* Montfort, 1810. Раковины *T. fluviatilis* обнаружены в средней части Севастопольской бухты в отложениях песчанистого ила каламитского (mQ4kl) и джеметинского (mQ4dz) возрастов, в двух рядом расположенных скважинах в интервалах глубин 15.0–16.7 (скв. 2, mQ4dz) и 27.5–28.4 м (скв. 3, mQ4kl)

при глубине моря 12 и 15 м соответственно (рис. 3). Эти отложения содержат довольно разнообразную фауну полигалинных средиземноморских моллюсков, характерных для фации мелководных песчано-илистых грунтов, покрытых водорослями. В этих отложениях присутствуют обломки и отдельные раковины нескольких видов двустворчатых моллюсков Mytilidae, Cardiidae, Veneridae: *Pitar rudis* (Poli, 1795), *Politiitapes aureus* (Gmelin, 1791). Единично отмечена *Donacilla cornea* (Poli, 1791). Количество обломков *Ostrea edulis* L., 1758 незначительно, но составляет от 30 (скв. 3) до 80 % (скв. 2) общего объёма и веса раковинного материала. Характерными для слоя являются гастроподы: *Nassarius reticulatus* (Linnaeus, 1758), *Bittium reticulatum* (da Costa, 1778), *Rissoa* spp. — и несколько видов Hydrobiidae: *Hydrobia acuta* (Draparnaud, 1805), *Hydrobia* sp., *Pseudopaludinella leneumicra* (Bourguignat, 1876).

Наибольшее количество теодоксусов обнаружено в скв. 3 в пробе из горизонта 28.4 м (12 экз.). Выше по разрезу их количество уменьшается до 7 экз. на горизонте 27.8 м. *T. fluviatilis* присутствуют в количествах, позволяющих считать его доминантом в нижней части разреза фации и субдоминантным видом танатоценоза — в верхней части слоя mQ4kl (рис. 3). В подошве этого слоя количество *T. fluviatilis* (12 экз.) двукратно превышает число раковин субдоминанта *B. reticulatum* (6 экз.). Выше по разрезу эти виды в танатоценозе меняются местами (*T. fluviatilis* — 7 экз., *B. reticulatum* — 11 экз.). В скважине 2 в пробе из горизонта 15.4 м обнаружен только 1 экз. *T. fluviatilis*. Выше по разрезу и по направлению к центру бухты залегает фация мидийного ила, где теодоксусы отсутствуют (рис. 3).

В месте наибольшего скопления теодоксусов (скв. 3) под тонким слоем четвертичного делювия (dlQ4) располагаются известняки нерасчленённых слоёв (чокракский, караганский и конкский) среднего миоцена (N1ĉk-kn), ко-

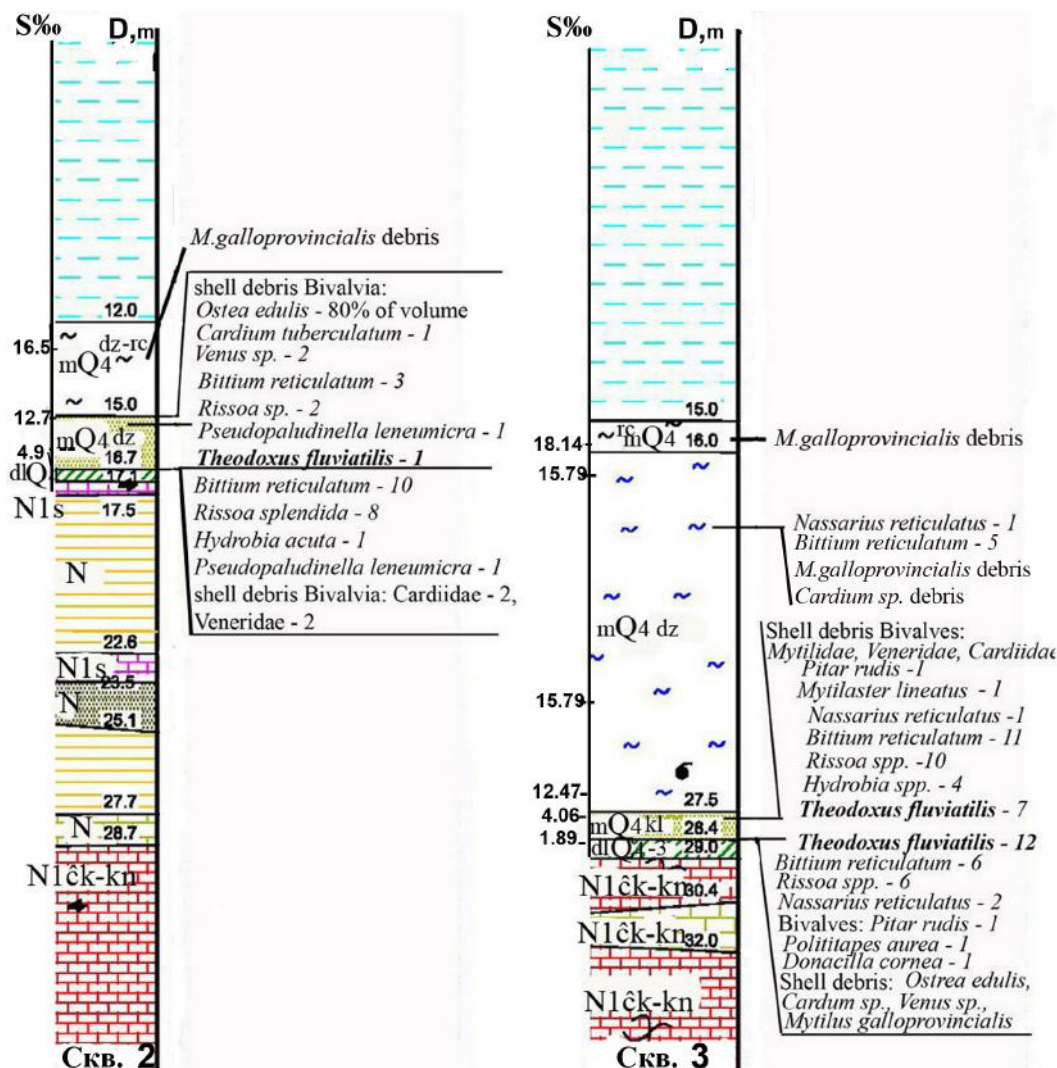


Рис. 3. Буровые колонки скважин № 2 и № 3 (Севастопольская бухта, средняя часть) с указанием фауны танатоценоза и количества экземпляров. S‰ — солёность поровых вод (в промилле). D, m — глубина (в метрах от уровня моря) кровли/подшвы слоёв разреза. Литологические слои: N1ck-kn — известняки нерасчленённых слоёв (чокракский, караганский и конкский) среднего миоцена; N1s — сарматские известняки неогена; dlQ4 — четвертичный песчано-глинистый делювий; mQ4kl — морские песчаные илы каламитского времени, mQ4dz — морские песчанистые илы джеметинского времени; mQ4rc — морские современные илы

Fig. 2. The ground columns of boreholes № 2 and № 3 (Sevastopol Bay, the middle part) indicating thanatocoenoses fauna and the species number. S‰ — salinity of pore water (in psu). D, m — depth (in meters below the sea level) of strata roof/bottom. Lithological strata: N1ck-kn — limestone undifferentiated layers (Chokrak, Karagan, and Kontsk) middle Miocene; N1s — Sarmatian limestones of Neogene; dlQ4 — Quaternary sandy-clay diluvium; mQ4kl — marine sandy silts Kalamitian time; mQ4dz — marine sandy silts Dzhemetinian time; mQ4rc — recent marine silts

которые являются главным региональным водоносным горизонтом [10]. Локализация теодоксусов в скв. 3, вероятно, связана с разгрузкой подземных вод, способной сформировать пресноводные «оазисы». Измерение солёности поровых вод донных отложений в скважинах 2, 3 подтверждает такое предположение.

Солёность поровых вод в верхней части делювиальных отложений (dlQ4), перекрывающих водоносный известняк, в скважине 3 на горизонте 28.9 м составляет 1,89‰ (рис. 3), а в верхней части слоя, относящегося к

морской фации (mQ4kl, горизонт 27.8 м), — 4.06‰. Это явно свидетельствует о наличии в данном месте разгрузки пресной воды из материнских известняков (N1ck-kn). Уменьшение количества особей *T. fluviatilis* в пробе вверх по разрезу от 12 до 7, вероятно, отражает увеличение солёности от подошвы к кровле пласта. В вышележащей толще фации мидийного ила (mQ4dz) солёность резко увеличивается вверх по разрезу от 12.47 в нижней части до 15.79‰ в средней и верхней частях слоя (рис. 3). Такой уровень солёности, очевидно, неприемлем для существо-

вания *T. fluviatilis* и ограничивает его распространение в вышележащих слоях.

В скважине 2 в составе фауны моллюсков фации мелководных песчано-илистых грунтов, покрытых водорослями, обнаружен только один экземпляр *T. fluviatilis*. Очевидно, что связанная с коренными сарматскими известняками неогена (N1s) субмаринная разгрузка имела незначительный дебит, который, несмотря на небольшую солёность поровых вод (4.90 ‰) в средней части слоя (16.6 м), не обеспечивал условий для массового развития *T. fluviatilis*. В подошве перекрывающего слоя (15.0 м) солёность поровых вод резко возрастает до 12.65 ‰ и повышается вверх по разрезу до 16.50 (рис. 3).

В кутовой части бухты, где солёность вод наименьшая (8–9 ‰), в толще голоценовых отложений, как морских, так и аллювиальных, *T. fluviatilis* не был обнаружен ни в одной из 6 скважин. Морские голоценовые грунты близ кутовой части бухты представлены илами мощностью до 1.5 м с большим содержанием (около 40 %) обломков и целых раковин разнообразной по видовому составу малакофауны. Gastropoda: *Gibbula albida* (Gmelin, 1791), *Bittium reticulatum*, *Cerithiopsis minima* (Brusina, 1865), *Rissoa splendida* Eichwald, 1830, *Iravadia quadrasi* (O. Boettger, 1893) (= *Rissoa venusta* Garrett, 1873), *Hydrobia* sp., *Marshallora adversa* (Montagu, 1803) (= *Triphora parva* (Milaschewitsch, 1916)), *Nassarius reticulatus*, *Retusa truncatula* (Bruguière, 1792); Bivalvia: *Ostrea edulis*, *Flexopecten glaber ponticus* (Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus, 1889), *Acanthocardia (Rudicardium) tuberculata* (Linnaeus, 1758), *Cerastoderma edule* (Linnaeus, 1758), *C. glaucum* (Bruguière, 1789), *Parvicardium exiguum* (Gmelin, 1791), *Chamelea gallina*, *Polititapes aureus*, *Loripes lucinalis* (Lamarck, 1818), *Lucinella divaricata* (Linnaeus, 1758). Такой набор видов моллюсков характерен для мелководных илистых грунтов, покрытых водорослями, и соответствует фации зарослей морской травы и рдеста (*Potamogeton*), описанной ещё С. А. Зерновым [7] для кутовой части и прибрежной зоны Севастопольской бухты. Аллювиальные отложения обогащены растительными остатками, но раковины моллюсков в них не обнаружены. Коренные породы в кутовой части бухты представлены мергелями палеогена [4], которые не являются водоносными и не создают условий для развития локальной пресноводной бентосной фауны по «оазисному» типу, а солёность смешанных речных и морских вод (8–9 ‰) превышает пределы толерантности *T. fluviatilis*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проблема присутствия в морской среде пресноводных элементов вообще и теодоксусов в частности имеет два основных аспекта: возможность их попадания в местообитание (местонахождение) и возможность выживания в чужеродных условиях.

Наиболее характерная среда обитания теодоксусов —

реки и озёра, где они предпочитают твёрдые субстраты — поверхность камней, корней деревьев, стебли макрофитов. В онтогенезе *T. fluviatilis*, как у всех пресноводных гастропод, отсутствует стадия плавающей личинки, что предотвращает вынос личинок и молоди в чужеродную морскую среду. Зародыш *T. fluviatilis* развивается внутри яйцевой капсулы, которую самка откладывает на камни и растения или себе на раковину. Пока идет процесс затвердевания раковины, молодые улитки прячутся в щелях и полостях естественных субстратов. Поэтому распространение теодоксуса в чужеродной среде возможно при посредстве транспортировки на древесных или других плавающих фрагментах, вынесенных в море.

Наиболее вероятным источником поступления теодоксусов в морской биоценоз Севастопольской бухты является река Чёрная, устье которой в голоцене было значительно ближе к центральной части бухты, где расположен наш опорный разрез. Имеющиеся данные по солёности поровых вод в наших скважинах не превышают известные пределы (5 ‰) для *T. fluviatilis* [6]. Однако комплекс ископаемой малакофауны из слоя, содержащего раковины *T. fluviatilis*, состоит из средиземноморских видов, которые обычно обитают при более высокой солёности вод. Этот парадокс можно объяснить следующим образом. В зонах субмаринной разгрузки подземных вод в придонном водном слое существуют зоны распреснения, которые не фиксируются стандартными океанографическими методами, поскольку смешивание с солёной водой происходит уже в непосредственной близости от дна. Однако для мелких организмов, таких как теодоксусы, даже тонкой плёнки распреснённой воды на поверхности дна может быть достаточно для существования при фоновой чужеродной водной среде. При этом более крупные организмы могут существовать на этом же месте или в непосредственной близости в привычной для них мезогалинной обстановке.

В современных биоценозах Севастопольской бухты живые теодоксусы не обнаружены. Отсутствие необходимого комплекса экологических параметров, прежде всего подводной разгрузки подземных пресных вод достаточной мощности, не позволяет сформироваться локальной популяции *T. fluviatilis* в бухте при наличии материнской популяции в реке Чёрная.

Лабораторные опыты, поставленные на *T. fluviatilis* из реки Чёрная, показывают, что при солёности 5 ‰ уже на третий день гибнет 20 % тестируемых особей, при солёности 13 ‰ на третий день опыта только 10 % особей проявляют признаки жизнедеятельности, а при солёности 15 ‰ гибнет 100 % тестируемых моллюсков [11]. Эти данные вполне согласуются с известными ранее [6] и с результатами наших исследований.

В то же время имеются сведения о нескольких локальных популяциях *T. fluviatilis*, обитающих в солоноватоводных условиях в Одесском заливе Чёрного моря [5] и в различных районах Северного моря и Балтики [15–17]. Со-

лёность прибрежных вод Одесского залива — 16 ‰, но в единственном районе, где были обнаружены теодоксусы (мыс Фонтан), она не превышает 13 ‰ [5]. Название «Фонтан» связано с наличием в этом районе большого количества пресных источников, служивших для водоснабжения города Одессы до сооружения водопровода. Можно предположить, что местообитание *T. fluviatilis* в районе мыса Фонтан локализовано на участках субмаринной разгрузки. Возникновение этой популяции связывается с притоком из рек, впадающих в северо-западную часть Чёрного моря [5]. В 2001 г. численность *T. fluviatilis* снизилась по сравнению с 1998 г., на грунте отмечалось большое количество мёртвых особей [5]. Такая ситуация может объясняться изменением дебита субмаринных источников пресных подземных вод.

Солоноватоводные популяции *T. fluviatilis* не стабильны и могут исчезать, как, например, в фиорде Idefjorden на границе Норвегии и Швеции. Предполагается, что исчезновение этой популяции, известной с XIX века, является результатом загрязнения среды [17]. Однако вполне вероятно, что это явление связано с уменьшением дебита или полным исчезновением источника пресных вод. В пользу «оазисной» природы морских популяций *T. fluviatilis* говорит и тот факт, что миграция теодоксусов из одной среды в другую не отмечена ни разу; между местообитаниями этих форм всегда наличествует зона, где они отсутствуют [17]. Объяснение такого распределения явной выраженностью экологических предпочтений у двух форм *T. fluviatilis* [17] представляется эволюционно и экологически менее убедительным, чем предположение о связи морских популяций с локальными зонами распределения.

Если предположить, что популяция *T. fluviatilis* мыса Фонтан адаптирована к среде с солёностью 13 ‰, то реализацию таких возможностей у вида логично ожидать и в других районах Чёрного моря с аналогичной или более низкой солёностью вод. Однако пока такие популяции в Чёрном море не известны. Нет их и в Азовском море, солёность вод которого составляет 10–12 ‰, хотя теодоксусы отмечены в приустьевой части впадающих в море рек [1]. В Таганрогском заливе Азовского моря, где солёность изменяется от 2 ‰ в кутовой части до 10 на выходе в море, теодоксусы также не обнаружены. Следовательно, за геологически значимый период с новозвксина (более 10 тыс. лет) теодоксусы в Азово-Черноморском бассейне не эволюционировали до жизненной формы, адаптированной к постоянному обитанию в среде с солёностью свыше 5 ‰.

В Северном и Балтийском морях солоноватоводная форма *T. fluviatilis* (f. *littoralis*) обнаружена в районах с умеренной солёностью. Солёность вод варьирует от 2–3 ‰ во внутренней части крупных заливов до 6–8 в открытой акватории Балтики и достигает 20–24 ‰ в районе Каттегата. В южной Балтике распространение теодоксусов ограничено прибрежной зоной с солёностью вод от 2 до

15 ‰. Теодоксусы обнаружены также в удалённых от берега зонах, где солёность ниже 7–8 ‰ [17]. Спорадический характер распределения и преимущественная приуроченность к зонам с наименьшей солёностью позволяют предположить, что наличие теодоксусов в Северном и Балтийском морях может быть связано с субмаринной разгрузкой пресных вод. Безусловно, эта гипотеза нуждается в инструментальном подтверждении на натуре.

Отношение к солёности определяется способностью организма осуществлять процессы жизнедеятельности в определённой среде. Биохимические процессы внутри организма и в системе организм — среда осуществляются при помощи осмотического движения жидкостей. Эвригалинность или стеногалинность вида является отражением его филогенеза в определённой среде. Способность изменять солёность у морских гастропод обычно варьирует в диапазоне 1–3 ‰ по отношению к внешним условиям. Пресноводные моллюски ещё менее приспособлены к регуляции солёности, что резко ограничивает возможности колонизации ими морской среды. Вероятно, что помимо осморегуляции *T. fluviatilis* обладает механизмом формирования и сохранения в мантийной полости жидкости пониженной солёности. Такой механизм в природе должен обеспечить возможность временной миграции моллюсков для питания по периферии зон распределения и временного пребывания в природных водах с фоновыми значениями солёности от 5 до 24 ‰.

Лабораторные исследования осмотической реакции на инородную среду *T. fluviatilis* из вод Балтийского моря с солёностью 8 ‰ и из пресной воды показали, что две экоформы демонстрируют различные реакции [16]. Оказалось, что животные из солоноватой среды одинаково хорошо переносят пребывание в воде как минимальной солёности 0.5 ‰, так и 32.0 ‰ солёности (все особи открывали свои крышечки и активно передвигались в контейнерах). Тогда как животные, обитающие в пресной воде, переносят солёность до 16.0 ‰, но не выживают в средах с более высокими концентрациями солей. Когда пресноводные животные были переведены из аэрированного искусственного водоёма 0.5 ‰ солёности в среду с солёностью 16.0, они потеряли примерно одну треть своей массы мягких тканей в течение 2 ч, а в период между 2 и 24 ч после перемещения вес их мягких тканей более не уменьшался. Животные как из пресноводной, так и из солоноватой среды водой регулировали жидкости тела на уровне или чуть выше изоосмотической линии при перемещении в различные по солёности среды в диапазоне 0.5–16.0 ‰, что свидетельствует о тенденции в обеих группах животных к осмокомфортности. Животные из пресноводной популяции, помещённые в морскую воду (32 ‰), были неактивны, не открывали свои крышечки и не достигали нового устойчивого состояния после 24 ч пребывания в морской воде. Однако животные, собранные в солоноватой среде и переведённые в лабораторную морскую воду 32 ‰ солёности, открыли свои крышечки и начали двигаться в

течение 2 ч после перемещения. Эти животные были активны в таких условиях более 2 дней и оставались живы после 3 месяцев эксперимента. Эти результаты позволили исследователям отнести *T. fluviatilis* к эвригалинным и осмотолерантным организмам по крайней мере в диапазоне солёности 0.5 и 16.0 ‰ [16].

Столь впечатляющие лабораторные данные по способности к адаптации находятся в противоречии с реальным распределением *T. fluviatilis* в естественной солоноватой морской среде, особенно применительно к Азово-Черноморскому региону. Имеющееся противоречие объясняется тем, что потенциальная эвригалинность моллюсков может значительно отличаться от реальной. Лабораторные эксперименты показали большой потенциал эвригалинности у некоторых черноморских гастропод. Так, в лаборатории взрослые особи рода *Hydrobia* могут жить и даже размножаться при солёности 58 ‰, притом что наиболее комфортной для них является природная среда с солёностью 10–12 ‰. В Чёрном море в среде с более высокой солёностью эти моллюски практически не встречаются, что ограничивает их распространение в основном северо-западной частью моря [12]. Потеря 1/3 массы мягкого тела *T. fluviatilis* при помещении в среду с солёностью до 16 ‰ [16] говорит о существенной перестройке организма в стрессовых условиях. И совершенно очевидно, что полноценно в таком состоянии организм не способен выполнять свои физиологические функции. Дальнейшая стабилизация массы в этих искусственных условиях свидетельствует о достижении предела физиологических возможностей по осморегуляции.

Соответственно, делать выводы о степени осмотолерантности на основе лабораторных опытов некорректно. Для оценки экологической валентности вида необходимо опираться на натурные наблюдения и проводить их максимально тщательно, чтобы не пропустить тонких особенностей среды, таких, например, как наличие в придонном слое субмаринной разгрузки пресных вод. Кроме того, в природной экосистеме на организм воздействуют и другие параметры, в частности колебания (ход) температуры различного временного масштаба, специфика состава солей конкретного водоёма и другие. Нужно иметь в виду, что на разных этапах жизненного цикла моллюсков их толерантность к изменениям солёности меняется. Взрослые формы значительно более толерантны, чем молодь и личинки [12].

Сравнительный анализ двух экоформ *T. fluviatilis* показывает, что пресноводные особи имеют более крупную (до 13.1 против до 9.3 мм) и более толстостенную раковину, чем особи из солоноватой среды. Максимальная масса также ощутимо различна и достигает 343 мг у пресноводных особей против 124 мг у солоноватоводных [17]. В реке Чёрная, впадающей в Севастопольскую бухту, в летний период преобладают особи размером 8–10 мм [11], тогда как размер особей *T. fluviatilis* из голоценовых отложений Севастопольской бухты не превышал 8 мм (рис. 1).

Удельная численность, размер яйцевых капсул и взрослых особей *T. fluviatilis*, обнаруженных в мезо- и полигалинной среде, меньше, чем в пресноводной [17]. Эти показатели свидетельствуют об угнетённом состоянии особей *Theodoxus* в солоноватой воде по сравнению с состоянием в оптимальной пресной. Особенности существования популяций теодоксусов в морской солоноватой среде (локальность, изолированность, нестабильность, угнетённость), скорее всего, объясняются наличием дополнительных специфических условий. Наиболее вероятно, что теодоксусы могут существовать в морском бассейне в «оазисных» условиях, связанных с субмаринной разгрузкой подземных вод [3, 13]. Распространение и существование специфичных видов в таких «оазисах» соответствует комплексу условий, приведённому выше. Субмаринные источники могут менять свой дебит сезонно или в связи с климатическими изменениями, вплоть до полного исчезновения. Соответственно, это отражается на условиях и принципиальной возможности существования «оазисной» пресноводной фауны.

Выводы:

1. Скопления *T. fluviatilis*, обнаруженные бурением в средней части Севастопольской бухты в каламитских и джеметинских отложениях с солёностью поровых вод ниже 5 ‰, говорят о наличии пресноводной обстановки, локализованной по «оазисному» типу в местах субмаринной разгрузки.
2. Последовательное уменьшение количества *T. fluviatilis*, а затем и полное их исчезновение вверх по разрезу голоценовой толщи Севастопольской бухты связано с изменением солёности поровых вод, которая определяется уменьшением дебита соответствующих горизонтов источников, и с увеличением мощности илов, перекрывающих пресноводные источники.
3. Синхронное и синтопное *T. fluviatilis* присутствие комплекса средиземноморских видов объясняется тем, что пресные воды субмаринной разгрузки создают достаточно тонкую плёнку непосредственно у дна. Выше морская вода смешивается с грунтовой водой, формируя солёность, приемлемую для эвригалинных видов.
4. Наличие значительного количества выходов грунтовых вод в районе мыса Фонтан Одесского залива Чёрного моря позволяет считать их причиной не только распреснения морских вод до 13 ‰, но и локального формирования придонной плёнки ещё более распреснённой воды, приемлемой для обитания *T. fluviatilis*.
5. Отсутствие моллюсков рода *Theodoxus* в составе современных биоценозов Чёрного и Азовского морей, а также характер их встречаемости в голоценовых и новоэвксинских отложениях позволяет использовать этих гастропод в качестве экологических маркеров наличия пресноводной или слабо солоноватой (до 5 ‰) среды.

Благодарности. Автор благодарен к. г.-м. н. Иванову В. Е. (ООО «СИ ГИИНТИЗ», Севастополь) за предоставленные материалы бурения в Севастопольской бухте,

к. б. н. Ревкову Н. К. (ИМБИ РАН, Севастополь) за информацию о нахождении раковин *T. fluviatilis* в современных донных отложениях Севастопольской бухты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Анистратенко В. В., Халиман И. А., Анистратенко О. Ю. Моллюски Азовского моря. Киев : Наукова думка, 2011. 172 с. [Anistratenko V. V. Khaliman I. A., Anistratenko O. Yu. *Mollyuski Azovskogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 2011, 172 p.]
2. Бондарев И. П. Комплекс моллюсков рода *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) в голоценовых отложениях Севастопольской бухты // *Морской экологический журнал*. 2014. Т. 13, № 3. С. 32. [Bondarev I. P. Complex of mollusks genus *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) in Holocene sediments of Sevastopol Bay. *Morskoi ekologicheskii zhurnal*, 2014, T. 13, no. 3, pp. 32. (in Russ.)]
3. Бондарев И. П., Ломакин И. Э. О возможности существования очагов пресноводной или солоноватоводной фауны на шельфе, материковом склоне и в глубоководной впадине Черного моря // *Геология и полезные ископаемые Мирового океана*. 2012. № 3 (29). С. 75–84. [Bondarev I. P., Lomakin I. E. O vozmozhnosti sushchestvovaniya ochagov presnovodnoi ili solonovativodnoi fauny na shel'fe, materikovom sklone i v glubokovodnoi vpadine Chernogo moray. *Geologiya i poleznye iskopaemye Mirovogo okeana*, 2012, no. 3 (29), pp. 75–84.]
4. Бондарев И. П., Ломакин И. Э., Иванов В. Е. Особенности формирования и развития Севастопольской бухты // *Геология и полезные ископаемые Мирового океана*. 2015. № 4 (42). С. 19–31. [Bondarev I. P., Lomakin I. E., Ivanov V. E. Osobennosti formirovaniya i razvitiya Sevastopol'skoi bukhty. *Geologiya i poleznye iskopaemye Mirovogo okeana*, 2015, no. 4 (42), pp. 19–31.]
5. Бутенко О. И. Моллюски рода *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) в Одесском заливе Черного моря // *Экология моря*. 2001. Вып. 58. С. 27–28 [Butenko O. I. Mollusks of genus *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) in the Odessa Bay of the Black Sea. *Ekologiya Morya*, 2001, iss. 58, pp. 27–28. (in Russ.)]
6. Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. Класс брюхоногие моллюски — Gastropoda Cuvier, 1797 // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Киев : Наукова думка, 1972. С. 65–166. [Golikov A. N., Starobogatov Ya. I. Klass bryukhonogie mollyuski — Gastropoda Cuvier, 1797. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Kiev: Naukova dumka, 1972, pp. 65–166.]
7. Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Чёрного моря // *Записки Императорской Академии наук*. Спб., 1913. Т. 32, № 1. 299 с. [Zernov S. A. K voprosu ob izuchenii zhizni Chernogo morya. In: *Zapiski Imperatorskoi Akademii nauk*, SPb., 1913, vol. 32, no. 1, 299 p.]
8. Ильина Л. Б. *История гастропод Черного моря*. Москва : Наука, 1966. 228 с. [Il'ina L. B. *Istoriya gastropod Chernogo morya*. Moscow: Nauka, 1966, 228 p.]
9. Межжерин С. В., Тарасова Ю. В., Жалай Е. И. Моллюски рода *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) Украины: морфологический и аллозимный анализ // *Вестник зоологии*. 2011. Т. 45, № 6. С. 531–540. [Mezhzherin S. V., Tarasova J. V., Zhalay E. I. Mollusks of the Genus *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) of Ukraine: the Morphological Analysis and Analysis of Allosymes. *Vestnik zoologii*, 2011, vol. 45, no. 6, pp. 531–540 (in Russ.)]
10. Моисеев А. С. Гидрогеологический очерк г. Севастополя и его окрестностей // *Труды Всесоюзного Геолого-разведочного Объединения Н.К.Т.П. СССР*. Москва ; Ленинград, 1932. Вып. 137. 56 с. [Moiseev A. S. Hidrogeologicheskii ocherk g. Sevastopolya i ego okrestnostei. *Trudy Vsesoyuznogo Geologo-razvedochnogo Ob'edineniya N.K.T.P. SSSR*. Moscow ; Leningrad, 1932, iss. 137, 56 p.]
11. Оскольская О. И., Бондаренко Л. В. К вопросу о распределении *Theodoxus fluviatilis* в реке Черной (Западный Крым) // *Эколого-функциональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища* : зб. наук. праць. Житомир : Волинь. 2004. С. 126–129. [Oskol'skaya O. I., Bondarenko L. V. K voprosu o raspredelenii *Theodoxus fluviatilis* v reke Chernoi (Zapadniy Krym) In: *Ekologo-funktsional'ni ta faunistichni aspekti doslidzheniya molyuskiv, ikh rol' u bioindikatsii stanu navkolishn'ogo seredovishcha*: zbirnik naukovikh prats'. Zhitomir: Volin', 2004, pp. 126–129.]
12. Чухчин В. Д. *Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1984. 176 с. [Chukhchin V. D. *Ekologiya bryukhonogikh mollyuskov Chernogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 1984, 176 p.]
13. Bondarev I. P. Freshwater and brackish “oasis” fauna in the Black Sea deep. *Biodiversity Journal*, 2012, vol. 3, no. 3, pp. 237–242.
14. Bondarev I. P. Holocene molluscan complexes of Sevastopol Bay. In: GCP 610 : *Third Plenary Conference and Field Trip “From the Caspian to Mediterranean: Environmental Change and Human Response during the Quaternary”* (22–30 September 2015, Astrakhan, Russia): Proceedings. Moscow, 2015, pp. 40–43.
15. Bunje P. M. E. Pan-European phylogeography of the aquatic snail *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda: Neritidae). *Molecular Ecology*, 2005, vol. 14, iss. 14, pp. 4323–4340.
16. Symanowski F., Hildebrandt J. P. Differences in osmotolerance in freshwater and brackish water populations of *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda:

- Neritidae) are associated with differential protein expression. *Journal Comparative Physiology B*, 2009, vol. 180, iss. 3, pp. 337–346.
17. Zettler M. L., Frankowski J., Bochart R., Rohner M.

Morphological and ecological features of *Theodoxus fluviatilis* (LINNAEUS, 1758) from Baltic brackish water and German freshwater populations. *Journal Conchology*, 2004, vol. 38, no. 3, pp. 305–316.

***Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda, Neritidae) as environmental marker**

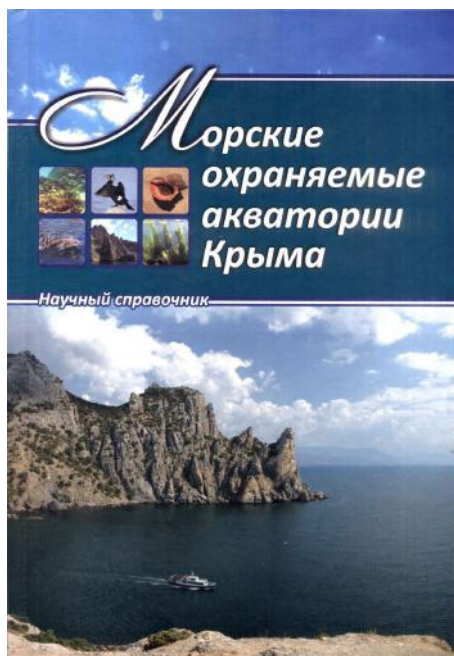
I. P. Bondarev

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

E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

The phenomenon of *Theodoxus fluviatilis* presence in freshwater and marine habitats for a possible use of the species as a bioindicator is considered. The information about finding of *T. fluviatilis* in the basins of the Black, Baltic and North Seas is analyzed, and the possibility of the use of laboratory experiments, connected with the adaptive ability of the species to different salinity, is critically examined. Materials of the drilling in Sevastopol Bay are examined, and the results are compared with the published data on chorology and ecology of the species. The presence of *T. fluviatilis* in Holocene marine sediments of the Bay and in the contemporary brackish-water environment is explained by the mollusk localization near the sources of the submarine groundwater discharge. The following conclusion is drawn: *T. fluviatilis* can be used as an indicator species in freshwater or in low brackish (up to 5 ‰) water environment.

Keywords: „oasis“, ecology, salinity, stratigraphy, *Theodoxus*



Мильчакова Н. А., Александров В. В., Бондарева Л. В., Панкеева Т. В., Чернышова Е. Б. Охраняемые морские акватории Крыма. Научный справочник / ред. Н. А. Мильчакова. – Севастополь ; Симферополь : Н. Орианда, 2015. – 300 с. : ил., 200 цв. ил.

Научный справочник является первым иллюстрированным пособием по морским охраняемым акваториям Крыма. В нем представлены сведения о 32 приморских особо охраняемых природных территориях (ООПТ), их статусе и категории, дана общая характеристика объектов, описаны морская и наземная флора и фауна, прибрежные сообщества, данные об ихтиофауне и орнитокомплексах, охраняемых видах и биотопах. Для всех ООПТ приведены природные и антропогенные угрозы природным комплексам, охарактеризовано природопользование в границах объектов, на прилегающих территориях и акваториях, рассмотрены предложения по оптимизации и перспективы развития сети морских охраняемых акваторий.

