



ISSN 2499-9768 print

**МОРСКОЙ  
БИОЛОГИЧЕСКИЙ  
ЖУРНАЛ**

**MARINE BIOLOGICAL JOURNAL**

**Том 5 № 4**

**2020**

**МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ  
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL**

*включён в перечень рецензируемых научных изданий, рекомендованных ВАК Российской Федерации.  
Журнал реферируется международной библиографической и реферативной базой данных Scopus (Elsevier),  
международной информационной системой по водным наукам и рыболовству ASFA (ProQuest),  
Всероссийским институтом научно-технической информации (ВИНИТИ),  
а также Российским индексом научного цитирования (РИНЦ) на базе Научной электронной библиотеки elibrary.ru.  
Все материалы проходят независимое двойное слепое рецензирование.*

**Редакционная коллегия**

*Главный редактор*

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

*Заместитель главного редактора*

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

*Ответственный секретарь*

**Корнийчук Ю. М.**, к. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

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

**Азовский А. И.**, д. б. н., проф., МГУ

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

**Денисенко С. Г.**, д. б. н., ЗИН РАН

**Довгаль И. В.**, д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

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

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

**Мильчакова Н. А.**, к. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

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

**Неврова Е. Л.**, д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

**Празукин А. В.**, д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

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

**Рябушко В. И.**, д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

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

**Совга Е. Е.**, д. г. н., проф., ФИЦ МГИ

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

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

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

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

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

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

**Magni P.**, PhD, CNR-IAS, Italy

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

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

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

**Адрес учредителя, издателя и редакции:**

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

Пр. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, РФ.

Тел.: +7 8692 54-41-10.

E-mail: [mbj@imbr-ras.ru](mailto:mbj@imbr-ras.ru).

Сайт журнала: <https://mbj.marine-research.org>.

**Адрес соиздателя:**

Зоологический институт РАН.

Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034, РФ.

**Editorial Board**

*Editor-in-Chief*

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

*Assistant Editor*

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

*Managing Editor*

**Kornychuk Yu. M.**, PhD, IBSS

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

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

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

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

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

**Denisenko S. G.**, D. Sc., ZIN, Russia

**Dovgal I. V.**, D. Sc., Prof., IBSS

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

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

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

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

**Magni P.**, PhD, CNR-IAS, Italy

**Milchakova N. A.**, PhD, IBSS

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

**Zuyev G. V.**, D. Sc., Prof., IBSS

**Founder, Publisher, and Editorial Office address:**

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas  
of Russian Academy of Sciences.

2 Nakhimov ave., Sevastopol, 299011, Russia.

Тел.: +7 8692 54-41-10.

E-mail: [mbj@imbr-ras.ru](mailto:mbj@imbr-ras.ru).

Journal website: <https://mbj.marine-research.org>.

**Co-publisher address:**

Zoological Institute Russian Academy of Sciences.

1 Universitetskaya emb., Saint Petersburg, 199034, Russia.

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМЕНИ А. О. КОВАЛЕВСКОГО РАН  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РАН

## МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2020 Том 5 № 4

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

### СОДЕРЖАНИЕ

#### Научные сообщения

*Дворецкий В. Г., Дворецкий А. Г.*

Продуктивность зоопланктона в прибрежной зоне южной части Баренцева моря  
в весенний период ..... 3–14

*Катохин А. В., Корнийчук Ю. М.*

Генотипирование черноморских трематод семейства Opascoelidae  
по митохондриальным маркерам ..... 15–27

*Кладченко Е. С., Андреева А. Ю., Кухарева Т. А., Рычкова В. Н., Солдатов А. А.*

Влияние суточной гипоксии на функциональные показатели гемоцитов  
*Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) ..... 28–36

*Малахова Т. В., Егоров В. Н., Малахова Л. В., Артёмов Ю. Г., Пименов Н. В.*

Биогеохимические характеристики мелководных струйных метановых газовыделений  
в прибрежных районах Крыма в сравнении с глубоководными сипами Чёрного моря ..... 37–55

*Мирзоева Н. Ю., Терещенко Н. Н., Параскив А. А., Проскурнин В. Ю., Морозов Е. Г.*

Тяжёлые металлы в поверхностной воде Атлантического сектора Антарктики  
в 79-м рейсе научно-исследовательского судна «Академик Мстислав Келдыш» ..... 56–68

*Моисеева Н. А., Чурилова Т. Я., Ефимова Т. В., Артемьев В. А., Скороход Е. Ю.*

Спектральные биооптические показатели вод Атлантического сектора Антарктики ..... 69–78

*Полякова Т. А., Гордеев И. И.*

Цестоды рыб Антарктики и Субантарктики: история и перспективы исследования ..... 79–93

*Серегин С. А.*

Некоторые особенности вертикального распределения метазойного микрозоопланктона  
в Чёрном море в весенний период (in Eng.) ..... 94–107

#### Хроника и информация

К юбилею доктора биологических наук Нелли Григорьевны Сергеевой ..... 108–111

Памяти Валерия Николаевича Еремеева (12.01.1942 – 31.10.2020) ..... 112–117

*Кладченко Е. С.*

Глобальные проблемы Мирового океана: итоги XI Всероссийской школы-семинара  
для молодых учёных ..... 118–119

*Корнийчук Ю. М., Поспелова Н. В., Величко Н. В.*

Онлайн-конференция «Актуальные проблемы изучения черноморских экосистем — 2020» .. 120–122

# МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

## MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2020 Vol. 5 no. 4

---

*Established in February 2016*

SCIENTIFIC JOURNAL

*4 issues per year*

---

### CONTENTS

#### Scientific communications

*Dvoretsky V. G. and Dvoretsky A. G.*

Zooplankton productivity in the coastal area of the southern Barents Sea in spring (in Russ.) ..... 3–14

*Katokhin A. V. and Kornychuk Yu. M.*

Genotyping of Black Sea trematodes of the family Opecoelidae by mitochondrial markers (in Russ.) . 15–27

*Kladchenko E. S., Andreyeva A. Yu., Kukhareva T. A., Rychkova V. N., and Soldatov A. A.*

Impact of 24-hour hypoxia on hemocyte functions  
of *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (in Russ.) ..... 28–36

*Malakhova T. V., Egorov V. N., Malakhova L. V., Artemov Yu. G., and Pimenov N. V.*

Biogeochemical characteristics of shallow methane seeps of Crimean coastal areas  
in comparison with deep-sea seeps of the Black Sea (in Russ.) ..... 37–55

*Mirzoeva N. Yu., Tereshchenko N. N., Paraskiv A. A., Proskurnin V. Yu., and Morozov E. G.*

Heavy metals in surface water of the Atlantic sector of the Antarctic  
during the 79<sup>th</sup> cruise of the research vessel “Akademik Mstislav Keldysh” (in Russ.) ..... 56–68

*Moiseeva N. A., Churilova T. Ya., Efimova T. V., Artemiev V. A., and Skorokhod E. Yu.*

Spectral bio-optical properties of water of Atlantic sector of Antarctic (in Russ.) ..... 69–78

*Polyakova T. A. and Gordeev I. I.*

Cestodes of Antarctic and Subantarctic fish: History and prospects of research (in Russ.) ..... 79–93

*Seregin S. A.*

Some peculiarities in vertical distribution of metazoan microzooplankton  
in the Black Sea in spring ..... 94–107

#### Chronicle and information

To the jubilee of D. Sc. Nelli Sergeeva (in Russ.) ..... 108–111

To the memory of Valery Eremeev (12.01.1942 – 31.10.2020) (in Russ.) ..... 112–117

*Kladchenko E. S.*

Global problems of the World Ocean: Results of the XI All-Russian school-seminar  
for young scientists (in Russ.) ..... 118–119

*Kornychuk Yu. M., Pospelova N. V., and Velichko N. V.*

Online conference “Actual problems of research of Black Sea ecosystems – 2020” (in Russ.) ..... 120–122

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК [574.583:574.55](268.45-13)“321”

**ПРОДУКТИВНОСТЬ ЗООПЛАНКТОНА  
В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ ЮЖНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ  
В ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД**© 2020 г. **В. Г. Дворецкий, А. Г. Дворецкий**

Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, Российская Федерация

E-mail: [vdvoretzkiy@mmbi.info](mailto:vdvoretzkiy@mmbi.info)Поступила в редакцию 07.11.2019; после доработки 17.08.2020;  
принята к публикации 25.12.2020; опубликована онлайн 30.12.2020.

Представлены результаты анализа состояния зоопланктонного сообщества в южной части Баренцева моря. Пробы отобраны в ходе экспедиции НИС «Дальние Зеленцы» в мае 2016 г. Гидрологические условия были типичными для мурманской прибрежной водной массы в этот сезон. Всего обнаружено 47 таксонов зоопланктона. Их количество колебалось по станциям от 18 до 29. Копеподы были доминирующей группой в зоопланктоне. Наиболее часто встречались *Calanus finmarchicus*, *Metridia longa*, *Metridia lucens*, *Microcalanus* spp., *Oithona atlantica*, *Oithona similis*, *Pseudocalanus* spp., науплии и яйца копепод, а также кладоцеры *Evadne nordmanni*, личинки иглокожих, полихет, щетинкочелюстные *Parasagitta elegans*, ювенильные стадии эвфаузиид рода *Thysanoessa*. В составе популяций массовых видов копепод *Pseudocalanus* spp. и *Oithona similis* преобладали младшие возрастные группы, что свидетельствовало о продолжающемся их размножении. Суммарная численность зоопланктона варьировала от 748 до 6576 экз. $\cdot$ м<sup>-3</sup>, составляя в среднем 3012. Общая биомасса колебалась от 17 до 157 мг сухой массы $\cdot$ м<sup>-3</sup>, средняя величина равнялась 83. Полученные величины сопоставимы с данными июля 2008 г. и превышают показатели августа 2007 г., что авторы связали с разными сезонами отбора проб и с различающимися гидрологическими условиями. Суточная продукция зоопланктона колебалась в диапазоне 0,49–4,04 мг сухой массы $\cdot$ м<sup>-3</sup> при средней величине (2,17 ± 0,17), что примерно в 2 раза выше, чем средние показатели для мурманских прибрежных вод в летний период. Вероятно, эти различия связаны с более высокой концентрацией фитопланктона в весеннее время. Суммарная величина запаса зоопланктона в исследуемой акватории (25,8 тыс. км<sup>2</sup>) оценена в 425 тыс. т сухой массы. Кластерный анализ выявил наличие четырёх групп станций, которые различались соотношением *Calanus finmarchicus*, Copepoda nauplii, *Oithona similis*, личинок иглокожих и аппендикулярий *Fritillaria borealis*. Пространственную изменчивость численности зоопланктона определяли местоположение станций (широта, долгота, глубина), а также температура придонного слоя и средняя солёность вод на станции.

**Ключевые слова:** зоопланктонное сообщество, копеподы, пелагическая экосистема

Зоопланктон — это ключевой компонент пелагических экосистем, обеспечивающий передачу энергии от первичных продуцентов к более высоким трофическим уровням (Киселев, 1980). Зоопланктон составляет важную часть питания промысловых рыб в северных морях. Южная часть Баренцева моря характеризуется высокой биологической продуктивностью (Зеликман и Камшилов, 1960 ; Зенкевич, 1963). В её прибрежной зоне

расположены акватории нереста и нагула многих видов рыб (Dalpadado & Mowbray, 2013 ; Orlova et al., 2011). Данные о составе и количественных характеристиках зоопланктона позволяют судить об обеспеченности промысловых гидробионтов кормовыми ресурсами (Дворецкий и Дворецкий, 2015 ; Орлова и др., 2004 ; Raymont, 1983).

Важнейшая фаза сукцессионного цикла планктона в арктических морях приходится на весну (Тимофеев, 2000 ; Orlova et al., 2011): в это время первичная продукция достигает максимальных показателей. Зоопланктон утилизирует значительную её часть и расходует впоследствии на свой рост и развитие (Орлова и др., 2004 ; Планктон морей..., 1997). Количество фитопланктона в весенний период во многом определяет запас зоопланктона и его продукцию и в конечном итоге — общее количество доступной для рыб пищи (Киселев, 1980 ; Орлова и др., 2004 ; Raymont, 1983).

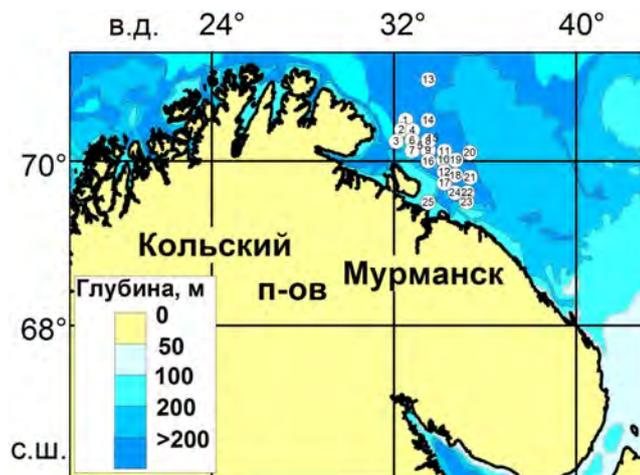
Цель работы — изучить структуру, численность, биомассу и продукционные характеристики зоопланктонного сообщества в прибрежной зоне южной части Баренцева моря в весенний период.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в мае 2016 г. в рейсе НИС «Дальние Зеленцы» (рис. 1, табл. 1). Под прибрежной зоной понимали район, занятый мурманской прибрежной водной массой. Данные о температуре и солёности получены зондом SBE 19plus V2 SeaCAT. Информация о содержании хлорофилла *a* взята из работы (Водопьянова и др., 2017).

Сетью Джели (диаметр входного отверстия — 37 см, размер ячеей фильтрующего газа — 180 мкм) в период исследований отобрали 25 тотальных проб зоопланктона. Пробы фиксировали 4%-ным формалином. Схема станций отбора проб приведена на рис. 1. Обработку материала проводили в береговой лаборатории по стандартным методикам (Инструкция по сбору..., 1971 ; ICES Zooplankton..., 2000). Представителей зоопланктона идентифицировали по возможности до видового ранга. Из каждой пробы отбирали три подпробы объёмом 5–10 мл, результаты количественного анализа которых осредняли и пересчитывали в экз. $\cdot$ м<sup>-3</sup> и экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup>. Биомассу зоопланктона рассчитывали, используя номограммы, таблицы весов морских гидробионтов и уравнения размерно-весовых зависимостей (Численко, 1968 ; Richter, 1994). Все величины приводили к сухой массе в соответствии с переходными коэффициентами для основных систематических групп (Дворецкий и Дворецкий, 2015 ; ICES Zooplankton..., 2000). Суточную продукцию зоопланктона рассчитывали по методике (Дворецкий, 2012 ; Дворецкий и Дворецкий, 2015, 2018), исходя из средней температуры воды, биомассы и потенциальной скорости роста гидробионтов. Для гидробионтов рассчитывали индивидуальную сухую/углеродную массу, а также генеративную продукцию / скорость роста, значения которых были взяты из опубликованных источников [их полный перечень приведён в (Дворецкий, 2012 ; Дворецкий и Дворецкий, 2015, 2018)].

Обработку полученных данных проводили методами вариационной статистики, определяли средние величины и ошибку средней. Структуру зоопланктонного сообщества анализировали на основе расчёта коэффициентов Брея — Кёртиса. Для выявления связи между численностью зоопланктона и факторами среды использовали алгоритм BIO-ENV программного пакета Primer 5.0. Расчёты запаса зоопланктона и интегральной суточной продукции для исследуемой акватории выполняли с использованием ГИС «КартМастер» (разработчик — ВНИРО, г. Москва) (Бизиков и др., 2007).



**Рис. 1.** Схема станций отбора зоопланктона в южной части Баренцева моря в мае 2016 г.

**Fig. 1.** Scheme of zooplankton sampling stations in the southern Barents Sea in May 2016

**Таблица 1.** Характеристики станций отбора проб зоопланктона в южной части Баренцева моря

**Table 1.** Characteristics of zooplankton sampling stations in the southern Barents Sea

Станция	Дата	Время отбора (UTC+3:00)	Глубина, м	Слой отбора, м	Координаты	
					с. ш.	в. д.
1	22.05.2016	23:58	284	270–0	70°30′	32°31′
2	23.05.2016	20:35	181	170–0	70°23′	32°20′
3	24.05.2016	12:37	300	280–0	70°15′	32°06′
4	24.05.2016	17:30	261	250–0	70°23′	32°49′
5	24.05.2016	23:43	192	180–0	70°11′	33°09′
6	25.05.2016	03:52	169	160–0	70°15′	32°48′
7	25.05.2016	10:05	137	130–0	70°08′	32°48′
8	25.05.2016	19:00	247	240–0	70°15′	33°30′
9	26.05.2016	01:07	238	230–0	70°08′	33°30′
10	26.05.2016	04:52	214	210–0	70°01′	34°11′
11	26.05.2016	09:25	249	240–0	70°07′	34°13′
12	27.05.2016	00:10	208	200–0	69°52′	34°12′
13	27.05.2016	12:16	219	210–0	70°60′	33°31′
14	27.05.2016	16:35	247	240–0	70°30′	33°30′
15	27.05.2016	19:25	246	240–0	70°15′	33°31′
16	27.05.2016	21:54	147	140–0	70°00′	33°31′
17	28.05.2016	00:51	180	170–0	69°44′	34°13′
18	28.05.2016	04:04	213	200–0	69°50′	34°42′
19	28.05.2016	06:45	244	240–0	70°01′	34°42′
20	28.05.2016	09:37	215	200–0	70°06′	35°19′
21	28.05.2016	20:05	233	220–0	69°48′	35°20′
22	28.05.2016	23:00	187	180–0	69°37′	35°13′
23	29.05.2016	01:43	176	160–0	69°30′	35°11′
24	29.05.2016	05:35	167	160–0	69°37′	34°41′
25	29.05.2016	14:35	263	250–0	69°30′	33°30′

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Средняя температура воды в слое облова варьировала от +4,1 до +5,4 °С, солёность — от 34,15 до 34,66 ‰. Полученные величины типичны для мурманской прибрежной водной массы (Ожигин и Ившин, 1999). Согласно (Водопьянова и др., 2017), концентрация хлорофилла *a* изменялась в фотическом слое от 0,11 до 0,91 мг·м<sup>-3</sup>; на глубине 75 м (станция 4) фиксировали локальный максимум (1,26 мг·м<sup>-3</sup>); в придонных слоях содержание пигмента составляло 0,15–0,30 мг·м<sup>-3</sup> (Водопьянова и др., 2017). Подобное мозаичное распределение фитопигментов зарегистрировано в предыдущие годы (Планктон морей..., 1997) и является характерным для прибрежных вод Кольского п-ова (Планктон морей..., 1997).

В пробах обнаружено 47 таксонов зоопланктона (табл. 2). Наиболее часто (> 80 % просмотренных проб) встречались *Calanus finmarchicus*, науплии и яйца копепод, *Metridia longa*, *Metridia lucens*, *Microcalanus* spp., *Oithona atlantica*, *Oithona similis*, *Pseudocalanus* spp., *Evadne nordmanni*, личинки иглокожих и полихет, *Parasagitta elegans*, ювенильные стадии *Thysanoessa* spp. Количество таксонов на станциях варьировало от 18 до 29. Максимум отмечен на ст. 13, минимум — на ст. 20. Южная часть Баренцева моря наиболее богата по видовому составу планктона: здесь обнаружено свыше 280 таксонов животных (Дворецкий и Дворецкий, 2015 ; Dvoretzky & Dvoretzky, 2010). Весной количество видов возрастает за счёт появления меропланктона, в состав которого входят главным образом личинки донных беспозвоночных (Планктон морей..., 1997 ; Тимофеев, 2000 ; Orlova et al., 2011), что подтвердило наше исследование.

**Таблица 2.** Список таксонов зоопланктона, их частота встречаемости в пробах и средняя численность в южной части Баренцева моря в мае 2016 г.

**Table 2.** List of zooplankton taxa, their frequency in samples, and mean abundance in the southern Barents Sea in May 2016

Таксон	Частота встречаемости в пробах, %	Средняя численность, экз·м <sup>-3</sup>
<i>Acartia longiremis</i>	64	1
<i>Anomalocera patersoni</i>	4	< 1
<i>Calanus finmarchicus</i>	100	1743
<i>Calanus hyperboreus</i>	36	< 1
<i>Centropages hamatus</i>	32	< 1
Соперода ova	100	12
Соперода nauplii	100	400
<i>Metridia longa</i>	96	36
<i>Metridia lucens</i>	100	16
<i>Microcalanus pusillus</i>	100	8
<i>Microcalanus pygmaeus</i>	100	98
<i>Oithona atlantica</i>	100	10
<i>Oithona similis</i>	100	308
<i>Triconia borealis</i>	16	< 1
<i>Paraeuchaeta</i> spp. I–IV	20	< 1
<i>Paraeuchaeta norvegica</i> V–VI	12	< 1
<i>Pseudocalanus</i> spp. I–IV	100	26
<i>Pseudocalanus minutus</i> V–VI	100	10
<i>Pseudocalanus acuspes</i> V–VI	96	< 1
<i>Temora longicornis</i>	40	< 1
<i>Evadne nordmanni</i>	100	6

Продолжение на следующей странице...

Таксон	Частота встречаемости в пробах, %	Средняя численность, экз.·м <sup>-3</sup>
<i>Podon leuckartii</i>	32	< 1
<i>Aglantha digitale</i>	48	< 1
<i>Rathkea octopunctata</i>	8	< 1
Bivalvia juv.	56	7
Cirripedia nauplii	8	< 1
Echinoidea (echinopluteus larvae)	100	126
Gastropoda larvae	72	3
Ophiuroidea (ophiopluteus larvae)	100	36
Polychaeta larvae	88	11
<i>Chionoecetes opilio</i> zoea + megalopa	12	< 1
<i>Hyas</i> spp. zoea	4	< 1
<i>Paralithodes camtschaticus</i> zoea	4	< 1
<i>Pandalus borealis</i> larvae	8	< 1
<i>Boroecia borealis</i>	68	< 1
Pisces larvae	64	< 1
<i>Limacina helicina</i> larvae	4	< 1
<i>Parasagitta elegans</i>	88	< 1
<i>Meganocythanes norvegica</i>	8	< 1
<i>Thysanoessa inermis</i>	4	< 1
<i>Thysanoessa raschii</i>	4	< 1
<i>Thysanoessa</i> spp. calytopis	100	49
<i>Thysanoessa</i> spp. nauplii	96	23
<i>Thysanoessa</i> spp. furcillii	100	24
<i>Fritillaria borealis</i>	52	43
<i>Oikopleura labradoriensis</i>	40	13
Nemertini pilidium larvae	4	< 1

Общая численность зоопланктона изменялась в широком диапазоне от 748 до 6576 экз.·м<sup>-3</sup>, составляя в среднем (3012 ± 255). Обилие зоопланктона прибрежных акваторий во многом зависит от внешних факторов — системы циркуляций, наличия фронтальных зон, пресноводного стока (Дворецкий и Дворецкий, 2015 ; Тимофеев, 2000). Наибольшая изменчивость численности зоопланктона характерна для юго-восточной части моря и некоторых заливов (Зеликман, 1977 ; Зенкевич, 1963 ; Планктон морей..., 1997), где создаются благоприятные условия для формирования скоплений планктона.

Суммарная биомасса зоопланктона варьировала от 17 до 157 мг сухой массы·м<sup>-3</sup>, среднее значение составило (83 ± 7). Полученные величины сопоставимы с показателями, зарегистрированными в южной части Баренцева моря в июле 2008 г. (Дворецкий и Дворецкий, 2015), и превышают значения, отмеченные в районе Кольского залива в августе 2007 г. (Dvoretzky & Dvoretzky, 2012), которые, в свою очередь, определяют фазу сезонного развития зоопланктонного сообщества (Зеликман, 1977 ; Orlova et al., 2011 ; Raymont, 1983).

Продукция зоопланктона колебалась от 0,49 до 4,04 мг сухой массы·м<sup>-3</sup>·сут<sup>-1</sup> при среднем значении (2,17 ± 0,17). Полученные величины примерно в 2 раза выше средних показателей мурманских прибрежных вод (2008–2013) во время летнего периода — 0,64–1,25 мг сухой массы·м<sup>-3</sup>·сут<sup>-1</sup> (Дворецкий и Дворецкий, 2015, 2016, 2018); это связано, вероятно, с обилием пищи для зоопланктона в мае. Известно, что весной наблюдается увеличение численности фитопланктона, за которым обычно следует пик биомассы зоопланктона (Зенкевич, 1963 ; Киселев, 1980 ; Тимофеев, 2000). Летом концентрация микроводорослей существенно меньше, поэтому

уровень продукции зоопланктона снижается (Планктон морей..., 1997). Наиболее продуктивными считаются воды на стыке фронтальных зон. В августе 2010 г. продукция зоопланктона в пределах фронтальных зон в центральной части Баренцева моря составляла 0,18–4,02 мг сухой массы·м<sup>-3</sup>·сут<sup>-1</sup> (Дворецкий и Дворецкий, 2017). В мае 2016 г. отмечены близкие величины, что подтверждает высокую продуктивность зоопланктона прибрежной акватории. В другие сезоны суточная продукция зоопланктона может быть гораздо выше, чем весной. В Печорском море в июне 2001 г. максимальная продукция копепод достигала 14,6 мг сухой массы·м<sup>-3</sup>·сут<sup>-1</sup>; в губе Дворовая в июле 2008 г. максимальная продукция зоопланктона превышала 28,3 мг сухой массы·м<sup>-3</sup>·сут<sup>-1</sup> (Дворецкий и Дворецкий, 2015). Как правило, зоны повышенной продуктивности фиксируют в заливах и губах, воды которых обогащаются биогенами и взвесью (Дворецкий и Дворецкий, 2015, 2016 ; Тимофеев, 2000). Рассчитанный суточный P/B-коэффициент (production/biomass ratio) зоопланктона составил 0,02–0,03, что сопоставимо с величинами, полученными ранее в прибрежных водах Баренцева моря (Дворецкий и Дворецкий, 2015, 2016 ; Dvoretzky & Dvoretzky, 2012).

Доминирующей группой в зоопланктоне в период исследований были копеподы: на их долю в среднем приходилось 90 % численности, 96 % биомассы и 94 % общей продукции зоопланктона. Указанный результат вполне закономерен, поскольку веслоногие ракообразные формируют основную часть зоопланктона арктических морей на протяжении всего года (Орлова и др., 2004 ; Численко, 1968 ; Orlova et al., 2011). В табл. 3 приведены количественные показатели зоопланктона в исследуемый период.

**Таблица 3.** Суммарные величины численности, биомассы и суточной продукции зоопланктона и копепод в южной части Баренцева моря в мае 2016 г.

**Table 3.** Total zooplankton and copepod abundance, biomass, and daily production in the southern Barents Sea in May 2016

Показатель	$\bar{X}$	SE	Min	Max
Численность зоопланктона/копепод, тыс. экз.·м <sup>-2</sup>	584 / 521	36 / 29	202 / 178	889 / 802
Биомасса зоопланктона/копепод, г сухой массы·м <sup>-2</sup>	16,3 / 15,8	1,1 / 1,1	4,2 / 4,0	25,8 / 25,6
Продукция зоопланктона/копепод, мг сухой массы·м <sup>-2</sup>	426 / 403	27 / 26	121 / 113	648 / 636

**Примечание:**  $\bar{X}$  — среднее; SE — стандартная ошибка; min — минимальное значение; max — максимальное.

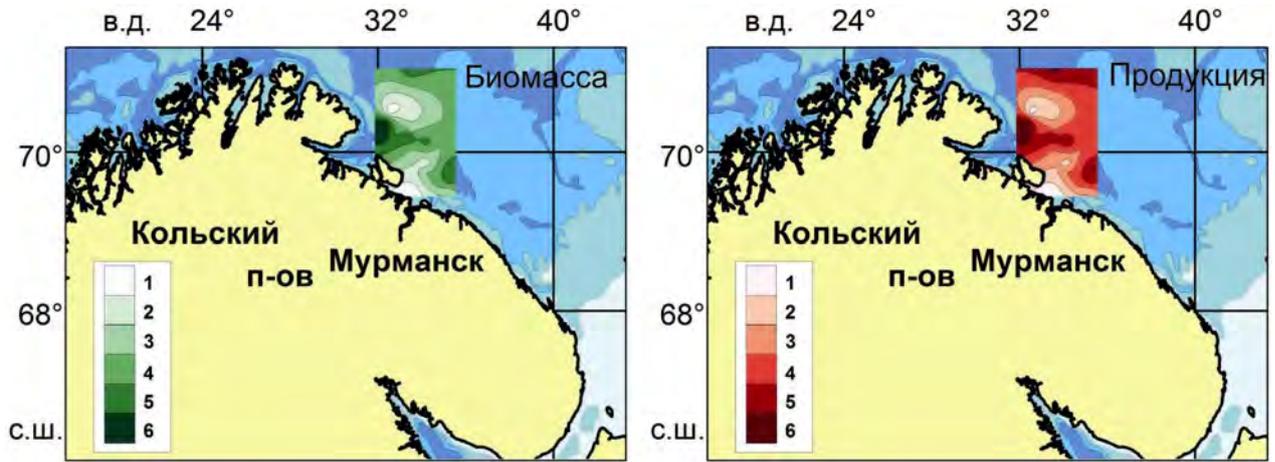
**Note:**  $\bar{X}$  is mean; SE is standard error; min is minimum value; max is maximum.

Пространственное распределение биомассы суммарного зоопланктона и его суточной продукции приведено на рис. 2. Для исследуемой акватории площадью 25,8 тыс. км<sup>2</sup> суммарная величина запаса зоопланктона оценена в 425 тыс. т сухой массы. В этой акватории в сутки, согласно расчётным данным, воспроизводилось около 10 тыс. т сухой массы зоопланктона.

Кластерный анализ выявил наличие четырёх групп станций (рис. 3), которые были довольно близкими между собой по обилию и составу зоопланктона. Минимальное сходство между кластерами по коэффициенту Брея — Кёртиса составило 65 %. Основной вклад в различие между группами станций вносили *Calanus finmarchicus* (2–8 %), *Oithona similis* (1–4 %), науплиусы копепод (2–4 %), личинки иглокожих (1–5 %) и аппендикулярия *Fritillaria borealis* (1–3 %). Четыре кластера значимо отличались структурой зоопланктонных сообществ, то есть соотношением массовых видов (ANOSIM Test, global  $R = 0,779$ ,  $p < 0,001$ ).

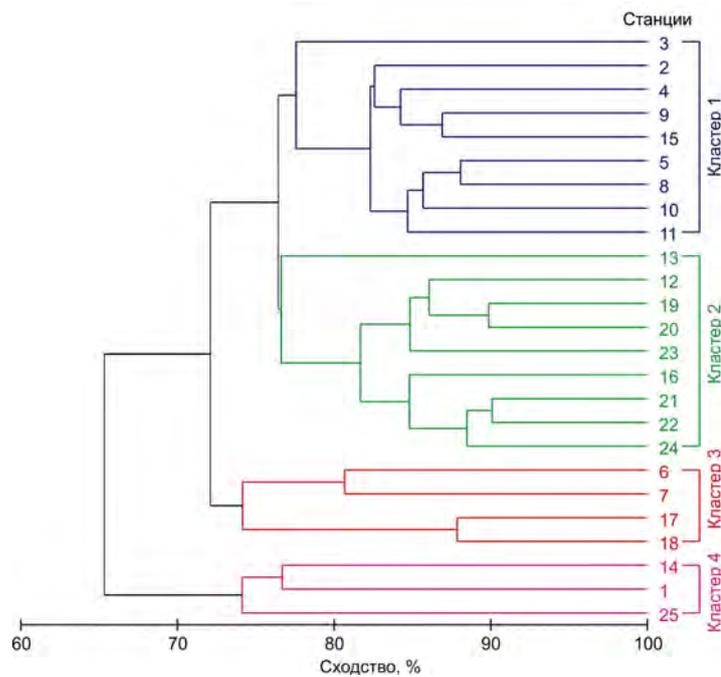
Наибольшая численность и биомасса зоопланктона выявлены на станциях кластера 3, минимальные — на станциях кластера 4. Доминирующими группами по численности на станциях кластеров 1–3 были *Calanus finmarchicus* (в среднем 58–63 %) и науплиусы копепод

(12–18 %). Особенностью кластера 4 была высокая доля *Oithona similis* в общем обилии зоопланктона. По биомассе в пределах всех групп станций преобладал *Calanus finmarchicus*, при этом на станциях кластера 4 его вклад был минимальным (< 88 %).



**Рис. 2.** Распределение биомассы и суточной продукции суммарного зоопланктона в южной части Баренцева моря в мае 2016 г. Биомасса (г сухой массы·м<sup>-2</sup>): 1 — < 5; 2 — 5–10; 3 — 10–15; 4 — 15–20; 5 — 20–25; 6 — > 25. Продукция (мг сухой массы·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>): 1 — < 100; 2 — 100–200; 3 — 200–300; 4 — 300–400; 5 — 400–500; 6 — > 500

**Fig. 2.** Distribution of total zooplankton biomass and daily production in the southern Barents Sea in May 2016. Biomass (g of dry mass per m<sup>2</sup>): 1 – < 5; 2 – 5–10; 3 – 10–15; 4 – 15–20; 5 – 20–25; 6 – > 25. Daily production (mg of dry mass per m<sup>2</sup> per day): 1 – < 100; 2 – 100–200; 3 – 200–300; 4 – 300–400; 5 – 400–500; 6 – > 500



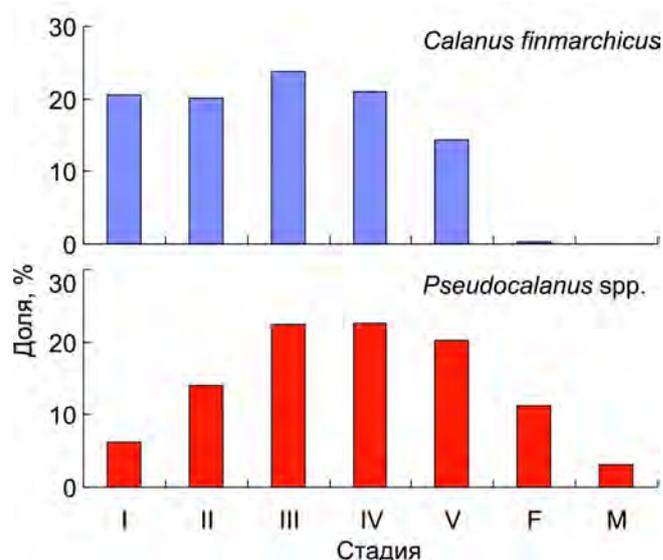
**Рис. 3.** Дендрограмма сходства станций по численности зоопланктона (коэффициент Брея — Кёртиса, %) в южной части Баренцева моря в мае 2016 г.

**Fig. 3.** Dendrogram of stations similarity in terms of zooplankton abundance (Bray – Curtis index, %) in the southern Barents Sea in May 2016

Алгоритм расчёта BIO-ENV показал, что пространственные вариации обилия зоопланктона определялись совокупностью пяти факторов — широты, долготы, глубины на станции (местоположение), придонной температуры и средней солёности ( $r = 0,541$ ). Близкое значение коэффициента корреляции ( $r = 0,540$ ) получено для комбинации трёх факторов — широты, придонной температуры и средней солёности. Для других комбинаций факторов значения коэффициентов корреляции были ниже. Известно, что гидрологические условия и географическое положение влияют на зоопланктонные сообщества. Указанные факторы имеют существенное значение в распределении планктонных организмов в арктических морях (Дегтерева, 1973 ; Тимофеев, 2000). Скорее всего, в нашем случае вариации зоопланктона были в большей степени связаны с гидрологическими факторами — температурой и солёностью; широта опосредованно отражала пространственные изменения этих двух факторов. С продвижением на север температура уменьшалась, а солёность возрастала, что оказывало влияние на соотношение массовых видов и численность зоопланктона.

Выявлена слабая корреляция обилия зоопланктона с концентрацией хлорофилла *a*, величина которого косвенно отражает состояние фитопланктона — основного кормового ресурса зоопланктона. Вероятно, это связано с разными сроками обилия фито- и зоопланктона. Пик цветения фитопланктона в южной части моря приходится на апрель, а зоопланктон отбирали в мае, когда концентрация фитопланктона снижалась (Планктон морей..., 1997), поэтому прямой связи между количеством фито- и зоопланктона не обнаружено (Дворецкий и Дворецкий, 2015 ; Тимофеев, 2000).

Возрастная структура *Calanus finmarchicus* характеризовалась доминированием младших копеподитных стадий, составляющих в среднем более 60 % суммарной численности популяции. На долю взрослых особей приходилось менее 1 % (рис. 4).



**Рис. 4.** Возрастная структура массовых видов копепод (средняя доля в популяции для всех станций) в южной части Баренцева моря в мае 2016 г.

**Fig. 4.** Age structure of common copepod species (mean ratio in population at all stations) in the southern Barents Sea in May 2016

Подобное распределение различных возрастных стадий свидетельствовало о недавно закончившемся нересте вида в пределах исследованной акватории, что хорошо согласуется с общей схемой развития *Calanus finmarchicus* в Баренцевом море (Дворецкий и Дворецкий, 2015 ; Камшилов, 1952 ; Планктон морей..., 1997 ; Тимофеев, 2000). В популяциях *Pseudocalanus* spp.

в основном были представлены копеподиты II–IV стадий (рис. 4), при этом доля взрослых особей в среднем составила около 10 %, что, несомненно, свидетельствовало о продолжающемся размножении *Pseudocalanus* spp. (Дворецкий и Дворецкий, 2015). В популяции *Oithona similis* обнаружены все стадии развития, при этом доля молоди была низкой, что связано с невысокой уловистостью использованной нами сети в отношении указанных возрастных групп. Как правило, в Баренцевом море мелкие короткоциклические виды размножаются на протяжении всего года, формируя 1–2 генерации (Дворецкий и Дворецкий, 2011 ; Raymont, 1983).

Высокие величины численности, биомассы и продукции веслоногих ракообразных создали благоприятные пищевые условия для личинок и молоди пелагических рыб, а также личинок донных видов рыб. В целом проведённый анализ свидетельствует о высоком продукционном потенциале зоопланктона в южной части Баренцева моря на протяжении весеннего сезона.

#### Выводы:

1. В южной части Баренцева моря в пробах зоопланктона обнаружено 47 таксонов. Наиболее часто встречались копеподы *Calanus finmarchicus*, *Metridia longa*, *M. lucens*, *Microcalanus* spp., *Oithona atlantica*, *O. similis*, *Pseudocalanus* spp., а также яйца и науплиусы копепод, клadoцера *Evadne nordmanni*, личинки иглокожих, полихет, щетинкочелюстные *Parasagitta elegans* и ювенильные стадии эвфаузиид рода *Thysanoessa*. На долю копепод в среднем приходилось 90 % численности, 96 % биомассы и 94 % общей продукции зоопланктона.
2. Общая численность зоопланктона колебалась в широком диапазоне, составляя в среднем  $(3012 \pm 255)$  экз.·м<sup>-3</sup>. Средние величины сухой массы и суточной продукции зоопланктона —  $(83 \pm 7)$  и  $(2,17 \pm 0,17)$  мг сухой массы·м<sup>-3</sup> соответственно. В сутки в исследованной акватории воспроизводилось, согласно проведённым расчётам, порядка 10 тыс. т сухой массы зоопланктона.
3. По обилию и составу зоопланктона кластерным анализом выделено четыре группы станций. Основной вклад в различие между группами вносили *Calanus finmarchicus*, Copepoda nauplii, личинки иглокожих, *O. similis* и *Fritillaria borealis*. Пространственные вариации обилия зоопланктона определяла совокупность пяти факторов — широты, долготы, глубины на станции, придонной температуры и средней солёности, из которых наиболее важными были температура, солёность и широта.
4. Возрастная структура массовых видов веслоногих ракообразных *Pseudocalanus* spp. и *Calanus finmarchicus* характеризовалась преобладанием младших копеподитов, что свидетельствовало о продолжающемся размножении *Pseudocalanus* spp., а также о недавно закончившемся нересте *C. finmarchicus*.

Работа выполнена в рамках государственного задания ММБИ РАН по теме «Особенности организации арктических планктонных сообществ в условиях современных климатических изменений (Баренцево, Карское моря и море Лаптевых)» (№ гос. регистрации 0228-2016-0001).

**Благодарность.** Авторы благодарят анонимных рецензентов за ценные замечания, позволившие улучшить статью.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бизиков В. А., Гончаров С. М., Поляков А. В. Географическая информационная система «Картмастер» // *Рыбное хозяйство*. 2007. № 1. С. 96–99. [Bizikov V. A., Goncharov S. M., Polyakov A. V. The geographical informational system “CardMaster”. *Rybnoe khozyaistvo*, 2007, no. 1, pp. 96–99. (in Russ.)]
2. Водопьянова В. В., Ващенко П. С., Макаревич П. Р. Концентрация хлорофилла в пелагиали Баренцева моря в весенний период // *Труды Кольского научного центра РАН*. 2017. Т. 8, № 2–4. С. 31–38. [Vodopyanova V. V., Vaschenko P. S., Makarevich P. R. Concentration of chlorophyll in pelagic waters of the Barents Sea

- in the spring period. *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2017, vol. 8, no. 2–4, pp. 31–38. (in Russ.)
3. Дворецкий В. Г. Продукция кормового зоопланктона в Баренцевом море в летний период // *Известия ТИНРО*. 2012. Т. 168. С. 169–183. [Dvoretsky V. G. Zooplankton production in the Barents Sea in summer. *Izvestiya TINRO*, 2012, vol. 168, pp. 169–183. (in Russ.)]
  4. Дворецкий В. Г., Дворецкий А. Г. *Биология и роль Oithona similis в зоопланктоне морей Арктики*. Апатиты : Изд-во Кольского науч. центра РАН, 2011. 349 с. [Dvoretsky V. G., Dvoretsky A. G. *Biology and Role of Oithona similis in Zooplankton of Arctic Seas*. Apatity : Izd-vo Kol'skogo nauch. tsentra RAN, 2011, 349 p. (in Russ.)]
  5. Дворецкий В. Г., Дворецкий А. Г. Экология зоопланктонных сообществ Баренцева моря и сопредельных вод. Санкт-Петербург : Реноме, 2015. 736 с. [Dvoretsky V. G., Dvoretsky A. G. *Ecology of Zooplankton Communities in the Barents Sea and Adjacent Waters*. Saint Petersburg : Renome, 2015, 736 p. (in Russ.)]
  6. Дворецкий В. Г., Дворецкий А. Г. Географические закономерности распределения интегральных показателей зоопланктона в Баренцевом море в летний период // *Известия Российской академии наук. Серия географическая*. 2016. № 3. С. 40–46. [Dvoretsky V. G., Dvoretsky A. G. Geographical regularities of distribution of integral indices of zooplankton in the Barents Sea in summer period. *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya*, 2016, no. 3, pp. 40–46. (in Russ.)]. <http://doi.org/10.15356/0373-2444-2016-3-40-46>
  7. Дворецкий В. Г., Дворецкий А. Г. Структура и продуктивность зоопланктонных сообществ фронтальных зон Баренцева моря в августе 2010 г. // *Наука Юга России*. 2017. Т. 13, № 3. С. 71–84. [Dvoretsky V. G., Dvoretsky A. G. Structure and productivity of zooplankton assemblages in frontal zones of the Barents Sea in August 2010. *Nauka Yuga Rossii*, 2017, vol. 13, no. 3, pp. 71–84. (in Russ.)]. <http://doi.org/10.23885/2500-0640-2017-13-3-71-84>
  8. Дворецкий В. Г., Дворецкий А. Г. Широтные вариации структуры сообществ и продуктивности зоопланктона в Баренцевом море (лето 2013 г.) // *Проблемы Арктики и Антарктики*. 2018. Т. 64, № 3. С. 294–310. [Dvoretsky V. G., Dvoretsky A. G. Latitudinal variations of zooplankton community structure and productivity in the Barents Sea (summer 2013). *Problemy Arktiki i Antarktiki*, 2018, vol. 64, no. 3, pp. 294–310. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.30758/0555-2648-2018-64-3-294-310>
  9. Дегтерева А. А. Зависимость численности и биомассы планктона от температуры в юго-западной части Баренцева моря // *Труды Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии*. 1973. Вып. 33. С. 13–23. [Degtereva A. A. Dependence of abundance and biomass of plankton on temperature in the south-western Barents Sea. *Trudy Polyarnogo nauchno-issledovatel'skogo instituta morskogo rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 1973, iss. 33, pp. 13–23. (in Russ.)]
  10. Зеликман Э. А., Камшилов М. М. Многолетняя динамика биомассы планктона южной части Баренцева моря и факторы, её определяющие // *Труды Мурманского морского биологического института*. 1960. Вып. 2 (6). С. 68–113. [Zelikman E. A., Kamshilov M. M. Mnoogoletnyaya dinamika biomassy planktona yuzhnoi chasti Barentseva morya i faktory, ee opredelyayushchie. *Trudy Murmanskogo morskogo biologicheskogo instituta*, 1960, iss. 2 (6), pp. 68–113. (in Russ.)]
  11. Зеликман Э. А. Сообщества арктической пелагиали // *Океанология. Биология океана*. Т. 2. *Биологическая продуктивность океана*. Москва : Наука, 1977. С. 43–55. [Zelikman E. A. Soobshchestva arkticheskoi pelagiali. *Okeanologiya. Biologiya okeana*. Vol. 2. *Biologicheskaya produktivnost' okeana*. Moscow : Nauka, 1977, pp. 43–55. (in Russ.)]
  12. Зенкевич Л. А. *Биология морей СССР*. Москва : Изд-во АН СССР, 1963. 739 с. [Zenkevich L. A. *Biologiya morey SSSR*. Moscow : Nauka, 1963, 739 p. (in Russ.)]
  13. *Инструкция по сбору и обработке планктона*. Москва : ВНИРО, 1971. 82 с. [*Instruktsiya po sboru i obrabotke planktona*. Moscow : VNIRO, 1971, 82 p. (in Russ.)]
  14. Камшилов М. М. Цикл размножения *Calanus finmarchicus* Gunner на Восточном Мурмане // *Доклады Академии наук СССР*. 1952. Т. 85, № 4. С. 929–932. [Kamshylov M. M. Tsikl razmnozheniya *Calanus finmarchicus* Gunner na Vostochnom Murmane // *Doklady Akademii nauk SSSR*. 1952. T. 85, No. 4. S. 929–932. [Kamshylov M. M. Tsikl

- razmnozheniya *Calanus finmarchicus* Gunner na Vostochnom Murmane. *Doklady Akademii nauk SSSR*, 1952, vol. 85, no. 4, pp. 929–932. (in Russ.)]
15. Киселев И. А. *Планктон морей и континентальных водоёмов*. Ленинград : Наука, 1980. Т. 2. 440 с. [Kiselev I. A. *Plankton morei i kontinental'nykh vodootov*. Leningrad : Nauka, 1980, vol. 2, 440 p. (in Russ.)]
  16. Ожигин В. К., Ившин В. А. *Водные массы Баренцева моря*. Мурманск : Изд-во ПИНРО, 1999. 48 с. [Ozhigin V. K., Ivshin V. A. *Vodnye massy Barentseva morya*. Murmansk : Izd-vo PINRO, 1999, 48 p. (in Russ.)]
  17. Орлова Э. Л., Бойцов В. Д., Ушаков Н. Г. *Условия летнего нагула и роста мойвы Баренцева моря*. Мурманск : Изд-во ПИНРО, 2004. 198 с. [Orlova E. L., Boitsov V. D., Ushakov N. G. *Usloviya letnego nagula i rosta moivy Barentseva morya*. Murmansk : Izd-vo PINRO, 2004, 198 p. (in Russ.)]
  18. *Планктон морей Западной Арктики*. Апатиты : Изд-во Кольского науч. центра РАН, 1997. 352 с. [*Plankton morei Zapadnoi Arktiki*. Apatity : Izd-vo Kol'skogo nauch. tsentra RAN, 1997, 352 p. (in Russ.)]
  19. Тимофеев С. Ф. *Экология морского зоопланктона*. Мурманск : Изд-во Мурманского гос. пед. ин-та, 2000. 216 с. [Timofeev S. F. *Ekologiya morskogo zooplanktona*. Murmansk : Izd-vo Murmanskogo gos. ped. in-ta, 2000, 216 p. (in Russ.)]
  20. Численко Л. Л. *Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела (морской мезобентос и планктон)*. Ленинград : Наука, 1968. 106 с. [Chislenko L. L. *Nomogrammy dlya opredeleniya vesa vodnykh organizmov po razmeram i forme tela (morskoi mezobentos* i plankton). Leningrad : Nauka, 1968, 106 p. (in Russ.)]
  21. Dalpadado P., Mowbray F. Comparative analysis of feeding ecology of capelin from two shelf ecosystems, off Newfoundland and in the Barents Sea. *Progress in Oceanography*, 2013, vol. 114, pp. 97–105. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.05.007>
  22. Dvoretzky V. G., Dvoretzky A. G. Checklist of fauna found in zooplankton samples from the Barents Sea. *Polar Biology*, 2010, vol. 33, iss. 7, pp. 991–1005. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0773-4>
  23. Dvoretzky V. G., Dvoretzky A. G. Estimated copepod production rate and structure of mesozooplankton communities in the coastal Barents Sea during summer–autumn 2007. *Polar Biology*, 2012, vol. 35, iss. 9, pp. 1321–1342. <https://doi.org/10.1007/s00300-012-1175-6>
  24. *ICES Zooplankton Methodology Manual*. New York : Academic Press, 2000, 684 p.
  25. Orlova E. L., Dalpadado P., Knutsen T., Nesterova V. N., Prokopchuk I. P. Zooplankton. In: *The Barents Sea Ecosystem: Russian-Norwegian Cooperation in Science and Management* / T. Jakobsen, V. Ozhigin (Eds). Trondheim : Tapir Academic Press, 2011, pp. 91–119.
  26. Raymont J. E. G. *Plankton and Productivity in the Oceans*. Vol. 2. *Zooplankton*. 2<sup>nd</sup> edition. Southampton : Pergamon Press, 1983, 824 p. <https://doi.org/10.1017/S0025315400047524>
  27. Richter C. *Regional and Seasonal Variability in the Vertical Distribution of Mesozooplankton in the Greenland Sea*. Bremerhaven, Germany : Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, 1994, 87 p. (Berichte zur Polar- und Meeresforschung ; vol. 154). [https://doi.org/10.2312/BzP\\_0154\\_1994](https://doi.org/10.2312/BzP_0154_1994)

## ZOOPLANKTON PRODUCTIVITY IN THE COASTAL AREA OF THE SOUTHERN BARENTS SEA IN SPRING

V. G. Dvoretzky and A. G. Dvoretzky

Murmansk Marine Biological Institute RAS, Murmansk, Russian Federation

E-mail: [vdvoretzkiy@mmbi.info](mailto:vdvoretzkiy@mmbi.info)

The results of the analysis of zooplankton assemblage state of the southern Barents Sea are presented. Zooplankton samples were collected during the cruise of the RV “Dalnie Zelentsy” in May 2016. Hydrological conditions were typical for Murmansk coastal water this season. A total of 47 zooplankton taxa were identified. Taxa number varied between stations, ranging 18–29, with cope-

pods being a dominant group in zooplankton. The most frequent ones were *Calanus finmarchicus*, *Metridia longa*, *Metridia lucens*, *Microcalanus* spp., *Oithona atlantica*, *Oithona similis*, *Pseudocalanus* spp., copepod nauplii and ova, as well as cladoceran *Evadne nordmanni*, larvae of Echinodermata and Polychaeta, chaetognath *Parasagitta elegans*, and early stages of the euphausiids of the genus *Thysanoessa*. In populations of common copepod species *Pseudocalanus* spp. and *Oithona similis*, early age stages dominated, which indicated their continued reproduction. Total zooplankton abundance ranged from 748 to 6576 ind.·m<sup>-3</sup>, averaging 3012. Total zooplankton biomass varied from 17 to 157 mg of dry mass per m<sup>3</sup>, with a mean value of 83. The data obtained were comparable to those registered in Murmansk coastal water in July 2008 and were higher than those in August 2007. The authors suggest that it might be related to the differences in sampling seasons and hydrological conditions. Daily zooplankton production was estimated to be 0.49–4.04 mg of dry mass per m<sup>3</sup>, averaging (2.17 ± 0.17). These estimates were about twice as high as mean values, registered in Murmansk coastal water during summer period. This seems to be due to higher phytoplankton concentrations in spring. Total zooplankton stock for water area studied (25.8 thousand km<sup>2</sup>) was estimated to be 425,000 thousand tons of dry mass. Cluster analysis revealed four groups of stations that differ in relative abundance of *Calanus finmarchicus*, Copepoda nauplii, *Oithona similis*, larvae of Echinodermata, and appendicularian *Fritillaria borealis*. Spatial variation of zooplankton abundance was closely related to station location (latitude, longitude, and sampling depth), as well as bottom layer temperature and mean salinity at the station.

**Keywords:** zooplankton assemblage, copepods, pelagic ecosystem



УДК 576.895(262.5):[575.22:576.311.47]

## ГЕНОТИПИРОВАНИЕ ЧЕРНОМОРСКИХ ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВА ОРЕСОЕЛИДАЕ ПО МИТОХОНДРИАЛЬНЫМ МАРКЕРАМ

© 2020 г. А. В. Катохин<sup>1</sup>, Ю. М. Корнийчук<sup>2</sup><sup>1</sup>ФИЦ Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Российская Федерация<sup>2</sup>Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей  
имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Российская ФедерацияE-mail: [katokhin@bionet.nsc.ru](mailto:katokhin@bionet.nsc.ru)Поступила в редакцию 01.08.2020; после доработки 18.12.2020;  
принята к публикации 25.12.2020; опубликована онлайн 30.12.2020.

Оресоелидае Ozaki, 1925 (Trematoda: Оресоелоидеа) — ведущее по числу видов и родов семейство трематод в Чёрном море. Мариты наиболее распространённых видов черноморских опецелидных трематод подробно описаны морфологически, однако сведения о структуре их геномов отрывочны, а данные о митохондриальных геномах отсутствуют полностью. Цель исследования — получить первые сведения о строении участков митохондриального генома представителей наиболее распространённых в Чёрном море в современный период родов трематод семейства Оресоелидае для последующего уточнения их таксономического статуса. Филогенетические отношения внутри анализируемой части этого семейства реконструированы на основе данных, полученных нами, и соответствующих данных из GenBank с помощью алгоритма Maximum Likelihood и модели нуклеотидных замен НКУ. Для укоренения филогенетического дерева использованы соответствующие последовательности *Brachycladium goliath* (Brachycladioidea: Brachycladiidae). Поскольку последовательности CO1 — стандартного и наиболее популярного митохондриального маркера — для исследуемых родов опецелид до сих пор не были известны, нами на основе известных соответствующих последовательностей Xiphidiata разработаны праймеры для амплификации фрагмента CO1, чтобы впервые провести соответствующий филогенетический анализ. Впервые определены и депонированы в GenBank нуклеотидные последовательности фрагментов митохондриальных генов CO1 и 16S черноморских трематод *Cainocreadium flesi* Korniyuchuk & Gaevskaya, 2000, *Gaevskajatrema perezii* (Mathias, 1926) Gibson & Bray, 1982 и *Helicometra fasciata* (Rudolphi, 1819) Odhner, 1902 от разных видов дефинитивных хозяев — рыб. У *C. flesi* не выявлено специфичных к окончательным хозяевам — рыбам линий по структуре фрагмента митохондриального гена CO1, однако отмечено высокое CO1-нуклеотидное разнообразие. У марит черноморских *H. fasciata* определена приуроченная к зеленушкам-руленам *Symphodus tinca* CO1-гаплогруппа, статус которой требует дальнейшего выяснения; необходимы экологические и генетические исследования предполагаемого видового комплекса *H. fasciata* из разных акваторий. При анализе последовательностей фрагмента митохондриального гена 16S рРНК гостальных генетических линий у *H. fasciata* выделить не удалось. У черноморских *G. perezii* не обнаружено значительных различий по фрагменту 16S между трематодами из окончательных хозяев разных видов, однако внутривидовое 16S-нуклеотидное разнообразие оказалось высоким.