В справочнике представлены фотографии и карты-схемы объектов, подводные фотографии гидробионтов и биотопов, в том числе охраняемых (Красная книга РФ, проект Красной книги Крыма, Красная книга Черного моря, Natura 2000), включена информация о национальной и международной законодательной базе, приведен обширный терминологический словарь.

Книга предназначена для экологов, гидробиологов, специалистов в области охраны природы и рационального природопользования, будет полезна учителям и студентам, аспирантам, туристам и всем, кто интересуется вопросами охраны природы Крыма, Черного и Азовского морей.

Издание приурочено к 145-летию Института морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, г. Севастополь (ранее Севастопольская биологическая станция и Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского).

УДК 582.282.284.288(262.5)

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МИКОБИОТЫ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД КРЫМА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2016 г. **Н. И. Копытина**¹, канд. биол. наук., с. н. с.,
И. А. Дудка², докт. биол. наук, член-корр. НАН Украины, зав. отд.

¹Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия
E-mail: kopytina_n@mail.ru

²Институт ботаники им. М. Г. Холодного НАН Украины, г. Киев, Украина

Поступила в редакцию 05.04.2016 г. Принята к публикации 07.06.2016 г.

Новые сведения о распространении грибов, смена родовых названий и изменение систематического положения некоторых видов обуславливают необходимость ревизии микобиоты прибрежных вод Крыма. Цель работы — на основе литературных и собственных данных провести ревизию синонимии названий грибов, выявить видовое богатство, дать количественную оценку и выполнить сравнительный анализ таксономического разнообразия микобиоты различных районов и биотопов черноморского сектора прибрежных вод Крыма и западной халистазы. Исследованы биотопы: вода, донные отложения, водоросли, покровы беспозвоночных животных, кожа дельфинов, *Zostera marina* и древесина. Список видов микроскопических грибов включал 275 видов из 105 родов, 40 семейств, 26 порядков, 15 классов, 5 отделов. Число видов по районам изменялось от 19 (6.9 % от видового состава) в западной халистазе до 147 (53.4 %) в бухте Казачья, по биотопам — от 17 (6.2 %) на коже дельфинов до 157 (57.1 %) в донных отложениях. Оценка видового разнообразия грибов выполнена с использованием индексов таксономической отличительности TaxDI ($\Delta+$ и $\Lambda+$). Минимальная таксономическая сложность разнообразия ($\Delta+$ = 66.4) определена в районе западной халистазы, максимальная в б. Севастопольская ($\Delta+$ = 80.2). На древесине выявлено минимальное значение индекса ($\Delta+$ = 70.0), на беспозвоночных — максимальное ($\Delta+$ = 86.2). Наименьшей таксономической сложностью характеризовались комплексы, в которых основа видового состава (81.8–89.5 % по районам и 76.5–87.1 % по биотопам) была представлена поливидовыми ветвями микобиоты из «ведущих» семейств и родов. Число исследованных биотопов определило отличительные особенности иерархического разнообразия микобиоты. На структуру комплексов грибов влияли облигатно морские виды, выделенные с беспозвоночных животных и фрагментов древесины. Максимальное сходство микокомплексов на всех таксономических уровнях отмечено в бухтах Казачья и Камышовая, минимальное — для микокомплексов западной халистазы и б. Севастопольская, наибольшее сходство структуры зафиксировано в биотопах воды и донных отложений, наименьшее — в биотопах воды и древесины.

Ключевые слова: микобиота, микромицеты, микокомплексы, структура комплексов грибов, систематические спектры, «ведущие» семейства и роды, индексы таксономической отличительности, моно-, олиго-, поливидовые ветви, Крым, Чёрное море

Морские микромицеты — это обширная экологическая группа организмов, постоянно присутствующих в биоценозах, поэтому изучение их видового состава, пространственного распространения и взаимоотношения с другими организмами представляет несомненный научный интерес. По происхождению водные грибы можно разделить на две подгруппы: первичноводные (появились в водной среде и остались в ней — облигатно водные грибы) и вторичноводные (в ходе эволюции мигрировали на сушу, а

затем вновь вернулись в водную среду). Эвритопные грибы заносятся в морские акватории вместе с растительными и животными субстратами, терригенными стоками и воздушными потоками. Грибы-мигранты, представленные видами родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Cladosporium*, *Alternaria*, *Trichoderma*, *Chaetomium* и др., характеризуются высокой частотой встречаемости в морских водоёмах [2, 4, 9, 15, 18, 19, 21, 22], поэтому неоправданно игнорировать эти микроорганизмы, так как во многих случаях

именно они составляют фоновую микобиоту (все грибы, присутствующие в конкретной географической области) в морях и океанах.

В пространстве микромицеты формируют микокомплексы с разной степенью устойчивости, занимающие одно функционально дискретное местообитание. Доказательства их функциональных отношений пока отсутствуют.

Первые сведения о микроскопических грибах прибрежных вод п-ова Крым появились в 1903 г. К. Н. Декенбах (1866–1931), заведующий Южно-Крымской станцией защиты растений (ЮжКрымСТАЗР), описал на черноморской микроскопической водоросли *Calothrix* sp. хитридиомицет *Coenomyces consuens* K. N. Deckenb. (1901) (= *Deckenbachia consuens* (K. N. Deckenb.) Jacz. 1931) (по [10]). В дальнейшем морские грибы изучали в окружающей среде, на гидробионтах (водорослях, морской траве, беспозвоночных животных и дельфинах), а также в местах содержания дельфинов [1, 2, 6–11, 13, 16–19, 22, 23].

В монографии Н. Я. Артемчук «Микофлора морей СССР» [2] изложены результаты исследования микобиоты двух бухт Крымского п-ва (Казачья и Камышовая) и нескольких станций вдоль побережья между Севастополем и Балаклавой. До 2006 г. это была единственная монография по морской микологии в СНГ. Работа Н. Я. Артемчук стимулировала интерес к исследованию морских грибов северных, дальневосточных и южных морей СНГ. Появились многочисленные публикации, посвященные морской микобиоте [4, 5, 15, 23]. На основании собственных данных и публикаций других авторов был составлен таксономический список микромицетов всего Чёрного моря [1–4, 6–9, 11, 13, 16–19, 21, 22]. В отличие от грибов прочих районов моря грибы прибрежных вод Крыма наиболее изучены, однако эти разрозненные данные размещены в различных публикациях, а самые последние результаты, полученные авторами в 2011–2014 гг., пока не опубликованы. Новые сведения о распространении микромицетов, изменения в систематическом положении видов, а также смена родовых названий в соответствии с современными молекулярно-генетическими исследованиями требуют критической ревизии микобиоты различных участков побережья Крыма.

Цель работы — на основе литературных и собственных данных провести ревизию синонимии названий грибов, выявить видовое богатство, дать количественную оценку и выполнить сравнительный анализ таксономического разнообразия микобиоты различных районов и биотопов черноморского сектора прибрежных вод Крыма и западной халистазы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Собственный материал составил 418 проб, собранных в рейсах №№ 70 и 72 на НИС «Профессор Водяницкий» в 2011 и 2013 гг. (рис. 1) и в бухтах г. Севастополя. Исследо-

вания воды и донных отложений проводили вдоль южного берега Крыма (ЮБК), западного побережья, в Каркинитском заливе и в районе западной халистазы. Район западной халистазы был выбран для сравнения с прибрежными местообитаниями. В этом районе находятся максимальные глубины Чёрного моря (более 2000 м), пробы воды были отобраны с горизонтов воды: 0, 40, 50, 60, 100, 130, 150, 200, 300, 500, 1000 м. На горизонтах 130–1000 м в воде было обнаружено присутствие сероводорода. В бухтах Казачья, Камышовая и Севастопольская (г. Севастополь) собраны фрагменты древесины и моллюски. Мазки с кожи дельфинов афалин (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821) были отобраны в прибрежных волтерах бухты Казачья (НИЦ «Государственный океанариум Украины») (табл. 1).

Проанализированы более 40 публикаций о микроскопических морских грибах Крыма [1, 2, 6–9, 11, 13, 16–19, 22] и др. По литературным данным составлены списки микромицетов в воде и донных отложениях б. Камышовая и на гидробионтах: морской траве (*Zostera marina* L., 1753), макроводорослях, покровах беспозвоночных животных (*Penilia avirostris* Dana, 1852, *Balanus improvisus* Darwin, 1854; *Ostrea edulis* Linné, 1758; частично на *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и *Crassostrea gigas* Thunberg, 1793), а также внесены дополнения в список видов, выделенных из воды и донных отложений в б. Казачья [2, 6, 11, 13, 16, 18].

Из образцов воды, донных отложений и мазков с кожи дельфинов грибы выделяли методом посева на микробиологические среды. На фрагментах древесины и створках моллюсков микромицеты выращивали методом «приманок» [12].

Оценка таксономической сложности разнообразия микокомплексов на основе списка видов проведена с применением индекса средней таксономической отличительности (TaxDI, $\Delta+$) и её вариабельности (VarTD, $\Lambda+$), которые позволяют выявить аспекты разнообразия на основе иерархического древа таксонов, статистически достоверно оценить районные различия таксономической структуры и охарактеризовать отклонения значений индексов от среднеожидаемого уровня и не зависят от числа проб и количества видов. Значения $\Delta+$ и $\Lambda+$ можно представить графически в виде 95 % доверительной воронки, сходящейся в направлении увеличения числа обнаруженных видов (ось ОХ). Индексы вычислены с применением пакета статистических прикладных программ PRIMER® 5.2.8. [25]. Анализ строился на основе использования совместимых по списку видов матриц типа Sample data (таксоны $\times$ пробы, отражающие факт присутствия/отсутствия вида в районе или биотопе) и Aggregation data (систематическое положение таксонов по возрастающим систематическим категориям: вид, род, семейство, порядок, класс, отдел) [24, 25].

Сходство таксономического состава микокомплексов черноморского сектора оценено по коэффициенту Брея — Кёртиса [24].

Таблица 1. Объем материала авторов

Table 1. Volume of the authors' material

Район	Биотопы						Всего
	Водная толща	Донные отложения	Фрагменты древесины (шт.)	Кожа дельфинов	<i>Crassostrea gigas</i> (экз.)	<i>Mytilus galloprovincialis</i> (экз.)	
БК	8	8	120	18	20	—	174
БКАМ	—	—	22	—	—	—	22
БС	—	—	27	—	—	20	47
ЮБК	33	25	12	—	—	14	84
ЗК	17	12	—	—	—	—	29
КАРЗ	19	14	—	—	—	8 (<i>Flexopecten ponticus</i>)	41
ЗХ	19	1	—	—	—	—	20
Всего	96	60	181	18	20	43	418

Примечание: БК — б. Казачья; БКАМ — б. Камышовая; БС — б. Севастопольская; ЮБК — южный берег Крыма; ЗК — западный Крым; КАРЗ — Каркинитский залив; ЗХ — западная халистаза

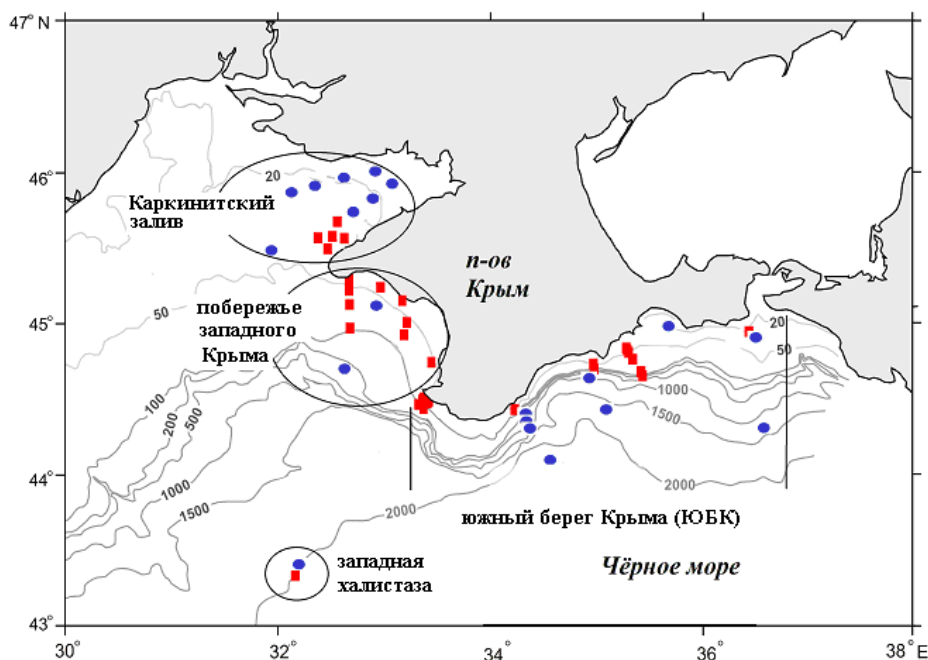


Рис. 1. Карта-схема отбора проб. ● — в рейсе № 70; ■ — в рейсе № 72 НИС «Профессор Водяницкий»

Fig. 1. Map of sampling stations. ● — 70th cruise; ■ — 72th cruise of R/V „Prof. Vodyanitskiy“

Ревизия синонимии названий микромицетов выполнена в соответствии с электронной международной номенклатурной базой [Index Fungorum](#).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Современный список микобиоты Чёрного моря составляет приблизительно 500 видов. В прибрежных водах Крымского полуострова выявлено 275 видов микромицетов из 105 родов, 40 семейств, 26 порядков, 15 классов, 5 отделов (табл. 2).

Максимальное число таксонов всех рангов и значений пропорций микобиоты вычислено для отдела Ascomycota. Выявлены 8 «ведущих» семейств, которые составляют 61.8 % от всего видового списка микобиоты (7 семейств из отдела Ascomycota и одно из отдела Zygomycota). В отделе Ascomycota по числу видов лидирует семейство Trichosporaceae (56), замыкает список Chaetomiaceae (10). Максимальное число родов отмечено в семействе Pleosporaceae (11), минимальное — в Chaetomiaceae (2). Наиболее насыщенные поливидовые ветви в структуре микобиоты образуют роды *Aspergillus* — 29 видов, *Penicillium* — 24, *Candida* — 14 и *Acremonium* — 13.

Выявлены показатели видового богатства и таксономического разнообразия (пропорции) и проведена оценка таксономической сложности разнообразия (TCP) микобиоты разных районов черноморского сектора прибрежных вод Крыма (табл. 3). По районам число видов изменялось от 19 (западная халистаза) до 147 (б. Казачья). Во всех районах обнаружены *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. 1912, *Penicillium commune* Thom 1910, в шести — *Penicillium aurantiogriseum* Dierckx 1901, в пяти — *Neurospora sitophila* Shear & B. O. Dodge 1927 и *Penicillium citrinum* Thom 1910. Следует отметить, что 132 вида микромицетов (48.0 % видового состава) обнаружены только в одном из районов.

С помощью индекса $\Delta+$ дана количественная оценка видовой структуры микокомплексов районов по сравнению со среднеожидаемым уровнем (74.6 ± 2.0), соответ-

ствующим структуре микобиоты всего полуострова. Величины $\Delta+$, рассчитанные для микокомплексов бухт Казачья, Камышовая, Севастопольская и ЮБК, близки к среднеожидаемому значению и на графике находятся внутри или у нижней границы 95 % вероятностной воронки (рис. 2А). В данных районах таксономическое древо микромицетов замыкается на 3–4 отделах, и вертикальная выровненность филогенетической структуры микокомплексов сходна с выровненностью микобиоты по высшим таксонам прибрежных вод полуострова в целом. В видовом составе микокомплексов преобладали представители поливидовых родов из 6–8 «ведущих» семейств, которые объединяли 55.2–67.4 % видов (ЮБК и б. Казачья) (табл. 4). По числу видов доминировали роды *Aspergillus* (6–19 видов) и *Penicillium* (1–17).

Максимальная вариабельность таксономического разнообразия установлена в б. Севастопольская ($\Delta+ = 80.2$), где были выявлены представители 7 «ведущих» семейств, но при этом виды «ведущих» родов отсутствовали или были представлены небольшим числом, за исключением рода *Candida*. В структуре таксономического древа грибов бухты большая часть видов формирует моно- и олиговидовые ветви, о чем свидетельствуют наименьшие значения пропорций микобиоты ($v/c = 2.5$; $v/p = 1.5$). Также выявлены 3 вида с рангом высокой и наивысшей таксономической исключительности (табл. 5). Присутствие/отсутствие нескольких таких видов оказывает существенное влияние на построение иерархического древа микобиоты и изменяет на графике положение точки $\Delta+$ района по отношению к границам вероятностной воронки.

В видовом составе микобиоты западной халистазы, западного побережья и Каркинитского залива отмечены наименьшие показатели числа видов, родов и семейств, а также значений пропорций p/c и v/c , замыкающиеся на представителях 3–6 «ведущих» семейств (74.3–89.5 % видового состава), из чего следует, что большинство видов относилось к поливидовым близкородственным ветвям. Сформировавшаяся структура микокомплексов обусловила низкие средние значения индекса $\Delta+$, которые не во-

Таблица 2. Видовое богатство и таксономическое разнообразие (пропорции) морской микобиоты в прибрежных водах Крыма

Table 2. Indices of the species richness, taxonomic diversity (proportions) and taxonomic complexity of diversity of the Crimean coastal waters mycobiota

Отдел	Число таксонов					Пропорции микобиоты		
	Класс	Порядок	Семейство	Род	Вид	p/c	v/c	v/p
Zygomycota	1	1	5	9	17	1.8	3.4	1.9
Oomycota	3	4	5	5	5	1.0	1.0	1.0
Labyrinthulea	1	2	2	4	6	2.0	3.0	1.5
Ascomycota	6	18	30	84	239	2.8	8.0	2.8
Basidiomycota	3	3	3	3	8	1.0	2.7	2.7

Примечание: p/c — соотношение род/семейство; v/c — соотношение вид/семейство; v/p — соотношение вид/род.

Таблица 3. Показатели видового богатства, таксономического разнообразия (пропорции) и таксономической сложности разнообразия (TCP) микобиоты в прибрежных водах Крыма**Table 3** Indexes of species richness, diversity (proportions) and taxonomic diversity of complexity (TDC) of mycobiota in the coastal water areas of Crimea

Район		БК	БКАМ	БС	ЮБК	ЗХ	ЗК	КАРЗ
Таксономическая структура, число таксонов	Отдел	3	4	4	3	1	2	2
	Класс	9	10	11	7	3	5	6
	Порядок	19	16	18	14	6	10	11
	Семейство	29	25	20	17	6	11	12
	Род	66	52	32	33	10	15	16
	Вид	147	104	49	87	19	35	33
Пропорции микобиоты	р/с	2.3	2.1	1.6	1.9	1.7	1.4	1.3
	в/с	5.1	4.2	2.5	5.1	3.2	3.2	2.8
	в/р	2.2	2.0	1.5	2.6	1.9	2.3	2.1
TCP	TaxDI $\Delta+$	78.4	78.5	80.2	76.3	66.4	69.4	73.3
	VarTD, $\Delta+$	408.2	465.3	454.8	542.4	618.8	636.1	486.3

Примечание: обозначения такие же, как в табл. 1.

шли в границы 95 % доверительной воронки.

Среднее значение индекса $\Delta+$ для микобиоты прибрежных вод Крыма составило 517.5 ± 32.5 . На графике (рис. 2Б) в границы 95 % вероятностной воронки попадают значения индексов микокомплексов бухт Казачья и Севастопольская и Каркинитского залива (407.7–486.3). Таким образом, в перечисленных районах агрегированность низших таксонов по высшим рангам подобна их распределению вдоль иерархического дерева микобиоты прибрежных вод черноморского сектора полуострова. Значения индекса $\Delta+$, вычисленные для комплексов западного побережья, западной халистазы, ЮБК и б. Камышовая, превышают среднееожидаемый уровень, так как в видовом составе этих районов отсутствуют представители 1–5 «ведущих» семейств, что упрощает структуру микокомплексов этих районов.

Сходство таксономической структуры микокомплекс-

сов районов полуострова оценено с помощью коэффициента Брея — Кёртиса для возрастающих уровней иерархического дерева (вид → род → семейство → порядок → класс → отдел). Максимальное сходство микокомплексов для всех таксономических уровней отмечено между бухтами Казачья ↔ Камышовая, где значения коэффициента для разных уровней иерархии соответствовали 53.4; 63.4; 77.8; 85.7; 94.7; 85.7 %. Высокое сходство комплексов грибов в бухтах может быть определено их смежным расположением. Минимальное сходство на всех уровнях выявлено для микокомплексов западной халистазы ↔ б. Севастопольская (5.9; 10.3; 19.4; 27.3; 42.7; 40.0 %).

Значения коэффициентов сходства микокомплексов между другими районами на уровне видов изменялись от 9.5 до 35.3 %, на уровне рода — 17.1–58.3, на уровне семейства — 23.1–66.7, на уровне порядка — 33.3–75.0, на уровне класса — 46.2–80.0, на уровне отдела — 40.0–

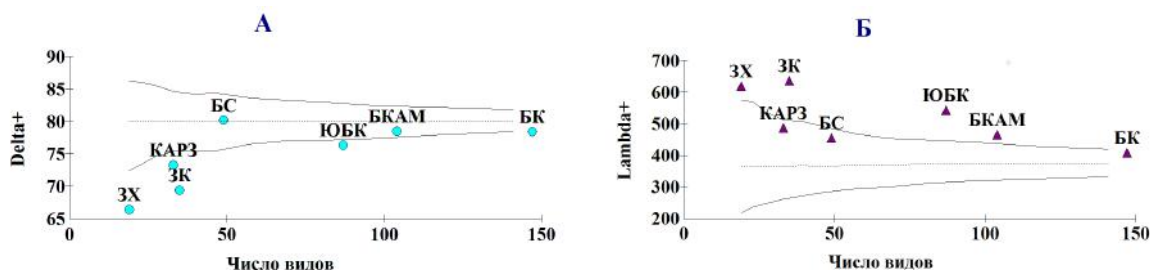


Рис. 2. Таксономическое разнообразие микобиоты в прибрежных водах Крыма. **А** — на основе индекса $\Delta+$; **Б** — на основе индекса $\Lambda+$; пунктир — среднееожидаемые значения индексов. БК — б. Казачья; БКАМ — б. Камышовая; БС — б. Севастопольская; ЮБК — южный берег Крыма; ЗК — западный Крым; КАРЗ — Каркинитский залив; ЗХ — западная халистаза

Fig. 2. Taxonomic diversity of mycobiota in the different areas of the coastal waters of Crimea. **A** — based on $\Delta+$ calculating; **B** — based on $\Lambda+$ calculating; dotted line indicates the mean of TaxDI index values calculated from the master-list. БК — Kazach'ya Bay; БКАМ — Kamyshevaya Bay; БС — Sevastopol Bay; ЮБК — Southern coast of Crimea; ЗК — West Crimea; КАРЗ — Karkinitskii creek; ЗХ — West khalistaza

Таблица 4. Систематические спектры «ведущих» семейств и родов микромицетов в прибрежных водах Крыма**Table 4.** Systematic spectra of the “leading” families and genera of micromycetes in Crimean coastal waters

Систематические спектры, число видов / число родов							
«Ведущие» семейства и роды, число видов / число родов	БК	БКАМ	БС	ЮБК	КАРЗ	ЗК	ЗХ
Отдел Ascomycota							
Trichocomaceae 56/5	36/4	27/3	1/1	27/3	11/2	15/2	9/2
<i>Aspergillus</i> 29	16	9	0	19	6	8	4
<i>Penicillium</i> 24	17	17	1	7	5	6	5
Pleosporaceae 24/11	10/7	6/3	3/3	9/3	6/2	3/1	5/2
<i>Alternaria</i> 10	4	4	1	8	5	4	3
Incertae sedis / поп. Hypocreales 23/7	12/6	8/6	2/2	12/3	3/2	7/2	3/2
<i>Acremonium</i> 13	6	1	0	8	2	6	2
Nectriaceae 17/3	12/6	7/4	1/1	2/2	2/1	0	0
<i>Fusarium</i> 11	7	3	0	1	2	0	0
Incertae sedis / поп. Saccharomycetales 15/2	2/2	0	10/1	5/1	1/1	1/1	0
<i>Candida</i> 14	1	0	10	5	1	1	0
Halosphaeriaceae 13/6	9/7	3/3	11/7	0	0	0	0
<i>Corollospora</i> 3	2	1	2	0	0	0	0
<i>Remispora</i> 3	2	0	2	0	0	0	0
Chaetomiaceae 10/2	7/2	4/1	4/2	2/1	4/2	0	0
<i>Chaetomium</i> 7	5	4	3	2	3	0	0
Отдел Zygomycota							
Mucoraceae 11/4	10/5	7/4	0	0	0	0	0
<i>Mucor</i> 5	4	3	0	0	0	0	0
Доля от всего видового состава, %	67.4	59.6	65.3	55.2	81.8	74.3	89.5

Примечание: обозначения такие же, как в табл. 1.

Таблица 5. Виды микромицетов с высоким и наивысшим рангами таксономической исключительности**Table 5.** Species of micromycetes with high and the highest ranks of taxonomic exclusiveness

Вид	Род	Семейство	Порядок	Класс	Район	Биотоп
Виды с высоким рангом таксономической исключительности						
<i>Botrytis cinerea</i> Pers. 1794	1	1	1	Leotiomycetes	КБ, БКАМ	В, ВОД
<i>Zalerion varia</i> Anastasiou 1963	1	1	1	Lulworthiales	КБ, БС	ДРЕВ
Виды с наивысшим рангом таксономической исключительности						
<i>Botrytis pilulifera</i> Sacc. 1880	1	1	1	Leotiomycetes	КБ	В
<i>Zalerion maritima</i> (Linder) Anastasiou 1963	1	1	1	Lulworthiales	КБ	ДЕЛ, ДРЕВ
<i>Hyphochytrium peniliae</i> N. J. Artemczuk & Zelez. 1969	1	1	1	Hyphochytriomycetes	БС	Б/П
<i>Nia vibrissa</i> R. T. Moore & Meyers 1961	1	1	1	Agaricomycetes	БС	ДРЕВ

Примечание: В — вода; ВОД — водоросли; ДРЕВ — древесина; ДЕЛ — кожа дельфинов; Б/П — беспозвоночные.

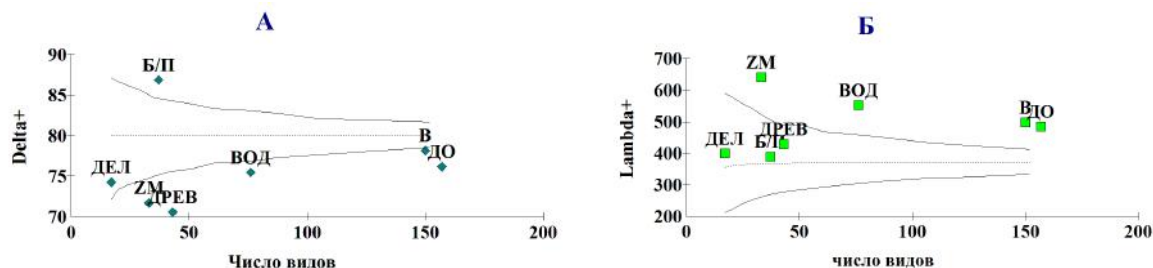


Рис. 3. Таксономическое разнообразие микобиоты в разных биотопах прибрежных вод Крыма: **А** — на основе индекса $\Delta+$; **Б** — на основе индекса $\Lambda+$; пунктир — среднеожидаемые значения индексов. В — «прибрежные воды»; ДО — донные отложения; ВОД — водоросли; ЗМ — *Zostera marina*; Б/П — беспозвоночные животные; ДЕЛ — кожа дельфинов; ДРЕВ — древесина

Fig. 3. Taxonomic diversity of microbiota in different habitats of coastal water of Crimea. **А** — based on $\Delta+$ calculating; **Б** — based on $\Lambda+$ calculating; dotted line is indicating the mean of TaxDI index values calculated from the master-list. В — coastal water; ДО — sediments; ВОД — algae; ЗМ — *Zostera marina*; Б/П — invertebrates; ДЕЛ — dolphins' skin; ДРЕВ — wood

80.0 %. Как правило, при сравнении таксонов более высокого ранга сходство микокомплексов возрастало, что вызвано постепенным упрощением строения таксономических древ, так как исключались более разветвлённые низшие уровни иерархии.

Показатели видового богатства, таксономического разнообразия и таксономической сложности разнообразия микобиоты разных биотопов черноморского сектора прибрежных вод Крыма представлены в табл. 6. По биотопам число видов микромицетов изменялось от 17 (кожа дельфинов, ДЕЛ) до 157 (донные отложения, ДО). Во всех биотопах обнаружен микромицет *A. alternata*, в шести — *Chaetomium spp.*, *P. aurantiogriseum* и *Stachybotrys chartarum* (Ehrenb.) S. Hughes 1958, в пяти — *A. tenuissima* (Kunze) Wiltshire 1933, *Aspergillus flavus* Link 1809, *P. expansum* Link 1809. 148 видов (53.8 % видового состава) микромицетов отмечены только в одном из биотопов.

Среднеожидаемая величина индекса $\Delta+$ соответствовала 75.9 ± 2.0 , наиболее близкие значения коэффициентов зарегистрированы в микокомплексах воды, донных отложений, водорослей и на коже дельфинов. На графике эти значения входят в вероятностную воронку или приближаются к её нижней границе (рис. 3А). Основа видового состава микромицетов рассматриваемых биотопов представлена поливидовыми родами, объединёнными в 5–7 «ведущих» семейств из 2 отделов микобиоты, что составляет 68.0–76.5 % (вода, кожа дельфинов) видового состава (табл. 7).

Максимальная сложность разнообразия ($\Delta+ = 86.2$) отмечена в микокомплексах, выделенных с покровов беспозвоночных. Структура микокомплексов характеризуется минимальным числом видов из «ведущих» семейств (64.8 %), а видовой состав грибов распределён по 5 отделам микобиоты с наименьшими значениями пропорций $v/c = 1.9$ и $v/p = 1.5$, что указывает на присутствие в микобиоте моно- и олиговидовых ветвей. На беспозвоночных также обнаружен вид с рангом наивысшей таксономической исключительности *Hypochytrium peniliae*.

Наименьшие значения $\Delta+$ получены для микоком-

плексов древесины и *Z. marina* (70.0–71.7), ядро видового состава которых (67.4–87.1 %) замыкается на 4–5 «ведущих» семействах отдела Ascomycota.

Среднеожидаемое значение индекса $\Lambda+$ для биотопов прибрежных вод Крыма соответствует 486.2 ± 33.5 (рис. 3Б), и значения индексов, вычисленные для микокомплексов кожи дельфинов, беспозвоночных, древесины, близки к среднему уровню. Индексы микокомплексов остальных биотопов выше среднего (497.1–640.5), что указывает на неравномерную представленность видов в высших рангах некоторых таксономических ветвей микобиоты и упрощение структуры (табл. 7). Так, в воде и донных отложениях, на водорослях и на *Z. marina* не выявлены виды из семейства Halosphaeriaceae, но присутствовало большое число представителей семейства Trichosomaceae.

Максимальное сходство структуры микокомплексов на всех таксономических уровнях отмечено между биотопами воды и донных отложений, значения коэффициента по возрастающим уровням иерархии составляли 56.7; 64.4; 80.7; 81.3; 82.4; 100.0 %. Минимальное сходство микокомплексов до уровня отдела выявлено в биотопах воды и древесины 8.3; 10.4; 20.5; 38.5; 42.9. На уровне отдела наименьшее сходство отмечено в парах микокомплексов вода ↔ кожа дельфинов, донные отложения ↔ кожа дельфинов, беспозвоночные ↔ кожа дельфинов, водоросли ↔ древесина (по 40 %).

Значения коэффициентов сходства микокомплексов между другими биотопами на уровне видов изменялись от 9.0 до 47.8 %, на уровне рода — 11.9–61.9 %, на уровне семейства — 21.1–69.6, на уровне порядка — 40.0–71.4, на уровне класса — 44.4–82.4, на уровне отдела — 40.0–88.9.

ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав организмов — обязательная составляющая часть экологических исследований. К группе показателей таксономического разнообразия относятся «пропорции флоры»: среднее число видов в семействе (v/c), среднее число родов в семействе (p/c) и среднее число ви-

Таблица 6. Показатели видового богатства, таксономического разнообразия и таксономической сложности разнообразия (TCP) морской микобиоты, выделенной из разных биотопов прибрежных вод Крыма

Table 6 Indexes of species richness, diversity and systematic taxonomic diversity of complexity (TCP) of mycobiota isolated from different marine biotopes of the coastal waters of Crimea

Район		В	ДО	ВОД	ZM	Б/П	ДЕЛ	ДРЕВ
Таксономическая структура, число таксонов	Отдел	4	4	3	2	5	1	2
	Класс	11	8	8	5	12	5	4
	Порядок	19	16	11	7	15	9	10
	Семейство	29	27	17	9	19	9	11
	Род	54	61	36	13	25	11	23
	Вид	150	157	76	31	37	17	43
Пропорции микобиоты	р/с	1.9	2.3	2.1	1.4	1.5	1.2	2.1
	в/с	6.3	5.8	5.1	3.4	1.9	2.4	3.9
	в/р	2.8	2.6	2.1	2.4	1.5	1.6	1.9
TCP	TaxDI Δ+	78.1	76.0	75.4	71.7	86.2	74.3	70.0
	VarTD Δ+	497.1	482.6	551.4	640.5	396.0	399.8	436.1

Примечание: В — «прибрежные воды»; ДО — донные отложения; ВОД — водоросли; ZM — *Zostera marina*; Б/П — беспозвоночные животные; ДЕЛ — кожа дельфинов; ДРЕВ — древесина

Таблица 7. Систематические спектры «ведущих» семейств и родов морских микромицетов в биотопах прибрежных вод Крыма

Table 7. Systematic spectrum of «leading» micromycetous families and genera in biotopes of the coastal waters of Crimea

Систематические спектры, число видов / число родов								
«Ведущие» семейства и роды, число видов / число родов	В	ДО	ВОД	ZM	Б/П	ДЕЛ	ДРЕВ	
Отдел Ascomycota								
Trichocomaceae 56/5	43/2	47/4	24/4	13/2	3/2	6/2	0	
<i>Aspergillus</i> 29	22	25	5	4	1	4	0	
<i>Penicillium</i> 24	21	19	17	9	2	2	0	
Pleosporaceae 24/11	10/3	15/7	8/5	3/1	2/1	2/2	11/5	
<i>Alternaria</i> 10	8	7	3	3	2	1	5	
Nectriaceae 17/3	7/6	10/4	8/2	2/1	0	0	0	
p. <i>Fusarium</i> 11	2	6	6	2	0	0	0	
Halosphaeriaceae 14/7	0	0	0	0	3/3	1/1	13/7	
<i>Corollospora</i> 3	0	0	0	0	1	0	3	
<i>Remispora</i> 3	0	0	0	0	1	0	3	
Chaetomiaceae 10/2	5/2	4/1	3/1	2/1	5/1	0	4/2	
<i>Chaetomium</i> 7	4	4	3	2	5	0	2	
Incertae sedis / поп. Hypocreales 23/7	18/5	18/5	9/6	7/4	3/2	2/1	1/1	
<i>Acremonium</i> 13	10	10	3	2	1	2	0	
Incertae sedis / поп. Saccharomycetales 15/2	13/1	3/2	0	0	6/1	2/1	0	
<i>Candida</i> 14	13	2	0	0	6	2	0	
Отдел Zygomycota								
Mucoraceae 11/4	6/3	9/4	5/3	0	2/2	0	0	
<i>Mucor</i> 5	3	4	3	0	1	0	0	
Доля от всего видового состава, %	68.0	67.5	75.0	87.1	64.8	76.5	67.4	

Примечание: обозначения такие же, как в табл. 1.