**Ключевые слова:** Чёрное море, Trematoda, Оресоелидае, *Cainocreadium*, *Gaevskajatrema*, *Helicometra*, митохондриальные гены, CO1, 16S рРНК

Ведущим по числу родов и видов семейством трематод Чёрного моря является Oprescoelidae Ozaki, 1925 (Trematoda: Oprescoeloidea) (Гаевская и Корнийчук, 2003). Примерно за последние 50 лет оно испытало прогрессирующее уменьшение представленности видов и родов в этом водоёме (Дмитриева и др., 2018), причины которого полностью не ясны. Мариты наиболее распространённых в современный период в Чёрном море видов опецелид (*Cainocreadium flesi* Korniyuchuk & Gaevskaya, 2000, *Gaevskajatrema perezi* (Mathias, 1926) Gibson & Bray, 1982 и *Helicometra fasciata* (Rudolphi, 1819) Odhner, 1902) подробно описаны только морфологически, с использованием методов световой микроскопии (Гаевская и Солонченко, 1989 ; Корнийчук, 2009 ; Корнийчук и Гаевская, 2000 ; *Определитель паразитов позвоночных...*, 1975). Имеющиеся ныне сведения о структуре геномов видов опецелид (и вообще трематод), известных из Чёрного моря, представлены главным образом данными о нуклеотидных последовательностях фрагментов ядерной ДНК (18S рДНК, 28S рДНК, ITS1, ITS2) (Катохин и Корнийчук, 2018 ; Andres et al., 2014 ; Born-Torrijos et al., 2012 ; Bray et al., 2016 ; Jousson & Bartoli, 2001). Немногочисленные сведения о структуре митохондриальных генов опецелид, принадлежащих к представленным в Чёрном море родам этого семейства, получены только на тихоокеанском материале (Donald et al., 2004 ; Donald & Spencer, 2016 ; González et al., 2013 ; Lagrue, 2016 ; López et al., 2015 ; Martin et al., 2019 ; Yano & Urabe, 2017) и малопригодны для подтверждения видовой идентификации черноморских трематод молекулярно-генетическими методами.

Цель исследования — получить первые данные о строении участков митохондриального генома представителей наиболее распространённых в Чёрном море в современный период родов трематод семейства Oprescoelidae Ozaki, 1925 (*C. flesi*, *G. perezi* и *H. fasciata*) для последующего уточнения их таксономического статуса.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мариты трематод *Cainocreadium flesi*, *Gaevskajatrema perezi* и *Helicometra fasciata* из семейства Oprescoelidae Ozaki, 1925 получены от черноморских рыб, выловленных в районе г. Севастополя и урочища Батилиман, а также в акватории Карадагского природного заповедника (табл. 1). Их видовая принадлежность определена по общепринятым морфологическим критериям (Гаевская и Солонченко, 1989 ; Корнийчук, 2009 ; Корнийчук и Гаевская, 2000 ; *Определитель паразитов позвоночных...*, 1975).

Для молекулярно-генетического анализа выбраны фрагменты митохондриальных генов трематод, кодирующих рибосомную РНК 16S и первую субъединицу цитохром с-оксидазы (CO1). Выделение тотальной ДНК проводили по методу с применением ЦТАБ (Wilke et al., 2006). Для амплификации фрагмента 16S рРНК размером 257 нуклеотидов использовали праймеры OMP38 5'-AGACGGAAAGACCCCGAG-3' и OMP04 5'-CTCACGCCGGTCTTAACT-3' и следующий термопрофиль полимеразной цепной реакции: денатурация при +94 °С 3 минуты, 40 циклов (денатурация при +94 °С 20 секунд; отжиг праймеров при +52 °С 30 секунд; синтез при +72 °С 25 секунд). Эти праймеры были разработаны и использованы для реконструкции митогеномов описторхидных трематод (Shekhovtsov et al., 2010) и оказались пригодными также для генотипирования опецелид. Применяли стандартные условия реакции (см. [http://molbiol.ru/protocol/12\\_01.html](http://molbiol.ru/protocol/12_01.html)).

Для амплификации фрагмента гена CO1 размером 276 нуклеотидов использовали праймеры PlagiHenC1F 5'-GTTGTTGGGCTCATCATATGTTTA-3' и OpCo1uniR2 5'-AGCCACCACAAACCAAGTATCATG-3' и описанный выше термопрофиль полимеразной цепной реакции, но с температурой отжига праймеров +54 °С. До нашей работы последовательности CO1 для трематод рода *Cainocreadium* не были известны, поэтому при разработке праймера PlagiHenC1F за основу был взят праймер, ранее предложенный для трематод

семейства Prosthogonimidae (Heneberg et al., 2015); он после выравнивания с представленными в GenBank (NCBI) последовательностями был модифицирован, чтобы стать пригодным для генотипирования видов семейства Opescoelidae. При разработке праймера OpCo1uniR2 за основу был взят праймер, созданный и применённый для генотипирования описторхид; он аналогично был модифицирован для работы с ДНК опецелидных трематод (рис. 1).

**Таблица 1.** Проанализированные образцы мари́т опецелидных трематод

**Table 1.** Trematoda (Opescoelidae) maritae samples, analyzed in the study

Идентификатор образца	Вид трематоды	Вид рыбы-хозяина	Регион сбора	№ в GenBank		
				16S	CO1	
009Cai-PfSKr05-21	<i>Cainocreadium flesi</i>	<i>Platichthys flesus</i>	Севастополь	MT472528	MT472167	
010Cai-PfSKr05-22				MT472529	MT472168	
022Cai-PfSKr05-23				MT472530	MT472169	
001Cai-GmSKr05-21			Севастополь	MT472531	–	
002Cai-GmSKr05-22				MT472532	–	
003Cai-GmSKr05-23				MT472533	MT472170	
004Cai-GmSKr05-24				MT472534	–	
011Cai-GmKkr18-21		<i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	Карадаг	MT472535	MT472171	
012Cai-GmKkr18-22				MT472536	–	
013Cai-GmKkr18-23				MT472537	MT472172	
014Cai-GmKkr18-24				MT472538	MT472173	
018Cai-GmKkr18-26				MT472539	–	
019Cai-GmKkr18-27				MT472540	–	
005Hel-SpSKr05-21		<i>Helicometra fasciata</i>	<i>Salaria pavo</i>	Севастополь	–	MT472174
006Hel-SpSKr05-22			Севастополь	MT472542	MT472175	
015Hel-GmBkr17-22	<i>Gaidropsarus mediterraneus</i>		Батилиман	MT472543	MT472176	
042Hel-GmKkr18-21			Карадаг	MT472548	–	
043Hel-GmKkr18-22				MT472549	–	
047Hel-GmKkr18-23	MT472551			MT472177		
048Hel-GmKkr18-24				MT472552	–	
036Hel-AsKkr18-21	<i>Aidablennius sphyinx</i>		Севастополь	MT472545	–	
037Hel-AsKkr18-22				MT472546	–	
040Hel-AsKkr18-25				MT472547	–	
049Hel-SpKkr06-21			<i>Scorpaena porcus</i>	Карадаг	MT472553	MT472178
045Hel-SrBkr02-21			<i>Symphodus roissali</i>	Севастополь	MT472550	–
056Hel-StSKr19-22	<i>Symphodus tinca</i>		Севастополь	MT472554	MT472179	
057Hel-StSKr19-23				MT472556	–	
041Gae-SsSKr19-21	<i>Gaevskajatrema perezi</i>		<i>Symphodus ocellatus</i>	Севастополь	MT472557	–
051Gae-SoSKr19-22		MT472558			–	
052Gae-StSKr19-23		<i>Symphodus tinca</i>	Севастополь	MT472559	–	
053Gae-StSKr19-24				MT472556	–	
–	<i>Helicometra fasciata</i>	<i>Labrisomus philippii</i>	Тихий океан, побережье Чили	–	KJ996004 [20]	
–	<i>Helicometra fasciata</i>	<i>Paralabrax humeralis</i>		–	KJ996005; KJ996006 [20]	
–	<i>Brachycladium goliath</i>	<i>Balaenoptera acutorostrata</i>	Атлантический океан	KR703278	KR703278 [17]	



данных из GenBank с помощью алгоритма максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) и модели нуклеотидных замен НКУ, рекомендованной подпрограммой Model Test из пакета MEGA X. Для укоренения филогенетического дерева использовали соответствующие последовательности трематоды *Brachycladium goliath* (van Beneden, 1858) Fraija-Fernández, Aznar, Raga, Gibson & Fernández, 2014 (Brachycladiidae) — вида из близкородственного надсемейства Brachycladioidea.

Гаплотипы выявляли и анализировали с помощью программы DnaSP 5.10 (Librado & Rozas, 2009). Сети гаплотипов строили с помощью программы Network 10 (<http://www.fluxus-engineering.com/sharenet.htm>) (Bandelt et al., 1999).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ генетических дистанций между черноморскими представителями опецелидных трематод из разных родов по последовательностям фрагментов митохондриальных генов 16S и CO1 выявил существенные количественные различия между ними при гораздо более низкой внутривидовой изменчивости соответствующих участков генома трематод (табл. 2).

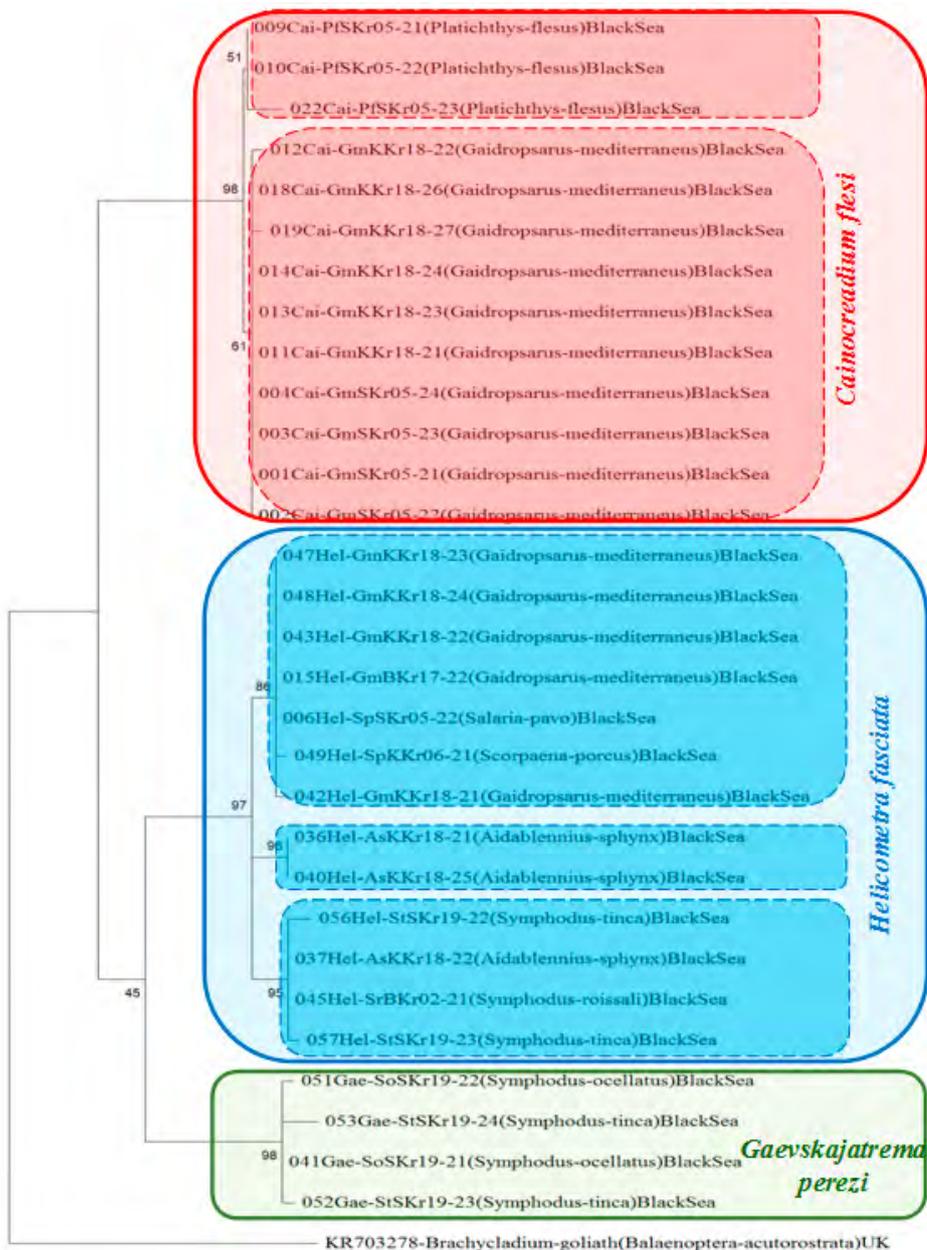
**Таблица 2.** Генетические дистанции по последовательностям фрагментов митохондриальных генов CO1 (над диагональю) и 16S (под диагональю) внутри видов (в скобках, жирным шрифтом) и между видами изученных черноморских опецелидных трематод

**Table 2.** Estimates of genetic distances (number of base substitutions per site) intra- (in brackets, bold) and between studied Black Sea Opacoelidae trematodes for CO1 (above diagonal) and 16S mitochondrial genes fragments (below diagonal)

	CO1	<i>Cainocreadium flesi</i> ( <b>0,2175</b> )	<i>Helicometra fasciata</i> ( <b>0,0423</b> )
16S			
<i>Cainocreadium flesi</i> ( <b>0,0031</b> )			0,3108
<i>Helicometra fasciata</i> ( <b>0,0109</b> )		0,0719	
<i>Gaevskajatrema perezii</i> ( <b>0,0127</b> )		0,0688	0,0616

Положение изученных видов черноморских опецелидных трематод на филогенетическом дереве на основе изучаемого фрагмента 16S рРНК (рис. 2) адекватно отразило распределение видов трематод по родам.

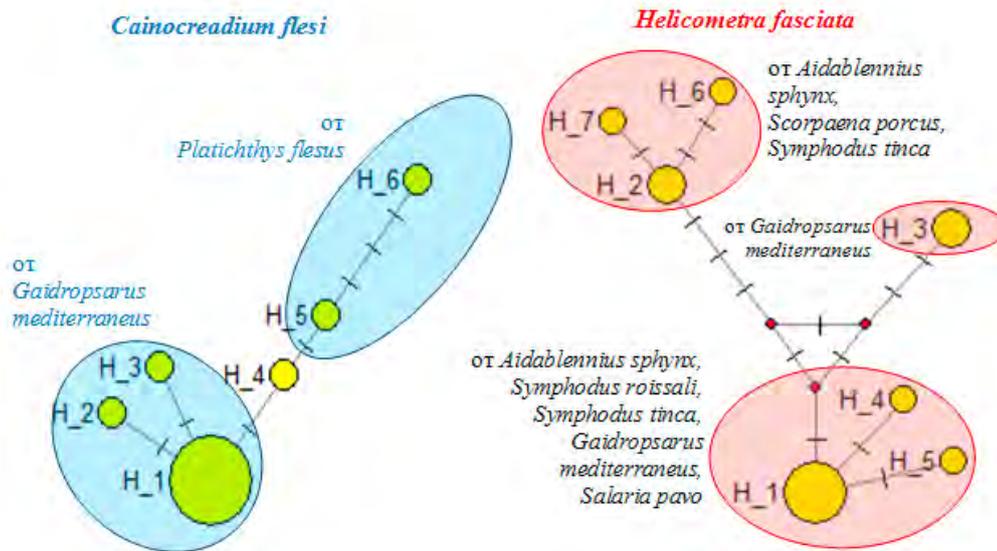
*Cainocreadium flesi* Korniyuchuk & Gaevskaya, 2000. Митохондриальный ген 16S используют, как правило, для различения таксонов трематод выше видового уровня (наиболее надёжно — для различения семейств) (Blasco-Costa et al., 2016), и на внутривидовом уровне маловероятны какие-либо существенные отличия в его нуклеотидных последовательностях. Тем не менее у трематод рода *Cainocreadium* выявлено шесть 16S-гаплотипов, переходы между которыми наглядно иллюстрирует рис. 3. Проанализированные образцы от камбалы глоссы *P. flesus* представлены тремя гаплотипами (№ 4–6), различающимися одной нуклеотидной заменой и/или инсерцией-делецией. Все проанализированные образцы марины *Cainocreadium* от морского налима *G. mediterraneus* представлены тремя другими гаплотипами (№ 1–3), с разницей в одну нуклеотидную замену между ними. При этом наиболее распространённым является гаплотип № 1: он был определён у особей *Cainocreadium*, собранных в разные годы, в различных акваториях и от разных экземпляров рыб-хозяев. Гостальная приуроченность гаплогрупп гена 16S свидетельствует о некоторой разнонаправленности микроэволюционных процессов в отношении него в парагемипопуляциях марины черноморских *Cainocreadium*, формирующихся в морских налимах и в камбалах глоссах.



**Рис. 2.** ML-филограмма сходства черноморских трематод семейства Opascoelidae по фрагменту митохондриального гена 16S рРНК

**Fig. 2.** ML phylogram of Black Sea Opascoelidae trematodes, based on 16S rRNA mitochondrial gene fragment

Анализ сходства-различия трематод *C. flesi* от разных хозяев по структуре фрагмента митохондриального гена CO1 (рис. 4) не выявил гостально специфичных кластеров, что согласуется с ранее полученными данными об отсутствии генетической изменчивости этих трематод от налима и глоссы по нуклеотидным последовательностям ITS1 (Катохин и Корнийчук, 2018) и, видимо, может свидетельствовать в пользу принадлежности черноморских марит *Cainocreadium* от разных окончательных хозяев — рыб, имеющих тем не менее выраженные морфологические различия (Корнийчук, 2008), к одному и тому же виду, *C. flesi*. Между тем у проанализированных образцов *C. flesi* отмечено очень высокое CO1-гаплотипическое разнообразие (рис. 4): каждый из них относился к отдельному гаплотипу; выявлено 14 несинонимичных замен (0,21 %) и 28 синонимичных (0,42 %).



**Рис. 3.** Сети 16S-гаплотипов двух видов черноморских трематод

**Fig. 3.** Haplotype networks of 16S of two Black Sea trematodes

Анализ с помощью программы Network 10 показал, что CO1-гаплотипы черноморских кайнокреадиумов делятся на две группы (Нар 1÷4 и Нар 5÷7), разделённые 42 мутационными событиями; внутри гаплогрупп различия не превышают 5 мутационных шагов (рис. 5). При этом ни гостальной, ни пространственной приуроченности CO1-гаплогрупп не отмечено (рис. 4): в состав каждой из них входят трематоды и от налима, и от глоссы, выловленных в двух черноморских акваториях, которые отстоят друг от друга почти на 200 км вдоль побережья.

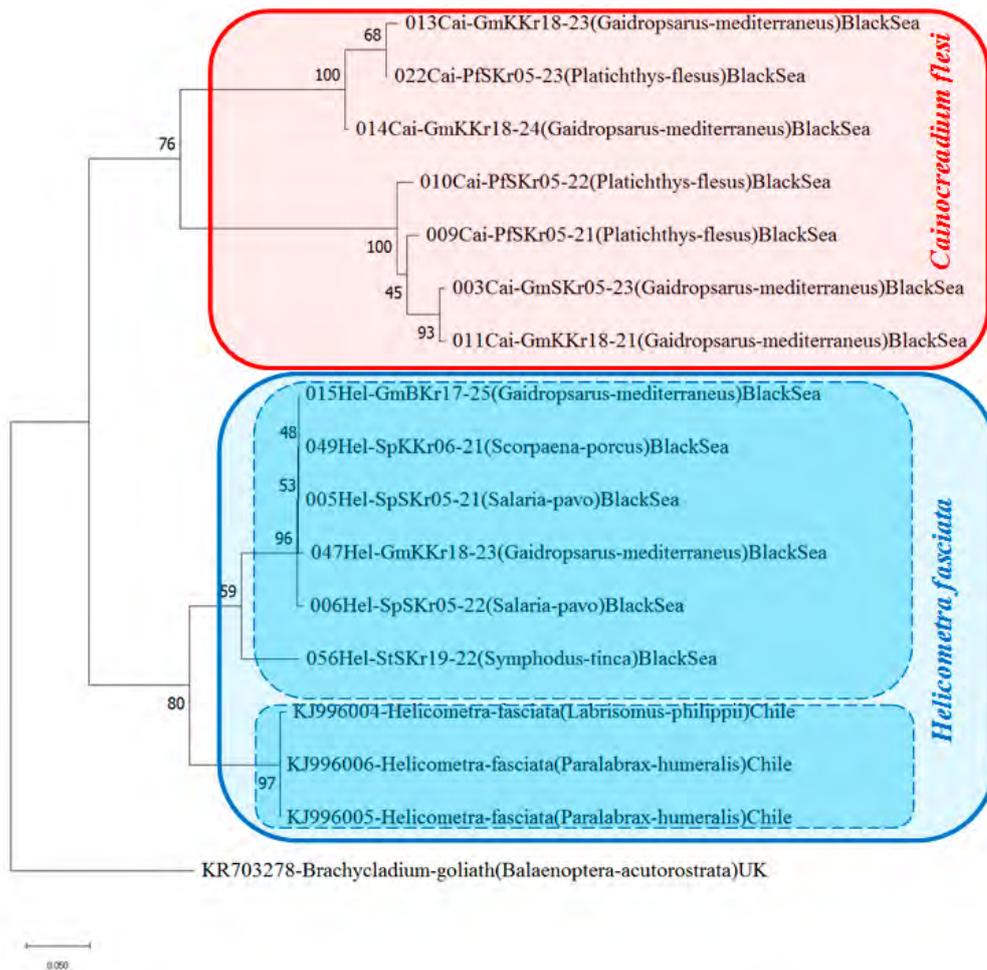
Кайнокреадиумы проникли в Чёрное море, очевидно, из Средиземного, освоив при этом совершенно иных, нежели средиземноморские, окончательных и промежуточных хозяев (Корнийчук, 2008). Из предковой формы трематод при этом сформировался новый самостоятельный вид, *C. flesi* (Корнийчук и Гаевская, 2000); очевидно, процессы адаптации к существованию в новых хозяевах продолжаются.

***Helicometra fasciata* (Rudolphi, 1819) Odhner, 1902.** Мариты черноморских *H. fasciata* (см. рис. 2) по структуре 16S рНК подразделились на три кластера, ни один из которых не отражает узкую специфичность к окончательному хозяину: трематоды от *A. sphyinx* как формируют отдельный кластер, так и присутствуют в составе другого, от рыб-хозяев разных видов.

Отмечено три группы 16S-гаплотипов *H. fasciata*. Нар 4÷7 приурочены только к региону Севастополя; Нар 2 и 3 встречаются лишь на Карадаге; Нар 1 найден у марит от рыб из географически значительно удалённых (более 200 км по прямой между крайними точками) друг от друга акваторий (Севастополь, Батилиман и Карадаг). При этом ни одни из рыб-хозяев не совершают значительных перемещений в пространстве (Световидов, 1964).

Изученный образец марит черноморских *H. fasciata*, паразитирующих в зеленушках-руленях *Symphodus tinca*, по структуре CO1 существенно отличается от хеликометр из остальных обследованных рыб-хозяев, которые группируются на дереве в один общий кластер (рис. 4).

Мы сравнили полученные нами данные о структуре CO1 хеликометр из Чёрного моря с соответствующими данными из GenBank (см. табл. 1) о трематодах *H. fasciata* с побережья Чили. Оказалось, что хеликометры из этой географически удалённой акватории и особи, паразитирующие у черноморских рыб из других семейств, выделяются в самостоятельный кластер.



**Рис. 4.** ML-филограмма по фрагменту митохондриального гена, кодирующего первую субъединицу цитохром с-оксидазы (CO1) черноморских трематод семейства Opacoelidae

**Fig. 4.** ML phylogram of Black Sea Opacoelidae trematodes, based on mitochondrial gene fragment, encoding the cytochrome c oxidase subunit I (CO1)

CO1-гаплотипы изученных образцов *H. fasciata* подразделились на три гаплогруппы (рис. 5). Гаплотипы черноморских хеликометр от большинства обследованных черноморских рыб близкородственны (Нар 1÷3, средняя генетическая дистанция — 0,032). От них существенно отличаются хеликометры от зеленушки-рулены *S. tinca* (Нар 4, со средней генетической дистанцией почти в три раза больше вышеописанной внутригрупповой — 0,088).

Наиболее далёкую от остальных гаплогруппу хеликометр (CO1 Нар 5÷6) составляют тихоокеанские представители вида: средняя генетическая дистанция — 0,154 (размах 0,146÷0,158); дистанция от черноморских хеликометр из зеленушки-рулены *S. tinca* — 0,148, от остальных черноморских хеликометр — 0,155.

Значения генетических дистанций между двумя CO1-гаплогруппами хеликометр из Чёрного моря и между каждой из этих групп и тихоокеанскими *H. fasciata* укладываются в установленный рядом исследователей диапазон различий межвидового уровня по CO1 для трематод (León-Règagnon, 2010 ; Pérez-Ponce et al., 2016 ; Rosser et al., 2017 ; Vilas et al., 2005). Эти данные, а также ранее определённое морфологическое своеобразие мари́т черноморских хеликометр от зеленушек-рулен (Корнийчук, 2000) позволяют предположить, что все три вышеперечисленных CO1-гаплогруппы *H. fasciata* могут оказаться неравнозначными в таксономическом отношении. Проверка гипотезы требует проведения комплексного исследования предполагаемого

видового комплекса *Helicometra* — получения более полных сведений о CO1-гаплотипическом составе гостальных группировок мариит, изучения морфологических особенностей хеликометр, принадлежащих к разным CO1-гаплогруппам, и оценки наличия переходных морфотипов.

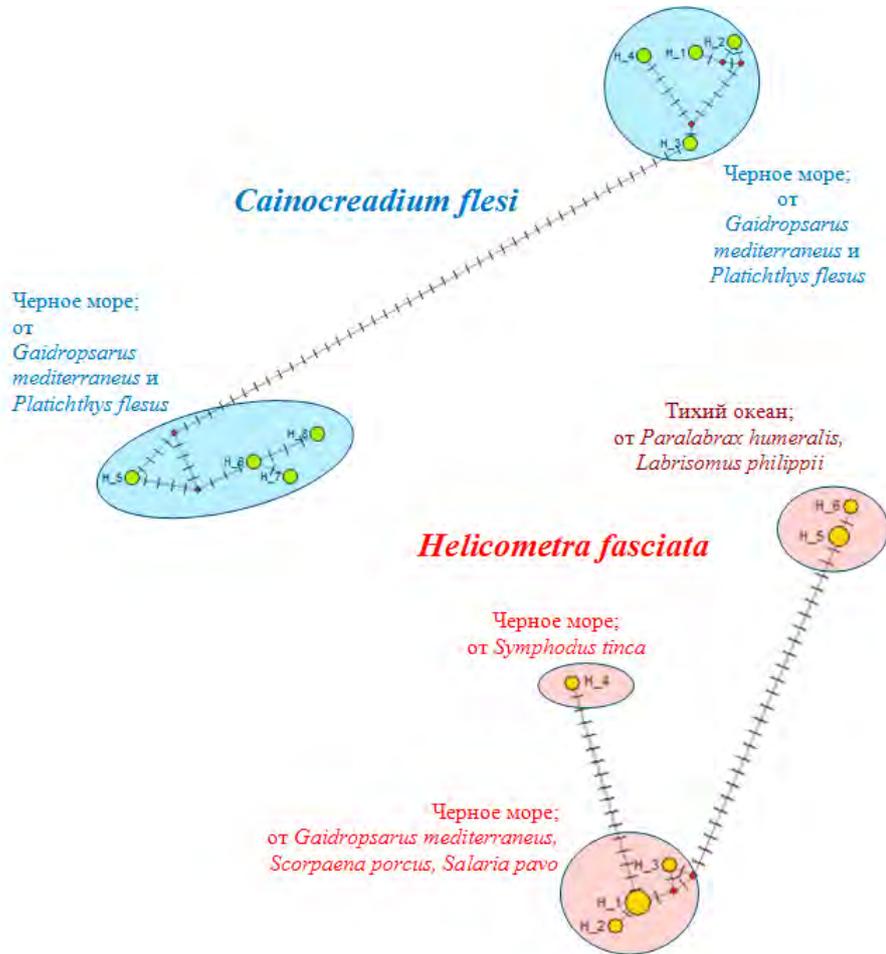


Рис. 5. Сети CO1-гаплотипов черноморских трематод  
Fig. 5. Haplotype networks of CO1 of Black Sea trematodes

***Gaevskajatrema perezii* (Mathias, 1926) Gibson & Bray, 1982.** Трематодеды *G. perezii* специфичны исключительно к рыбам из семейства Губановых (Labridae) и в Чёрном море обычны у этих хозяев (Корнийчук, 2001). Обследованные нами марииты данного вида из черноморских зеленушек двух видов оказались однородными по структуре фрагмента 16S (рис. 2). Этот вывод интересно будет проверить с использованием других маркеров.

В целом применение двух митохондриальных маркеров для решения вопроса о статусе видов опецелидных трематод показало свою перспективность. Очевидно, что вовлечение в анализ новых образцов из различных хозяев и акваторий предоставит много уникальных данных о видовом разнообразии и внутривидовой генетической структуре этих трематод.

Полученные сведения о структуре фрагментов митохондриального гена, кодирующего рибосомную РНК 16S, и митохондриального гена, кодирующего первую субъединицу цитохром с-оксидазы (CO1), обследованных черноморских трематод депонированы в GenBank (см. табл. 1) и интегрированы на сайт подколлекции паразитических организмов коллекции гидробионтов Мирового океана ФИЦ ИнБЮМ (<http://marineparasites.org/taxa/?dna-sequences>).

**Выводы:**

1. Для амплификации фрагмента гена CO1 трематод родов *Cainocreadium* и *Helicometra* впервые разработаны праймеры PlagiHepC1F и OreCo1uniR2.
2. Впервые определены нуклеотидные последовательности фрагментов митохондриальных генов черноморских трематод: гена 16S видов *Cainocreadium flesi* Korniychuk & Gaevskaya, 2000, *Gaevskajatrema perezi* (Mathias, 1926) Gibson & Bray, 1982 и *Helicometra fasciata* (Rudolphi, 1819) Odhner, 1902 и гена CO1 видов *C. flesi* и *H. fasciata* — от разных видов дефинитивных хозяев — рыб.
3. У трематод *C. flesi* не выявлено гостально специфичных группировок по структуре фрагментов митохондриальных генов 16S и CO1, однако отмечено высокое CO1-нуклеотидное разнообразие.
4. У марит черноморских *H. fasciata* от зеленушки-рулены *Symphodus tinca* выявлен CO1-гаплогрупп, существенно дистанцирующийся от CO1-гаплогруппы *H. fasciata* из прочих изученных рыб-хозяев; таксономический статус хеликометр от *S. tinca* требует уточнения. При анализе последовательностей фрагмента митохондриального гена 16S рРНК хеликометр гостальных генетических линий выделить не удалось.
5. CO1-гаплогруппа тихоокеанских представителей *H. fasciata* существенно удалена от гаплогрупп черноморских представителей, что требует уточнения таксономического статуса также и тихоокеанских *H. fasciata*.
6. Различия в структуре изученного фрагмента гена 16S у черноморских трематод *G. perezi* из окончательных хозяев разных видов не обнаружены.

Исследования выполнены по гранту РФФИ № 18-44-920027 p\_a и частично в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Гаевская А. В., Корнийчук Ю. М. Паразитические организмы как составляющая экосистем черноморского побережья Крыма // *Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор)* / под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской; НАН Украины, Институт биологии южных морей. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 425–490. [Gaevskaya A. V., Korniychuk Yu. M. Paraziticheskie organizmy kak sostavlyayushchaya ekosistem chernomorskogo poberezh'ya Kryma. In: *Sovremennoe sostoyanie bioraznoobraziya pribrezhnykh vod Kryma* / V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya (Eds); NAN Ukrainy, Institut biologii yuzhnykh morei. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2003, pp. 425–490. (in Russ.)].
2. Гаевская А. В., Солонченко А. И. Новые данные о трематодах черноморских рыб // *Биологические науки: научные доклады высшей школы*. 1989. № 5. С. 43–47. [Gaevskaya A. V., Solonchenko A. I. Novye dannye o trematodakh chernomorskikh ryb. *Biologicheskie nauki: nauchnye doklady vysshei shkoly*, 1989, no. 5, pp. 43–47. (in Russ.)]
3. Дмитриева Е. В., Полякова Т. А., Корнийчук Ю. М., Пронькина Н. В., Плаксина М. П., Юрахно В. М., Лебедовская М. В., Лозовский В. Л., Белоусова Ю. В. Паразиты морских гидробионтов // *Биология Чёрного моря у берегов Юго-Восточного Крыма* / под ред. Н. С. Костенко. Симферополь: ИТ «Ариал», 2018. Гл. 3.1.4. С. 96–130. [Dmitrieva E. V., Polyakova T. A., Korniychuk Yu. M., Pron'kina N. V., Plaksina M. P., Yurakhno V. M., Lebedovskaya M. V., Lozovskii V. L., Belousova Yu. V. Parazity morskikh gidrobiontov. In: *The Biology of the Black Sea Offshore Area at the South-Eastern Crimea* / N. S. Kostenko (Ed.). Simferopol: PP "Ariall", 2018, chap. 3.1.4, pp. 96–130. (in Russ.)]

4. Катохин А. В., Корнийчук Ю. М. Первые данные генотипирования черноморских трематод родов *Cainocreadium* и *Helicometra* (Trematoda: Opacoelidae) // *Морской биологический журнал*. 2018. Т. 3, № 4. С. 36–42. [Katochin A. V., Korniyuchuk Yu. M. First data of ITS1-genotyping of the Black Sea trematodes *Cainocreadium* and *Helicometra* (Trematoda: Opacoelidae). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2018, vol. 3, no. 4, pp. 36–42. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.4.04>
5. Корнийчук Ю. М. О морфологической изменчивости черноморских представителей рода *Helicometra* (Trematoda: Opacoelidae) // *Экология моря*. 2000. Вып. 51. С. 40–44. [Korniyuchuk J. M. Morphological variability of genus *Helicometra* (Trematoda: Opacoelidae) maritae from the Black Sea. *Ekologiya morya*, 2000, iss. 51, pp. 40–44. (in Russ.)]
6. Корнийчук Ю. М. О структуре трематодофауны черноморских губановых рыб (Pisces: Labridae) // *Экология моря*. 2001. Вып. 58. С. 32–36. [Korniyuchuk J. M. Structure of the trematode fauna of the Black Sea labrid fishes (Pisces: Labridae). *Ekologiya morya*, 2001, iss. 58, pp. 32–36. (in Russ.)]
7. Корнийчук Ю. М. Трематоды рода *Cainocreadium* (Opacoelidae) в Чёрном и Средиземном морях // *Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения* : материалы IV Всерос. съезда Паразитологического общества при Российской академии наук. Санкт-Петербург, 2008. Т. 2. С. 77–80. [Korniyuchuk Yu. M. Trematody roda *Cainocreadium* (Opacoelidae) v Chernom i Sredizemnom moryakh. In: *Parazitologiya v XXI veke – problemy, metody, resheniya* : materialy IV Vseros. s'ezda Parazitologicheskogo obshchestva pri Rossiiskoi akademii nauk. Saint Petersburg, 2008, vol. 2, pp. 77–80. (in Russ.)]
8. Корнийчук Ю. М. Дополненное описание гермафродитного поколения трематоды черноморских рыб *Helicometra fasciata* (Trematoda, Opacoelidae) // *Вестник зоологии*. 2009. Отд. вып. № 23. С. 63–68. [Korniyuchuk Yu. M. Additional description of hermaphroditic generation of trematodes Black Sea fishes, *Helicometra fasciata* (Trematoda, Opacoelidae). *Vestnik zoologii*, 2009, spec. iss. 23, pp. 63–68. (in Russ.)]
9. Корнийчук Ю. М., Гаевская А. В. *Cainocreadium flesi* sp. n. (Trematoda, Opacoelidae) – новый вид трематод черноморских рыб // *Вестник зоологии*. 2000. Т. 34, № 6. С. 89–91. [Korniyuchuk Yu. M., Gaevskaya A. V. *Cainocreadium flesi* sp. n. (Trematoda, Opacoelidae) – A new trematode from the Black Sea fishes. *Vestnik zoologii*, 2000, vol. 34, no. 6, pp. 89–91. (in Russ.)]
10. *Определитель паразитов позвоночных Чёрного и Азовского морей* : Паразитические беспозвоночные рыб, рыбоядных птиц и морских млекопитающих / [сост. А. В. Гаевская, А. В. Гусев, С. Л. Делямуре и др.] ; АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. Киев : Наукова думка, 1975. 551 с. [*Opredelitel' parazitov pozvonochnykh Chernogo i Azovskogo morei* : *Paraziticheskie bespozvonochnye ryb, rybojadnykh ptits i morskikh mlekopitayushchikh* / [A. V. Gaevskaya, A. V. Gusev, S. L. Delyamure, etc. (Eds)] ; AN USSR, In-t biologii yuzh. morei im. A. O. Kovalevskogo. Kiev : Naukova dumka, 1975, 551 p. (in Russ.)]
11. Световидов А. Н. *Рыбы Чёрного моря*. Москва ; Ленинград : Наука, 1964. 551 с. [Svetovidov A. N. *Ryby Chernogo morya*. Moscow ; Leningrad : Nauka, 1964, 551 p. (in Russ.)]
12. Andres M. J., Ray C. L., Pulis E. E., Curran S. S., Overstreet R. M. Molecular characterization of two opacoelid trematodes from fishes in the Gulf of Mexico, with a description of a new species of *Helicometra*. *Acta Parasitologica*, 2014, vol. 59, iss. 3, pp. 405–412. <https://doi.org/10.2478/s11686-014-0258-7>
13. Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 1999, vol. 16, iss. 1, pp. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
14. Blasco-Costa I., Cutmore S. C., Miller T. L., Nolan M. J. Molecular approaches to trematode systematics: 'Best practice' and implications for future study. *Systematic Parasitology*, 2016, vol. 93, iss. 3, pp. 295–306. <https://doi.org/10.1007/s11230-016-9631-2>
15. Born-Torrijos A., Kostadinova A., Raga J. A., Holzer A. S. Molecular and morphological identification of larval opacoelids (Digenea: Opacoelidae) parasitising prosobranch snails in a Western Mediterranean lagoon. *Parasitology*

- International*, 2012, vol. 61, iss. 3, pp. 450–460. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2012.03.002>
16. Bray R. A., Cribb T. H., Littlewood D. T., Waeschenbach A. The molecular phylogeny of the digenean family Opcoelidae Ozaki, 1925 and the value of morphological characters, with the erection of a new subfamily. *Folia Parasitologica*, 2016, vol. 63, art. no. 013 (11 p.). <https://doi.org/10.14411/fp.2016.013>
  17. Briscoe A. G., Bray R. A., Brabec J., Littlewood D. T. The mitochondrial genome and ribosomal operon of *Brachycladium goliath* (Digenea: Brachycladiidae) recovered from a stranded minke whale. *Parasitology International*, 2016, vol. 65, iss. 3, pp. 271–275. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2016.02.004>
  18. Donald K. M., Kennedy M., Poulin R., Spencer H. G. Host specificity and molecular phylogeny of larval Digenea isolated from New Zealand and Australian topshells (Gastropoda: Trochidae). *International Journal for Parasitology*, 2004, vol. 34, iss. 5, pp. 557–568. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2003.11.027>
  19. Donald K. M., Spencer H. G. Host and ecology both play a role in shaping distribution of digenean parasites of New Zealand whelks (Gastropoda: Buccinidae: *Cominella*). *Parasitology*, 2016, vol. 143, iss. 9, pp. 1143–1156. <https://doi.org/10.1017/S0031182016000494>
  20. González M. T., Henriquez V., Lopes Z. Variations in the fecundity and body size of digenean (Opcoelidae) species parasitizing fishes from Northern Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 2013, vol. 48, no. 3, pp. 421–429. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572013000300002>
  21. Heneberg P., Sitko J., Bizos J. Integrative taxonomy of central European parasitic flatworms of the family Prosthogonimidae Lühe, 1909 (Trematoda: Plagiorchiida). *Parasitology International*, 2015, vol. 64, iss. 5, pp. 264–273. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2015.02.003>
  22. Jousson O., Bartoli P. Molecules, morphology and morphometrics of *Cainocreadium labracis* and *Cainocreadium dentecis* n. sp. (Digenea: Opcoelidae) parasitic in marine fishes. *International Journal for Parasitology*, 2001, vol. 31, iss. 7, pp. 706–714. [https://doi.org/10.1016/s0020-7519\(01\)00180-1](https://doi.org/10.1016/s0020-7519(01)00180-1)
  23. Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 2018, vol. 35, pp. 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
  24. Lagrue C., Joannes A., Poulin R., Blasco-Costa I. Genetic structure and host-parasite co-divergence: Evidence for trait-specific local adaptation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2016, vol. 118, iss. 2, pp. 344–358. <https://doi.org/10.1111/bij.12722>
  25. León-Règagnon V. Evidence of new species of *Haematoloechus* (Platyhelminthes: Digenea) using partial *cox1* sequences, mitochondrial DNA. *The Journal of DNA Mapping, Sequencing, and Analysis*, 2010, vol. 21, iss. s1., pp. 12–17. <https://doi.org/10.3109/19401736.2010.523700>
  26. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 2009, vol. 25, iss. 11, pp. 1451–1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
  27. López Z., Cárdenas L., Runil F., González M. T. Contrasting definitive hosts as determinants of the genetic structure in a parasite with complex life cycle along the south-eastern Pacific. *Molecular Ecology*, 2015, vol. 24, iss. 5, pp. 1060–1073. <https://doi.org/10.1111/mec.13080>
  28. Martin S. B., Huston D. C., Cutmore S. C., Cribb T. H. A new classification for deep-sea opcoelid trematodes based on the phylogenetic position of some unusual taxa from shallow-water, herbivorous fishes off south-west Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2019, vol. 186, iss. 2, pp. 385–413. <https://doi.org/10.1093/zoolinlean/zly081>
  29. Pérez-Ponce D. E., León G., García-Varela M., Pinacho-Pinacho C. D., Sereno-Urbe A. L., Poulin R. Species delimitation in trematodes using DNA sequences: Middle-American *Clinostomum* as a case study. *Parasitology*, 2016, vol. 143, iss. 13, pp. 1773–1789. <https://doi.org/10.1017/S0031182016001517>
  30. Rosser T. G., Alberson N. R., Woodyard E. T., Cunningham F. L., Pote L. M., Griffin M. J. *Clinostomum album* n. sp. and *Clinostomum marginatum* (Rudolphi, 1819), parasites of the great egret *Ardea alba* L. from Mississippi, USA. *Systematic Parasitology*, 2017, vol. 94, iss. 1, pp. 35–49. <https://doi.org/10.1007/s11230-016-9686-0>

31. Shekhovtsov S. V., Katokhin A. V., Kolchanov N. A., Mordvinov V. A. The complete mitochondrial genomes of the liver flukes *Opisthorchis felineus* and *Clonorchis sinensis* (Trematoda). *Parasitology International*, 2010, vol. 59, iss. 1, pp. 100–103. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2009.10.012>
32. Vilas R., Criscione C. D., Blouin M. S. A comparison between mitochondrial DNA and the ribosomal internal transcribed regions in prospecting for cryptic species of platyhelminth parasites. *Parasitology*, 2005, vol. 131, iss. 6, pp. 839–846. <https://doi.org/10.1017/S0031182005008437>
33. Wilke T., Davis G. M., Qiu D. C., Spear R. C. Extreme mitochondrial sequence diversity in the intermediate schistosomiasis host *Oncomelania hupensis robertsoni*: Another case of ancestral polymorphism? *Malacologia*, 2006, vol. 48, no. 1, pp. 43–157.
34. Yano A., Urabe M. Larval stages of *Neoplaxiopus elongatus* (Goto and Ozaki, 1930) (Opcoelidae: Plaxioporinae), with notes on potential second intermediate hosts. *Parasitology International*, 2017, vol. 66, iss. 2, pp. 181–185. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2016.12.012>

## GENOTYPING OF BLACK SEA TREMATODES OF THE FAMILY OPECOELIDAE BY MITOCHONDRIAL MARKERS

A. V. Katokhin<sup>1</sup> and Yu. M. Kornychuk<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Institute of Cytology and Genetics of SB of RAS, Novosibirsk, Russian Federation

<sup>2</sup>A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: [katokhin@bionet.nsc.ru](mailto:katokhin@bionet.nsc.ru)

Opcoelidae Ozaki, 1925 (Trematoda: Opcoeloidea) is the biggest trematode family in the Black Sea in terms of species and genera number. Maritae of the most common Black Sea Opcoelidae trematodes are well described morphologically; nevertheless, information on their genomes structure is sketchy, and data on mitochondrial genomes are absent. The aim was to study the structure of mitochondrial genome fragments of Black Sea trematode species: *Cainocreadium flesi* Kornychuk & Gaevskaya, 2000, *Gaevskajatrema perezi* (Mathias, 1926) Gibson & Bray, 1982, and *Helicometra fasciata* (Rudolphi, 1819) Odhner, 1902. Sequences were made for CO1 (the cytochrome c oxidase subunit I) and 16S mitochondrial genes. To amplify CO1 gene fragment of *Cainocreadium* and *Helicometra* trematodes, primers were developed. Phylogenetic relationships within the analyzed part of the Opcoelidae family were reconstructed on the basis of our data and the corresponding GenBank data by the Maximum Likelihood algorithm, implemented in MEGA X program. To root the phylogenetic trees, the corresponding sequences of the closely related trematode *Brachycladium goliath* (Brachycladioidea: Brachycladiidae) were used. For the first time, nucleotide sequences of CO1 and 16S mitochondrial genes fragments of Black Sea trematodes *C. flesi*, *G. perezi*, and *H. fasciata* from different definitive fish hosts were identified and deposited in GenBank. In case of *C. flesi*, no host-specific lines were found in the structure of CO1 mitochondrial gene fragment, but high CO1 nucleotide diversity was noted. Black Sea *H. fasciata*, parasitizing peacock wrasse, *Symphodus tinca*, were revealed to be a host-specific CO1 haplogroup; its taxonomic status requires further clarification, and ecological and genetic studies of the putative *H. fasciata* species complex from different water areas are needed. No host-specific genetic lines were found when analyzing the sequences of *H. fasciata* 16S rRNA mitochondrial gene fragment. No significant differences in 16S fragment were registered between *G. perezi* trematodes from different Black Sea definitive hosts; however, the intraspecific 16S nucleotide diversity was rather high.

**Keywords:** Black Sea, Trematoda, Opcoelidae, *Cainocreadium*, *Gaevskajatrema*, *Helicometra*, mitochondrial genes, CO1, 16S rRNA



УДК 594.133:591.11/12

**ВЛИЯНИЕ СУТОЧНОЙ ГИПОКСИИ  
НА ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ГЕМОЦИТОВ  
*ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906)**

© 2020 г. **Е. С. Кладченко, А. Ю. Андреева, Т. А. Кухарева,  
В. Н. Рычкова, А. А. Солдатов**

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

E-mail: [kladchenko\\_ekaterina@bk.ru](mailto:kladchenko_ekaterina@bk.ru)

Поступила в редакцию 27.07.2020; после доработки 21.09.2020;  
принята к публикации 25.12.2020; опубликована онлайн 30.12.2020.

Марикультурные хозяйства традиционно расположены в прибрежных участках, где моллюски могут подвергаться воздействию гипоксии. Культивирование в условиях дефицита кислорода приводит к снижению темпов роста, вспышкам заболеваний на фермах и массовой гибели моллюсков. Методом проточной цитометрии исследовано влияние краткосрочной гипоксии на функциональные показатели гемоцитов анадары (*Anadara kagoshimensis*). Контрольную группу содержали при 6,7–6,8 мг  $O_2 \cdot л^{-1}$ , опытную — при 0,4–0,5 мг  $O_2 \cdot л^{-1}$ . Экспозиция — 24 часа. Содержание кислорода в воде снижали, продувая её газообразным азотом. В гемолимфе моллюска на основании относительного размера и относительной гранулярности идентифицировано две группы гемоцитов: гранулоциты (эритроциты) и агранулоциты (амёбоциты). Эритроциты — преобладающий тип клеток в гемолимфе *A. kagoshimensis*: их доля составила более 90 % от общего числа клеток. Суточная гипоксия не привела к изменениям клеточного состава гемолимфы анадары. Способность к продукции активных форм кислорода и уровень смертности гемоцитов моллюсков экспериментальной группы также остались на уровне контрольных значений. Результаты проведённого исследования свидетельствуют о толерантности анадары к условиям острого дефицита кислорода.

**Ключевые слова:** анадара, марикультура, проточная цитометрия, гематологические показатели, активные формы кислорода

Гипоксические зоны широко представлены в шельфовой зоне морских акваторий (Dang et al., 2013 ; Diaz & Rosenberg, 2008). Садки с моллюсками традиционно располагают в прибрежных участках, где они могут подвергаться воздействию устойчивой или периодической гипоксии, что приводит к снижению темпов роста, вспышкам заболеваний на фермах и массовой гибели моллюсков (Andreyeva et al., 2019 ; De Zwaan et al., 1991 ; Nicholson & Morton, 1998 ; Sussarellu et al., 2013). Последнее обуславливает актуальность поиска для культивирования видов с широким адаптивным потенциалом к дефициту кислорода. Основные объекты культивирования на Черноморском побережье — *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) (Яхонтова и Дергалева, 2008).

Известно, что при дефиците кислорода у мидии ухудшаются физиологические показатели, такие как интенсивность фильтрации, частота дыхания и скорость роста (Wang & Widdows, 1991). Наиболее пагубное влияние гипоксические условия оказывают на молодь мидий и устриц, в частности на их рост, расселение и выживаемость (Baker and Mann, 1992). Это объясняется тем, что в условиях гипоксии личинки данных моллюсков вынуждены снижать энергозатраты на процессы приёма пищи, пищеварения и роста, тем самым уменьшая потребность в кислороде (Wang et al., 2012 ; Wang & Widdows, 1991).

Двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), принадлежащий к семейству Arcidae, рассматривается как перспективный вид для промышленного культивирования на Черноморском побережье (Яхонтова и Дергалева, 2008). Это обусловлено широким ареалом анадары, высокими темпами роста и способностью наращивать биомассу при высокой плотности посадки (Яхонтова и Дергалева, 2008). Между тем разработка технологии воспроизводства нетипичного для региона объекта культивирования требует понимания его физиологических реакций на стрессовые факторы окружающей среды, в частности гипоксию.

О физиологическом состоянии организма моллюска можно судить по функциональному состоянию гемоцитов — клеток, циркулирующих в гемолимфе. Физиологическое воздействие дефицита кислорода оценивают по изменению соотношения типов гемоцитов, а также по показателям неспецифического иммунного ответа (генерация активных форм кислорода (далее — АФК) и фагоцитарная активность) и пролиферации гемоцитов (Sussarellu et al., 2013, 2010). Проведено множество исследований влияния краткосрочной гипоксии на традиционные объекты культивирования — *M. galloprovincialis* и *C. gigas* (Новицкая и Солдатов, 2011 ; Sussarellu et al., 2012, 2013, 2010 ; Wu, 2002). Известно, что в результате воздействия гипоксии у устриц происходит ряд физиологических нарушений на клеточном уровне: снижается интенсивность митохондриального дыхания (Sui et al., 2016), увеличивается экспрессия генов антиоксидантных ферментов (Sussarellu et al., 2013). Кроме того, зарегистрированы случаи повреждения клеток, в частности циркулирующих в гемолимфе гемоцитов (Hermes-Lima, 2015). Следствием последнего может стать подавление иммунных функций (Donaghy et al., 2013). Общее число гемоцитов при этом возрастает, что может быть обусловлено их пролиферативной активностью в условиях гипоксии (Sussarellu et al., 2010). У мидий, испытывавших недостаток кислорода, количество гранулоцитов возрастает, тогда как число агранулоцитов, напротив, сокращается (Andreyeva et al., 2019). Снижение продукции АФК в гемоцитах устриц и мидий негативно влияет на их защитные функции (Andreyeva et al., 2019 ; Boyd et al., 1999).

Анадару *A. kagoshimensis* считают видом, устойчивым к дефициту кислорода благодаря гемоглобину в пигментированных гемоцитах — эритроцитах (Soldatov et al., 2010, 2018). Она может выживать в течение нескольких недель в условиях глубокой гипоксии (Holden et al., 1994 ; Mydlarz et al., 2006). Толерантность к дефициту кислорода обеспечена за счёт способности к эффективно-му анаэробному метаболизму (Новицкая и Солдатов, 2011 ; Cortesi et al., 1992 ; Isani et al., 1986 ; Miyamoto & Iwanaga, 2012). Известно, что даже в условиях острой гипоксии анадара может поддерживать внутриклеточный энергетический баланс на сравнительно высоком уровне (Cortesi et al., 1992 ; Novitskaya & Soldatov, 2013). Кроме того, гипоксия не приводит к лизису эритроцитов этого моллюска (Andreyeva et al., 2019 ; Zwaan et al., 1995). Однако отмечено, что после трёх суток инкубации в условиях гипоксии изменяются морфологические параметры эритроцитов (Wang & Widdows, 1991). Влияние гипоксии на параметры клеточного иммунитета гемоцитов *A. kagoshimensis* до настоящего времени неизвестно. Основываясь на имеющихся данных, нельзя сделать заключение об иммунном статусе гемоцитов анадары в условиях гипоксии. Вместе с тем именно подавление иммунных функций может приводить к массовой гибели моллюсков (Wang & Widdows, 1991 ; Widdows et al., 1989), что создаёт проблемы для марикультурных хозяйств.

Цель настоящей работы — в ходе экспериментов *in vivo* исследовать влияние суточной гипоксии на функциональные показатели гемоцитов двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Двустворчатых моллюсков *A. kagoshimensis* (длина раковины —  $(15,2 \pm 6,1)$  мм; вес —  $(30,6 \pm 2,8)$  г;  $n = 20$ ) собирали в бухте Севастопольская (г. Севастополь) в июне 2019 г. Для снятия состояния стресса, вызванного отловом и транспортировкой, анадарту содержали в ёмкостях с проточной морской водой из расчёта 3–5 л на особь; концентрацию кислорода поддерживали на уровне 6,7–6,8 мг  $O_2 \cdot л^{-1}$  в течение недели. Гипоксические условия создавали путём продувания воды в аквариумах с моллюсками газообразным азотом до достижения концентрации 0,4–0,5 мг  $O_2 \cdot л^{-1}$ . Экспозиция анадарту в условиях гипоксии продолжалась 24 ч. Контрольную группу ( $n = 10$ ) содержали при концентрации кислорода 6,7–6,8 мг  $O_2 \cdot л^{-1}$ .

Гемолимфу отбирали стерильным шприцем из экстрапалиального пространства. Оставшиеся клетки ресуспензировали в стерильной морской воде (концентрация гемоцитов — от  $1 \cdot 10^6$  до  $2 \cdot 10^6$  кл.  $мл^{-1}$ ). Функциональные характеристики гемоцитов анализировали на проточном цитометре Beckman Coulter FC 500. Для идентификации типов клеток и оценки содержания ДНК готовую суспензию гемоцитов окрашивали ДНК-красителем SYBR Green I (финальная концентрация в пробе — 10 мкмоль; время инкубации — 30 минут в темноте). Содержание ДНК в гемоцитах моллюсков анализировали на основании гистограмм распределения флуоресценции красителя в канале FL1 при помощи программы Flowing Software 5.2. По оси абсцисс на гистограмме — содержание ДНК в клетках, по оси ординат — число клеток.

Оценку способности гемоцитов к спонтанной продукции активных форм кислорода проводили методом проточной цитометрии по флуоресценции красителя 2',7'-дихлорфлуоресцеиндиацетата (DCF-DA): 1 мл суспензии гемоцитов инкубировали с 10 мкл раствора DCF-DA в течение 30 минут в темноте. Финальная концентрация красителя в пробе составляла 10 мкмоль. Флуоресценцию красителя анализировали в канале FL1 проточного цитометра (зелёная область спектра).

Уровень смертности гемоцитов определяли с использованием флуоресцентного красителя йодистого пропидия (PI). К 1 мл суспензии гемоцитов добавляли 10 мкл раствора PI (Sigma Aldrich) и инкубировали в темноте в течение 30 минут при  $+4$  °C. Долю мёртвых гемоцитов в общем числе гемоцитов оценивали по гистограммам флуоресценции PI в канале FL4 (красная область спектра).

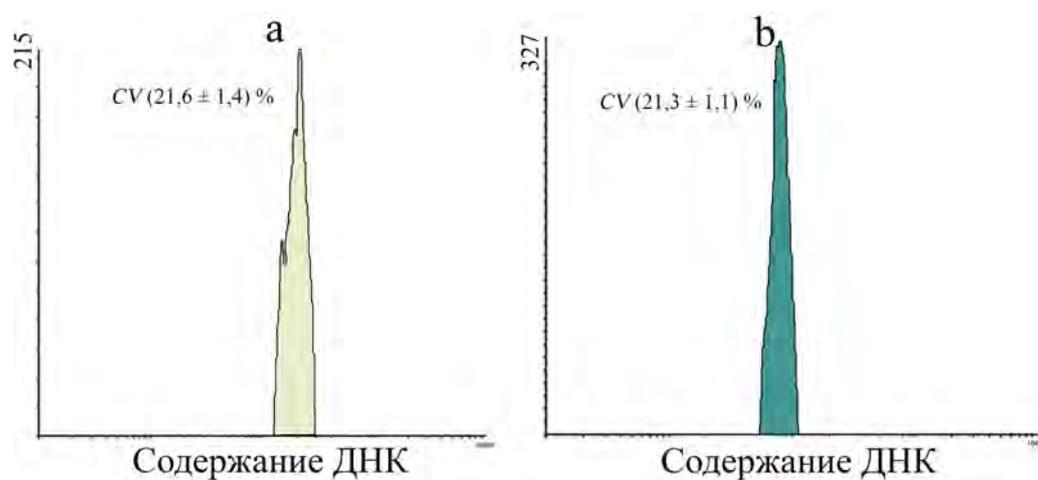
Калибровку протокола для анализа относительного размера клеток проводили при помощи флуоресцентных микросфер диаметром 0,9; 2,0; 4,2; 5,7; 9,0 мкм. Нормальность распределения проверяли по критерию Шапиро — Уилка. Статистическую значимость различий оценивали при помощи *t*-критерия Стьюдента при  $p \leq 0,05$ . Результаты представлены в виде средних значений и их ошибок ( $mean \pm SE$ ).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Пик флуоресценции красителя SYBR Green I у гемоцитов был неоднороден и характеризовался относительно высоким коэффициентом вариации (*CV*) в условиях как нормоксии [ $(21,6 \pm 1,4)$  %], так и гипоксии [ $(21,3 \pm 1,1)$  %] (рис. 1). В анализируемых образцах гемолимфы присутствовало незначительное количество мёртвых клеток: их доля в контрольных и опытных пробах не превышала 1,5 %.

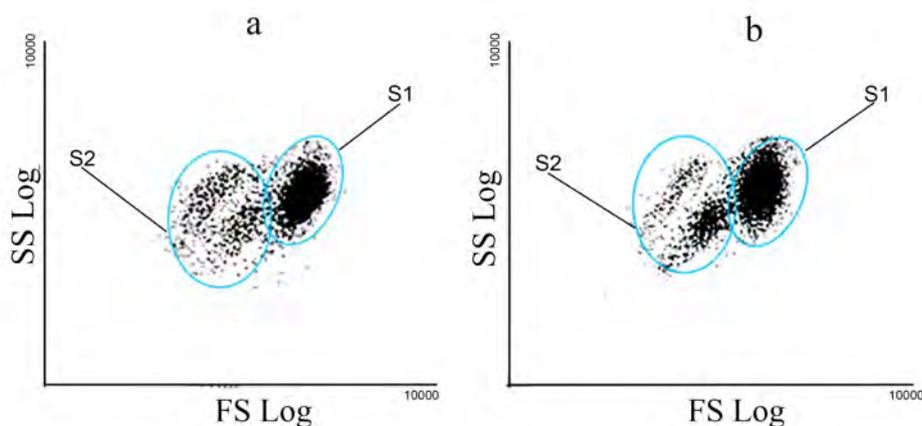
Анализ характера распределения частиц по прямому и боковому рассеянию (forward scattering и side scattering соответственно; далее — FS и SS) позволил идентифицировать две субпопуляции клеток с разным относительным размером и уровнем гранулярности (рис. 2).

Различия были статистически достоверными. Субпопуляция 1 характеризовалась высокими значениями относительного размера  $[(1282,7 \pm 89,3) \text{ у. е.}]$  и гранулярности  $[(199,2 \pm 21,7) \text{ у. е.}]$ . Согласно данным калибровки протокола латексными микрочастицами, средний диаметр клеток составлял 14–15 мкм. Вероятно, вытянутость облака распределения клеток по оси SS обусловлена различиями в размере ядра и количеством гранул в цитоплазме. Субпопуляция 2 была неоднородной по значениям прямого и бокового рассеяния  $[(181,8 \pm 18,4) \text{ у. е.}]$  и имела сравнительно низкие значения относительного размера  $[(392,8 \pm 36,1) \text{ у. е.}]$ , что соответствовало среднему диаметру клеток 7–8 мкм. Неоднородность облака распределения свидетельствует о наличии нескольких подтипов клеток среди амёбоцитов, однако идентифицировать эти подтипы существующими методами не представляется возможным. Основываясь на классификации гемоцитов (Dang et al., 2013), субпопуляцию 1 идентифицировали как эритроциты, а субпопуляцию 2 — как амёбоциты.



**Рис. 1.** Содержание ДНК в гемоцитах анадары: а — нормоксия; б — гипоксия

**Fig. 1.** DNA content in ark clam hemocytes: a – normoxia; b – hypoxia

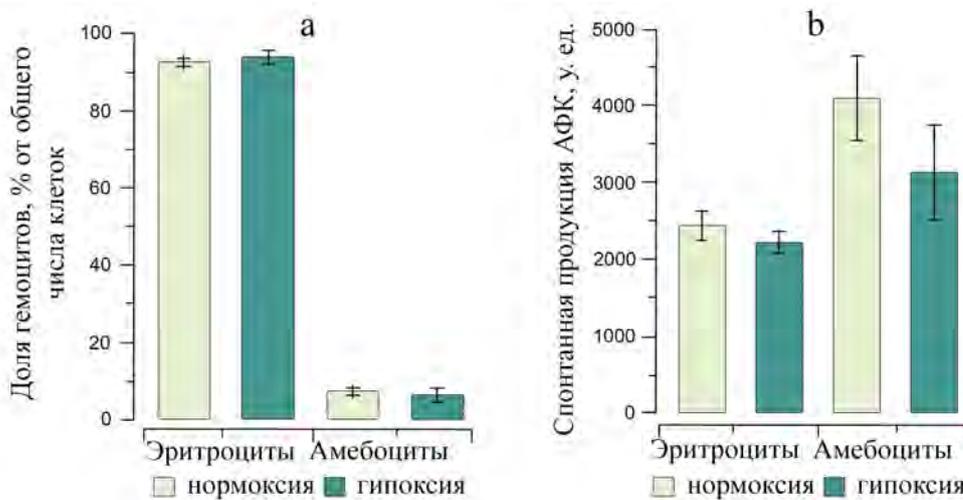


**Рис. 2.** Клеточный состав гемолимфы анадары. S1 — эритроциты; S2 — амёбоциты; а — нормоксия; б — гипоксия

**Fig. 2.** Cellular composition of ark clam hemolymph. S1 – erythrocytes; S2 – amebocytes; a – normoxia; b – hypoxia

Клеточный состав гемолимфы *A. kagoshimensis* после суточной инкубации в условиях гипоксии не претерпел каких-либо изменений (рис. 3а). Доля гранулярных клеток — эритроцитов — в гемолимфе моллюсков опытной и контрольной групп фактически совпала: ( $92,6 \pm 0,9$ ) и ( $93,9 \pm 1,9$ ) % соответственно. Аналогично в отношении агранулярных клеток — амёбоцитов: ( $7,4 \pm 0,9$ ) % — нормоксия; ( $6,3 \pm 1,9$ ) % — гипоксия.

Обе субпопуляции клеток характеризовались выраженной флуоресценцией красителя DCF-DA при нормоксии: ( $2439,5 \pm 189,0$ ) у. е. для крупных клеток и ( $4104,3 \pm 556,7$ ) у. е. для мелких; это указывает на активную продукцию ими АФК. Различия во флуоресценции красителя статистически не достоверны. Суточная гипоксия не привела к статистически значимым изменениям флуоресценции DCF-DA у *A. kagoshimensis* (рис. 3б).



**Рис. 3.** Влияние гипоксии на клеточный состав гемолимфы анадары (а) и способность гемоцитов к генерации активных форм кислорода (б)

**Fig. 3.** Hypoxia impact on cellular composition of ark clam hemolymph (a) and hemocytes capacity to produce reactive oxygen species (b)

### ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что инкубация в условиях дефицита кислорода может индуцировать снижение общего количества гемоцитов (Mydlarz et al., 2006). Показано, что у *Mytilus coruscus* и *Perna viridis* после инкубации в условиях гипоксии доля мёртвых клеток увеличивалась (Sui et al., 2016 ; Wang et al., 2012), а у *M. galloprovincialis* их количество не изменялось (Andreyeva et al., 2019). Мы не определяли абсолютное число гемоцитов. В нашем исследовании гипоксия не привела к увеличению гибели клеток, что, вероятно, свидетельствует о нормальном функционировании гемоцитов анадары в условиях краткосрочной гипоксии. Различия могут объясняться продолжительностью воздействия и уровнем толерантности видов к дефициту кислорода.

При помощи метода проточной цитометрии идентифицировано две субпопуляции клеток с разным относительным размером и уровнем гранулярности, что в целом согласуется с данными, полученными на других видах двустворчатых моллюсков (Andreyeva et al., 2019 ; Sussarellu et al., 2013 ; Wang et al., 2012). Субпопуляция 1 идентифицирована как клетки гранулярного типа — эритроциты, согласно классификации Dang et al. (2013). Субпопуляция 2 идентифицирована как клетки агранулярного типа — амёбоциты (Dang et al., 2013). Обе субпопуляции клеток характеризуются выраженной флуоресценцией красителя DCF-DA, что не является типичным

для других видов двустворчатых моллюсков (*M. galloprovincialis*, *O. edulis* и *C. gigas*). Считается, что гранулярные гемоциты не только отвечают за газотранспортную функцию, но и более активны, в сравнении с агранулярными, в проявлении иммунных реакций: фагоцитоза, продукции защитных пептидов и АФК. Генерация окислительного взрыва играет важную роль в защите от микроорганизмов, поскольку АФК в сочетании с лизосомальными ферментами принимают участие в реакции фагоцитоза, способствуя уничтожению условно патогенных объектов (Sussarellu et al., 2013). Отсутствие различий в способности генерировать АФК между агранулярными и гранулярными клетками может свидетельствовать об отсутствии функциональной дифференциации гемоцитов анадары. Последнее согласуется с данными ранее проведённых исследований на представителях семейства Arcidae (Dang et al., 2013).

Способность к продукции АФК непосредственно зависит от содержания кислорода в окружающей среде, поскольку основной источник свободных радикалов — это митохондрии и эндоплазматическая сеть (Wang et al., 2012). Многие авторы считают, что гипоксия вызывает снижение способности к продукции АФК у других видов двустворчатых моллюсков, подавляя окислительную защиту (Sui et al., 2016 ; Widdows et al., 1989). Механизм, лежащий в основе поддержания продукции АФК гемоцитами в условиях дефицита кислорода, до конца не ясен. Считается, что гипоксия может индуцировать окислительно-восстановительные изменения на уровне переносчиков электронов, что приводит к генерации окислительного взрыва на уровне митохондриального комплекса III (Chandel et al., 2000). В этом может принимать участие гемоглобин (Jiang et al., 2007). Показано, что после деоксигенации гемоглобин приобретает псевдопероксидазную активность, способную катализировать выработку супероксид-иона (Kawano et al., 2002). Следовательно, пероксидазная активность гемоглобина анадары может индуцировать продукцию АФК (Bao et al., 2016), поддерживая способность к иммунному ответу в условиях гипоксии. В нашем случае суточная гипоксия не индуцирует изменения во флуоресценции DCF-DA у *A. kagoshimensis*. Отсутствие этих изменений в настоящей работе может свидетельствовать о достаточных компенсаторных механизмах анадары для поддержания нормального функционального состояния эндоплазматической сети и митохондрий в условиях суточной гипоксии.

**Заключение.** При помощи метода проточной цитометрии в гемолимфе моллюска *Anadara kagoshimensis* идентифицированы две группы клеток — гранулоциты (представлены эритроцитами) и агранулоциты (амёбоциты). Доля гранулоцитов в гемолимфе моллюсков превышает 90 % от общего числа клеток. Суточная гипоксия не приводит к изменениям клеточного состава гемолимфы анадары. Способность к продукции активных форм кислорода и уровень смертности гемоцитов у моллюсков экспериментальной группы остаются на уровне контрольных значений (нормоксия). Результаты проведённого исследования свидетельствуют о толерантности *A. kagoshimensis* к острому дефициту кислорода.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации АААА-А18-118021490093-4) и при частичной поддержке РФФИ (проект № 20-04-00037).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Новицкая В. Н., Солдатов А. А. Эритроидные элементы гемолимфы *Anadara inaequivalvis* (Mollusca: Arcidae) в условиях экспериментальной аноксии: функциональные и морфометрические характеристики. *Морской экологический журнал*. 2011. Т. 10, № 1. С. 56–64. [Novitskaya V. N., Soldatov A. A. Erythroid elements of hemolymph in *Anadara inaequivalvis* (Mollusca: Arcidae) under conditions of experimental anoxia: Functional and morphometric characteristics. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2011, vol. 10, no. 1, pp. 56–64. (in Russ.)]

2. Яхонтова И. В., Дергалева Ж. Т. Марикультура моллюсков на Черноморском побережье России // *Рыбпром: технологии и оборудование для переработки водных биоресурсов*. 2008. № 2. С. 45–47. [Yakhontova I. V., Dergaleva Zh. T. Marikul'tura mollyuskov na Chernomorskom poberezh'e Rossii. *Rybprom: tekhnologii i oborudovanie dlya pererabotki vodnykh bioresurov*, 2008, no. 2, pp. 45–47. (in Russ.)]
3. Andreyeva A. Y., Efremova E. S., Kukhareva T. A. Morphological and functional characterization of hemocytes in cultivated mussel (*Mytilus galloprovincialis*) and effect of hypoxia on hemocyte parameters. *Fish and Shellfish Immunology*, 2019, vol. 89, pp. 361–367. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2019.04.017>
4. Baker S. M., Mann R. Effects of hypoxia and anoxia on larval settlement, juvenile growth, and juvenile survival of the oyster *Crassostrea virginica*. *The Biological Bulletin*, 1992, vol. 182, no. 2, pp. 265–269. <https://doi.org/10.2307/1542120>
5. Bao Y., Wang J., Li C., Li P., Wang S., Lin Z. A preliminary study on the antibacterial mechanism of *Tegillarca granosa* hemoglobin by derived peptides and peroxidase activity. *Fish and Shellfish Immunology*, 2016, vol. 51, pp. 9–16. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2016.02.004>
6. Boyd J. N., Burnett L. E. Reactive oxygen intermediate production by oyster hemocytes exposed to hypoxia. *Journal of Experimental Biology*, 1999, vol. 202, no. 22, pp. 3135–3143.
7. Chandel N. S., McClintock D. S., Feliciano C. E., Wood T. M., Melendez J. A., Rodriguez A. M., Schumacker P. T. Reactive oxygen species generated at mitochondrial complex III stabilize hypoxia-inducible factor-1 $\alpha$  during hypoxia a mechanism of O<sub>2</sub> sensing. *Journal of Biological Chemistry*, 2000, vol. 275, no. 33, pp. 25130–25138. <https://doi.org/10.1074/jbc.m001914200>
8. Cortesi P., Cattani O., Vitali G., Carpené E., De Zwaan A., Van den Thillart G., Weber R. E. Physiological and biochemical responses of the bivalve *Scapharca inaequivalvis* to hypoxia and cadmium exposure: Erythrocytes versus other tissues. *Marine Coastal Eutrophication*, 1992, pp. 1041–1053. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-89990-3.50090-0>
9. Dang C., Cribb T. H., Osborne G., Kawasaki M., Bedin A. S., Barnes A. C. Effect of a hemiuroid trematode on the hemocyte immune parameters of the cockle *Anadara trapezia*. *Fish and Shellfish Immunology*, 2013, vol. 35, iss. 3, pp. 951–956. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2013.07.010>
10. De Zwaan A., Cortesi P., Van den Thillart G., Roos J., Storey K. B. Differential sensitivities to hypoxia by two anoxia-tolerant marine molluscs: A biochemical analysis. *Marine Biology*, 1991, vol. 111, no. 3, pp. 343–351. <https://doi.org/10.1007/BF01319405>
11. Diaz R. J., Rosenberg R. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science*, 2008, vol. 321, iss. 5891, pp. 926–929. <https://doi.org/10.1126/science.1156401>
12. Donaghy L., Artigaud S., Sussarellu R., Lambert C., Le Goic N., Hégaret H., Soudant P. Tolerance of bivalve mollusc hemocytes to variable oxygen availability: A mitochondrial origin? *Aquatic Living Resources*, 2013, vol. 26, no. 3, pp. 257–261. <https://doi.org/10.1051/alr/2013054>
13. Hermes-Lima M., Moreira D. C., Rivera-Ingraham G. A., Giraud-Billoud M., Genaro-Mattos T. C., Campos É. G. Preparation for oxidative stress under hypoxia and metabolic depression: Revisiting the proposal two decades later. *Free Radical Biology and Medicine*, 2015, vol. 89, pp. 1122–1143. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2015.07.156>
14. Holden J. A., Pipe R. K., Quaglia A., Ciani G. Blood cells of the arcid clam, *Scapharca inaequivalvis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1994, vol. 74, iss. 2, pp. 287–299. <https://doi.org/10.1017/S0025315400039333>
15. Isani G., Cattani O., Tacconi S., Carpené E., Cortesi P. Energy metabolism during anaerobiosis and the recovery of the posterior adductor muscle of *Scapharca inaequivalvis*. *Nova Thalassia*, 1986, vol. 8, no. 3, pp. 575–576.
16. Jiang N., Tan N. S., Ho B., Ding J. L. Respiratory protein-generated reactive oxygen species as an antimicrobial strategy. *Nature Immunology*, 2007, vol. 8, no. 10, pp. 1114–1122. <https://doi.org/10.1038/ni1501>
17. Kawano T., Pinontoan R., Hosoya H., Muto S. Monoamine-dependent production of reactive oxygen species catalyzed by pseudoperoxidase activity of human hemoglobin.

- Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2002, vol. 66, iss. 6, pp. 1224–1232. <https://doi.org/10.1271/bbb.66.1224>
18. Miyamoto Y., Iwanaga C. Biochemical responses to anoxia and hypoxia in the ark shell *Scapharca kagoshimensis*. *Plankton and Benthos Research*, 2012, vol. 7, iss. 4, pp. 167–174. <https://doi.org/10.3800/pbr.7.167>
19. Mydlarz L. D., Jones L. E., Harvell C. D. Innate immunity, environmental drivers, and disease ecology of marine and freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2006, vol. 37, pp. 251–288. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110103>
20. Nicholson S., Morton B. The hypoxia tolerances of subtidal marine bivalves from Hong Kong. In: *The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China V* : proceedings of the Tenth International Marine Biological Workshop, Hong Kong, 6–26 Apr., 1998. Hong Kong : Hong Kong University, 2000, pp. 229–239.
21. Novitskaya V. N., Soldatov A. A. Peculiarities of functional morphology of erythroid elements of hemolymph of the bivalve mollusk *Anadara inaequalis*, the Black Sea. *Hydrobiological Journal*, 2013, vol. 49, no. 6, pp. 64–71. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v49.i6.60>
22. Soldatov A. A., Sysoeva I. V., Sysoev A. A., Andreyenko T. I. Adenylate system of tissues of the bivalve mollusk *Anadara inaequalis* under experimental anoxia. *Hydrobiological Journal*, 2010, vol. 46, no. 5, pp. 60–67. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v46.i5.70>
23. Soldatov A. A., Kukhareva T. A., Andreeva A. Y., Efremova E. S. Erythroid elements of hemolymph in *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) under conditions of the combined action of hypoxia and hydrogen sulfide contamination. *Russian Journal of Marine Biology*, 2018, vol. 44, iss. 6, pp. 452–457. <https://doi.org/10.1134/S1063074018060111>
24. Sui Y., Kong H., Shang Y., Huang X., Wu F., Hu M., Wang Y. Effects of short-term hypoxia and seawater acidification on hemocyte responses of the mussel *Mytilus coruscus*. *Marine Pollution Bulletin*, 2016, vol. 108, iss. 1–2, pp. 46–52. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.05.001>
25. Sussarellu R., Fabioux C., Sanchez M. C., Le Goïc N., Lambert C., Soudant P., Moraga D. Molecular and cellular response to short-term oxygen variations in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2012, vol. 412, pp. 87–95. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.11.007>
26. Sussarellu R., Dudognon T., Fabioux C., Soudant P., Moraga D., Kraffe E., Rapid mitochondrial adjustments in response to short-term hypoxia and re-oxygenation in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Journal of Experimental Biology*, 2013, vol. 216, no. 9, pp. 1561–1569. <https://doi.org/10.1242/jeb.075879>
27. Sussarellu R., Fabioux C., Le Moullec G., Fleury E., Moraga D. Transcriptional response of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* to hypoxia. *Marine Genomics*, 2010, vol. 3, no. 3–4, pp. 133–143. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2010.08.005>
28. Wang Y., Hu M., Cheung S. G., Shin P. K. S., Lu W., Li J. Immune parameter changes of hemocytes in green-lipped mussel *Perna viridis* exposure to hypoxia and hyposalinity. *Aquaculture*, 2012, vol. 356, pp. 22–29. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.06.001>
29. Wang W. X., Widdows J. Physiological responses of mussel larvae *Mytilus edulis* to environmental hypoxia and anoxia. *Marine Ecology Progress Series*, 1991, vol. 70, no. 3, pp. 223–236.
30. Widdows J., Newell R. I. E., Mann R. Effects of hypoxia and anoxia on survival, energy metabolism, and feeding of oyster larvae (*Crassostrea virginica*, Gmelin). *The Biological Bulletin*, 1989, vol. 177, no. 1, pp. 154–166. <https://doi.org/10.2307/1541843>
31. Wu R. S. S. Hypoxia: From molecular responses to ecosystem responses. *Marine Pollution Bulletin*, 2002, vol. 45, iss. 1–12, pp. 35–45. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(02\)00061-9](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00061-9)
32. Zwaan A., Isani G., Cattani O., Cortesi P. Long-term anaerobic metabolism of erythrocytes of the arcid clam *Scapharca inaequalis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1995, vol. 187, iss. 1, pp. 27–37. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(94\)00168-D](https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)00168-D)

**IMPACT OF 24-HOUR HYPOXIA  
ON HEMOCYTE FUNCTIONS  
OF *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906)**

**E. S. Kladchenko, A. Yu. Andreyeva, T. A. Kukhareva, V. N. Rychkova, and A. A. Soldatov**

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation  
E-mail: [kladchenko\\_ekaterina@bk.ru](mailto:kladchenko_ekaterina@bk.ru)

Shellfish farms are usually located in coastal areas, where molluscs can be exposed to hypoxia. Cultivating at low oxygen levels causes general disruptions of growth rate, outbreaks of diseases, and mollusc mortality. Impact of short-term hypoxia on hemocyte functions of ark clam (*Anadara kagoshimensis*) was investigated by flow cytometry. A control group was incubated at 6.7–6.8 mg O<sub>2</sub>·L<sup>-1</sup>, an experimental one – at 0.4–0.5 mg O<sub>2</sub>·L<sup>-1</sup>. Exposition lasted for 24 hours. Hypoxia was created by blowing seawater in shellfish tanks with nitrogen gas. In ark clam hemolymph, 2 groups of hemocytes were identified on the basis of arbitrary size and arbitrary granularity: granulocytes (erythrocytes) and agranulocytes (amebocytes). Erythrocytes were the predominant cell type in *A. kagoshimensis* hemolymph, amounting for more than 90 %. No significant changes in cellular composition of ark clam hemolymph were observed. The production of reactive oxygen species and hemocyte mortality in the experimental group also remained at control level. The results of this work indicate ark clam tolerance to hypoxia.

**Keywords:** ark clam, marine cultivating, flow cytometry, hematological parameters, reactive oxygen species



УДК [550.47:553.981.4](292.471:262.5.02/.04)

**БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ  
МЕЛКОВОДНЫХ СТРУЙНЫХ МЕТАНОВЫХ ГАЗОВЫДЕЛЕНИЙ  
В ПРИБРЕЖНЫХ РАЙОНАХ КРЫМА  
В СРАВНЕНИИ С ГЛУБОКОВОДНЫМИ СИПАМИ ЧЁРНОГО МОРЯ**

© 2020 г. Т. В. Малахова<sup>1</sup>, В. Н. Егоров<sup>1</sup>, Л. В. Малахова<sup>1</sup>,  
Ю. Г. Артёмов<sup>1</sup>, Н. В. Пименов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей  
имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Российская Федерация

<sup>2</sup>Институт микробиологии имени С. Н. Виноградского, Федеральный исследовательский центр  
«Фундаментальные основы биотехнологии» РАН, Москва

E-mail: [t.malakhova@imbr-ras.ru](mailto:t.malakhova@imbr-ras.ru)

Поступила в редакцию 26.03.2020; после доработки 30.11.2020;  
принята к публикации 25.12.2020; опубликована онлайн 30.12.2020.

Струйные метановые газовыделения (сипы) — широко распространённый феномен в Мировом океане, в том числе в бассейне Чёрного моря. Актуальность исследований метановых сипов обусловлена их важной ролью в качестве источника метана как парникового и средообразующего газа для водной толщи и атмосферы. В работе представлен сравнительный анализ данных собственных биогеохимических исследований мелководных сипов Крымского полуострова, охватывающих последние десять лет, и материалов, посвящённых глубоководным газовыделениям Чёрного моря. В этот период были проведены поисковые гидроакустические исследования, выявлен компонентный состав пузырькового газа, измерен изотопный состав углерода метана, а также молекулярно-биологическими методами определена структура микробного сообщества бактериальных матов, покрывающих площадки газовыделений, и выполнена оценка газовых потоков от отдельных сипов. В течение многолетнего мониторинга обнаружено и описано 14 отдельных газовыделяющих площадок в прибрежных районах Крыма, которые располагались от мыса Тарханкут на западе полуострова до бухты Двужкорная на юго-востоке. Преобладающая часть прибрежных сипов Крыма имела биогенную природу и сезонный характер газовыделений. К глубинному газу термokatалитического генезиса отнесены сипы в бухте Ласпи. Наблюдался значительный разброс величин изотопного состава углерода метана  $\delta^{13}\text{C}-\text{CH}_4$  пузырькового газа прибрежных мелководных районов ( $-94 \dots -34 \text{‰}$ ), что указывает на разные условия его генерации и созревания в донных отложениях. Так же, как и глубоководным сипам, прибрежным струйным газовыделениям сопутствовали бактериальные маты разной структуры с различными доминирующими видами. Показано, что для формирования устойчивой бактериальной биомассы, основу которой составляли, как правило, сульфид- и сероокисляющие бактерии, необходим флюидный поток восстановленных растворённых газов, тогда как точечная разгрузка пузырькового газа не обеспечивает достаточных градиентов концентрации и может механически разрушать структуру образующегося сообщества. Различными методами сделаны оценки размерных спектров пузырьков и потоков от отдельных струй. Диапазон значений газового потока варьировал от  $1,8 \text{ л}\cdot\text{сут}^{-1}$  (бухта Мартынова) до  $40 \text{ л}\cdot\text{сут}^{-1}$  (бухта Ласпи). Проанализированы средообразующие эффекты, связанные с выделением пузырькового газа в прибрежных районах: влияние сипов на кислородный режим в донных осадках и в толще воды над точками газовыделений; вертикальное перемешивание вод за счёт газлифтового эффекта; флюидная разгрузка на площадках струйных газовыделений.

**Ключевые слова:** метановые сипы, генезис, изотопный состав, бактериальные маты, гидроакустические методы, средообразующий газ, крымский шельф, Чёрное море

Струйные метановые газовыделения — широко распространённый феномен в Мировом океане; согласно геологической классификации, они относятся к «холодным сипам» (Judd & Hovland, 2007). Актуальность исследований струйных газовыделений из морского дна обусловлена в первую очередь их важной ролью в качестве источника метана как парникового и средообразующего газа для водной толщи и атмосферы. Оценка вклада морского метана в процесс глобального потепления является сложной задачей в связи с неоднородностью распределения таких источников и высокой спорадичностью поступления газов. В последнее время особое внимание уделено исследованиям метана полярных регионов из-за их чувствительности к процессам глобальных климатических изменений (Römer et al., 2014 ; Sergienko et al., 2012). Так, на шельфе Сибирской Арктики открыто множество газовыделяющих площадок, и их обнаружение связывают с нагревом зон вечной мерзлоты и «распаковкой» залегающих там газовых гидратов. В то же время новые площадки сипов открывают и в южных регионах на небольших глубинах (Пименов и др., 2013 ; Шик, 2006 ; Sciarra et al., 2019 ; Tarnovetskii et al., 2018).

В Чёрном море метановые сипы обнаружены практически во всей акватории от прибрежно-мелководья до глубины 2084 м (Егоров и др., 2011, 2003 ; Naudts et al., 2006). Установлены географические координаты более чем 4380 площадок струйной метановой разгрузки дна, и показано, что мощность отдельных струй может создавать поток газа до  $510 \text{ л}\cdot\text{мин}^{-1}$  (Егоров и др., 2011). Определено, что струйные потоки могут существенно изменять содержание растворённого метана в воде и создавать газлифтовый апвеллинг (Егоров и др., 1999). Показано, что продукция органического вещества метанотрофными бактериями может достигать десятков процентов по отношению к первичной продукции и влиять на биологическую продуктивность вод (Егоров и др., 2011). Нисходящий транспорт придонной воды в донные осадки в результате флюидной адвекции, турбулентной диффузии, конвекции и биоирригации также является важным процессом в «холодных сипах», так как переносит окисленные компоненты, которые могут служить акцепторами электронов в процессе раннего диагенеза, в восстановленную среду. Обнаружено, что в местах активного выделения метана в окислительной зоне Чёрного моря на дне залегают бактериальные маты, а в глубоководной восстановительной зоне — карбонатные постройки высотой до 4 м (Gulin et al., 2005 ; Michaelis et al., 2002), генезис которых связан с функционированием микробных консорциумов метанотрофных архей и сульфатредуцирующих бактерий (Boetius et al., 2000). Следует отметить, что от газовыделений существует также потенциальная экологическая опасность, которая может проявиться в возгорании метана во время природных катаклизмов или даже в потере плавучести судов (Егоров и др., 2005 ; Шнюков, 2005).

Интерес к изучению мелководных сипов вызван тем, что пузырьковый газ, в отличие от глубоководных газовыделений, не успевает раствориться в толще воды и поступает в атмосферу. Дополнительным отличием мелководных сипов Чёрного моря от глубоководных является окисленная среда, в которой происходят процессы газовыделения и сопутствующие биогеохимические процессы. В связи с этим на границе раздела сред донные осадки — водная толща создают геохимические градиенты, которые позволяют развиваться аэробным хемолитотрофам. С другой стороны, местá локализации пузырьковой разгрузки в крымском прибрежье могут быть потенциально опасными районами, так как при усилении сейсмической активности региона объёмы газовыделений могут многократно возрасти (Шнюков, 2005).

Целью исследований было обобщить и проанализировать современные данные по локализации и биогеохимическим характеристикам мелководных сипов крымского прибрежья в сравнении с глубоководными сипами Чёрного моря.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

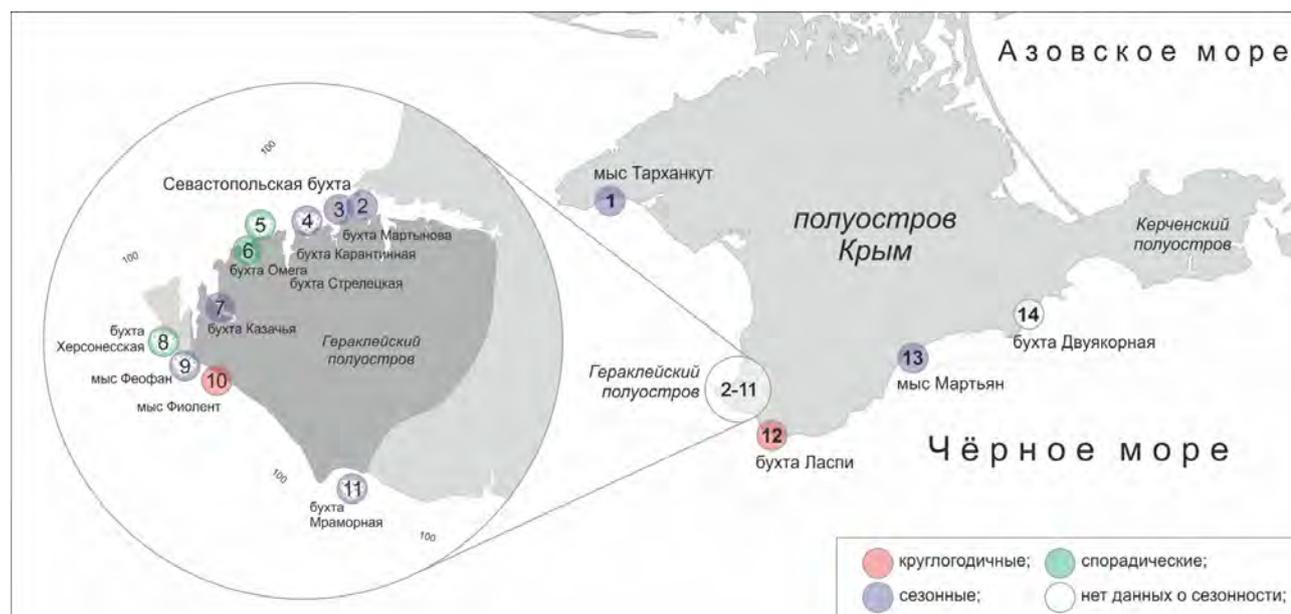
В работе проанализированы собственные данные, полученные с 2010 по 2019 г., и проведён обзор литературных источников по изучаемой теме. В этот период авторами были выполнены гидроакустические поисковые исследования, изотопные исследования пузырькового газа и филогенетические исследования микробного сообщества бактериальных матов, покрывающих площадки мелководных газовыделений Крыма, а также проведена оценка газовых потоков от отдельных сипов.

Поиск пузырьковых газовыделений в прибрежных районах проводили на маломерных судах с использованием эхолотов JFC-46, SeaCharter 480 DF и Lowrance Elite-7 Ti на рабочей частоте 200 кГц, а также эхолота Garmin-300 (210 кГц). Для обработки акустических данных и формирования базы электронных эхограмм метановых сипов использовали лицензированный программный пакет WaveLens (Artemov, 2006). Визуальные наблюдения и видеосъёмку для оценки размерных спектров пузырьков и потоков от отдельных струй выполняли подводной управляемой телекамерой MiniRover МК-II, а также видеокамерой GoPro 3/4 с привлечением дайверов и легководолазов (Малахова и др., 2015). Пробы пузырькового газа для последующего компонентного и масс-спектрометрического анализа отбирали конусными ловушками, а также стационарными пирамидальными донными ловушками (Малахова, 2014). Оценку потоков пузырькового газа проводили ловушечным методом (Малахова, 2014) и методами активной (Malakhova et al., 2015) и пассивной гидроакустики (Budnikov et al., 2020). Отбор проб донных осадков осуществляли дайверы непосредственно в точке газовыделений акриловой грунтовой трубкой с вакуумным затвором, позволяющей отбирать поверхностный слой донных осадков без нарушения его структуры. Содержание метана в придонной воде, донных отложениях и пузырьковом газе определяли на газовых хроматографах HP-5890 и «Кристалл-2000» (Россия) с пламенно-ионизационным детектором после фазово-равновесной дегазации проб (Большаков и Егоров, 1987). Величину  $\delta^{13}\text{C}$  метана измеряли на газовом хроматографе TRACE GC (Германия), совмещённом с масс-спектрометром Delta Plus (Германия). Состав микробных сообществ определяли методом высокопроизводительного секвенирования гена 16S рНК (Bryukhanov et al., 2018 ; Pimenov et al., 2018).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Локализация и эдафические характеристики площадок мелководных сипов.** Локализация площадок струйных газовыделений у Крымского побережья представлена на рис. 1. Координаты, глубина, тип осадков, а также наличие бактериальных сообществ в районах зарегистрированных сипов показаны в табл. 1.

**Приуроченность сипов к морфометрическим и геологическим структурам дна.** Ранее была показана связь струйных газовыделений с морфометрическими и геологическими структурами дна (Шнюков и др., 2005 ; Artemov et al., 2007 ; Römer et al., 2012). Так, например, для глубоководных сипов Керченского региона биогенного происхождения выделено несколько закономерностей пространственного распределения, связанных с различными геоморфологическими структурами. На участке, где верхняя континентальная окраина крута и прорезана оврагами, сипы обнаружены в основном по гребням, ориентированным вниз по склону. В части, представляющей собой долину палео-Дона, склон находился под влиянием обширных оползней. Выбросы газа в этом районе были связаны с разрывными участками осадков и детектированы в основном вдоль уступов подводных оползней (Zander et al., 2020). Как и в Керченском регионе, в акватории палеодельты реки Днепр газовые выходы обнаруживаются преимущественно на вершинах, образованных осадочными породами горных хребтов, на испещрённых рвами стенках каньонов и на откосах подводных оползней (Artemov et al., 2007). Вместе с тем малое количество сипов



**Рис. 1.** Карта-схема расположения площадок метановой разгрузки дна у Крымского побережья; белыми маркерами внутри кругов обозначено наличие на площадках бактериальных матов

**Fig. 1.** Map of methane seep sites off the Crimean coast; white markers within the circles indicate presence of bacterial mats at the sites

детектировано и на дне каньонов (Егоров и др., 2011). Детальный анализ геологических особенностей площадок активных метановых газовыделений, выполненный в работе (Naudts et al., 2006), показал, что струйные газовыделения в палеodelьте р. Днепр контролируются не системой разломов, как утверждают, например, авторы (Kruglyakova et al., 2004), а стратиграфическими и осадочными факторами.

В свою очередь, сипы также могут влиять на мелкомасштабную морфологию дна, создавая в процессе выбросов газа особые структуры, проявляющиеся в виде локальных депрессий (покмарки) либо, наоборот, в поднятиях уровня осадка из-за избыточного давления газа, накапливающегося под поверхностью. Покмарки обусловлены рассеянием тонкодисперсных осадков в результате высачивания газов на площадках флюидных и пузырьковых газовыделений, тогда как повышение уровня осадка вызвано накапливающимся под поверхностью «купола» пузырьковым газом, имеющим преимущественно микробное происхождение. Такие геоморфологические особенности дна могут быть характеристическими признаками во время поисково-разведывательных работ.

Отличительной чертой прибрежных мелководных сипов является небольшой слой осадочного материала, часто представленный песчаными осадками или заиленным песком (табл. 1). Малая мощность таких отложений, незначительное количество в них органического вещества и, как следствие, низкая интенсивность микробных процессов чаще всего не позволяют считать верхние осадочные слои генетически связанными с проявлениями газовыделений. Несмотря на биогенное происхождение преобладающего большинства прибрежных сипов Крыма, показано, что их источник располагается в подлежащих слоях (Егоров и др., 2012).

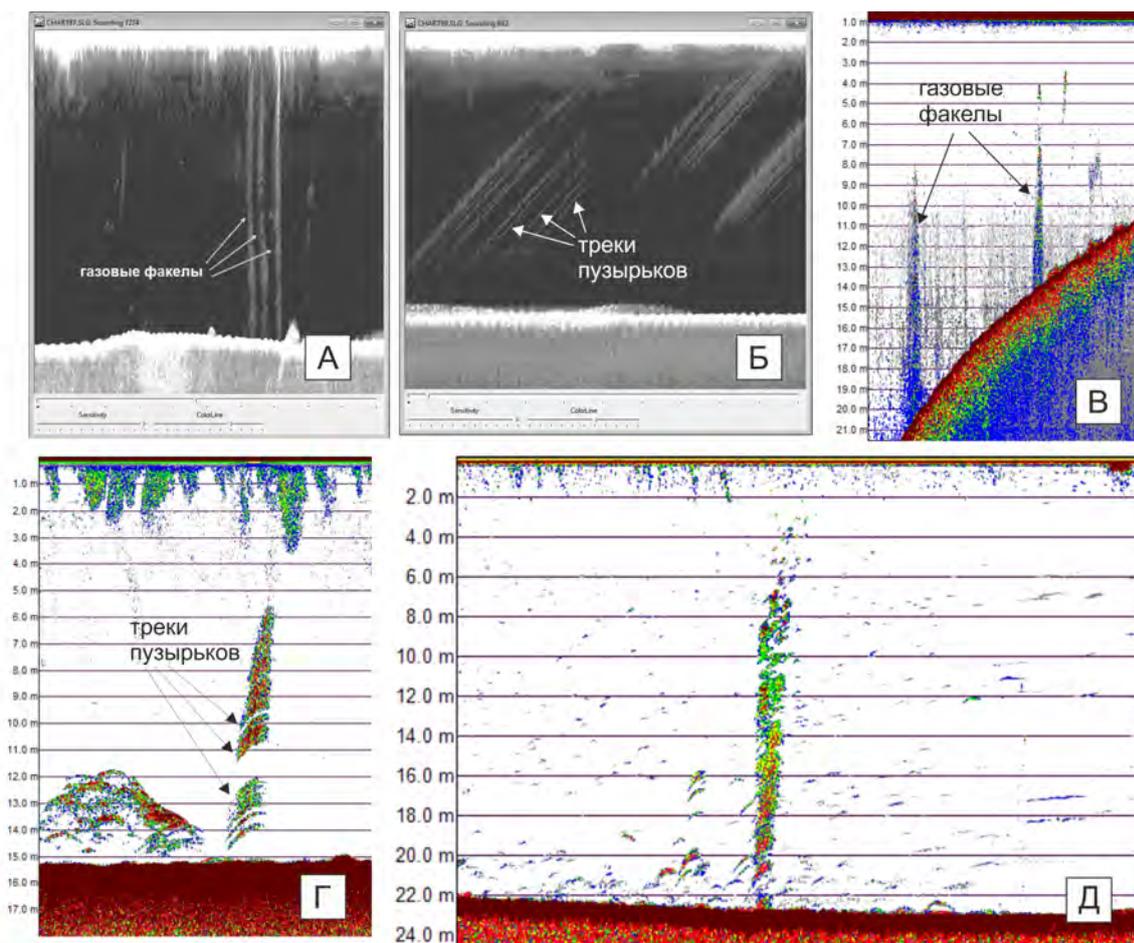
В этом отношении выделяется бухта Севастопольская, морфология которой способствовала накоплению осадочного слоя мощностью от 28 м в кутовой части до 40 м в устьевой (Бондарев и др., 2015). На рейде зафиксировано более 20 площадок периодически действующих струйных газовыделений, большинство из которых отнесено к районам геодинамических узлов (Сремеев и др., 2007 ; Малахова и др., 2020a ; Malakhova et al., 2015). Эхограммы сипов, обнаруженных в этом и других районах крымского шельфа, представлены на рис. 2.

**Таблица 1.** Локализация и глубина площадок газовыделений, тип сипов, характеристика грунтов и микробных сообществ**Table 1.** Localization and depth of gas emission sites, seep types, seabed sediment types, and characteristics of microbial communities

№ станции	Район исследований	Координаты	Глубина, м	Тип газовой выделений	Тип осадка	Микробные сообщества	Ссылки
1	Мыс Тарханкут	45°21'45"N, 32°44'57"E	4	Сезонные	Тёмно-серые/чёрные илы	Нет данных	[49]
2	Бухта Севастопольская	44°37'19"N, 33°30'38"E	17–18	Сезонные	Заиленный песок	Нет данных	[9 ; 19]
3	Бухта Мартынова	44°36'57"N, 33°30'11"E	5	Сезонные	Газонасыщенные детритные отложения	+	[37 ; 38]
4	Бухта Карантинная	44°36'37"N, 33°29'44"E	0,5	Сезонные	Тёмно-серый восстановленный песок	++	Новые данные авторов
5	Открытый район у бухты Стрелецкая	44°36'40"N, 33°27'42"E	10	Спорадические	Тёмно-серый восстановленный ил под белым творожистым матом	+++	[32]
6	Бухта Круглая	44°35'57"N, 33°26'49"E	1,5	Спорадические	Детритный осадок, покрытый макрофитами	+	Новые данные авторов
7	Бухта Казачья	44°33'57"N, 33°24'39"E	1,5	Сезонные	Детритный осадок, покрытый макрофитами	+	[38]
8	Бухта Херсонская (Голубая)	44°33'53"N, 33°23'57"E	5	Спорадические	Локальные пятна сильно восстановленного заиленного газонасыщенного песка	++	[31 ; 38]
9	Мыс Феофан	44°33'34"N, 33°24'01"E	10	Сезонные	Газонасыщенные детритные отложения на дне скальной трещины, покрытые бактериальной плёнкой	+++	Новые данные авторов
10	Мыс Фиолент	44°31'21"N, 33°28'01"E	2	Круглогодичные	Крупный песок с галькой	+	Новые данные авторов
11	Бухта Мраморная	44°30'03"N, 33°30'51"E	6	Сезонные	Газонасыщенные детритные отложения на дне скального углубления, покрытые бактериальной плёнкой	++	[42]
12	Бухта Ласпи	44°25'15"N, 33°42'25"E	3	Круглогодичные	Скальные выходы, покрытые крупнозернистым песком	–	[1 ; 16 ; 23 ; 38 ; 40]
13	Мыс Мартьян	44°30'15"N, 34°14'02"E	2,5	Сезонные	Крупный песок с галькой	+	[5]
14	Бухта Двужорная	44°59'00"N, 35°21'18"E	2,5–4	Нет данных	Песок, покрытый слоем детритно-бактериального мата	+++	[12 ; 22]

**Примечание:** – — бактериальные маты не обнаружены; + — следы наличия бактериальных сообществ в виде тонких белесых плёнок; ++ — отчётливые маты небольшой площади со значительным количеством биомассы; +++ — обильные бактериальные маты большой площади.

**Note:** – indicates, that bacterial mats were not found; + indicates traces of bacterial communities in the form of the finest whitish films; ++ indicates distinct mats, covering a small area, with a significant amount of biomass; +++ indicates abundant bacterial mats, covering a large area.



**Рис. 2.** Эхограммы метановых струйных газовыделений в прибрежных районах Крымского полуострова: А и Б — бухта Севастопольская, октябрь 2011 г. (эхолот SeaCharter 480 DF); В — бухта Ласпи, июль 2017 г. (SeaCharter 480 DF); Г — морская акватория особо охраняемой природной территории «Мыс Мартьян», сентябрь 2019 г. (эхолот Lowrance Elite-7 Ti); Д — бухта Стрелецкая, сентябрь 2006 г. (SeaCharter 480 DF)

**Fig. 2.** Echograms of methane gas bubble emissions in Crimean Peninsula coastal areas: A and Б – the Sevastopol Bay, October 2011 (SeaCharter 480 DF echo sounder); В – the Laspi Bay, July 2017 (SeaCharter 480 DF); Г – sea area of the specially protected natural area “Cape Martyan”, September 2019 (Lowrance Elite-7 Ti echo sounder); Д – the Streletskaia Bay, September 2006 (SeaCharter 480 DF)

Важно отметить, что не все геологические блоки обладают необходимыми и достаточными условиями для формирования выбросов газов и флюидов. К этим условиям прежде всего относятся: отсутствие дегазации нижележащих горизонтов; отсутствие ловушек газа; низкая либо чрезмерно высокая степень раздробленности земной коры, не позволяющая сформировать видимые потоки газовой выделений. Так, например, неоднократные гидроакустические съёмки мористой части Караньского блока, располагающегося вдоль Георгиевского разлома, одного из крупнейших тектонических нарушений, не выявили присутствия струйных газовой выделений в данном районе. Вероятно, это связано с совокупностью перечисленных выше условий.

В целом локальность прибрежных газовой выделений, приуроченность их к картируемым разломным структурам и наличие выходов газа в прибойной зоне из обеднённых органическим веществом осадков, где вследствие перемешивания не поддерживаются стационарные анаэробные условия, свидетельствуют об определённом триггере, запускающем механизм пузырьковых газовой выделений. Таким триггером может быть субмаринная разгрузка пресных грунтовых вод (Кравченко, 2008 ; Whiticar, 2002), в результате которой из водоносных слоёв по системе

микроразломов поднимаются флюидные потоки, обогащённые биогенами и восстановленными газами. В локальных точках, где потоки наиболее интенсивны, создаются мощные восстановительные условия, которые при повышении температуры способствуют развитию анаэробных микробных сообществ и формированию газонасыщенных илов.

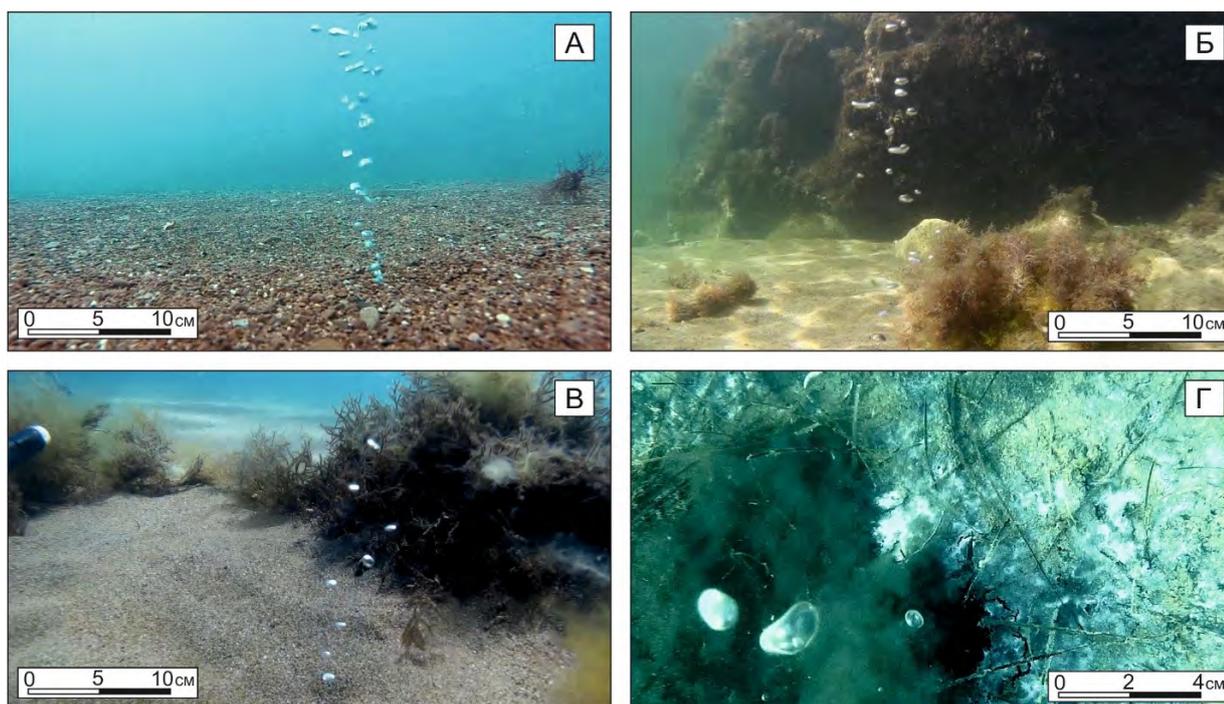
**Периодичность и интенсивность потоков прибрежных сипов Крыма.** Многолетний мониторинг прибрежных сипов Крыма позволил выделить несколько основных типов их активности. По периодичности газовыделений их можно разделить на сезонные, круглогодичные и спорадические (см. табл. 1).

К **сезонным** отнесены сипы Гераклеийского полуострова и мыса Тарханкут (Tarnovetskii et al., 2018), где газовыделения, как и сопутствующие им бактериальные маты, зарегистрированы в тёплое время года, с июня по октябрь. Наибольшая пространственная плотность выходов струйного метана обнаружена в створе бухты Севастопольская: на участке площадью около 500 м<sup>2</sup> акустическим методом в октябре 2011 г. детектировано 23 газовых факела на глубинах 17–18 м (Егоров и др., 2012). Регулярные акустические наблюдения, выполнявшиеся в акватории севастопольских бухт в разные годы в зимнее и весеннее время, не выявили наличия газовых факелов. Показано, что эти газовыделения были обусловлены поступлением пузырькового метана в поверхностные горизонты осадков из более глубоких слоёв осадочной толщи и генетически не были связаны с верхним слоем осадка (Егоров и др., 2012). Потенциальный прогноз трансформации этого района метанопроявлений связан с развитием слоя газонасыщенных осадков, подпитываемых выносами из бухты, в том числе стоками реки Чёрная, и формированием условий для всесезонной активности метановых сипов, подобно тому, как это наблюдалось в одном из наиболее интенсивных участков метановой струйной разгрузки в мире — палеodelьте реки Днепр, расположенной в 105–125 км к северо-западу от описываемого района. Всего там идентифицировано свыше 2200 постоянно действующих локальных участков выхода струйного метана в диапазоне глубин 35–835 м, а их плотность пространственного распределения на шельфе (глубины до 90 м) может достигать 300 км<sup>-2</sup> (Егоров и др., 2011).

К **круглогодичным** отнесены сипы у мыса Фиолент и в бухте Ласпи, где газопроявления при мониторинговых исследованиях с 2004 г. отмечены как в тёплое время года, так и в зимние месяцы (Шик, 2006) (рис. 3В). В целом в бухте Ласпи гидроакустически и визуально зарегистрировано свыше 20 отдельных точек пузырьковых газовыделений (Malakhova et al., 2015).

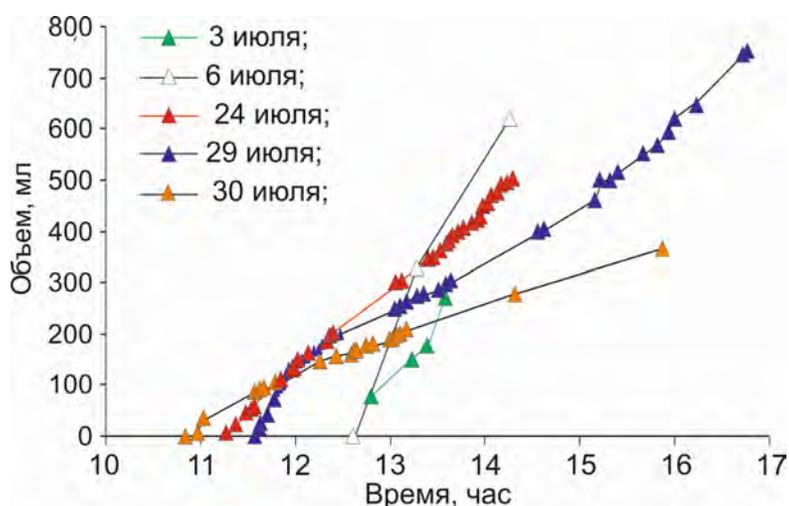
**Спорадические** сипы отмечены однократно (во время последующего мониторинга не обнаружены). Так, нерегулярный характер и слабую активность имели пузырьковые газовыделения в бухтах Круглая и Херсонесская. В последующем в этих районах были зарегистрированы локальные участки газонасыщенных осадков, при механическом воздействии на которые выделялся пузырьковый газ (рис. 3Г). В центре таких участков в донных осадках формировались сильно восстановленные условия ( $E_h = -330 \dots -245$  мВ), способствующие активным процессам сульфатредукции и метаногенеза и формированию устойчивых потоков сероводорода и метана в придонные слои водной толщи (Bryukhanov et al., 2018). Определено, что формирование таких областей газонасыщенных осадков (сульфуретт) и масштабы газопроявлений связаны с температурой среды. Так, например, отмечено уменьшение площади покрытия дна сульфуреттами в бухте Херсонесская и формирование их только к концу летнего сезона в аномально холодном 2018 г.