дов в роде (в/р). Важнейшими таксономическими спектрами, отражающими признаки биот, по которым возможно их сравнение, являются состав и последовательность расположения 1) семейств по числу видов; 2) семейств по числу родов; 3) родов по числу видов. В сравнительных целях обычно используется не весь спектр, а лишь его головная часть, состоящая из 10–15 наиболее крупных («ведущих») семейств или родов [20]. Такая трактовка таксономического разнообразия, которая наиболее часто используется в ботанических работах, нашла отражение и в нашей работе.

Мы также выполнили многомерный статистический анализ возможного отклонения таксономического разнообразия микобиот от ожидаемого уровня, в отношении общего списка видов морских грибов, с использованием индексов таксономической отличительности ΔvTD ($\Delta+$) и VarTD ($\Lambda+$) [14, 24, 25]. Анализ структуры проведён по списку видов от уровня рода до уровня отдела. Индекс $\Delta+$ характеризует вертикальную таксономическую «выровненность» таксоцены, т. е. пропорциональность в соотношении числа таксонов на предыдущем и последующем уровнях вдоль условного иерархического дерева. Индекс $\Lambda+$ отражает горизонтальную асимметричность таксономического дерева по отношению к среднеожидаемому уровню, т. е. разную представленность низших таксонов в пределах отдельных ветвей дерева, замыкающихся на различных иерархических уровнях [14, 24, 25].

В результате анализа выяснено, что основная часть таксономического дерева микобиоты представлена поливидовыми ветвями. Доля моновидовых (родов) ветвей с рангом высокой и наивысшей исключительности, при исчезновении которых теряется целая филогенетическая ветвь, невысока и составляет 3.4 % от общего числа.

По результатам анализа таксономической структуры микобиоты районов прибрежных вод Крыма и западной халистазы выявлено, что состав микокомплексов исследуемых районов делится на 2 группы. Значения индекса таксономического разнообразия $\Delta+$ микокомплексов первой группы (бухты Казачья, Камышовая, Севастопольская и южный берег Крыма) находятся вблизи среднеожидаемого уровня для всего Чёрного моря в пределах 95 % доверительного интервала. Это позволяет охарактеризовать таксономическую структуру микокомплексов первой группы как иерархически выровненную и близкую по архитектонике к структуре микобиоты Чёрного моря. Значения индекса $\Lambda+$ микокомплексов первой группы находятся выше среднеожидаемого уровня, что характеризует высокую степень вариабельности таксономической структуры. Во второй группе микокомплексов (западное побережье, Каркинитский залив, западная халистаза) значения индексов отличаются от среднеожидаемых (значения $\Delta+$ — ниже, а $\Lambda+$ — выше), и микокомплексы характеризуются упрощённой структурой разнообразия, по сравнению с первой группой. Самая элементарная структура микокомплексов выявлена в районе западной халистазы, в ко-

торой видовой состав микромицетов был ограничен представителями трёх «ведущих» семейств. Подобная закономерность характерна для всех изучаемых горизонтов воды (до 1000 м). Meyers et al. [22], проводившие исследование глубоководных районов Чёрного моря в 1963 г., указывали аналогичный видовой состав микобиоты. По-видимому, данная структура микокомплексов характерна для глубоководных районов моря.

Анализ таксономической структуры микобиоты биотопов также показал разделение структуры микокомплексов по группам. По значениям $\Delta+$ в воронку 95 % вероятности входят или близки по значению индекса микокомплексы воды, донных отложений, кожи дельфинов и талломов водорослей. Наиболее представлены таксоны высших рангов в микокомплексах на поверхности беспозвоночных животных, что проявляется в максимальном значении индекса.

Наибольшая горизонтальная асимметричность таксономического дерева по отношению к среднеожидаемому уровню выявлена в микокомплексах на коже дельфинов, беспозвоночных и древесине, значения индекса $\Lambda+$ были наиболее близки к среднеожидаемому.

Известно, что анализ отклонений значений индексов ($\Delta+$ и $\Lambda+$) от среднего уровня может быть использован для сравнительной оценки долговременных воздействий среды на особенности иерархического разнообразия таксоцены [14, 24]. В нашем случае особенности иерархического разнообразия обусловлены числом исследованных биотопов (субстратов), что подтверждают результаты, полученные в прибрежных районах. Только на беспозвоночных животных в б. Камышовая (1 вид) и б. Севастопольская (3) были обнаружены представители отдела Oomycota. Так, микромицет *Hyphochytrium peniliae* выявлен на рачке *Penilia avirostris*, вид *Leptolegnia pontica* N. J. Artemczuk 1968 — на яйцах рачка *Balanus improvisus*, *Ostracoblabe implexa* Bornet & Flahault 1891 — на устрицах *Ostrea edulis* и *Crassostrea gigas* [2]. Виды грибов, выделенные с беспозвоночных животных и древесины, в большей степени влияли на структуру микокомплексов районов. Это, как правило, облигатно морские организмы, обладающие достаточно высокой субстратной специфичностью. Например, представители семейства Halosphaeriaceae выделены на створках гигантских устриц (*C. gigas*), дельфинах и фрагментах древесины лишь в бухтах г. Севастополя [7, 8, 19]. В связи с этим районы западного побережья, западной халистазы и Каркинитский залив следует считать недостаточно исследованными, так как там в основном была изучена микобиота воды и донных отложений.

Установлено, что таксономическая структура микокомплекса, выявленная с применением «пропорций флоры» и таксономических спектров, не всегда совпадает с характеристикой комплекса по значениям индексов $\Delta+$ и $\Lambda+$. В «пропорциях флоры» отображены средние значения соотношений таксонов на уровне род — семейство, однако роды часто бывают представлены разным числом

видов, а таксономические спектры, в свою очередь, могут значительно отличаться по районам и субстратам. Эта закономерность известна, так, согласно В. М. Шмидту, который базировался в своих выводах на результатах исследования сосудистых растений, систематическая структура достаточно крупных разновеликих флор, обладая известной консервативностью, в пределах одной и той же флористической области имеет сходный характер. Мелкие флоры, сохраняя характерные для флористической области особенности систематической структуры, в целом отличаются большей изменчивостью флористических спектров [20]. Анализ таксономической сложности разнообразия строится на основе использования совместимых по списку видов матриц, в одной из которых отражается факт присутствия/отсутствия вида, а в другой — систематическое положение таксонов по возрастающим систематическим категориям, что позволяет установить сложность структуры биоты конкретного района.

Микологические исследования морских грибов, паразитирующих на гидробионтах, желательнее проводить совместно с коллегами, изучающими морскую флору и фауну, которые знают состояние организма-хозяина в норме и легко отличают экземпляры, имеющие видимую патологию. В остальных случаях микобиота, выделяемая с поверхности животных и растений, как правило, широко представлена в окружающей среде.

Выводы:

1. Таксономическое богатство микобиоты прибрежных вод Крыма насчитывает 275 видов из 105 родов, 40 семейств, 26 порядков, 15 классов, 5 отделов. В составе микобиоты выявлены 8 «ведущих» семейств, которые составляют 61.8 % списка видов (7 семейств из отдела Ascomycota и одно из отдела Zygomycota). По числу видов лидирует семейство Trichosomaceae (56), замыкает список Chaetomiaceae (10). Максимальное число родов отмечено в семействе Pleosporaceae (11), минимальное — в семействе Chaetomiaceae (2). Наиболее насыщенные поливидовые ветви в структуре микобиоты образуют роды *Aspergillus* — 29 видов, *Penicillium* — 24, *Candida* — 14 и *Acremonium* — 13. Во всех районах присутствовали 2 общих вида (0.8 % от всего состава микобиоты), только в одном из районов отмечены 132 вида (48.0 %). Во всех биотопах обнаружен 1 общий вид (0.4 %), только в одном из биотопов — 148 видов (53.8 %).
2. Видовое богатство по районам изменялось от 19 видов (6.9 %) в западной халистазе до 147 (53.4 %) в б. Казачья, в биотопах — от 17 (6.2 %) на коже дельфинов до 157 (57.1 %) в донных отложениях. Выполнена оценка видового разнообразия комплексов грибов с помощью индексов таксономической отличительности TaxDI ($\Delta+$ и $\Lambda+$). По районам минимальная таксономическая сложность разнообразия ($\Delta+$ = 66.4) выявлена в западной халистазе, максимальная — в б. Севастопольская ($\Delta+$ = 80.2). По биотопам минималь-

ная сложность разнообразия ($\Delta+$ = 70.0) обнаружена на древесине, максимальная ($\Delta+$ = 86.2) — на беспозвоночных. Наименьшей сложностью характеризовались комплексы, основа видового состава которых была представлена поливидовыми ветвями микобиоты из «ведущих» семейств и родов (81.8–89.5 % по районам и 76.5–87.1 по биотопам). Выделены 6 видов (3.4 % видового состава) микромицетов с рангом высокой и наивысшей таксономической исключительности, относящихся к моно- и олиговидовым ветвям, которые были обнаружены в одном или двух районах. Наличие в структуре микокомплексов видов с рангами высокой и наивысшей исключительности повышало сложность разнообразия, внося заметные изменения в таксономическую структуру микокомплексов разных районов у побережья черноморского сектора Крыма.

3. На всех таксономических уровнях максимальное сходство микокомплексов отмечено в бухтах Казачья и Камышовая, минимальное — для западной халистазы и б. Севастопольская. Наибольшее сходство структуры микокомплексов для всех таксономических уровней зафиксировано в парах биотопов вода ↔ донные отложения, наименьшее — вода ↔ древесина. Особенности иерархического разнообразия микобиоты были обусловлены числом исследованных биотопов. Облигатно морские виды грибов, выделенные с беспозвоночных животных и древесины, в большей степени влияли на структуру комплексов районов.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю признательность администрации Института морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН (бывшего Института биологии южных морей НАН Украины) в лице д. б. н. Ю. Н. Токарева и д. б. н. С. Б. Гулина за организацию научно-исследовательских рейсов, всему научному и плавсоставу экспедиционных рейсов №№ 70 и 72 НИС «Профессор Водяницкий»; глубоко благодарны д. б. н. Е. Л. Невровой, к. б. н. А. Н. Петрову за многолетнее сотрудничество, консультативную помощь в освоении статистической программы PRIMER v5 и ценные замечания при подготовке рукописи; благодарят за совместную плодотворную работу д. б. н. Н. Г. Сергееву, к. б. н. Н. А. Андрееву, к. б. н. Л. Л. Смирнову, к. б. н. М. В. Лебедевскую, А. В. Темных. Сердечное спасибо к. б. н. О. И. Беляевой и к. б. н. В. К. Мачкевскому за помощь в отборе проб, а также всем коллегам, оказавшим дружескую поддержку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Андреева Н. А., Копытина Н. И. Альгофлора и микобиота морского перифитона в местах содержания дельфинов афалин (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821) // *Экосистемы*. 2015. Вып. 1. С. 21–29. [Andreeva N. A., Kopytina N. I. Marine periphytonic algae-vegetation and fungi in capture places of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus* Montagu,

- 1821). *Ekosystemy*, 2015, iss. 1(31), pp. 21–29. (in Russ.).]
2. Артемчук Н. Я. *Микофлора морей СССР*. Москва : Наука, 1981. 190 с. [Artemchuk N. Ya. *Mikoflora morei SSSR*. Moscow: Nauka, 1981, 190 p.]
 3. Багрий-Шахматова Л. М. *Высшие морские грибы Чёрного моря*. Москва, 1988. 90 с. Деп. в ВИНТИ № 3928-B88. [Bagrii-Shakhmatova L. M. *Vysshie morskoe griby Chernogo morya*. Moscow, 1988, 90 p. Dep. v VINITI no. 3928-V88.]
 4. Бубнова Е. Н. Грибы прибрежной зоны Чёрного моря в районе Голубой бухты (восточное побережье, окрестности г. Геленджика) // *Микология и фитопатология*. 2014. Т. 48, вып. 1. С. 20–30. [Bubnova E. N. Fungi of the Blue Bay (Black Sea, Eastern coast near the town of Gelendzhik). *Mikologiya i fitopatologiya*, 2014, vol. 48, no. 1, pp. 20–30 (in Russ.)]
 5. Бубнова Е. Н., Грум-Гржиайло О. А., Коновалова О. П., Марфенина О. Е. 50 лет микологических исследований на беломорской станции им. Н. А. Перцова: основные направления, итоги, перспективы // *Вестник московского университета. Серия 16: Биология*. 2014. № 1. С. 29–46. [Bubnova E. N., Grum-Grzhimaylo O. A., Konovlova O. P., Marfenina O. E. Fifty years of mycological studies at the MSU White Sea Biological Station: research areas, principal results and outlooks. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 16: Biologiya*, 2014, no. 1, pp. 29–46. (in Russ.)]
 6. Дорошенко Ю. В. *Микрофлора систем гидробиологической очистки морских вод* : автореф. дис... канд. биол. наук. Севастополь, 2009. 20 с. [Doroshenko Yu. V. *Mikroflora sistem gidrobiologicheskoi ochistki morskikh vod*: avtoref. dis... kand. biol. nauk. Sevastopol', 2009, 20 p.]
 7. Копытина Н. И. Морские микромицеты целлюлозосодержащих субстратов юго-западного побережья Крымского полуострова (Чёрное море) // *Современная микология в России : тезисы докладов третьего съезда микологов России*. Москва, 2012. Т. 3. С. 113–114. [Kopytina N. I. Morskoe mikromitsety tsellyulozosoderzhashchikh substratov yugo-zapadnogo poberezh'ya Krymskogo poluostrova (Chernoe more). In: *Sovremennaya mikologiya v Rossii : tezisy dokladov tret'ego s'ezda mikologov Rossii*. Moscow, 2012, vol. 3, pp. 113–114.]
 8. Копытина Н. И., Лебедевская М. В. Микромицеты — эпифиты гигантской устрицы *Crassostrea gigas*, культивируемой в Чёрном море // *Морской экологический журнал*. 2014. Т. 13, № 2. С. 41–44. [Kopytina N. I., Lebedovskaya M. V. Epibiotic micromycetes in a giant oyster *Crassostrea gigas*, cultivated in the Black Sea. *Morskoi ekologicheskii zhurnal*, 2014, vol. 13, no. 2, pp. 41–44. (in Russ.)]
 9. Крисс А. Е. *Морская микробиология (глубоководная)*. Москва : Изд-во АН СССР, 1959. 455 с. [Kriss A. E. *Morskaya mikrobiologiya (glubokovodnaya)*. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1959, 455 p.]
 10. Кузнецов Е. А. *Грибы водных экосистем* : автореф. дис. ...докт. биол. наук. Москва, 2003. 63 с. [Kuznetsov E. A. *Griby vodnykh ekosistem*: avtoref. dis. ...dokt. biol. nauk. Moscow, 2003, 63 p.]
 11. Лебедевская М. В., Белофастова И. П. Паразиты и заболевания устриц *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) и *Ostrea edulis* (Linne, 1758) в Чёрном море // *Паразитология в XXI веке — проблемы, методы, решения* : материалы IV Всероссийского съезда Паразитологического общества при Российской академии наук (Санкт-Петербург, 20–25 октября 2008). Санкт-Петербург, 2008. Т. 2. С. 122–126. [Lebedovskaya M. V., Belofastova I. P. Parazity i zabolevaniya ustrits *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) i *Ostrea edulis* (Linne, 1758) v Chernom more. In: *Parazitologiya v XXI veke — problemy, metody, resheniya*: materialy IV Vserossiiskogo s'ezda Parazitologicheskogo obshchestva pri Rossiiskoi akademii nauk (Sankt-Peterburg, 20–25 oktyabrya 2008). Sankt-Peterburg, 2008, vol. 2, pp. 122–126.]
 12. *Методы экспериментальной микологии : Справочник*. Киев : Наукова думка, 1982. 550 с. [Metody eksperimental'noi mikologii: Spravochnik. Kiev: Naukova dumka. 1982, 550 p.]
 13. Морозова-Водяницкая Н. В. Эпидемическое заболевание морской травы — zostеры в Чёрном море // *Природа*. 1936. № 1. С. 94–98. [Morozova-Vodyanitskaya N. V. Epidemicheskoe zabolevanie morskoi travy — zostery v Chernom more. *Priroda*, 1936, no. 1, pp. 94–98.]
 14. Неврова Е. Л. Структурные основы региональных отличий таксономического разнообразия донных диатомовых (Bacillariophyta) Чёрного моря // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 1. С. 43–63. [Nevrova E. L. The structural basis of regional differences in taxonomic diversity of benthic diatoms (Bacillariophyta) of the Black Sea. *Morskoi biologicheskii zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 1, pp. 43–63. (in Russ.)]
 15. Пивкин М. В. *Вторичные морские грибы Японского и Охотского морей* : автореф. дис. ...докт. биол. наук. Москва, 2010. 40 с. [Pivkin M. V. *Vtorichnye morskoe griby Yaponskogo i Okhotskogo morei*: avtoref. dis. ...dokt. biol. nauk. Moscow, 2010, 40 p.]
 16. Пиркова А. В. Пораженность черноморских устриц раковинной болезнью: профилактика и селекция на устойчивость к заболеванию // *Рыбное хозяйство Украины*. 2002. № 3, 4. С. 45–47. [Pirkova A. V. Affection of Black Sea oysters with the shell oyster disease: prophylaxis and selecting resistant oysters. *Rybnoe khozyaistvo Ukrainy*, 2002, no. 3, 4, pp. 45–47. (in Russ.)]
 17. Ржепишевский И. К., Артемчук Н. Я. Грибковое поражение двух видов черноморских баянусов // *Биоло-*

- гия моря. 1970. № 18. С. 167–172. [Rzhapishevskii I. K., Artemchuk N. Ya. Gribkovoe porazhenie dvukh vidov chernomorskikh balyanusov. *Biologiya morya*, 1970, no. 18, pp. 167–172.]
18. Смирнова Л. Л. Комплексы гетеротрофных микроорганизмов прибрежного мелководья бухты Казачья (Чёрное море) // *Морской экологический журнал*. 2010. Т. 9, № 2. С. 81–88. [Smirnova L. L. Associations of the heterotrophic microorganisms in the coastal biotopes of Kazachia Bay (Black Sea). *Morskoi ekologicheskii zhurnal*, 2010, vol. 9, no. 2, pp. 81–88. (in Russ.)]
 19. Смирнова Л. Л., Копытина Н. И., Телига А. В. Микробиота кожи афалин (*Tursiops truncatus*), морской воды и донных отложений в прибрежных волтерах (Чёрное море, Севастополь) // *Морские млекопитающие Голарктики* : сборник научных трудов по материалам VII международной конференции (Суздаль 24–28 сентября 2012 г.). Москва, 2012. Т. 2. С. 239–244. [Smirnova L. L., Kopytina N. I., Teliga A. V. Microbiota from the bottlenose dolphins' (*Tursiops truncatus*) skin, seawater, and bottom sediments in the coastal marine enclosure (Black Sea, Sevastopol). In: *Marine mammals of the Holarctic*: Collection of scientific papers after the Seventh International Conference (Suzdal, Russia, Sept. 24–28, 2012). Moscow, 2012, pp. 239–244.]
 20. Шмидт В. М. *Математические методы в ботанике*. Ленинград : Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. 288 с. [Shmidt V. M. *Matematicheskie metody v botanike*. Leningrad: Izd-vo Leningr. Un-ta, 1984, 288 p.]
 21. Aleem A. A., Hulea A. Marine fungi from Romania. *Cercetări marine*, 1974, no. 7, pp. 29–53.
 22. Meyers S. P., Ahearn D. G., Roth F. J., Jr. Mycological investigations of the Black Sea. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, 1967, vol. 17, no. 3, pp. 576–596.
 23. Sergeeva N. G., Kopytina N. I. The First Marine Filamentous Fungi Discovered in the Bottom Sediments of the Oxic/Anoxic Interface and in the Bathyal Zone of the Black Sea. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2014, vol. 14, no. 1–2, pp. 1–9.
 24. Warwick R. M., Clarke K. R. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 1998, vol. 35, iss. 4, pp. 532–543.
 25. Warwick R. M., Clarke K. R. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 2001, vol. 39, pp. 201–231.

The taxonomic diversity of mycobiota in the coastal waters of Crimea (the Black Sea)

N. I. Kopytina¹, I. A. Dudka²

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

E-mail: kopytina_n@mail.ru

²M. G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, Kharkov, Ukraine

E-mail: j_dudka@mail.ru

New information about fungi distribution, change of genera names and change of the systematic attribution of some species determine the necessity of revision of the Crimean coastal waters mycobiota. The purpose of this work is to conduct a revision of fungi names synonymy, to reveal specific richness, to give quantitative evaluation and to perform comparative analysis of the taxonomic diversity of mycobiota of different regions and biotopes in the Black sea sector of the Crimean coastal waters and West khalistaza on the base of literature and our own data. The following biotopes have been studied: water, bottom sediments, algae, integument of invertebrates, dolphins' skin, *Zostera marina* and wood. The taxonomic list of marine mycobiota included 275 species from 105 genera, 40 families, 26 orders, 15 classes, 5 phylum. The number of species in areas has changed from 19 (6.9 % of composition) in West khalistaza to 147 (53.4 %) in Kazach'ya Bay, in biotopes — from 17 (6.2 %) on the skin of dolphins to 157 (57.1 %) in bottom sediments. The valuation of fungal species variety was made with the usage of Taxonomic Distinctness Indices TaxDI ($\Delta+$ and $\Lambda+$). The complexity of the minimum taxonomic diversity ($\Delta+$ = 66.4) was identified in the West khalistaza, the maximum — in the Sevastopol'skaya Bay ($\Delta+$ = 80.2). The minimum value of the index ($\Delta+$ = 70.0) was identified in the fragments of wood, the maximum ($\Delta+$ = 86.2) — on invertebrates. The less taxonomic variety was revealed in the complexes, in which the basis of the composition (81.8–89.5 % in areas and 76.5–87.1 % in biotopes) was presented by polyspecies branches of mycobiota from the “leading” families and genera. The number of examined biotopes has determined the distinctive features of the hierarchic diversity of mycobiota. The obligate aquatic fungi isolated from invertebrates and from fragments of wood has affected the structure of fungal complexes. Maximal similarity of mycocomplexes at all taxonomical levels was registered in Kazach'ya and Kamyshovaya bays, minimal — in mycocomplexes of West khalistaza and Sevastopol'skaya Bay. The greatest similarity of structure was registered in biotopes of water and bottom sediments, the smallest — in biotopes of water and wood.

Keywords: mycobiota, micromycetes, mycocomplexes, structure of the fungal complexes, systematic and floristic spectra, “leading” families and genera, Taxonomic Distinctness Indices, mono-, oligo- and polyspecies branches, Crimea, Black Sea

УДК 595.142.2(262.5)

**ПЕРВАЯ НАХОДКА ПОЛИХЕТЫ *DINOPHILUS GYROCILIATUS*
O. SCHMIDT, 1857 (ANNELIDA: DINOPHILIDAE) У БЕРЕГОВ КРЫМА
(ЧЁРНОЕ МОРЕ)**

© 2016 г. **Е. В. Лисицкая**, канд. биол. наук., с. н. с., **Н. А. Болтачева**, канд. биол. наук., с. н. с.

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

E-mail: e.lisitskaya@gmail.com

Поступила в редакцию 06.05.2016 г. Принята к публикации 07.06.2016 г.

У берегов Крыма впервые обнаружены многощетинковые черви *Dinophilus gyrocilatus* O. Schmidt, 1857 (Annelida, Dinophilidae). Этот вид интерстициальных полихет зарегистрирован в 2015 г. в акватории Севастополя (бухта Круглая) на глубине 3–5 м. Длина тела обнаруженных *D. gyrocilatus* составляла 0.75–1.25 мм. Для данного вида характерны отсутствие пигментации, наличие на каждом сегменте одного поперечного ресничного пояса и ярко выраженный половой диморфизм. В лабораторных условиях исследовано размножение *D. gyrocilatus*. Самки откладывали кладки, содержащие от 3 до 10 яиц, продолжительность развития при температуре воды 18.0–19.5 °C составляла 5 суток. Из кладок выходили личинки двух типов — крупные самки длиной 500–600 мкм, шириной 150–175 мкм, и мелкие, похожие на трохофору, диаметром около 100 мкм, карликовые самцы.

Ключевые слова: Annelida, *Dinophilus gyrocilatus*, интерстициальная фауна, Чёрное море

В фауне многощетинковых червей Чёрного моря известны 2 вида семейства Dinophilidae — *Trilobodrilus heideri* Remane, 1925 и *Dinophilus gyrocilatus* O. Schmidt, 1857 [1, 4]. Единственный экземпляр *T. heideri* найден Т. Мариновым в Варненском заливе, а *D. gyrocilatus* — в аквариуме г. Варна [3]. Других сведений о нахождении Dinophilidae в Чёрном море нет. В 2004 г. в списки видов интерстициальных полихет Чёрного моря был внесен еще один вид — *Dinophilus taeniatus* Harmer, 1889 [5, 7]. Однако конкретные указания о находках данного вида в Чёрном море отсутствуют.

При обработке проб зообентоса из бухт Севастополя нами найдены представители семейства Dinophilidae, не указанные ранее для этого района. Цель данной работы — установление видовой принадлежности обнаруженных полихет.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы зообентоса собраны 22 сентября 2015 г. водозлазным дночерпателем площадью захвата 0.04 м² в бухте Круглая (акватория Севастополя) с глубины 3–5 м. Грунт в месте отбора — слегка заиленный песок с примесью грубообломочного материала. Бухта Круглая, где найдены полихеты, представляет собой мелководную акваторию

с глубинами в центральной части до 5 м, на границе с открытым морем — до 10 м. Преобладающие осадки на дне — заиленные в разной степени пески с небольшим количеством ракушечного материала. Воды бухты хорошо аэрированы в холодный период года, а в тёплый период для бухты характерна вертикальная стратификация вод и слабое вентилирование придонного слоя, что приводит к ярко выраженному дефициту кислорода на поверхности и в глубине донных осадков. В придонном слое вод и в поверхностных слоях грунта наблюдается постоянное недонасыщение кислородом. Отмечена гипоксия, уровень которой колеблется в течение года. В тёплый период года наблюдался выход сероводорода к поверхности [2]. Температура воды во время сбора материала составляла 22 °C. В лаборатории червей помещали в кристаллизаторы с морской водой объёмом 100 мл и небольшим слоем грунта, взятого из места сбора проб (крупнозернистый песок). Воздух подавали микрокомпрессором ProSilent. В качестве корма использовали смеси микроводорослей (*Isochrysis galbana* Parke, *Tetraselmis suecica* Butch., *Phaeodactylum tricornutum* Bohl., *Rhodomonas salina* Wisl.). Для наблюдений за размножением полихет, у которых в теле были видны яйца, отсаживали по одной самке в кристаллизаторы объёмом 20 мл. Температура воды в кри-



Рис. 1. *Dinophilus gyrocilatus*: А — кладка с яйцами: 1 — женские яйца, 2 — мужское яйцо; В — личинки, выходящие из кладки; С — ювенильные особи: 1 — самка, 2 — карликовый самец; D — взрослая самка. Размерная шкала: 100 µm

Fig. 1. *Dinophilus gyrocilatus*: A — the capsule, containing eggs: 1 — the female eggs, 2 — the male egg; B — hatching of juvenile females; C — juveniles: female, 2 — male; D — the adult female. Scale: 100 µm

сталлизаторах составляла 18.0–19.5 °C. Фотографии живых особей выполнены фотокамерой Sony Cyber-shot 16.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Содержащиеся в лабораторных условиях животные активно ползали по дну и стенкам кристаллизатора, периодически всплывая. Тело округлой формы, прозрачное с просвечивающим кишечником коричневато-зелёного цвета, размеры тела составляли 0.75–1.25 мм (рис. 1 D). Простомииум закруглённый, с длинными чувствительными волосками по переднему краю и парой глаз красного цвета. Черви не имеют головных придатков, пароподий и щетинок. На теле видны ресничные пояски, на заднем конце тела — каудальный отросток. У некоторых особей в задней части тела формировались ооциты, количество которых варьировало от 2 до 6.

Отложенные самками кладки были покрыты прозрачной оболочкой и содержали яйца округло-овальной формы двух разных размеров: 100–125 и 40–50 мкм. Кладки, содержащие 2–3 крупных яйца и 1 мелкое, имели диаметр около 250 мкм (рис. 1 A). Встречались также более крупные кладки диаметром около 375 мкм, в которых находилось 5–6 крупных яиц и 2–4 мелких. На 2-е сутки в кладках из крупных яиц начали развиваться личинки. Они медленно вращались, их размеры увеличились до 135 мкм, на простомииуме появилась пара глаз красного цвета. Размеры мелких яиц увеличились незначительно. Личинки, образовавшиеся из них, так же двигались внутри клад-

ки. Развитие в кладках проходило в течение 5 суток. Из кладок выходили личинки двух типов: крупные — длиной 500–600 и шириной 150–175 мкм — и мелкие, похожие на трохофор, диаметром около 100 мкм (рис. 1 B, C). Крупные личинки прозрачные, с просвечивающим коричневым кишечником, с двумя глазами красного цвета. Сегментация слабо выражена (просматривалось 5 сегментов). По краю закруглённого простомииума хорошо видны длинные реснички. Задний конец тела вытянут в конический каудальный отросток. После выхода из кладок эти личинки оседали, ползали по дну и стенкам кристаллизаторов, изредка всплывая. Мелкие личинки после выхода из кладок некоторое время плавали в толще воды.

По литературным данным, у вида *D. gyrocilatus* количество яиц в кладке зависит от возраста самки [6, 8]. Молодые самки откладывают 2–3 крупных женских яйца и 1 мелкое мужское. Более взрослые самки откладывают большее количество яиц (до 10 женских и 3–4 мужских). Развитие в кладке длится в течение 5 дней, что соответствует полученным нами данным. Размножаться черви начинают через неделю после выхода из кладок. Продолжительность их жизни составляет около 1.5 месяца [6, 8]. Карликовый самец представляет собой трохофору с совокупительным органом и семенным мешком, заполненным сперматозоидами. Самцы оплодотворяют ювенильных самок еще находясь в кладке либо сразу после выхода из неё и затем погибают [10, 11].

Ярко выраженный половой диморфизм характерен для

ряда видов рода *Dinophilus*. Описанные к настоящему времени 10 видов [12] данного рода объединяют в две группы, различающиеся по морфологии и жизненной стратегии. Главными критериями этого разделения являются особенности жизненного цикла. При этом одна группа включает в себя виды без полового диморфизма, тогда как другая содержит виды с крайней степенью полового диморфизма. Ко второй группе относится *D. gyrociliatus*, который, по-видимому, является комплексным видом [9]. Следовательно, такие признаки, как отсутствие пигментации, наличие на каждом сегменте одного поперечного ресничного пояса и наличие в жизненном цикле карликового самца, позволили отнести найденных нами архианнелид к виду *D. gyrociliatus*.

D. gyrociliatus считается видом-космополитом и встречается у западных и восточных берегов Атлантического океана, в Средиземном, Адриатическом и Японском морях, найден в аквариумах Берлина, Фрибурга, Филадельфии [1, 5]. *D. gyrociliatus* относится к интерстициальным видам, распространение которых в большей степени связано с наличием подходящих грунтов, а не с границами климатических зон. Эти полихеты предпочитают грунты, представленные крупнозернистыми морскими осадками. Именно такими донными отложениями характеризуются биотопы бухты Круглая, где были найдены *D. gyrociliatus*.

Таким образом, у берегов Крыма впервые обнаружен многощетинковый червь семейства Dinophilidae — *Dinophilus gyrociliatus* O. Schmidt, 1857. Можно предположить, что этот представитель интерстициальных полихет распространён и в других бухтах Севастополя на песчаных грунтах на небольших глубинах.