Количественные показатели объёмов пузырькового газа, достигающего поверхности и поступающего в атмосферу, имеют важное значение для анализа вклада в пул парниковых газов. Такая оценка была выполнена в бухте Мартынова в июле 2009 г. при помощи пирамидальной ловушки для сбора пузырькового газа из донных отложений. Временная динамика объёмов выделившегося из дна газа в бухте Мартынова представлена на рис. 4. Поток пузырькового газа за время экспозиции изменялся от 1,8 до 14 л·сут<sup>-1</sup>, в среднем составляя 4,5 л·сут<sup>-1</sup> (Малахова, 2014).



**Рис. 3.** Подводные фото пузырьковых газовыделений прибрежных районов Крыма: А — мыс Мартьян (2019); Б — мыс Фиолент (2019); В — бухта Ласпи (2019); Г — бухта Круглая (2018)

**Fig. 3.** Underwater photos of gas bubble emissions of Crimean coastal areas: А – Cape Mart्यान (2019); Б – Cape Fiolent (2019); В – the Laspi Bay (2019); Г – the Kruglaya Bay (2018)



**Рис. 4.** Объем пузырькового газа, который выделился из донных отложений площадью 1 м<sup>2</sup> в бухте Мартьянова, оценённый ловушечным методом (июль 2009 г.)

**Fig. 4.** Volume of bubble gas, emerged from 1 m<sup>2</sup> of seabed sediments in the Martynova Bay, measured by the trap method (July 2009)

В бухте Ласпи для оценки суточных потоков пузырьковых газовыделений был применён предложенный авторами пассивный акустический метод. Он основан на связи частоты аудиосигнала, производимого пузырьком газа при отрыве от выходного подводного канала, с размером пузырька (Budnikov et al., 2020). Показано, что для двух исследованных сипов средние диаметры пузырьков были равны 7 и 5 мм. С учётом интенсивности пузырьковой разгрузки рассчитанный поток газа в этих точках составил 40 и 6 л·сут<sup>-1</sup> соответственно (Budnikov et al., 2020).

**Углеродородный состав и генезис пузырькового газа.** В настоящее время имеются две точки зрения на источник метана струйных газовыделений. Согласно геологической гипотезе, дегазация недр в Чёрном море проходит через систему геологических разломов и/или через промежуточное звено — залежи газогидратов в донных отложениях, возникших как следствие газовой

разгрузки углеводородных месторождений. Аргументы сторонников геологической гипотезы — прогнозные оценки высокой общей перспективной газоносности региона, наличие на шельфе Чёрного моря в непосредственной близости от полей струйных метановых газовыделений уже обнаруженных газовых месторождений, а также оценки потока метана с полей газовыделений (Шнюков, 2005; Шнюков и др., 2005). Согласно биогенной гипотезе, источником метана является микробная продукция в донных отложениях, что подтверждается стабильно-изотопным составом углерода черноморского метана многих газовыделяющих районов, таких как, например, сипы палеоруслу Дона и Днепра (Лейн и Иванов, 2009).

В компонентном составе пузырькового газа прибрежных районов Крыма преобладал метан (табл. 2), но его количество было существенно ниже, чем в сипах глубоководных районов Чёрного моря. Так, например, в бухте Круглая в пузырьковом газе метан составлял 55 %, а у мыса Мартьян — всего 38 %. Значимое количество гомологов метана обнаружено только в сипах бухты Ласпи.

Одним из показателей низкотемпературного (микробного) или высокотемпературного генезиса метана является изотопный состав его углерода и водорода (Whiticar, 1999). Особый интерес вызывает значительный разброс величин изотопного состава углерода метана  $\delta^{13}\text{C}-\text{CH}_4$  пузырькового газа прибрежных мелководных районов — от  $-94$  до  $-34$  ‰ (табл. 2, рис. 5). Широкий диапазон значений отмечен как для образцов газа из различных районов, так и для образцов из одного района, например сипов Гераклеяского полуострова ( $-84 \dots -58$  ‰  $\delta^{13}\text{C}-\text{CH}_4$ ). Высокая вариабельность  $\delta^{13}\text{C}-\text{CH}_4$  зарегистрирована и для пузырькового газа мыса Тарханкут: в разные годы значения изменялись от  $-65$  до  $-48$  ‰ (Tarnovetskii et al., 2018). Такой размах можно объяснить несколькими факторами. Так, в результате микробного метаноокисления в верхних горизонтах осадочного слоя происходит изменение изотопного состава  $\delta^{13}\text{C}-\text{CH}_4$  вследствие избирательного потребления метанотрофами метана с более лёгким изотопом углерода  $^{12}\text{C}$  (Whiticar, 1999). С другой стороны, причиной может быть смешение изотопнотяжёлого газа из глубоких слоёв с приповерхностным изотопнолёгким газом микробного происхождения, вследствие чего изотопное соотношение  $\delta^{13}\text{C}-\text{CH}_4$  будет зависеть от вклада этих двух источников (Pape et al., 2010).

**Таблица 2.** Углеводородный ( $\text{CH}_4$ , %;  $\text{C}_1/\text{C}_{2+}$ ) и изотопный ( $\delta^{13}\text{C}-\text{CH}_4$ , ‰ PDB;  $\delta\text{D}-\text{CH}_4$ , ‰ SMOW) состав пузырькового газа прибрежных районов Крыма и глубоководных районов Чёрного моря

**Table 2.** Hydrocarbon ( $\text{CH}_4$ , %;  $\text{C}_1/\text{C}_{2+}$ ) and isotopic ( $\delta^{13}\text{C}-\text{CH}_4$ , ‰ PDB;  $\delta\text{D}-\text{CH}_4$ , ‰ SMOW) composition of bubble gas of Crimean coastal areas and deep-sea areas of the Black Sea

№ площадки	Район исследований	$\text{CH}_4$ , %	$\text{C}_1/\text{C}_{2+}$	$\delta^{13}\text{C}-\text{CH}_4$ , ‰ PDB	$\delta\text{D}-\text{CH}_4$ , ‰ SMOW	Ссылка
Прибрежные районы Крыма						
1	Мыс Тарханкут	н. д.*	н. д.	$-65 \dots -48$	н. д.	[49]
3	Бухта Мартынова	57	$1,7 \cdot 10^4$	$-56,7$	$-340,1$	собственные данные
4	Бухта Карантинная	73	$21 \cdot 10^4$	$-58$	н. д.	—
6	Бухта Круглая	$54-55$	н. д.	$-94,5 \dots -92,4$	н. д.	—
8	Бухта Херсонесская (Голубая)	$66-72$	$10^4$	$-84 \dots -58$	н. д.	—
9	Мыс Феофан	$68,5-75,5$	$10^4$	$-83,4 \dots -67,2$	н. д.	—
10	Мыс Фиолент	н. д.	н. д.	$-60,3$	н. д.	—
11	Бухта Мраморная	н. д.	н. д.	$-67,54 \dots -67,1$	н. д.	—
12	Бухта Ласпи	92	31	$-43 \dots -36$	н. д.	—
13	Мыс Мартьян	38	$10^4$	$-89 \dots -84$	н. д.	—

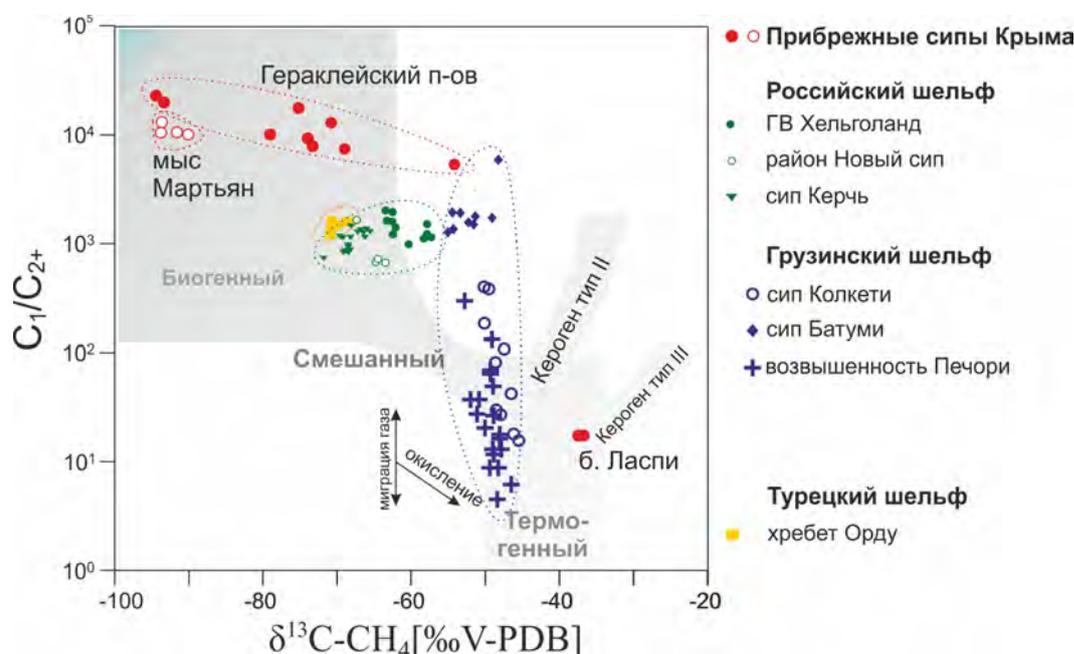
Продолжение на следующей странице...

№ площадки	Район исследований	CH <sub>4</sub> , %	C <sub>1</sub> /C <sub>2+</sub>	δ <sup>13</sup> C-CH <sub>4</sub> , ‰ PDB	δD-CH <sub>4</sub> , ‰ SMOW	Ссылка
Глубоководные районы Чёрного моря						
	Грязевой вулкан Водяницкий	99,8	н. д.	-61	-170,8	[46]
	ГВ Двуреченский	н. д.	н. д.	-66...-62	-209...-185	[29]
	ГВ Хельголанд	н. д.	н. д.	н. д.	-217,4	собственные данные**
	Керченские сипы	99,2	2372	-66,6	-248	[44]
	Сип Батуми	99,9	4267	-53,5	-175	[41]
	Сип Колкети	н. д.	566	-51,1...-45,0	-192	[43]
	Сип Печори	н. д.	299	-52,2...-45,8	-224...-216	[43]
	Хребет Орду	н. д.	1998	-72,6...-68,5	-224,2...-221,5	собственные данные

**Примечание:** \* — нет данных; \*\* — собственные данные для глубоководных районов Чёрного моря получены во время практики Summer Student Fellowship 2011 в университете MARUM (Бремен, Германия).

**Note:** \* – no data; \*\* – data for deep-sea areas of the Black Sea was obtained during the Summer Student Fellowship 2011 at the MARUM University (Bremen, Germany).

Соотношение гомологов метана в сипах к доле тяжёлого изотопа углерода <sup>13</sup>C в них (C<sub>1</sub>/C<sub>2+</sub>/δ<sup>13</sup>C-CH<sub>4</sub>) показывает, что метан преобладающего большинства сипов прибрежных районов Крыма, за исключением газа из бухты Ласпи, относится к биогенному типу (рис. 5). До сих пор открытым остаётся вопрос о том, с какой глубины осадочной толщи происходит разгрузка изотопнолёгкого микробного метана в таких районах, как, например, мыс Мартьян и мыс Фиолент, верхний слой песчаных осадков которых характеризуется низким содержанием метана и относительно невысокими скоростями микробных процессов (Malakhova et al., 2015).



**Рис. 5.** Диаграмма Бернарда (Bernard et al., 1976), показывающая углеводородное (C<sub>1</sub>/C<sub>2+</sub>) и изотопное (δ<sup>13</sup>C-CH<sub>4</sub>) соотношения пузырькового газа прибрежных районов Крыма и глубоководных районов Чёрного моря

**Fig. 5.** Bernard diagram (Bernard et al., 1976), illustrating hydrocarbon (C<sub>1</sub>/C<sub>2+</sub>) and isotopic (δ<sup>13</sup>C-CH<sub>4</sub>) ratios of bubble gas of Crimean coastal areas and deep-sea areas of the Black Sea

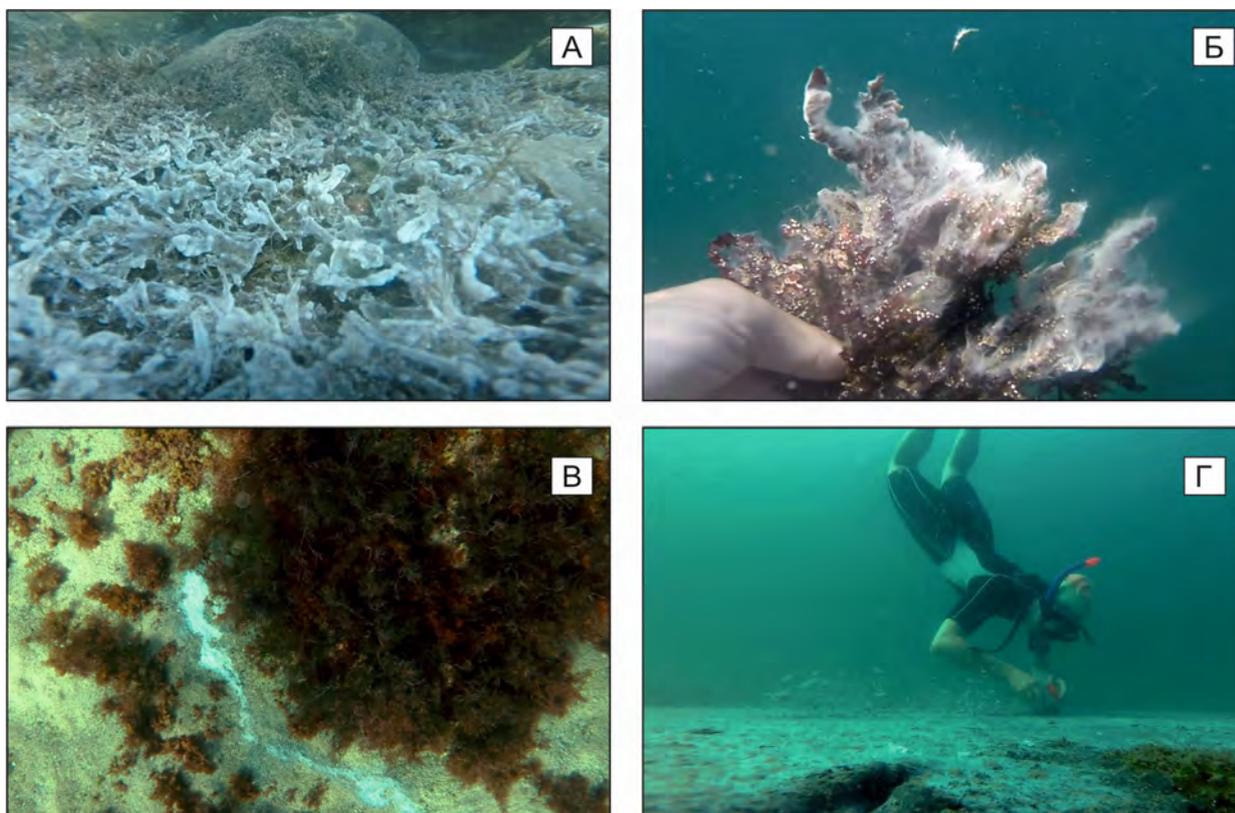
Диаграмма Бернарда (рис. 5) показывает, что метан глубоководных районов российского шельфа (керченские сипы, грязевые вулканы прогиба Сорокина) попадает в область, характеризующую газ как микробный, тогда как метан грузинского шельфа (возвышенность Печори, сип Колкети) находится в пределах или в непосредственной близости от области термогенного метана. Характер распределения значений на диаграмме свидетельствует о том, что для газа грузинского шельфа изменение углеводородного состава вызвано, вероятнее всего, фракционированием гомологов в процессе миграции газа сквозь толщу осадка. Для прибрежных сипов и сипов российского шельфа изотопное соотношение  $\delta^{13}\text{C}-\text{CH}_4$  меняется значительно, что говорит о процессах микробного окисления.

Соотношение стабильных изотопов водорода  $\delta\text{D}$  метана в сочетании с  $\delta^{13}\text{C}$  позволяет получить дополнительную информацию о типе образования газа (Whiticar, 1999). Значения  $\delta\text{D}-\text{CH}_4$  глубоководных образцов находились в пределах  $-248\text{...}-170\text{ ‰}$  (см. табл. 2). Согласно типизации, которая предложена в (Whiticar, 1999), биогенный метан, отобранный в районе Керченских сипов (российский шельф) и хребта Орду (турецкий шельф), образуется по гидротрофному пути ( $4\text{H}_2 + \text{CO}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + 2\text{H}_2\text{O}$ ). Такой тип генерации метана является доминирующим в морских экосистемах, тогда как ацетокластический путь, характеризующий сип в бухте Мартынова ( $\delta\text{D}-\text{CH}_4 -340,1\text{ ‰}$ , см. табл. 2), более распространён в пресных водах и в осадках сильно загрязнённых районов, где при разложении органического вещества первичными деструкторами в поровых водах накапливается значительное количество ацетат-иона (Whiticar, 1999).

**Бактериальные маты и филогенетическое разнообразие микроорганизмов газовыделяющих районов.** Многолетние наблюдения за сипами Гераклеийского полуострова и мыса Тарханкут показали, что большинство газовыделений, как и сопутствующие им бактериальные маты, имели сезонный характер (табл. 1). Заметная бактериальная масса нарастала обычно во второй половине июня и сохранялась, как правило, до октября. Степень покрытия дна такими бактериальными плёнками менялась, увеличиваясь к концу летнего сезона и иногда достигая десятков квадратных метров. Фотографии бактериальных обрастаний в газовыделяющих районах крымского побережья показаны на рис. 6.

Отмечено, что в районах интенсивных пузырьковых газовыделений (бухта Ласпи, мыс Фиолент) либо отсутствовали бактериальные плёнки, либо обнаруживались лишь их следы в виде тончайших белёсых плёнок (табл. 1). По-видимому, для формирования устойчивой бактериальной биомассы необходим стабильный флюидный поток растворённых газов с обязательным присутствием восстановленных форм серы, как в случае матов в бухте Мраморная (рис. 6А). Здесь в скальных углублениях, заполненных мелкодисперсными детритными газонасыщенными отложениями, развивались белые бактериальные маты с характерной хлопковидной структурой, основу которых составляли сульфидокисляющие эпсилон-протеобактерии рода *Arcobacter* (Pimenov et al., 2018), тогда как пузырьковый газ, точно выделяющийся из дна, очевидно, не создавал достаточных градиентов концентрации и мог механически разрушать структуру образующегося сообщества. Так, за весь период наблюдений (с 2012 г.) в районе площадки газовыделений в бухте Ласпи нам не удалось обнаружить бактериальных обрастаний. Однако методом высокопроизводительного секвенирования гена 16S рРНК в поверхностных горизонтах осадков бухты Ласпи были выявлены сероокисляющие эпсилон-протеобактерии семейства Thiovulaceae (8,2 %); глубже, на горизонте 10–15 см, самыми многочисленными оказались археи филогенетического кластера ANME-2a/b (19,2 %) и бактерии семейства Desulfobacteraceae (12,2 %), осуществляющие анаэробное окисление метана. Наибольшую площадь покрытия имели бактериальные маты в бухте Херсонесская, представленные белыми хлопьевидными плёнками, которые развивались на газонасыщенных песках (рис. 6В, Г). По результатам электронно-микроскопических

и молекулярно-биологических исследований установлено, что основу бактериальных матов составляли нитчатые серобактерии семейства Thiotrichaceae и эpsilon-протеобактерии семейства Helicobacteraceae (Bryukhanov et al., 2018).



**Рис. 6.** Внешний вид бактериальных матов, обнаруженных в 2017–2018 гг. в акватории Гераклеяского полуострова: А — бактериальная плёнка в скальном углублении в районе бухты Мраморная (Pimenov et al., 2018); Б — нитчатые обрастания на живых талломах водорослей, мыс Феофан; В — творожистая бактериальная плёнка на песчаном дне в бухте Херсонесская (Bryukhanov et al., 2018); Г — масштабные бактериальные маты в открытом районе морской акватории Севастополя, обнаруженные в июле 2018 г. вблизи бухты Стрелецкая (Budnikov et al., 2019)

**Fig. 6.** Underwater photos of bacterial mats in Heracles Peninsula water area, detected in 2017–2018. А – bacterial biofilm in a rocky depression in the Mramornaya Bay (Pimenov et al., 2018); Б – filamentous fouling on living algae thalli, Cape Feofan; В – curd-type bacterial mat on sandy sediments in the Khersones Bay (Bryukhanov et al., 2018); Г – massive bacterial mats, detected in Streletskaia Bay open area in July 2018 (Budnikov et al., 2019)

**Средообразующий эффект струйных газовыделений.** К средообразующим и экологическим эффектам, связанным с метановыми сипами Чёрного моря, относят влияние струйного метана на газовый состав и гидрохимическую структуру вод и на образование карбонатных построек, а также влияние метановых сипов на микробные процессы и структуру микробного сообщества (Егоров и др., 2011). Во многом средообразующая роль глубоководных и мелководных сипов схожа, однако имеется ряд различий.

Определяющее отличие мелководных сипов Чёрного моря от глубоководных — окисленная среда, в которой происходят процессы газовыделения и сопутствующие этому биогеохимические процессы. В сероводородной зоне площадки газовыделений являются своеобразными оазисами жизни в силу вещественно-энергетических свойств метана для микробного звена, а в прибрежных окислительных условиях, напротив, — зонами угнетения. Так, например, в работе (Иванова, 2017) показано, что в районе метановых сипов у мыса Тарханкут и в бухте

Двужкорная мейофауна заметно угнетена по численности и имеет различия таксономического состава от населения окружающих песков вследствие сероводородного заражения и острой гипоксии / аноксии.

Установлено, что не только в донных отложениях, но и в воде над точками газовыделений может наблюдаться значительное уменьшение концентрации  $O_2$ . Вертикальное профилирование толщи воды над площадкой газовыделений у мыса Феофан показало существенное снижение содержания  $O_2$  в придонном слое воды — с минимумом, достигающим  $0,2 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$  (Малахова и др., 2020a). В распределении солёности также были выявлены минимумы, которые могут свидетельствовать о импульсной пресноводной разгрузке, связанной с сипами. Установлено, что описанные особенности распределения гидрологических параметров обусловлены наличием пузырьковой разгрузки и геоморфологией исследуемого района. Определяющими факторами интенсивного развития гипоксических явлений в придонном слое воды служат высокая степень изолированности подводных каньонов, которыми представлен подводный рельеф мыса Феофан, и, как следствие, замедленный водообмен с открытой частью акватории (Малахова и др., 2020a).

Ранее было подсчитано, что диссипация энергии над площадками струйных метановых газовыделений может быть причиной микроапвеллингового эффекта (Егоров и др., 2011). Так, например, было показано влияние пузырькового потока на температурное распределение в толще воды над площадками струйных газовыделений в районе палеодельты Днепра (Егоров и др., 2011).

В 2018 г. авторами данной статьи был проведён эксперимент в прибрежной акватории по моделированию воздействия струйных пузырьковых газовыделений на стратифицированные слои водной толщи (Иванова и др., 2018). Результаты показали, что сгенерированная струя газа, поток которой составляет несколько литров в минуту, вовлекает за собой со дна более холодные слои жидкости и поднимает их практически до поверхности (Иванова и др., 2018).

Отдельный интерес представляет оценка вклада флюидной эмиссии на площадках метановых газовыделений в общий газовый поток. Стоит отметить, что количественные данные о поступлении метана из донных осадков в виде флюидной разгрузки или диффузионных потоков на настоящее время недостаточно полны. Особенно мало данных прямых *in situ* измерений, что связано со сложностью их проведения в морских акваториях.

В 2019 г. ловушечным методом были проведены измерения флюидной разгрузки метана из донных осадков в бухте Ласпи вблизи площадки струйных газовыделений; значения достигали  $74,3 \text{ ммоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$  (Малахова и др., 2020b). Согласно расчётам, интегральная флюидная разгрузка в бухте Ласпи может быть сопоставима с потоком от пузырьковых газовыделений, так как максимальный флюидный поток, приходящийся на  $1 \text{ м}^2$  дна, всего в 3,5 раза ниже потока от одиночного сипа (Малахова и др., 2020b).

**Заключение.** Представлен сравнительный анализ данных собственных биогеохимических исследований мелководных сипов Крымского полуострова и материалов, посвящённых глубоководным газовыделениям Чёрного моря. Показано, что прибрежные струйные газовыделения Крыма распространены широко — от мыса Тарханкут на западе полуострова до бухты Двужкорная на юго-востоке.

Многолетний мониторинг активности прибрежных газовыделений позволил выделить сезонные, круглогодичные и спорадические сипы. Большинство прибрежных сипов Крыма имело биогенную природу, при этом источник газовыделений находился как в верхних слоях донных отложений, так и значительно глубже. В компонентном составе пузырькового газа прибрежных районов Крыма преобладал метан, однако по сравнению с его содержанием в глубоководных районах Чёрного моря, где количество метана в сипах составляло более 99 %, его содержание в прибрежных газовыделениях оказалось существенно ниже (55 % в бухте Круглая и 38 % у мыса Мартьян). Значимое количество гомологов обнаружено только в сипах бухты Ласпи, которые

по изотопно-углеводородному составу отнесены к газу термокаталитического генезиса, в отличие от остальных сипов, где основная доля метана образована в результате жизнедеятельности метаногенных архей. Наблюдаемый значительный разброс величин изотопного соотношения углерода метана  $\delta^{13}\text{C}-\text{CH}_4$  пузырькового газа прибрежных мелководных районов (от  $-94$  до  $-34$  ‰) подтверждает предположение о различных условиях генерации и созревания пузырькового газа в донных отложениях, а также о разных скоростях микробного окисления и образования метана на разных площадках газовыделений.

Так же, как и глубоководным сипам, прибрежным струйным газовыделениям часто сопутствовали бактериальные маты. В районах, где пузырьковый газ свободно выделялся из песка, либо отсутствовали бактериальные маты, либо обнаруживались лишь их следы в виде тончайших белесых плёнок. Показано, что для формирования устойчивой бактериальной биомассы, основу которой, как правило, составляли сульфид- и сероокисляющие бактерии, необходим флюидный поток восстановленных растворённых газов, тогда как точечная разгрузка пузырькового газа не обеспечивает достаточных градиентов концентрации и может механически разрушать структуру образующегося сообщества.

Различными методами сделаны оценки размерных спектров пузырьков и потоков от отдельных струй. Диапазон значений газового потока варьировал от  $1,8$  л·сут $^{-1}$  (бухта Мартынова) до  $40$  л·сут $^{-1}$  (бухта Ласпи).

Описаны средообразующие эффекты, связанные с выделением пузырькового газа в прибрежных районах: влияние сипов на кислородный режим в донных осадках и в толще воды над точками газовыделений; вертикальное перемешивание вод за счёт газлифтового эффекта; объёмы флюидной разгрузки на площадках струйных газовыделений.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Молисмологические и биогеохимические основы гомеостаза морских экосистем» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890090-2) и государственного задания ФИЦ Биотехнологии РАН, а также при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-45-920057 p\_a (№ гос. регистрации АААА-А18-118082090056-4).*

**Благодарность.** Мы благодарим коллег, которые на протяжении последних 10 лет были причастны к исследованиям, представленным в данной работе: Будникова А. А., Иванову И. Н., Канапацко-го Т. А., Русанова И. И., Евтушенко Д. Б., Bohrmann G., Pape T. Также мы выражаем особую благодарность рецензентам за конструктивные замечания.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Артёмов Ю. Г., Евтушенко Д. Б., Мосейченко И. Н. Локализация струйных газовых выходов из дна бухты Ласпи // *Системы контроля окружающей среды*. 2018. Вып. 11 (31). С. 69–73. [Artemov Yu. G., Evtushenko D. B., Moseichenko I. N. Localization of gas bubble streams from the bottom of the Laspi Bay. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2018, iss. 11 (31), pp. 69–73. (in Russ.)]
2. Большаков А. М., Егоров А. В. Об использовании методики фазоворавновесной дегазации при газометрических исследованиях // *Океанология*. 1987. Т. 27, № 5. С. 861–862. [Bol'shakov A. M., Egorov A. V. Using of phase-equilibrium degassing method for gasometric studies. *Okeanologiya*, 1987, vol. 27, no. 5, pp. 861–862. (in Russ.)]
3. Бондарев И. П., Ломакин И. Э., Иванов В. Е. Особенности формирования и развития Севастопольской бухты // *Геология и полезные ископаемые Мирового океана*. 2015. № 4. С. 16–31. [Bondarev I. P., Lomakin I. E., Ivanov V. E. Osobennosti formirovaniya i razvitiya Sevastopolskoi bukhty. *Geologiya i poleznye iskopaemye Mirovogo okeana*, 2015, no. 4, pp. 16–31. (in Russ.)]
4. Будников А. А., Иванова И. Н., Малахова Т. В., Кириллов Е. В. Измерение гидрологических параметров воды над метановым сипом в бухте Ласпи в течение непрерывных *in situ* экспериментов // *Учёные записки физического факультета Московского университета*. 2019. № 3. Ст. № 193090 (7 с.). [Budnikov A. A.,

- Ivanova I. N., Malakhova T. V., Kirillov E. V. Measurement hydrological parameters of water over methane seep in Laspi Bay during continuous *in situ* experiments. *Uchenye zapiski fizicheskogo fakul'teta Moskovskogo universiteta*, 2019, no. 3, art. no. 193090 (7 p.). (in Russ.)]
5. Егоров В. Н., Плуатарь Ю. В., Малахова Т. В., Садогурский С. Е., Мосейченко И. Н. Обнаружение струйных газовыделений в акватории у мыса Мартьян // *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2018. Вып. 126. С. 9–13. [Egorov V. N., Plugatar Y. V., Malakhova T. V., Sadogursky S. Y., Moseichenko I. N. Gas seeps detection in the offshore area near Cape Martyan. *Bulletin of the State Nikita Botanical Gardens*, 2018, no. 126, pp. 9–13. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.25684/NBG.boolt.126.2018.01>
  6. Егоров В. Н., Поликарпов Г. Г., Гулин М. Б., Артемов Ю. Г., Стокозов Н. А., Гулин С. Б. Влияние струйных метановых газовыделений из дна Черного моря на мелкомасштабные процессы вертикального перемешивания вод // *Доповіді НАН України*. 1999. № 8. С. 186–190. [Egorov V. N., Polikarpov G. G., Gulin M. B., Artemov Yu. G., Stokozov N. A., Gulin S. B. Vliyanie struinykh metanovykh gazovydelenii iz dna Chernogo morya na melkomasshtabnye protsessy vertikal'nogo peremeshvaniya vod. *Dopovidi NAN Ukrainy*, 1999, no. 8, pp. 186–190. (in Russ.)]
  7. Егоров В. Н., Артемов Ю. Г., Гулин С. Б. *Метановые сипы в Чёрном море: средообразующая и экологическая роль* / под ред. Г. Г. Поликарпова. Севастополь : «ЭКОСИ-Гидрофизика», 2011. 405 с. [Egorov V. N., Artemov Yu. G., Gulin S. B. *Methane Seeps in the Black Sea: Environment-forming and Ecological Role* / G. G. Polikarpov (Ed.). Sevastopol : “EKOSI-Gidrofizika”, 2011, 405 p. (in Russ.)]
  8. Егоров В. Н., Артемов Ю. Г., Поликарпов Г. Г., Гулин С. Б., Малахова Л. В., Малахова Т. В. Оценка потенциальной экологической опасности от струйных метановых газовыделений со дна Чёрного моря // *Морской экологический журнал*. 2008. Т. 7, № 1. С. 23–29. [Egorov V. N., Artemov Yu. G., Polikarpov G. G., Gulin S. B., Malakhova L. V., Malakhova T. V. Assessment of potential environmental hazard caused by methane gas seeps from the Black Sea floor. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2005, vol. 7, no. 1, pp. 23–29. (in Russ.)]
  9. Егоров В. Н., Пименов Н. В., Малахова Т. В., Канапацкий Т. А., Артемов Ю. Г., Малахова Л. В. Биогеохимические характеристики распределения метана в воде и донных осадках в местах струйных газовыделений в акватории Севастопольских бухт // *Морской экологический журнал*. 2012. Т. 11, № 3. С. 41–52. [Egorov V. N., Pimenov N. V., Malakhova T. V., Artemov Yu. G., Kanapatsky T. A., Malakhova L. V. Biogeochemical characteristics of methane distribution in sediment and water at the gas seepage site of Sevastopol bays. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2012, vol. 11, no. 3, pp. 41–52. (in Russ.)]
  10. Егоров В. Н., Поликарпов Г. Г., Гулин С. Б., Артемов Ю. Г., Стокозов Н. А., Костова С. К. Современные представления о средообразующей и экологической роли струйных метановых газовыделений со дна Чёрного моря // *Морской экологический журнал*. 2003. Т. 2, № 3. С. 5–26. [Egorov V. M., Polikarpov G. G., Gulin S. B., Artemov Ju. G., Stokozov M. A., Kostova S. K. Modern conception about forming-casting and ecological role of methane gas seeps from bottom of the Black Sea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2003, vol. 2, no. 3, pp. 5–26. (in Russ.)]
  11. Єремєєв В. М., Єгоров В. М., Полікарпов Г. Г., Артемов Ю. Г., Гулін С. Б., Євтушенко Д. Б., Поповічев В. М., Стокозов М. О., Нежданов О. І. Нові струминні газові виділення із дна моря в акваторії Севастополя // *Вісник НАН України*. 2007. № 4. С. 47–50. [Eremeev V. M., Egorov V. M., Polikarpov G. G., Artemov Yu. G., Gulin S. B., Nezhdanov O. I., Evtushenko D. B., Popovichev V. M., Stokozov M. O. New stream gas flow from the sea ground in Sevastopol water area. *Visnyk NAN Ukrainy*, 2007, no. 4, pp. 47–50. (in Ukr.)]
  12. Иванова Е. А. Экология мейобентоса метановых сипов Чёрного моря: фаунистические характеристики и результаты наблюдений физиологического состояния методом прямого микроскопирования // *Экосистемы*. 2017. № 10 (40). С. 28–34. [Ivanova E. A. Meiobenthos ecology within the methane seeps of the Black Sea: Results of taxonomical study and direct microscopic. *Ekosistemy*, 2017, no. 10 (40), pp. 28–34. (in Russ.)]

13. Иванова И. Н., Будников А. А., Малахова Т. В., Евтушенко Д. Б., Быков Е. М. Экспериментальное исследование *in situ* влияния пузырькового факела на температурную стратификацию водной толщи // *Процессы в геосредах*. 2018. № 17. С. 231–232. [Ivanova I. N., Budnikov A. A., Malakhova T. V., Yevtushenko D. B., Bykov Ye. M. Investigation of bubble flame influence on temperature stratification of the water column by *in situ* experiment. *Protsessy v geosredakh*, 2018, no. 17, pp. 231–232. (in Russ.)]
14. Кравченко В. Г. Механизм функционирования подводных газовых факелов Чёрного моря // *Геология и полезные ископаемые Мирового океана*. 2008. № 1. С. 106–115. [Kravchenko V. G. Functioning mechanism of underwater gas flares of the Black Sea. *Geologiya i poleznye iskopaemye Mirovogo okeana*, 2008, no. 1, pp. 106–115. (in Russ.)]
15. Лейн А. Ю., Иванов М. В. *Биогеохимический цикл метана в океане*. Москва : Наука, 2009. 575 с. [Lein A. Yu., Ivanov M. V. *Biogeochemical Cycle of Methane in the Ocean*. Moscow : Nauka, 2009, 575 p. (in Russ.)]
16. Лысенко В., Шик Н. Современные процессы образования карбонатов, связанные с углеродородной дегазацией, в бухте Ласпи (Южный берег Крыма) // *Пространство и Время*. 2013. № 2 (12). С. 151–157. [Lysenko V., Shik N. Contemporary carbonates formation processes associated with hydrocarbons degassing in the underwater part of the Laspi Bay beach zone (southern coast of Crimea). *Prostranstvo i Vremya*, 2013, no. 2 (12), pp. 151–157. (in Russ.)]
17. Малахова Т. В. *Микробные процессы цикла метана и его баланс в Севастопольской акватории (Чёрное море)* : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10. Севастополь, 2014. 199 с. [Malakhova T. V. *Microbial Processes of Methane Cycle and Its Balance in the Sevastopol Coastal Area (Black Sea)*. [dissertation]. Sevastopol, 2014, 199 p. (in Russ.)]
18. Малахова Т. В., Евтушенко Д. Б., Баяндина Ю. С. Струйные метановые газы выделения: метод регистрации и компьютерного анализа пузырьковой разгрузки дна // *Pontus Euxinus 2015* : тезисы IX Всерос. науч.-практ. конф. молодых учёных (с междунар. участием) по проблемам водных экосистем, посвящ. 100-летию со дня рожд. д. б. н., проф., чл.-корр. АН УССР В. Н. Грезе, Севастополь, 17–20 ноября 2015 г. Севастополь : DigitPrint, 2015. С. 106–107. [Malakhova T. V., Yevtushenko D. B., Bayandina Yu. S. Struinye metanovye gazovydenleniya: metod registratsii i komp'yuternogo analiza puzyr'kovo razgruzki dna. In: *Pontus Euxinus 2015* : tezisy IX Vseros. nauch.-prakt. konf. molodykh uchenykh (s mezhdunar. uchastiem) po problemam vodnykh ekosistem, posvyashch. 100-letiyu so dnya rozhd. d. b. n., prof., chl.-korr. AN USSR V. N. Greze, Sevastopol, 17–20 Nov., 2015. Sevastopol : DigitPrint, 2015, pp. 106–107. (in Russ.)]
19. Малахова Т. В., Иванова И. Н., Будников А. А., Мурашова А. И., Малахова Л. В. Распределение гидрологических параметров над площадкой метановых пузырьковых газы выделения в Голубой бухте (Чёрное море) – связь с субмаринной пресноводной разгрузкой // *Метеорология и гидрология*. 2020а. (В печ.). [Malakhova T. V., Ivanova I. N., Budnikov A. A., Murashova A. I., Malakhova L. V. Hydrological parameters distribution over the methane seep site in the Blue Bay (Black Sea) – Connection with submarine freshwater discharge. *Meteorologiya i gidrologiya*, 2020a. (In press). (in Russ.)]
20. Малахова Т. В., Будников А. А., Иванова И. Н., Мурашова А. И. Флюидная эмиссия метана из дна: сравнение потоков с площадки сипов в бухте Ласпи с потоками в других газы выделяющих районах // *Процессы в геосредах*. 2020б. (В печ.). [Malakhova T. V., Budnikov A. A., Ivanova I. N., Murashova A. I. Methane fluid flow from seafloor: Data from Laspy Bay seepage area compared to other gas emission regions. *Protsessy v geosredakh*, 2020b. (In press). (in Russ.)]
21. Пименов Н. В., Егоров В. Н., Канапачкий Т. А., Малахова Т. В., Артёмов Ю. Г., Сигалевич П. А., Малахова Л. В. Микробные процессы круговорота метана и сульфатредукция в осадках акватории Севастопольских бухт // *Микробиология*. 2013. Т. 82, № 5. С. 614–624. [Pimenov N. V., Egorov V. N., Kanapatskii T. A., Malakhova T. V., Artemov Ju. G., Sigalevich P. A., Malakhova L. V. Sulfate reduction and microbial processes of the methane cycle in the sediments of the Sevastopol Bay. *Mikrobiologiya*, 2013, vol. 82, no. 5, pp. 614–624. (in Russ.)]

22. Тимофеев В. А., Иванова Е. А., Гулин М. Б. Обнаружение нового поля газовых сипов у черноморского побережья п-ова Крым // *Морской экологический журнал*. 2014. Т. 13, № 1. С. 34. [Timofeyev V. A., Ivanova E. A., Gulin M. B. Detecting of a new field of gas seeps in the coastal zone off the Crimea Peninsula, Black Sea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2014, vol. 13, no. 1, pp. 34. (in Russ.)]
23. Шик Н. В. Газовые выделения на дне бухты Ласпи // *Геология и полезные ископаемые Мирового океана*. 2006. № 1. С. 135–136. [Shik N. V. Gazovye vydeleniya na dne bukhty Laspi. *Geologiya i poleznye iskopaemye Mirovogo okeana*, 2006, no. 1, pp. 135–136. (in Russ.)]
24. Шнюков Е. Ф. Газогидраты метана в Черном море // *Геология и полезные ископаемые Мирового океана*. 2005. № 2. С. 41–52. [Shnyukov E. F. Gazogidraty metana v Chernom more. *Geologiya i poleznye iskopaemye Mirovogo okeana*, 2005, no. 2, pp. 41–52. (in Russ.)]
25. Шнюков Е. Ф., Старостенко В. И., Русаков О. М., Кутас Р. И. Глубинная природа газовых факелов западной части Чёрного моря по результатам геофизических исследований // *Геология и полезные ископаемые Мирового океана*. 2005. № 1. С. 70–85. [Shnyukov E. F., Starostenko V. I., Rusakov O. M., Kutas R. I. Glubinnaya priroda gazovykh fakelov zapadnoi chasti Chernogo morya po rezul'tatam geofizicheskikh issledovaniy. *Geologiya i poleznye iskopaemye Mirovogo okeana*, 2005, no. 1, pp. 70–85. (in Russ.)]
26. Artemov Yu. G., Egorov V. N., Polikarpov G. G., Gulin S. B. Methane emission to the hydro- and atmosphere by gas bubble streams in the Dnieper paleo-delta, the Black Sea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2007, vol. 6, no. 3, pp. 5–26.
27. Artemov Yu. G. Software support for investigation of natural methane seeps by hydroacoustic method. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2006, vol. 5, no. 1, pp. 57–71.
28. Bernard B. B., Books J. M., Sackett W. M. Natural gas seepage in the Gulf of Mexico. *Earth and Planetary Science Letters*, 1976, vol. 31, pp. 48–54. [https://doi.org/10.1016/0012-821X\(76\)90095-9](https://doi.org/10.1016/0012-821X(76)90095-9)
29. Blinova V. N., Ivanov M. K., Bohrmann G. Hydrocarbon gases in deposits from mud volcanoes in the Sorokin trough, North-Eastern Black Sea. *Geo-Marine Letters*, 2003, vol. 23, pp. 250–257. <https://doi.org/10.1007/s00367-003-0148-8>
30. Boetius A., Revenschlag K., Schubert C. J., Rickert D., Widdel F., Gieseke A., Armann R., Jørgensen B. B., Witte U., Pfannkuche O. A marine microbial consortium apparently mediating anaerobic oxidation of methane. *Nature*, 2000, no. 407, pp. 623–626. <https://doi.org/10.1038/35036572>
31. Bryukhanov A. L., Vlasova M. A., Perevalova A. A., Pimenov N. V., Malakhova T. V. Phylogenetic diversity of the sulfur cycle bacteria in the bottom sediments of the Chersonesus Bay. *Microbiology (Mikrobiologiya)*, 2018, vol. 87, no. 3, pp. 372–381. <https://doi.org/10.7868/S0026365618030060>
32. Budnikov A. A., Ivanova I. N., Malakhova T. V., Malakhova L. V. Thermohaline structure of water above the microbial mats site at Sevastopol marine area. In: *Physical and Mathematical Modeling of Earth and Environment Processes : 4<sup>th</sup> International Scientific School for Young Scientists*, Ishlinskii Institute for Problems in Mechanics of RAS. Cham, Switzerland : Springer Nature Switzerland AG, 2019, pp. 417–423. (Springer Proceedings in Earth and Environmental Sciences). [https://doi.org/10.1007/978-3-030-11533-3\\_41](https://doi.org/10.1007/978-3-030-11533-3_41)
33. Budnikov A. A., Malakhova T. V., Ivanova I. N., Linchenko E. V. Application of a passive acoustic method for detection and estimation of shallow-water bubble gas emissions. *Moscow University Physics Bulletin*, 2020, vol. 74, no. 6, pp. 690–696. <https://doi.org/10.3103/S0027134919060109>
34. Gulin S. B., Greinert J., Egorov V. N., De Batist M., Artemov Yu. G. Observation of microbial carbonate build-ups growing at methane seeps near the upper boundary of the gas-hydrate stability zone in the Black Sea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2005, vol. 4, no. 3, pp. 5–14.
35. Judd A., Hovland M. *Seabed Fluid Flow: The Impact on Geology, Biology and the Marine Environment*. New York : Cambridge University Press, 2007, 475 p.
36. Kruglyakova R. P., Byakov Y. A., Kruglyakova M. V., Chalenko L. A., Shevtsova N. T. Natural oil and gas seeps on the Black Sea floor. *Geo-Marine Letters*, 2004, no. 24, pp. 150–162. <https://doi.org/10.1007/s00367-004-0171-4>
37. Malakhova L. V., Egorov V. N., Malakhova T. V., Gulin S. B., Artemov Y. G. Methane

- in the Sevastopol coastal area, Black Sea. *Geo-Marine Letters*, 2010, vol. 30, no. 3, pp. 391–398. <https://doi.org/10.1007/s00367-010-0198-7>
38. Malakhova T. V., Egorov V. N., Malakhova L. V., Artemov Y. G., Evtushenko D. B., Gulin S. B., Kanapatskii T. A., Pimenov N. V. Microbial processes and genesis of methane gas jets in the coastal areas of the Crimean Peninsula. *Microbiology (Mikrobiologiya)*, 2015, vol. 84, no. 6, pp. 838–845. <https://doi.org/10.1134/S0026261715060053>
39. Michaelis W., Seifert R., Nauhaus K., Treude T., Thiel V., Blumenberg M., Knittel K., Gieseke A., Peterknecht K., Pape T., Boetius A., Amann R., Jørgensen B. B., Widdel F., Peckmann J., Pimenov N. V., Gulin M. B. Microbial reefs in the Black Sea fueled by anaerobic oxidation of methane. *Science*, 2002, no. 297, iss. 5583, pp. 1013–1015. <https://doi.org/10.1126/science.1072502>
40. Naudts L., Greinert J., Artemov Y., Staelens P., Poort J., Van Rensbergen P., De Batist M. Geological and morphological setting of 2778 methane seeps in the Dnepr paleo-delta, northwestern Black Sea. *Marine Geology*, 2006, no. 227, iss. 3–4, pp. 177–199. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2005.10.005>
41. Pape T., Bahr A., Rethemeyer J., Kessler J. D., Sahling H., Hinrichs K.-U., Klapp S. A., Reeburgh W. S., Bohrmann G. Molecular and isotopic partitioning of low-molecular-weight hydrocarbons during migration and gas hydrate precipitation in deposits of a high-flux seepage site. *Chemical Geology*, 2010, no. 269, iss. 3–4, pp. 350–363. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2009.10.009>
42. Pimenov N. V., Merkel A. Yu., Tarnovetskii I. Yu., Malakhova T. V., Samylina O. S., Kanapatskii T. A., Tikhonova E. N., Vlasova M. A. Structure of microbial mats in the Mramornaya Bay (Crimea) coastal areas. *Microbiology (Mikrobiologiya)*, 2018, vol. 87, no. 5, pp. 681–691. <https://doi.org/10.1134/S0026261718050132>
43. Reitz A., Pape T., Haeckel M., Schmidt M., Berner U., Scholz F., Liebetrau V., Aloisi G., Weise S. M., Wallmann K. Sources of fluids and gases expelled at cold seeps offshore Georgia, eastern Black Sea. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2011, vol. 75, no. 11, pp. 3250–3268. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2011.03.018>
44. Römer M., Sahling H., Pape T., Bahr A., Feseker T., Wintersteller P., Bohrmann G. Geological control and magnitude of methane ebullition from a high-flux seep area in the Black Sea – the Kerch seep area. *Marine Geology*, 2012, vol. 319–322, pp. 57–74. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2012.07.005>
45. Römer M., Torres M., Kasten S., Kuhn G., Graham A. G. C., Mau S., Little C. T. S., Linse K., Pape T., Geprägs P., Fischer D., Wintersteller P., Marcon Y., Rethemeyer J., Bohrmann G. First evidence of widespread active methane seepage in the Southern Ocean, off the sub-Antarctic island of South Georgia. *Earth and Planetary Science Letters*, 2014, vol. 403, pp. 166–177. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2014.06.036>
46. Sahling H., Bohrmann G., Artemov Y. G., Bahr A., Brüning M., Klapp S. A., Klauke I., Kozlova E., Nikolovska A., Pape T., Reitz A., Wallmann K. Vodyanitskii mud volcano, Sorokin trough, Black Sea: Geological characterization and quantification of gas bubble streams. *Marine and Petroleum Geology*, 2009, vol. 26, no. 9, pp. 1799–1811. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2009.01.010>
47. Sciarra A., Saroni A., Etiope G., Coltorti M., Mazzarini F., Lott C., Grassa F., Italiano F. Shallow submarine seep of abiogenic methane from serpentinized peridotite off the Island of Elba, Italy. *Applied Geochemistry*, 2019, no. 100, pp. 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2018.10.025>
48. Sergienko V. I., Lobkovskii L. I., Semiletov I. P., Dudarev O. V., Dmitrievskii N. N., Shakhova N. E., Romanovskii N. N., Kosmach D. A., Nikol'skii D. N., Nikiforov S. L., Salomatin A. S., Anan'ev R. A., Roslyakov A. G., Salyuk A. N., Karnaukh V. V., Chernykh D. B., Tumskoi V. E., Yusupov V. I., Kurilenko A. V., Chuvilin E. M., Bukhanov B. A. The degradation of submarine permafrost and the destruction of hydrates on the shelf of east arctic seas as a potential cause of the “Methane Catastrophe”: Some results of integrated studies in 2011. *Doklady Earth Sciences*, 2012, vol. 446, no. 1, pp. 1132–1137.
49. Tarnovetskii I. Yu., Merkel A. Yu., Kanapatskiy T. A., Ivanova E. A., Gulin M. B., Toshchakov S., Pimenov N. V. Decoupling between sulfate reduction and the anaerobic oxidation of methane in the shallow methane seep of the Black Sea. *FEMS Microbiology Letters*, 2018, vol. 365, iss. 21, article no. fny235. <https://doi.org/10.1093/femsle/fny235>

50. Whiticar M. J. Carbon and hydrogen isotope systematics of bacterial formation and oxidation of methane. *Chemical Geology*, 1999, vol. 161, no. 1–3, pp. 291–314. [https://doi.org/10.1016/S0009-2541\(99\)00092-3](https://doi.org/10.1016/S0009-2541(99)00092-3)
51. Whiticar M. J. Diagenetic relationships of methanogenesis, nutrients, acoustic turbidity, pockmarks and freshwater seepages in Eckernförde Bay. *Marine Geology*, 2002, vol. 182, no. 1–2, pp. 29–53. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(01\)00227-4](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(01)00227-4)
52. Zander T., Haeckel M., Klaucke I., Bialas J., Klaeschen D., Papenberg C., Pape T., Berndt C., Bohrmann G. New insights into geology and geochemistry of the Kerch seep area in the Black Sea. *Marine and Petroleum Geology*, 2020, vol. 113, article no. 104162. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2019.104162>

## BIOGEOCHEMICAL CHARACTERISTICS OF SHALLOW METHANE SEEPS OF CRIMEAN COASTAL AREAS IN COMPARISON WITH DEEP-SEA SEEPS OF THE BLACK SEA

T. V. Malakhova<sup>1</sup>, V. N. Egorov<sup>1</sup>, L. V. Malakhova<sup>1</sup>, Yu. G. Artemov<sup>1</sup>, and N. V. Pimenov<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>Winogradsky Institute of Microbiology, Federal research centre “Fundamentals of Biotechnology” of RAS, Moscow, Russian Federation

E-mail: [t.malakhova@imbr-ras.ru](mailto:t.malakhova@imbr-ras.ru)

Methane gas bubble emissions (seeps) are widespread phenomenon in the World Ocean, *inter alia* in Black Sea basin. The relevance of the research of methane seeps is due to their important role as a source of methane – greenhouse and environment-forming gas – for water column and atmosphere. The article presents a comparative analysis of the data from our biogeochemical 10-year studies of shallow gas seeps of the Crimean Peninsula and data on deep-sea gas seeps of the Black Sea. During 10-year period, apart from carrying out hydroacoustic research, the following parameters were determined: bubble gas component composition, methane carbon isotopic composition, microbial community structure of bacterial mats, covering gas bubble emission sites, and gas fluxes from separate seeps. During long-term monitoring, 14 separate gas bubble emission sites were detected and described in Crimean coastal areas; they were located from Cape Tarkhankut in the west of the peninsula to the Dvuyakornaya Bay in the southeast. Crimean coastal seeps were mostly of biogenic origin, with a seasonal type of gas bubble emission. Laspi Bay seeps were classified as emissions of deep gas of thermocatalytic genesis. A significant variation was recorded in values of isotopic composition of methane carbon  $\delta^{13}\text{C-CH}_4$  of bubble gas in coastal shallow areas ( $-94 \dots -34 \text{‰}$ ), which indicates different conditions for bubble gas generation and maturation in seabed sediments. Similar to deep-sea seeps, coastal gas bubble emissions were accompanied by bacterial mats of diverse structure, with different dominating species. As shown, formation of stable bacterial biomass, usually consisting of sulfide- and sulfur-oxidizing bacteria, requires a fluid flux of reduced dissolved gases, while pointwise bubble gas discharge does not provide sufficient concentration gradients and can mechanically disrupt community structure. Various methods were used to estimate the size spectra of bubbles, as well as fluxes from separate seeps. Gas flux values varied from  $1.8 \text{ L}\cdot\text{day}^{-1}$  (the Martynova Bay) to  $40 \text{ L}\cdot\text{day}^{-1}$  (the Laspi Bay). The environment-forming effects, related to gas bubble emission in coastal areas, are discussed: effect of seeps on oxygen conditions in seabed sediments and in water column above gas emission sites, vertical water mixing due to gas lift effect, and fluid discharge at gas emission sites.

**Keywords:** methane seeps, genesis, isotopic composition, bacterial mats, hydroacoustic methods, environment-forming gas, Crimean shelf, Black Sea



УДК [551.464.6:504.05](269.4)

**ТЯЖЁЛЫЕ МЕТАЛЛЫ В ПОВЕРХНОСТНОЙ ВОДЕ  
АТЛАНТИЧЕСКОГО СЕКТОРА АНТАРКТИКИ  
В 79-М РЕЙСЕ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО СУДНА  
«АКАДЕМИК МСТИСЛАВ КЕЛДЫШ»**

© 2020 г. **Н. Ю. Мирзоева<sup>1</sup>, Н. Н. Терещенко<sup>1</sup>, А. А. Параскив<sup>1</sup>,  
В. Ю. Проскурнин<sup>1</sup>, Е. Г. Морозов<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей  
имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Российская Федерация

<sup>2</sup>Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН, Москва, Российская Федерация  
E-mail: [natmirz@mail.ru](mailto:natmirz@mail.ru)

Поступила в редакцию 22.09.2020; после доработки 22.09.2020;  
принята к публикации 25.12.2020; опубликована онлайн 30.12.2020.

Актуальность мониторинга содержания тяжёлых металлов в водах Атлантического сектора Антарктики определяется необходимостью современной оценки качества водной среды для принятия ответственных решений по сохранению морских живых ресурсов в этом уникальном регионе Мирового океана. Цель проводимых исследований — получить новые данные об уровнях и пространственном распределении концентрации микроэлементов, преимущественно тяжёлых металлов, в поверхностной воде. Отбор проб поверхностной морской воды производили в антарктической экспедиции 79-го рейса НИС «Академик Мстислав Келдыш» на 21 станции в районе проливов Дрейка, Брансфилда, Антарктика, а также в морях Уэдделла и Скотия. Экстракцию и концентрирование растворённой формы 13 микроэлементов (Be, Se, Sb, Tl, V, Pb, Cd, Cu, Zn, Ni, Mo, Co и Fe) осуществляли с помощью диэтилдитиокарбамата натрия и четырёххлористого углерода (CCl<sub>4</sub>). Измерение элементов проводили масс-спектрометрическим методом. Только для Mo на девяти станциях, расположенных в проливах Дрейка и Брансфилда, в северном районе моря Уэдделла, а также возле южного побережья острова Огненная Земля, отмечали превышение его концентрации в морской воде в 1,2–2,8 раза по отношению к ПДК микроэлементов в воде рыбохозяйственных объектов РФ (ПДК<sub>РФ</sub>). Согласно международным нормативно-правовым актам, таким как «Голландские листы», зарегистрированы единичные случаи превышения MPC (maximum permissible concentration — ПДК при краткосрочном воздействии) для Cd и Zn, а также превышение TV (target value — контрольные уровни при хроническом воздействии) для Cu, Pb, Cd, Zn, Se и Co на нескольких станциях. Исследования показали, что, несмотря на ограниченный режим антропогенной нагрузки в этом регионе Южного океана, в морской воде отдельных районов Атлантического сектора Антарктики в современный период зафиксированы повышенные концентрации некоторых микроэлементов, включая тяжёлые металлы. Необходимо дальнейшее изучение источников поступления и особенностей распределения микроэлементов в морских водах Атлантической части Антарктики для объяснения происходящих процессов, а также для принятия мер по рациональному управлению и экологически приемлемому природопользованию в Антарктическом регионе.

**Ключевые слова:** тяжёлые металлы, поверхностная морская вода, Атлантический сектор Антарктики

С 30.11.2019 по 08.05.2020 в рамках международных обязательств Российской Федерации как стороны Договора об Антарктике (Договор об Антарктике..., 2020) и Конвенции по сохранению морских живых ресурсов Антарктики (Commission for the Conservation..., 2020) проходил 79-й рейс НИС «Академик Мстислав Келдыш» в Атлантический сектор Антарктики (Морозов и др., 2020). Организацию и руководство экспедицией осуществлял Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН. В ходе рейса были решены фундаментальные задачи, поставленные перед учёными России в ряде документов (Стратегия научно-технологического развития..., 2016; Стратегия развития морской деятельности..., 2010; Стратегия развития деятельности..., 2010). Они указывают на необходимость получения новых результатов для комплексной оценки состояния экосистем Антарктики и влияния на них климатических изменений и других факторов, в том числе ограниченного антропогенного воздействия.

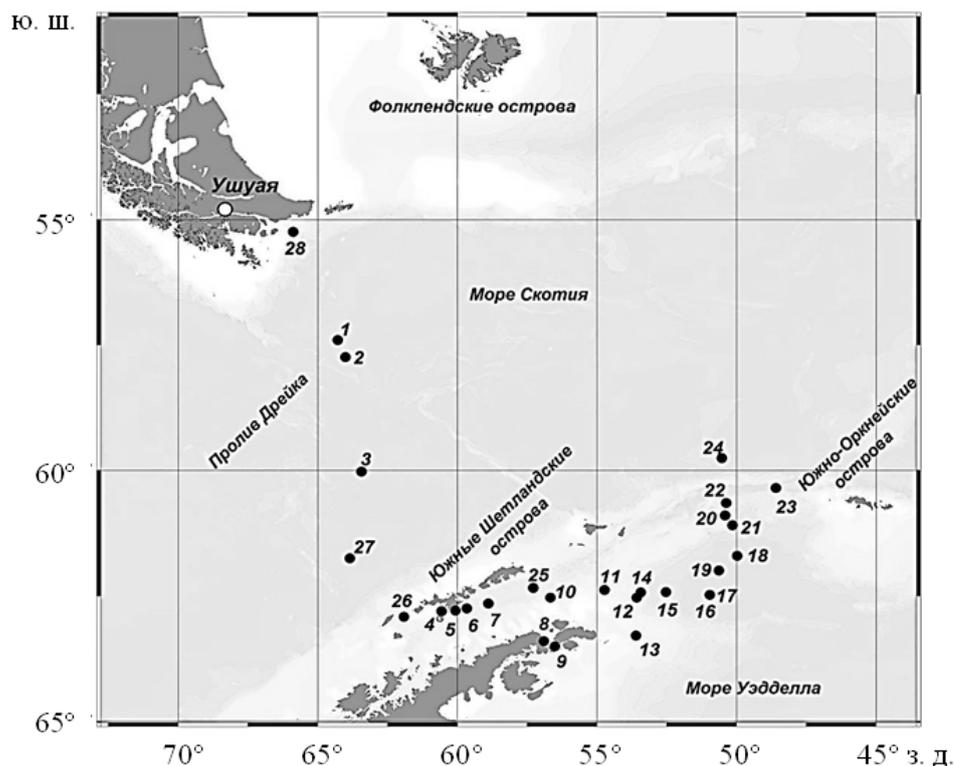
Микроэлементы являются одним из важных компонентов морской среды. Известно, что они играют существенную роль в функционировании живых организмов (Bowen, 1988; Mertz, 2013), при этом превышение определённого предела содержания в организме данных веществ приводит к токсическим эффектам (Fuentes et al., 2016; Rainbow, 2002). Так, V, Co, Ni, Cu и Zn относятся к умеренно опасным токсикантам, а Cd и Pb — к высоко опасным (Характеристики загрязняющих веществ..., 2016). Эти химические элементы и ряд других тяжёлых металлов входят в перечень веществ, количество которых в природных средах, включая океанические и морские воды, подлежит регулярному мониторингу (Кленкин и др., 2007). Вопрос изучения уровней и перераспределения тяжёлых металлов актуален и для Антарктического региона. Согласно международным договорённостям (Договор об Антарктике..., 2020; Commission for the Conservation..., 2020), на Антарктическом материке и в водах Южного океана ведётся ограниченная деятельность человека. Там, например, работают участники научно-исследовательских экспедиций и персонал станций, а также экипажи судов, добывающих морепродукты и обеспечивающих функционирование туристической отрасли. Ранее проведённые исследования показали, что увеличение концентрации тяжёлых металлов в водах близ Антарктиды может быть вызвано и природными процессами (Ahn et al., 1996, 2004; Samyshev & Minkina, 2019). К ним, в частности, относятся смыв элементов тектонического происхождения с материка в результате усиленного таяния ледников, вызванного глобальным потеплением в последние десятилетия (Ahn et al., 1996, 2004; Samyshev & Minkina, 2019; Sanchez et al., 2019), и подъём глубинных вод (Honda et al., 1987).

Актуальность мониторинга тяжёлых металлов в водах Атлантической части Антарктики определяется прежде всего тем, что там формируются благоприятные условия для существования устойчивых скоплений антарктического криля (*Euphausia superba* Dana, 1852) с наибольшей плотностью биомассы в Южном океане (Быкова и др., 2004; Samyshev & Minkina, 2019). Этот район является местом современного промысла криля. Многие представители водной биоты, в том числе криль, накапливают тяжёлые металлы до концентраций, многократно превышающих их содержание в воде (Поликарпов и др., 1986; Чудиновских, 2016; Honda et al., 1987; Mertz, 2013). При этом они могут как сами подвергаться токсическим эффектам (особенно их самые чувствительные стадии развития — икра, личинки, молодь), так и служить «передаточным звеном» для токсических веществ по трофическим цепям вплоть до человека, питающегося морепродуктами (Casas et al., 2008; Samyshev & Minkina, 2019). Именно поэтому мониторинг уровней концентрации тяжёлых металлов в водах Южного океана представляет значительный научный и практический интерес.

Целью исследования было получить новые данные об уровнях и пространственном распределении микроэлементов (преимущественно тяжёлых металлов) в поверхностной воде для оценки современного качества морской среды природных комплексов Атлантического сектора Антарктики.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Районы и материал исследования.** Пробы морской воды для определения содержания растворённых форм микроэлементов, включая тяжёлые металлы, отбирали в период с 10.02.2020 по 01.03.2020 в антарктической экспедиции 79-го рейса НИС «Академик Мстислав Келдыш» в Атлантическом секторе Антарктики на 21 станции в районе проливов Дрейка и Брансфилда, пролива Антарктика, отделяющего Антарктический полуостров от группы островов Жуэнвиль, а также в морях Уэдделла и Скотия (рис. 1). Координаты станций отбора проб и характеристики водной среды (температура, солёность) приведены в табл. 1.



**Рис. 1.** Карта-схема района исследований и расположение станций отбора проб

**Fig. 1.** Map of studied area and location of sampling stations

**Методы определения микроэлементов.** Для определения микроэлементов, включая тяжёлые металлы, в водной среде исследуемого региона с борта судна отобрана 21 проба поверхностной (0–5 м) морской воды (рис. 1, табл. 1). Температура и солёность воды (см. табл. 1) определены автоматически с использованием CTD-зонда SBE 911 plus с кассетой, имеющей 21 батометр ёмкостью 5 л каждый. В пробах воды определяли 13 микроэлементов: Be, Se, Sb, Tl, V, Pb, Cd, Cu, Zn, Ni, Mo, Co и Fe. Обработку проб проводили в судовой лаборатории в соответствии с руководящим документом РД 52.10.243-92 (*Руководство по химическому анализу...*, 1993). Метод пробоподготовки основан на экстракционном отделении и концентрировании следовых количеств металлов с помощью диэтилдитиокарбамата натрия и четырёххлористого углерода (CCl<sub>4</sub>). Азотнокислые растворы экстрактов доставляли в береговую лабораторию; измерение изучаемых элементов проводили в Центре коллективного пользования ФИЦ ИнБЮМ «Спектрометрия и хроматография» на масс-спектрометре с индуктивно-связанной плазмой PlasmaQuant MS Elite (Analytik Jena AG) (ГОСТ Р 56219-2014. *Вода...*, 2015 ; *Масс-спектрометры...*, 2014). Градуировку спектрометра производили с использованием стандартного раствора «Калибровочный

стандарт многоэлементный IV-28, HNO<sub>3</sub>/HF, 125 мл» (Inorganic Ventures). Режим измерения на масс-спектрометре включал 7 повторностей по 10 сканирований для каждого определяемого элемента от 10 000 до 100 000 мкс в зависимости от его ожидаемой концентрации. Вычисление и оформление результатов измерений выполняли согласно ГОСТ Р 56219-2014 и РД 52.10.243-92 (ГОСТ Р 56219-2014. Вода..., 2015 ; Руководство по химическому анализу..., 1993). Средняя относительная ошибка определения составляла не более  $\pm 10\%$ .

**Таблица 1.** Метаданные станций отбора проб

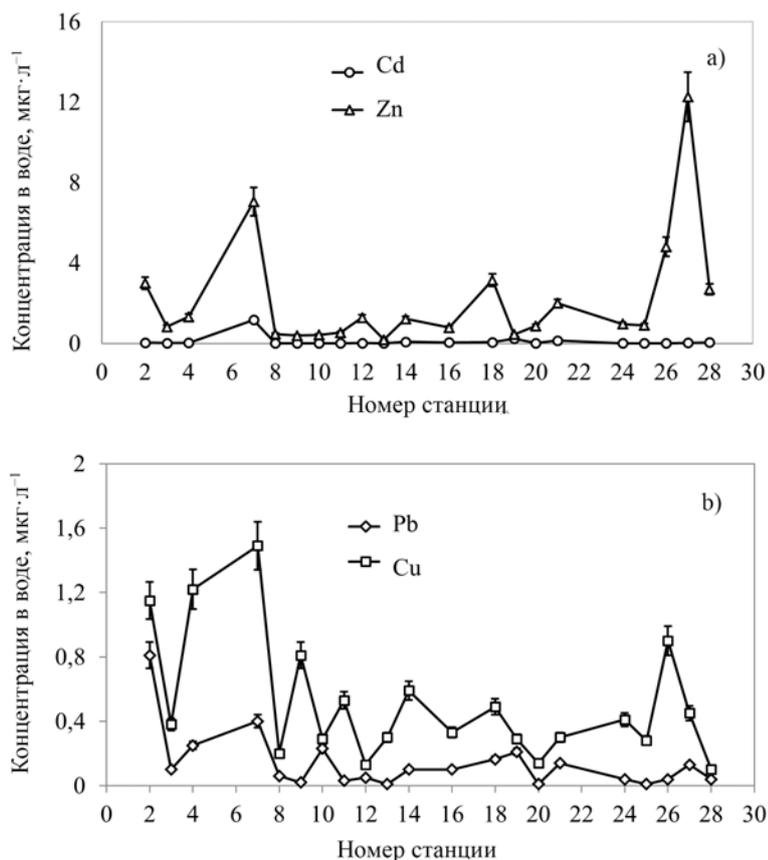
**Table 1.** Metadata of sampling stations

Номер станции	Дата отбора проб	Координаты		Глубина океана, м	Температура воды, °С	Солёность, ПЕС
		ю. ш.	з. д.			
2	10.02.2020	57°44.4074'	63°59.9839'	4130	+8,62	33,92
3	11.02.2020	60°01.5902'	63°25.3325'	3778	+5,73	33,63
4	12.02.2020	62°48.3626'	60°33.7133'	373	+3,16	34,11
7	12.02.2020	62°39.3628'	58°52.8365'	1574	+4,19	34,14
8	13.02.2020	63°24.4219'	56°53.5885'	187	-0,91	34,28
9	13.02.2020	63°30.5974'	56°29.7344'	736	+0,64	34,27
10	14.02.2020	62°32.0215'	56°39.2660'	345	+1,64	34,04
11	14.02.2020	62°23.0395'	54°43.0033'	362	-0,72	34,21
12	15.02.2020	62°32.2922'	53°33.7689'	1030	-0,67	34,32
13	15.02.2020	63°17.4354'	53°35.9791'	362	+0,25	33,88
14	16.02.2020	62°26.0611'	53°25.7918'	1383	-0,02	33,66
16	17.02.2020	62°29.0724'	50°57.3809'	3290	-0,42	33,27
18	18.02.2020	61°42.2470'	49°58.2523'	1743	+0,26	32,74
19	19.02.2020	61°59.7085'	50°37.6094'	700	+1,00	33,97
20	19.02.2020	60°53.9809'	50°24.0082'	940	+0,89	34,03
21	20.02.2020	61°05.5251'	50°08.3302'	2766	+0,31	32,99
24	24.02.2020	59°45.2400'	50°30.7537'	3787	+2,94	34,12
25	26.02.2020	62°20.7280'	57°16.5980'	1331	+3,22	34,12
26	27.02.2020	62°55.1235'	61°54.2073'	800	+2,61	33,8
27	27.02.2020	61°45.3571'	63°50.9526'	3622	+4,17	33,64
28	28.02.2020	55°14.6157'	65°51.9639'	1098	+10,64	33,46

## РЕЗУЛЬТАТЫ

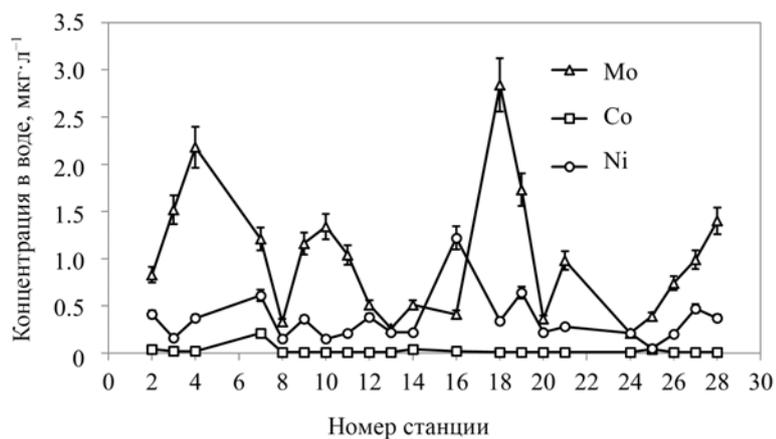
Среди исследованных тяжёлых металлов, как отмечено выше, к наиболее токсичным поллютантам относятся медь, цинк, кадмий и свинец (Кленкин и др., 2007). Результаты измерения их концентраций представлены на рис. 2.

Бериллий и таллий также относятся к высокотоксичным веществам (Характеристики загрязняющих веществ..., 2016), но концентрации этих микроэлементов в пробах морской воды на всех станциях были очень низкими: содержание не превышало 0,005 мкг·л<sup>-1</sup> (Be) и 0,001 мкг·л<sup>-1</sup> (Tl). Измеренные значения были ниже в 60 раз для Be, чем предельно допустимая концентрация для воды рыбохозяйственных водоёмов (ПДК<sub>РХ</sub>), и в 1000 раз ниже для Tl, чем ПДК для воды водоёмов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового назначения (Характеристики загрязняющих веществ..., 2016). Молибден, кобальт и никель характеризуются как токсичные вещества, но им свойственно также канцерогенное и мутагенное действие на живые организмы (Характеристики загрязняющих веществ..., 2016). Результаты определения этих микроэлементов отражены на рис. 3.



**Рис. 2.** Концентрация Cd и Zn (a) и Pb и Cu (b) в поверхностной морской воде в исследованных акваториях Антарктического региона

**Fig. 2.** Concentration of Cd and Zn (a) and Pb and Cu (b) in surface seawater in the studied areas of the Antarctic

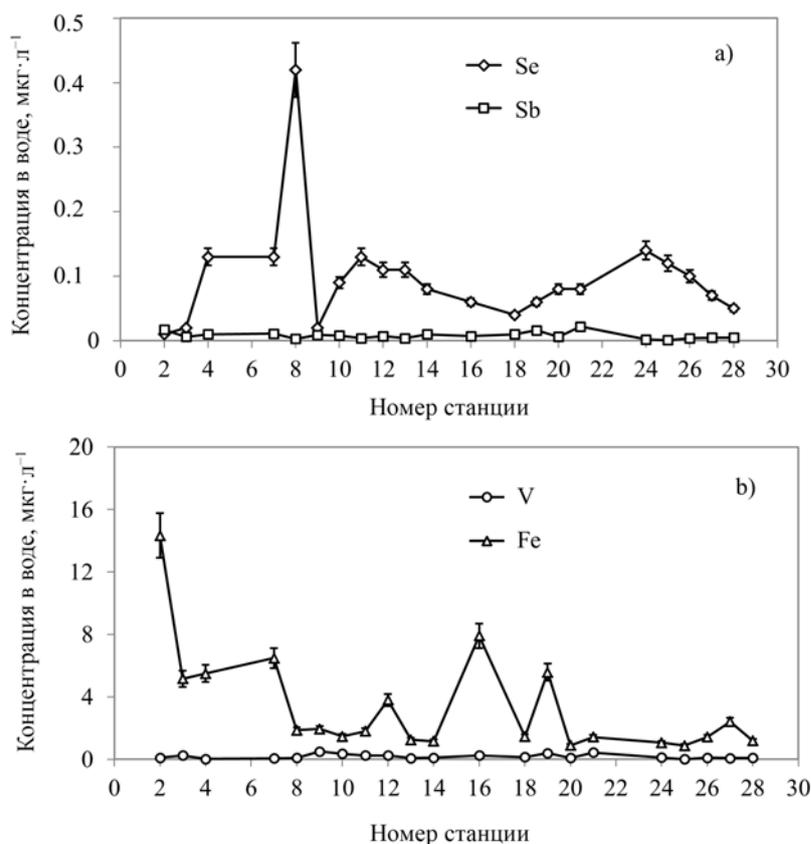


**Рис. 3.** Концентрация Mo, Co и Ni в поверхностной морской воде в исследованных акваториях Антарктического региона

**Fig. 3.** Concentration of Mo, Co, and Ni in surface seawater in the studied areas of the Antarctic

В число исследованных нами микроэлементов также вошли токсические вещества селен и ванадий, вредное опасное вещество сурьма и менее токсичное железо ([Характеристики загрязняющих веществ...](#), 2016). Изменения концентраций этих химических элементов в морской поверхностной воде показаны на рис. 4.

Исследуемые акватории относятся к району промысла антарктического криля, поэтому для характеристики экологического состояния вод Антарктического региона полученные данные были сопоставлены с ПДК<sub>РХ</sub> (Характеристики загрязняющих веществ..., 2016). Кроме того, мы сравнивали свои результаты с нормативными значениями, приведёнными в «Голландских листах», — с МРС (maximum permissible concentration — предельно допустимая концентрация загрязнителя при кратковременном воздействии) и с TV (target value — контрольный уровень концентрации загрязнителя при долговременном (хроническом) воздействии) (Warmer & van Dokkum, 2001), а также с фоновыми концентрациями изучаемых элементов в поверхностной морской воде (Crommentuijn et al., 1997) и в поверхностных водах в открытом океане (Израэль и Цыбань, 2009).



**Рис. 4.** Концентрация микроэлементов Se и Sb (a) и V и Fe (b) в поверхностной морской воде в исследованных акваториях Антарктического региона

**Fig. 4.** Concentration of trace elements Se and Sb (a) and V and Fe (b) in surface seawater in the studied areas of the Antarctic

## ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полученных результатов (рис. 2, 3, 4) свидетельствует об относительно низких уровнях концентраций микроэлементов в поверхностной морской воде исследованных акваторий Антарктического региона. Однако при сравнении наших данных с концентрациями этих микроэлементов в водах открытого океана (Израэль и Цыбань, 2009) отмечено, что у преимущественного числа изучавшихся химических элементов (Pb, Cd, Zn, Cu, Be, Mo, Co и V) в Антарктическом регионе их максимальные концентрации выше таковых, характерных для вод открытого океана, — в диапазоне от 2,3 раза для Se до 211,3 раза для Zn (табл. 2).

**Таблица 2.** Сравнение измеренных значений концентраций химических элементов в поверхностных океанических водах Антарктического региона с их фоновыми и нормативно установленными концентрациями, принятыми в Российской Федерации и приведёнными в «Голландских листах» ( $\mu\text{г}\cdot\text{л}^{-1}$ )

**Table 2.** Comparison of the measured values of trace element concentrations in surface ocean waters in the Antarctic with their background and normatively established concentrations, accepted in the Russian Federation and given in “Dutch sheets” ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )

Химический элемент	Диапазон измеренных значений концентрации растворённой формы элемента в воде	Фоновые концентрации		Нормативные показатели химических элементов		
		$C_{\text{откр}}^*$	$C_{\text{МВФ}}^{**}$	ПДК <sub>РХ</sub> <sup>***</sup> для рыбохозяйственных водоёмов	МРС <sup>****</sup> — ПДК по «Голландским листам»	TV <sup>*****</sup> — контрольные уровни по «Голландским листам»
Pb	0,01...0,90	$\frac{0,001}{0,034}$	0,02	10	11	0,3
Cd	< 0,002...1,17	$\frac{0,00010}{120}$	0,025	10	0,4	0,08
Zn	0,39...12,26	$\frac{0,003}{0,058}$	0,35	50	9,4	2,9
Cu	0,10...1,49	—	0,25	5	1,5	0,5
Tl	< 0,01	—	—	—	1,6	0,06
Be	< 0,005	—	—	0,3	0,2	0,02
Mo	< 0,21...2,84	—	—	1	290	4,3
Co	0,003...0,21	—	—	5	2,8	0,2
V	< 0,01...0,67	$\frac{1,02}{1,78}$	—	1	4,3	0,9
Ni	0,05...1,22	$\frac{0,116}{0,70}$	—	10	5,1	3,3
Se	< 0,01...0,419	$\frac{0,04}{0,18}$	—	2	5,3	0,09
Sb	< 0,001...0,02	—	—	—	0,4	1,6
Fe	0,76...14,33	$\frac{0,005}{0,140}$	—	50	—	—

**Примечание:** \*  $C_{\text{откр}}$  — поверхностная концентрация элемента в водах открытого океана (фоновая) (минимальное значение — над чертой, максимальное — под чертой) (Израэль и Цыбань, 2009); \*\*  $C_{\text{МВФ}}$  — фоновая концентрация элемента в поверхностных морских водах (Crommentuijn et al., 1997); \*\*\* ПДК<sub>РХ</sub> — предельно допустимая концентрация элемента для водных объектов рыбохозяйственного значения, принятая в Российской Федерации (Характеристики загрязняющих веществ..., 2016); \*\*\*\* МРС (maximum permissible concentration) — предельно допустимая концентрация для растворённой формы элемента в поверхностной воде (при кратковременном воздействии) (Warner & van Dokkum, 2001); \*\*\*\*\* TV (target value) — контрольный уровень недействующей концентрации для растворённой формы элемента при хроническом (долговременном) воздействии в поверхностной воде (Warner & van Dokkum, 2001).

**Note:** \*  $C_{\text{откр}}$  is concentration of an element in surface water of the open ocean (background) (minimum value is above the line, maximum value is below the line) (Israel & Tsyban, 2009); \*\*  $C_{\text{МВФ}}$  is background concentration of an element in surface seawater (Crommentuijn et al., 1997); \*\*\* ПДК<sub>РХ</sub> is maximum permissible concentration of an element for fishery water bodies, accepted in the Russian Federation (Kharakteristika zagryaznyayushchikh veshchestv..., 2016); \*\*\*\* МРС is maximum permissible concentration for dissolved form of an element in surface water (under short-term exposure) (Warner & van Dokkum, 2001); \*\*\*\*\* TV is target value of concentration for dissolved form of an element in surface water considered safe under chronic (long-term) exposure (Warner & van Dokkum, 2001).

Поскольку исследуемые акватории относятся к району промысла антарктического криля, было проведено сравнение полученных данных с ПДК<sub>РХ</sub> ([Характеристики загрязняющих веществ...](#), 2016). Сопоставление показало, что содержание Pb, Cd, Zn, Cu, Co, Be, Ni, V, Se и Fe не достигало ПДК<sub>РХ</sub> (рис. 2, 3, 4). Их концентрации многократно ниже значений ПДК<sub>РХ</sub> для всех районов исследования (табл. 2). Только для Мо на девяти станциях (рис. 3) отмечены значения, превосходящие ПДК<sub>РХ</sub> в 1,2–2,8 раза. Так, повышенные концентрации молибдена зарегистрированы в центральной части пролива Дрейка (ст. 3), вдоль пролива Брансфилда (ст. 4, 7, 10, 11) и вдоль северного района моря Уэдделла (ст. 9, 18, 19) (рис. 1, 3). Превышение уровня ПДК<sub>РХ</sub> для Мо отмечено также в воде около южного побережья о-ва Огненная Земля (ст. 28) (рис. 1, 3). Согласно «Голландским листам» (табл. 2), концентрации молибдена не достигали MPC и TV, установленных для острого и хронического воздействия загрязнителя ([Warmer & van Dokkum, 2001](#)).

Предполагаем, что некоторое количество молибдена в Атлантическую часть Антарктики может поступать из Южной Америки, так как Чили занимает третье место в мире по его запасам и добыче ([National Minerals Information Center...](#), 2020). Известно ([Меденосный пояс Южной Америки...](#), 2004), что с территории Чили в поверхностный слой Тихого океана поступают континентальные поверхностные воды с возможными примесями Мо и других металлов из районов разработки меденосного пояса Южной Америки. Запасы меди в Чили составляют 82 % от запасов месторождений континента; месторождение Эль-Теньенте, например, разрабатывают с 1904 г., а Чукикамата — с 1915 г. ([Меденосный пояс Южной Америки...](#), 2004). Запасы Мо в молибденовых рудах в Чили оценены в 2,3 млн т, а запасы его как побочного продукта переработки медной руды — в 2,5 млн т (13 % от общемировых запасов) ([Меденосный пояс Южной Америки...](#), 2004 ; [Мировой рынок молибдена...](#), 2020). Молибден, попавший в океанические воды, затем течениями переносится и, возможно, распределяется в том числе и в морских водах вдоль побережья Антарктиды. Наибольшие концентрации Мо отмечены на станциях в центральной части пролива Брансфилда (ст. 7) и северо-восточной части моря Уэдделла (ст. 18) (см. рис. 1). Такую особенность можно объяснить также поступлением молибдена с тальми водами материковых антарктических льдов в морскую среду ([Samyshev & Minkina, 2019](#)) и вероятным влиянием гидрологических процессов на распределение растворённых элементов, в частности трансфронтальным переносом водных масс с севера мощными синоптическими вихрями, наблюдаемыми в проливе Дрейка ([Koshlyakov & Tarakanov, 2011](#)). В этой работе авторы определяли перенос вод вихрями на юг только в термоклине, не выделяя отдельно верхний слой.

Мощное Антарктическое циркумполярное течение в проливе Дрейка переносит на восток поверхностные воды из Тихого океана. За счёт присутствия значительных синоптических вихрей в проливе Дрейка поверхностные воды могут переноситься и в южную его часть. Течение в проливе Брансфилда, направленное на северо-восток вдоль Южных Шетландских островов, является самой южной струёй Антарктического циркумполярного течения.

Группа станций 13–17 находится в западной части моря Уэдделла. В этом районе циклонический (по часовой стрелке) круговорот в море Уэдделла выносит воды в том числе и южной части моря, и здесь концентрации металлов являются низкими, поскольку на антарктическом континенте нет промышленной добычи металлов. Авторы работы ([Sanchez et al., 2019](#)) показывают, что вдоль восточной границы Антарктического полуострова на север течения выносят соединения железа, которые поступают из природного источника на юге. Это подтверждают наши измерения на ст. 16 и 19. На границе морей Скотия и Уэдделла в районе фронта Уэдделла (Weddell-Scotia confluence zone) происходит слияние вод Антарктического циркумполярного течения и вод циклонического круговорота моря Уэдделла, что приводит к поступлению туда как тихоокеанских вод, так и вод моря Уэдделла со своими примесями металлов.

Согласно «Голландским листам», для Tl, Sb, Be, Ni, V и Fe измеренные концентрации были значительно ниже MPC и TV (Warmer & van Dokkum, 2001) для всех станций в Атлантическом секторе Антарктики (см. табл. 2). В изучаемых акваториях, по «Голландским листам» (Warmer & van Dokkum, 2001), превышение MPC зарегистрировано для Cd на ст. 7 и для Zn на ст. 27 (рис. 2а); превышение TV отмечено для Cu на семи станциях, для Zn — на трёх, для Cd и Pb — на двух, для Se — на девяти, для Co — на одной станции (табл. 2, рис. 2, 3, 4).

Значимость гидрологических процессов, прежде всего течений, в распределении повышенных концентраций растворённых форм химических элементов в водах Антарктики доказана схожестью распределения исследуемых нами микроэлементов в морской среде по станциям отбора проб (рис. 2, 3, 4). Известно, что прибрежное пограничное течение в проливе Брансфилда является важным фактором циркуляции вод в этом районе. Совместно с Антарктическим циркумполярным течением в проливе Дрейка оно играет существенную роль в переносе вод на восток (Морозов, 2007).

По итогам одного исследования сложно определить основные источники поступления микроэлементов в антарктические воды. Оно может быть результатом как антропогенных, так и природных процессов на материке и в толще вод, а также в других районах планеты; микроэлементы могут достигать региона Антарктиды в результате трансграничного переноса веществ (Кленкин и др., 2007; Характеристики загрязняющих веществ..., 2016; Fuentes et al., 2016; Samyshev & Minkina, 2019; Sanchez et al., 2019).

**Заключение.** Получены новые данные по уровням и пространственному распределению 13 микроэлементов (Be, Se, Sb, Tl, V, Pb, Cd, Cu, Zn, Ni, Mo, Co и Fe), включая тяжёлые металлы, в современный период в Антарктическом регионе. Только концентрации Mo превышали ПДК<sub>РХ</sub> на девяти станциях.

Отмечены единичные случаи превышения MPC для Cd и Zn; зарегистрировано превышение TV на нескольких станциях для Cu, Pb, Cd, Zn, Se и Co, согласно «Голландским листам».

Наблюдавшиеся уровни содержания микроэлементов в морской воде Антарктического региона свидетельствуют о наличии повышенных концентраций отдельных тяжёлых металлов, несмотря на ограниченный режим антропогенной нагрузки на этот район Южного океана.

Повышенные концентрации элементов по сравнению с установленными ПДК<sub>РХ</sub>, MPC и TV в северной части пролива Дрейка связаны, возможно, со стоком вод с промышленных предприятий Чили, более 100 лет занимающихся добычей и переработкой меди и молибдена, однако не исключено и влияние природных источников. Повышенная концентрация железа в северной части моря Уэдделла (бассейн Пауэлла) определяется, вероятнее всего, поступлением соединённый железа из природных источников на западе моря Уэдделла, что согласуется с более ранними исследованиями.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Комплексные исследования современного состояния экосистемы Атлантического сектора Антарктики» (№ гос. регистрации АААА-А19-119100290162-0) и государственного задания ИО РАН «Оценка современного состояния природных комплексов Атлантического сектора Южного океана и их разнопериодной изменчивости (экосистемы, биопродуктивность, гидрофизика, гидро- и геохимия)» (№ гос. регистрации АААА-А18-118051490130-3).*

**Благодарность.** Авторы выражают искреннюю благодарность Институту океанологии имени П. П. Ширшова РАН, Атлантической базе флота и экипажу НИС «Академик Мстислав Келдыш» за отличную организацию и проведение на высоком уровне морской экспедиции в Атлантический сектор Антарктики. Авторы благодарны сотрудникам ЦКП «Спектрометрия и хроматография» ФИЦ ИнБЮМ, а также ведущему инженеру ОРХБ Н. В. Кравченко за помощь в измерениях по данному исследованию.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Быкова В. М., Быков В. П., Кривошеина Л. И., Радакова Т. Н., Гройсман М. Я., Глазунов О. И. Основные направления комплексного использования криля // *Труды ВНИРО*. 2004. Т. 143. С. 17–32. [Bykova V. M., Bykov V. P., Krivosheina L. I., Radakova T. N., Groisman M. Ya., Glazunov O. I. The main directions in complex use of krill. *Trudy VNIRO*, 2004, vol. 143, pp. 17–32. (in Russ.)]
2. ГОСТ Р 56219-2014. Вода. Определение содержания 62 элементов методом масс-спектрометрии с индуктивно связанной плазмой : дата введения 01.01.2016. Москва : Стандартинформ, 2015. 36 с. [*GOST R 56219-2014. Water. Determination of 62 elements by inductively coupled plasma mass spectrometry (ICP-MS) method* : data vvedeniya 01.01.2016. Moscow : Standartinform, 2015, 36 p. (in Russ.)]
3. Договор об Антарктике. Международный договор от 01 декабря 1959 года (с дополнительным протоколом от 04 октября 1991 года) // *Техэксперт. Электронный фонд правовой и нормативно-технической документации* : официальный сайт. 2020. [Dogovor ob Antarktike. Mezhdunarodnyi dogovor ot 01 dekabrya 1959 goda (s dopolnitelnym protokolom ot 04 oktyabrya 1991 goda) // *Tekhekspert. Elektronnyi fond pravovoi i normativno-tekhnicheskoi dokumentatsii* : ofitsial'nyi sait. 2020. (in Russ.)]. URL: <http://docs.cntd.ru/document/1901494> [accessed: 14.09.2020].
4. Израэль Ю. А., Цыбань А. В. *Антропогенная экология океана*. Москва : Флинта : Наука, 2009. 519 с. [Israel Yu. A., Tsyban A. V. *Anthropogenic Ecology of the Ocean*. Moscow : Flinta : Nauka, 2009, 519 p. (in Russ.)]
5. Кленкин А. А., Корпакова И. Г., Павленко Л. Ф., Темердашева З. А. *Экосистема Азовского моря: антропогенное загрязнение / Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства*. Краснодар : AzNIIRX, 2007. 324 с. [Klenkin A. A., Korpakova I. G., Pavlenko L. F., Temerdasheva Z. A. *Ekosistema Azovskogo morya: antropogennoe vozdeistvie / Azovskii nauchno-issledovatel'skii institut rybnogo khozyaistva*. Krasnodar : AzNIIRKh, 2007, 324 p. (in Russ.)]
6. *Масс-спектрометры с индуктивно связанной плазмой (ИСП-МС): PlasmaQuant MS и PlasmaQuant MS Elite*. Инструкция по эксплуатации. Analytik Jena AG. Издание 12/2014. Германия, 2014. 143 с. [*Mass-spektrometriya s induktivno-svyazannoi plazmoi (IPS-MS): PlasmaQuant MS i PlasmaQuant MS Elite*. Instruktsiya po ekspluatatsii. Analytik Jena AG. Izdanie 12/2014. Germany, 2014, 143 p. (in Russ.)]
7. *Меденосный пояс Южной Америки*. Большая российская энциклопедия. 2004 : [сайт]. [*Medenosnyi poyas Yuzhnoi Ameriki*. Bol'shaya rossiiskaya entsiklopediya. 2004 : [site]. (in Russ.)]. URL: <https://bigenc.ru/geology/text/2197422> [accessed: 14.09.2020].
8. *Мировой рынок молибдена // Мировые товарные рынки* : [сайт]. 2020. [Mirovoi rynok molibdena // *Mirovye tovarnye rynki* : [site]. 2020. (in Russ.)]. URL: <https://www.cmmarket.ru/markets/moworld.htm> [accessed: 17.09.2020].
9. Морозов Е. Г. Течения в Проливе Брансфилд // *Доклады Академии наук*. 2007. Т. 415, № 6. С. 823–825. [Morozov E. G. Tcheniya v Prolive Bransfild. *Doklady Akademii nauk*, 2007, vol. 415, no. 6, pp. 823–825. (in Russ.)]
10. Морозов Е. Г., Спиридонов В. А., Молодцова Т. Н., Фрей Д. И., Демидова Т. А., Флинт М. В. Исследования экосистемы атлантического сектора Антарктики (79-й рейс научно-исследовательского судна «Академик Мстислав Келдыш») // *Океанология*, 2020. Т. 60, № 5. С. 823–825. [Morozov E. G., Spiridonov V. A., Molodtsova T. N., Frey D. I., Demidova T. A., Flint M. V. Investigations of the ecosystem in the Atlantic sector of Antarctica (Cruise 79 of the R/V Akademik Mstislav Keldysh). *Oceanology*, 2020, vol. 60, no. 5, pp. 823–825. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S0030157420050172>
11. Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н. *Морская динамическая радиохемоэкология*. Москва : Энергоатомиздат, 1986. 176 с. [Polikarpov G. G., Egorov V. N. *Morskaya dinamicheskaya radiokhemoekologiya*. Moscow : Energoatomizdat, 1986, 176 p. (in Russ.)]
12. *Руководство по химическому анализу морских вод* : руководящий документ РД 52.10.243-92. Санкт-Петербург : Гидрометеоиздат, 1993. 264 с. [*Rukovodstvo po khimicheskomu analizu morskikh vod* : rukovodyashchii

- dokument RD 52.10.243-92. Saint Petersburg : Gidrometeoizdat, 1993, 264 p. (in Russ.). URL: <https://meganorm.ru/Data2/1/4293815/4293815261.pdf> [accessed: 14.09.2020].
13. Стратегия научно-технологического развития Российской Федерации : указ Президента РФ от 01 декабря 2016 г. № 642 // *Собрание законодательства РФ*. 2016. № 49. Ст. 6887. [Strategiya nauchno-tekhnologicheskogo razvitiya Rossiiskoi Federatsii : ukaz Prezidenta RF ot 01 dekabrya 2016 goda no. 642 // *Sobranie zakonodatel'stva RF*, 2016, no. 49, st. 6887. (in Russ.)]
  14. Стратегия развития морской деятельности Российской Федерации до 2030 года : распоряжение Правительства РФ от 8 декабря 2010 г. № 2205-р // *Собрание законодательства РФ*. 20.12.2010. № 51. Ст. 6954. [Strategiya razvitiya morskoi deyatel'nosti Rossiiskoi Federatsii do 2030 goda : rasporyazhenie Pravitel'stva RF ot 8 dekabrya 2010 goda no. 2205-r // *Sobranie zakonodatel'stva RF*, 20.12.2010, no. 51, st. 6954. (in Russ.)]
  15. Стратегия развития деятельности Российской Федерации в Антарктике на период до 2020 года и на более отдалённую перспективу : распоряжение Правительства РФ от 30 октября 2010 г. № 1926-р // *Собрание законодательства РФ*. 08.11.2010. № 45. Ст. 5914. [Strategiya razvitiya deyatel'nosti Rossiiskoi Federatsii v Antarktike na period do 2020 goda i na bolee otdalennuyu perspektivu : rasporyazhenie Pravitel'stva RF ot 30 oktyabrya 2010 goda no. 1926-r // *Sobranie zakonodatel'stva RF*, 08.11.2010, no. 45, st. 5914. (in Russ.)]
  16. *Характеристики загрязняющих веществ : из раздела «II. Для водных объектов» ... : справочник / сост. Н. В. Костылева, Н. Л. Рогачёв. Пермь : Изд-во ФГБУ УралНИИ «Экология», 2016. 296 с. [Kharakteristika zagryaznyayushchikh veshchestv : iz razdela "II. Dlya vodnykh ob"ektov" ... spravochnik / N. V. Kostyleva, Y. K. Rogachev (Contrs). Perm : Izd-vo FGBU UralNII "Ekologiya", 2016, 296 p. (in Russ.)]*
  17. Чудиновских Е. С. Состав и распределение фитопланктона в районе Украинской антарктической станции «Академик Вернадский» в 2007/8 гг. // *Природная среда Антарктики: современное состояние изученности* : материалы II Междунар. науч.-практ. конф., Нарочь, Беларусь, 18–21 мая 2016 г. Минск : Конфидо, 2016. С. 370–378. [Chudinovskikh E. S. Sostav i raspredelenie fitoplanktona v raione Ukrain-skoi antarkticheskoi stantsii "Akademik Vernadskii" v 2007/8 gg. In: *Природная среда Антарктики: современное состояние изученности* : материалы II Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., Naroch, Belarus, 18–21 May 2016. Minsk : Konfido, 2016, pp. 370–378. (in Russ.)]
  18. Ahn I.-Y., Lee S. H., Kim K. T., Shim J. H., Kim D. Y. Baseline heavy metal concentrations in the Antarctic clam, *Laternula elliptica* in Maxwell Bay, King George Island, Antarctica. *Marine Pollution Bulletin*, 1996, vol. 32, iss. 8–9, pp. 592–598. [https://doi.org/10.1016/0025-326X\(95\)00247-K](https://doi.org/10.1016/0025-326X(95)00247-K)
  19. Ahn I.-Y., Chung K. H., Cho H. J. Influence of glacial runoff on baseline metal accumulation in the Antarctic limpet *Nacella concinna* from King George Island. *Marine Pollution Bulletin*, 2004, vol. 49, no. 1, pp. 119–127. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.03.008>
  20. Bowen H. J. M. Trace elements in biological samples. In: *Nuclear Analytical Techniques in Medicine* / R. Cesareo (Ed.). Amsterdam ; Oxford ; New York ; Tokyo : Elsevier, 1988, chap. 1, pp. 1–17. (Techniques and Instrumentation in Analytical Chemistry ; vol. 8). [https://doi.org/10.1016/S0167-9244\(08\)70218-X](https://doi.org/10.1016/S0167-9244(08)70218-X)
  21. Casas S., Gonzalez J. L., Andral B., Cossa D. Relation between metal concentration in water and metal content of marine mussels (*Mytilus galloprovincialis*): Impact of physiology. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2008, vol. 27, iss. 7, pp. 1543–1552. <https://doi.org/10.1897/07-418.1>
  22. *Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources* (CCAMLR) : [site]. URL: <https://www.ccamlr.org/> [accessed: 14.09.2020].
  23. Crommentuijn T., Polder M. D., van de Plassche E. J. *Maximum Permissible Concentration and Negligible Concentration for Metals, Taking Background Concentration Into Account*. Bilthoven, Netherlands : National Institute of Public Health and the Environment, 1997, 260 p. (RIVM Report no. 601501 001).
  24. Fuentes V., Alurralde G., Meyer B., Aguirre G. E., Canepa A., Wöflf A.-C., Hass A. C., Williams G. N., Schloss I. Glacial melting:

- An overlooked threat to Antarctic krill. *Scientific Reports*, 2016, vol. 6, art. no. 27234. <https://doi.org/10.1038/srep27234>
25. Honda K., Yamamoto Y., Tatsukawa R. Distribution of heavy metals in Antarctic marine ecosystem. *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology*, 1987, vol. 1, pp. 184–197.
26. Koshlyakov M. N., Tarakanov R. Yu. Water transport across the subantarctic front and the global ocean conveyor belt. *Oceanology*, 2011, vol. 51, no. 5, pp. 721–735. <https://doi.org/10.1134/S0001437011050110>
27. Mertz W. (Ed.) *Trace Elements in Human and Animal Nutrition*. 5<sup>th</sup> edition. Orlando, FL : Academic Press, 2013, 499 p.
28. National Minerals Information Center. *Molybdenum Statistics and Information* : [site]. URL: <http://minerals.usgs.gov/minerals/pubs/commodity/molybdenum/mcs-2016-molyb.pdf> [accessed: 14.09.2020].
29. Rainbow P. S. Trace metal concentrations in aquatic invertebrates: Why and so what? *Environmental Pollution*, 2002, vol. 120, iss. 3, pp. 497–507. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(02\)00238-5](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(02)00238-5)
30. Samyshev E. Z., Minkina N. I. Coastal ecosystem contamination by heavy metals as an indicator of climate change in Antarctica. *Journal of Computational and Theoretical Nanoscience*, 2019, vol. 16, no. 1, pp. 228–236. <https://doi.org/10.1166/jctn.2019.7729>
31. Sanchez N., Reiss C. S., Holm-Hansen O., Hewes C. D., Bizsel K. C., Ardelan M. V. Weddell-Scotia confluence effect on the iron distribution in waters surrounding the South Shetland (Antarctic Peninsula) and South Orkney (Scotia Sea) Islands during the Austral Summer in 2007 and 2008. *Frontiers in Marine Science*, 2019, vol. 6, art. no. 771 (16 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00771>
32. Warmer H., van Dokkum R. *Water Pollution Control in the Netherlands : Policy and Practice 2001*. Lelystad, Netherlands : RIZA, 2002, 76 p. (RIZA report 2002.009).

**HEAVY METALS IN SURFACE WATER  
OF THE ATLANTIC SECTOR OF THE ANTARCTIC  
DURING THE 79<sup>TH</sup> CRUISE  
OF THE RESEARCH VESSEL “AKADEMIK MSTISLAV KELDYSH”**

**N. Yu. Mirzoeva<sup>1</sup>, N. N. Tereshchenko<sup>1</sup>, A. A. Paraskiv<sup>1</sup>,  
V. Yu. Proskurnin<sup>1</sup>, and E. G. Morozov<sup>2</sup>**

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

<sup>2</sup>P. P. Shirshov Institute of Oceanology, Moscow, Russian Federation

E-mail: [natmirz@mail.ru](mailto:natmirz@mail.ru)

Relevance of monitoring heavy metals content in the water of the Atlantic sector of the Antarctic is due to the need for a current assessment of quality of the marine environment for making responsible decisions on the conservation of marine living resources in this unique area of the World Ocean. The aim of the study was to obtain new data on levels and spatial distribution of concentrations of trace elements, mainly heavy metals, in surface water. Sampling of surface seawater was carried out during the Antarctic expedition of the 79<sup>th</sup> cruise of the RV “Akademik Mstislav Keldysh” at 21 stations in the area of the Drake Passage, the Bransfield Strait, and the Antarctic Sound, as well as in Weddell and Scotia seas. Extracting and concentrating of dissolved form of 13 trace elements (Be, Se, Sb, Tl, V, Pb, Cd, Cu, Zn, Ni, Mo, Co, and Fe) were performed using sodium diethyldithiocarbamate and carbon tetrachloride (CCl<sub>4</sub>). The elements were measured by mass spectrometry. Among all trace elements content, only Mo concentration in seawater at 9 stations, located in the Drake Passage, the Bransfield Strait, northern Weddell Sea, and off the southern coast of Tierra del Fuego Island, exceeded 1.2–2.8 times maximum permissible concentration of trace elements in fishery water bodies of the Russian Federation (MPC<sub>F</sub>). According to international regulatory legal acts, such as “Dutch sheets”, there were single cases of exceeding MPC (maximum permissible concentration under short-term exposure) for Cd and Zn, as well as exceeding TV (target value under chronic exposure) for Cu, Pb, Cd, Zn, Se,

and Co at several stations. The research has shown as follows: despite limited anthropogenic pressure on this area of the Southern Ocean, in seawater of some regions of the Atlantic sector of the Antarctic, increased concentrations of several trace elements, *inter alia* heavy metals, are recorded. Further study of the sources of trace elements intake and the peculiarities of their distribution in seawater of the Atlantic sector of the Antarctic is required in order to account for ongoing processes, take measures for rational management, and provide ecologically acceptable use of natural resources in the Antarctic.

**Keywords:** heavy metals, surface seawater, Atlantic sector of the Antarctic



УДК [[551.463.5:535.34]:581.132.1](269.4)

## СПЕКТРАЛЬНЫЕ БИООПТИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ВОД АТЛАНТИЧЕСКОГО СЕКТОРА АНТАРКТИКИ

© 2020 г. Н. А. Моисеева<sup>1</sup>, Т. Я. Чурилова<sup>1</sup>, Т. В. Ефимова<sup>1</sup>,  
В. А. Артемьев<sup>2</sup>, Е. Ю. Скороход<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей  
имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Российская Федерация

<sup>2</sup>Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН, Москва, Российская Федерация

E-mail: [nataliya-moiseeva@yandex.ru](mailto:nataliya-moiseeva@yandex.ru)

Поступила в редакцию 22.09.2020; после доработки 06.11.2020;  
принята к публикации 25.12.2020; опубликована онлайн 30.12.2020.

Исследования изменчивости спектральных биооптических показателей вод Атлантического сектора Антарктики проводили в 79-м рейсе НИС «Академик Мстислав Келдыш» в период с 11.01.2020 по 04.02.2020. Получено, что концентрация хлорофилла  $a$  в сумме с феопигментами изменялась в исследованном слое на большинстве станций от 0,1 до 1,8 мг·м<sup>-3</sup>, за исключением двух станций, где достигала 2,2 и 4,4 мг·м<sup>-3</sup>. Установлена связь показателей поглощения света пигментами фитопланктона с концентрацией хлорофилла  $a$  на длинах волн, соответствующих основным максимумам спектра:  $a_{ph}(438) = 0,044 \times C_a^{1,2}$ ,  $r^2 = 0,84$  ( $n = 117$ );  $a_{ph}(678) = 0,021 \times C_a^{1,1}$ ,  $r^2 = 0,89$  ( $n = 117$ ). Спектры показателей поглощения света неживым взвешенным веществом и окрашенным растворённым органическим веществом описаны экспоненциальной зависимостью. Подобраны коэффициенты параметризации: (1) показатели поглощения света неживым взвешенным (0,001–0,027 м<sup>-1</sup>) и растворённым органическим веществом (0,016–0,19 м<sup>-1</sup>) на длине волны 438 нм; (2) коэффициенты наклона экспоненты спектров этих компонент (0,005–0,016 и 0,009–0,022 нм<sup>-1</sup> соответственно).

**Ключевые слова:** хлорофилл  $a$ , спектральный показатель поглощения света, фитопланктон, неживое взвешенное вещество, окрашенное растворённое органическое вещество, Антарктида

Исследование спектральных биооптических показателей вод необходимо для понимания закономерностей формирования оптического сигнала, регистрируемого спутниками, и решения задачи восстановления биологических характеристик вод на основе данных дистанционного зондирования Земли из космоса (IOCCG. *Uncertainties in Ocean...*, 2019). Спектральные оптические свойства взвешенных и растворённых веществ в воде, а именно их способность к рассеянию света и в большей степени к его поглощению, определяет формирование светового поля в море и восходящего из водной толщи излучения, фиксируемого оптическими сканерами спутников (Kirk, 2011; Reynolds et al., 2001). Для корректной трансформации спутниковой информации, в частности коэффициента яркости моря  $R_{rs}$ , в характеристики качества среды и продуктивности необходимы региональные алгоритмы, разработанные на основе эмпирически установленных закономерностей изменчивости спектральных показателей поглощения света

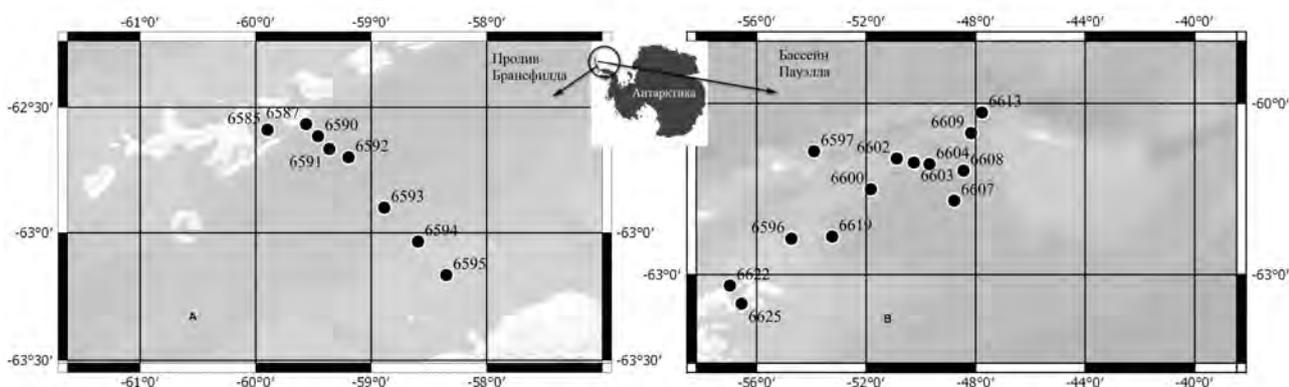
пигментами фитопланктона, неживым взвешенным веществом и окрашенным растворённым органическим веществом, а также их связи с концентрацией основного фотосинтетически активного пигмента — хлорофилла *a*.

В водах Антарктики исследования, которые направлены на понимание влияния содержания оптически активных компонент среды и их спектральных свойств на формирование сигнала, «видимого» дистанционными сканерами, развивались от сравнительно простых, основанных на анализе зависимостей между концентрацией хлорофилла *a* и спектральными показателями ослабления света и коэффициентами яркости (Dierssen & Smith, 2000 ; Figueroa, 2002 ; Mitchell & Holm-Hansen, 1991), до комплексных — изучения спектральных показателей поглощения и рассеяния всеми оптически активными компонентами среды (Ferreira et al., 2018, 2017). К настоящему времени известно лишь о единичных работах комплексного характера (Ferreira et al., 2018, 2017), проведённых в акватории западнее Антарктического полуострова.

В связи с этим целью данной работы было исследовать вариабельность спектральных показателей поглощения света взвешенным и растворённым органическим веществом в водах Атлантического сектора Антарктики в летнее время по материалам экспедиционных исследований с 11 января по 04 февраля 2020 г.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 79-м рейсе НИС «Академик Мстислав Келдыш» в водах Атлантического сектора Антарктики с 11.01.2020 по 04.02.2020. Основное количество станций выполнено в проливе Брансфилда (рис. 1А) и в бассейне Пауэлла (рис. 1В).



**Рис. 1.** Карта станций (●) биооптических исследований в 79-м рейсе НИС «Академик Мстислав Келдыш» в проливе Брансфилда (А) и бассейне Пауэлла (В) (11.01.2020–04.02.2020)

**Fig. 1.** Map of stations (●) of bio-optical studies, carried out in the 79<sup>th</sup> cruise of the RV “Akademik Mstislav Keldysh” in the Bransfield Strait (A) and the Powell Basin (B) (11.01.2020–04.02.2020)

Измерение падающей на поверхность моря фотосинтетически активной радиации (далее — ФАР) и её изменения с глубиной до 100 м проводили с помощью палубного и погружаемого приборов Li-Cor. Вертикальные профили изменения температуры и интенсивности флуоресценции хлорофилла *a* регистрировали зондирующим прозрачномером ПУМ-200. Пробы отбирали с помощью кассеты батометров на горизонтах, выбранных на основе измеренных профилей гидрофизических параметров. Глубину зоны фотосинтеза  $Z_{eu}$  принимали равной глубине проникновения 1 % от падающей на поверхность моря величины ФАР.