Благодарности. Авторы выражают большую признательность профессору А. Б. Цетлину за консультации при определении вида, к. б. н. Л. В. Ладыгиной за предоставление кормовых микроводорослей, к. б. н. В. А. Тимофееву за участие в сборе материала, к. б. н. А. А. Надольному за техническую помощь при оформлении фотографий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. 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. Tip kol'chatye chervi — Annelida. In: Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei T. 1: Svobodnozhivushchie bespozvonochnye. Kiev: Naukova dumka, 1968, pp. 251–405.]
2. Заика В. Е., Коновалов С. К., Сергеева Н. Г. Локальные и сезонные явления гипоксии на дне Севастопольских бухт и их влияние на макробентос // Морской экологический журнал. 2011. Т. 10, № 3. С. 15–25. [Zaika V. E., Kononov S. K., Sergeeva N. G. The events of local and seasonal hypoxia at the bottom of the Sevastopol bays and their influence on macrobenthos. Morskoi ekologicheskii zhurnal, 2011. vol. 10, no. 3. pp. 15–25. (in Russ.)]
3. Маринов Т. М. Многощетинистые червеи (Polychaeta). Фауна на България. — София : Изд-во Българ. АН, 1977. 258 с. [Marinov T. M. Mnogochetinsti chervei (Polychaeta). Fauna na Bŭlgariya. — Sofia: Izd. Bŭlg. AN, 1977, 258 p. (in Bŭlg.)]
4. Маринов Т. М. Зообентосът от българския сектор на Чёрно море. — София : Изд-во Българ. АН, 1990. 195 с. [Marinov T. M. Zoobentosut ot bŭlgarskiya sektor na Chernomore. Sofiya: Izd. Bŭlg. AN, 1990, 195 p. (in Bŭlg.)]
5. Мастепанова Э. А. Интерстициальные полихеты морей России // Зоология беспозвоночных. 2004. Т. 1, № 1. С. 59–64. [Mastepanova E. A. Interstitsial'nye polikhety morei Rossii. Zoologiya bespozvonochnykh. 2004, vol. 1, no. 1, pp. 59–64.]
6. Fofanova E. G., Nezlin L. P., Voronezhskaya E. E. Ciliary and Nervous Structures in Juvenile Females of the Annelida *Dinophilus gyrociliatus* (O. Schmidt, 1848) (Annelida: Polychaeta). Russian Journal of Marine Biology, 2014, vol. 40, no. 1, pp. 43–52.
7. Guley K. Ş., Melih E. C. A check-list of polychaete species (Annelida: Polychaeta) from the Black Sea. Black Sea/Mediterranean Environment, 2012, vol. 18, no. 1, pp. 10–48.
8. Reish D. J., De Calibus K., Dewar J., Bube C. Reproductive longevity in two species of polychaetous annelids. Zoosymposia, 2009, vol. 2, pp. 391–395.
9. Shearer C. The Problem of Sex Determination in *Dinophilus gyrociliatus*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1911, vol. 9, iss. 2, pp. 156–160.
10. Shearer C. The Problem of Sex Determination in *Dinophilus gyrociliatus*. Part 1. The Sexual Cycle. Quarterly Journal of Microscopical Science, 1912, vol. 57, pt. 3, pp. 329–369.
11. Westheide W. The concept of reproduction in polychaetes with small body size; adaptations in interstitial species. Fortschritte der Zoologie, 1984., bd. 29, pp. 267–287.
12. World Polychaeta database / Eds. G. Read, K. Fauchald. 2016. Accessed at: www.marinespecies.org/polychaeta-aphia.php?p=taxdetails&id=129260.

The first finding of *Dinophilus gyrociliatus* O. Schmidt, 1857 (Annelida, Polychaeta, Dinophilidae) at the Black Sea coast of Crimea

E. V. Lisitskaya, N. A. Boltachova

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

E-mail: e.lisitskaya@gmail.com

The first finding of the polychaete *Dinophilus gyrociliatus* O. Schmidt, 1857 on the coast of Crimea is reported. The species occurred in 2015 in the waters of Sevastopol (Kruglaya Bay) at the depth of 3–5 m. This species is characterized by the absence of pigmentation, by the presence of one ciliary ring per body segment and by extreme sexual dimorphism. Reproduction of *D. gyrociliatus* were investigated in the laboratory. Females released cocoons containing from 3 to 10 eggs. Eggs development took 5 days at 18.0–19.5 °C. The larvae of two types hatch from the cocoons: large females with a length of 500–600 µm and a width of 150–175 µm and small, rudimentary males resembling trochophore with a diameter of about 100 µm.

Keywords: Annelida, *Dinophilus gyrociliatus*, interstitial fauna, Black Sea

Руководство по изучению морского микрофитобентоса и его применению для контроля качества среды / Е. Л. Неврова, А. А. Снигирёва, А. Н. Петров, Г. В. Ковалёва ; ред. А. В. Гаевская. – Севастополь ; Симферополь : Н. Орианда, 2015. – 176 с. : 19 ил. ; 4 табл. ; 5 прил.

Руководство по изучению морского микрофитобентоса содержит методические рекомендации по отбору, обработке и различным видам анализа бентосных микроводорослей Черного моря. Предложено использовать индикационные возможности микрофитов при оценке воздействия экологических стрессоров на показатели количественного развития, распределения и таксономическую структуру таксоценов. Обсуждено применение различных формализованных методов, в том числе индекса таксономической отличительности (TaxDI), для оценки биоразнообразия и состояния среды с помощью основных компонентов сообществ микрофитобентоса. Приложения содержат перечень публикаций, используемых при идентификации видов, аппроксимацию к геометрическим фигурам и поправочные коэффициенты для диатомовых, формулы расчета объема и площади поверхности одноклеточных водорослей, список видов микрофитобентоса северо-западной части Черного моря (Cyanobacteria, Ochrophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Haptophyta, Bigyra, Euglenozoa, Protozoa Incertae Sedis, Chlorophyta), список видов микрофитобентоса северо-западной части Чёрного моря (Bacillariophyta).

Для специалистов в области мониторинга и охраны окружающей среды, экологов, ботаников, гидробиологов, преподавателей и студентов высших учебных заведений.



УДК 597.593.4:591.16(262.5)

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ЭКОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ АТЛАНТИЧЕСКОЙ АТЕРИНЫ *ATHERINA HEPSETUS* (PISCES: ATHERINIDAE) У ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА

© 2016 г. **Ю. В. Самотой**, в. инж., **Г. В. Зуев**, докт. биол. наук, зав. отд.

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

E-mail: yunovosyolova@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.01.2016 г. Принята к публикации 07.06.2016 г.

Атерины (сем. Atherinidae) — массовые представители прибрежной пелагической ихтиофауны Азово-Черноморского бассейна, в некоторых районах являются объектами промысла. Вместе с тем сведения о биологии и экологии атерин до настоящего времени остаются крайне скудными и фрагментарными. Данная работа посвящена изучению меж- и внутригодовой (сезонной) изменчивости ряда индивидуальных и популяционных репродуктивных показателей атлантической атерины *Atherina hepsetus* из акватории Черного моря, прилегающей к западному побережью Крыма. Отлов производился ставными неводами круглогодично в течение 2010–2014 гг. с периодичностью 2–3 раза в месяц. В общей сложности изучено 2403 экз. На основе результатов исследования впервые введены понятия общего, популяционного и массового (пик нереста) репродуктивных периодов, установлены межгодовые изменения их продолжительности, а также календарные сроки начала и окончания. Изучены интенсивность нереста и его сезонная динамика, сезонная динамика развития половых желёз самцов и самок и определены индивидуальные и среднепопуляционные значения их гонадосоматического индекса. Установлен диапазон изменчивости температуры нереста (8.5–14.5 °C), выделена зона максимально благоприятной нерестовой температуры (9.0–12.0°C).

Ключевые слова: интенсивность нереста, репродуктивный период, температура воды, гонадосоматический индекс, стадия зрелости, атерина, Чёрное море

Atherina hepsetus Linnaeus, 1758 (атлантическая атерина) — один из представителей сем. Atherinidae в Чёрном море [6, 9, 10]. Пелагический, довольно многочисленный вид. Населяет открытые, удалённые от побережья участки моря, однако нерестится в прибрежной зоне на глубинах до 20 м, откладывая икру на подводную растительность отдельными порциями [4, 11]. Вместе с тем сведения о сроках размножения, продолжительности и динамике нереста, а также других структурно-функциональных показателях репродуктивной системы данного вида в Чёрном море до настоящего времени остаются крайне скудными и фрагментарными. Известно [7, 10, 11], что у восточного побережья Крыма (район Карадага) в период 1930–1950-х гг. нерест *A. hepsetus* в разные годы происходил с апреля по июль. В 1998–1999 гг. у юго-западного побережья Крыма (Севастопольский регион) регистрировали активный нерест *A. hepsetus* (стадии зрелости гонад самок VI–IV и VI–V), выловленных в период с 31 марта по 16 июля [8]. И этим фактически исчерпывается информация о репродуктивных характеристиках данного вида в Чёрном море.

Настоящая работа посвящена изучению меж- и внут-

ригодовой (сезонной) изменчивости ряда индивидуальных и популяционных репродуктивных показателей *A. hepsetus*, в частности сроков, продолжительности и интенсивности нереста, степени развития половых желёз самок и самцов, размерной и половой структуры представителей родительского стада, а также температурных условий размножения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отлов *A. hepsetus* производился ставными неводами у западного побережья Крыма в районе Севастополя круглогодично на протяжении 2010–2014 гг., однако он по ряду объективных причин нередко осуществлялся нерегулярно — с временными интервалами, превышающими 10–15 и более суток (рис. 1). С учетом данного обстоятельства в ряде случаев было принято 15-суточное (полумесечное) и месячное усреднение данных. Для биологического анализа использовали материал в свежем и охлажденном виде или после глубокой заморозки. Индивидуальную способность особей к размножению оценивали визуально по степени развития их репродуктивной системы. Для определения стадий зрелости гонад использовали 6-балльную шка-

лу зрелости гонад порционно нерестящегося черноморского шпрота [5]. Величину гонадосоматического индекса (ГСИ) рассчитывали как отношение массы гонады к массе тела рыбы без внутренностей, в процентах. Стандартную длину рыб измеряли с точностью до 0.1 см. Взвешивание гонад и тела рыб проводили на весах Sartorius E 2000 D+ excellence с точностью до 0.001 и 0.01 г. Общее количество исследованных особей — 2403 экз.



Рис. 1. Районы исследований *Atherina hepsetus*. Точками указаны места сбора проб

Fig. 1. Regions of investigation of *Atherina hepsetus*

При изучении температурных условий размножения *A. hepsetus* использовали среднемесячные значения температуры воды поверхностного слоя Чёрного моря в районе м. Херсонес в 2010–2013 гг. (данные Севастопольского отделения ФГБУ «Государственный океанографический институт им. Н. Н. Зубова»), а также сведения о многолетнем распределении температуры воды по месяцам на горизонтах 0 и 20 м в северо-западной части Чёрного моря [1].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В числе репродуктивных показателей изучены: сроки и продолжительность общего (календарного), популяционного и массового репродуктивного нерестового периодов; интенсивность популяционного нереста и его сезонная динамика; степень развития половых желёз самок и самцов; размерная и половая структура родительского стада. Кроме того, была рассмотрена связь между интенсивностью размножения *A. hepsetus* и температурой воды.

В районе исследований, согласно нашим наблюдениям, нерестовые самки *A. hepsetus* (стадии зрелости яичников V, VI–V и VI–IV) в период 2010–2014 гг. в разные годы встречались с середины марта до конца июня. Наиболее ранняя дата их обнаружения — 18.03.2013, наиболее поздняя — 26.06.2013. Из этого можно сделать вывод, что продолжительность общего нерестового периода в данном регионе может достигать трёх с половиной месяцев. Однако крайний срок начала нереста нельзя считать достоверным, поскольку во все годы в первой половине марта наблюдения, к сожалению, отсутствовали. Вместе с тем межгодовая разница в сроках окончания нереста не превышала трёх недель: 26 июня в 2013 г. и 5 июня в 2014 г.

По наблюдениям К. С. Ткачевой [11], в районе Карадагской биологической станции в 1946–1948 гг. самки *A. hepsetus* с текущими половыми продуктами встречались в прибрежной зоне над водорослями с апреля по июль, из чего был сделан вывод, что нерестовый период данного вида довольно растянут и происходит в весенне-летний сезон, занимая в общей сложности около четырёх месяцев. Никаких других подробностей, касающихся, в частности, межгодовой и сезонной изменчивости календарных сроков и продолжительности нереста, его интенсивности, а также других репродуктивных показателей и их связи с температурным режимом моря, нет.

Популяционный нерестовый период условно определяли как промежуток времени, в течение которого более 10 % самок одновременно находились в состоянии размножения (стадии зрелости V, VI–V и VI–IV). Оказалось, что сроки его начала во всех случаях совпадали со сроками общего (календарного) нерестового периода. От 14.3 до 72.7 % общей численности (в среднем 44.6 %) нерестовых самок были обнаружены в мартовских пробах разных лет, что указывает на массовый, «лавинообразный» характер начала популяционного нереста. Наиболее поздней датой обнаружения в значительном количестве нерестовых самок (22.2 %) была последняя декада июня (26.06.2013). Таким образом, продолжительность популяционного нерестового периода в разные годы составляла от трёх до трёх с половиной месяцев — с середины марта до середины (конца) июня. Календарные сроки начала и окончания нереста у самок и самцов достоверно не различались.

При изучении среднемноголетней интенсивности популяционного нереста *A. hepsetus* и его сезонной динамики в качестве её показателя использовали относительную численность нерестовых самок. Кривая распределения относительной численности нерестовых самок имеет резко выраженную островершинную форму, свидетельствующую о наличии существенных внутрисезонных изменений интенсивности популяционного нереста (рис. 2). Максимальная межгодовая амплитуда колебаний достигает 4.5 раза, варьируя от 98.0 % во второй половине апреля до 22.2 во второй половине июня (табл. 1). Выделяется «пик» нереста продолжительностью 1.5 мес., который календарно приходится на апрель и первую половину мая. В этот период в размножении одновременно принимали участие от 78.7 до 98.0 % (в среднем 88.1 %) самок. В общей сложности доля нерестовых самок за этот отрезок времени составила почти 2/3 их общей численности.

Межгодовая изменчивость календарных сроков начала и окончания общего репродуктивного периода, его продолжительности и интенсивности нереста *A. hepsetus* были изучены на материале, полученном в 2013–2014 гг. В 2013 г. нерест продолжался около 3.5 мес. (13.03–26.06). Его характерной особенностью был резко выраженный «пик», который приходился на апрель. В это время в состоянии размножения одновременно находились все сам-

ки, то есть интенсивность нереста составляла 100 %. В результате вклад в репродуктивный потенциал популяции за этот относительно короткий промежуток времени при условии постоянной частоты икрометаний должен был составить 63.6 %. Однако можно предполагать, что в действительности этот вклад мог быть значительно больше, учитывая наличие обратной зависимости между интенсивностью нереста (относительной численностью нерестовых самок) и индивидуальной периодичностью икрометаний, установленной для черноморского шпрота [5].

Таблица 1. Относительная численность нерестовых самок *A. hepsetus* в 2010–2014 гг.

Table 1. Relative number of spawning female *A. hepsetus* in 2010–2014

Дата	Нерестовые самки	
	%	Кол-во экз.
16.02–28.02	—	—
01.03–15.03	—	—
16.03–31.03	44.6	41
01.04–15.04	78.7	63
16.04–30.04	98.0	60
01.05–15.05	87.5	21
16.05–31.05	51.4	73
01.06–15.06	33.5	11
16.06–30.06	22.2	2
01.07–15.07	—	—
16.07–31.07	—	—

В 2014 г. продолжительность репродуктивного периода была несколько короче (26.03–05.06), а «пик» нереста выражен не столь ярко, как в предыдущем году. Интенсивность размножения в период «пика» нереста в среднем не превышала 84.8 %, изменяясь в течение апреля от 70.8 до 96.0 %. Однако его вклад в репродуктивный потенциал популяции по своей величине (65.8 %) сопоставим с таковым, имевшим место в предыдущем году, благодаря более короткой продолжительности нерестового периода в целом. Таким образом, продолжительность периода интенсивного размножения *A. hepsetus* («пика» нереста) в обоих случаях не превышала 1/3 продолжительности общего (и популяционного) нерестового периода.

В числе репродуктивных показателей *A. hepsetus*, отражающих степень готовности отдельных особей и популяции в целом к размножению, изучали гонадосоматический индекс (ГСИ) представителей обоих полов и его внутригодовую динамику (табл. 2). Кривые распределения среднесезонных значений ГСИ самок и самцов полностью идентичны и имеют унимодальную островершинную форму (рис. 2). Размах (амплитуда) колебаний ГСИ самок превышает 20 раз, достигая своих максимальных значений во второй половине апреля (13.2 %) и первой половине мая (12.1 %). По календарным срокам это совпадает с максимальными значениями относительной численности нерестовых самок.

Минимальные значения ГСИ имеют место в сентябре и октябре (0.4–0.5 %). Между величиной ГСИ нерестовых самок и их относительной численностью установлена тесная положительная корреляционная связь ($R^2 = 0.98$).

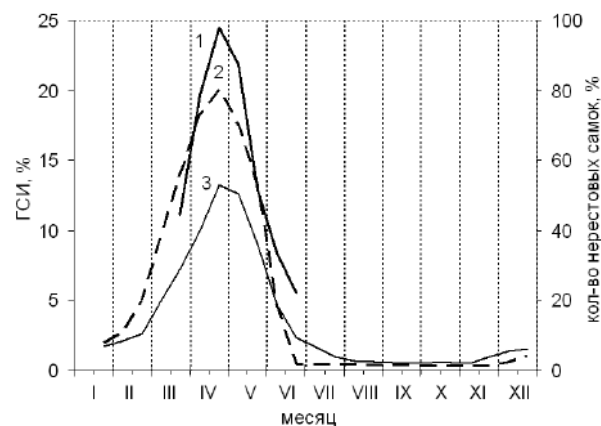


Рис. 2. Среднесезонные значения относительной численности нерестовых самок и гонадосоматического индекса самцов и самок *A. hepsetus*: 1 — относительная численность нерестовых самок, %; 2 — гонадосоматический индекс самцов, %; 3 — гонадосоматический индекс самок, %

Fig. 2. Regions of investigation of *Atherina hepsetus*. Relative number of spawning female and gonadosomatic index of male and female of *A. hepsetus*: 1 — relative number of spawning female, %; 2 — gonadosomatic index of male, %; 3 — gonadosomatic index of female

ГСИ самцов подвержен ещё более резким внутригодовым изменениям по сравнению с ГСИ самок. Амплитуда колебаний его среднесезонных значений достигает 67 раз, то есть более чем в 2.5 раза превышает амплитуду колебаний ГСИ самок. Максимальных значений ГСИ самцов достигает во второй половине апреля (18.3 %) и первой половине мая (20.1 %). В свою очередь, его абсолютные максимальные среднесезонные значения в 1.5 раза превышают максимальные среднесезонные значения самок. Идентичный ход внутригодовой динамики ГСИ самцов и самок указывает на синхронный характер процессов развития их репродуктивной системы и одновременную готовность к размножению.

Максимальные среднесезонные значения ГСИ в апреле (разгар нереста *A. hepsetus*) у самок варьировали от 8.4 % (2012) до 13.7 (2013), то есть амплитуда колебаний составляла 1.6 раза. В свою очередь, соответствующие значения ГСИ самцов изменялись от 16.6 % (2014) до 21.5 (2013), то есть амплитуда их колебаний не превышала 1.3 раза. Наши данные о степени развития половых желёз *A. hepsetus* в разгар нереста (см. табл. 2) вполне сопоставимы с данными А. И. Смирнова [10], согласно которым максимальные среднесезонные значения коэффициента зрелости гонад самок *A. hepsetus* из района Карадага в апреле — мае составляли 10.1 %, самцов — 17.0. Максимальные индивидуальные значения ГСИ самок и самцов были

Таблица 2. Среднегодовое значения гонадосоматического индекса самок и самцов *A. hepsetus* (2010–2014 гг.).**Table. 2** Gonadosomatic index of females and males of *A. hepsetus* in 2010–2014.

Дата	Самки		Самцы		Дата	Самки		Самцы	
	ГСИ, %	Кол-во экз.	ГСИ, %	Кол-во экз.		ГСИ, %	Кол-во экз.	ГСИ, %	Кол-во экз.
01.01–15.01	— 1.7	—	— 1.9	—	01.07–15.07	— 0.9	—	— 0.4	—
16.01–31.01	1.5–1.9*	3	1.4–2.3	2	16.07–31.07	0.3–0.6	38	0.2–0.7	16
01.02–15.02	2.1 1.4–2.8	34	2.7 1.6–5.1	34	01.08–15.08	0.7 0.5–0.9	14	—	—
16.02–28.02	2.6 1.9–3.5	16	5.0 1.0–7.7	14	16.08–31.08	—	—	—	—
01.03–15.03	—	—	—	—	01.09–15.09	0.5 0.3–0.6	48	—	—
16.03–31.03	7.2 2.9–14.5	103	13.9 4.5–21.7	102	16.09–30.09	0.5 0.2–0.6	27	—	—
01.04–15.04	10.0 3.3–29.2	22	18.9 1.8–30.7	86	01.10–15.10	—	—	—	—
16.04–30.04	3.2 2.1–14.2	1	0.1 1.2–28.0	48	16.10–31.10	0.4 0.3–0.9	22	0.3 0.2–0.4	3
01.05–15.05	12.1 5.0–24.4	24	17.5 10.5–23.9	30	01.11–15.11	0.5 0.3–0.9	9	0.3 0.1–0.4	6
16.05–31.05	9.0 3.4–20.6	120	13.1 1.7–21.7	104	16.11–31.11	0.9 0.5–1.1	38	0.3 0.1–1.0	22
01.06–15.06	4.7 1.0–18.2	44	4.5 0.6–12.1	96	01.12–15.12	1.3 1.1–1.5	13	0.6 0.3–1.0	8
16.06–30.06	2.3 0.5–8.3	12	0.9 0.2–3.2	46	16.12–31.12	1.5 0.2–2.2	53	1.0 0.2–1.8	27

* — здесь и далее в знаменателе минимальные и максимальные показатели

близки между собой, для первых они составляли 29.2 % (17.04.2014), для вторых — 30.7 (10.04.2012).

Размерный состав родительского стада, включающий представителей обоих полов, состоял из особей со стандартной длиной 7.5–13.5 см. Среднегодовое кривая их распределения асимметричная, двухвершинная. Модальные размерные классы представлены особями длиной 9.0–10.0 и 11.0–11.5 см, имеющими относительную численность 54.1 и 7.1 % соответственно (рис. 3).

Согласно результатам изучения межгодовой изменчивости размерной структуры взрослого населения, кривые их распределения в период 2010–2014 гг. в разные годы сохраняли двухвершинную форму, несмотря на заметные колебания относительной численности представителей обеих модальных размерных групп и соотношения между ними. В частности, амплитуда межгодовых колебаний относительной численности представителей модальной группы 9.0–10.0 см достигала 2.4 раза (28.7 % в 2013 г. и 68.9 — в 2014 г.), представителей модальной группы 11.0–11.5 см — 9.7 раза (1.6 % в 2014 г. и 15.5 — в 2012 г.) соответственно. По своим размерам взрослые самки и самцы не различались между собой, что свидетельствует об отсутствии полового диморфизма у *A. hepsetus* по данному признаку. Так, крайние минимальные и мак-

симальные размеры самок составляли 7.5 и 13.3 см; модальные размеры — 9.0–10.0 и 11.0–11.5 см; средняя длина — 9.98 см. Соответствующие размерные показатели для самцов — 7.5 и 13.5 см; 9.0–10.0 и 11.0–12.0 см; 9.97 см. Принимая во внимание многолетнее постоянство размерной структуры (бимодальный характер распределения), можно предполагать, что нерестовая популяция атерины представлена двумя возрастными группами (поколениями). Наиболее вероятно, что это годовики и двухгодовики.

Численное соотношение взрослых самцов и самок (третичное соотношение полов) *A. hepsetus* в нерестовые сезоны (март — июнь) 2013 и 2014 гг. сохранялось равновесным (1.00:1 и 1.02:1 соответственно). Вместе с тем на разных этапах нерестового периода оно не оставалось постоянным, а было подвержено заметным изменениям, которые выражались в резком увеличении в конце нерестового периода доли самцов. Так, в 2013 г. с марта-апреля по июнь доля самцов увеличилась с 0.9:1 до 2.0:1, то есть возросла в 2.2 раза; в 2014 г. доля самцов увеличилась за это же время в 1.4 раза (с 0.89:1 до 1.25:1). По окончании нерестового периода доля самцов уменьшалась. Усреднённые за период 2010–2014 гг. значения внутригодовой динамики третичного соотношения полов *A. hepsetus* приведены в табл. 3. Подобное перераспределение третичного соотно-

шения полов в течение нерестового периода является, по нашему мнению, следствием разной продолжительности индивидуального периода размножения самок и самцов. Продолжительность индивидуального периода размножения самок короче, вследствие чего отнерестившиеся самки покидают прибрежную зону раньше самцов.

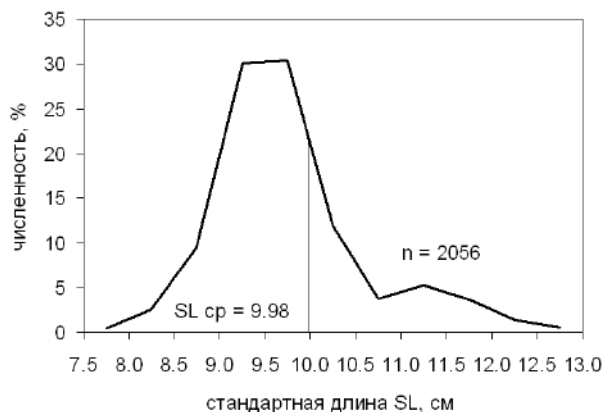


Рис. 3. Размерная структура нерестовой части популяции *A. hepsetus* (самцы и самки)

Fig. 3. Length structure of spawning population of *A. hepsetus* (male and female)

Между величиной третичного соотношения полов и размерами особей установлена обратная зависимость. В размерном ряду 7.5–13.5 см величина соотношения самцов и самок уменьшилась почти в два раза — с 1.75:1 до 0.95:1, что должно свидетельствовать о более высоких темпах смертности самцов по сравнению с аналогичными показателями самок в течение их жизни. Следует отметить, что смещение третичного соотношения полов в онтогенезе *A. hepsetus* в сторону уменьшения доли самцов в результате их более высокой смертности полностью согласуется с концепцией В. А. Геодакяна [3] об эволюционном значении дифференциации полов. В свою очередь, темпы убыли самцов не остаются постоянными в течение их жизни. В размерном ряду 7.5–13.0 см резкое (более чем в полтора раза) увеличение их темпов убыли отмечено при длине 9.0–10.5 см (рис. 4). Именно по достижении этих размеров происходит массовое созревание и размножение *A. hepsetus* (см. рис. 2). Можно предположить, что повышенная смертность этой размерной группы самцов связана с посленерестовой гибелью части из них.

При сопоставлении общей продолжительности, календарных сроков начала и окончания нереста *A. hepsetus* обнаруживается их связь с гидрологической сезонностью Чёрного моря [2]. Репродуктивный период *A. hepsetus* совпадает с характерным для Чёрного моря весенним гидрологическим сезоном года, который в его северо-западной части, включая акваторию, прилегающую к западному побережью Крымского п-ова, продолжается от четырёх до четырёх с половиной месяцев. Его начало приходится на середину марта, окончание — на середину (конец)

июля. Первая половина гидрологической весны, вплоть до июня, характеризуется остаточными явлениями вертикальной зимней циркуляции, то есть гомотермией. Лишь в её второй половине происходит разрушение слоя гомотермии, сопровождающееся образованием поверхностной тёплой воды и слоя перепада температур. При этом толщина поверхностного слоя и его температура быстро увеличиваются. Так, максимальные значения градиентов температуры в прибрежной зоне у мыса Херсонес в 2010–2013 гг. на границе апреля-мая и мая-июня превышали 6.0–7.0 °C/мес. (табл. 4). В то же время температура подповерхностного слоя повышалась довольно плавно. Окончательная дифференциация поверхностных и подповерхностных вод, сопровождающаяся формированием резко выраженного слоя скачка температуры на глубине 10–25 м, происходит в летние месяцы.

Таблица 3. Внутригодовая динамика третичного соотношения полов *A. hepsetus* (2010–2014 гг.)

Table 3. Seasonal dynamics of tertiary sex ratio of *A. hepsetus* (2010–2014)

Месяц	Кол-во экз.		Соотношение ♂♂ и ♀♀
	♂♂	♀♀	
Январь — февраль	50	53	0.94
Март	150	162	0.92
Апрель	347	401	0.87
Май	401	398	1.00
Июнь	230	149	1.54
Июль — август	69	51	1.35
Сентябрь — октябрь	141	138	1.02
Ноябрь — декабрь	103	140	0.74

При изучении температуры воды прибрежного подповерхностного слоя, в котором происходит размножение *A. hepsetus*, использовали среднемесячные значения температуры воды поверхностного слоя Чёрного моря в районе м. Херсонес в 2010–2013 гг., а также сведения о среднем многолетнем (1903–1982) распределении температуры воды по месяцам на горизонтах 0 и 20 м у юго-западного побережья Крыма [1]. При условии сохранения гомотермии в северо-западной части Чёрного моря до апреля [2], температура подповерхностного слоя воды в марте, в соответствии со среднемесячным значением температуры воды на поверхности в районе мыса Херсонес в 2010–2013 гг. (см. табл. 4), была принята равной 8.4 °C. Далее, на основе сведений о многолетнем распределении по месяцам температуры воды на горизонте 20 м [1], были рассчитаны среднемесячные приросты температуры подповерхностного слоя в апреле, мае и июне и в соответствии с ними восстановлены её абсолютные значения. Расчётные значения среднемесячных приростов температуры составили: для апреля — 1.2, для мая — 1.4 и для июня — 1.6 раза, а соответствующие абсолютные значения температуры — 10.1, 11.8 и 13.4 °C (рис. 5).

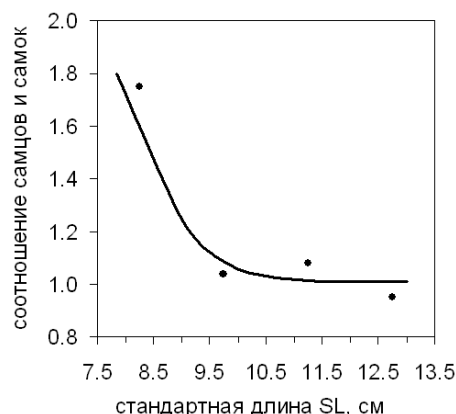


Рис. 4. Изменение третичного соотношения полов в размерном *A. hepsetus*

Fig. 4. Relation between tertiary sex ratio and length of *A. hepsetus*

Таблица 4. Температура воды (°C) поверхностного слоя Чёрного моря в районе мыса Херсонес в 2010–2013 гг. (данные СО ФГБУ «Государственный океанографический институт имени Н. Н. Зубова»)

Table 4. Temperature in the surface water layer in the Black Sea near cape Khersones in 2010–2013

Месяц	Температура воды (°C)
Январь	9.0
Февраль	7.8
Март	8.4
Апрель	10.8
Май	17.0
Июнь	22.2

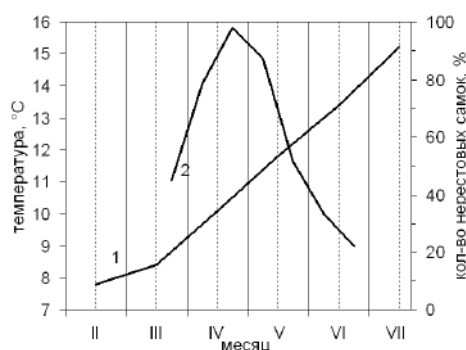


Рис. 5. Изменение третичного соотношения полов в размерном *A. hepsetus*

Fig. 5. Relation between tertiary sex ratio and length of *A. hepsetus*

С целью верификации полученных результатов были рассчитаны среднемесячные приросты температуры под-

поверхностного слоя воды у западного побережья Крыма в апреле — июне по данным о ее многолетнем распределении [1] и данным натурных наблюдений в 2010–2013 гг. в районе м. Херсонес (см. табл. 4). В первом случае расчетные значения градиентов температуры составляли в апреле 1.3, в мае 1.8 и в июне 2.5 раза, во втором — 1.3, 2.0 и 2.6 раза соответственно. Как видно, полученные величины оказались близки между собой, максимальные различия среднемесячных температурных градиентов не превысили 11 %, что дает основание признать достоверными расчетные значения температуры подповерхностного слоя.

При сопоставлении сроков начала нереста *A. hepsetus* с расчетными значениями температуры воды подповерхностного слоя видно, что его начало в марте совпадает с началом процесса постепенного весеннего повышения температуры. При этом интенсивность нереста изначально носит массовый характер (44.6 %). Дальнейшее повышение температуры воды сопровождается резким увеличением интенсивности размножения. Своих максимальных значений (в среднем 88.1 %) интенсивность нереста достигает в апреле и первой половине мая в температурном интервале 9.5–11.5 °C (см. рис. 5). Окончание нереста происходит в конце июня при расчетных значениях температуры воды подповерхностного слоя 14.0–14.5 °C. Таким образом, диапазон изменчивости нерестовой температуры *A. hepsetus* составляет около 6 °C, его нижней и верхней границами являются 8.5 и 14.5 °C. Вместе с тем в пределах этого довольно узкого диапазона выделяется зона оптимальных нерестовых температур в интервале 9.0–12.0 °C. В данном температурном интервале зарегистрировано более 3/4 общей численности нерестовых самок.