Концентрацию хлорофилла  $a$  и феопигментов  $C_a$  определяли стандартным спектрофотометрическим методом (Jeffrey & Humphrey, 1975 ; Lorenzen, 1967). Пробы воды (1,5–2 л) фильтровали через стекловолокнистые фильтры (GF/F, Whatman) при слабом вакууме ( $< 0,2$  атм). Фильтры заворачивали в фольгу и хранили в сжиженном азоте в сосуде Дьюара до измерения в лаборатории.

Поглощение света взвешенным веществом  $a_p(\lambda)$  определяли в соответствии с протоколом NASA (IOCCG. Ocean Optics..., 2019). Измерения проводили на двулучевом спектрофотометре Lambda 35 (PerkinElmer) с интегрирующей сферой в диапазоне длин волн от 350 до 750 нм с шагом в 1 нм. Разделение  $a_p(\lambda)$  на поглощение света пигментами фитопланктона (phytoplankton, ph)  $a_{ph}(\lambda)$  и неживой взвесью (non-algal particles, NAP)  $a_{NAP}(\lambda)$  проводили по (Kishino et al., 1985). Коррекцию поглощения ( $\beta$ -correction) выполняли в соответствии с (Mitchell, 1990). Поправку на неспецифическое поглощение проводили путём «зануления» по средней величине для 700–750 нм.

Поглощение света окрашенным растворённым органическим веществом (colored dissolved organic matter, CDOM)  $a_{CDOM}(\lambda)$  измеряли в соответствии с протоколом NASA (IOCCG. Ocean Optics..., 2019). Пробы воды фильтровали через нуклеопоровый фильтр (Sartorius, 0,2 мкм), предварительно промытый деионизированной водой. Для префильтрации использовали фильтры GF/F. Измерения проводили на спектрофотометре Lambda 35 в диапазоне длин волн от 250 до 750 нм с шагом в 1 нм.

Спектральное распределение показателей  $a_{NAP}(\lambda)$  и  $a_{CDOM}(\lambda)$  описывали экспоненциальной зависимостью. Параметризацию проводили в спектральных диапазонах 400–700 и 350–500 нм соответственно:

$$a_i(\lambda) = a_i(\lambda_{ref}) \times e^{-S_i \times (\lambda - \lambda_{ref})}, \quad (1)$$

где  $i$  — неживое взвешенное вещество (NAP) или окрашенное растворённое органическое вещество (CDOM);

$\lambda_{ref}$  — расчётная длина волны (в нашем случае  $\lambda_{ref} = 438$  нм);

$S_i$  — коэффициент спектрального наклона,  $\text{нм}^{-1}$ .

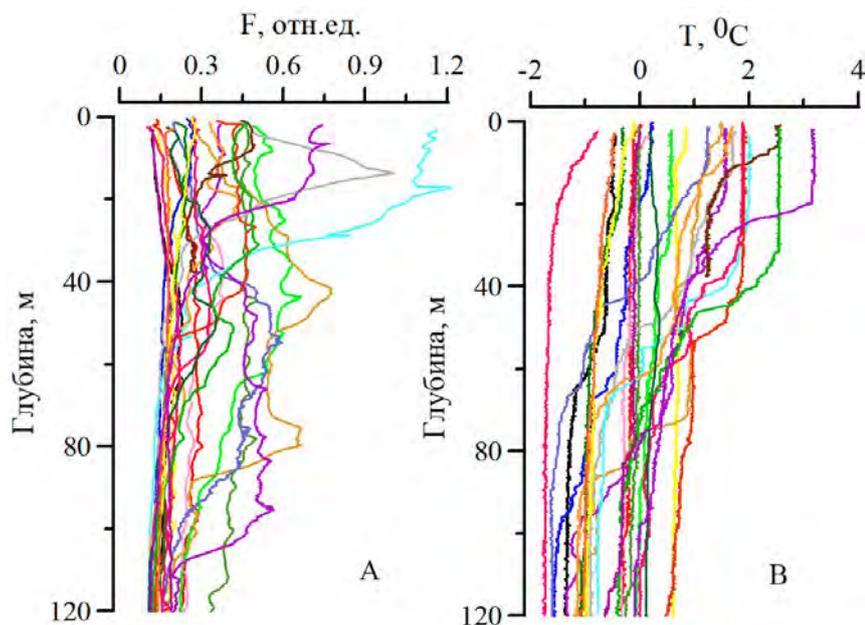
## РЕЗУЛЬТАТЫ

Температура поверхностного слоя воды в проливе Брансфилда в исследуемый период изменялась от  $-0,47$  до  $+3,2$  °С, составляя в среднем  $+1,3$  °С; в бассейне Пауэлла — от  $-0,77$  до  $+2,0$  °С, в среднем  $+0,72$  °С.

В районе исследований отмечена высокая неоднородность гидрологической структуры вод (рис. 2). На большинстве станций температура во всём исследованном слое была практически одинаковой; на отдельных станциях (6591, 6592, 6593) наблюдали сформированный верхний квазиоднородный слой толщиной от 7 до 47 м. Сложность и неоднородность гидрологической структуры вод сопровождалась аналогичной неоднородностью по вертикальному распределению флуоресценции хлорофилла  $a$  с глубиной (рис. 2).

Глубина зоны фотосинтеза изменялась между станциями в узком диапазоне от 50 м (ст. 6614) до 83 м (ст. 6619), за исключением двух станций (ст. 6609 и 6613), где отмечена более низкая прозрачность вод. На этих станциях  $Z_{eu}$  равнялась 28 и 35 м соответственно. В среднем  $Z_{eu}$  составляла  $(64 \pm 12)$  м.

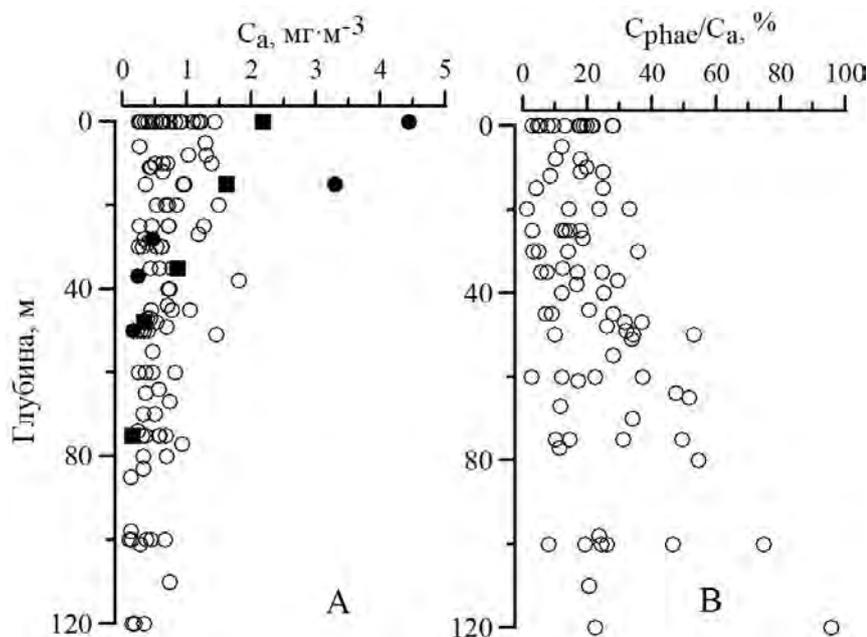
Важным показателем продуктивности и качества вод является концентрация основного фотосинтетически активного пигмента фитопланктона — хлорофилла  $a$ .



**Рис. 2.** Профили ( $n = 26$ ) вертикального изменения интенсивности флуоресценции хлорофилла  $a$  (А) и температуры (В) в водах Атлантического сектора Антарктики (11.01.2020–04.02.2020)

**Fig. 2.** Vertical profiles ( $n = 26$ ) of chlorophyll  $a$  fluorescence intensity (А) and water temperature (В) of Atlantic sector of Antarctic (11.01.2020–04.02.2020)

Концентрация хлорофилла  $a$  в сумме с феопигментами в поверхностном слое исследуемых районов (пролив Брансфилда и бассейн Пауэлла) изменялась значительно — от  $0,25$  до  $4,4$   $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$  (рис. 3А). Максимальные значения отмечены на ст. 6609 ( $C_a = 4,4$   $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$ ) и ст. 6613 ( $C_a = 2,2$   $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$ ) в бассейне Пауэлла. При этом средняя величина параметра  $C_a$  в поверхностном слое для всех станций, за исключением ст. 6609 и 6613, составляла  $(0,72 \pm 0,35)$   $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$ . Для эвфотического слоя, кроме ст. 6609 и 6613, отмечен диапазон variability от  $0,1$  до  $1,8$   $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$ . В среднем для всего слоя величина  $C_a$  равна  $(0,61 \pm 0,35)$   $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$ .

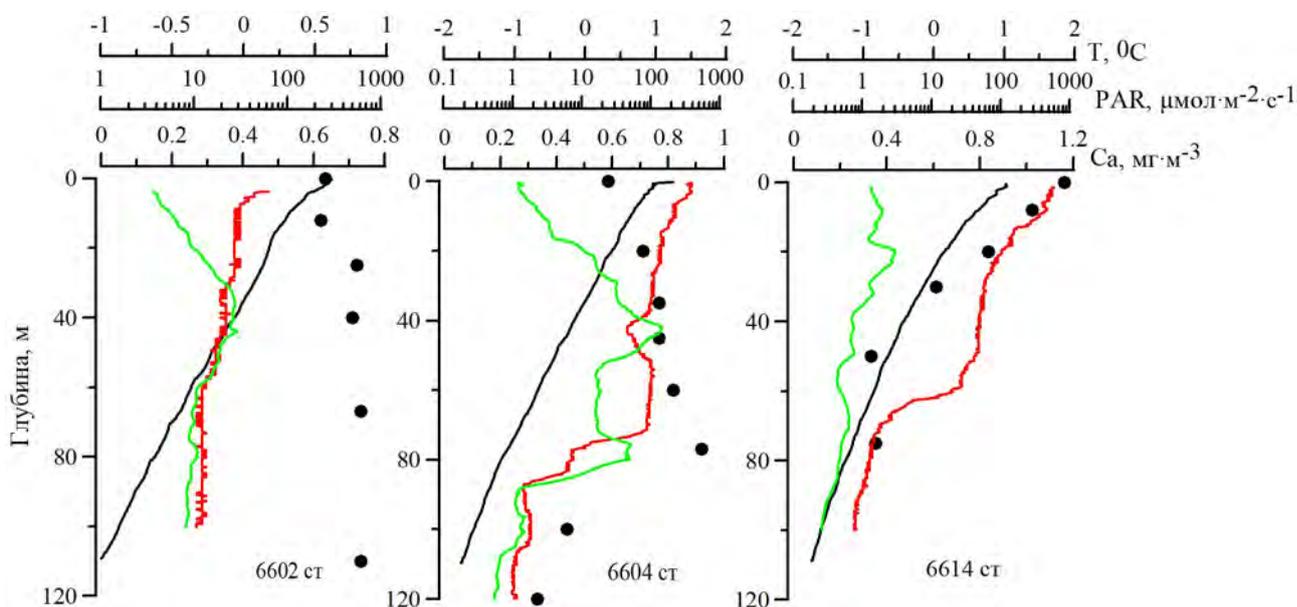


**Рис. 3.** Профили вертикального распределения концентрации хлорофилла  $a$  в сумме с феопигментами ( $C_a$ ) (А) на ст. 6609 (●), на ст. 6613 (■) и на остальных станциях (○) и относительного содержания феопигментов ( $C_{\text{phae}}/C_a$ ) (В) в водах Атлантического сектора Антарктики (11.01.2020–04.02.2020)

**Fig. 3.** Vertical profiles of chlorophyll  $a$  and phaeopigment concentration ( $C_a$ ) at st. 6609 (●), at st. 6613 (■), and at other stations (○) (А); vertical profiles of relative phaeopigment concentration ( $C_{\text{phae}}/C_a$ ) (В) in water of Atlantic sector of Antarctic (11.01.2020–04.02.2020)

В вертикальном распределении  $C_a$  выделены три типа профилей (рис. 4):

- 1) равномерное распределение  $C_a$  по всей толще эвфотического слоя (например, на ст. 6602);
- 2) с максимумом  $C_a$  в нижней части зоны фотосинтеза (~ 1–0,1 % ФАР) (например, на ст. 6604);
- 3) уменьшение  $C_a$  с глубиной в пределах исследованного слоя (например, на ст. 6614).



**Рис. 4.** Примеры типичных профилей вертикального распределения температуры (Т, красная линия), интенсивности флуоресценции хлорофилла  $a$  (F, зелёная линия), фотосинтетически активной радиации (ФАР, чёрная линия) и концентрации хлорофилла  $a$  в сумме с феофитином ( $C_a$ , ●) на отдельных станциях в водах Атлантического сектора Антарктики (11.01.2020–04.02.2020)

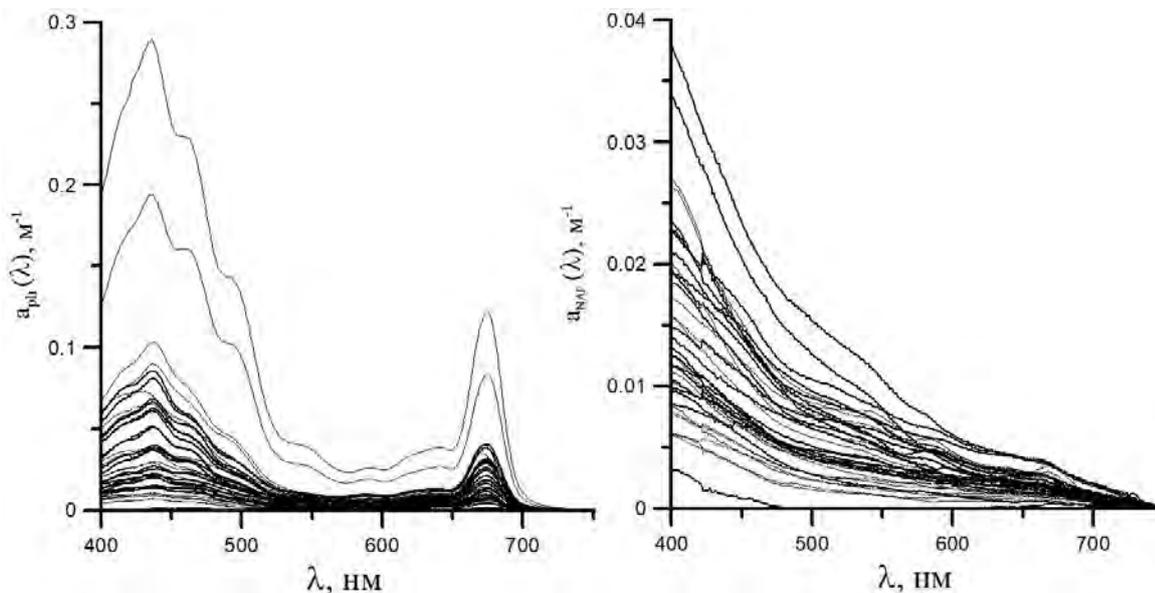
**Fig. 4.** Examples of typical vertical profiles of temperature (T, red line), chlorophyll  $a$  fluorescence intensity (F, green line), photosynthetically active radiation (PAR, black line), and chlorophyll  $a$  and phaeophytin concentration ( $C_a$ , ●) at single stations in water of Atlantic sector of Antarctic (11.01.2020–04.02.2020)

Наиболее распространёнными были профили третьего типа — характеризовавшиеся уменьшением  $C_a$  с глубиной. Они зарегистрированы на 16 станциях из 26.

Доля феопигментов в общем содержании их в сумме с хлорофиллом  $a$  изменялась в широком диапазоне — от 1 до 96 %, составляя в среднем ( $22 \pm 16$ ) % (рис. 3B). Максимальные значения (47–96 %) зарегистрированы в слое, расположенном глубже 50 м. В верхнем, освещённом слое (от 0 до 50 м) доля феопигментов не превышала 30 %, что свидетельствует о хорошем физиологическом состоянии фитопланктона в этом слое.

В исследуемой акватории отмечена высокая изменчивость спектральных показателей  $a_{ph}(\lambda)$  и  $a_{NAP}(\lambda)$  (рис. 5).

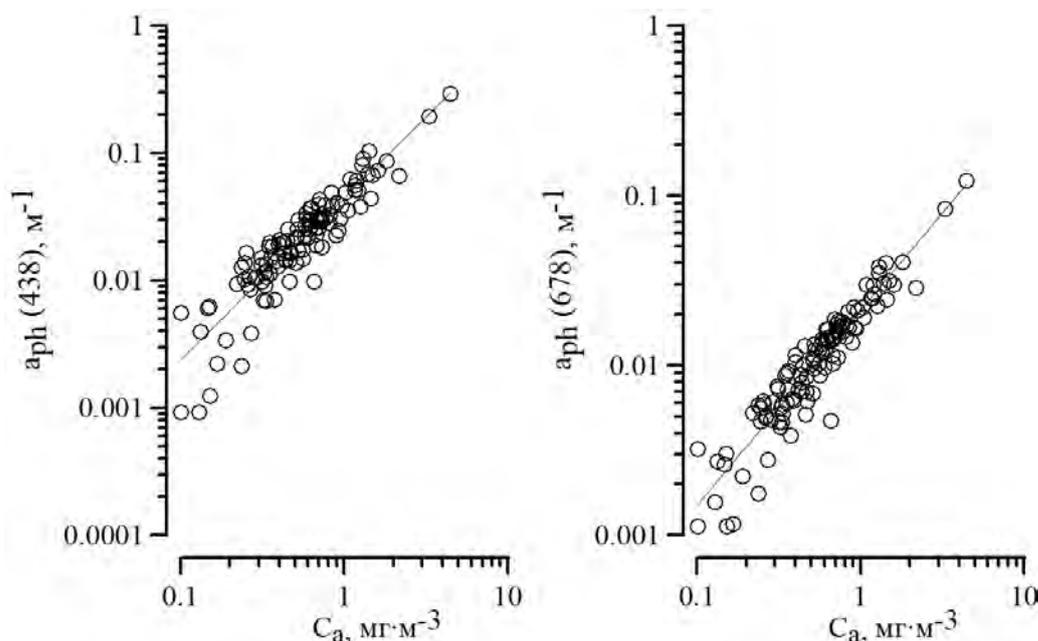
В спектрах  $a_{ph}(\lambda)$  отмечены два основных максимума поглощения — в синей и красной областях (на ~ 438 и ~ 678 нм соответственно). Для всего массива данных получено, что соотношение между показателями в этих пиках (R) изменялось от 1,1 до 2,8; прослеживается тренд к снижению данного параметра с глубиной. Величина R варьировала от 2,8–2,3 в поверхностном слое до 2,1–1,1 в конце исследованного слоя. Показатели поглощения света пигментами фитопланктона в синем [ $a_{ph}(438)$ ] и красном [ $a_{ph}(678)$ ] максимумах изменялись от 0,001 до 0,29  $m^{-1}$  и от 0,001 до 0,12  $m^{-1}$  соответственно. Наибольшие значения зафиксированы на станциях с высокой концентрацией хлорофилла  $a$  (ст. 6609 и 6613), наименьшие — в нижней части эвфотического слоя.



**Рис. 5.** Спектры поглощения света пигментами фитопланктона  $a_{ph}(\lambda)$  и неживым взвешенным веществом  $a_{NAP}(\lambda)$  в водах Атлантического сектора Антарктики (11.01.2020–04.02.2020)

**Fig. 5.** Light absorption spectra of phytoplankton pigments  $a_{ph}(\lambda)$  and non-algal particles  $a_{NAP}(\lambda)$  in water of Atlantic sector of Antarctic (11.01.2020–04.02.2020)

Установлена зависимость между содержанием  $C_a$  и показателями поглощения  $a_{ph}(\lambda)$  на отдельных длинах волн, соответствующих максимумам спектра, —  $a_{ph}(438)$  и  $a_{ph}(678)$  (рис. 6).



**Рис. 6.** Зависимость показателей поглощения света пигментами фитопланктона на длинах волн 438 нм [ $a_{ph}(438)$ ] и 678 нм [ $a_{ph}(678)$ ] от концентрации хлорофилла  $a$  в сумме с феопигментами ( $C_a$ ) в водах Атлантического сектора Антарктики (11.01.2020–04.02.2020)

**Fig. 6.** Dependence of light absorption coefficient by phytoplankton pigments at wavelengths of 438 nm [ $a_{ph}(438)$ ] and 678 nm [ $a_{ph}(678)$ ] on chlorophyll  $a$  and phaeopigment concentration ( $C_a$ ) in water of Atlantic sector of Antarctic (11.01.2020–04.02.2020)

Данные зависимости можно описать степенными уравнениями с высокими коэффициентами детерминации:

$$a_{ph}(438) = 0,044 \times C_a^{1,2}, r^2 = 0,84, n = 117, \quad (2)$$

$$a_{ph}(678) = 0,021 \times C_a^{1,1}, r^2 = 0,89, n = 117. \quad (3)$$

Показатели поглощения света на длине волны 438 нм неживым взвешенным веществом [ $a_{NAP}(438)$ ] и окрашенным растворённым органическим веществом [ $a_{CDOM}(438)$ ] изменялись в пределах 0,001–0,027 м<sup>-1</sup> и 0,016–0,19 м<sup>-1</sup> соответственно. Коэффициенты наклона экспоненты  $S_{NAP}$  и  $S_{CDOM}$  варьировали в диапазонах 0,005–0,016 нм<sup>-1</sup> и 0,009–0,022 нм<sup>-1</sup> соответственно. Средние значения параметра составили (0,010 ± 0,002) нм<sup>-1</sup> для  $S_{NAP}$  и (0,013 ± 0,003) нм<sup>-1</sup> для  $S_{CDOM}$ .

Для поверхностного слоя (0–1 м) проведена оценка относительного вклада показателей поглощения света всех оптических компонент на 438 нм. Установлено, что наибольший вклад в общее поглощение света вносит окрашенное растворённое органическое вещество (от 6 до 88 %, в среднем (54 ± 22) %). Вклад фитопланктона несколько меньше (от 7 до 78 %, в среднем (36 ± 19) %). Минимальный вклад отмечен для неживой взвеси (от 4 до 20 %, в среднем (10 ± 5) %).

## ОБСУЖДЕНИЕ

В исследуемый период зарегистрированы разные типы вертикальных профилей флуоресценции хлорофилла *a* (см. рис. 2): однородное распределение; профили с максимумом на разных глубинах; снижение флуоресценции с глубиной. Это связано, вероятно, с вертикальным распределением температуры и плотности воды. Такие типы распределения флуоресценции хлорофилла *a* были отмечены ранее в водах около Антарктического полуострова (Figueiras et al., 1999).

Глубина зоны фотосинтеза была соизмерима с таковой верхнего квазиоднородного слоя, за исключением нескольких станций, где зарегистрирована температурная стратификация вод в пределах зоны фотосинтеза (см. рис. 2). Форма спектра  $a_{ph}(\lambda)$  отражает пигментный состав клетки, который, в свою очередь, зависит от видового состава фитопланктона (Чурилова и др., 2008; Ciotti et al., 2002; Morel & Bricaud, 1981). Показатель удельного (нормированного на концентрацию хлорофилла *a*) поглощения света пигментами фитопланктона определяется внутриклеточным содержанием пигментов, а также формой и размерами клеток фитопланктона (Bricaud et al., 1995; Morel & Bricaud, 1981).

Полученные уравнения зависимости между показателями поглощения света пигментами фитопланктона на длине волны 438 и 678 нм и концентрацией хлорофилла *a* в сумме с феопигментами могут быть использованы для расчёта  $a_{ph}(438)$  и  $a_{ph}(678)$  на основе данных по  $C_a$ . В этих уравнениях степенной показатель выше 1. Это свидетельствует о некотором увеличении удельных (нормированных на  $C_a$ ) величин показателей поглощения с ростом содержания  $C_a$  в воде, что отражает снижение степени упаковки пигментов в клетках фитопланктона (Morel & Bricaud, 1981). Вероятно, это связано с тем, что в более трофных водах (где повышается  $C_a$ ) фитопланктон представлен более мелкоклеточными видами.

Спектры  $a_{ph}(\lambda)$  в нижней части зоны фотосинтеза (на глубине проникновения 1–0,1 % ФАР) были более сглаженными; здесь зарегистрированы минимальные значения величины *R*. В синей части спектра свет поглощают вспомогательные пигменты и хлорофилл *a* (Phytoplankton Pigments in Oceanography..., 1997). Красный максимум спектра (на 678 нм) формируется за счёт поглощения света хлорофиллом *a* и феопигментами. Уменьшение величины *R* с глубиной указывает на снижение доли вспомогательных пигментов относительно содержания хлорофилла *a*.

На всех станциях, кроме ст. 6609 (на глубинах 0 и 15 м), в полученных спектрах поглощения света пигментами фитопланктона не отмечен локальный максимум на длине волны 544 нм, соответствующей полосе поглощения фикоэритрина (Ting et al., 2002).

Полученные в настоящих исследованиях величины  $a_{\text{NAP}}(438)$ ,  $a_{\text{CDOM}}(438)$ ,  $S_{\text{NAP}}$  и  $S_{\text{CDOM}}$  соответствовали значениям, зарегистрированным ранее в водах вблизи Антарктического полуострова (Ferreira et al., 2018), а также были близки к величинам, отмеченным для зимнего периода в Чёрном море (Churilova et al., 2017).

Относительный вклад в поглощение света в поверхностном слое всех оптически активных компонент среды не одинаков. Так, большая часть поглощения света приходится на неживую компоненту. Запланировано проведение детального анализа факторов, влияющих на соотношение между всеми оптически активными компонентами, для последующего использования его как основы разработки уточнённого алгоритма восстановления  $C_a$  по спутниковым данным.

Полученный массив данных даёт возможность провести в дальнейшем анализ вариабельности показателей в зависимости от гидрофизических и гидрохимических условий среды. Кроме того, он позволяет выявить закономерности, которые могут быть применены в работах по изучению влияния взвешенного и растворённого вещества на спектральные свойства ФАР в море и способности фитопланктона использовать её в процессе фотосинтеза, а также в работах по моделированию показателей качества и продуктивности вод на основе данных дистанционного зондирования Земли из космоса.

#### **Выводы:**

1. Получены новые данные об изменчивости концентрации хлорофилла  $a$  в сумме с фео-пигментами и спектральных показателей поглощения света всеми оптически активными компонентами среды в проливе Брансфилда и в бассейне Пауэлла.
2. Отмечена неоднородность в вертикальном распределении концентрации хлорофилла  $a$ . Зарегистрирована высокая изменчивость (более чем на порядок величин) спектральных показателей поглощения света пигментами фитопланктона, взвешенным веществом и окрашенным растворённым органическим веществом.
3. Проведена параметризация поглощения света взвешенным и растворённым веществом. Получены коэффициенты, на основе которых можно восстанавливать спектры поглощения света этими компонентами.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам «Изучение пространственно-временной организации водных и сухопутных экосистем с целью развития системы оперативного мониторинга на основе данных дистанционного зондирования и ГИС-технологий» (№ гос. регистрации АААА-А19-119061190081-9) и «Комплексные исследования современного состояния экосистемы Атлантического сектора Антарктики» (№ гос. регистрации АААА-А19-119100290162-0), а также в рамках государственного задания № 0128-2019-0008. Анализ оптических данных выполнен при поддержке гранта РФФИ № 19-55-45024 ИНД\_а.*

**Благодарность.** Авторы благодарят к. ф.-м. н. А. Бучельникова (СевГУ) за создание специальных программ, необходимых для проведения расчётов показателей поглощения на основе измеренных значений оптических плотностей проб.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- |  |  |
|--|--|
| <p>1. Чурилова Т. Я., Финенко З. З., Акимов А. И. Пигменты микроводорослей // <i>Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования</i> / под ред. Ю. Н. Токарева,</p> | <p>З. З. Финенко, Н. В. Шадрин. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. Гл. 11. С. 301–320. [Churilova T. Ya., Finenko Z. Z., Akimov A. I. Pigments of microalgae. In: <i>The Black Sea Microalgae: Problems of Biodiversity Preservation</i></p> |
|--|--|

- and Biotechnological Usage / Eds: Yu. N. Tokarev, Z. Z. Finenko, N. V. Shadrin. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2008, chap. 11, pp. 301–320. (in Russ.)]
2. Bricaud A., Babin M., Morel A., Claustre H. Variability in the chlorophyll specific absorption coefficients of natural phytoplankton: Analysis and parameterization. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 1995, vol. 100, iss. C7, pp. 13321–13332. <https://doi.org/10.1029/95JC00463>
  3. Churilova T., Moiseeva N., Efimova T., Suslin V., Krivenko O., Zemlianskaia E. Annual variability in light absorption by particles and colored dissolved organic matter in the Crimean coastal waters (the Black Sea). *Proceedings of SPIE : 23<sup>th</sup> International Symposium on Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics*. 2017, vol. 10466, art. no. 104664B (14 p.). <https://doi.org/10.1117/12.2288339>
  4. Ciotti Á. M., Lewis M. R., Cullen J. J. Assessment of the relationships between dominant cell size in natural phytoplankton communities and the spectral shape of the absorption coefficient. *Limnology and Oceanography*, 2002, vol. 4, iss. 2, pp. 404–417. <https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.2.0404>
  5. Dierssen H. M., Smith R. C. Bio-optical properties and remote sensing ocean color algorithms for Antarctic Peninsula waters. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2000, vol. 105, iss. C11, pp. 26301–26312. <https://doi.org/10.1029/1999JC000296>
  6. Ferreira A., Ciotti Á. M., Garcia C. A. E. Bio-optical characterization of the northern Antarctic Peninsula waters: Absorption budget and insights on particulate backscattering. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2018, vol. 149, pp. 138–149. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.09.007>
  7. Ferreira A., Ciotti Á. M., Mendes C. R. B., Uitz J., Bricaud A. Phytoplankton light absorption and the package effect in relation to photosynthetic and photoprotective pigments in the northern tip of Antarctic Peninsula. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2017, vol. 122, iss. 9, pp. 7344–7363. <https://doi.org/10.1002/2017JC012964>
  8. Figueiras F. G., Arbones B., Estrada M. Implications of bio-optical modeling of phytoplankton photosynthesis in Antarctic waters: Further evidence of no light limitation in the Bransfield Strait. *Limnology and Oceanography*, 1999, vol. 44, iss. 7, pp. 1599–1608. <https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.7.1599>
  9. Figueroa F. L. Bio-optical characteristics of Gerlache and Bransfield Strait waters during an Antarctic summer cruise. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2002, vol. 49, pp. 675–691.
  10. IOCCG. *Ocean Optics and Biogeochemistry Protocols for Satellite Ocean Colour Sensor Validation*. Vol. 4.0. *Inherent Optical Property Measurements and Protocols: Best Practices for the Collection and Processing of Ship-based Underway Flow-through Optical Data* / Eds: A. R. Neely, A. Mannino. Dartmouth, NS, Canada : International Ocean-Colour Coordinating Group (IOCCG), 2019, 22 p. (IOCCG Protocol Series ; vol. 4.0). <http://dx.doi.org/10.25607/OBP-664>
  11. IOCCG. *Uncertainties in Ocean Colour Remote Sensing* / Ed.: Mélin F. Dartmouth, NS, Canada : International Ocean-Colour Coordinating Group (IOCCG), 2019, 164 p. (Reports of the International Ocean-Colour Coordinating Group ; no. 18). <http://dx.doi.org/10.25607/OBP-696>
  12. Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*<sub>1</sub> and *c*<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochimie und Physiologie der Pflanzen*, 1975, vol. 167, iss. 2, pp. 191–194. [https://doi.org/10.1016/S0015-3796\(17\)30778-3](https://doi.org/10.1016/S0015-3796(17)30778-3)
  13. Kirk J. T. O. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. Cambridge : University Press, 2011, 649 p.
  14. Kishino M., Takahashi N., Okami N., Ichimura S. Estimation of the spectral absorption coefficients of phytoplankton in the sea. *Bulletin of Marine Science*, 1985, vol. 37, no. 2, pp. 634–642.
  15. Lorenzen C. J. Determination of chlorophyll and phaeopigments: Spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography*, 1967, vol. 12, iss. 2, pp. 343–346. <https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.2.0343>
  16. Mitchell B. G. Algorithms for determining the absorption coefficient for aquatic particulates using the quantitative filter technique. *Proceedings of SPIE: Ocean Optics X*, 1990, vol. 1302, pp. 137–148. <https://doi.org/10.1117/12.21440>
  17. Mitchell B. G., Holm-Hansen O. Bio-optical properties of Antarctic Peninsula waters:

- Differentiation from temperate ocean model. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 1991, vol. 38, iss. 8–9, pp. 1009–1028. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(91\)90094-V](https://doi.org/10.1016/0198-0149(91)90094-V)
18. Morel A., Bricaud A. Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton. *Deep-Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 1981, vol. 28, iss. 11, pp. 1375–1393. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(81\)90039-X](https://doi.org/10.1016/0198-0149(81)90039-X)
19. *Phytoplankton Pigments in Oceanography: Guidelines to Modern Methods* / Eds: S. W. Jeffrey, R. F. C. Mantoura, S. W. Wright. Paris : UNESCO Publishing, 1997, 661 p. (Monographs on Oceanographic Methodology ; no. 10).
20. Reynolds R. A., Stramski D., Mitchell B. G. A chlorophyll-dependent semianalytical reflectance model derived from field measurements of absorption and backscattering coefficients within the Southern Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2001, vol. 106, iss. C4, pp. 7125–7138. <https://doi.org/10.1029/1999JC000311>
21. Ting C. S., Rocap G., King J., Chisholm S. W. Cyanobacterial photosynthesis in the oceans: The origins and significance of divergent light-harvesting strategies. *Trends in Microbiology*, 2002, vol. 10, iss. 3, pp. 134–142. [https://doi.org/10.1016/S0966-842X\(02\)02319-3](https://doi.org/10.1016/S0966-842X(02)02319-3)

## SPECTRAL BIO-OPTICAL PROPERTIES OF WATER OF ATLANTIC SECTOR OF ANTARCTIC

N. A. Moiseeva<sup>1</sup>, T. Ya. Churilova<sup>1</sup>,  
T. V. Efimova<sup>1</sup>, V. A. Artemiev<sup>2</sup>, and E. Yu. Skorokhod<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>P. P. Shirshov Institute of Oceanology, Moscow, Russian Federation

E-mail: [nataliya-moiseeva@yandex.ru](mailto:nataliya-moiseeva@yandex.ru)

Studies of variability of spectral bio-optical properties of water of Atlantic sector of Antarctic were carried out during the 79<sup>th</sup> cruise of the RV “Akademik Mstislav Keldysh” (11.01.2020–04.02.2020). Chlorophyll *a* and phaeopigment concentration varied in the layer studied from 0.1 to 1.8 mg·m<sup>-3</sup>, except for two stations with content reaching 2.2 and 4.4 mg·m<sup>-3</sup>. The relationship was revealed between light absorption coefficient by phytoplankton and chlorophyll *a* concentration at a wavelength, corresponding to spectrum maxima:  $a_{ph}(438) = 0.044 \times C_a^{1.2}$ ,  $r^2 = 0.84$  ( $n = 117$ );  $a_{ph}(678) = 0.021 \times C_a^{1.1}$ ,  $r^2 = 0.89$  ( $n = 117$ ). Spectral distribution of light absorption coefficient by non-algal particles and colored dissolved organic matter was described by exponential function. Absorption parameterization coefficients were retrieved: (1) light absorption coefficient by non-algal particles (0.001–0.027 m<sup>-1</sup>) and by colored dissolved organic matter (0.016–0.19 m<sup>-1</sup>) at a wavelength of 438 nm; (2) spectral slope coefficients of these components (0.005–0.016 and 0.009–0.022 nm<sup>-1</sup>, respectively).

**Keywords:** chlorophyll *a*, spectral light absorption coefficient, phytoplankton, non-algal particles, colored dissolved organic matter, Antarctic



УДК [597.2/.5:576.895](269)

## ЦЕСТОДЫ РЫБ АНТАРКТИКИ И СУБАНТАРКТИКИ: ИСТОРИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

© 2020 г. Т. А. Полякова<sup>1</sup>, И. И. Гордеев<sup>2,3</sup><sup>1</sup>Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Российская Федерация<sup>2</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Российская Федерация<sup>3</sup>Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация  
E-mail: [polyakova-acant@yandex.ru](mailto:polyakova-acant@yandex.ru)Поступила в редакцию 22.09.2020; после доработки 08.11.2020;  
принята к публикации 25.12.2020; опубликована онлайн 30.12.2020.

Первые сведения о цестодах рыб Антарктики и Субантарктики появились в начале XX века: от неизвестной акулы была описана цестода *Phyllobothrium dentatum*. Пик активности изучения антарктических цестод пришёлся на 1990–2006 гг. В этот период опубликованы значимые работы, посвящённые описанию новых видов, изучению их жизненных циклов, гостальности цестод — паразитов рыб, их географическому распространению. Существенный вклад в изучение цестод хрящевых рыб внесла группа польских учёных во главе с А. Войцеховской (Рока). Проанализировано систематическое положение 21 вида цестод из 13 родов 8 семейств 6 отрядов. Фауна цестод изучена менее чем у 7 % от ихтиофауны данного региона, в то время как потенциальные окончательные и промежуточные хозяева остаются неисследованными. Наибольшее количество видов цестод (12) зарегистрировано у четырёх видов скатов семейства Rajidae. В кишечнике костистых рыб обнаружено восемь видов цестод, достигающих половой зрелости: *Bothriocephalus antarcticus*, *B. kerguelensis*, *Bothriocephalus* sp., *Parabothriocephalus johnstoni*, *P. macruri*, *Clestobothrium crassiceps*, *Neobothriocephalus* sp. и *Eubothrium* sp. В костистых рыбах зарегистрированы личинки пяти видов цестод (*Onchobothrium antarcticum*, *Grillotia (Grillotia) erinaceus*, *Lacistorhynchus tenuis*, *Calyptrbothrium* sp. и *Hepatoxylon trichiuri*), заканчивающих своё развитие в хрящевых рыбах. Из 12 видов цестод, обнаруженных у скатов, для пяти не установлено систематическое положение. Фауна цестод характеризуется высоким уровнем эндемизма: 67 % от всей фауны не встречается севернее Субантарктики. В наибольшей степени исследованиями охвачены прибрежные области в Атлантическом и Индийском секторах Антарктики. Разнообразие цестод хрящевых рыб, обитающих в Антарктике и Субантарктике, недооценено: к настоящему времени изучена всего треть видов этих рыб. Генетические исследования антарктических цестод только начали развиваться. Известны рибосомальные последовательности из области D1–D3 рДНК 28S лишь для двух видов — *Onchobothrium antarcticum* от вторых промежуточных (*Notothenia rossii* и *Dissostichus mawsoni*) и окончательного хозяев (*Bathyraja eatonii*), а также личинок цестоды *Calyptrbothrium* sp. от вторых промежуточных хозяев (*D. mawsoni* и *Muraenolepis marmorata*). В дальнейшем основные направления изучения фауны цестод следует развивать в сочетании с морфологическими, фаунистическими, генетическими и экологическими исследованиями.

**Ключевые слова:** цестоды, рыбы, фауна, систематика, эндемизм, Антарктика, Субантарктика

Паразитические организмы являются представителями различных систематических групп беспозвоночных животных и составляют значительную часть видового разнообразия любой экосистемы (Fonseca et al., 2010). Некоторые расчёты показывают, что в настоящее время паразитов как минимум на 50 % больше (описано 75 тыс. видов), чем свободноживущих животных (Poulin & Morand, 2000, 2004). По предварительным подсчётам, при увеличении интенсивности исследований паразитов, населяющих позвоночных животных, количество их видов может достигнуть 300 тыс. (de Meeus & Renaud, 2002 ; Dobson et al., 2008). Влияние паразитов на своих хозяев распространяется как вверх, так и вниз по пищевым сетям, что отражается на всех элементах экосистемы. Подобно свободноживущим организмам, паразиты подвержены воздействию биотических и абиотических факторов окружающей среды и являются эффективными индикаторами многих аспектов биологии хозяина. Кроме того, они могут выступать в роли маркеров состояния свободноживущей биоты сообществ. Таким образом, паразитов следует обязательно учитывать при исследовании состояния разнообразия любого биологического сообщества.

Антарктика — это уникальный и малоизученный регион, в котором зарегистрировано большое число эндемиков. Особенности антарктических вод (стабильно невысокая температура и, как следствие, хорошая растворимость в воде кислорода; узкий шельф; сезонные колебания освещённости) способствовали появлению уникальных адаптаций и высокой степени эндемизма как среди представителей местной фауны, так и среди их паразитов (Bargelloni et al., 1994 ; Eastman, 1993 ; Klimpel & Pal, 2011 ; Kock, 1992 ; Rocka, 2006). В силу неблагоприятных климатических условий в течение большей части года, морская антарктическая фауна, в том числе фауна паразитов, по многим аспектам ещё не изучена.

Согласно современным данным, ихтиофауна в пределах зоны антарктической конвергенции представлена 374 видами из 47 семейств, включая 14 видов хрящевых рыб (Chondrichthyes) (Duhamel et al., 2014 ; FishBase..., 2019). Из всего разнообразия антарктических рыб более 115 видов относятся к эндемичному семейству Nototheniidae Günther, 1861. В указанной зоне хрящевые рыбы представлены акулами (5 видов из 3 семейств) и скатами (10 из 2). Акулы предпочитают тёплые воды; они в основном были выловлены в северной части Южного океана, в демерсальной зоне островов. До сих пор известна только одна поимка акулы в южной части Антарктики — в море Росса (Rocka, 2003).

Целью данной работы было оценить разнообразие фауны цестод рыб Антарктики и Субантарктики, а также степень изученности цестод, уровень эндемизма их фауны и перспективы дальнейшего их исследования.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В данном исследовании мы постарались максимально охватить наиболее важные и значимые работы по цестодам рыб Антарктики и Субантарктики, провести оценку разнообразия этих гельминтов у разных хозяев и выделить перспективные направления исследования. Для простоты восприятия приводим объединённый список видов цестод у окончательных хозяев — рыб (табл. 1), за исключением разнообразных по строению форм личинок цестод, обнаруженных у костистых рыб данного региона, которые в полном объёме представлены в аннотированной работе (Oğuz et al., 2015, см. табл. 1).

Районы исследования цестод рыб — Атлантический, Индийский и Тихоокеанский сектора Антарктики и Субантарктика (рис. 1). Проанализировано систематическое положение 21 вида цестод из 13 родов 8 семейств 6 отрядов, а также их позвоночных хозяев по WoRMS (<http://www.marinespecies.org>) и другим источникам (Квач і Кузьміна, 2020 ; Klimpel et al., 2017 ; Kuzmina et al., 2020 ; Muñoz & Cartes, 2020 ; Oğuz et al., 2015).

**Таблица 1.** Фауна половозрелых цестод рыб Антарктики и Субантарктики**Table 1.** Fauna of mature cestodes of Antarctic and Subantarctic fish

Вид цестод	Статус вида	Хозяин	Районы находок	Авторы
<b>“Tetracysthidae” Van Beneden, 1850 relics</b>				
<i>Dinobothrium septaria</i> Van Beneden, 1889	valid	<i>Lamna nasus</i> (Bonnater, 1788)	ЮГ, о-в Кергелен	[45]
<b>Onchoproteocephalidea Caira, Jensen, Waeschenbach, Olson &amp; Littlewood, 2014</b>				
<i>Onchobothrium antarcticum</i> Wojciechowska, 1990	valid	<i>Bathyraja eatonii</i> (Günther, 1876), <i>B. maccaini</i> S. Springer, 1971	ЮШО	[61]
			море Уэдделла	[48]
<b>Phyllobothriidea Caira, Jensen, Waeschenbach, Olson &amp; Littlewood, 2014</b>				
<i>Phyllobothrium georgiense</i> * Wojciechowska, 1991	incertae sedis	<i>Amblyraja georgiana</i> (Norman, 1938)	шельф ЮГ	[55]
<i>Ph. siedleckii</i> Wojciechowska, 1991		<i>B. eatonii</i> , <i>B. maccaini</i>	ЮШО море Уэдделла	[48]
<i>Ph. rakusai</i> Wojciechowska, 1991		<i>B. maccaini</i>	ЮШО	[55]
<i>Ph. arctowskii</i> Wojciechowska, 1991		<i>Bathyraja</i> sp. 2	море Уэдделла	[48]
<i>Phyllobothrium</i> sp.	–	<i>B. eatoni</i>	плато о-ва Хёрд	[61]
<i>Guidus antarcticus</i> (Wojciechowska, 1991)	valid	<i>B. eatonii</i> , <i>B. maccaini</i>	ЮШО	[56]
<i>G. awii</i> (Rocka & Zdzitowiecki, 1998)	valid	<i>B. maccaini</i>	море Уэдделла	[48]
<b>Rhinebothriidea Healy, Caira, Jensen, Webster &amp; Littlewood, 2009</b>				
<i>Notomegarchynchus shetlandicum</i> (Wojciechowska, 1990)	valid	<i>B. eatonii</i> , <i>B. maccaini</i>	бухта Адмиралтейства, о-в Мордвинова	[25]
<i>Pseudanthobothrium minutum</i> Wojciechowska, 1991	valid	<i>B. eatonii</i>	ЮШО	[56]
<i>Ps. notogeorgianum</i> Wojciechowska, 1990	valid	<i>A. georgiana</i>	шельф ЮГ, о-в Жуэнвиль, ЮШО	[54]
<b>Diphylloidea Van Beneden in Carus, 1863</b>				
<i>Echinobothrium acanthocolle</i> Wojciechowska, 1991	valid	<i>A. georgiana</i>	шельф ЮГ	[45 ; 56]
<b>Bothriocephalidea Kuchta, Scholz, Brabec &amp; Bray, 2008</b>				
<i>Bothriocephalus kerguelensis</i> Prudhoe, 1969	valid	<i>Notothenia cyanobranca</i> Richardson, 1844, <i>N. rossi</i> Richardson, 1844	Кергеленский субрегион	[43]
<i>B. antarcticus</i> Wojciechowska, Pisano & Zdzitowiecki, 1995	valid	<i>Champscephalus gunnari</i> Lönnberg, 1905, <i>Channichthys rhinoceratus</i> Richardson, 1844	Кергеленский субрегион, о-в Хёрд	[61]
<i>Bothriocephalus</i> sp.	–	Нет данных	Кергеленский субрегион	[5 ; 35]
			Нет данных	[61]
<i>Parabothriocephalus macruri</i> Campbell, Correia & Haedrich, 1982	valid	<i>Macrourus berglax</i> Lacépède, 1801	Нет данных	[14]
		<i>Mac. carinatus</i> (Günther, 1878)	Фолклендские острова	[1]

Продолжение на следующей странице...

Вид цестод	Статус вида	Хозяин	Районы находок	Авторы
<i>Parabothriocephalus johnstoni</i> Prudhoe, 1969	valid	<i>Mac. whitsoni</i> (Regan, 1913), <i>Mac. holotrachys</i> Günther, 1878	Индийский сектор Южного океана	[43]
			море Уэдделла	[48]
			о-в Хёрд, о-в Кергелен	[30]
		<i>Mac. whitsoni</i>	море Уэдделла, ЮШО	[52]
			о-в Кинг-Джордж, о-в Мордвинова	[37]
<i>Clestopothrium crassiceps</i> (Rud., 1819)	valid	<i>Dissostichus eleginoides</i> Smitt, 1898	Фолклендские острова	[12]
			ЮГ	[3]
		<i>Merluccius hubbsi</i> Marini, 1933	Патагонский шельф	[44]
<i>Neobothriocephalus</i> sp.	–	Нет данных	Кергеленский субрегион	[5]
<i>Eubothrium</i> sp.	–	<i>N. rossii</i>	о-в Крозе, банка Обь	[9]
			о-в Хёрд, о-в Крозе	[8]
		<i>Lepidonotothen squamifrons</i> (Günther, 1880)	о-в Крозе, банки Скиф, Обь, Лена	[8 ; 9]

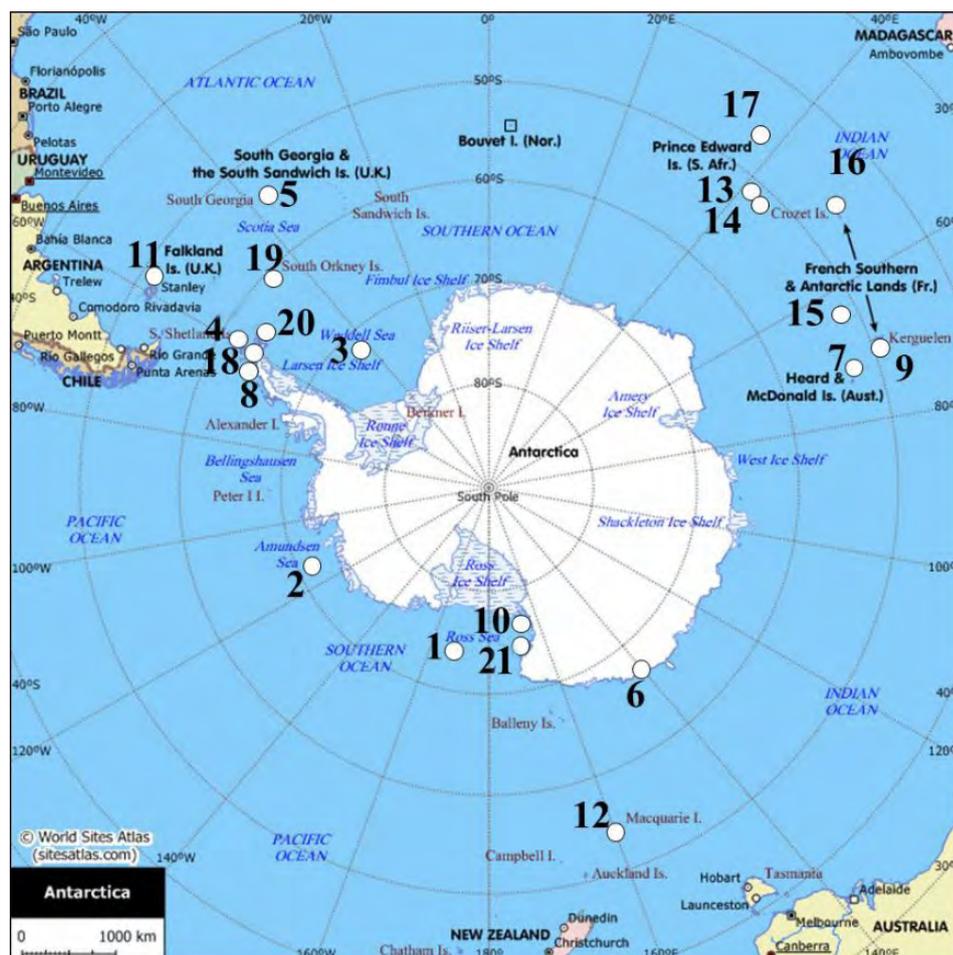
**Примечание:** \* систематика цестод рода *Phyllobothrium* по (Wojciechowska, 1993c); ЮГ — остров Южная Георгия; ЮШО — Южные Шетландские острова.

**Note:** \* taxonomy of cestodes of the genus *Phyllobothrium* according to (Wojciechowska, 1993c); ЮГ is South Georgia Island; ЮШО is South Shetland Islands.

**История развития исследований цестод рыб.** Согласно сводке Саутвелла (1925), первые сведения о цестодах рыб Антарктики и Субантарктики появились в начале XX века. Они связаны с описанием *Phyllobothrium dentatum* Linstow, 1907 из неизвестной акулы, выловленной у побережья Южной Георгии во время Шотландской национальной антарктической экспедиции (1902–1904). Современное систематическое положение этого вида неоднозначно. Саутвелл (1925), Ямагути (1959) и Рока (2003 ; 2006) считают его *species inquirenda*. В монографии Рунке (2017) он отсутствует в списке валидных таксонов и видов неясного систематического положения отряда Phyllobothriidea.

Наиболее существенный вклад в развитие исследований цестод хрящевых рыб региона внесла Войцеховская (1990a ; 1990b ; 1991a ; 1991b ; 1993a ; 1993b ; 1993c) с соавторами (1994 ; 1995). Из описанных ею десяти новых видов цестод от четырёх видов скатов из семейства Rajidae Blainville, 1816 в настоящее время валидными признаны шесть (табл. 1). Среди её более поздних исследований, опубликованных уже под фамилией Рока (2014 ; 2005 ; 2007 ; 2003 ; 2006 ; 2017 ; 1998), особый интерес представляет работа (2006), посвящённая изучению жизненных циклов, а также специфичности и географическому распределению гельминтов рыб Антарктики.

Первые работы, посвящённые цестодам костистых рыб Антарктики и Субантарктики, опубликованы в конце 1960-х гг. Прюдо (1969) описал *Parabothriocephalus johnstoni* Prudhoe, 1969 от макруросов и *Bothriocephalus kerguelensis* Prudhoe, 1969 от нототениевых рыб в районе о-ва Кергелен. Позже Реймер и Йенсен (1974) обнаружили *Clestopothrium crassiceps* (Rud., 1819) у *Merluccius hubbsi* Marini, 1933 на Патагонском шельфе. Описанием ещё одного вида — *Parabothriocephalus macruri* Campbell, Correia & Haedrich, 1982 от *Macrourus berglax* Lacépède, 1801 — ознаменовались 1980-е гг. (Campbell et al., 1982). Эту находку подтвердили А. В. Гаевская и Г. Н. Родюк от другого вида хозяина — *Macrourus carinatus* Günther, 1878 (Гаевская и Родюк, 1988).



**Рис. 1.** Районы сборов цестод рыб в Антарктике и Субантарктике: Атлантический (3–5, 8, 11, 18–20), Индийский (6, 7, 9, 13–17) и Тихоокеанский (1, 2, 10, 12, 21) сектора. 1 — море Росса; 2 — море Амундсена; 3 — море Уэдделла; 4 — Южные Шетланские острова (о-в Десеппен, о-в Кинг-Джордж, Адмиралтейский залив и о-в Мордвинова); 5 — Южная Георгия (залив Кемберленд); 6 — Земля Адели; 7 — о-в Хёрд; 8 — архипелаг Мельхиор; 9 — о-в Кергелен; 10 — пролив Мак-Мёрдо; 11 — Фолклендские острова; 12 — о-в Маккуори; 13 — банка Обь (гайот); 14 — банка Лена; 15 — банка Скиф; 16 — о-в Крозе; 17 — о-в Принц Эдуард; 18 — пролив Брансфилд; 19 — Южные Оркнейские острова (о-в Сигню); 20 — о-в Жуэнвиль; 21 — бухта Terra Nova

**Fig. 1.** Sampling localities of cestodes of Antarctic and Subantarctic fish: the Atlantic (3–5, 8, 11, and 18–20), Indian (6, 7, 9, and 13–17), and Pacific (1, 2, 10, 12, and 21) sectors. 1 – Ross Sea; 2 – Amundsen Sea; 3 – Weddell Sea; 4 – South Shetland Islands (Deception Island, King George Island, Admiralty Bay, and Elephant Island); 5 – South Georgia (Cumberland Bay); 6 – Adélie Land; 7 – Heard Island; 8 – Archipelago Melchior; 9 – Kerguelen Island; 10 – McMurdo Sound; 11 – Falkland Islands; 12 – Macquarie Island; 13 – Ob Bank (guyot); 14 – Lena Bank; 15 – Skif Bank; 16 – Crozet Islands; 17 – Prince Edward Islands; 18 – Bransfield Strait; 19 – South Orkney Islands (Signy Island); 20 – Joinville Island; 21 – Terra Nova Bay

В тот же период в серии работ А. М. Парухина (1981 ; 1982) и В. Н. Лядова (1981 ; 1985) в районе о-ва Кергелен отмечены половозрелые цестоды, не определённые до вида: *Bothriocephalus* sp., *Neobothriocephalus* sp. и *Eubothrium* sp. Последний из описанных видов антарктических цестод — *Bothriocephalus antarcticus* Wojciechowska, Pisano & Zdzitowiecki, 1995 — обнаружен Войцеховской с соавторами (1995) от *Champscephalus gunnari* Lönnberg, 1905 и *Channichthys rhinocerus* Richardson, 1844, выловленных у о-ва Хёрд (Индийский сектор Антарктики).