Выводы:

1. Продолжительность репродуктивного периода *A. hepsetus* у западного побережья Крыма (район Севастополя) в 2010–2014 гг. составляла 3.0–3.5 месяца, с середины марта до середины (конца) июня.
2. Интенсивность популяционного нереста подвержена резко выраженной внутрисезонной изменчивости. Выделяется «пик» нереста продолжительностью 1.5 месяца (апрель — первая половина мая), в период которого относительная численность нерестящихся самок варьируется в пределах 78.7–98.0 % (в среднем — 88.1 %). Вклад «пика» нереста в общий репродуктивный потенциал превышает 2/3.
3. Максимальные среднепопуляционные значения гонадосоматического индекса (ГСИ) самок — 13.9 %, самцов — 20.1; их максимальные индивидуальные значения ГСИ — соответственно 29.2 и 30.7 %.
4. Диапазон изменчивости репродуктивной температуры воды — 8.5–14.5 °C, область максимально благоприятной нерестовой температуры — 9.0–12.0 °C, в её пределах зарегистрировано более 3/4 общего количества участвующих в размножении самок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Альтман Э.Н., Гертман И.Ф., Голубева З.А. *Климатические поля солёности и температуры воды Чёрного моря*. Севастополь : ГОИН, 1987. 108 с. [Altman E.N., Gertman I.F., Golubeva Z.A. *Klimaticheskie polya solenosti i temperatury vody Chernogo morya*. Sevastopol: GOIN, 1987, 108 p.]
2. Виноградов К.А., Розенгарт М.Ш., Толмазин Д.М. *Атлас гидрологических характеристик северо-западной части Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1966. 94 с. [Vinogradov K.A., Rozengurt M.Sh., Tolmazin D.M. *Atlas gidrologicheskikh kharakteristik severo-zapadnoi chasti Chernogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 1966. 94 p.]
3. Геодакян В.А. Эволюционная логика дифференциации полов // *Математические методы в биологии*. Киев : Наукова думка, 1977. С. 84–106. [Geodakyan V.A. Evolyutsionnaya logika differentsiatsii polov. In: *Matematicheskie metody v biologii*. Kiev: Naukova dumka, 1977, pp. 84–106.]
4. Георгиев Ж., Александрова К., Николов Д. Наблюдение върху размножаването на рибите по Българското Черноморско крайбрежие // *Известия на Зоологическия институт с музей*. 1960. Кн. 9. С. 255–292. [Georgiev Zh., Aleksandrova K., Nikolov D. Nablyudenie vŕrku razmnnozhavaneto na ribite po Bŕlgarskogo Chernomorskogo kraibrezhne. *Bulletin de l'Institut de Zoologie et Musée*, 1960, tome 9, pp. 255–292. (in Bulg.)]
5. Гирагосов В.Е., Зуев Г.В., Репетин А.Н. Изменчивость репродуктивного потенциала черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) в связи с температурными условиями среды // *Морской экологический журнал*. 2006. Т. 5, № 4. С. 5–22. [Giragosov V.E., Zuev G.V., Repetin A.N. Variability of reproductive potential of the Black Sea sprat (*Sprattus sprattus phalericus*) in connection with temperature environmental conditions. *Morskoi ekologicheskii zhurnal*, 2006, vol. 5, no. 4, pp. 5–22. (in Russ.)]
6. Драпкин Е.И. О морфологических признаках черноморско-азовских атерин (Pisces, Atherinidae) // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биологический*. 1968. Т. 73, вып. 6. С. 47–54. [Drapkin E. I. On the morphological characters of the Black Sea and Azov Sea Atherina species (Pisces, Atherinidae). *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otd. biologicheskii*, 1968, vol. 73, iss. 6, pp. 47–54. (in Russ.)]
7. Овен Л.С. *Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб*. Киев : Наукова думка, 1976. 132 с. [Oven L. S. *Osobennosti oogeneza i kharakter neresta morskikh ryb*. Kiev: Naukova dumka, 1976, 132 p.]
8. Овен Л.С., Руднева И.И., Шевченко Н.Ф. Современное состояние популяции средиземноморской атерины *Atherina hepsetus* в прибрежной зоне Чёрного моря // *Вопросы ихтиологии*. 2002. Т. 42, № 3. С. 425–428. [Oven L. S., Rudneva I. I., Shevchenko N. F. Modern state of population of the Mediterranean silverside *Atherina hepsetus* in the near-coastal zone of the Black Sea. *Voprosy Ichtiologii*, 2002, vol. 42, no. 3, pp. 425–428. (in Russ.)]
9. Световидов А.Н. *Рыбы Чёрного моря*. Ленинград : Наука, 1964. 550 с. [Svetovidov A.N. *Ryby Chernogo morya*. Leningrad: Nauka, 1964, 550 p.]
10. Смирнов А.Н. Материалы по биологии рыб Чёрного моря в районе Карадага // *Труды Карадагской биологической станции*. 1959. Вып. 15. С. 31–109. [Smirnov A.N. Materialy po biologii ryb Chernogo morya v raione Karadaga. *Trudy Karadagskoi biologicheskoi stantsii*, 1959, iss. 15, pp. 31–109.]
11. Ткачева К.С. К биологии атерин Чёрного моря (Pisces, Atherinidae) // *Труды Карадагской биологической станции*. 1950. Вып. 9. С. 81–94. [Tkacheva K. S. K biologii aterin Chernogo morya (Pisces, Atherinidae). *Trudy Karadagskoi biologicheskoi stantsii*, 1950, iss. 9, pp. 81–94.]

Reproductive ecology of *Atherina hepsetus* L. (Pisces: Atherinidae) of the west coast of Crimea

Yu. V. Samotoy, G. V. Zuev

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

E-mail: yunovosyolova@yandex.ru

Atherina hepsetus L. (Atherinidae) is a numerous pelagic species in the Azov-Black Sea basin and the subject of fishery in some areas. However, information about biology and ecology of this species has been very scanty and fragmentary until nowadays. This work is devoted to the study of interannual and seasonal variability of some individual and population reproductive parameters of *A. hepsetus* of the west coast of Crimea in the Black Sea. Fish were caught by trap-nets during 2010–2014 with intervals for 2–3 times per month. 2043 specimens were studied. Concepts of general, population and mass reproductive periods were studied for the first time; interannual changes of their duration and calendar dates of beginning and end of spawning were established. The intensity and spawning seasonal dynamics, gonad development in males and females were studied. The individual

and population values of gonadosomatic index were identified. The range of reproductive water temperature variability (8.5–14.5 °C) and the zone of the most favorable spawning temperature (9–12 °C) were found.

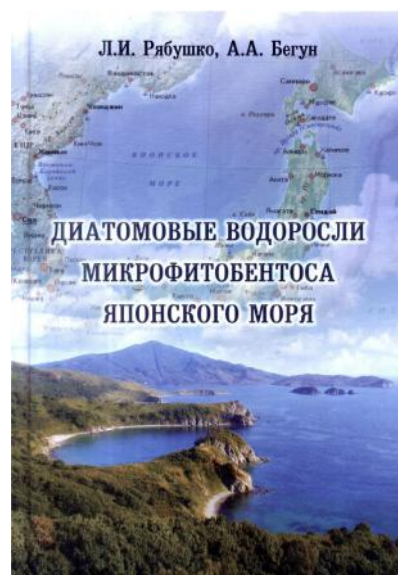
Keywords: spawning intensity, reproductive period, water temperature, gonadosomatic index, stage of maturity, *Atherina*, Black Sea

Рябушко Л. И., Бегун А. А. Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря. : в 2 т. Т. I. – Севастополь – Симферополь : Н. Оріанда, 2015. – 287 с. : ил., 57 цв. ил.

Книга посвящена важной проблеме изучения первичных продуцентов морского микрофитобентоса, видового состава и количественных характеристик диатомовых водорослей российских вод Японского моря. В первом томе впервые обобщены оригинальные и литературные данные о видовом составе, флористике, фитогеографии и экологии диатомовых водорослей микрофитобентоса российских вод Японского моря. Представлены результаты сезонной динамики обилия видов, численности, биомассы, структурных показателей сообщества диатомовых водорослей из разных экотопов прибрежных экосистем моря. Показана роль диатомовых в акваториях с различной степенью антропогенного загрязнения и в биоэнергетике донных сообществ, а также их значение в питании некоторых массовых видов моллюсков и иглокожих.

Книга рассчитана на альгологов, гидробиологов, экологов, аспирантов, преподавателей и студентов учебных заведений.

Книга печатается в авторской редакции.



100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского : сборник научных трудов / Отв. ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова / ИМБИ РАН ; КаПриЗ. – Симферополь : Н. Оріанда, 2015. – 592 с.

Издание сборника приурочено к 100-летию Карадагской научной станции. В сборник вошли статьи, отражающие историю возникновения и развития как самого научного учреждения, так и заповедного объекта на Карадаге. Изложены результаты многолетнего мониторинга биоразнообразия и состояния морских и наземных экосистем юго-восточного Крыма, а также экспериментальных исследований в области экологической физиологии водных животных, биоакустики, биологии развития водорослей. Подчеркивается роль станции и заповедника как очагов сохранения биоразнообразия в современных экологических условиях.

Для специалистов в области охраны окружающей среды, заповедного дела, экологов, ботаников, зоологов, гидробиологов, геологов, географов, преподавателей и студентов высших учебных заведений.



УДК 595.384.2(265.5)

ПИТАНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ ЭКОЛОГИИ КРАБОВ РАВНОШИПОГО *LITHODES AEQUISPINUS* И УГЛОВАТОГО *CHIONOECETES ANGULATUS* В ВОДАХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ В ОСЕННИЙ ПЕРИОД

© 2016 г. **В. И. Чучукало**, докт. биол. наук., зав. лаб., **В. А. Надточий**, канд. биол. наук., зав. лаб., **В. В. Напазаков**, канд. биол. наук., в. н. с., **О. Ю. Борилко**, м. н. с., **С. А. Нужденко**, м. н. с.

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, Владивосток, Россия

E-mail: nva145@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.05.2016 г. Принята к публикации 07.06.2016 г.

Поведение животных, их численность и распределение, темп роста и созревание в значительной степени определяются характером питания, поэтому знание особенностей питания и пищевых адаптаций необходимо для правильной оценки обеспеченности животных пищей, что, в свою очередь, является важным звеном в проблеме популяционной динамики. Настоящее сообщение призвано пополнить немногочисленные данные по питанию равношипого краба *Lithodes aequispinus* Benedict, 1895 и ознакомить с первыми результатами исследования по питанию стригуна угловатого *Chionoecetes angulatus* Rathbun, 1924. Материалом для изучения питания послужили сборы желудочно-кишечных трактов 32 самцов равношипого краба и 143 самцов краба-стригуна угловатого, полученные при проведении донной траловой съемки в сентябре-октябре 2012 г. на НИС «ТИНРО» в водах северо-западной Камчатки в интервале глубин 90–970 м. После вскрытия ЖКТ и взвешивания пищевого кома желудка и кишечника объемное соотношение компонентов определялось визуально, а крупные фрагменты взвешивались. При анализе данных определялись частота встречаемости кормовых объектов, частота доминирования и коэффициент Фроермана. Частные индексы наполнения желудков вычислялись соответственно процентной доле каждого из компонентов в пищевом коме. Частные индексы наполнения кишечника, так же как у рыб, имеющих выраженный желудок, в расчёт не принимались. Рассмотрены состав, распределение и количественные характеристики бентоса в районе северо-западной Камчатки. Приведена общая картина распределения рассматриваемых крабов с указанием максимальной и средней плотности их концентраций. Отмечено, что основной пищей равношипого краба являлись полихеты и офиуры (33.2 и 32.1 % общей массы), стригуна угловатого — полихеты и моллюски (31.4 и 27.3 %). Средний индекс наполнения составил соответственно 15.5 и 20.9 ‰. Сделан вывод, что оба вида крабов трофически связаны с детритной сетью. Анализ материалов показал, что у глубоководных крабов, как и у шельфовых крабоидов, пищевые спектры определяются составом бентосного населения в районе их обитания, что, в свою очередь, характеризует краба-стригуна угловатого как оппортунистического всеядного хищника.

Ключевые слова: северо-западная Камчатка, краб стригун угловатый, равношипый краб, пищевой рацион, трофическая сеть

Воды Западной Камчатки — это район воспроизводства и нагула большого количества видов рыб и беспозвоночных. Важнейшими промысловыми видами беспозвоночных на материковом склоне этого района являются равношипый краб *Lithodes aequispinus* Benedict, 1895 и краб-стригун угловатый *Chionoecetes angulatus* Rathbun, 1924.

К настоящему времени питание равношипого краба остаётся малоизученным [11]. Первые сведения по пищевому спектру равношипого краба были получены М. И. Тарвердиевой и К. А. Згуровским [19], исследовавшими 27 желудков крабов из западной и центральной частей Берингова моря, 39 — из центральной части Охотско-

го и 11 — из района Курильских островов. Авторы установили, что основными объектами питания были иглокожие, гидроида, губки, моллюски, многощетинковые черви и ракообразные. По частоте доминирования в Беринговом море лидировали иглокожие, губки, ракообразные и рыбы, в Охотском — ракообразные, иглокожие, гидроида и моллюски, у Курильских о-вов — иглокожие и гидроида. Авторы сделали вывод, что пищевой спектр равношипого краба в Беринговом и Охотском морях сходен, а основным кормовым объектом являются офиуры.

По данным В. А. Надточего с соавторами [7], основной пищей равношипого краба на юге западнокамчатского

шельфа служат декаподы (20.4 %), полихеты (20.1), круглый морской ёж (17) и двусторчатые моллюски (17), причём состав пищи коррелирует с составом представителей доминирующих групп конкретного бентосного населения в районе поимки краба.

Л. А. Живоглядова [5] на основе анализа содержимого 20 желудков равношипого краба из северо-западной части Охотского моря выяснила, что основными кормовыми объектами являются офиуры (44.5 %), полихеты (17.8), гидроиды (13.7), моллюски (9.9) и ракообразные (6.9), а по частоте доминирования преобладают офиуры (62.5 %) и полихеты (18.8). Средний индекс наполнения желудков составил 3.7 ‰. В пище встречались также фораминиферы, двусторчатые моллюски, стеклянные губки и техногенные объекты. Равношипый краб автором охарактеризован как бентофаг с широким пищевым спектром, а также сделано предположение, что нектонные жертвы, такие как кальмары и рыбы, попадают в желудочно-кишечный тракт (ЖКТ) в результате некрофагии.

А. К. Клитин [6], исследовав питание 8 экз. равношипого краба из Южных Курил, отмечает, что его основной пищей в осенний период являлся круглый морской ёж *Strongylocentrotus pallidus* [Sars G. O., 1872] (91.6 %), на долю ракообразных приходилось 5.0 % общей массы пищи, из которых 3.5 % составляли десятиногие раки. Средний индекс наполнения желудков равнялся 16.21 ‰.

Питание краба-стригуна угловатого вообще не изучено. Имеются некоторые сведения о диете близкородственного краба-стригуна Таннера *Chionoecetes tanneri* Rathbun, 1893, который в Беринговом море питается червями, иглокожими, ракообразными (амфиподы и декаподы), моллюсками, рыбами [19]. Этот же вид в аквариальных условиях питался офиурами, рыбными гранулами и сельдью [17], и, как предполагают авторы, он кормится по большей части донными беспозвоночными, в том числе амфиподами, офиурами, моллюсками и червями. Эти крабы, возможно, каннибалы и, несомненно, оппортунисты, питающиеся в том числе падалью. Исследовано также питание близкородственного краба-стригуна японского *Chionoecetes japonicus* Rathbun, 1932 из Японского моря [12], пищевой спектр которого состоял из краба *C. japonicus* (29.1 %), креветок (21.9), кальмаров (10.8), полихет (10.5), офиур (10.3) и двусторчатых моллюсков (5.1). По частоте доминирования преобладали креветки (15 %), крабы (12), полихеты (11), офиуры (9) и кальмары (8).

Недостаточно изучены к настоящему времени и количественные характеристики донной фауны материкового склона северо-западной Камчатки. Подавляющая часть публикаций, в том числе и последних, касающихся макробентоса, отобранного дночерпателем, приходится на исследования шельфа [1, 2, 8].

Настоящее сообщение призвано пополнить немногочисленные данные по питанию равношипого краба и представить первые результаты по питанию краба-стригуна уг-

ловатого.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Источником материалов по бентосу послужила дночерпательная съёмка западнокамчатского шельфа [8], выполненная летом 2004 г. специалистами ТИНРО-центра, из которой были отобраны станции в пределах 54°20′–57°05′ с. ш. и 154° в. д. и в диапазоне глубин 190–250 м (рис. 1А).

Материалом для изучения питания послужили сборы желудочно-кишечных трактов (ЖКТ) 32 самцов равношипого краба (118–188 мм) и 143 ЖКТ самцов краба-стригуна угловатого с шириной карапакса 102–160 мм, полученные при проведении донной траловой съёмки в сентябре-октябре 2012 г. на НИС «ТИНРО» в интервале глубин 90–970 м. Траления проводили донным тралом ДТ/ТВ 27.1/24.4 с площадью раскрытия 16.26 м при средней скорости траления 2.7 узла. Общая обследованная площадь составила 75 тыс. км². Пробы по питанию равношипого краба отбирались в основном в интервале глубин 180–400 м, стригуна угловатого — 500–900. Для исследований отбирались крабы с твёрдым окрепшим панцирем третьей линичной стадии. Особи, имеющие те или иные повреждения, не реагирующие на раздражения («снулые» крабы), самцы равношипого краба с внешними признаками заражения корнеголовым раком саккулиной *Briarosaccus callosus* Boschma, 1930 (наличие экстерны паразита) отбраковывались. Схема станций, на которых собран материал по питанию, приводится на рис. 1В).

Плотность скоплений крабов рассчитывали по формуле:

$$q = n(b)/k \cdot s,$$

где $n(b)$ — фактический улов вида (экз. или кг); k — коэффициент уловистости трала по данному виду; s — площадь, обловленная тралом за время траления.

Для краба-стригуна угловатого использовали коэффициент уловистости трала 0.6, для равношипого краба — 0.75. Изучение спектра питания и количественного состава пищи у десятиногих раков, как известно, затрудняется особенностями строения ротового аппарата и наличием желудочной «мельницы», а также клешней, которые, как и мандибулы, снабжены режущими отростками. Идентификация таксономической принадлежности жертв проводилась в большинстве случаев по их фрагментам: хрусталикам глаз, отолитам, статолитам, щетинкам, позвонкам и т. д., поскольку крупные объекты были представлены в желудке разрушенными обломками. Только сравнительно мелкие организмы, такие как фораминиферы и копеподы, были встречены частично целыми. После вскрытия ЖКТ и взвешивания пищевого кома желудка и кишечника объёмное соотношение компонентов определялось визуально, а крупные фрагменты взвешивались. При анализе данных определялись частота встречаемости кормовых объектов, а также частота доминирования и коэффициент Фроермана (Кф).

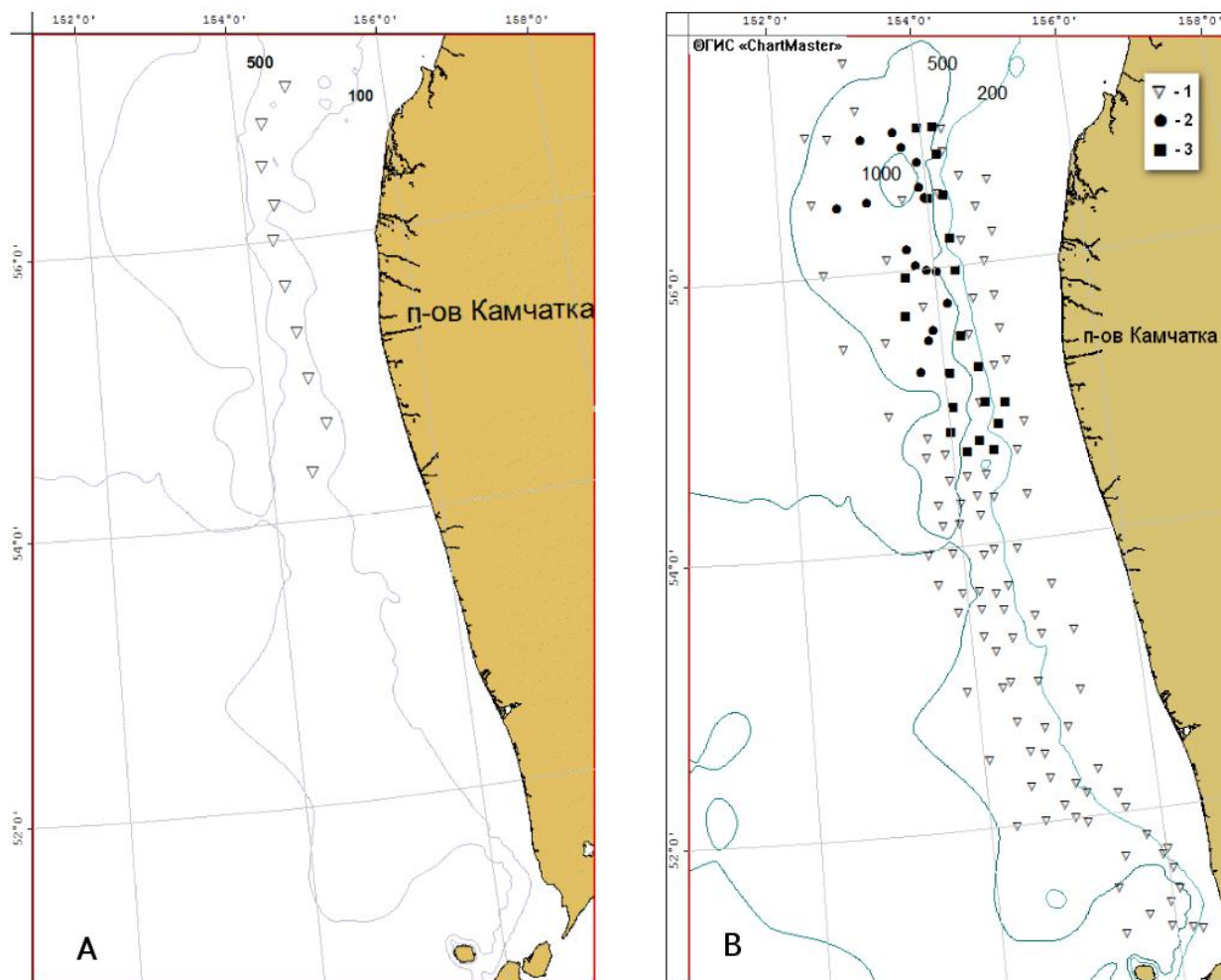


Рис. 1. **А** — Карта-схема дночерпательных станций в Охотском море, лето 2004 г.; **В** — карта-схема донных траловых станций в Охотском море, осень 2012 г.: 1 — траловые станции, 2 — отбор проб на исследование питания краба-стригуна угловатого, 3 — отбор проб на исследование питания равношипого краба

Fig. 1. **A** — Schematic map of the bottom sample stations in the Sea of Okhotsk, summer 2004; **B** — schematic map of the bottom trawl stations in the Sea of Okhotsk, autumn 2012: 1 — trawl stations, 2 — sampling for studying of triangle tanner crab nutrition, 3 — sampling for studying of golden king crab nutrition

Частота доминирования — это частота встречаемости тех желудков, в которых один из компонентов пищевого кома составляет более половины его объёма [3, 9, 10]. Коэффициент Фроермана — среднее число жертв в желудке [3, 4] — рассчитан по формуле:

$$Кф = \frac{S}{100},$$

где S — сумма всех частот встречаемости кормовых объектов.

Этот коэффициент позволяет судить о ширине пищевой ниши у гидробионтов, а частота доминирования, совместно с долей объекта в рационе, показывает наиболее значимые кормовые объекты.

Содержимое ЖКТ просматривали полностью. Индексы наполнения желудков (ИНЖ) вычисляли соответствен-

но процентной доле каждого из компонентов в пищевом коме. Индексы наполнения кишечника, так же как у рыб, имеющих выраженный желудок, в расчёт не принимали [13].

$$ИНЖ = \frac{W_1}{W_2} \cdot \frac{1}{W} \cdot 10000,$$

где W_1 — вес пищевого компонента, W_2 — вес всей пищи, W — вес краба.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде чем перейти к изложению трофологических исследований, следует вкратце остановиться на характеристике макрозообентоса участка материкового склона, где отбирались пробы на питание равношипого краба, а также проанализировать пространственное распределение

и некоторые количественные характеристики обоих исследуемых видов.

Состав и распределение макрозообентоса. На обследованном участке материкового склона северо-западной Камчатки средняя биомасса макрозообентоса, полученного в результате дночерпательной съёмки, по нашим данным, составляет около 160 г·м⁻², а в составе донной фауны доминируют ранжированные по мере убывания полихеты, эхиуриды, двусторчатые моллюски и офиуры, формируя более 82 % общей биомассы (табл. 1). И если эхиуриды встречены только на одном локальном участке, то представители остальных доминирующих таксонов были распределены равномерно по всей обследованной площади. В целом состав донной фауны здесь довольно разнообразен и практически все организмы потенциально могут войти в состав рациона крабов.

Распределение крабов. Равношипый краб широко распространён в пределах материкового склона северо-западной Камчатки, где в интервале глубин 120–840 м его плотность варьировала в пределах 27–1180 экз·км⁻², при среднем значении 70 экз·км⁻². Наибольшие концентрации (до 1180 экз·км⁻², при среднем значении 276) образовывал севернее 56° с. ш. в интервале глубин 250–450 м. Южнее 54° с. ш. краб встречался единично. Максимальные концентрации самок (до 1400 экз·км⁻², при среднем значении 310) были приурочены к самой южной границе их обитания в районе 54° с. ш. и глубине 200–580 м (рис. 2).

Во время съёмки встречались самцы с шириной карапакса от 17 до 188 мм, в среднем 119 мм, у 70 % особей был твёрдый окрепший панцирь III линичной стадии. Подавляющее большинство самок вынашивало новую оранжевую икру, что говорит об успешно прошедшем нересте.

Самцы и самки краба-стригуна угловатого встречались практически по всей обследованной акватории в интервале глубин 350–970 м, а на севере (в районе 56°30' с. ш.) и юге (51° с. ш.) образовывали два крупных совместных скопления (рис. 3). В северном скоплении наибольшие концентрации самцов (3500–7000 экз·км⁻², в среднем 4780 экз·км⁻²) отмечены в диапазоне глубин 550–900 м. Соотношение крупноразмерных самцов к мелкоразмерным здесь составило 3:1. Самки группировались в основном на глубине 970 м, создавая скопления плотностью до 15 000 экз·км⁻². Почти все они (99.5 %) на момент исследований имели на плеоподах новую оранжевую икру.

В южном районе и самцы, и самки создавали более значительные концентрации плотностью до 43 800 и 44 100 экз·км⁻² соответственно. Здесь доминировали (96 %) мелкоразмерные самцы, доля отнерестившихся самок составила 27 %. Во время съёмки 77 % самцов имели твёрдый окрепший панцирь третьей линичной категории, а размерный ряд был представлен особями с шириной карапакса 12–163 мм, в среднем 106 мм, что адекватно отражает размерный состав краба, взятого на анализ.

Трофологические исследования. Число пустых желудков и кишечника равношипого краба составило 6 и

14 соответственно, а пустых ЖКТ — 5 экз. Средний индекс наполнения (ИНЖ) — 15.5 ‰ (табл. 2). Основной пищей являются полихеты и офиуры, на долю которых приходится 33.2 и 32.1 % от общей массы соответственно (что, в общем-то, совпадает с составом доминирующих групп макробентоса в районе отбора проб и подтверждает известный факт корреляции пищи крабоидов с бентосным окружением [7, 11]). Десятиногие раки находятся на третьем месте (15.4 %).

Таблица 1. Состав и количественные характеристики макробентоса в районе отбора проб (по данным дночерпательной съёмки)

Table 1. The composition and quantitative characteristics of macrobenthos in the area of sampling (according to the bottom sampler studying)

Таксон	Удельная биомасса, г·м ⁻²	Доля, %
Foraminifera	6.34 ± 3.68	4.0
Spongia	1.21 ± 0.84	0.8
Hydroidea	0.27 ± 0.23	0.2
Alceonaria	0.13 ± 0.13	0.1
Actiniaria	2.23 ± 1.12	1.4
Nemertea	0.35 ± 0.16	0.2
Polychaeta	47.32 ± 14.47	29.9
Echiurida	34.22 ± 34.1	21.6
Sipunculidea	1.92 ± 1.87	1.2
Panhopoda	+	+
Decapoda	0.02 ± 0.02	0.01
Amphipoda	3.28 ± 0.59	2.1
Cumacea	0.38 ± 0.11	0.2
Isopoda	0.01 ± 0.01	0.0
Ostracoda	0.52 ± 0.18	0.3
Loricata	0.06 ± 0.06	0.0
Gastropoda	0.72 ± 0.2	0.5
Solenogastres	0.17 ± 0.1	0.1
Bivalvia	25.46 ± 10.09	16.1
Bryozoa	0.17 ± 0.14	0.1
Asteroidea	0.06 ± 0.06	0.04
Ophiuroidea	23.45 ± 14.25	14.8
Echinoidea	3.73 ± 3.73	2.4
Holothuroidea	3.41 ± 2.5	2.1
Ascidacea	2.31 ± 1.74	1.5
Varia	0.79 ± 0.68	0.5
Итого:	158.52 ± 56.92	100.0

* — “+” — < 0.0004

По частоте встречаемости наиболее обычными пищевыми объектами были не только полихеты, офиуры и десятиногие раки, но и моллюски. Среди последних отмечены двусторчатые, брюхоногие и кальмары. Несмотря на высокую частоту встречаемости, моллюски занимали в сумме только 11.5 % массы всей пищи и лишь в двух случаях лидировали по частоте доминирования в ЖКТ. Детрит по

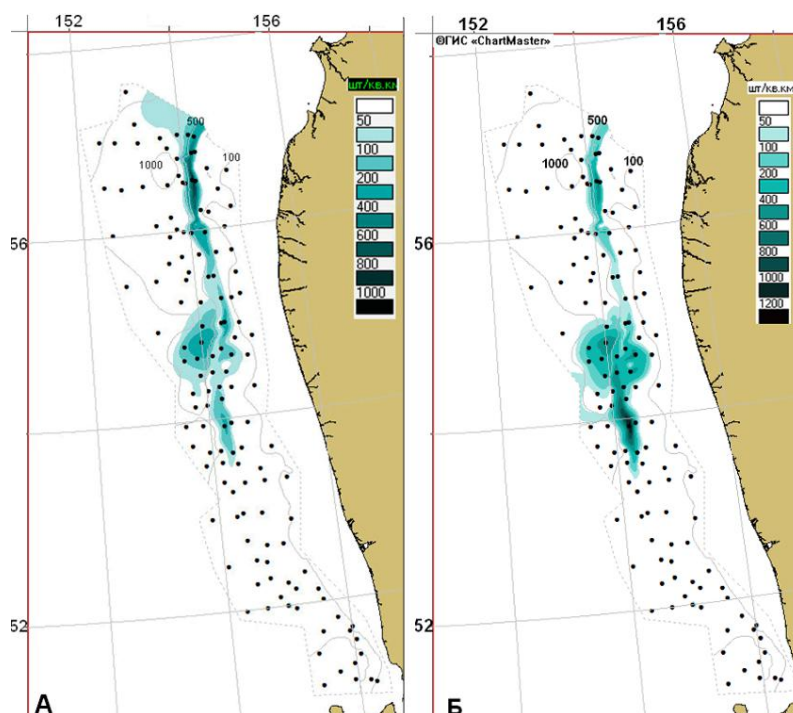


Рис. 2. Пространственное распределение плотности (экз.·км²) самцов (А) и самок (Б) равноношного краба в водах северо-западной Камчатки осенью 2012 г.

Fig. 2. The spatial distribution of the density (ind.·km²) of males (А) and females (Б) of golden king crab at North-Western Kamchatka areas, autumn 2012

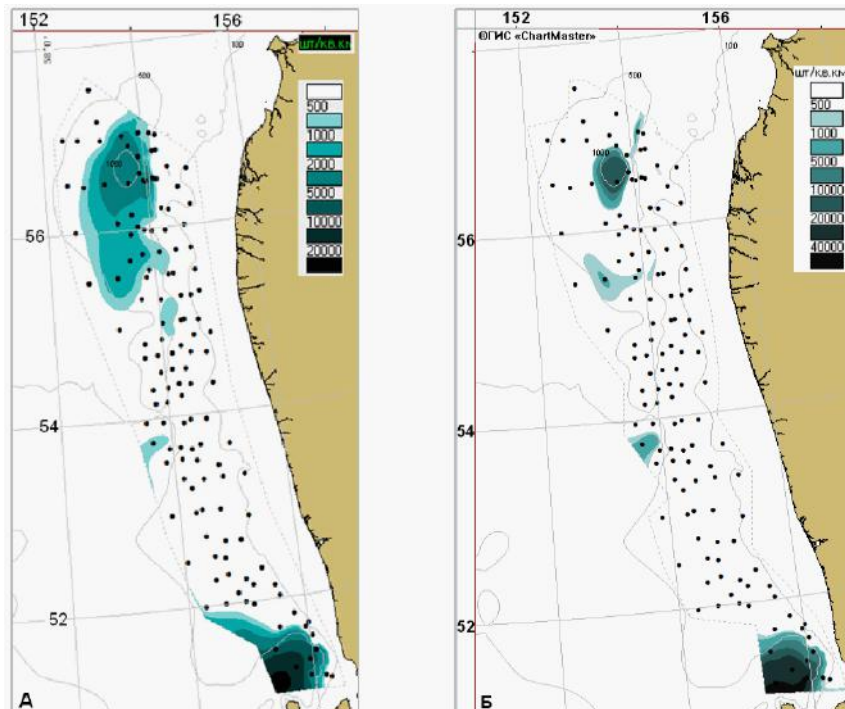


Рис. 3. Пространственное распределение плотности (экз.·км²) самцов (А) и самок (Б) краба-стригуна угловатого в водах северо-западной Камчатки осенью 2012 г.

Fig. 3. The spatial distribution of the density (ind.·km²) of males (А) and females (Б) of triangle tanner crab at North-Western Kamchatka areas, autumn 2012

Таблица 2. Состав и количественные характеристики макробентоса в районе отбора проб (по данным дночерпательной съёмки)**Table 2.** The composition and quantitative characteristics of macrobenthos in the area of sampling (according to the bottom sampler studying)

Состав пищи	% по массе	Частота встречаемости, %	Частота доминирования, %
Ophiuroidea:	32.1		
<i>Asteronyx loveni</i>	14.2	3.1	3.1
Ophiuroidea fam. gen. spp.	17.9	50.0	9.4
Decapoda:	15.4		
Decapoda fam. gen. spp.	12.3	28.1	12.5
Caridea fam. gen. spp.	0.8	3.1	—
Paguridae gen. spp.	2.4	3.1	—
Mollusca:	11.5		
Teuthida gen. sp.	0.3	3.1	—
Gastropoda fam. gen. spp.	2.1	25.0	—
Bivalvia fam. gen. spp.	6.8	43.8	6.3
<i>Yoldia</i> sp.	1.5	6.3	—
Cardiidae gen. spp.	0.7	3.1	—
Полихеты	33.2	59.4	18.8
Кишечнополостные	0.1	3.1	—
Фораминиферы	+	6.3	—
Рыбы	0.1	3.1	—
Прочие компоненты	0.1	3.1	—
Детрит	1.1	40.6	—
Техногенные объекты (дель, капрон и пр.)	6.4	21.9	3.1
Средний индекс наполнения, ‰		15.5	
Число ЖКТ		32	
Число пустых ЖКТ		5	
Число пустых желудков		6	
Число пустых кишечника		14	
Средняя ширина карапакса, см		14.8	
Средняя масса, г		1755	
Коэффициент Фроермана		3.06	

* — Здесь и далее “+” — < 0.05%.

частоте встречаемости присутствовал в 40.5 % ЖКТ, т. е. был обычным в пище.

Основные пищевые объекты равношипного краба по своим экологическим характеристикам относятся к он- и инфаунным видам (полихеты, офиуры, декаподы). Эти группы, как известно, питаются частицами органики, диатомовыми и другими одноклеточными, бентосной мейо- и макрофауной, фито- и зоопланктоном. Незначительно в пище присутствует нектон — кальмары и рыбы. Следовательно, установленные трофические связи равношипного краба обуславливают эксплуатацию им в большей степени детритной сети. Так как размеры жертв у равношипного краба, как и у других видов семейства Lithodidae, варьируют в широком диапазоне — от фораминифер и ко-

пепод до креветок, кальмаров и рыб, то возникает вопрос о целенаправленной фильтрации мелких организмов из детрита либо о том, что это — только сопутствующие жертвы, потреблённые вместе с основными. Винуэса с соавторами [15] предполагают, что у южного королевского краба *Lithodes santolla* (Molina, 1782) это сопутствующие жертвы, а по мнению Джеветта [18], оппортунистическая стратегия питания камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) позволяет ему переключаться с одних объектов на другие, когда конкретный ресурс истощается. По сведениям Каннинггема [14], замечено, что камчатский краб часто зачерпывает песок даже при явном присутствии пищи. Вероятно, взрослые равношипные крабы, как и другие литодиды, используют два способа пи-

Таблица 3. Состав пищи краба-стригуна угловатого *Chionoecetes angulatus***Table. 3.** Diet composition of triangle tanner crab *Chionoecetes angulatus*

Состав пищи	% по массе	Частота встречаемости, %	Частота доминирования, %
Ophiuroidea gen. sp.	1.7	3.5	2.1
Bryozoa gen. sp.	0.7	3.5	—
Gammaridea gen. sp.	3.7	2.8	2.1
Decapoda:	13.9		
Decapoda gen. sp.	1.0	7.0	3.5
Brachyura gen. sp.	6.8	4.9	3.5
<i>Chionoecetes angulatus</i>	0.7	1.4	1.4
<i>Chionoecetes</i> sp.	0.3	0.7	—
Caridea gen. sp.	5.1	4.9	3.5
Copepoda:			
<i>Metridia okhotensis</i>	+	0.7	—
Mollusca:	27.3		
Gastropoda gen. sp.	0.3	2.1	—
Teuthida gen. sp.	9.0	8.4	5.6
<i>Gonatopsis</i> sp.	0.6	1.4	0.7
<i>Gonatus</i> sp.	2.9	0.7	0.7
Bivalvia fam. gen. spp.	10.6	29.4	19.6
<i>Nuculana</i> sp.	3.7	8.4	4.9
<i>Ennucula</i> sp.	0.2	0.7	0.7
Polychaeta:	31.4		
Polychaeta gen. sp.	28.6	48.3	32.9
Ampharetidae gen. sp.	0.2	0.7	—
<i>Nephtys</i> sp.	0.5	0.7	0.7
<i>Nothria</i> sp.	0.4	0.7	—
<i>Lumbriconereis</i> sp.	0.4	0.7	—
<i>Pherusa plumosa</i>	0.5	1.4	0.7
<i>Pectinaria hyperborea</i>	0.8	2.1	—
Anthozoa fam. gen. spp.	0.2	0.7	—
Hydrozoa fam. gen. spp.	0.1	0.7	—
Foraminifera	+	1.4	—
Pisces	12.2	18.2	11.9
Прочие компоненты	8.3	18.9	16.8
Детрит	0.5	11.2	0.7
Средний индекс наполнения, ‰		20.9	
Число ЖКТ		143	
Число пустых ЖКТ		4	
Число пустых желудков		26	
Число пустых кишечника		36	
Средняя ширина карапакса, см		125.2	
Средняя масса, г		698	
Коэффициент Фроермана		1.86	

тания: 1) захватывание и разрывание крупных жертв; 2) фильтрацию детрита, зачерпнутого меньшей клешней, с помощью третьей пары максиллипед [16]. По нашим наблюдениям, а также по данным Л. А. Живоглядовой [5], в ЖКТ равношипого краба часто находятся техногенные объекты в виде фрагментов дели, капроновых нитей и т. д., что, во-первых, указывает на загрязнённость среды обитания, а во-вторых, косвенно подтверждает факт фильтрации детрита, где и находятся эти артефакты.

Результаты обработки ЖКТ краба-стригуна угловатого показали, что количество пустых желудков составило 26, кишечника — 36 и пустых ЖКТ — 4 экз. Средний индекс наполнения — 20,9 ‰ (табл. 3). Полихеты и моллюски были основными компонентами пищи, и на их долю приходилось 31,4 и 27,3 % от общей массы соответственно. Десятиногие раки находились на третьем месте (13,9 %), рыбы — на четвертом (12,2). По частоте доминирования преобладали те же жертвы и в той же последовательности, что и у равношипого краба. В пище присутствовали как жертвы небольших размеров (фораминиферы и копеподы), так и представители нектона (рыбы и кальмары родов *Gonatus* и *Gonatopsis*). Отмечен факт каннибализма. Детрит присутствовал в 11,2 % ЖКТ.

Выводы.

1. Результаты исследования питания равношипого краба, отловленного на западнокамчатском шельфе, подтвердили, что его основными жертвами являются многощетинковые черви, ракообразные, моллюски, но в целом доминируют полихеты и офиуры.
2. Подтверждено, что состав пищи данного вида крабов коррелирует с составом конкретного бентосного населения в районе его поимки.
3. Судя по широкому размерному диапазону кормовых объектов, равношипый краб, вероятно, использует два способа питания (захватывание крупных жертв и фильтрацию мелких) и является, как и другие представители семейства литодид, оппортунистическим всеядным хищником, предположительно, эпизодически живущим некрофагией.
4. Впервые установлено, что основными компонентами пищи краба-стригуна угловатого являются полихеты и моллюски. Поскольку они относятся преимущественно к инфаунным видам беспозвоночных, сделан вывод о трофической связи этого краба с детритной сетью.
5. Поскольку у шельфовых крабоидов пищевой спектр коррелирует с бентосным окружением, можно предположить, что и у глубоководных крабов различия спектров определяются составом бентосного населения в районе их поимки, что, в свою очередь, характеризует краба-стригуна угловатого как оппортунистического всеядного хищника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Архипова Е. А. Зообентос западнокамчатского шельфа // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2009. Вып. 14. С. 20–31. [Arkhipova E. A. Zoobentos of the West Kamchatkan shelf. In: *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana*. 2009, vol. 14, pp. 20–31. (in Russ.)]
2. Архипова Е. А., Данилин Д. Д., Смолянинова М. Ю. Зообентос северной части западнокамчатского шельфа // *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы XI междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. выдающ. рос. ихтиологов А. П. Андрияшина и А. Я. Таранца*. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2010. С. 202–205. [E. A. Arkhipova, D. D. Danilin, M. Yu. Smolyaninova. Zoobenthos of the North part of the Western Kamchatka shelf. In: *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters: materials of XI international scientific conference, dedicated to the 100th anniversary of the birthday of outstanding russian ichthyologists A. P. Andriashev and A. Ya. Taranetz*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Publ. house Kamchatpress, 2010, pp. 202–205. (in Russ.)]
3. Буруковский Р. Н. Питание и пищевые взаимоотношения креветок. Калининград : Изд-во ФРОУ ВПО "КГТУ 2009. 408 с. [Burukovskii R. N. *Pitanie i pishchevye vzaimootnosheniya krevetok*. Kaliningrad: Izd-vo FROU VPO "KGTU 2009, 408 p.]
4. Буруковский Р. Н., Фроерман Ю. М. Подход к изучению способов охоты у хищных морских беспозвоночных // *Океанология*. 1974. Т. 14, вып. 1. С. 167–172. [Burukovskii R. N., Froerman Yu. M. Podkhod k izucheniyu sposobov okhoty u khishchnykh morskikh bespozvonochnykh. *Okeanologiya*, 1974, vol. 14, iss. 1, pp. 167–172.]
5. Живоглядова Л. А. Питание равношипого краба *Lithodes aequispinus*, Benedict северо-западной части Охотского моря // *Известия ТИНРО*. 2005. Т. 143. С. 196–202. [Zhivoglyadova L. A. Pitanie ravnoshipogo kraba *Lithodes aequispinus*, Benedict severo-zapadnoi chasti Okhotskogo morya. *Izvestiya TINRO*, 2005, vol. 143, pp. 196–202.]
6. Клитин А. К. О питании трех видов дальневосточных крабоидов (Anomura, Lithodidae) у южных Курильских островов // *Тезисы докладов VII Всероссийской конференции по промышленным беспозвоночным (памяти Б. Г. Иванова)*. Москва : Изд-во ВНИРО, 2006. С. 73–75. [Klitin A. K. On the feeding of three craboids (Anomura, Lithodidae) at the southern Kuril Islands. In: *Tezisy dokladov VII Vserossiiskoi konferentsii po promyslovym bespozvonochnym (pamyati B. G. Ivanova)*. Moscow: Izd-vo VNIRO, 2006, pp. 73–75. (in Russ.)]
7. Надточий В. А., Чучукало В. И., Кобликов В. Н.

- Характеристика питания камчатского (*Paralithodes camtschatica*) и равношипного (*Lithodes aequispina*) крабов на юге западнокамчатского шельфа в летний период // *Известия ТИНРО*. 1998. Т. 124. С. 651–657. [Nadtochii V. A., Chuchukalo V. I., Koblikov V. N. Kharakteristika pitaniya kamchatskogo (*Paralithodes camtschatica*) i ravnoshipnogo (*Lithodes aequispina*) krabov na yuge zapadnokamchatskogo shel'fa v letnii period. *Izvestiya TINRO*, 1998, vol. 124, pp. 651–657.]
8. Надточий В. А., Будникова Л. Л., Безруков Р. Г. Некоторые результаты бонитировки бентоса в российских водах дальневосточных морей: состав и количественное распределение (Охотское море) // *Известия ТИНРО*. 2007. Т. 149. С. 310–337. [Nadtochy V. A., Budnikova L. L., Bezrukov R. G. Some results of benthos valuation in Russian waters of the Far Eastern Seas: composition and quantitative distribution (Okhotsk Sea). *Izvestiya TINRO*, 2007, vol. 149, pp. 310–337. (in Russ.)]
 9. Тарвердиева М. И. Питание синего краба *Paralithodes platypus* в Беринговом море // *Биология моря*. 1979. № 1. С. 53–57. [Tarverdieva M. I. Pitaniye sinego kraba *Paralithodes platypus* v Beringovom more. *Biologiya morya*, 1979, no. 1, pp. 53–57.]
 10. Тарвердиева М. И. О питании крабов-стригунов *Chionoecetes opilio* и *C. bairdi* в Беринговом море // *Зоологический журнал*. 1981. Т. 60, вып. 7. С. 991–997. [Tarverdieva M. I. O pitanii krabov-strigunov *Chionoecetes opilio* i *C. bairdi* v Beringovom more. *Zoologicheskii zhurnal*, 1981, vol. 60, no. 7, pp. 991–997.]
 11. Чучукало В. И. Питание и пищевые отношения nektona и nektoбентоса в дальневосточных морях. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2006. 484 с. [Chuchukalo V. I. Pitaniye i pishchevyye otnosheniya nektona i nektobentosa v dal'nevostochnykh moryakh. Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006, 484 p.]
 12. Чучукало В. И., Надточий В. А., Кобликов В. Н., Борилко О. Ю. Питание и некоторые черты экологии массовых промысловых видов крабов в водах северо-западной части Японского моря в ранневесенний период // *Известия ТИНРО*. 2011. Т. 166. С. 123–137. [Chuchukalo V. I., Nadtochy V. A., Koblikov V. N., Borilko O. Yu. Feeding and some ecological features of mass commercial crab species from the northwestern Japan Sea in early spring. *Izvestiya TINRO*, 2011, vol. 166, pp. 123–137. (in Russ.)]
 13. Шорыгин А. А. Питание и пищевые отношения рыб Каспийского моря. Москва : Пищепромиздат, 1952. 200 с. [Shorygin A. A. Pitaniye i pishchevyye otnosheniya ryb Kaspiyskogo morya. Moscow: Pishchepromizdat, 1952. 200 p.]
 14. Cunningham D. T. A study of the food and feeding relationships of the Alaskan king crab *Paralithodes camtschatica*. Master thesis. State College, California, San Diego, 1969, 84 p.
 15. Julio H. Vinuesa, Martin A. Varisco, Pamela Balzi. Feeding strategy of early juvenile stages of the southern king crab *Lithodes santolla* in the San Jorge Gulf, Argentina. *Biologia Marina y Oceanografia*, 2013, vol. 48, no. 2, pp. 353–363.
 16. Lis L. Jørgensen, Igor Manushin, Jan H. Sundet, Sten-R. Birkely. The intentional introduction of the marine red king crab *Paralithodes camtschaticus* into the Southern Barents Sea. ICES. 2005. *The intentional introduction of the marine red king crab Paralithodes camtschaticus into the Southern Barents Sea. ICES Cooperative Research Report No. 277*, 18 p.
 17. Phillips A. C., Lauzier R. *Biological Background for the Development of a New Fishery for the Grooved Tanner Crab (Chionoecetes tanneri) off British Columbia* / Department of Fisheries and Oceans Canadian Stock Assessment Secretariat Research Document 97/148, 1997, 81 p.
 18. Stephen C. Jewett. Assessment of Red King Crabs Following Offshore Placer Gold Mining in Norton Sound. *Alaska Fishery Research Bulletin*, 1999, vol. 6, no. 1, pp. 1–18.
 19. Tarverdieva M. I., Zgurovski K. A. On food composition of the deep-water crab species *Lithodes aequispina* Benedict and *Chionoecetes tanneri* Rathbun in the Bering and Okhotsk seas. *Proceedings of the International King Crab Symposium*. Anchorage, 1985, pp. 319–329. (Alaska Sea Grant Report).

Nutrition and some features of ecology of golden king crab *Lithodes aequispinus* and triangle tanner crab *Chionoecetes angulatus* in the waters of the North-Western Kamchatka in autumn

V. I. Chuchukalo, V. A. Nadtochy, V. V. Napazakov, O. Yu. Borilko, S. A. Nuzhdenko

Pacific Scientific Research Institute of Fishery and Oceanography, Vladivostok, Russian Federation

E-mail: nva145@yandex.ru

The behavior of animals, their population, distribution, rate of growth and maturation are determined mostly by the nature of nutrition. That's why the knowledge of dietary habits and adaptations is necessary for a correct assessment of the food provision of animals, and it is an important link in the problem of population dynamics. This article is designated to fill data about golden king crab nutrition and to represent the first results of research of triangle tanner crab nutrition. The material for studying of food was the biological analysis of the gastrointestinal tract of 32 males of golden king crab and 143 males of triangle tanner crab obtained during a bottom trawl survey on the research vessel TINRO in the depth of 90–970 m in September and October 2012. The gastrointestinal tract was dissected and the food bolus of stomach and intestines was weighted, than the volumetric proportions of components were determined visually, the large fragments were weighted. The rate of occurrence of food objects, the prevalence rate and Froerman coefficient were also determined during analysis. Partial indices of stomach fullness were calculated as the percentage of each component in the food bolus. Partial indices of intestine fullness were not taken into consideration. The composition, distribution and quantitative characteristics of benthos in the areas of sampling were analyzed. An overall picture of the distribution of these crabs with indication of their maximum and average population density was submitted. It is noted that the basic food for golden king crab were the polychaete and brittle stars (33.2 and 32.1 % of the total mass respectively). The basic food for triangle tanner crab were the polychaete and molluscs (31.4 and 27.3 % respectively). The average fullness index was 15.5 and 20.9 ‰. It was concluded that both types of crabs are trophically associated with detrital network. Analysis of the data showed that food range of deep-sea crabs and offshore king crabs is determined by the composition of the benthic population in the habitat. It characterizes triangle tanner crab as the opportunistic omnivorous predator.

Keywords: North-Western Kamchatka, triangle tanner crab, golden king crab, diet, food web

Гаевская А. В. Мир паразитов человека. I. Трематоды и трематодозы пищевого происхождения. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2015. – 410 с. : ил. ; Библиогр. : 1550 назв.

В монографии впервые в русскоязычной литературе обобщена вся доступная информация о 129 видах трематод, принадлежащих к 57 родам из 25 семейств, чьё попадание к человеку связано с пищей. Приведены самые необходимые сведения о систематическом положении, морфологии, биологии, жизненном цикле, круге хозяев — промежуточных, дополнительных, окончательных, географическом распространении видов — возбудителей трематодозов человека, информация о случаях заражения людей, патогенезе, эпидемиологии и профилактике вызываемых ими заболеваний.

Для паразитологов, биологов, работников медицинских учреждений, санитарно-ветеринарных служб, рыбной, пищевой и туристической отрасли, аспирантов и студентов профильных институтов, а также всех любителей блюд из термически необработанных продуктов.

Желающие приобрести книгу могут обратиться по E-mail: ecosi@yandex.ru или непосредственно в издательство по адресу г. Севастополь, ул. Ленина, 28; телефон +7 (8692) 543146





К 145-ЛЕТИЮ СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ

УДК 574.5:061

**ВЛАДИМИР ЧЕРНЯВСКИЙ И ЧЁРНОЕ МОРЕ.
I. На берегах Крыма, Абхазии и Колхиды
(1866–1875)**

© 2016 г. **К. В. Русанов**

Харьков, Украина

E-mail: construsanov@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.03.2016 г. Принята к публикации 07.06.2016 г.

Имя Владимира Чернявского историки называют в ряду исследователей фауны беспозвоночных Чёрного моря во второй половине XIX века. Однако о жизни русского зоолога до сих пор известно мало; лишь немногие из публикаций Чернявского находятся сегодня в научном обороте. В настоящей работе показано, что В. Чернявский ещё студентом активно участвовал в исследованиях фауны беспозвоночных Чёрного моря. Он был лично знаком со многими учёными, определявшими основные идеи и направления этих исследований. В 1866–1875 гг. В. Чернявский работал в Крыму и в Сухуме, собирая и обрабатывая материалы по ракообразным, губкам, червям и др. для последующих обобщений.

Ключевые слова: Владимир Чернявский, Чёрное море, фауна беспозвоночных, история исследований

Имя Владимира Ивановича Чернявского упоминают все писавшие об истории исследований черноморской фауны беспозвоночных. Коллекции, собранные и обработанные в XIX в. этим учёным, и сегодня остаются предметом изучения [9]. Однако даже годы жизни зоолога (1846–1915) указываются предположительно, а библиография его трудов о ракообразных, губках и червях Чёрного моря далека от полноты: в единственном очерке о Чернявском [16] описана лишь его студенческая работа, все же достижения зоолога за последующие 20 лет бегло перечислены без ссылок на публикации. Цель настоящей работы — уточнить детали биографии учёного и дополнить библиографию его трудов. В качестве прижизненных источников использованы статьи и монографии В. Чернявского, протоколы заседаний съездов и научных обществ, в которых он участвовал, а также некоторые публикации других авторов.

Пишущие обходили В. И. Чернявского вниманием и при жизни. Когда его основные труды о беспозвоночных Чёрного моря уже были опубликованы, вышел справочник о русских зоологах [2], где не оказалось биографии учёного — только портрет (рис. 1).

Почти не помнили Чернявского и в его alma mater. Владимир окончил Харьковский университет по кафедре зоологии (см. ниже). К столетию университета был из-

дан юбилейный многотомник, где автор истории кафедры [10] П. Т. Степанов (1839–1908) назвал Чернявского в ряду «воспитанников факультета, заявивших о себе учёными трудами», но причислил его к *энтомологам*. Когда-то Степанов (с 1866 г. — доцент, с 1869 г. — профессор) учил этого воспитанника, сотрудничал с ним, занимаясь черноморской фауной, но вдруг забыл...

Впрочем, этому можно не удивляться. В. И. Чернявский не защитил диссертацию, не занимал должностей в университете, не выслужил ни чинов, ни званий — всего, что считается главным при оценке вклада в науку. Пока сверстники набирали материал для карьерного роста на комфортных биостанциях Европы, зоолог искал доказательства своих идей в России — на необжитых берегах неперспективного, по мнению большинства коллег, Чёрного моря.

Один из них, всего на год старший Владимира, в те годы писал: «Само по себе не подлежит сомнению для всякого знакомого с фауной Чёрного и Северного морей, что первая несравненно беднее последней» [3]. Этот коллега-зоолог, Илья Мечников, поступив в Харьковский университет, вскоре покинул его (за год до поступления Чернявского) и уехал на Запад.

Нет, молодой Владимир Чернявский был другим.

Жизнь Владимира Чернявского и сегодня — словно остров с берегами, в общих чертах описанными в лощиях, а в глубине — нехоженный. Хотя заглянуть в эту глубину не так уж трудно: достаточно взять в руки труды учёного и другие прижизненные первоисточники. На их страницах найдутся факты и даты жизни зоолога, детали его экспедиций, описания трудностей и счастливых находок. Здесь можно увидеть, как и когда рождались у В. И. Чернявского его оригинальные мысли, как воспринимались им теории современников, как эволюционировали за 20 лет его взгляды и стиль работы — от романтизма к реализму. Неожиданно окажется, что Владимир Иванович был связан со многими куда более известными, чем он, личностями, определявшими развитие зоологии Чёрного моря, и причастен к важнейшим событиям этого развития — был частью истории, а не её неразличимым фоном.



Рис. 1. Владимир Иванович Чернявский в Сухуме (фото сделано не позже первой половины 1890 г.). Источник — табл. XXVIII в [2]

Fig. 1. Vladimir Chernyavsky in Sukhum (the photo is made not later than in the first half of 1890). The source is table XXVIII in [2].

А ещё тексты В. И. Чернявского показывали, какими средствами и в каких условиях работали исследователи Чёрного моря, какими были взаимоотношения между ними, какие идеи тогда считались основополагающими, а какие факты — открытиями. Этот «аромат времени» ценен уже тем, что мотивы поступков понятнее, если известны обстоятельства жизни и работы.

Первая экспедиция на Чёрное море. Встреча с Н. Я. Данилевским. «Список студентов Императорского Харьковского университета на 1865/1866 академический год» [8] числит Владимира Чернявского, дворянского звания, православного вероисповедания, окончившего 3-ю Харьковскую гимназию, одним из 16 студентов, вступивших 07.09.1865 г. на 1-й курс естественного отделения физико-математического факультета.

Ещё гимназистом Владимир увлёкся миром водных беспозвоночных; позже он писал [12], что с 1864 г. собрал в окрестностях Харькова и заштатного города Мирополья (тогда — Курской губернии, сейчас — Сумской) на р. Псел значительное число форм из различных родов группы Oligochaeta, занимался коловратками и т. п. На первом курсе университета Чернявский, по совету профессора-зоолога А. Ф. Масловского, стал специализироваться на низших группах ракообразных. Летом 1866 г. Владимир отправился в первую экспедицию на Чёрное море. Её описание дано в работе [11].

В конце июля студент выехал на Южный берег Крыма через Перекоп и Симферополь, взяв с собой два микроскопа и до двух пудов литературы. Опыта у него ещё не было — многие книги оказались бесполезными; за трое суток сильной тряски перекладной развинтились линзы и микрометр микроскопа Гартнака и даже стёрлась краска на окуляре точного прибора.

Впервые увиденное в Алуште море поразило Владимира богатством жизни. *Medusa aurita* массами носилась у берега и везде встречалась на мокрых камешках после отхлынувшего прилива. Выброшенные альги (*водоросли* — К. Р.) были усеяны крошечными раковинками *Spirorbis pusilla* Rathke; большие, ветвистые *Cystoseira* несли гвоздеобразно сидящих небольших *Mytilus*. Прыгающие рачки *Orchestia* встречались в громадном числе, но студент не сохранил ни одного, надеясь встретить изобилие их и в Ялте. Однако там медуз и рачков не было...

В первые дни августа Чернявский блуждал напрасно по берегу Ялтинской бухты, переворачивая камни: попался лишь один экземпляр аннелиды *Spio nemertinaeformis* n. sp. Удача вернулась к студенту 5 августа, когда он отправился дальше, к рыболовному заводу. Здесь между большими камнями Владимир нашел немало проворных крабов *Pachygrapsus marmoratus*. Затем, сняв сапоги, засучив до коленей брюки и вооружившись Мюллеровской сеткой — кисейным сачком около 25 см в диаметре на медной проволоке, — он влез на ближайшую скалу, а по ней добрался до других, лежащих глубже и густо одетых кустистыми альгами *Cystoseira* и пластинчатоскомканными *Ulva*. Вода сачком между альгами и промывая в нём сорванные *Cystoseira* и *Ulva*, студент собирал в склянки рачков и червей.

Возвратившись домой, он выпустил первый научный улов в тарелку и замер, заворожённый зрелищем: многочисленные кристально прозрачные рачки с черными стебельчатыми глазами, извивающиеся при дотрагива-

нии, быстро плавали, изумительно похожие на пресноводных листоногих рачков *Branchipus* — это была *Siriella jaltensis* n. sp.; обнаружилась замечательная форма мизид, принадлежащая к тропическому роду и близкая к тихоокеанской *S. gracilis*, описанной американцем J. D. Dana. Внимание Чернявского привлекли также экземпляры *Praniza*, *Leptochelia edwardsii* (Kr.), *Paratanais savignyi* (Kr.) и зеленоватые циклопы *Harpacticus nikaensis fortior* Cls. Всё это были животные, ещё не найденные в Чёрном море! Из уже известных попались экземпляры *Palaemon squilla* (*P. elegans* Rathke) и *Cymodocea versicolor* (Rathke). Были там, конечно, рыбки (собачки, зеленушки, атеринки), а также nereиды, рачки *Amphithoe* и проч., но до них руки уже не дошли.

6 августа там же В. И. Чернявский нашёл *Naesea bicolor* и 2 экз. *Idotea tricuspidata*, а 7-го — *Idotea capito*, молодых *Eriphia spinifrons*, *Athanas nitescens* и замечательного *Virbius gracilis* (два последних — новые для фауны); от рыбаков он получил экземпляр рыбы *Callionymus* sp. (*haud festivus*), подаренный им затем Н. Я. Данилевскому и попавший в итоге в Зоологический музей Академии наук (ЗМ АН). Учёный же давал студенту пользоваться книгами Milne Edwards (*Histoire Naturelle des Crustacés*) и Rathke (*Beitrag z. Fauna der Krym*).

Николай Яковлевич Данилевский (1822–1885) был первой выдающейся личностью, встретившейся на пути Чернявского. Этот зоолог с 1853 г. работал в научных экспедициях, изучавших условия рыболовства от Каспия до Северного Ледовитого океана, сначала под руководством акад. К. Бэра, а затем возглавлял их. С 1863 до конца 1867 гг. Данилевский руководил экспедицией в Чёрном и Азовском морях, собрал здесь большие коллекции.

В середине августа 1866 г. студент возобновил поиски фауны у мыса св. Иоанна, где скалы громоздились в воде ещё в большем числе, нежели у завода, и встречались массы *Ulva* (ближе к берегу) и *Cystoseira* (поглубже; она одевала погружённые в воды камни густой шапкой). Мюллеровской сеткой Владимир добыл много рачков и червей. Разбирая дома наловленное, он встретил немало интересных экземпляров пелтидии *Alteutha typica* n. sp. Из аннелид его внимание привлекли *Ioida macrophthalmia* Ionst. var. и *Mastigonereis noctiluca* n. sp.; особенно поразило сильное свечение маленьких аннелид при свете лампы.

Затем были поездки в Алупку; при подъёме остатков потонувшего парохода коллекция студента обогатилась *Callianassa subterranea*, разьедающим дерево рачком *Chelura pontica* n. sp., *Arenicola cyaneus* n. sp., замечательным по меньшему числу жабр, по недоразвитию хвостовой части и по цвету, множеством *Teredo navalis*, двумя видами *Balanus*, *Saxicava*, губками *Reniera*.

В сентябре на море участились бури, делавшие экскурсии между скал невозможными. Мешали Чернявскому и язвы на ногах от долгого нахождения в воде. Но даже дома объекты исследований словно сами находили его. Сидя у окна, Владимир заметил, что два господина несут в тарел-

ке воды что-то синее и блестящее. Это приезжий аптекарь поймал в купальне у бульвара две *Rhizostoma cuvierii*, одну из них принёс на квартиру, полюбовался и решил пустить живую обратно в море. Перехваченный на полпути прекрасный экземпляр Чернявский подарил затем ЗМ АН.

Другими ялтинскими приобретениями сентября 1866 г. были *Melita palmata*, *Nicea istricea*, *Caprella danilevskii* n. sp., *Chiton* и морской *Enchythraeus jaltensis* n. sp. Во время бурь студент изучал Ялтинскую долину, где приобрёл экземпляр *Thelphusa fluviatilis*, бесчисленных в речках *Gammarus pulex* и *Planaria torva*. Самой интересной находкой была новая форма из морского рода *Jaera*, замечательная половыми различиями в устройстве брюшной дыхательной крышки. Это животное во множестве ползало по камням в струях Воронцовского водопада и в источнике садов Дерикоя.

В конце сентября Чернявский «охотился» уже в Балаклаве. Под полом деревянной английской пристани количество *Medusa aurita* было так невероятно громадно, что, зачерпывая здесь воду, он находил в банке почти одних медуз. Близ берега Владимир встретил два больших экземпляра *Rhizostoma cuvierii*, один из которых имел около полутора футов в диаметре, другой — около фута; ловцу едва удалось привлечь с помощью палки второе животное, упорно уплывавшее от берега. В тине на мелководье Чернявский поймал большого *Carcinus maenus* и *Xantho rivulosus*; они доехали живыми до Одессы и даже дальше: *Carcinus* жил ещё более трех суток, а *Xantho* — пять (почти до Екатеринослава). В балаклавской тине Владимир выкопал громадных *Nereis*, бледно-буроватых с красными продольными полосками.

Отправившись на лодке в Казачью бухту, он приобрёл разноцветных *Actinia zonata*, сидевших на камнях вместе с *Balanus improvisus*; тут же были *Cardium*, *Naesea bicolor* и др. А от смотрителя Чернявский получил чудовищную клешню *Eriphia spinifrons*, пойманного в пещере, куда въезжают на лодке. Съеденное животное было с тарелку величиною!

Поработать в Севастополе харьковчанин не смог: через час после его приезда сюда в порт зашел колёсный пароход «Аргонавт», направлявшийся в Одессу. И Владимир, вспомнив тряску перекладной, решил вернуться другим путём, более безопасным для собранных материалов, — через Южную Пальмиру, а затем вверх по Днепру.

В Харьков Владимир прибыл в октябре и взялся за обработку собранной коллекции, насчитывавшей 60 видов беспозвоночных животных, в том числе 35 ракообразных, из которых две трети были, по его мнению, новы для черноморской фауны. Профессор-зоолог А. В. Чернай (1821–1898) предоставил своему ученику «для пополнения сведений» коллекцию черноморских животных, привезенных в 1837 г. с Кавказа профессором И. А. Криницким (1797–1838).

Иван Андреевич Криницкий был для харьковских студентов-зоологов героической легендой: он отправился

в 1835 г. изучать природу бассейнов рек Кубани и Терека, где война и свирепая малярия ежегодно собирали десятки тысяч жертв. Профессор Криницкий тоже умер от лихорадки, но успел доставить в университет собранные коллекции беспозвоночных и других животных.

Работа с материалами мученика русской науки наварняка будила в юном зоологе мечты об исследовательском подвиге. Черноморское побережье Кавказа, только что очищенное от враждебных племен, оставалось во власти болотной лихорадки. От неё теперь реже умирали, но подхватить здесь малярию было так же легко, а избавиться от неё — так же трудно, как прежде.

Учась на втором курсе, В. И. Чернявский запланировал подготовить публикацию по результатам первой экспедиции и возобновить работу в Ялте уже в мае 1867 г. Однако студент столкнулся с серьёзными затруднениями: оказалось, что библиотека Харьковского университета в то время почти не располагала литературой по морской фауне беспозвоночных.

Не скупясь на затраты ради науки, Владимир заказывал нужные книги за границей, но медленность их доставки ломала его планы. Некоторые немецкие сочинения он получил в декабре, а такие важные книги, как «Британские сидячеглазые» Sp. Bate, Westwood и бельгийские «Crustacea» van Beneden, пришли лишь к лету 1867 г. «Обманчивое поджидание шведских монографий» задержало студента в Харькове до 4 июня, и поскольку при получении новых сочинений приходилось переделывать статью заново, Чернявский так её и не закончил.

Вторая экспедиция на Чёрное море. Участие в I Съезде русских естествоиспытателей. Крымская часть второй экспедиции В. И. Чернявского также описана в работе [11]. На этот раз Владимир ехал из Харькова через Таганрог. Ожидая там пароход, он собрал между камнями у берега значительное число *Gammarus poecilurus* («здешние экземпляры курчавы»), крупных *Lumbricina*, несколько экземпляров интересной формы, близкой к роду *Gammarus*, а также маленьких пиявок и моллюсков. У берега встречались *Rana viridis* и *Bombinator igneus*. В заливе жили, по словам жителей, речные раки, но попытки студента добыть их не увенчались успехом.

Принесли пользу науке и стоянки парохода в Керчи и в Феодосии. У берега Керченской бухты, на каменистом дне и между альгами, Чернявскому встретились разноцветные *Idotea tricuspidata* в невероятном количестве; множество *Gammarus poecilurus*, *Sphaeroma* и *Actinia mesembryanthemum*; несколько моллюсков и один громадный экземпляр *Orchestia mediterranea*.

Густыми альгами, покрытыми гнёздами рачков из семейства Corophiidae, поросли и столбы городской купальни. Наполнив банку массой этих рачков, Владимир заметил в ней виды *Amphithoe vaillantii* (преобладавший по количеству и по величине), *Podocerus oculus* sp. Bate, *Cerapus macrodactylus* D. var., *C. pugnax* D. var., *Dercothoe punctatus* и *Corophium bonellii*. Оба *Cerapus* показались студенту

близкими к видам, живущим в ост-индском море Сулу.

В Феодосии *Idotea tricuspidata* была не так изобильна, как в Керчи, и *Gammarus poecilurus* (странного зелёного цвета и весь маленький, хотя самки несли зрелые яйца в грудном мешке) превосходил её массой.

Наконец, 13 июня 1867 г. В. И. Чернявский прибыл в Ялту, где в течение недели разбирал таганрогские, керченские и феодосийские сборы, а также совершил поездку на водопад Учан-Су, оказавшуюся, однако, бесплодной: ожидаемой *Jaera* он здесь не нашёл.