С 1965 г. опубликовано большое число статей о нахождении разнообразных личинок цестод у костистых рыб данного региона. В общем объёме выделяются труды польских учёных, в частности серия работ Войцеховской с соавторами (1993a ; 1993b ; 1993c ; 1994), в которых изучены

вариации форм личинок цестод из отрядов Tetraphyllidea Carus, 1863 и Tetrabothriidea Baer, 1954. Авторы попытались систематизировать многообразие форм личинок цестод указанных выше отрядов, поскольку в большинстве случаев морфология личиночных стадий существенно отличается от морфологии взрослых особей. В настоящее время из состава Tetraphyllidea выделено ещё три отряда (Caira et al., 2014) (Onchoproteocephalidea, Phyllobothriidea и Rhinebothriidea), поэтому фактически Войцеховская и др. (1993a ; 1993b ; 1993c ; 1994) анализировали разнообразие морфологии личинок цестод пяти отрядов. Работы Здзитовецкого с соавторами (2001 ; 2004 ; 1999 ; 1997 ; 1998) и Ласковски с соавторами (2005 ; 2007) посвящены изучению гельминтофауны отдельных видов рыб, у которых регистрируют личинки цестод, определённые только до отрядов, а также показателям их численности. Среди отечественных исследований следует выделить работы А. М. Парухина и В. Н. Лядова (1981 ; 1986 ; 1981 ; 1982 ; 1985) и А. В. Гаевской с соавторами (1988 ; 1987 ; 1990), посвящённые изучению гельминтов рыб, в том числе взрослых и личинок цестод, в Кергеленском субрегионе, Фолклендско-Патагонском районе, на о-ве Южная Георгия, а также на банках Обь и Лена.

Существенный интерес представляет работа Ласковски и Рока (2014) по молекулярной идентификации плероцеркоидов из *Notothenia rossii* Richardson, 1844. Авторами показана коспецифичность плероцеркоидов и взрослых особей *Onchobothrium antarcticum* Wojciechowska, 1990 от ската *Bathyraja eatonii* (Günther, 1876), выловленного в Атлантическом секторе Антарктики. В работах И. И. Гордеева и С. Г. Соколова (2016 ; 2017) приведены данные по гельминтофауне костистых рыб *Dissostichus mawsoni* Norman, 1937 и *Muraenolepis marmorata* Günther, 1880 из Тихоокеанского сектора Антарктики. Авторами подтверждена, в том числе методами молекулярной генетики, принадлежность найденных плероцеркоидов к виду *Onch. antarcticum*. Эти данные расширили сведения о видовом составе вторых промежуточных хозяев, участвующих в реализации жизненного цикла цестоды *Onch. antarcticum* в Антарктике. Особый интерес работа представляет ещё и в связи с первой находкой личинок цестоды *Calyptrorhynchium* sp. у *D. mawsoni* и *M. marmorata*, подтверждённой молекулярно-генетическими данными. При этом взрослые цестоды *Calyptrorhynchium* Monticelli, 1893 до сих пор не были зарегистрированы у хрящевых рыб Антарктики и Субантарктики. Следует подчеркнуть, что *Calyptrorhynchium* spp. являются космополитами, паразитами скатов Torpedinidae Henle, 1834, встречающихся в умеренных и тропических морях.

В последние годы появляются обобщающие работы, посвящённые изучению не только гельминтофауны отдельных видов костистых рыб, но и их роли в трансмиссии личинок гельминтов разных таксонов к окончательным хозяевам (рыбы, птицы, млекопитающие), а также структуре сообществ и патогенному воздействию гельминтов на их хозяев. К таким публикациям относятся статьи Брикля с соавторами (2005 ; 2006), в которых на примере разных гельминтов, в том числе личинок трипаноринх (*Grillotia (Grillotia) erinaceus* (Van Beneden, 1858) Guiart, 1927 и *Hepatoxylon trichiuri* (Holten, 1802) Bosc, 1811), дифиллоботриид и тетрафиллид, изучены изменения фауны и структуры сообществ паразитов патагонского клыкача *Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898 в зависимости от длины тела, пола, сезона и глубины обитания хозяина.

Исследование сообществ паразитов *Notothenia coriiceps* J. Richardson, 1844 в зависимости от её размера продолжено в работе Т. Кузьминой с соавторами (2020). Кроме ранее отмеченных гельминтов, у этого хозяина авторы обнаружили личинки цестод отрядов Diphyllorhynchidea Kuchta, Scholz, Brabec & Bray, 2008 (*Diphyllorhynchium* sp.) и Tetraphyllidea (три морфотипа — с монокулярными, билочулярными и трилочулярными ботридиями). Среди найденных личинок цестод доминирующей группой по численности оказались *Diphyllorhynchium* sp., окончательными хозяевами которых являются морские млекопитающие. Обнаружено, что с возрастом рыб увеличивается интенсивность заражённости *Diphyllorhynchium* sp. и личинками тетрафиллид.

В работах Пальма с соавторами (1998 ; 2007) изучены возможные пути реализации жизненных циклов некоторых гельминтов в Антарктике и выявлено, что личинки паразитов млекопитающих, например личинки цестод отряда *Diphyllobothriidea*, используют костистых рыб, особенно из семейств *Nototheniidae* и *Channichthyidae* T. N. Gill, 1861, в качестве транзитных хозяев. Авторы утверждают, что некоторые гельминты костистых рыб, к примеру личинки цестод отряда *Tetraphyllidea*, параллельно освоили различные бентические системы хозяев, чтобы достичь своих окончательных хозяев — хрящевых рыб. В другой публикации Уолтер с соавторами (2002), проанализировав видовой состав паразитов у трёх видов макруросов из двух районов Антарктики, выявили факторы, способствующие сходству фаун паразитов, — схожесть питания и миграций макруросов, а также их тесные филогенетические связи. Санторо с соавторами (2013) изучили патологические изменения у пяти видов костистых рыб в результате паразитирования личинок *Diphyllobothriidea* и *Tetraphyllidea* (с монолокулярными и биллокулярными ботридиями).

Муњос и Картес (2020) проанализировали разнообразие и численность эндопаразитов рыб из антарктической и субантарктической зон и выявили, что большее количество видов паразитов характерно для рыб, обитающих в Антарктике. Авторами высказано предположение, что высокая численность паразитов в антарктических рыбах вызвана симпатрическим видообразованием в определённых паразитарных линиях или освоением новых ресурсов, что способствует появлению большего числа видов паразитов, чем в субантарктических средах.

На основании вышеизложенного мы можем резюмировать, что Атлантический и Индийский сектора Антарктики более полно охвачены исследованиями, чем Тихоокеанский. Наибольшее количество половозрелых цестод у костистых рыб зафиксировано в Индийском секторе (табл. 1). Всё отмеченное выше свидетельствует о разрозненности проводимых исследований антарктических цестод и о необходимости более тщательных и планомерных работ для получения полной фаунистической картины.

**Биоразнообразие цестод рыб Антарктики и Субантарктики.** Паразиты Антарктики и Субантарктики представлены разнообразными таксонами; они встречаются как в беспозвоночных, так и в позвоночных животных. Бóльшую часть фауны морских позвоночных животных региона составляют рыбы: их отмечено 374 вида (Duhamel et al., 2014 ; Eastman, 1993). В настоящее время у 135 видов антарктических рыб обнаружено 189 видов паразитических организмов из 11 таксономических групп (*Coccidia* — 6 видов; *Microsporidia* — 2; *Myxosporea* — 13; *Monogenea* — 23; *Trematoda* — 65; *Cestoda* — 21; *Nematoda* — 14; *Acanthocephala* — 19; *Hirudinea* — 16; *Copepoda* — 7; *Isopoda* — 3). Таким образом, на наличие паразитов обследовано чуть больше трети от всей ихтиофауны этого региона. Доля цестод, зарегистрированных в рыбах Антарктики и Субантарктики, составляет 11 % от известных в данном районе видов паразитов, что свидетельствует о недостаточной изученности фауны этих гельминтов.

Согласно недавно опубликованной сводке по антарктическим цестодам (Rocka, 2017), в спиральном кишечнике 5 видов хрящевых рыб обнаружено 12 видов из 5 отрядов (табл. 1). Наибольшее видовое богатство отмечено среди отрядов *Phyllobothriidea* (*Phyllobothrium* Van Beneden, 1850 — 4 вида; *Guidus* Ivanov, 2006 — 2) и *Rhinebothriidea* (*Pseudanthobothrium* Baer, 1956 — 2; *Notomegarhynchus* Ivanov & Campbell, 2002 — 1). Наименьшее количество видов цестод (по одному) зарегистрировано из отрядов *Onchoproteocephalidea* (*Onchobothrium* de Blainville, 1828) и *Diphyllidea* (*Echinobothrium* Van Beneden, 1849). Среди 12 видов цестод только у семи признано систематическое положение (табл. 1); статус остальных — *incertae sedis* (Ruhnke et al., 2017).

В костистых рыбах Антарктики и Субантарктики паразитируют восемь видов цестод из пяти родов отряда *Bothriocephalidea* (табл. 1), которые достигают в кишечнике этих хозяев половой зрелости (Парухин и Лядов, 1981, 1982 ; Rocka, 2017). Так, у костистых рыб зарегистрировано

три вида цестод из рода *Bothriocephalus* Rudolphi, 1808, два вида — из рода *Parabothriocephalus* Yamaguti, 1934, по одному — из родов *Clestobothrium* Lühe, 1899, *Neobothriocephalus* Mateo & Bullock, 1966 и *Eubothrium* Nybelin, 1922. Находки взрослых цестод рода *Eubothrium* (табл. 1) в кишечнике нототениевых рыб в Антарктике (Парухин и Лядов, 1981, 1982) уникальны: повторно этих цестод не отмечали у рыб данного семейства (Kuchta & Scholz, 2017). В настоящее время признано систематическое положение только шести видов цестод рода *Eubothrium*, которые встречаются у лососевых, тресковых, осетровых, сельдевых, бельдюговых, корюшковых, гольяновых и волосозубовых рыб (Kuchta & Scholz, 2017). Кроме взрослых цестод, в кишечнике костистых рыб находили разнообразные по строению формы личинок неясной видовой принадлежности (Oğuz et al., 2015). Личинки цестод только пяти видов, для которых окончательными хозяевами являются хрящевые рыбы, были идентифицированы: *Onchobothrium antarcticum*, *Calyptribothrium* sp., *Grillotia (Grillotia) erinaceus*, *Lacistorhynchus tenuis* (Van Beneden, 1858) Pintner, 1913 и *Hepatoxylon trichiuri* (Гаевская и Родюк, 1988 ; Гаевская и др., 1990 ; Brickle et al., 2005 ; Brickle, 2006 ; Gordeev & Sokolov, 2016, 2017).

Помимо фауны, жизненных циклов и экологии цестод гидробионтов Антарктики и Субантарктики, в последние годы авторы изучают филогению этих гельминтов. Исследование генетического разнообразия антарктических цестод лишь начало развиваться. На данный момент известны данные рибосомальных последовательностей из области D1–D3 рДНК 28S только для двух видов — *Onchobothrium antarcticum* от вторых промежуточных (*Notothenia rossii*, *Dissostichus mawsoni*) и окончательного хозяев (*Bathyraja eatonii*), а также личинок *Calyptribothrium* sp. от вторых промежуточных хозяев (*D. mawsoni* и *Muraenolepis marmorata*) (Gordeev & Sokolov, 2016, 2017 ; Laskowski & Rocka, 2014).

Биоразнообразие цестод хрящевых рыб Антарктики и Субантарктики изучено фрагментарно. В пределах зоны антарктической конвергенции обитает 15 видов хрящевых рыб (5 видов акул, 10 видов скатов) (Duhamel et al., 2014 ; FishBase..., 2019), и только для 5 видов (4 вида скатов, 1 вид акулы) имеются сведения об их зараженности цестодами. Из 12 видов цестод, обнаруженных у скатов, для 5 не установлено систематическое положение. Таксономическая идентификация этих гельминтов часто затруднена из-за их плохой морфологической сохранности и непригодности для генетических исследований.

**Эндемизм фауны цестод рыб Антарктики и Субантарктики.** Эндемизм паразитов беспозвоночных и позвоночных животных Антарктики и Субантарктики изучен недостаточно. Согласно Рока (2006), все цестоды, обнаруженные у хрящевых рыб, являются эндемиками данного региона, кроме *Dinobothrium septaria*, зарегистрированного ещё и в большой белой акуле *Carcharodon carcharias* (L., 1758) в северо-западной Атлантике, Вудс-Хоул, Массачусетс (Dailey & Vogelbein, 1990). Отметим, что *Ph. georgiense* ранее считали эндемиком Антарктики. Между тем недавно он был обнаружен у ската *Bathyraja sexoculata* Mysawa, Orlov, Orlova, Gordeev, Ishihara, 2020 в водах о-ва Симушир в северо-западной части Тихого океана (Gordeev & Polyakova, 2020), что позволяет считать его распространение биполярным. Следовательно, эндемиками хрящевых рыб являются 11 видов цестод (табл. 1).

У костистых рыб эндемики представлены половозрелыми цестодами — антарктическим видом *Parabothriocephalus johnstoni* и субантарктическими *Bothriocephalus kerguelensis* (Prudhoe, 1969) и *B. antarcticus* (Wojciechowska et al., 1995). Кроме того, в костистых рыбах данного региона встречаются биполярный вид *Parabothriocephalus macruri* и космополит *Clestobothrium crassiceps* (Wojciechowska et al., 1995).

Проанализированные данные свидетельствуют о высоком эндемизме фауны цестод рыб Антарктики и Субантарктики (67 % от всей фауны цестод): из 21 вида цестод 14 не встречаются севернее этого региона.

**Изучение личиночных стадий развития цестод у рыб Антарктики и Субантарктики.**

В антарктических костистых рыбах часто встречаются личинки цестод разного строения (Rocka, 2003, 2006, 2017). Определение систематического положения этих личинок, паразитирующих на стадии процеркоида и плероцеркоида в ракообразных и в костистых рыбах, представляет собой весьма сложную задачу, поскольку их сколексы по своему строению существенно отличаются от таковых у взрослых особей. В настоящий момент выделено на основе разного строения сколекса множество разнообразных форм личинок цестод (cercoid I, II, III, IV, V, VI; cercoid VIII (без ботрий); monolocular, bilocular и др.) (Wojciechowska, 1993a, b, c ; Wojciechowska et al., 1994). Полный перечень морфологических вариаций личинок цестод с указанием хозяев, в которых они были найдены, приведён в аннотированном списке паразитов гидробионтов Антарктики, составленном Огузом с соавторами (2015, см. табл. 1). Следует отметить, что подобная классификация разными исследователями личинок цестод без установления их таксономической принадлежности, в частности на основе молекулярно-генетических данных, приводит к существенной путанице.

Неоднократно исследователи пытались систематизировать и определить разнообразных личинок цестод у костистых рыб региона. Наиболее признанными оказались работы Рока (2003 ; 2006), в которых выделены пять морфотипов личинок: церкоиды с разделёнными ботридиями на одну, две и три локулы; церкоиды с неразделёнными ботридиями и крючковидными выступами; церкоиды с субцилиндрическими ботридиями. Рока предположила, что церкоиды с не разделёнными на локулы ботридиями являются представителями рода *Anthocephalum* Linton, 1890, а церкоиды с билочулярными ботридиями — личинками цестод из родов *Pseudanthobothrium* Baer, 1956, *Notomegarhynchus* Ivanov & Campbell, 2002 и *Anthobothrium* Van Beneden, 1850. Следует отметить, что взрослые цестоды родов *Anthocephalum* и *Anthobothrium* у скатов Антарктики и Субантарктики до сих пор не обнаружены, поэтому подтвердить это предположение пока не представляется возможным.

С помощью молекулярно-генетических методов (Laskowski & Rocka, 2014) была доказана принадлежность церкоидов с трилокулярными ботридиями, паразитирующих в костистых рыбах, к виду *Onchobothrium antarcticum* (Oncobothriidae) из спирального кишечника скатов. Также Рока предположила, что церкоиды с неразделёнными ботридиями и крючковидными выступами принадлежат к виду *Dinobothrium septaria* — паразиту пелагической акулы *Lamna nasus* (Bonnatere, 1788). И, наконец, личинки цестод последнего морфотипа — церкоиды с субцилиндрическими ботридиями — являются, вероятно, представителями рода *Guidus* Ivanov, 2006 (син. *Marsupiobothrium* Yamaguti, 1952). Данное предположение подтверждено нахождением у антарктических скатов двух видов цестод этого рода (табл. 1). Другой распространённой личиночной формой цестод, встречающейся у костистых рыб, являются личинки Diphyllobothriidae, дефинитивные хозяева которых — тюлени и птицы (2006, см. табл. V). Плероцеркоиды без ботридий, найденные в кишечниках костистых рыб в водах о-ва Южная Георгия, похожи на плероцеркоидов семейства Tetrabothriidae — обычных паразитов антарктических птиц и млекопитающих (Rocka, 2006). Рока предположила, что нахождение разных личинок цестод у костистых рыб — эндемиков Антарктики свидетельствует о том, что в данном регионе реализуются полные жизненные циклы большинства цестод (Rocka, 2006).

**Заключение.** Фаунистические и таксономические исследования антарктических цестод остаются единичными, несмотря на разнообразие этих гельминтов в водах Антарктики и Субантарктики. В 25 видах рыб Антарктики и Субантарктики встречается на разных стадиях развития 21 вид цестод. Фауна цестод изучена менее чем у 7 % рыб данного региона, в то время как потенциальные окончательные и промежуточные хозяева остаются неисследованными. Среди рыб Антарктики и Субантарктики наибольшее видовое богатство цестод (12 видов) обнаружено у 4 видов скатов семейства Rajidae. В костистых рыбах найдено 8 видов половозрелых цестод

и 5 видов личинок цестод. Наиболее интенсивные исследования цестод рыб проводили в Атлантическом и Индийском секторах Антарктики. Тихоокеанский сектор из-за низкой степени изученности фауны цестод рыб является самым перспективным. Биоразнообразие цестод хрящевых рыб недооценено. Цестоды изучены только у 5 из 15 видов скатов и акул, то есть на наличие цестод обследована лишь треть от всей фауны хрящевых рыб. Из 12 видов цестод, обнаруженных у скатов, 5 имеют неясное систематическое положение. Фауна цестод характеризуется высоким уровнем эндемизма: 67 % их видов не встречается севернее Субантарктики. Несмотря на то, что фаунистические и экологические исследования цестод рыб Антарктики и Субантарктики проводят более 100 лет и уже накоплен существенный багаж знаний в этой области, до сих пор мало сделано для генетического подтверждения систематической принадлежности ранее обнаруженных видов. Генетические исследования цестод только начали развиваться. Известны рибосомальные последовательности лишь для 2 из 21 вида цестод, то есть молекулярно-генетические данные имеются менее чем для 10 % от всей цестодофауны. В дальнейшем основные направления изучения фауны цестод следует развивать в сочетании с морфологическими, фаунистическими, генетическими и экологическими исследованиями. Экологическое направление, как и генетическое, особенно перспективно, поскольку данные о паразито-хозяйинных отношениях цестод с окончательными хозяевами — хрящевыми рыбами — отсутствуют. Нет сведений о влиянии физиологических характеристик окончательных хозяев (пол, размер/возраст, возрастные изменения питания, степень зрелости) на численность цестод и её сезонную динамику, на их меж- и внутривидовые отношения и т. п. Кроме того, молекулярные данные о скрытом биоразнообразии паразитов, в частности цестод, могут быть полезными для изучения видообразования и географического распространения криптических видов паразитов.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2) и «Комплексные исследования современного состояния экосистемы Атлантического сектора Антарктики» (№ гос. регистрации АААА-А19-119100290162-0).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Гаевская А. В., Родюк Г. Н. Экологическая характеристика паразитофауны южноатлантического макруруса (*Macrourus carinatus* Gunther) // *Биологические науки : научные доклады высшей школы*. 1988. № 2. С. 21–25. [Gaevskaya A. V., Rodyuk G. N. The parasitofauna ecological characteristic of *Macrourus carinatus* Gunther. *Biologicheskie nauki : nauchnye doklady vysshei shkoly*, 1988, no. 2, pp. 21–25. (in Russ.)]
2. Гаевская А. В., Родюк Г. Н. Эколого-географические особенности паразитофауны угретресковых (Pisces: Muraenolepidae) // *Экология моря*. 1997. Вып. 46. С. 28–31. [Gaevskaya A. V., Rodjuk G. N. Ecological-geographical characters of parasite fauna of muraenolepids (Pisces: Muraenolepidae). *Ekologiya morya*, 1997, iss. 46, pp. 28–31. (in Russ.)]
3. Гаевская А. В., Родюк Г. Н., Парухин А. М. Особенности и формирование паразитофауны патагонского клыкача *Dissostichus eleginoides* // *Биология моря*. 1990. № 4. С. 23–28. [Gaevskaya A. V., Rodyuk G. N., Parukhin A. M. Peculiarities and formation of parasitofauna of the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides*. *Biologiya morya*, 1990, no. 4, pp. 23–28. (in Russ.)]
4. Квач Ю., Кузьмина Т. Паразитологічні дослідження в Антарктиці: огляд проблематики та перспективи // *Український антарктичний журнал*. 2020. № 1. С. 102–110. [Kvach Y., Kuzmina T. Parasitological research in Antarctica: Review of the issues and future prospects. *Ukrainskii Antarkticheskii Zhurnal*, 2020, no. 1, pp. 102–110. (in Ukr.)]. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.1.2020.383>

5. Лядов В. Н. Зоогеографическая характеристика гельминтов рыб Антарктической зоны Мирового океана // *Симпозиум по паразитологии и патологии морских организмов*, Ленинград, 13–16 октября 1981 г. : тезисы докладов советских участников. Ленинград : Наука, 1981. С. 58–61. [Lyadov V. N. Zoogeograficheskaya kharakteristika gel'mintov ryb Antarkticheskoi zony Mirovogo okeana. In: *Simpozium po parazitologii i patologii morskikh organizmov*, Leningrad, 13–16 Oct. 1981 : tezisy dokladov sovetskikh uchastnikov. Leningrad : Nauka, 1981, pp. 58–61. (in Russ.)]
6. Лядов В. Н., Парухин А. М., Миронова А. В. Гельминтофауна промысловых рыб семейства Chaenichthyidae из района островов Кергелен // *Зоологический журнал*. 1981. Т. 60, вып. 1. С. 142–144. [Lyadov V. N., Parukhin A. M., Mironova A. V. Helminth fauna of fishes of the family Chaenichthyidae from the region of Kergelen islands. *Zoologicheskii zhurnal*, 1981, vol. 60, iss. 1, pp. 142–144. (in Russ.)]
7. Парухин А. М. Особенности гельминтофауны промысловых нототениевых рыб Субантарктического сектора Индийского океана // *Вестник зоологии*. 1986. № 3. С. 6–10. [Parukhin A. M. Peculiarities of nototheniid fish helminth fauna in Subantarctic sector of Indian ocean. *Vestnik zoologii*, 1986, no. 3, pp. 6–10. (in Russ.)]
8. Парухин А. М., Лядов В. Н. Паразитофауна нототениевидных рыб (Notothenioidei) из вод Атлантического и Индийского океанов // *Вестник зоологии*. 1981. № 3. С. 90–94. [Parukhin A. M., Lyadov V. N. Parasitofauna of Notothenioidei from waters of the Atlantic and Indian oceans. *Vestnik zoologii*, 1981, no. 3, pp. 90–94. (in Russ.)]
9. Парухин А. М., Лядов В. Н. Гельминтофауна промысловых рыб семейства Nototheniidae Кергеленской подобласти // *Экология моря*. 1982. Вып. 10. С. 49–56. [Parukhin A. M., Lyadov V. N. Helminth fauna of food Nototheniidae fishes from Kerguelen subregion. *Ekologiya morya*, 1982, iss. 10, pp. 49–56. (in Russ.)]
10. Bargelloni L., Ritchie P. A., Patarnello T., Battaglia B., Lambert D. M., Meyer A. Molecular evolution at subzero temperatures: Mitochondrial and nuclear phylogenies of fishes from Antarctica (suborder Notothenioidei), and the evolution of antifreeze glycopeptides. *Molecular Biology and Evolution*, 1994, vol. 11, pp. 854–863. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040168>
11. Brickle P., MacKenzie K., Pike A. Parasites of the Patagonian toothfish, *Dissostichus eleginoides* Smitt 1898, in different parts of the Subantarctic. *Polar Biology*, 2005, vol. 28, pp. 663–671. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0737-2>
12. Brickle P., MacKenzie K., Pike A. Variations in the parasite fauna of the patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898), with length, season, and depth of habitat around the Falkland Islands. *Journal of Parasitology*, 2006, vol. 92, iss. 2, pp. 282–291. <https://doi.org/10.1645/GE-539R.1>
13. Caira J. N., Jensen K., Waeschenbach A., Olson P. D., Littlewood D. T. J. Orders out of chaos – Molecular phylogenetics reveals the complexity of shark and stingray tapeworm relationships. *International Journal for Parasitology*, 2014, vol. 44, iss. 1, pp. 55–73. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2013.10.004>
14. Campbell R. A., Correia S. J., Haedrich R. L. A new monogenean and cestode from the deep-sea fish, *Macrourus berglax* Lacépède, 1802, from the Flemish Cap off Newfoundland. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 1982, vol. 49, no. 2, pp. 169–175.
15. Dailey M. D., Vogelbein W. *Clistobothrium carcharodoni* gen. et sp. n. (Cestoda: Tetrathyllidea) from the spiral valve of the Great White Shark (*Carcharodon carcharias*). *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 1990, vol. 57, no. 2, pp. 108–112.
16. de Meues T., Renaud F. Parasites within the new phylogeny of eukaryotes. *Trends in Parasitology*, 2002, vol. 18, iss. 6, pp. 247–251. [https://doi.org/10.1016/S1471-4922\(02\)02269-9](https://doi.org/10.1016/S1471-4922(02)02269-9)
17. Dobson A., Lafferty K. D., Kuris A. M., Hechinger R. F., Jetz W. Homage to Linnaeus: How many parasites? How many hosts? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, vol. 105, iss. 1, pp. 11482–11489. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803232105>
18. Duhamel G., Hulley P.-A., Causse R., Koubbi P., Vacchi M., Pruvost P., Vigetta S., Irissou J.-O., Mormede S., Belchier M., Dettai A., Detrich H. W., Gutt J., Jones C. D., Kock K.-H., Lopez Abellan L. J., Van de Putte A. Biogeographic patterns of fish. In: *Biogeographic*

- Atlas of the Southern Ocean* / С. De Broyer, P. Koubbi et al. (Eds). Cambridge, UK : Scientific Committee on Antarctic Research, 2014, chap. 7, pp. 328–362.
19. Eastman J. T. *Antarctic Fish Biology: Evolution in a Unique Environment*. San Diego : Academic Press, 1993, 322 p.
  20. *FishBase. World Wide Web electronic publication*. Version (12.2019) : [official site], 2019. URL: <https://www.fishbase.se/> [accessed: 02.09.2020].
  21. Fonseca V. G., Carvalho G. R., Sung W., Johnson H. F., Power D. M., Neill S. P., Packer M., Blaxter M. L., Lamshead P. J. D., Thomas W. K., Creer S. Second-generation environmental sequencing unmasks marine metazoan biodiversity. *Nature Communications*, 2010, vol. 1, art. no. 98 (8 p.). <http://doi.org/10.1038/ncomms1095>
  22. Gordeev I., Polyakova T. Helminths and the stomach contentment of *Bathyraja* sp. (Rajiformes: Arhynchobatidae) in the Simushir Island area (Pacific Ocean). *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 2020, vol. 13, iss. 2, pp. 306–309. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2020.03.005>
  23. Gordeev I. I., Sokolov S. G. Parasites of Antarctic toothfish *Dissostichus mawsoni* (Norman, 1937) (Perciformes, Nototheniidae). *Polar Research*, 2016, vol. 35, art. no. 29364 (5 p.). <http://doi.org/10.3402/polar.v35.29364>
  24. Gordeev I. I., Sokolov S. G. Helminths and the feeding habits of the marbled moray cod *Muraenolepis marmorata* Günther, 1880 (Gadiformes, Muraenolepididae) in the Ross Sea (Southern Ocean). *Polar Biology*, 2017, vol. 40, iss. 6, pp. 1311–1318. <http://doi.org/10.1007/s00300-016-2055-2>
  25. Ivanov V. A., Campbell R. A. *Notomegarhynchus navonae* n. gen. and n. sp. (Eucestoda: Tetrathyrididae), from skates (Rajidae: Arhynchobatidae) in the Southern Hemisphere. *Journal of Parasitology*, 2002, vol. 88, no. 2, pp. 340–349. <https://doi.org/10.2307/3285586>
  26. Klimpel S., Kuhn T., Mehlhorn H. (Eds). *Biodiversity and Evolution of Parasitic Life in the Southern Ocean*. Cham, Switzerland : Springer International Publishing, 2017, 226 p. (Parasitology Research Monographs ; vol. 9).
  27. Klimpel S., Palm H. W. Anisakid nematode (Ascaridoidea) life cycles and distribution: Increasing zoonotic potential in the time of climate change? In: *Progress in Parasitology*. Berlin ; Heidelberg : Springer, 2011, pp. 201–222. (Parasitology Research Monographs ; vol. 2). [https://doi.org/10.1007/978-3-642-21396-0\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-642-21396-0_11)
  28. Kock K. H. *Antarctic Fish and Fisheries*. Cambridge : Cambridge University Press, 1992, 359 p.
  29. Kuchta R., Scholz T. Bothriocephalidea Kuchta, Scholz, Brabec & Bray, 2008. In: *Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms From Vertebrate Bowels of the Earth* / J. N. Caira, K. Jensen (Eds) ; University of Kansas, Natural History Museum. Landisville, Pennsylvania : Yurchak Printing, Inc., 2017, pp. 29–46. (Special Publication ; no. 25).
  30. Kuchta R., Scholz T., Bray R. A. Revision of the order Bothriocephalidea Kuchta, Scholz, Brabec & Bray, 2008 (Eucestoda) with amended generic diagnoses and keys to families and genera. *Systematic Parasitology*, 2008, vol. 71, iss. 2, pp. 81–136. <https://doi.org/10.1007/s11230-008-9153-7>
  31. Kuzmina T. A., Salganskij O. O., Lisitsyna O. I., Korol E. M. Helminths of Antarctic rockcod *Notothenia coriiceps* (Perciformes, Nototheniidae) from the Akademik Vernadsky station area (Argentine islands, west Antarctica): New data on the parasite community. *Zoo-diversity*, 2020, vol. 54, no. 2, pp. 99–110. <http://doi.org/10.15407/zoo2020.02.099>
  32. Laskowski Z., Rocka A. Molecular identification larvae of *Onchobothrium antarcticum* Cestoda: Tetrathyrididae) from marbled rockcod, *Notothenia rossii*, in Admiralty Bay (King George Island, Antarctica). *Acta Parasitologica*, 2014, vol. 59, iss. 4, pp. 767–772. <https://doi.org/10.2478/s11686-014-0301-8>
  33. Laskowski Z., Rocka A., Zdzitowiecki K. New data on the occurrence of internal parasitic worms in the *Gymnodraco acuticeps* and *Cygnodraco mawsoni* (Bathydraconidae) fish in the Ross Sea, Antarctica. *Polish Polar Research*, 2005, vol. 26, no. 1, pp. 37–40.
  34. Laskowski Z., Rocka A., Zdzitowiecki K., Ozouf-Costaz C. Occurrence of endoparasitic worms in dusky notothen, *Trematomus newnesi* (Actinopterygii Nototheniidae), at Adélie Land, Antarctica. *Polish Polar Research*, 2007, vol. 28, no. 1, pp. 37–42.
  35. Lyadov V. N. Zoogeographical characteristics of the helminths of fishes from the Antarctic zone of the World Ocean. In: *Parasitology and Pathology of Marine Organisms of the World Ocean*

- / H. S. Hargis, Jr. (Ed.). Seattle, Washington : US Department of Commerce, 1985, pp. 41–43. (NOAA Technical Report NMFS ; vol. 25).
36. Muñoz G., Cartes F. D. Endoparasitic diversity from the Southern Ocean: Is it really low in Antarctic fish? *Journal of Helminthology*, 2020, vol. 94, art. no. e180. <https://doi.org/10.1017/S0022149X20000590>
37. Münster J., Kochmann J., Klimpel S., Klapper R., Kuhn T. Parasite fauna of Antarctic *Macrourus whitsoni* (Gadiformes: Macrouridae) in comparison with closely related macrourids. *Parasites & Vectors*, 2016, vol. 9, art. no. 403 (11 p.). <http://doi.org/10.1186/s13071-016-1688-x>
38. Oğuz M. C., Tepe Y., Belk M. C., Heckmann R. A., Aslan B., Gürgen M., Bray R. A., Akgül Ü. Metazoan parasites of Antarctic fishes. *Türkiye Parazitoloji Derneği*, 2015, vol. 39, no. 2, pp. 174–178. <http://doi.org/10.5152/tpd.2015.3661>
39. Palm H. W., Reimann N., Spindler M., Plötz J. The role of the rock cod *Notothenia coriiceps* Richardson, 1844 in the life-cycle of Antarctic parasites. *Polar Biology*, 1998, vol. 19, iss. 6, pp. 399–406. <https://doi.org/10.1007/s003000050265>
40. Palm H. W., Klimpel S., Walter T. Demersal fish parasite fauna around the South Shetland Islands: High species richness and low host specificity in deep Antarctic waters. *Polar Biology*, 2007, vol. 30, iss. 12, pp. 1513–1522. <https://doi.org/10.1007/s00300-007-0312-0>
41. Poulin R., Morand S. Diversity of parasites. *The Quarterly Review of Biology*, 2000, vol. 75, no. 3, pp. 277–293. <https://doi.org/10.1086/393500>
42. Poulin R., Morand S. *Parasite biodiversity*. Washington, DC : Smithsonian Institution Books, 2004, 216 p.
43. Prudhoe S. Cestodes from fish, birds and whales. *Reports (British Australian and New Zealand Antarctic Research Expedition 1929–1931, Ser. B.)*, 1969, vol. 8, pt. 9, pp. 171–193.
44. Reimer L. W., Jessen O. Ein Beitrag zur Parasitenfauna von *Merluccius hubbsi* Marini. *Wissenschaftsbereich Zoologie Pädagogischen Hochschule Güstrow*, 1974, vol. 2, pp. 53–64.
45. Rocka A. Cestodes of the Antarctic fishes. *Polish Polar Research*, 2003, vol. 24, no. 3–4, pp. 261–276.
46. Rocka A. Helminths of Antarctic fishes: Life cycle biology, specificity, and geographical distribution. *Acta Parasitologica*, 2006, vol. 51, iss. 1, pp. 26–35. <https://doi.org/10.2478/s11686-006-0003-y>
47. Rocka A. Cestodes and nematodes of Antarctic fishes and birds. In: *Biodiversity and Evolution of Parasitic Life in the Southern Ocean* / S. Klimpel, T. Kuhn, H. Mehlhorn (Eds). Cham, Switzerland : Springer, 2017, chap. 6, pp. 77–107. (Parasitology Research Monographs ; vol. 9). <http://doi.org/10.1007/978-3-319-46343-8>
48. Rocka A., Zdzitowiecki K. Cestodes in fishes of the Weddell Sea. *Acta Parasitologica*, 1998, vol. 43, pp. 64–70.
49. Ruhnke T. R., Caira J. N., Pickering M. Phyllobothriidea Caira, Jensen, Waeschenbach, Olson & Littlewood, 2014. In: *Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms From Vertebrate Bowels of the Earth* / J. N. Caira, K. Jensen (Eds) ; University of Kansas, Natural History Museum. Landisville, Pennsylvania : Yurchak Printing, Inc., 2017, pp. 305–326. (Special Publication ; no. 25).
50. Santoro M., Mattiucci S., Work T., Cimmaruta R., Nardi V., Cipriani P., Bellisario B., Nascetti G. Parasitic infection by larval helminths in Antarctic fishes: Pathological changes and impact on the host body condition index. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2013, vol. 105, no. 2, pp. 139–148. <http://doi.org/10.3354/dao02626>
51. Southwell T. *A Monograph on the Tetraphyllidea With Notes on Related Cestodes*. Liverpool : University Press of Liverpool, Ltd. ; London : Hodder and Stoughton, Ltd., 1925, 368 p. (Memoirs of the Liverpool School of Tropical Medicine, New Series ; no. 2).
52. Walter T., Palm H. W., Piepiorka S., Rückert S. Parasites of the Antarctic rattail *Macrourus whitsoni* (Regan, 1913) (Macrouridae, Gadiformes). *Polar Biology*, 2002, vol. 25, iss. 9, pp. 633–640. <https://doi.org/10.1007/s00300-002-0407-6>
53. Wojciechowska A. *Onchobothrium antarcticum* sp. n. (Tetraphyllidea) from *Bathyraja eatonii* (Günther, 1876) and a plerocercoid from *Notothenioidea* (South Shetlands, Antarctic). *Acta Parasitologica Polonica*, 1990a, vol. 35, no. 2, pp. 113–117.
54. Wojciechowska A. *Pseudanthobothrium shetlandicum* sp. n. and *P. notogeorgianum* sp. n. (Tetraphyllidea) from rays in the regions of the South Shetlands and South Georgia (Antarctic). *Acta*

- Parasitologica Polonica*, 1990b, vol. 35, no. 3, pp. 181–186.
55. Wojciechowska A. New species of the genus *Phyllobothrium* (Cestoda, Tetrphyllidea) from Antarctic batoid fishes. *Acta Parasitologica Polonica*, 1991a, vol. 36, no. 2, pp. 63–68.
56. Wojciechowska A. Some tetrphyllidean and di-phyllidean cestodes from Antarctic batoid fishes. *Acta Parasitologica Polonica*, 1991b, vol. 36, no. 2, pp. 69–74.
57. Wojciechowska A. The tetrphyllidean and tetrabothriid cercoids from Antarctic bony fishes. I. Morphology. Identification with adult forms. *Acta Parasitologica*, 1993a, vol. 38, no. 1, pp. 15–22.
58. Wojciechowska A. The tetrphyllidean and tetrabothriid cercoids from Antarctic bony fishes. II. Occurrence of cercoids in various fish species. *Acta Parasitologica*, 1993b, vol. 38, no. 3, pp. 113–118.
59. Wojciechowska A. The tetrphyllidean and tetrabothriid cercoids from Antarctic bony fishes. III. Infection of *Notothenia neglecta* and *N. rossii* in Admiralty Bay. *Acta Parasitologica*, 1993c, vol. 38, no. 4, pp. 166–169.
60. Wojciechowska A., Zdzitowiecki K., Pisano E., Vacchi M. The tetrphyllidean cercoids from bony fishes occurring in the Ross Sea (Antarctic). *Acta Parasitologica*, 1994, vol. 39, no. 1, pp. 13–15.
61. Wojciechowska A., Pisano E., Zdzitowiecki K. Cestodes in fishes at the Heard Island (Subantarctic). *Polish Polar Research*, 1995, vol. 16, pp. 205–212.
62. Yamaguti S. *Systema Helminthum*. Vol. II. *The Cestodes of Vertebrates*. New York : Interscience Publishers, 1959, 860 p.
63. Zdzitowiecki K. New data on the occurrence of fish endoparasitic worms off Adelie Land, Antarctica. *Polish Polar Research*, 2001, vol. 22, no. 2, pp. 159–165.
64. Zdzitowiecki K., Laskowski Z. Helminths of an Antarctic fish, *Notothenia coriiceps*, from the Vernadsky Station (Western Antarctica) in comparison with Admiralty Bay (South Shetland Islands). *Helminthologia*, 2004, vol. 41, pp. 201–207.
65. Zdzitowiecki K., Zadrozny T. Endoparasitic worms of *Harpagifer antarcticus* off the South Shetland Islands (Antarctic). *Acta Parasitologica*, 1999, vol. 44, no. 2, pp. 125–130.
66. Zdzitowiecki K., White M. G., Rocka A. Dige-nean, monogenean, and cestode infection of in-shore fish at the South Orkney Islands. *Acta Parasitologica*, 1997, vol. 42, no. 1, pp. 18–22.
67. Zdzitowiecki K., Rocka A., Pisano E., Ozouf-Costaz C. A list of fish parasitic worms collected off Adélie Land (Antarctica). *Acta Parasitologica*, 1998, vol. 43, no. 2, pp. 71–74.

## CESTODES OF ANTARCTIC AND SUBANTARCTIC FISH: HISTORY AND PROSPECTS OF RESEARCH

T. A. Polyakova<sup>1</sup> and I. I. Gordeev<sup>2,3</sup>

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

<sup>2</sup>Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russian Federation

<sup>3</sup>Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

E-mail: [polyakova-acant@yandex.ru](mailto:polyakova-acant@yandex.ru)

The first information about cestodes of Antarctic and Subantarctic fish appeared at the beginning of the XX century: a cestode *Phyllobothrium dentatum* from an unknown shark was described. Peak of activity of studying Antarctic cestodes fell on 1990–2006. During this period, significant works were published, devoted to description of new species, their life cycles, host specificity of cestodes – fish parasites, and their geographical distribution. A notable contribution to the study of elasmobranch cestodes was made by a group of Polish scientists, headed by Wojciechowska (Rocka). Systematic position of 21 cestode species from 13 genera of 8 families of 6 orders was analyzed. Cestode fauna has been studied in less than 7 % of the total ichthyofauna of this area, while potential definitive and intermediate hosts remain unexplored. The largest number of cestode species (12) was recorded in four ray species of the family Rajidae. Eight cestode species, reaching sexual maturity, have been registered in intestines of teleosts: *Bothriocephalus antarcticus*, *B. kerguelensis*, *Bothriocephalus* sp., *Parabothriocephalus johnstoni*, *P. macruri*, *Clestophthrium crassiceps*, *Neobothriocephalus* sp., and *Eubothrium* sp. Larvae of five

cestode species (*Onchobothrium antarcticum*, *Grillotia (Grillotia) erinaceus*, *Lacistorhynchus tenuis*, *Calyptrorhynchium* sp., and *Hepatoxylon trichiuri*), ending their development in elasmobranchs, were found in teleosts. Systematic position of 5 cestode species out of 12, found in rays, is unidentified. Cestode fauna is characterized by a high level of endemism: 67 % of the total cestode fauna is not found to the north of Subantarctic. Coastal areas, mostly covered by research, are those in the Atlantic and Indian sectors of Antarctic. The biodiversity of elasmobranch cestodes, inhabiting Antarctic and Subantarctic, is underestimated, since only one third of species of these fish have been studied so far. Genetic studies of Antarctic cestodes have just begun to develop. Ribosomal sequences from D1–D3 fragments of 28S rDNA are known for 2 species only: *Onchobothrium antarcticum* from the second intermediate (*Notothenia rossii* and *Dissostichus mawsoni*) and definitive hosts (*Bathyraja eatonii*), as well as larvae of *Calyptrorhynchium* sp. from the second intermediate hosts (*D. mawsoni* and *Muraenolepis marmorata*). The main directions of further research on cestode fauna should be developed in combination with morphological, faunistic, genetic, and ecological studies.

**Keywords:** cestodes, fish, fauna, taxonomy, endemism, Antarctic, Subantarctic



UDC [574.583:551.465.8](262.5)“321”

**SOME PECULIARITIES  
IN VERTICAL DISTRIBUTION OF METAZOAN MICROZOOPLANKTON  
IN THE BLACK SEA IN SPRING**

© 2020 S. A. Seregin

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation  
E-mail: [serg-seryogin@yandex.ru](mailto:serg-seryogin@yandex.ru)

Received by the Editor 12.12.2019; after reviewing 06.04.2020;  
accepted for publication 25.12.2020; published online 30.12.2020.

Based on material, received in the 84<sup>th</sup> and 93<sup>rd</sup> cruises of the RV “Professor Vodyanitsky”, vertical distribution of microplankton fraction of metazooplankton (MM) in the Black Sea in spring was analyzed. A total of 27 stations were examined both in the coastal zone and in the deep sea. The 10-L bottles of the CTD probes “Mark-III Neil Brown” and “Sea Bird 911” were used to collect 4–6 L of water from 4–11 horizons of the water column. The samples obtained were concentrated by the reverse filtration through the plankton net with the mesh size of 10 µm. Quantitative and systematic analysis of all samples was carried out totally in the Bogorov chamber using an MBS-9 stereo microscope. The main factors determining nature of the distribution are MM species composition, physical structure of the water column, and hydrodynamic processes affecting its stability/instability. Nauplii of Black Sea Copepoda and veligers of Bivalvia were the most numerous systematic groups in “spring” MM. Mollusc veligers determined abundance maxima in the lower layers of shallow water habitats, while copepods prevailed over large depths and determined total abundance peaks in the upper and middle water layers. Daily time series experiment showed that advective hydrodynamic processes can significantly affect MM vertical distribution, changing physical structure of the water column. For some species, in most cases, a correlation of their distribution with vertical profiles of temperature and salinity was revealed, which rarely manifested at total MM abundance level. A comparison of two spring seasons (2016 and 2017) showed the relationship between vertical distribution of MM abundance and temperature to be more pronounced in cases of low temperature. A change in the sign of correlation with temperature was detected during spring season for *Oithona similis*: an initially cold-loving species of Black Sea copepods. This revealed in a more superficial distribution of the maxima abundance of this species at lower seasonal temperatures, which could reflect a shift in temperature optimum for the species population and play the role of an adaptive reaction in conditions of seasonal changes in sea thermal characteristics.

**Keywords:** metazoan microzooplankton, abundance and species composition, vertical distribution, correlation with temperature and salinity, Black Sea

The assessment of trends in vertical distribution of abundance, biomass, and species diversity of zooplankton is important due to the role this group plays in matter and energy transfer from the surface to the depth in marine ecosystems. This transfer mediates availability of food resources and structure of trophic relationships over depth.

A pattern of vertical distribution of zooplankton as a complex organism with different biology is very complicated and requires its interpretation in the study of individual components of plankton community. As an ecological group, the zooplankton is rich by taxa, and its vertical distribution varies gradually. As far as the Black Sea is concerned, the issue of zooplankton vertical distribution has been studied

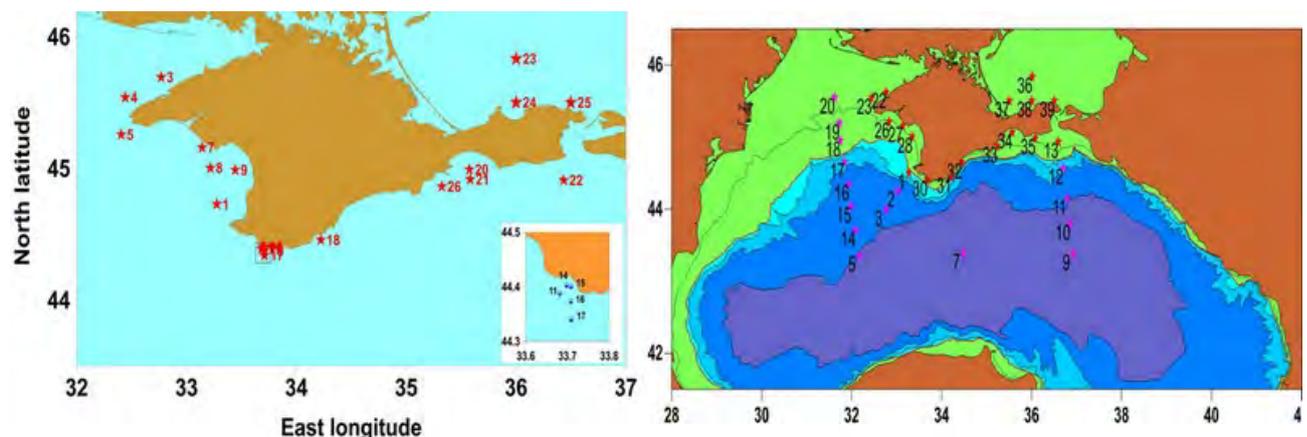
by a number of researches (Delalo et al., 1965 ; Petipa et al., 1963 ; Vinogradov et al., 1987). These studies and some others, including the more recent ones, were focused on the distribution of so-called net zooplankton, in which meso- and macrozooplankton fractions dominate, while the issue of distribution of metazoan microzooplankton (hereinafter MM) has not been studied. MM fraction is represented primarily by copepod naupliar stages; they used to be sampled by Niskin bottles (Seregin & Popova, 2016a ; Takahashi & Uchiyama, 2008 ; Ueda, 1987), by specialized plankton nets with a mesh size of less than 60–70  $\mu\text{m}$  (Uye & Sano, 1995), or by other devices (Kršinić & Grbec, 2012). In general, crustaceans could contribute up to 90 % of total MM abundance. This group mediates the survival rate of many commercial fish species in the region (Klimova & Vdodovich, 2011).

MM habitat of holo- and meroplanktonic organisms in the Black Sea is constrained by the upper 50–100-m layer. Vertical distribution varies for different zooplankton species, sizes, and ontogenetic fractions (Kovalev, 1967 ; Shmeleva & Zaika, 1973 ; Takahashi & Uchiyama, 2008 ; Trudnowska et al., 2015 ; Ueda, 1987). It is influenced by season and hydrographic conditions (Takahashi & Uchiyama, 2008 ; Trudnowska et al., 2015), including the presence of thermo-, halo-, and pycnoclines (Landaeta et al., 2013 ; Lougee et al., 2002), wind mixing (Lagadeuc et al., 1997), and many other factors.

There are very few data on MM vertical distribution in the Black Sea. In Crimean waters in winter, abundance peaks were located at 5–15 and 40–60 m, whereas the biomass was distributed without clear peaks in the water column (Pavlovskaya, 1976). In summer, being the period of developed thermal stratification of the water column, the subsurface maximum of MM abundance is formed in the thermocline or beneath it (Seregin & Popova, 2010). MM vertical distribution spring pattern is yet to be defined. So, the aim of the present study was to assess metazoan microzooplankton spring vertical pattern, as well as to analyze environmental factors mediating this pattern.

#### MATERIAL AND METHODS

In total, 44 and 147 MM samples were collected in April 2016 and 2017, respectively, during two cruises of the RV “Professor Vodyanitsky”. In 2016, 10 stations were located along Crimean Peninsula shelf, 12 miles offshore. In 2017, the sampling area was extended up to the central part of the Black Sea (Fig. 1, Table 1). Along with that, in order to reveal a diel variation of MM abundance, a daily time series experiment was carried out in the southern region, on the station in front of the Laspi Bay.



**Fig. 1.** Map of the stations of the 84<sup>th</sup> (left) and the 93<sup>rd</sup> (right) cruises of the RV “Professor Vodyanitsky” in the Black Sea and the Sea of Azov (2016 and 2017)

**Рис. 1.** Карта станций 84-го (слева) и 93-го (справа) рейсов НИС «Профессор Водяницкий» в Чёрном и Азовском морях (2016 и 2017)

**Table 1.** Station numbers, coordinates, depths, and ranges of temperature (T) and salinity (S) changes on the sampling horizons (2016 and 2017)

**Таблица 1.** Номера станций, координаты, глубины и пределы изменений температуры (Т) и солёности (S) на горизонтах отбора проб (2016 и 2017)

Year	Station*	North lat., east long.	Total depth, m	Range of changes**		Sampling horizons, m
				T, °C	S, ‰	
2016	1	44°43.7', 33°16.5'	97	11.5 / 10.3	18.21 / 18.17	0, 10, 20, 30
	3	45°41.6', 32°46.1'	25.5	11.1 / 10.5	18.37 / 18.35	0, 5, 10, 18
	4	45°32.3', 32°26.5'	38	11.0 / 8.5	18.38 / 18.31	0, 5, 15, 32
	7	45°09.5', 33°08.5'	24	11.5 / 10.0	18.36 / 18.25	0, 8, 15
	11	44°23.3', 33°40.9'	90	10.1 / 9.5	18.25 / 18.32	0, 10, 20, 30, 40, 50
	17	44°20.4', 33°42.5'	93	10.9 / 10.3	18.21 / 18.21	0, 5, 10, 20, 30
	18	44°27.4', 34°13.3'	86	11.0 / 10.4	18.18 / 18.00	0, 5, 15, 25, 30
	20	44°59.5', 35°34.5'	26	10.6 / 9.6	18.25 / 18.17	0, 10, 21
	21	44°55', 35°34.9'	39	11.9 / 11.0	18.13 / 18.09	0, 10, 20, 30
	26	44°51.7', 35°19.4'	51	12.1 / 9.0	18.18 / 18.24	0, 10, 20, 30, 40
2017	1	44°30.2', 33°16.3'	112	10.1 / 8.2	18.29 / 18.34	0, 5, 15, 30, 50
	3	43°59.4', 32°45.9'	1796	10.1 / 8.2	18.13 / 18.52	0, 15, 28, 50
	5	43°21.2', 32°09.9'	2030	9.7 / 8.6	18.69 / 20.39	0, 5, 10, 20, 30, 40, 50
	7	43°23.4', 34°29.6'	2200	9.1 / 8.8	18.53 / 20.99	0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 116
	11	44°08.8', 36°47.3'	1600	10.5 / 8.6	18.12 / 19.59	0, 10, 15, 25, 40, 60
	13	44°55.8', 36°35.5'	43	9.4 / 8.8	18.24 / 18.24	0, 5, 15, 40
	14	43°42.3', 32°05.1'	1894	9.4 / 7.5	18.57 / 18.76	0, 5, 10, 20, 30, 45
	15	44°02.0', 31°59.0'	1515	9.6 / 8.3	18.46 / 18.49	0, 5, 15, 25, 45
	16	44°20.5', 31°56.3'	1370	9.7 / 8.0	18.32 / 18.36	0, 8, 16, 32, 48
	18	44°57.1', 31°44.9'	62	9.5 / 7.0	18.37 / 18.39	0, 8, 15, 36, 45
	20	45°33.0', 31°37.3'	48	8.2 / 6.1	18.43 / 18.43	0, 7, 15, 36
	30	44°24.2', 33°40.9'	70	9.0 / 7.7	18.15 / 18.41	0, 5, 12, 24, 40
	31	44°26.6', 34°12.9'	86	9.2 / 8.0	18.26 / 18.39	0, 5, 14, 30, 55
33	44°52.2', 35°14.3'	44	8.7 / 8.2	18.02 / 18.19	0, 12, 20, 40	

**Note:** \* station numbers in 2016 and 2017 do not coincide; \*\* values in the upper / lower sampling horizon.

**Примечание:** \* номера станций в 2016 и 2017 гг. не совпадают; \*\* значения в верхнем / нижнем горизонте отбора проб.

The 10-L bottles of the CTD probes “Mark-III Neil Brown” and “Sea Bird 911” were used to sample 4–6 L of water, which was filtered by the reverse filtration through the plankton net with the mesh size of 10  $\mu\text{m}$ . Samples were preserved with 4 % buffered formaldehyde and kept in the freezer. Organisms were counted under the microscope MBS-9, with the magnification  $\times 32$ . The Bogorov chamber and the ICES Zooplankton Methodology Manual (Harris et al., 2000) were used to count organisms. According to previous researches (Denda et al., 2017 ; Kovalev, 1980 ; Zaika et al., 1976), all individuals, fitting the size range of 50 to 500  $\mu\text{m}$ , were treated as MM. Copepods were identified to species level, including naupliar stages (Opredelitel' fauny..., 1969 ; Sazhina, 1985).

All nauplii of the genus *Acartia* were identified as *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889, since the related species *Acartia tonsa* Dana, 1849, also inhabiting the Black Sea, is present in its coastal water plankton in summer and autumn (Zaremba, 2017). This species sharply reduces its fecundity at temperatures below +20 °C (Peck et al., 2015), develops in shallow waters (Paffenhöfer & Stearns, 1988 ; Tester & Turner, 1991), predominantly in bays, where the water warms up to the bottom (Gubanova, 2000), and experiences low temperatures as dormant delayed-hatching eggs (Marcus & Lutz, 1994).