До середины июля вода была так холодна, что не позволяла находиться в ней дольше 10–15 минут. Тем не менее студент возобновил поиск на точках 1866 г. — на скалах мыса св. Иоанна и у рыболовного завода. И снова каждый выход доставлял ему 2–5 новых форм.

Позже вода в Ялтинском заливе, наконец, согрелась; доселе многочисленная *Idotea tricuspidata* удалилась на глубину. Теперь «зоологические купанья» Владимира среди скал, покрытых альгами, растягивались на 2–4 часа, и в его коллекции появились *Stenorhynchus*, *Strauchia*, *Probolium*, *Phoxichilidium*, *Aeolis* (с *Tergipes*) и во множестве — *Lucernaria*, «не доказанная ещё и в Средиземном море».

Неподалеку, в Гурзуфском заливе, занимался драгированием вышеупомянутый доцент П. Т. Степанов, собравший там, по словам его бывшего студента [15], богатые коллекции простых и сложных асцидий, губок, интересную офиуру и формы аннелид, новые для Чёрного моря. Чернявский, однако, предпочёл сотрудничество с другими учёными.

Вместе с г. Мечниковым и проф. Ценковским (первый состоял доцентом Новороссийского университета, а второй собирался перейти из Одессы в Харьковский университет) он совершил три экскурсии на лодке на расстояние от 0.5 до 1 версты от берега. Студент хотел добыть пелагические формы Copepoda, Мечников — собрать личинок, а Ценковский — пелагических Protozoa. Плодами поездок стали: новая форма *Rostraria* (вид *R. hexapoda* n. sp.), образующая новый порядок Protopycnogonida; масса *Zoëa* краба *Carcinus maenas*, из Copepoda — *Pontella*, *Pontellina*, из Polyphemidae — роды *Evadne* (замечена впервые г. Мечниковым), *Podon*, *Pleopis*; личинки аннелиды *Spio nemertinaeformis* n. sp. Наконец — замеченные впервые также Мечниковым *Sagitta* и Appendicularia. А ещё будущий нобелиат презентовал студенту ктенофору *Cidippe* и найденную между губками *Reniera* новую форму пикногонид *Parachelia* n. g. (с видом *P. mecznikovii* n. sp.).

Самостоятельная аренда лодки (1.5–2.5 руб. в час с драгою) была слишком дорога для Чернявского, и он решил полнее исследовать прибрежную фауну. Но шёл август 1867 г.; начинались штормы, прекращавшие экскурсии, а фауна заметно обеднела — новые формы попадались по одной и не каждый день. И у Владимира возникла «мгновенная решимость немедленно познакомиться хотя

бы с Сухумом»; она привела его на борт колёсного парохода «Великая княгиня Ольга».

В трудах Чернявского нет описаний его первых сухумских экспедиций. Но результаты поездки 1867 г. нашли отражение в его трудах (см. ниже). Владимир поднимался в горы, где в сентябре нашёл в пресном водоёме на большой высоте форму морского рода *Janira*.

Между тем ему пора было возвращаться в Харьков: к зиме ещё предстояло подготовить доклад на I Съезд русских естествоиспытателей. Университетская кафедра зоологии помогала чем могла своему выдвиженцу. Доцент П. Т. Степанов вручил ему уникальную офиуру, добытую им при драгировании Гурзуфского залива (до тех пор никто не находил какую-либо форму Echinodermata на Чёрном море!) — для определения в Петербурге и последующей публикации. Профессор А. В. Чернай, у которого было своё сообщение «О беспозвоночных животных Харьковской губернии», опекал талантливого студента и в столице, где Чернявский спешно дорабатывал свой доклад.

Научный Петербург встретил молодого харьковчанина удивительно радушно. Академики Ф. Ф. Брандт (основатель и первый директор ЗМ АН) и А. А. Штраух (действующий директор) с редкой добротой и предупредительностью допустили Чернявского в богатую зоологическую библиотеку АН «без всякого ограничения места и времени». И. Г. Вознесенский, хранитель ЗМ, предоставил Чернявскому для просмотра коллекции рачков от Ратке, Криницкого, Нордмана; большую коллекцию, собранную в Крыму и в Одессе Кушакевичем; коллекцию животных Каспийского моря, собранную г. Гебелем, где встретились многочисленные *Mysis*, несколько видов *Corophium* и др.

Ф. Ф. Брандт любезно позволил воспользоваться разбором коллекции ракообразных, собранных им самим в Крыму и в Боржоми. Особенно интересны были гигантские *Carcinus maenus* и *Pachygrapsus marmoratus*, которые Чернявский считал, наряду с собственными гигантскими *Eriphia spinifrons* и видами *Orchestia*, аргументами против мнения проф. Вагнера об отсутствии в Чёрном море крупных форм беспозвоночных других морей. Наконец, он изучил в ЗМ коллекцию беспозвоночных, собранную Н. Я. Данилевским в Балаклавской, Феодосийской и др. бухтах Крыма.

I Съезд русских естествоиспытателей стартовал в конце декабря 1867 г. Присмотреть за подопечными приехал попечитель Харьковского учебного округа А. А. Воскресенский. Из протоколов заседаний по отделению зоологии [7] видно, что слово студенту Харьковского университета В. Чернявскому предоставлялось три раза. Сначала Владимир сообщил о четырёх видах *Orchestia*, найденных им в Чёрном море и связанных переходными формами (п. 5 протокола первого заседания 30.12.1867 г., с. 5), затем доложил о найденных им черноморских ракообразных из групп Cyclopoda и Phyllopoda (п. 7 того же протокола, с. 5).

А уже в новом году ([7], п. 6 протокола экстренного заседания отделения зоологии 02.01.1868 г., с. 9–10) студент, изложив результаты исследований Ратке, Нордмана, Кесслера и Вагнера в области беспозвоночных Чёрного моря, в частности ракообразных, сообщил о своих находках в Ялтинской и Сухумской бухтах. Докладчик собрал 112 видов ракообразных (из которых 88 новых для Чёрного моря), 5 видов паукообразных (Pycnogonida и Acarina), 12 видов водовращалок (Nemertinae, Rhabdocoela и Dendrocoela), 11 видов кольчатых червей (новых 8), 5 видов свободноживущих глистов (*Urolabea*), 4 вида бескишечных (в том числе *Cydidippe deusa*, *Lucernaria* и *Campanulata*) и 4 вида губок, ещё не находимых в Чёрном море. Им были найдены также 8 видов пресноводных раков, из которых 1 принадлежал к роду *Jaera*, а другой — к роду *Janira*, то есть к морским формам.

Теперь число известных видов беспозвоночных Чёрного моря, за исключением моллюсков, дошло до 186, из коих Чернявским собрано лично 168 (новых для Чёрного моря — 132).

В 1868 г увидели свет «Материалы для зоографии Понта» [11]. Первая печатная работа студента имела подзаголовок «Часть 1. Ракообразные животные Ялтинского залива», что подразумевало её расширение на другие области — географические и зоологические. Заслуживают цитирования следующие слова автора:

«Собранные мною 80 видов ракообразных, с несколькими разновидностями, принадлежат 58 родам, распределяющимся на 28 семейств. За исключением 6 пелагических видов из семейств Calanidae (1), Pontellidae (2) и Polyphemidae (3), взятых при поверхности моря вдали от берега, а также *Corophium bonellii* и *Orchestia mediterranea*, найденных в Керченском заливе, и *Chelura terebrans* из Алупки, — все остальные 71 вид, 50 родов из 24 семейств принадлежат к богатому населению двух групп больших камней, погруженных в воду на мысе св. Иоанна и у рыболовного завода в Ялте. Расстояние между этими пунктами не достигает и версты, ширина исследованного яруса — немногим более полудесятка саженей. Но и эти две полосы вполне исследованы лишь в удобных местах площадью не более 150 квадратных саженей — пространство, ничтожное в сравнении с величиною Чёрного моря. Притом они подвергались исследованию в течение семи недель лета 1867 г. <...>, так что можно предположить здесь впятеро более богатую фауну. Весеннее время было бы более благодарным для исследования такого каменистого и накаляемого побережья, каково здешнее.

Если беспристрастно сравнить указанную цифру разнообразия Crustacea на этом ничтожном клочке побережья с результатами многолетних розысканий van Beneden на бельгийских берегах искони богатого Северного моря <...>, то ясна вся несостоятельность мнения о бедности черноморской фауны. Я даже решаюсь утверждать, что фауна ракообразных целого бельгийского берега беднее

фауны ракообразных одного Ялтинского залива, что фауна группы свободноживущих Copepoda в Ялтинском заливе богаче, нежели у берегов Великобритании и Бельгии».

Конечно, сегодня, через полтора века, можно авторитетно констатировать, что на первоначальном этапе исследований фауны ракообразных неопознанные или ошибочно определённые виды часто описывались как новые, что создавало значительную путаницу. Не всегда бывал прав и увлечённый романтикой и патриотизмом открытый Владимир Чернявский. Профессора и академики бескорыстно помогали студенту; его работа, бо́льшая по объёму иных диссертаций, вышла отдельным изданием, а затем и в «Трудах» I съезда.

И. И. Мечников в «Трудах» I съезда отметил двоякими скромными замечаниями. Затем, дождавшись выхода из печати «Трудов» съезда, он опубликовал под инициалами М. И. отрицательную рецензию на это издание [3].

Экспедиции 1868 и 1869 гг. Критика первой работы. Летом 1868 г. В. И. Чернявский, окончив третий курс Харьковского университета, отправился, минуя Крым, на Черноморское побережье Кавказа. Вероятно, у него уже родилась мысль о создании там постоянной биостанции, и теперь Владимир хотел выбрать для неё место. Сначала он работал в Сухумской бухте, а к концу лета перебрался в Поти, чтобы исследовать фауну системы озера Палеостомии.

Всю зиму 1868–1869 гг. зоолог напряжённо работал в Харькове над подготовкой предполагавшегося второго выпуска «Материалов для зоографии Понта»; П. Т. Степанов любезно предложил ему для пополнения материалов своих губок, аннелид и многое другое. Несмотря на постоянные возвраты жестокой лихорадки, приобретённой им на Кавказе, Владимир успел к весне подробно разработать весь материал, долженствовавший войти в состав нового выпуска, а именно Protozoa, Coelenterata и в том числе 15 видов губок, Turbellaria, Annelida, из Echinodermata — Amphiuira, Rotatoria (1 вид), Pycnogonida (2 вида из 2 родов), морские Acarina, Molluscoidea и из простейших рыб — Amphioxus [15]. Оставалось переписать готовую работу, и Чернявский уехал 6 июня 1869 г. в Ялту, где прожил 2 месяца до начала II Съезда русских естествоиспытателей в Москве.

Но море, как всегда, отвлекло его от письменного стола: благодаря приобретённому навыку отыскивать прибрежных животных, Владимир был положительно завален редкими и интересными формами аннелид, турбеллярий, целентерат, морских паучков и т. д., из которых около 40 видов ещё не были описаны из Чёрного моря. Однако подготовленную к печати рукопись второй части своей «Зоографии» Чернявский на съезд так и не привёз.

Помешало ему в этом и появление весной 1869 г. статьи [3], подписанной М. И., имевшей целью продемонстрировать доказательно и полно научную несостоятельность докладов предыдущего съезда по отделению зоологии. Главной мишенью анонимный критик избрал со-

чинения профессора Кесслера «Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края» и студента Чернявского «Материалы для сравнительной зоографии Понта», по мнению М. И., далеко превосходившие объёмом, «раздумым» ради внешней представительности, богатство своего содержания.

Как считал аноним, в работе зоолога К. Ф. Кесслера среди редких фактов, интересных для географии и систематики животных, «на каждом шагу встречались неосуществленные претензии и напрасное витийство», а сочинение г. Чернявского поразило критика «напыщенностью своего громкого названия». Взглянем внимательнее на эту часть статьи [3].

М. И. упрекал Чернявского в том, что он не ссылается на «Моллера», восхваляя «достоинства класса ракообразных для решения некоторых вопросов о превращении видов», хотя тот несравненно основательнее разобрал сущность дела, нежели г. Чернявский. Раздражало критика и то, что студент длинно распространяется о своем путешествии, хотя «учёная статья — не путевые записки, и могла бы обойтись без никому не интересных подробностей о его личности».

Негодование у рецензента вызвали слова о том, что Ялтинский залив богаче фауной ракообразных, чем берега Великобритании и Бельгии. Немало ошибок автор «Зоографии Понта» допустил, по мнению М. И., из-за незнакомства с зарубежной литературой. Так, внутренний пластинчатый отросток на ногах *Podon mecznikowii*, который Чернявский «считает своим открытием и весьма этим гордится», был описан в работе Клауса (1864). Далее студент «вовсе игнорирует работы Леббока и Клаперада (*Lubbock* и *Clapared*. — К. Р.) о свободно живущих Copepoda, хотя он мог бы извлечь из них для себя полезные указания». Критик привел и другие примеры «неверности фактов, которых в действительности не существует»; их можно было бы избежать, «справившись с работами Лейкарта и Моллера».

Но главный повод был в другом [3]: «Недостатки «Материалов к зоографии» не были бы существенны, если бы автор не обнаруживал на каждом шагу самых педантических претензий, а относился бы к делу с должною скромностью. С такою, как г. Бобрецкий, в статье которого «Щетинконогие черви Севастопольской бухты» также попадают промахи, но на них смотришь иными глазами — ведь автор не высказывает намерений положить основание чьей бы то ни было генеалогии, а скромно описывает то, что видел и узнал из небогатых литературных источников».

Не забыл М. И. и статьи в «Трудах» г. Маркузена о черноморской фауне, которая «содержала беспорядочный перечень очень немногих, частью ещё не окончательно определённых форм, куда включены зачем-то и некоторые чисто пресноводные животные. <...> Всё это не помешало автору сделать очень смелое заключение о фауне Чёрного моря, которую он считает более сходной с фауной се-

верных морей, чем Средиземного моря. Этот вывод совершенно расходится с мнением г. Чернявского».

Ответ М. И. дал А. Н. Бекетов — в мае 1869 г., в столичной газете. Маститый ботаник защитил «Труды» и Чернявского лично от нападок. Нельзя не выразить удивления и сожаления, писал Бекетов [1], что нашёлся человек, который, скрываясь в тени и прибегая к софизмам, унизил первое энергическое проявление воссоединения учёных сил России. М. И. взялся за перо с единственной целью — уронить в глазах публики достоинство «Трудов съезда». Выбрав две зоологических статьи с массой новых научных данных, критик отыскал в них 4 маловажные ошибки. Один из порицаемых авторов неверно-де описывает трёх раков, а другой — одного червя (за что М. И. на трёх страницах злобствует на г. Кесслера? Весь шум поднят из-за червяка *Nais gigantea*), но аноним намекает, что и химики, и математики, и ботаники, и астрономы поместили в «Трудах» негодные работы. Это — следствие или расстройств мыслительной деятельности М. И., или недоброжелательства, доведённого до озлобления и самозабвения.

В письме ботаника рецензия М. И. несколько раз названа «памфлетом», состояние её автора — «ослеплением злобою»; есть там и намёк на сведение личных счётов. Опытный полемист легко отмёл нападки М. И. на работу студента-первокурсника. Если г. Чернявский приписывает себе открытие внутреннего пластинчатого отростка, уже описанного у Клауса, то тут дело в недосмотре; для зоологии же всё равно, кто открыл отросток. Аноним заявляет, что г. Чернявский неправильно приписал шесть пар ног двум найденным им ракообразным? Но сам М. И. не видел этих ракообразных, поэтому его доказательство недостаточно. Не доказывает критик ничем и своё мнение, что у *Sacculina* не существует отверстия полости тела. Так надо ли обращать внимание на голословные отрицания? Нет, больше оснований верить г. Чернявскому, нежели неизвестному М. И. Хорошо, что г. Чернявский описывает свои экскурсии в стране, богатой животными, но мало изученной: для его последователей эти практические указания весьма полезны.

И, наконец, самые важные строки письма [1], где А. Н. Бекетов продемонстрировал большую проницательность и выразил мнение подавляющего большинства коллег: «Господин Чернявский — студент, и эта первая его работа включает такую массу новых фактов, что без неё впредь не обойдётся ни один зоолог, которому придётся заниматься фауной Чёрного моря. (*Ботаник был прав: прошло полтора века, а «Зоографию Понта» до сих пор вспоминают.* — К. Р.). Сообразно ли злобно вливаться в молодого, начинающего учёного, который доказал блистательно свою любовь к науке, неутомимую деятельность и умение наблюдать? Не значит ли это бросаться ему под ноги с явным желанием остановить его при первых шагах? За что такая злоба, спрашиваешь себя невольно, припоминая таинственные буквы М. И. Зависть это или общее недобро-

желательство?»

Участие во II Съезде русских естествоиспытателей. На форум, проходивший в Москве в августе 1869 г., Владимир прибыл уже в статусе «бывшего студента Харьковского университета»; с ним были сотрудники последнего — доцент Г. Ф. Шперк (1845–1870), исследователь водорослей Чёрного моря, и консерватор зоологического кабинета К. К. Пенго (1841–1878), изучавший морских и пресноводных беспозвоночных.

Большую часть сборника трудов съезда по секциям зоологии, анатомии и физиологии занимали 12 докладов; первой стояла работа В. Н. Ульянина «Ресничные черви Севастопольской бухты (турбеллярии)». В. И. Чернявский доклад для печати не подал, но оставил след в протоколах заседаний зоологической секции съезда [6].

Прежде всего надо сказать, что он стал одним из «отцов-зачинателей» Севастопольской биологической станции (СБС). В протоколе заседания 23.08.1869 г. зафиксировано (п. 8), что «Н. Н. Миклуха-Маклай говорил об устройстве зоологических станций для приезжающих к морю натуралистов». Заседание секции 28.08.1869 г. председатель проф. Э. Э. Баллион открыл заявлением [6, с. XXIX]: «Ранее г. Миклуха-Маклай довел до сведения собрания, что стараниями его и доцента Иенского университета Дорна устроена зоологическая станция в Мессине, на которой каждый путешествующий зоолог может найти все существенные пособия, необходимые при изучении фауны Средиземного моря. <...> Не менее препятствий и затруднений встречает учёный, поставивший себе задачей изучить фауну морей, омывающих берега нашего обширного отечества. Для устранения по возможности затруднений изучения фауны русских морей весьма желательно, чтобы подобные зоологические станции были устроены на берегах морей Чёрного и Белого. Учреждение этих станций, мне кажется, не сопряжено с особенными затруднениями, если только русские зоологи окажут предприятию не только свое тёплое сочувствие, но и вещественное содействие.

Ввиду той пользы, которую могут принести зоологические станции, я предлагаю назначить комиссию из лиц, занимающихся изучением морских животных и бывавших на берегах Чёрного моря, и поручить комиссии: 1) избрать местность, наиболее удобную для учреждения станции; 2) составить список всех необходимых снарядов, как-то сетей, драг, сосудов и проч.; 3) обсудить, какими средствами поддерживать эти станции.

В члены этой комиссии я предлагаю проф. Кесслера, проф. Вагнера, проф. Богданова, акад. Овсянникова, г-д Зенгера, Ульянина и Чернявского <...>».

Сочленами В. И. Чернявского были видные учёные, но его вклад замечен в согласованном решении комиссии (п. 7 протокола заседания 29.08, с. XL):

«1) Комиссия видит возможность учредить на первое время две станции у Чёрного моря: одну в Севастополе, другую в Сухум-Кале. После того, как осуществляются две

первые, наиболее необходимые, может быть поднят вопрос о станциях у других русских морей, или на берегах Западной Европы, которые также желательны.

2) По мнению комиссии, предполагаемые станции должны быть снабжены снарядами для лова животных, посудой и в особенности библиотекой, преимущественно из периодических изданий по зоологии и сравнительной анатомии, каковы, например Troschel's Archiv, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie и др.

3) Для учреждения станций необходимо открыть подписку между членами съезда и обратиться к Морскому министерству с ходатайством о нравственном содействии этому предприятию. Средства, собранные подпиской, понадобятся главным образом для Севастопольской станции. Об осуществлении же станции в Сухум-Кале предлагает озаботиться член съезда В. И. Чернявский.

4) Заботы по осуществлению зоологических станций, подробное обсуждение средств и условий их существования, комиссия полагала бы просить принять на себя Императорское общество любителей естествознания (Санкт-Петербургское — К. Р.).

Члены, присутствующие в собрании, согласились с заключениями комиссии».

Но Владимир Иванович и как исследователь сообщил с трибуны немало новых фактов и идей. В протоколе восьмого заседания секции, где председательствовал проф. К. Ф. Кесслер (с. XLIII), отмечено, что В. И. Чернявский доложил о низших черноморских животных, которых собрал, считая несколько форм Руспogonida, Bryozoa и Tunicata, около 100 видов — преимущественно берегового яруса с глубиной 0–5 футов. Не касаясь корненожек, инфузорий, *Nocteluca miliaris*, докладчик остановился на исследованных им 14 видах кремнистых губок, принадлежащих к родам *Reniera*, *Esperia* и *Schmidtia*; большинство этих видов новы.

Подробное изучение строения скелета губок показало г. Чернявскому, что: 1) различные сорта кремнистых игл всегда незаметно переходят один в другой в одной и той же губке, в одном и том же экземпляре; 2) двойные асимметрические якоря, составляющие характерную принадлежность скелета в роде *Esperia*, встречаются и у некоторых черноморских *Reniera*; 3) черноморские *Reniera* обнаружили гораздо большее разнообразие сортов игл, нежели все известные виды; 4) градационное осложнение скелета в ряду черноморских *Reniera* тесно примыкает к простейшей организации некоторых черноморских *Esperia*: характерное для *Esperia* соединение кремнистых игл в сеткообразно-анастомозирующие нити едва возникает, и вся паренхима не отличается строением от предшествующих *Reniera*; только у высших черноморских *Esperia* сплывание игл в нити распространяется и на всю паренхиму губок.

Из этой изменчивости докладчик заключал, что тесное соотношение черноморских *Reniera* и *Esperia*, указывая на их генетическую связь, делает излишним тот околь-

ный путь, которым, по мнению О. Schmidt, из рода *Reniera*, корня всех средиземноморских кремнистых губок, через посредство рода *Muxilla* развился сперва род *Desmacidon*, а из последнего произошел уже род *Esperia* с асимметрическими якорями. Постепенное осложнение организации в одном ряду форм из двух родов, относящихся, по О. Schmidt, к двум семействам генетического древа средиземноморских губок, говорило, по словам В. И. Чернявского, о недолговечности резких разделений там, где организация движется медленно, без скачков. В докладе много внимания было уделено не только строению, но и предполагаемому процессу возникновения и развития кремнистых игл губок.

Особо отметил докладчик губку, найденную в Гурзуфе (разновидность адриатической *Reniera alba*): она представляла собой трубку, сидящую нижним слепым концом на раковине моллюска. Верхнее отверстие трубки было аналогично рту полипов, а внутренняя полость во всю длину трубки — их желудочной полости, как у *Guancha blanca* Миклухо-Маклая.

Из «желудочных животных» Чернявским были найдены 3 актинии, 2 *Lucernaria*; в громадном числе у берега Сухума встречались гидромедузы из родов *Eudendrium*, *Campanularia*, *Sertularia*, *Plumularia*, *Aglaophenia*. В Ялтинском заливе встречались медузы *Oceania*, *Sarsia* и т. д. *Medusa aurita* по краевым тельцам отлична от балтийской тем, что имеет особый мерцательный мешочек, открывающийся отверстием наружу. Черноморскую офиуру следовало, по мнению Чернявского, принять за новый вид *Amphiura* (*A. stepanovii* Czern.).

Чёрное море, утверждал докладчик, весьма богато червьями: в Ялтинском заливе и Сухумской бухте им определено около 60 видов, в том числе до 40 аннелид, из которых замечательны *Sacconereis*, *Grubia fusifera* Qtrf., особая *Pectinaria*, *Glycera*, особая *Podarke* и большое разнообразие различных nereid. Из *Acarina* замечателен *Halacarus rhodostygma*: его разновидности в Чёрном море, ялтинская и сухумская, соответственно географическому удалению приобретают всё новые и новые отклонения, сохраняя и прежде приобретённые.

Начатые исследования по черноморским губкам и червям имели последствием солидные монографии В. И. Чернявского, а результаты изучения фауны системы озера Палеостомы привели его к новым идеям. Зоолог, как и ожидал, нашел здесь в 1868 г. остатки черноморских животных: *Palaemon squilla*, *Podopsis pontica* n. sp., *Orchestia montagui*, *Talitrus saltatum*, *Gammarus poecilurus*, *Corophium bidentatum* n. sp., *Enchytraeus jaltensis* n. sp., *Nereis*; кроме того, также морских *Balanus*, особую форму немертины из невооруженно-хоботочных; *Cordylophora mingrellica*, в устройстве полипняка совершенно сходную с пресноводной английской *C. lacustris* и с *C. albicola*, найденную Киршенпауэром в устье Эльбы. Вода в озере была пресная, солёная же изредка примешивалась из моря при нагонном ветре, но пресноводных животных там жило менее,

нежели морских. Между последними в Палеостоми встречались: *Mugil*, *Triygon*, *Engraulis*, по словам рыбаков — игла, горбыль, морской язык и весною сельдь. Морские свиньи (*Delphinus*) были в озере весьма обыкновенны.

Теперь, в 1869 г., зоолог напомнил коллегам, что от Палеостоми озёра и болота тянутся к горам русской Армении, где имеется новая цепь озёр, стоящая в связи с озёрами турецкой Армении. Многие из них были солёными, и Чернявский предлагал поискать во всех этих водоёмах «морские остатки». Он полагал, что в прошлом Чёрное море имело прямую связь с Индийским и Тихим океанами и следы этой связи будто бы сохранились. И не только ископаемые — диллювиальные пласты с *Mytilis polymorphus* на высоте 6 тыс. футов близ Эрзерума; миоценовые морские осадки на высоте 7–8 тыс. футов в узле Тавра и Загроса, богатство которых морскими ежами и мшанками указывает на бывшее там море; миоценовые морские осадки на высоте 12 тыс. футов близ озера Урмии. Докладчик указал на наличие в Чёрном море ост-индских и тихоокеанских форм *Cerapus* (особенно же *Siriella*), некоторых водорослей далёких океанов, не обитающих в Средиземном море.

После съезда Чернявскому пора было спешить в Харьков, чтобы защитить, наконец, диссертацию, стать полноправным членом академической корпорации, включиться в учебный процесс. Но... из Москвы Владимир Иванович отправился не в стены alma mater, а в библиотеку ЗМ АН [15]. Здесь Чернявский заканчивал обработку материалов, собранных летом в Ялте. Когда он ближе к холодам приехал в Харьков, вернулись и приступы лихорадки. Опасаясь развития её последствий, донимавших его здесь всю предыдущую зиму, молодой зоолог уехал в Ялту. Там он надеялся за зиму переписать набело свою работу. Но эти надежды не оправдались.

Экспедиция 1870 г. Перебазирование в Сухум и расширение тематики исследований. Именитые коллеги из добрых побуждений и в Ялте не оставляли В. И. Чернявского своими заботами. Так, проф. А. О. Ковалевский переслал ему сюда 5 баночек с ракообразными и червями (вместе с водорослями или грунтом), привезёнными с Каспия [13].

Плюс к тому Ялта и зимою оказалась «пунктом, богатым в зоологическом отношении». В конце февраля и в марте, когда ловилась камбала, Чернявский был завален массой нового материала: целентерат, аннелид, ракообразных, рыб и т. д. Зоолог не успевал разбирать до поздней ночи то, что получал утром от нескольких деятельных мальчиков, с которыми вошел в соглашение: они пересматривали все закоулки на дне лодок и сети после каждой ловли камбалы. Этот способ получения морских беспозвоночных оказался дешевле многих других!

За живой работой на море лихорадка прошла, и весной 1870 г. Чернявский отправился в Абхазию, обременённый новым богатым материалом, требовавшим времени для обработки. В Сухуме зоолог опять увлёкся разно-

образием животных форм, которыми здесь ещё никто не занимался; у него не нашлось и минуты для разбора коллекций губок, собранных по дороге в Новороссийске (апрель 1870 г.) благодаря волнению, выкидывавшему на берег множество прекрасных экземпляров из родов *Esperia*, *Schmidtia*, *Protoschmidtia*, *Pellina*, *Reniera* и др.

К зиме 1870–1871 гг. В. И. Чернявский вернулся в Харьков, где состоял действительным членом Общества испытателей природы при университете. Протоколы заседаний Общества [5] свидетельствуют, что зоолог иногда лично присутствовал там. Например, 23.12.1870 г. он запросил разрешение на «право постоянной стрельбы с научною целью» в Абхазии.

Более интересен факт участия Владимира Ивановича в судьбе будущей заведующей СБС. В протоколе № 2 заседания Общества испытателей природы при Императорском Харьковском университете 15 февраля 1871 г. имеется пункт 9: «Господа А. В. Чернай, В. И. Чернявский и П. Т. Степанов сделали предложение: «Г-жа Переяславцева постоянно оказывает сочувствие к учёной деятельности нашего Общества и подтвердила это принесением в дар коллекции чешуекрылых, собранных в Воронежской губернии и ею определённых. Сверх того, она намерена представить в Общество новые наблюдения, касающиеся низших животных. Это даёт нам достаточный повод предложить С. М. Переяславцеву в члены-сотрудники Общества».

На заседании 15 марта того же года, где В. И. Чернявский присутствовал лично, С. М. Переяславцева была избрана баллотировкою в число членов-сотрудников Общества (п. 24 протокола № 3). Так она получила путёвку в научную жизнь.

Сам же Чернявский так и не вписался в академическую карьеру. Диссертацию он, похоже, и не начинал, а первая часть «Зоографии Понта» девять лет оставалась его единственной публикацией!

Летом 1871 г. В. И. Чернявский отправился в Сухум, где стал владельцем земельного участка и построил на нём дачу. Как свидетельствует его более поздняя статья [14], зиму 1871–1872 гг. Владимир Иванович провёл уже здесь, устраивая на участке сад и огород.

Зоолог умолчал о том, каким образом он получил участок над городом, на горе Самато, позже получившей название «гора Чернявского». Улица Чернявского есть там и сегодня, а на ней двухэтажный дом № 7, построенный учёным (см. ч. III). Но этот особняк, сгоревший в 2012 г. и затем восстановленный властями Абхазии, — не та первая дача, где Чернявский жил в 1870-е гг.

Участок Владимира Ивановича находился выше других на г. Самато. Господствующее положение дачи Чернявского засвидетельствовал Р. А. Прендель (1851–1904), лаборант кафедры минералогии Новороссийского университета, побывавший в Сухуме летом 1878 г. (рис. 22).

По словам В. И. Чернявского [14], его участок находился на высоте 500–600 футов, на южном склоне горы,

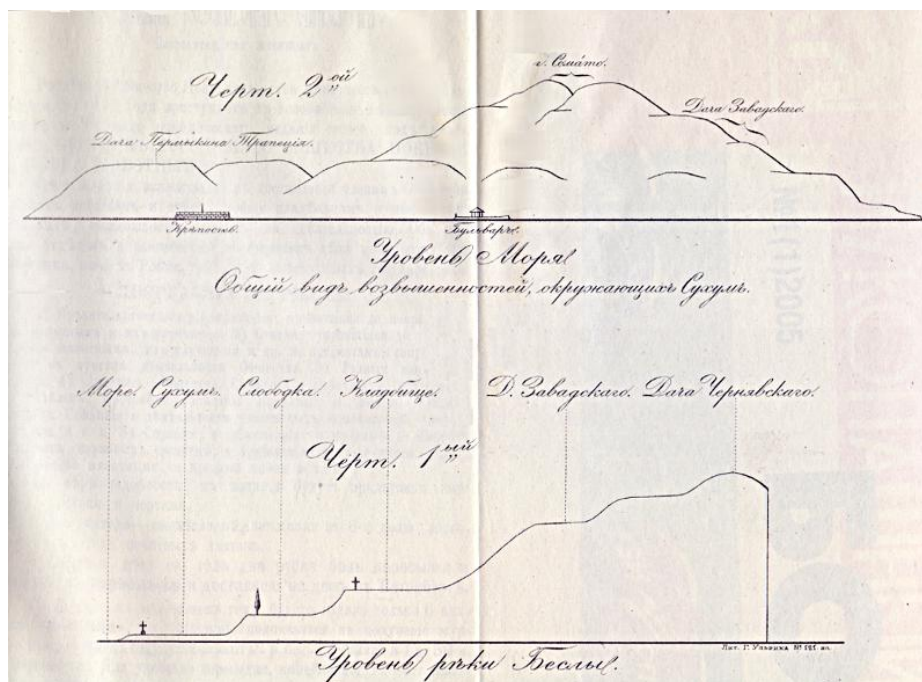


Рис. 2. Схема системы террас, опоясывающих Сухум [4]:верху — общий вид на город со стороны моря; внизу — профиль той части горы Самато, которая обращена к морю

Fig. 2. Outline of the system of terraces, encircling Sukhum [4]: top — general view of the city from the sea; below — the profile of the Samato mountain part, faced to the sea

но занимал и тенистое ущелье. Вероятно, зоолог получил землю в рамках программы оздоровления Сухума, состоявшей в «разделении ближайших окрестностей города на санитарные участки и раздаче их желающим для обработки и культуры, взамен диких, поросших непроницаемым кустарником, сырых и болотистых мест».

Ближайшим соседом Чернявского был полковник (позже — генерал-майор) Ф. А. Завадский. Опубликованные в 1867–1882 гг. статьи Завадского «Абхазия и Цебельда», «К вопросу о дороге в Абхазию», «О садоводстве в Абхазии» историки вспоминают и сегодня. Возможно, он и обратил внимание Чернявского на своеобразие края.

Другим соседом Чернявского по участку был некто Бобоедов, вошедший в историю Сухума как владелец прекрасного сада. Так что Владимир Иванович не являлся, как иногда пишут, единоличным владельцем г. Самато, вырубившим на ней весь лес. Но со временем, в годы курортного бума, сухумский участок Чернявского покрылся многими особняками (см. ч. III). Можно не сомневаться, что зоолог распродал его по частям под дачную застройку.

Пока же Владимир Иванович очистил участок от зарослей, оставив лишь часть деревьев. Здесь он, покупая саженцы и семена, выращивал много культурных растений от репы, редьки, огурцов, моркови, картошки и кукурузы до грецких орехов, миндаля, персиков, лимонов, апельсинов, эвкалиптов и бананов [14]. Сад и огород доставляли учёному продукты питания. Вместе с тем зоолог характе-

ризовал свою агрономическую деятельность и как научный эксперимент (см. ч. II).

Однако вряд ли можно считать всё это реализацией обнародованного в 1869 г. проекта Сухумской биостанции. Нет данных о том, что к Чернявскому сюда приезжали работать биологи, как они приезжали на СБС. Самому Владимиру Ивановичу не мешала удалённость дачи от моря, и он до лета 1876 г. включительно продолжал свои исследования морской фауны. Но своя лодка у него так и не появилась, как и драга, хотя зоолог был, по косвенным признакам, человеком не бедным.

В сухумском уединении В. И. Чернявский готовил к печати целую серию трудов, с тем чтобы со временем вернуться на всероссийскую арену. Но к середине 1870-х гг. стали заметны первые признаки его усталости от ракообразных, губок и червей. У зоолога появился интерес к археологическим раскопкам на суше и под водой, к этнографии, к истории Абхазии и т. п. предметам, далёким от беспозвоночных Чёрного моря.

Первый, романтический период жизни Владимира Ивановича в науке, отмеченный безоглядной влюблённостью в зоографию Понта, подошел к концу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бекетов А. По поводу критики «Трудов I съезда русских естествоиспытателей», помещенной в «Отечественных записках» (1869 г., апрель) // *Санкт-Петербургские ведомости*. 1869. № 122 (5 мая).

- С. 2–3. [Beketov A. Po povodu kritiki «Trudov I s'ezda russkikh estestvoispytatelei», pomeshchennoi v «Otechestvennykh zapiskakh» (1869 g., aprel'). *Sankt-Peterburgskie vedomosti*, 1869, no. 122 (5 May), pp. 2–3.]
2. Богданов А. *Материалы для истории научной и прикладной деятельности в России по зоологии и соприкасающимся с нею отраслям знания, преимущественно за последнее тридцатипятилетие (1850–1888 г.)*. Т. 3. — Москва : Типо-литография Товарищества И. Н. Кушнерев и Ко, 1891. 311 с. : 13 вклеек с портр. (Известия Императорского общества любителей естествознания, антропологии и этнографии, состоящего при Императорском Московском университете. Т. 70. Труды зоологического отделения общества. Т. 6). [Bogdanov A. *Materialy dlya istorii nauchnoi i prikladnoi deyatel'nosti v Rossii po zoologii i soprikasayushchimsya s neyu otraslyam znaniya, preimushchestvenno za poslednee tridsatipyatiletie (1850–1888 g.)*. Vol. 3. — Moscow: Tipo-litografiya Tovarishchestva I. N. Kushnerev i Ko, 1891, 311 p.: 13 vkleek s portretami (Izvestiya Imperatorskogo obshchestva lyubitelei estestvoznaniya, antropologii i etnografii, sostoyashchego pri Imperatorskom Moskovskom universitete. Vol. 70. Trudy zoologicheskogo otdeleniya obshchestva. Vol. 6).]
 3. М. И. Труды Первого съезда русских естествоиспытателей в Санкт-Петербурге, происходившего с 28 декабря 1867 г. по 4 января 1868 г. // *Отечественные записки*. 1869. № 4 (апрель). С. 244–255. [M. I. Trudy Pervogo s'ezda russkikh estestvoispytatelei v Sankt-Peterburge, proiskhodivshogo s 28 dekabrya 1867 g. po 4 yanvarya 1868 g. *Otechestvennye zapiski*, 1869, no. 4 (April), pp. 244–255.]
 4. Прендель Р. А. Отчет о результатах экскурсии, произведенной летом 1878 г. по прибрежной полосе Абхазии и Черноморского округа // *Записки Новороссийского общества естествоиспытателей*. 1879. Т. 5, вып. 2. С. 1–9. [Prendel' R. A. Otchet o rezul'tatakh ekskursii, proizvedennoi letom 1878 g. po pribrezhnoi polose Abkhazii i Chernomorskogo okruga // *Zapiski Novorossiiskogo obshchestva estestvoispytatelei*, 1879, vol. 5, iss. 2, pp. 1–9.]
 5. *Протоколы заседаний Общества испытателей природы при Императорском Харьковском университете*. Харьков, 1870. 29 с. ; *Протоколы заседаний Общества испытателей природы при Императорском Харьковском университете во второе полугодие 1870 года*. Харьков, 1871. 74 с. ; *Протоколы заседаний Общества испытателей природы при Императорском Харьковском университете на первое полугодие 1871 года*. Харьков, 1871. 47 с. [Protokoly zasedanii Obshchestva ispytatelei prirody pri Imperatorskom Khar'kovskom universitete. Khar'kov, 1870. 29 p.; Protokoly zasedanii Obshchestva ispytatelei prirody pri Imperatorskom Khar'kovskom universitete vo vtoroe polugodie 1870 goda. Khar'kov, 1871, 74 p.; Protokoly zasedanii Obshchestva ispytatelei prirody pri Imperatorskom Khar'kovskom universitete na pervoe polugodie 1871 goda. Khar'kov, 1871, 47 p.]
 6. *Протоколы заседаний отделений // Труды Второго съезда русских естествоиспытателей в Москве, происходившего с 20-го по 30-е августа 1869 г. Часть II. Труды Второго съезда русских естествоиспытателей по отделам зоологии, анатомии и физиологии / под ред. проф. А. П. Богданова, Н. К. Зенгера*. Москва : Университетская типография Катков и Ко на Страстном бульваре, 1870. С. 5–54. [Protokoly zasedanii otdelenii. In: *Trudy Vtorogo s'ezda russkikh estestvoispytatelei v Moskve, proiskhodivshogo s 20-go po 30-e avgusta 1869 g. Chast' II. Trudy Vtorogo s'ezda russkikh estestvoispytatelei po otdelam zoologii, anatomii i fiziologii*. A. P. Bogdanova, N. K. Zengera (Eds.). Moscow: Universitetskaya tipografiya Katkov i Ko na Strastnom bul'vare, 1870, pp. 5–54.]
 7. *Протоколы заседаний по отделению зоологии // Труды Первого съезда русских естествоиспытателей в Санкт-Петербурге, происходившего с 28 декабря 1867 г. по 4 января 1868 г. Т. 2: Труды первого съезда русских естествоиспытателей по отделению зоологии / под ред. К. Кесслера*. СПб. : Типография Императорской Академии наук, 1868. С. 3–16. [Protokoly zasedanii po otdeleniyu zoologii. In: *Trudy Pervogo s'ezda russkikh estestvoispytatelei v Sankt-Peterburge, proiskhodivshogo s 28 dekabrya 1867 g. po 4 yanvarya 1868 g. Vol. 2: Trudy pervogo s'ezda russkikh estestvoispytatelei po otdeleniyu zoologii*. K. Kessler (Ed.). SPb.: Tipografiya Imperatorskoi Akademii nauk, 1868, pp. 3–16.]
 8. *Список студентов и допущенных к слушанию лекций Императорского Харьковского университета на 1865/1866 академический год*. Харьков : Университетская типография, 1865. 56 с. [Spisok studentov i dopushchennykh k slushaniyu lektzii Imperatorskogo Khar'kovskogo universiteta na 1865/1866 akademicheskii god. Khar'kov: Universitetskaya tipografiya, 1865, 56 p.]
 9. Спиридонов В. А., Петряшев В. В. Сборы и типовые коллекции черноморских Crustacea Decapoda М. Г. Ратке, А. Ф. Брандта и В. И. Чернявского в Зоологическом институте РАН: их сохранность и значение для исследования биологического разнообразия европейских морей // *Зоологические коллекции в России в XVIII–XXI веках. Научный и социально-политический контекст / ред.-сост. Н. В. Слепкова*. СПб : СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2012. С. 97–116. [Spiridonov V. A., Petryashev V. V. Sborny i tipovye kolleksii chernomorskikh Crustacea Decapoda M. G. Ratke, A. F. Brandta i V. I. Chernyavskogo v Zoologicheskome institute RAN: ikh sokhrannost' i znachenie dlya issledovaniya biologicheskogo raznoobraziya evropeiskikh morei. In: *Zoologicheskie kolleksii v Rossii v XVIII–XXI vekakh. Nauchnyi i*

- sotsial'no-politicheskii kontekst. N. V. Slepko (Ed.). SPb: SPbGETU «LETI», 2012, pp. 97–116.]
10. Степанов П. Т. Кафедра зоологии // *Физико-математический факультет Императорского Харьковского университета за первые 100 лет его существования (1805–1905). II. Очерки кафедр физико-математического факультета в связи с состоящими при них учебно-вспомогательными учреждениями*. Харьков : Типография Адольфа Дарре, 1908. С. 321–328. [Stepanov P. T. Kafedra zoologii. In: *Fiziko-matematicheskii fakul'tet Imperatorskogo Khar'kovskogo universiteta za pervye 100 let ego sushchestvovaniya (1805–1905). II. Ocherki kafedr fiziko-matematicheskogo fakul'teta v svyazi s sostoyashchimi pri nikh uchebno-vspomogatel'nyimi uchrezhdeniyami*. Khar'kov: Tipografiya Adol'fa Darre, 1908, pp. 321–328.]
 11. Чернявский В. *Материалы для сравнительной зоографии Понта, долженствующие послужить основанием для «генеалогии ракообразных»* = *Materialia ad Zoographiam Ponticam Comparatam*. Вып. I. — СПб. : Типография Императорской Академии наук, 1868. 120 с. [Chernyavskii V. *Materialy dlya sravnitel'noi zoografii Ponta, dolzhenstvuyushchie posluzhit' osnovaniem dlya «genealogii rakoobraznykh»* = *Materialia ad Zoographiam Ponticam Comparatam*. Iss. I. — SPb.: Tipografiya Imperatorskoi Akademii nauk, 1868, 120 p.]
 12. Чернявский В. И. *Материалы для сравнительной зоографии Понта* = *Materialia ad Zoographiam Ponticam Comparatam*. Вып. 3: Черви // *Bulletin Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. 1881. Т. 55, № 4. Р. 213–363. [Chernyavskii V. I. *Materialy dlya sravnitel'noi zoografii Ponta* = *Materialia ad Zoographiam Ponticam Comparatam*. Iss. 3: Chervi. *Bulletin Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 1881, 1880, vol. 55, no. 4, pp. 213–363. (in Russ.)]
 13. Чернявский В. И. *Монография мизид, преимущественно Российской Империи*. Вып. 1 // *Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей*. 1882. Т. 12, вып. 2. Приложение. С. 1–170. [Chernyavskii V. I. *Monografiya mizid, preimushchestvenno Rossiiskoi Imperii*. Iss. 1. *Trudy Sankt-Peterburgskogo obshchestva estestvoispytatelei*, 1882, vol. 12, iss. 2. Prilozhenie, pp. 1–170.]
 14. Чернявский В. И. *Периодические явления в жизни растений позднюю осень, зимою и весною в Сухуме* // *Известия Кавказского отдела Императорского Русского географического общества*. 1879–1881. Т. 6. С. 69–87. [Chernyavskii V. I. *Periodicheskie yavleniya v zhizni rastenii pozdneyu osen'yu, zimoi i vesnoyu v Sukhume*. *Izvestiya Kavkazskogo otdela Imperatorskogo geograficheskogo obshchestva*, 1879–1881, vol. 6, pp. 69–87.]
 15. Чернявский В. *Прибрежные губки Черного и Каспийского морей. Предварительное исследование* = *Spongiae littorales Pontis Euxini et maris Caspii*. Москва: Университетская типография М. Каткова. 1880. 155 с. [Chernyavskii V. *Pribrezhnye gubki Chernogo i Kaspiiskogo morei. Predvaritel'noe issledovanie* = *Spongiae littorales Pontis Euxini et maris Caspii*. Moscow: Universitetskaya tipografiya M. Katkova, 1880, 155 p.]
 16. Шадрин Н. В. Чернявский Владимир Иванович // *Очерки истории Севастопольской биологической станции — Института биологии южных морей НАН Украины*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 236–238. [Shadrin N. V. Chernyavskii Vladimir Ivanovich. In: *Ocherki istorii Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii — Instituta biologii yuzhnykh morei NAN Ukrainy*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2011, pp. 236–238.]

Vladimir Chernyavsky and the Black Sea.

I. On the shores of Crimea, Abkhazia and the Colchis (1866–1875)

K. V. Rusanov

Kharkov, Ukraine

E-mail: construsanov@yandex.ru

Historians name Vladimir Chernyavsky among the researchers of the invertebrate fauna of the Black Sea of the second half of the nineteenth century. However we still know practically nothing about the life of this Russian zoologist; only some publications of Chernyavsky are used nowadays in the scientific revolution. The purpose of this work is to clarify the details of the biography of the scientist and to supplement the bibliography of his writings. In the lifetime sources articles and monographs by V. Chernyavsky, reports of congresses and meetings of scientific societies in which he has participated were used, as well as some publications of other authors. Special attention in the article is given to research and historical context in which zoologist has worked. The article shows that Chernyavsky became an active participant of studies of the invertebrate fauna of the Black Sea when he was a student — in the late 1860s and in the first half of the 1870s. He was personally acquainted with many scientists, who have established basic ideas and directions of these studies. In 1866–1875 V. Chernyavsky worked in Crimea and in Sukhum, collecting and processing materials on the crustaceans, sponges, worms, etc. for subsequent generalizations.

Keywords: Vladimir Chernyavsky, Black Sea, invertebrate fauna, history of research

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

**ЮБИЛЕЙ ИЗВЕСТНОГО ЗООПЛАНКТОНОЛОГА
АЛЕКСАНДРЫ АЛЕКСАНДРОВНЫ ШМЕЛЁВОЙ**

© 2016 г. А. Д. Губанова канд. биол. наук., вед. н. с.

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

E-mail: adgubanova@gmail.com

Поступила в редакцию 20.05.2016 г. Принята к публикации 07.06.2016 г.

В этом году выдающийся систематик-зоопланктонолог Александра Александровна Шмелёва отметила 90-летний юбилей. Значительный вклад был внесён Александрой Александровной в изучение зоопланктона Средиземного моря и Мирового океана. Ею был зарегистрирован большой список организмов, ранее не отмеченных здесь (около 100 видов), и найдено и описано 43 новых для науки вида копепод. Эти открытия и углублённая разработка систематики двух родов копепод сделали её одним из наиболее известных специалистов по систематике копепод в мире. Её работы являются классическим и не теряют актуальности со временем.

Ключевые слова: Александра Александровна Шмелёва, зоопланктон, копеподы, систематика



Весной 2016 года выдающийся систематик-зоопланктонолог Александра Александровна Шмелёва отметила 90-летний юбилей. Она родилась в Томске 17 мая 1926 г. в семье военнослужащего. В 1949 г. окончила Одесский государственный университет им. И. И. Мечникова и поступила на работу в Одесский медицинский институт, где работала ассистентом кафедры гистологии до декабря 1954 г. После переезда в Керчь занимала с января 1955 г. должность младшего научного сотрудника в Азово-Черноморском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии. В декабре 1957 г. Александра Александровна поступила в аспирантуру Севастопольской биологической станции им. А. О. Кова-

левского по специальности «гидробиология». С тех пор её работа и жизнь были связаны с Институтом биологии южных морей, который был организован на базе СБС в 1963 г.

В Институте всё сложилось для неё самым благоприятным образом. Захватывающие исследования, творческий коллектив, увлекательные морские экспедиции и, самое главное, работа под руководством замечательного человека и выдающегося учёного, члена-корреспондента АН УССР и директора СБС и ИнБЮМ Владимира Алексеевича Водяницкого способствовали раскрытию её способностей и талантов. Александра Александровна всегда вспоминала Владимира Алексеевича с любовью, уважением и благодарностью. Его именем она назвала одну из открытий ею копепод: *Oncaea vodjanitskii* Shmeleva & Delalo, 1965.

В период учёбы в аспирантуре она приняла участие в научно-исследовательской экспедиции АзЧерНИРО в Адриатическое море, где собрала обширный материал по зоопланктону. Большая и кропотливая работа была выполнена ею при анализе этого материала, в частности при определении средних весов видов зоопланктона и стадий их развития. Результаты этой работы были опубликованы не только в нашей стране, но и за рубежом, послужив необходимой основой для количественно-экологического изучения планктонных сообществ.

После окончания аспирантуры А. А. Шмелёва продол-

жила исследования зоопланктона Мирового океана. Уже в аспирантуре А. А. Шмелёва проявила особую склонность к изучению фаунистики и систематики. В дальнейшем в этих областях науки она добилась больших успехов. Значительный вклад был внесён Александрой Александровной в фаунистическое изучение зоопланктона Средиземного моря, где ею был не только зарегистрирован большой список организмов, ранее не отмеченных здесь (около 100 видов), но и найдено и описано 43 новых для науки вида копепод. Эти открытия и углублённая разработка систематики двух родов копепод сделали её одним из наиболее известных специалистов по систематике копепод в мире. Её работы являются классическим и не теряют актуальности и в настоящее время.

В 1972 г. ей было предложено вести обработку материалов Международной Индоокеанской коллекции планктона, находящейся в ведении ЮНЕСКО, что, безусловно, явилось результатом признания её работ и открытий. Для консультаций по зоопланктону А. А. Шмелёву приглашали в Испанию, Грецию, Турцию и другие страны. Примером плодотворного сотрудничества с коллегами является монография в двух томах "Fauna Iberica. Copepodos marinos", которая была подготовлена в соавторстве с из-

вестным учёным и другом Александры Александровны профессором Франциско Вивесом.

Александра Александровна всегда щедро делится своими знаниями. Ни один определитель, ни один учебник не может заменить живое общение с ней. Изучение видового состава копепод — кропотливое занятие, которое требует терпения и усидчивости, но Александра Александровна превращает его в увлекательное приключение: она передаёт не только знания, но и свою любовь к маленьким веслоногим ракам, умеет показать красоту и уникальность каждой копеподы. Александра Александровна обладает глубокими энциклопедическими знаниями в области не только биологии, но и географии, истории, литературы. Она встречалась со множеством интереснейших людей, побывала во многих странах и городах. О своих впечатлениях Александра Александровна может рассказывать часами, и общаться с ней всегда очень интересно и познавательно.

От всей души поздравляем Александру Александровну с юбилеем и желаем ей многих счастливых дней жизни!

To the anniversary of the world-famous zooplanktonologist Alexandra Alexandrovna Shmeleva

A. D. Gubanova

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

E-mail: adgubanova@gmail.com

This year the world-famous taxonomist-zooplanktonologist A. A. Shmeleva has celebrated the 90th anniversary. A significant contribution in the study of the Mediterranean and the World ocean zooplankton was made by A. A. Shmeleva. She has registered about 100 species of copepods not mentioned in Mediterranean before; she has found and described more than 40 species of copepods that are new for science. These discoveries as well as taxonomic description of two genus of copepods have made her one of the most famous experts on the taxonomy of copepods in the world. The scientific works by A. A. Shmeleva have become classics, and they don't lose their actuality in process of time.

Keywords: Alexandra Alexandrovna Shmeleva, zooplankton, copepods, taxonomy

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

**К 80-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ВЫДАЮЩЕГОСЯ ГИДРОБИОЛОГА,
ДОКТОРА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК, ПРОФЕССОРА
ВИКТОРА ЕВГЕНЬЕВИЧА ЗАЙКИ**

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

Поступила в редакцию 20.05.2016 г. Принято к публикации 07.06.2016 г.

В 2016 году исполнилось 80 лет со дня рождения выдающегося гидробиолога, доктора биологических наук, профессора, члена-корреспондента НАН Украины Виктора Евгеньевича Заики. Его разработки в области пресноводной и морской паразитологии, теории роста животных, биологической продукции, энергетического баланса гидробионтов, структуры и функционирования морских экосистем оказали большое влияние на дальнейшее развитие этих отраслей исследований.

Ключевые слова: Виктор Евгеньевич Заика, биологическая продукция, морские экосистемы



2 мая 2016 г. исполнилось 80 лет со дня рождения Виктора Евгеньевича Заики — выдающегося гидробиолога, доктора биологических наук, профессора, члена-корреспондента НАН Украины, директора ИнБЮМ им. А. О. Ковалевского (1977–1982 и 1993–1999 гг.), лауреата Государственной премии Украины в области науки и техники, публициста, учёного-энциклопедиста.

Виктор Евгеньевич родился в городе Улан-Удэ, столице Бурятской АССР, в семье врачей-ветеринаров и с

детства приобщился к изучению животного мира. Рано оставшись без родителей, он проявил удивительную целеустремлённость и, окончив школу с серебряной медалью в 1953 г., поступил на биологический факультет Ленинградского государственного университета с желанием стать «Мичуриным в зоологии». Во время учёбы в университете участвовал в научных экспедициях по изучению паразитов млекопитающих и рыб. Курсовая и дипломная работы Виктора Евгеньевича, посвящённые изучению одного из возбудителей болезни рыб — кокцидии, — выполнялись под руководством известного паразитолога профессора Е. М. Хейсина.

По окончании университета молодой талантливый учёный был распределён в Лабораторию низших червей и простейших Зоологического института АН СССР, которой руководил выдающийся паразитолог С. С. Шульман. Вместе с другими сотрудниками В. Е. Заика участвовал в паразитологических экспедициях на реки Амур и Зея. В 1959 г. Виктор Евгеньевич стал работать на Байкальской лимнологической станции в пос. Листвянка Иркутской области, изучая паразитов рыб озера Байкал. В 1964 г. В. Е. Заика блестяще защитил кандидатскую диссертацию «Паразиты рыб оз. Байкал и р. Селенги» в Зоологическом институте.

С 1962 по 2014 г. Виктор Евгеньевич работал на Севастопольской биологической станции АН СССР (впоследствии — Институт биологии южных морей НАН Украины, в настоящее время — Институт морских биологических исследований РАН). Первоначально занимался морской паразитологией, описал более 20 новых видов пара-

зитов рыб, а затем переключил свои интересы в область общих вопросов морской экологии и гидробиологии. Занимался разработкой теории роста животных, изучением биологической продуктивности, энергетического баланса гидробионтов, структуры и функционирования морских сообществ, трансформации водных экосистем, в том числе в связи с появлением в Чёрном море видов-вселенцев. Он много сделал для развития методов математического описания энергетического баланса животных, дал сравнительную оценку продукционных показателей пелагиали и бентали Чёрного моря. Участвовал в многочисленных морских и океанических экспедициях в Чёрное и Средиземное моря, в Атлантический, Индийский и Тихий океаны на различных научных судах в качестве начальника отряда и начальника экспедиции. Результатом этих экспедиций явились фундаментальные научные труды в области теоретической биологии. В. Е. Заика впервые в СССР начал исследования морского микрозоопланктона и фототрофного пикопланктона, получившие в дальнейшем широкое развитие. Он выполнял многолетние полевые исследования зообентоса, экспериментальные работы по темпам деления одноклеточных организмов разной природы, по росту гидробионтов. Много внимания Виктор Евгеньевич уделял вопросам изучения жизни в сероводородной зоне Чёрного моря.

Докторскую диссертацию по теме «Удельная продукция водных беспозвоночных» В. Е. Заика защитил в 1971 году в Институте океанологии АН СССР в Москве. В дальнейшем В. Е. Заика занимался решением проблемы сравнительного биологического разнообразия биоты Чёрного моря и всего Средиземноморского бассейна.

Зоологи отметили вклад В. Е. Заики в таксономию, посвятив его имени три новых вида. Большое значение имеют его теоретико-математические и модельные разработки в области аллометрических отношений в организме.

Всего Виктор Евгеньевич опубликовал 330 научных трудов, включая ряд монографий. Труды В. Е. Заики широко цитируются, в том числе в учебниках экологии и гидробиологии, а также в зарубежных сводках. Он занимался редакторской деятельностью, принимал участие в работе комитетов, комиссий и научных советов Южного научного центра и Крымской секции НАН Украины. Был членом Бюро Отделения общей биологии АН УССР, членом проблемных и экспертных советов АН СССР и НАН Украины, Государственного комитета Совета Министров СССР по науке и технике, редколлегий журналов. С 1977 по 1982 и с 1993 по 1999 гг. Виктор Евгеньевич был директором Ин-

БИУМ. Многие годы возглавлял отдел бентоса Института, был главным редактором сборника «Экология моря», членом редколлегии «Морского экологического журнала» и редакционного совета межведомственного сборника «Вопросы развития Крыма», членом редакции издаваемого в Турции международного журнала «TrJFAS», председателем квалификационного совета ИнБИУМ. В разные периоды деятельности входил в число членов Межведомственной комиссии по Чёрному и Азовскому морям Минэкобезопасности, экспертной международной группы по морскому биоразнообразию. В 2007 г. В. Е. Заика, в числе других специалистов ИнБИУМ, стал лауреатом Государственной премии в области науки и техники. В 2008 г. он был награждён знаком Министерства образования и науки Украины «За научные достижения».

Особо следует сказать о Викторе Евгеньевиче как о педагоге и научном руководителе. Прекрасная эрудиция, научный энтузиазм, любовь к самому процессу познания окружающего мира привлекали к нему учеников. Его редакторское мастерство, умение легко и логично изложить научные мысли на бумаге служили уроками для многочисленных аспирантов. Он с удовольствием передавал знания молодым специалистам. Среди его учеников 5 докторов и более 20 кандидатов наук. Виктор Евгеньевич был хорошим учителем и всегда стремился, чтобы ученики самостоятельно разрабатывали направления, ставили задачи и предлагали пути их решения. И в то же время ненавязчиво указывал на ошибки и находил взаимопонимание.

Литературный дар и потребность поделиться своими знаниями нашли выражение в опубликовании Виктором Евгеньевичем многочисленных научно-популярных очерков, заметок, а также книг об обитателях Чёрного моря, об истории Севастопольской биостанции и рыболовства в Чёрном море.

Блестящие лекции, научные и научно-популярные доклады В. Е. Заики всегда привлекали внимание широкой аудитории. Особенно интересны были дискуссии с ведущими учёными по проблемным вопросам биологии. Виктор Евгеньевич часто предлагал парадоксальные решения и ставил неординарные задачи, в результате чего исследования переводились в другую плоскость и разрабатывались новые направления.

Память о выдающемся отечественном гидробиологе, учителе, человеке, влюблённом в море и науку о море, навсегда сохранится в наших сердцах.

*Коллектив отдела экологии бентоса
Института морских биологических исследований
им. А. О. Ковалевского РАН*

**To the 80th birth anniversary of outstanding hydrobiologist,
Doctor of Biological Sciences, professor, Victor Evgenyevich Zaika**

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

This 2016 year the 80th anniversary since the birth of the outstanding hydrobiologist, Doctor of Biological Sciences, professor, corresponding member of NAS of Ukraine Victor Evgenyevich Zaika is celebrated. His works in the fields of parasitology, theory of animal growth, biological productivity, energy balance of aquatic organisms, structure and functioning of marine ecosystems have had a great impact on the further development of marine hydrobiology.

Keywords: Victor Evgenyevich Zaika, biological productivity, marine ecosystems



Болтачев А. Р., Алемов С. В., Загородняя Ю. А., Карпова Е. П., Манжос Л. А., Губанов В. В., Литвинюк Н. А. Подводный мир Казантипского природного заповедника. – Симферополь : Бизнес-Информ, 2015. – 109 с. : 88 ил. ; 6 табл.

Книга посвящена результатам многолетних гидробиологических исследований Института биологии южных морей, ныне Институт морских биологических исследований РАН в рамках договора о научно-техническом сотрудничестве с Казантипским природным заповедником. Кратко рассматривается история формирования уникального памятника природы — мыса Казантип, представляющий собой мшанковый риф, сформировавшийся миллионы лет тому назад. Приводятся во многом оригинальные сведения о видовом разнообразии, количественных показателях, их временной и пространственной изменчивости, особенностях биологии, экологии различных групп гидробионтов: фитопланктона, зоопланктона, бентосных животных и рыб. Рассматривается состояние редких и исчезающих видов, а также влияние видов-вселенцев на нативные биоценозы. Описывается развитие и последствия замора в прибрежной зоне заповедника. Книга рассчитана на широкий круг читателей — ученых, работников природоохранной сферы, преподавателей, студентов, школьников, а также всем, кто интересуется природой мыса Казантип.

ИНФОРМАЦИЯ О ЮБИЛЕЙНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ, ПОСВЯЩЁННОЙ 145-ЛЕТИЮ СБС — ИНБЮМ — ИМБИ

В сентябре 2016 года исполняется 145 лет старейшему морскому биологическому научному учреждению России — Севастопольской биологической станции (СБС), организованной в 1871 году по инициативе известного путешественника Н. Н. Миклухо-Маклая при непосредственном участии выдающихся российских учёных — академиков А. О. Ковалевского, И. И. Мечникова и И. М. Сеченова. В 1963 году на базе СБС был создан Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского АН УССР (ИнБЮМ), а в 2015 году — федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН» (ФГБУН ИМБИ).

19–24 сентября 2016 г. на базе Института планируется проведение Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Морские биологические исследования: достижения и перспективы», приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции. На конференции будут представлены результаты фундаментальных и прикладных научных исследований в области морской биологии и экологии водных систем, пройдёт обсуждение перспектив практического использования этих результатов для развития инновационных технологий, охраны окружающей среды и рационального природопользования, а также воспроизводства биологических ресурсов и аквакультуры. Программа конференции включает проведение пленарной сессии, посвя-

щённой истории формирования научных школ и направлений морских фундаментальных и прикладных исследований в СБС — ИнБЮМ — ИМБИ, а также работу секций по следующим направлениям:

- история развития морских биологических исследований;
- биология и экология гидробионтов;
- экологическая биоэнергетика, биохимия и генетика гидробионтов;
- биоразнообразие и проблемы его сохранения;
- функционирование и продуктивность водных экосистем, динамика экосистем под воздействием природных и антропогенных факторов;
- радиохеомоэкология, проблемы загрязнения и биоиндикация качества водной среды;
- рациональное природопользование, особо охраняемые природные территории и акватории;
- морские биологические ресурсы, биотехнологии и аквакультура.

Во время конференции планируется проведение научно-практической школы для молодых исследователей, а также круглого стола «Стратегия развития фундаментальных и прикладных гидробиологических исследований в XXI веке».

Организационный комитет Конференции

Information concerning Conference dedicated to the 145th anniversary of SBS—IBSS—IMBR

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

E-mail: olkrivenko@gmail.com

19–24 September, 2016 the scientific-practical Conference with international participation "Marine biological research: achievements and prospects dedicated to the 145th anniversary of Sevastopol Biological Station — A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas — A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research is planned to hold. The results of fundamental and applied research in the field of marine biology and ecology will be presented, their prospects for practical use in the development of innovative technologies, environmental protection and management, and for recovering of biological resources and aquaculture will be discussed.

Keywords: Conference, 145th anniversary of SBS — IBSS — IMBR, marine biology

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

Морской биологический журнал

Основан в феврале 2016 г.

Научное издание

Основатели журнала:

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

Печатается по рекомендации Ученого совета
ФГБУН «Институт морских биологических исследований
имени А. О. Ковалевского РАН»
(протокол № 7 от 24.06.2016)

Свидетельство о государственной регистрации
Сер. ПИ № ФС 77-64821 от 02.02.2016 г.
Сер. ЭЛ № ФС 77-64800 от 02.02.2016 г.
ISSN 2499-9768 print
ISSN 2499-9779 online

Научный редактор
А. В. Гаевская

Корректор
О. Ю. Копытова

Технический редактор
Р. Г. Геворгиз

Компьютерная вёрстка
Л. В. Веселовская

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

Подп. к печати 24.06.2016	Формат 60×84/8	Бум. офсетная № 1	Печать офсетная
Усл.-изд. лист. — 12,1	Усл.-печ. лист. — 12	Тираж 150 экз.	Зак. № 18

Отпечатано в ООО НПЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика», ОГРН 1159204018940 от 07.05.2016
299011, г. Севастополь, ул. Ленина, 28, тел. (8692) 54-31-46, e-mail: ecosi@yandex.ru



Вниманию читателей!

*Зоологический институт РАН,
Институт морских биологических
исследований им. А. О. Ковалевского РАН
издают научный журнал*

*Zoological Institute, RAS,
Kovalevsky Institute of Marine Biological
Research, RAS
publish scientific journal*

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

На страницах журнала публикуются обзорные и оригинальные статьи, краткие сообщения и заметки, содержащие новые данные теоретических и экспериментальных исследований в области морской экологии, материалы о закономерностях распределения животных и растительных организмов в Мировом океане, результаты комплексного изучения морских и океанических экосистем, работы в области гидрологии, гидрохимии, молисмологии Мирового океана и др. Публикуются также методические разработки, материалы научных дискуссий, рецензии, исторические хроники, информация о конференциях и т. п.

- Рассчитан на экологов, океанологов, гидробиологов, радиобиологов, географов, научных работников других смежных специальностей, а также аспирантов, студентов соответствующего научного и отраслевого профиля.
- Статьи публикуются на русском и английском языках.
- Периодичность – четыре раза в год.
- Подписаться на журнал можно в любом отделении связи «Почта России».

Reviews and original articles, short messages and notes, that contain new data of theoretical and experimental researches in the area of marine biology, materials about the variety of marine organisms, their populations and communities, about the patterns of distribution of animals and plants in the World Ocean, results of the comprehensive study of marine and ocean ecosystems, results of the anthropogenic impact on marine organisms and ecosystems in general are assumed to publish in the Marine Biological Journal.

- The journal is designated for biologists, hydrobiologists, ecologists, radiobiologists, biophysicists, oceanographers, geographers, for scientists of other related specialties, for students of relevant scientific profiles.
- The articles are published in Russian and English.
- The journal is published four times a year.
- You can subscribe the journal in any office of Russian Post.

Заказать «Морской биологический журнал»

можно в отделе научно-технической информации ИМБИ им. А. О. Ковалевского.

Адрес: ФГБУН «Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН», пр. Нахимова, 2, 299011 Севастополь, Российская Федерация
телефон +7 (8692) 54-56-62
E-mail: mbj-imbr@mail.ru albina.gaevskaya@mail.ru

You may order Marine Biological Journal

in the Department of Scientific and Technical Information of IMBR.

Address: Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of RAS, Nakhimov avenue, 2, 299011 Sevastopol, Russian Federation
tel. +7 (8692) 54-56-62
E-mail: mbj-imbr@mail.ru albina.gaevskaya@mail.ru