To identify the relationship of MM vertical distribution with water physical parameters, the value of the correlation coefficient was used (Urbakh, 1975). Temperature and salinity were used as the main factors reflecting hydrological structure of the water column. Water temperature and salinity were measured every time when sampling by CTD probes was carried out. The correlation was calculated for total number of MM, its groups (non-crustacean plankton, Copepoda, Bivalvia, etc.), and separate species (*Oikopleura dioica* Fol, 1872, various copepod species). The Sigmaplot 12.5v software was used to estimate the Pearson correlation coefficients and their reliability, as well as to construct plots of vertical distribution. The Golden Software Surfer 9v software was applied to map the water areas sampled and the spatial distribution of temperature.

## RESULTS AND DISCUSSION

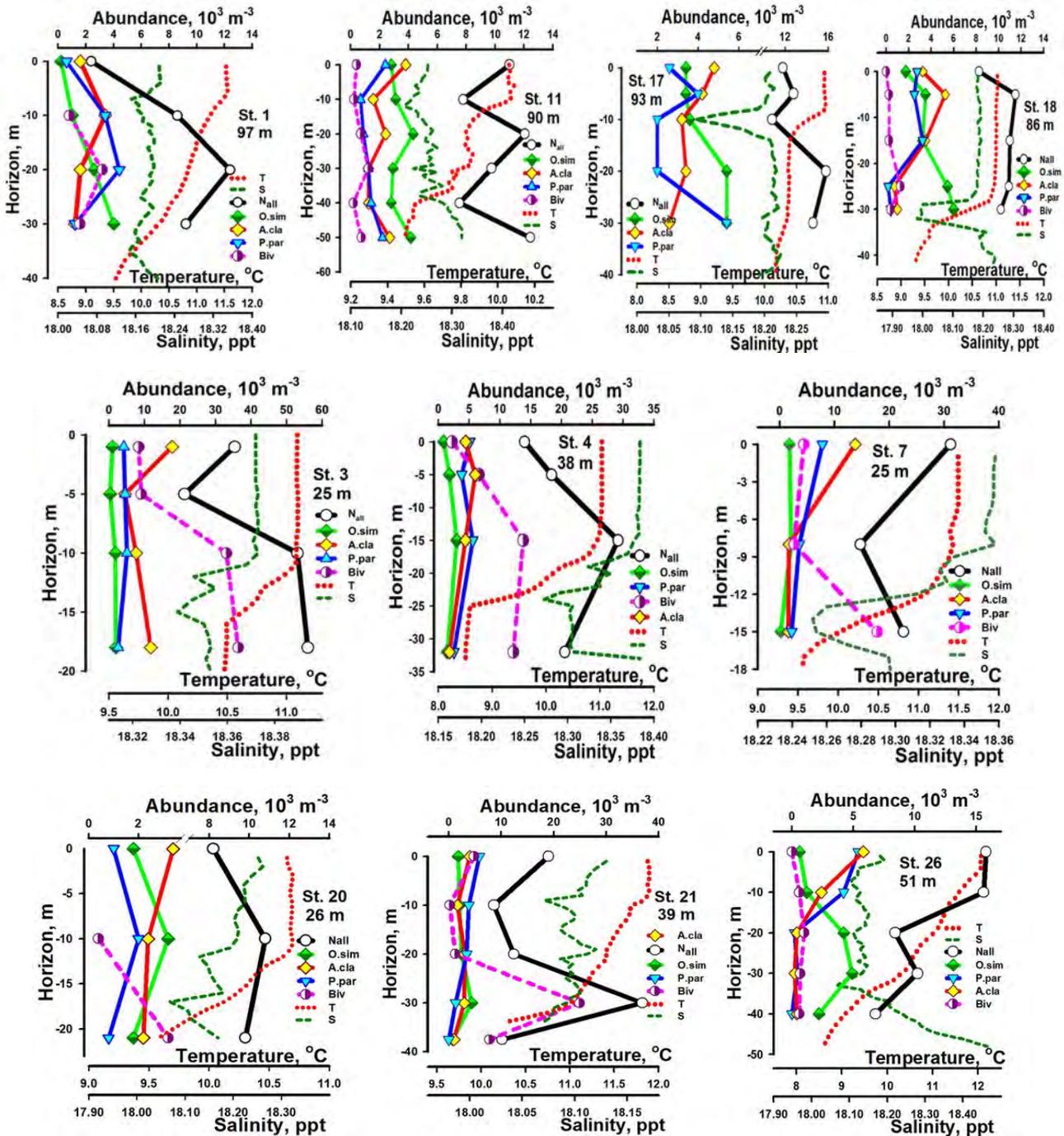
In 2016, average temperature of the surface layer of the water areas studied was +11.19 °C, and average salinity was 18.22 ‰. Vertical distribution of temperature and salinity in western shallow coastal regions (20–40 m) was relatively homogeneous in the upper 15-m mixed layer, with a subsequent gradual decline beneath it (Fig. 2). In response to this thermohaline structure, MM maximum was observed in the thermo- and halocline (stations 3 and 4) and contributed by bivalve larvae, predominantly. However, at st. 7, MM maximum was located in the upper mixed layer. This maximum was formed by *A. clausi*, while bivalve mollusc larvae were abundant in the thermocline.

As far as general trends of vertical distribution are concerned, the dominance of crustaceans (contributed up to 81 % to MM in the upper 5-m layer) was substituted by that of non-crustacean fraction, with the predomination of bivalve larvae. On species level, *A. clausi* dominated in the upper mixed layer, while *Paracalanus parvus* (Claus, 1863) and *Oithona similis* Claus, 1866 formed abundance maxima in deep layers.

In the southeastern coastal region, MM abundance reached 37 000 ind. $\cdot$ m<sup>-3</sup>. The thermocline and halocline were not pronounced in shallow waters, so MM abundance declined from the surface to the bottom (see Fig. 2, st. 26). Bivalve larvae were numerous near the bottom (st. 22), while copepods dominated in the upper and middle layers, especially on “deep” stations.

The thermohaline characteristics of the southern coastal region were different compared to those of western and eastern regions. At st. 1, 11, and 17, the low-saline lenses were traced at 7–12-m depth. In response to these lenses, MM abundance declined, especially for *Acartia* and *Paracalanus* species (Fig. 2, st. 11 and 17). Maximum MM abundance (15 000 ind. $\cdot$ m<sup>-3</sup>), contributed by *O. similis*, *P. parvus*, and *Pseudocalanus elongatus* (Brady, 1865), was observed at 30 and 50 m, while *A. clausi* was the most abundant in the upper mixed layer.

In 2016, no correlations in the distribution of total MM abundance, temperature, and salinity were found. However, the correlation between these parameters have persisted on species level. For instance, negative correlation with temperature was noticed in vertical distribution of *Oithona*, *Pseudocalanus*, and bivalve larvae abundance at st. 1, 17, and 26, while positive correlation was recorded for *Acartia* and *Paracalanus* abundance. At st. 11, abundance of *Oikopleura dioica* correlated positively with temperature and negatively with salinity (Table 2).



**Fig. 2.** Vertical distribution of water temperature (T), salinity (S), abundance of total metazoan microzooplankton ( $N_{all}$ ), *Oithona similis* (O. sim), *Acartia clausi* (A. cla), *Paracalanus parvus* (P. par), *Pseudocalanus elongatus* (P. el), Bivalvia veligers (Biv) in the western (top row), southern and southwestern (middle row), and southeastern (bottom row) coastal waters of Crimea in spring 2016

**Рис. 2.** Вертикальное распределение температуры воды (Т), солёности (S), численности общего метазойного микрозоопланктона ( $N_{all}$ ), *Oithona similis* (O. sim), *Acartia clausi* (A. cla), *Paracalanus parvus* (P. par), *Pseudocalanus elongatus* (P. el), велигеров Bivalvia (Biv) в водах западного (верхний ряд), южного и юго-западного (средний ряд) и юго-восточного (нижний ряд) побережий Крыма весной 2016 г.

**Table 2.** Correlation between metazoan microzooplankton abundance and temperature (T) and salinity (S) in the water column in spring 2016 and 2017**Таблица 2.** Корреляция между численностью метазойного микрозоопланктона и температурой (Т) и солёностью (S) в водном столбе весной 2016 и 2017 гг.

Station	Number of horizon	Correlation between total abundance and				Significant correlations on species level: <i>r</i> – <i>P</i>
		temperature		salinity		
		<i>C</i> <sub>corr</sub> , <i>r</i>	Significance level, <i>P</i>	<i>C</i> <sub>corr</sub> , <i>r</i>	Significance level, <i>P</i>	
2016						
1	4	–0.66	0.342	–0.45	0.550	<i>O. similis</i> – T: –0.996 – 0.004**
3	4	–0.61	0.388	–0.60	0.405	<i>P. parvus</i> – S: 0.95 – 0.048*
4	4	–0.03	0.968	–0.08	0.917	
7	3					
11	6	–0.16	0.761	0.45	0.377	<i>O. dioica</i> – T: 0.86 – 0.028* <i>O. dioica</i> – S: –0.92 – 0.010**
17	5	–0.74	0.156	0.69	0.193	<i>O. similis</i> – T: –0.96 – 0.01* <i>P. elongatus</i> – T: –0.93 – 0.023* Bivalvia – T: –0.997 – 0.0002*
18	5	0.02	0.979	–0.02	0.972	
20	3	–0.09	0.940	–0.62	0.574	
21	4	–0.04	0.946	0.17	0.782	Copepoda – T: 0.88 – 0.048* Copepoda – S: 0.92 – 0.028* <i>P. parvus</i> – T: 0.95 – 0.011* <i>A. clausi</i> – S: 0.95 – 0.015*
26	5	0.86	0.061	–0.25	0.681	<i>P. elongatus</i> – T: –0.89 – 0.043*
2017						
1	5	0.43	0.470	–0.77	0.129	<i>A. clausi</i> – T: 0.97 – 0.005* <i>P. elongatus</i> – T: –0.92 – 0.026*
3	4	–0.41	0.59	0.55	0.451	<i>P. elongatus</i> – S: 0.99 – 0.042*
5	7	0.31	0.493	–0.86	0.014*	Copepoda – S: –0.86 – 0.013* <i>P. parvus</i> – S: –0.98 – 0.016*
7	11	–0.12	0.78	–0.88	0.0041**	<i>O. similis</i> – T: 0.89 – 0.016* <i>P. elongatus</i> – T: –0.85 – 0.008** Copepoda – S: –0.88 – 0.004** <i>P. parvus</i> – S: –0.93 – 0.02*
11	6	0.99	0.001**	–0.90	0.039	Copepoda – T: 0.99 – 0.0009** Copepoda – S: –0.89 – 0.045* <i>A. clausi</i> – T: 0.99 – 0.0056** <i>A. clausi</i> – S: –0.97 – 0.028* <i>O. similis</i> – T: 0.93 – 0.021*
13	4	–0.78	0.217	0.75	0.252	
14	6	–0.64	0.171	0.42	0.404	<i>P. elongatus</i> – T: –0.98 – 3.3·10 <sup>4</sup> ** <i>P. elongatus</i> – S: 0.92 – 0.009**
15	5	–0.58	0.305	0.44	0.458	
16	5	0.51	0.376	–0.78	0.123	
18	5	–0.57	0.313	0.03	0.961	
20	4	0.76	0.241	0.08	0.916	<i>P. elongatus</i> – T: –0.99 – 0.011*

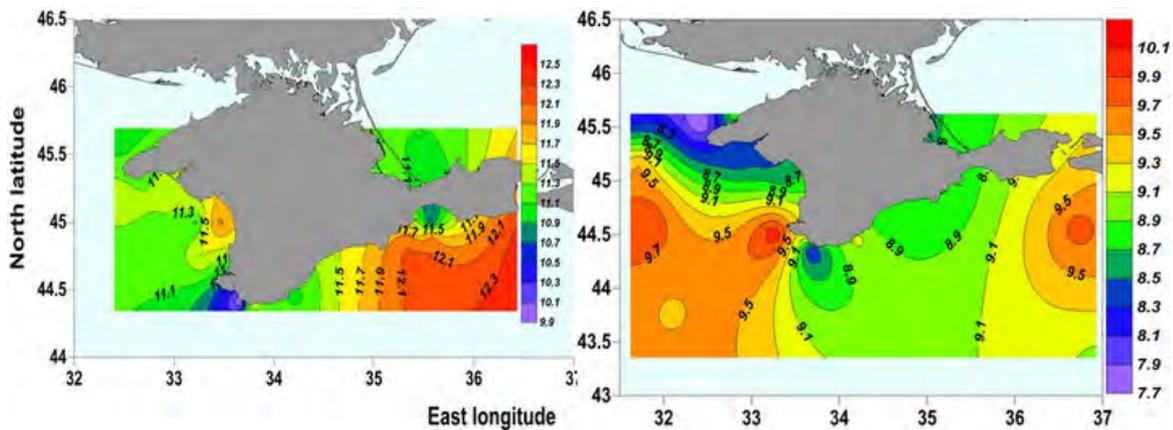
Continue on the next page...

Station	Number of horizon	Correlation between total abundance and				Significant correlations on species level: <i>r</i> – <i>P</i>
		temperature		salinity		
		<i>C</i> <sub>corr.</sub> , <i>r</i>	Significance level, <i>P</i>	<i>C</i> <sub>corr.</sub> , <i>r</i>	Significance level, <i>P</i>	
30	5	0.92	0.027*	–0.90	0.037*	Copepoda – T: 0.98 – 0.003* Copepoda – S: –0.98 – 0.004* <i>O. similis</i> – T: 0.90 – 0.037* <i>O. similis</i> – S: –0.92 – 0.027* <i>P. elongatus</i> – S: 0.89 – 0.041*
31	5	–0.07	0.906	–0.03	0.957	
33	4	0.90	0.097	–0.87	0.125	<i>A. clausi</i> – T: 0.96 – 0.045* <i>A. clausi</i> – S: –0.97 – 0.029* <i>P. elongatus</i> – T: –0.96 – 0.040* <i>P. elongatus</i> – S: 0.96 – 0.042*

**Note:** correlations are significant at  $P \leq 0.05$  (\*) and  $P \leq 0.01$  (\*\*).

**Примечание:** корреляции значимы при  $P \leq 0,05$  (\*) и  $P \leq 0,01$  (\*\*).

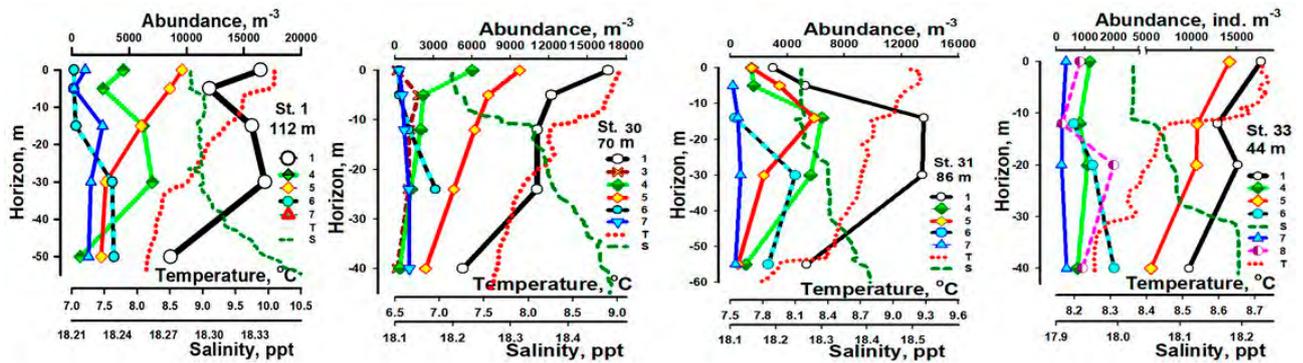
April 2017 in the Black Sea was characterized by the lowest monthly average water temperature over the last 10 years of meteorological observations ([WeatherArchive official site, 2020](#)). Our data is consistent with this: surface temperature averaged +9.21 °C; temperature in various water areas was 1.5–3 degrees lower than in 2016 (Fig. 3). Salinity of the surface layer was slightly higher than in 2016 and averaged 18.34 ‰.



**Fig. 3.** Temperature of the surface layer of Crimean Peninsula Black Sea waters in spring 2016 (left) and 2017 (right)

**Рис. 3.** Температура поверхностного слоя черноморских вод у Крымского полуострова весной 2016 г. (слева) и 2017 г. (справа)

Some examples of MM vertical distribution over three coastal regions are shown on Fig. 4. For interannual comparison, only matching stations were selected. In the southern region (in front of Sevastopol, st. 1), relatively invariant thermohaline structure of 110-m water column was observed over years. The upper mixed layer was confined by 5-m isobath, with a smooth temperature decline underneath it. Vertical distribution of MM abundance was similar to that in 2016. The subsurface total abundance maximum was located at 20–30 m. However, some differences persisted on species level. For instance, *A. clausi* abundance peak was observed on the surface in 2017, which was not the case a year earlier. Bivalve larvae were numerous in 2016, but their abundance was very low in 2017.



**Fig. 4.** Vertical distribution of water temperature (T), salinity (S), total abundance of metazoan microzooplankton (1) and non-crustacean plankton (3), abundance of copepods *O. similis* (4), *A. clausi* (5), *P. elongatus* (6), *P. parvus* (7), and *Bivalvia veligers* (8) in waters of the Sevastopol coastal zone (station 1), the southern (st. 30 and 31) and southeastern (st. 33) coast of Crimea in spring 2017

**Рис. 4.** Вертикальное распределение температуры воды (Т), солёности (S), общей численности метазойного микрозоопланктона (1) и нечленистого планктона (3), численности копепоид *O. similis* (4), *A. clausi* (5), *P. elongatus* (6), *P. parvus* (7) и велигеров *Bivalvia* (8) в водах севастопольского (станция 1), южного (ст. 30 и 31) и юго-восточного (ст. 33) побережий Крыма весной 2017 г.

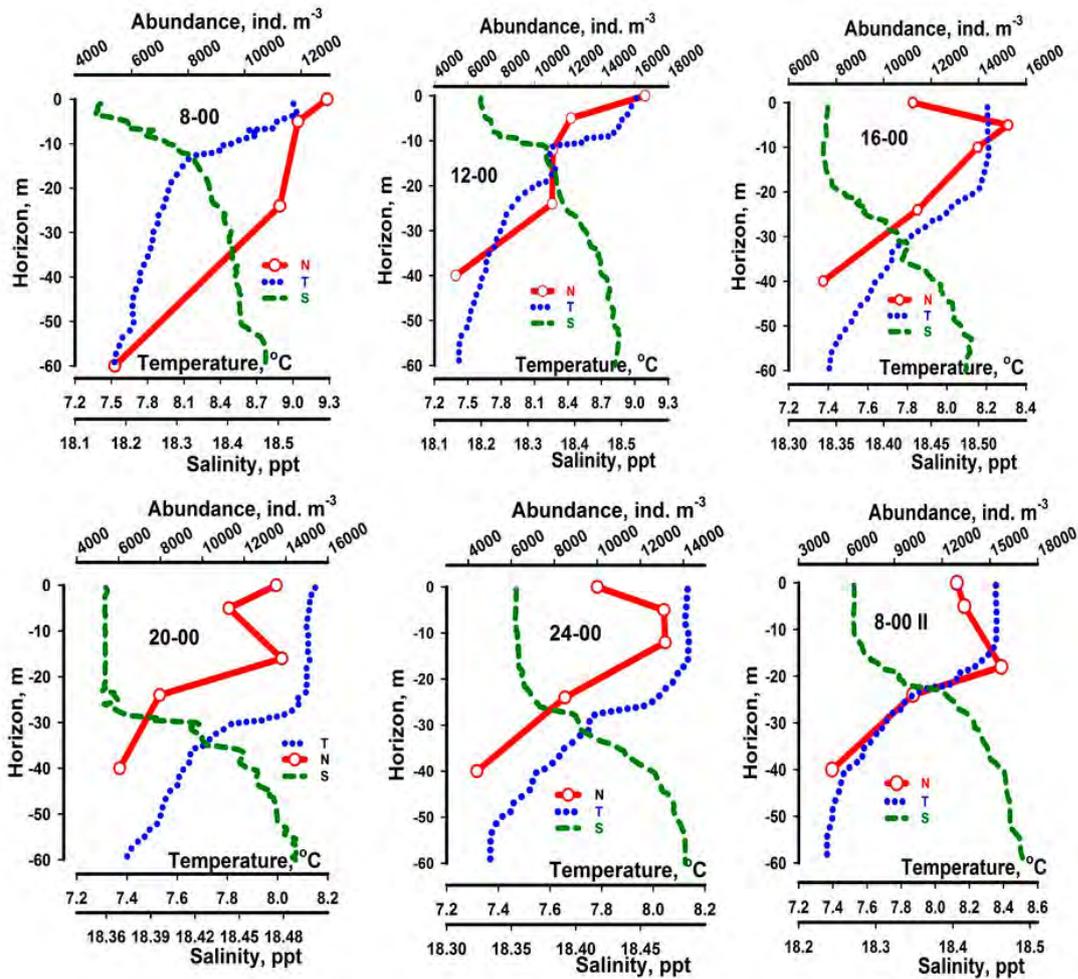
In the southern region (in front of the Laspi Bay) in 2016, total MM abundance maximum ( $16\,000\text{ ind.}\cdot\text{m}^{-3}$ ) was located under the thermocline (Fig. 2, st. 11 and 17), whereas in 2017, the maximum ( $14\,000\text{ ind.}\cdot\text{m}^{-3}$ ) was observed in the surface (Fig. 4, st. 30) or in 20–30-m upper part of the water column (Fig. 4, st. 31).

In the southeastern region (in front of Karadag), vertical distribution of MM abundance over two sampling years was similar for both near-shore and deeper stations. On species level, a more shoaled position of *O. similis* peaks was observed in 2017 compared to 2016.

In 2017, positive correlation between total MM abundance and temperature was observed at st. 11 and 30. Negative correlation between total MM abundance and salinity was registered at st. 5, 7, 11, and 30. If comparing all stations by species distribution, *O. similis* and *A. clausi* had positive correlation with temperature but negative with salinity. *P. parvus* abundance correlated negatively with salinity, whereas *P. elongatus* abundance correlated positively with salinity and negatively with temperature (see Table 2). Interestingly, *Oithona similis* had negative correlation with temperature in 2016, but positive one in 2017. Along with that, the subsurface abundance maximum of these species shoaled over two years.

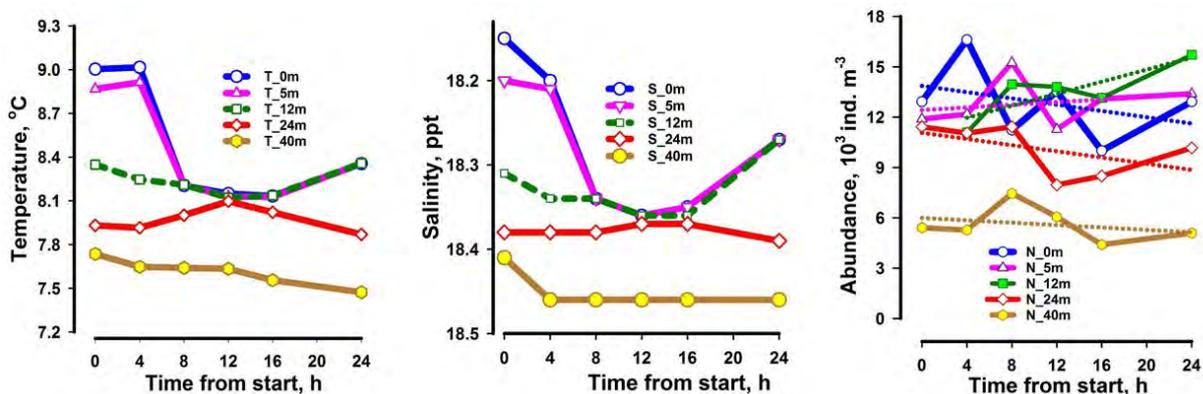
The daily time series experiment, carried out in the southern region (in front of the Laspi Bay), enabled a short-term interplay between MM abundance and thermohaline characteristics to be analyzed. In the morning (8:00–12:00 a. m.), the upper mixed layer was poorly developed, so temperature declined almost linearly over depth. MM abundance peak was located on the surface (Fig. 5). In the afternoon, an upper mixed layer of 15–25 m was formed. MM abundance responded to that by descending to the lower boundary of the mixed layer and formed the subsurface maximum there (Fig. 5). So, the monotonic declining trend of MM abundance has transformed into a nonlinear vertical distribution with multiple maxima and minima.

It should be emphasized that temperature changes observed were not mediated by solar insulation of the upper layer. These changes were associated with horizontal advection of waters, which was reflected in transformations of temperature and salinity temporal profiles in the upper horizons of the water column (Fig. 6). These transformations indicated the penetration of cold and saline deep waters: an indicative of coastal upwelling, mediated by regional winds (Repetin, 2012).



**Fig. 5.** Vertical distribution of temperature, salinity, and total metazoan microzooplankton abundance during the daily time series experiment at station 30 (Laspi Bay traverse, 30–31 March 2017)

**Рис. 5.** Вертикальное распределение температуры, солёности и общей численности метазойного микрозоопланктона в ходе суточного эксперимента на станции 30 (траверз бухты Ласпи, 30–31 марта 2017 г.)



**Fig. 6.** Daily dynamics of temperature, salinity, and total metazoan microzooplankton abundance on sampling depths (surface, 5, 12, 24, and 40 m) on Laspi Bay traverse

**Рис. 6.** Суточная динамика температуры, солёности и общей численности метазойного микрозоопланктона на отдельных горизонтах (поверхность, 5, 12, 24 и 40 м) на траверзе бухты Ласпи

During the time series experiment, the correlation between MM abundance and temperature was positive (0.7–0.9;  $P < 0.05$ ), while the correlation between MM abundance and salinity was negative.

On the one hand, this experiment confirmed the stability of the correlations between MM distribution and physical characteristics of the water column in the temporal aspect. On the other hand, this experiment revealed the importance of hydrodynamic factor, capable of modifying hydrological structure of the water column in a short period of time.

Total MM abundance during two spring researches (2016 and 2017) was contributed mainly by copepod naupliar stages and bivalve larvae. Gastropoda larvae, *O. dioica*, and Rotatoria and Polychaete larvae were much less abundant. As known, temperature is one of the most critical abiotic factors, influencing biological functions of organisms at all levels (Hochachka & Somero, 2002). With regard to this factor, Black Sea copepods were divided into three groups: the first one – preferring low temperature, the second one – preferring high temperature, and the third one – being tolerant to a wide range of temperature changes. High temperatures are preferred by *Acartia tonsa*, *Oithona davisae*, and *Centropages ponticus* Karavaev, 1894. The first two species were not observed in our samples, while the third one contributed 1.5 % to total MM abundance in 2016, but was almost absent in samples a year later. Cold-loving species were represented by *Oithona similis*, *Pseudocalanus elongatus*, and *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991. Species with a wide range of thermal tolerance were represented by *Acartia clausi* and *Paracalanus parvus*.

The cited diversity of thermal preferences explains low correlations between total MM abundance and temperature over stations sampled, since temperature preferences of cold-loving and more thermophilic species compensate each other. Another possible reason for the lack of correlations at some stations is the small number of horizons studied. Thus, all cases of statistically significant correlation between total abundance and temperature/salinity occurred at stations with a greater number of samples taken (horizons studied) (st. 5, 7, 11, and 30 in 2017).

On species level, certain correlations with temperature were observed. For instance, cold-loving *P. elongatus* has negatively correlated with temperature, while eurythermic *A. clausi* showed an opposite trend. Due to this, *Pseudocalanus* formed its maximum in deeper layers, while *Acartia* abundance maximum was observed on the surface.

Copepod fraction of MM showed different vertical patterns during summer and spring seasons. For instance, *O. similis* was completely absent in the surface waters at summer and lived mainly under the thermocline and in the bottom layers (Seregin & Popova, 2016b), whereas in mid-spring this species peaks were associated both with the lower horizons at +9.5...+10.3 °C and with the upper layers at +10.9...+11.0 °C (Seregin & Popova, 2019). Similar spring vs summer difference was observed in *P. elongatus* distribution, which preferred cold temperatures as well (Seregin & Popova, 2016b). *O. similis* summer pattern corresponds to the cold-loving status of this species, distributed over the World Ocean Arctic and temperate waters (Wend-Heckmann, 2013). For Black Sea waters, this species is a North Atlantic immigrant. *O. similis*, along with *C. euxinus* and *P. elongatus*, forms a deep-sea complex of cold-water copepods (Nikitin, 1926) and can be found year-round (Yildiz & Feyzioğlu, 2014). Adult forms and copepodites prefer summer layers with temperature about +8 °C (Kovalev, 1967). At lower temperatures in early spring, we registered further changes in vertical distribution of *O. similis* juvenile stages: an even more superficial distribution of this species abundance. As a result, there was a change in the sign of correlation with temperature from negative to positive, which suggests a corresponding change in species status (temporary) from cold-loving to somewhat more thermophilic. Such phenomena may reflect a shift in temperature optimum of a population (Verbitsky, 2012) and play the role of an adaptive reaction in conditions of seasonal changes in sea thermal characteristics. The mechanism of such reaction can be a fine-scale behavioral selection of preferable water characteristics by different zooplankton species and life stages (Trudnowska et al., 2015).

*A. clausi* was abundant in the upper mixed layer of the water column during both seasons. Despite the status of eurythermic, this species manifested itself rather as a warmth-loving species at spring temperatures. Therefore, correlation of *Acartia* with temperature was always positive. Along with *O. similis*, which has changed its temperature status, *A. clausi* was the most abundant species in 2017. So, these two species mediated a positive correlation of total MM with temperature.

**Conclusion.** Hydrological parameters of the environment (temperature and salinity) and species composition in specific habitats were the main drivers of vertical distribution of metazoan microzooplankton abundance. In addition, hydrodynamic processes (for instance, horizontal advection of waters) can significantly affect hydrological structure of the water column and MM distribution pattern.

The correlation between MM species abundance, temperature, and salinity was elucidated for most sampled stations during spring season. In particular, *A. clausi* abundance always correlated positively with temperature and negatively with salinity. This species manifested itself rather as a warmth-loving one at spring temperatures. A reversed correlation pattern was observed in *P. elongatus* abundance. On total MM abundance level, correlations with temperature and salinity were weak and observed in early spring in 2017; thus, the relationship between vertical distribution of MM abundance and temperature is more pronounced in cases of low temperature.

A change in the sign of correlation with temperature during spring season was determined for *O. similis*, an initially cold-loving species of Black Sea copepods. This manifested in a more superficial distribution of maximum abundance of this species at lower seasonal temperatures, which could reflect a shift in temperature optimum of species population and play the role of an adaptive reaction in conditions of seasonal changes in sea thermal characteristics.

#### Highlights:

1. Correlations with temperature were weak on total abundance level and were only observed in early spring period with lower temperatures.
2. On species level, correlation between abundance, temperature, and salinity was elucidated for most cases.
3. Different species exhibited different correlation with temperature: both positive (for instance, *Acartia clausi*) or negative (e. g., *Pseudocalanus elongatus*). Some cold-loving species (*Oithona similis*) exhibited the change in the sign of correlation with temperature during a subsequent seasonal warming.

*This work has been carried out within the framework of IBSS government research assignment "Functional, metabolic, and toxicological aspects of hydrobionts and their populations existence in biotopes with different physical and chemical regimes" (No. AAAA-A18-118021490093-4).*

**Acknowledgement.** Taxonomic processing of samples by E. V. Popova (IBSS) is greatly appreciated. The author thanks two anonymous reviewers for the comments and suggestions, which helped to improve this manuscript.

## REFERENCES

1. Delalo E. P., Baldina E. P., Bileva O. K. Sezonnye izmeneniya raspredeleniya zooplanktona v zapadnoi polovine Chernogo morya v 1957 g. In: *Issledovaniya planktona Chernogo i Azovskogo morei*. Kiev : Naukova dumka, 1965, pp. 92–101. (in Russ.)
2. Denda A., Mohn C., Wehrmann H., Christiansen B. Microzooplankton and meroplanktonic larvae at two seamounts in the subtropical and tropical NE Atlantic. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2017, vol. 97, no. 1, pp. 1–27. <https://doi.org/10.1017/S0025315415002192>
3. Gubanov A. D. Occurrence of *Acartia tonsa* Dana in the Black Sea. Was it introduced from the Mediterranean? *Mediterranean Marine Science*, 2000, vol. 1, no. 1, pp. 105–109. <https://doi.org/10.12681/mms.281>
4. *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei* : v 3 t. Vol. 2. *Svobodnozhivushchie*

- bespozvonochnye. Rakoobraznye*. Kiev : Naukova dumka, 1969, 536 p. (in Russ.)
5. *ICES Zooplankton Methodology Manual* / P. Harris, P. H. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal, M. Huntley (Eds). Bodmin ; Cornwall : Academic Press, 2000, 684 p.
  6. Hochachka P. W., Somero G. N. *Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution*. New York : Oxford University Press, 2002, 466 p.
  7. Klimova T. N., Vdodovich I. V. Chislennost', vidovoe raznoobrazie ikhtioplanktona i osobennosti pitaniya lichinok ryb v pribrezhnoi akvatorii Yugo-Zapadnogo Kryma v 2000–2009 gg. In: *Biological Resources of the Black Sea and Sea of Azov* / V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaia, G. E. Shulman, Yu. A. Zagorodnyaya (Eds). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, pt. 5, pp. 101–116. (in Russ.)
  8. Kovalev A. V. The size composition of planktonic Copepoda at different depths of the Black Sea. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1967, vol. 3, pp. 74–77. (in Russ.)
  9. Kovalev A. V. Instruments and method for total registration of sea micro- and mesozooplankton. *Ekologiya morya*, 1980, iss. 3, pp. 61–64. (in Russ.)
  10. Kršinić F., Grbec B. Spatial distribution of copepod abundance in the epipelagic layer of the south Adriatic Sea. *Acta Adriatica*, 2012, vol. 53, no. 1, pp. 57–70. <https://hrcak.srce.hr/89747>
  11. Lagadeuc Y., Boute M., Dodson J. J. Effect of vertical mixing on the vertical distribution of copepods in coastal waters. *Journal of Plankton Research*, 1997, vol. 19, iss. 9, pp. 1183–1204. <https://doi.org/10.1093/plankt/19.9.1183>
  12. Landaeta M. F., Martínez R. A., Bustos C. A., Castro L. R. Distribution of microplankton and fish larvae related to sharp clines in a Patagonian fjord. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 2013, vol. 48, no. 2, pp. 401–407. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572013000200020>
  13. Lougee L. A., Bollens S. M., Aven S. R. The effects of haloclines on the vertical distribution and migration of zooplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2002, vol. 278, iss. 2, pp. 111–134. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00326-X](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00326-X)
  14. Marcus N. H., Lutz R. V. Effects of anoxia on the viability of subitaneous eggs of planktonic copepods. *Marine Biology*, 1994, vol. 121, iss. 1, pp. 83–87. <https://doi.org/10.1007/bf00349476>
  15. Nikitin V. N. La distribution verticale du plancton dans la mer Noire. I. Copepoda et Cladocera. *Trudy Osoboi zoologicheskoi laboratorii i Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1926, ser. 2, no. 5–10, pp. 93–140. (in Russ. ; resume in Fr.)
  16. Paffenhöfer G. A., Stearns D. E. Why is *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) restricted to nearshore environments? *Marine Ecology Progress Series*, 1988, vol. 42, pp. 33–38.
  17. Pavlovskaya T. V. Raspredelenie mikrozooplanktona v pribrezhnykh vodakh Chernogo morya. *Biologiya morya*, 1976, iss. 36, pp. 75–83. (in Russ.)
  18. Peck N., Peters J., Diekmann R., Laakmann S., Renz J. Interactive effects of temperature and salinity on population dynamics of the calanoid copepod *Acartia tonsa*. *Journal of Plankton Research*, 2015, vol. 37, iss. 1, pp. 197–210. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbu093>
  19. Petipa T. S., Sazhina L. I., Delalo E. P. Vertikal'noe raspredelenie zooplanktona v Chernom more. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1963, vol. 16, pp. 119–137. (in Russ.)
  20. Repetin L. N. Spatial and temporal variability of temperature regime in the Black Sea coastal zone. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*, 2012, iss. 26, vol. 1, pp. 99–116. (in Russ.)
  21. Sazhina L. I. *Naupliussy massovykh vidov pelagicheskikh copepod Mirovogo okeana*. Kiev : Naukova dumka, 1985, 238 p. (in Russ.)
  22. Seregin S. A., Popova E. V. Bacterioplankton and metazoan microzooplankton in the Black Sea waters near Crimea coast in summer 2010. *Morskoi ekologicheskii zhurnal*, 2012, vol. 11, no. 2, pp. 65–74. (in Russ.)
  23. Seregin S. A., Popova E. V. Long-term dynamics of the copepod invader *Oithona davisae* in coastal waters of the Black Sea. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2016a, vol. 7, iss. 4, pp. 374–382. <https://doi.org/10.1134/S207511171604007X>
  24. Seregin S. A., Popova E. V. Species composition and abundance of metazoan microzooplankton in the northeastern part of the Black Sea in summer 2013. *Morskoi biologicheskii zhurnal*, 2016b, vol. 1, no. 3, pp. 35–41. (in Russ.). <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.3.06>
  25. Seregin S. A., Popova E. V. Metazoan microzooplankton in the Crimean coastal waters

- of the Black and Azov seas in spring: Composition, abundance and spatial distribution. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 2019, vol. 12, no. 2, pp. 130–146. (in Russ.). <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0286>
26. Shmeleva A. A., Zaika V. E. Vertikal'noe raspredelenie kopepodnykh stadii veslonogikh rachkov Adriaticeskogo morya. *Okeanologiya*, 1973, vol. 13, iss. 5, pp. 872–876. (in Russ.)
27. Takahashi T., Uchiyama I. Seasonal changes in the density and vertical distribution of nauplii, copepodites and adults of the genera *Oithona* and *Oncaea* (Copepoda) in the surface water of Toyama Bay, southern Sea of Japan. *Plankton and Benthos Research*, 2008, vol. 3, iss. 3, pp. 143–151. <https://doi.org/10.3800/pbr.3.143>
28. Tester P. A., Turner J. T. Why is *Acartia tonsa* restricted to estuarine habitats? *Bulletin of the Plankton Society of Japan*, 1991, spec. iss., pp. 603–611.
29. Trudnowska E., Sagan S., Kwasniewski S., Darecki M., Blachowiak-Samolyk K. Fine-scale zooplankton vertical distribution in relation to hydrographic and optical characteristics of the surface waters on the Arctic shelf. *Journal of Plankton Research*, 2015, vol. 37, iss. 1, pp. 120–133. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbu087>
30. Ueda H. Small-scale ontogenetic and diel vertical distributions of neritic copepods in Maizuru Bay, Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 1987, vol. 35, pp. 65–73. <https://doi.org/10.3354/meps035065>
31. Urbakh V. Yu. *Statistical Analysis in Biological and Medical Research*. Moscow : Medicine, 1975, 296 p. (in Russ.)
32. Uye Sh., Sano K. Seasonal reproductive biology of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet. *Marine Ecology Progress Series*, 1995, vol. 118, pp. 121–128. <https://doi.org/10.3354/meps118121>
33. Verbitsky V. B. *Temperature Optimum, Preference and Thermal Tolerance of Freshwater Crustaceans (Cladocera, Isopoda, Amphipoda)* : avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk : 03.02.08. Borok, 2012, 49 p. (in Russ.)
34. Vinogradov M. E., Flint M. V., Nikolaeva G. G. Vertikal'noe raspredelenie mezoplanktona v otkrytykh raionakh Chernogo morya v vesennii sezon. In: *Sovremennoe sostoyanie ekosistemy Chernogo morya* / M. E. Vinogradov (Ed.). Moscow : Nauka, 1987, pp. 144–162. (in Russ.)
35. *WeatherArchive = Istoriya pogody* : official site. 2020. URL: <http://weatherarchive.ru> [accessed: 09.09.2020]. (in Russ.)
36. Wend-Heckmann B. *Oithona similis* (Copepoda: Cyclopoida) – A cosmopolitan species? [dissertation] / Universität Bremen ; Alfred-Wegener-Institute für Polar- und Meeresforschung in der Helmholtz-Gemeinschaft. Bremen, 2013, 170 p.
37. Yildiz İ., Feyzioğlu A. M. Biological diversity and seasonal variation of mesozooplankton in the southeastern Black Sea coastal ecosystem. *Turkish Journal of Zoology*, 2014, vol. 38, pp. 179–190. <https://doi.org/10.3906/zoo-1304-32>
38. Zaika V. E., Moryakova V. K., Ostrovskaya N. A., Tsalkina A. V. *Raspredelenie morskogo mikrozooplanktona*. Kiev : Naukova dumka, 1976, 92 p. (in Russ.)
39. Zarembo M. B. Zooplankton of the south-eastern part of the Kerch Peninsula in the summer and autumn seasons of 2015. *Trudy YugNIRO*, 2017, vol. 54, pp. 77–81. (in Russ.)

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МЕТАЗОЙНОГО МИКРОЗООПЛАНКТОНА В ЧЁРНОМ МОРЕ В ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД

С. А. Серегин

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей  
имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Российская Федерация  
E-mail: [serg-seryogin@yandex.ru](mailto:serg-seryogin@yandex.ru)

По материалу, полученному в 84-м и 93-м рейсах НИС «Профессор Водяницкий», проанализировано вертикальное распределение микропланктонной фракции метазоопланктона (ММ) в Чёрном море в весенний период. Суммарно обследовано 27 станций как в прибрежной,

так и в глубоководной частях моря. Пробы воды для учёта численности ММ объёмом 4–6 л отбирали 10-литровыми батометрами зондов Mark-III Neil Brown или Sea Bird 911 (США) с 4–11 горизонтов водного столба. Полученные пробы концентрировали при помощи воронок обратной фильтрации и планктонного сита с размером пор 10 мкм. Количественный и систематический анализ всех проб проводили тотально в камере Богорова при помощи стереомикроскопа МБС-9. Основными факторами, определяющими характер распределения, являлись видовой состав ММ, физическая структура водного столба, а также гидродинамические процессы, воздействующие на его стабильность/неустойчивость. Наиболее многочисленными систематическими группами в «весеннем» ММ были науплиусы черноморских Copepoda и велигеры *Bivalvia*. Велигеры моллюсков обуславливали максимумы численности в нижних слоях мелководных местообитаний; над большими глубинами в составе ММ преобладали копеподы, определявшие пики общей численности в верхних и средних слоях воды. Суточный эксперимент по выявлению динамики вертикального распределения ММ показал существенное влияние на него адвективных гидродинамических процессов, воздействующих на физическую структуру водного столба. Для отдельных видов ММ в большинстве случаев выявлена корреляция их распределения с вертикальными профилями температуры и солёности, что редко проявлялось на уровне общей численности ММ. Сравнение двух весенних сезонов (2016 и 2017) показало, что связь вертикального распределения ММ и температуры проявлялась сильнее при более низких её значениях в море. Для исходно холоднолюбивого вида черноморских копепод, *Oithona similis*, обнаружена смена знака корреляции с температурой воды в процессе сезонного её изменения. В результате зарегистрировано более поверхностное распределение основных максимумов численности в более холодных условиях, что могло отражать изменение температурного оптимума вида и играть роль адаптивной реакции популяции при сезонных изменениях термальных характеристик моря.

**Ключевые слова:** метазойный микрозоопланктон, обилие и видовой состав, вертикальное распределение, корреляция с температурой и солёностью, Чёрное море

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

**К ЮБИЛЕЮ ДОКТОРА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК  
НЕЛЛИ ГРИГОРЬЕВНЫ СЕРГЕЕВОЙ**



20 ноября 2020 г. отметила юбилей Нелли Григорьевна Сергеева, доктор биологических наук, главный научный сотрудник ФИЦ ИнБЮМ.

Нелли Григорьевна родилась в г. Ашхабаде (Туркм. ССР). Окончила школу в г. Алма-Ате (Каз. ССР), затем обучалась на биолого-почвенном факультете Казахского государственного университета имени С. М. Кирова (ныне — Казахский национальный университет имени аль-Фараби), причём на последних курсах проходила курсовую и преддипломную практику в отделе бентоса ИнБЮМ АН СССР под руководством к. б. н. Марты Ивановны Киселёвой и к. б. н. Ираиды Ивановны Грезе. Н. Г. Сергеева получила диплом по специальности «биолог, гидробиолог-ихтиолог» и была распределена на работу в Казахский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства (г. Балхаш). Там она участвовала в работах по оценке воздействия стоков Балхашского горно-обогатительного комби-

ната на развитие и распределение планктона и бентоса в озере Балхаш, изучала формирование бентоса как кормовой базы ценных промысловых видов рыб Шардаринского водохранилища, искусственно созданного в 1966 г. на реке Сырдарья.

С 1968 по 1972 г. Нелли Григорьевна проходила обучение в аспирантуре ИнБЮМ по специальности «гидробиология» под руководством директора института чл.-корр. АН СССР В. А. Водяницкого. После успешного окончания аспирантуры Н. Г. Сергеева была принята на работу в отдел бентоса ИнБЮМ, где в 1974 г. защитила кандидатскую диссертацию «Фауна и некоторые вопросы экологии свободноживущих нематод Чёрного моря». Дальнейший научный поиск ответов на вопросы о разнообразии и свойствах жизни в Чёрном море привёл Нелли Григорьевну к получению огромного массива новых данных и к защите в 2000 г., при консультативной помощи чл.-корр. НАН Украины В. Е. Заики, докторской диссертации «Зональное распределение мейобентоса и его важнейшего компонента — свободноживущих нематод в Чёрном море». В этой работе ею было описано 4 рода и 27 новых видов свободноживущих нематод; 30 видов и 28 родов нематод указаны для Чёрного моря впервые.



Нелли Григорьевна Сергеева  
и Ирина Ивановна Якушева,  
г. Барселона (1974)



Участники 102-го рейса НИС «Академик Ковалевский» под руководством Н. Г. Сергеевой

Бесконечно влюблённая в науку, Н. Г. Сергеева постоянно расширяет сферу своих интересов. Она исследует таксономию и экологию различных групп морской мейофауны, их значение для биоиндикации, структуру мейобентоса и его роль в донных экосистемах. Ею выполнена инвентаризация состава мейобентоса (более 500 видов) Чёрного моря. Особый интерес она проявила к исследованию специфических черноморских бентосных сообществ, формирующихся в экстремальных условиях (гипоксия, аноксия, сероводородное и антропогенное загрязнение, биотопы струйных метановых газовыделений). Внимательная и скрупулёзная, она обнаружила на глубинах бескислородной зоны Чёрного моря, ранее считавшихся безжизненными (кроме бактериальной флоры) в связи с сероводородным заражением, неизвестных науке живых одноклеточных (инфузории, мягкораковинные фораминиферы, громииды) и многоклеточных организмов (коловратки, нематоды, олигохеты, полихеты, тардиграды), а также неизвестный для Чёрного моря вид и род гастротрих. Живые экземпляры *Cladocera*, поднятые с глубин 1900 и 2140 м, ею описаны как новые для науки род *Pseudopenilia* Sergeeva, 2004 и вид *P. bathyalis* Sergeeva, 2004; в соавторстве с д. б. н. Н. М. Коровчинским обосновано новое для науки семейство *Pseudopenilidae* Korovchinsky & Sergeeva, 2008 в отряде Stenopoda (Crustacea). Специфические представители эпибионтных инфузорий на олигохетах и гарпактикоидах, обитающих в зоне перманентно аноксичных и сероводородных условий Чёрного моря (глубина свыше 250 м), обнаружены Нелли Григорьевной в ходе исследований в экспедиции НИС Maria S. Merian (Германия). В дальнейшем они были идентифицированы д. б. н., проф. И. В. Довгалем как три вида из подкласса Peritrichia и класса Suctorea. Прямые микроскопические наблюдения за активными инфузориями в сероводородной среде свидетельствуют о жизнедеятельности бентосных инфузорий и их многоклеточных хозяев в этих экстремальных условиях.

Исследованиями Н. Г. Сергеевой расширен список фаунистических групп бентоса в Чёрном море. Ею впервые в составе донных сообществ Чёрного моря открыты громииды (*Gromiida*) и мягкораковинные фораминиферы (*Allogromiida*), описано их распространение. По результатам этих исследований совместно с О. В. Анисеевой издана монография с описанием 13 валидных видов и более чем 90 неизвестных морфовидов (*incertae sedis*), обитающих в Чёрном море (<https://doi.org/10.21072/978-5-907118-84-3>). К настоящему времени в рамках этой группы ею с соавторами описано 3 рода и 7 новых видов аллогромиид; 13 видов



Н. Г. Сергеева среди участников 53-го рейса НИС «Профессор Водяницкий» (1999)

и 8 родов указаны для Чёрного моря впервые. Совместно с Т. Н. Ревковой продолжается изучение новых для науки и Чёрного моря видов свободноживущих нематод: по мнению Нелли Григорьевны, не менее 250 видов этой группы нуждаются в уточнении систематического статуса. Результатом внимания Н. Г. Сергеевой и её ученицы Х. О. Харкевич к малоизученной группе тихоходок (*Tardigrada*) стало обнаружение в районе пролива Босфор двух новых для Чёрного моря видов.

Значительный вклад Нелли Григорьевны в развитие концепции вертикальной зональности жизни в Чёрном море. На основании новых данных о разнообразии и батиметрическом распределении донной фауны в Чёрном море Н. Г. Сергеевой выделены два пояса черноморской бентали. Первый — от уреза воды до 120–150 м — населён организмами макро-, мейо- и микробентоса, второй — от 120–150 м до максимальных глубин — зона обитания организмов мейо- и микробентоса. Этим ею фактически создано новое научное направление в исследованиях бентоса глубоководных периазойных зон Чёрного моря. По мнению Нелли Григорьевны, изучение различных морфотипов донных организмов, распространённых в донных осадках предельных глубин материкового склона и котловины Чёрного моря, может оказаться полезным для понимания процессов современной седиментации и расшифровки палеоклиматических изменений.

Н. Г. Сергеева — участник 17 морских экспедиций, в том числе международных. В качестве гидронавта-исследователя она погружалась до глубины 110 м на подводном аппарате «Бентос-300» у берегов Кавказа и Крыма. Выступала в качестве координатора, руководителя и ответственного исполнителя ряда международных (*HERMES*, *HYPOX*, *CoCoNet*, *PERSEUS*, *TUBITAK-NASU*, *EPA USA-STCU*) и национальных проектов, а также грантов РФФИ. Она является автором более чем 200 научных работ, в том числе разделов в девяти коллективных отечественных и зарубежных монографиях. Результаты её исследований широко цитируют в своих трудах учёные всего мира. Зоологи отметили вклад Нелли Григорьевны в таксономию, назвав в её честь два новых вида свободноживущих нематод, *Leptolaimus sergeevae* (Ürkmez & Brennan, 2013) Holovachov & Boström, 2013 и *Microlaimus sergeevae* Revkova, 2020, а также род и вид мягкоразветвленных фораминифер, *Nellya* Gooday, Anikeeva & Pawlowski, 2011 и *Nellya rugosa* Gooday, Anikeeva & Pawlowski, 2011.

Интенсивную научную работу Н. Г. Сергеева успешно сочетает с организационной: она была секретарём и членом спецсовета по защитах кандидатских и докторских диссертаций; возглавляла с 2000 по 2013 г. отдел экосистем шельфа ИнБЮМ; участвовала в деятельности экзаменационных комиссий; руководила работой аспирантов и соискателей; была в 2017–2018 гг. советником при дирекции ИнБЮМ. За многолетний плодотворный труд и значительный вклад в развитие отечественной науки в области морской гидробиологии Нелли Григорьевна в 2019 г. была представлена на городской Доске почёта, а в 2020 г. — награждена Почётной грамотой Российской академии наук.



Участники празднования юбилея отдела экосистем шельфа ИнБЮМ (2006)

Н. Г. Сергеева колоссально работоспособна, она всегда берётся за любое интересное ей новое дело и старается увлечь своим примером окружающих. К ней, обладающей огромным опытом и научной интуицией, часто обращаются за консультациями и с предложениями о совместных исследованиях коллеги-бентологи. Вся её жизнь посвящена любимому делу — науке. В свободное от работы время она любит путешествовать, увлекается классической музыкой, живописью, театральным искусством. Для семьи она любящая мама и заботливая бабушка.

От всей души поздравляем Нелли Григорьевну с юбилеем! Желаем новых научных открытий и побед, достойных учеников, счастья, здоровья и семейного благополучия.

*Коллектив отдела экологии бентоса ФИЦ ИнБЮМ*

### **TO THE JUBILEE OF D. SC. NELLI SERGEEVA**

In November 2020, IBSS chief researcher, D. Sc. Nelli Sergeeva celebrates her jubilee. She is the world-famous expert in meiobenthology, the author of more than 200 publications, and the co-author of 9 monographs.

**ПАМЯТИ ВАЛЕРИЯ НИКОЛАЕВИЧА ЕРЕМЕЕВА  
(12.01.1942 – 31.10.2020)**



31 октября 2020 г. ушёл из жизни академик Валерий Николаевич Еремеев, возглавлявший ИнБЮМ в 1999–2015 гг.

Валерий Николаевич родился 12 января 1942 г. в Саратове, куда с началом Великой Отечественной войны были эвакуированы его родители. Его послевоенные детские годы прошли в Ростове-на-Дону. Родители привили В. Н. Еремееву вкус к искусству, культуре и свободе творческих проявлений, но соблюдение законов он считал незыблемой обязанностью, во многом благодаря матери, Калерии Даниловне, впоследствии заслуженному юристу Российской Федерации. Там же, в Ростове-на-Дону, он получил высшее образование, окончив государственный университет по специальности «физика атомного ядра».

Распределение привело Валерия Николаевича в Севастополь. Здесь он начал работать в Морском гидрофизическом институте (МГИ), затем отслужил срочную службу матросом Краснознамённого Черноморского флота и вернулся к научной деятельности, поступив в 1968 г. в аспирантуру при МГИ по специальности «физика моря». Шесть лет упорного труда над диссертацией «Особенности прецизионного масс-спектрометрического изотопного анализа кислорода воды и некоторые вопросы распределения  $^{18}\text{O}$  в водах Атлантического океана» завершились её успешной защитой в Институте океанологии имени П. П. Ширшова.

В 1975 г. В. Н. Еремеева назначили учёным секретарем МГИ. Молодой, по советским академическим меркам (тогда ему было 33 года), учёный секретарь крупного НИИ, он оставался собственно учёным и занимался тем, о чём мечтал, — океанологическими исследованиями, благо советская океанология предоставляла возможность работать на специализированных научных судах в самых разных районах Мирового океана. Валерий Николаевич был руководителем и участником экспедиций в Атлантический, Индийский и Тихий океаны и посетил множество стран. Шри-Ланка и Сейшелы, Индия, Сингапур, Египет и Турция, Коста-Рика и Бразилия, Испания, Италия, Югославия, Марокко и Гвинейская Республика — на карте мира становилось всё больше мест, где научное любопытство В. Н. Еремеева находило подходящие для исследования объекты. Гидрохимия, геохимия океана, гидрофизика, экология моря и научное приборостроение обогатились благодаря его усилиям новыми данными.

С 1982 по 1992 г. он руководил Советско-Гвинейской программой исследований в области океанографии, гелиофизики и испытания конструкционных материалов в условиях тропического климата, работая в построенном Советским Союзом крупном научно-исследовательском центре

CERESCOR (Conakry Rogbanè). В 1988 г. Валерий Николаевич получил за эту деятельность награду Гвинейской Республики — почётную грамоту Секретариата по научным исследованиям и образованию. Позднее он говорил, что время работы в Гвинее было одним из самых счастливых в его жизни, а трепетное отношение к Африке сохранилось навсегда.

С 1982 по 1992 г. В. Н. Еремеев был членом научного совета Государственного комитета по науке и технике СССР по проблеме «Изучение морей и океанов». В 1982 г. за достигнутые успехи и внедрение научных разработок в практику он был награждён грамотой Президиума Верховного Совета Украинской ССР, а в 1983 г. — избран действительным членом Географического общества Украины.

Ещё пять лет (1980–1985) в должности заместителя директора МГИ по научной работе — и в 43 года Валерий Николаевич становится во главе института, не прекращая заниматься научными изысканиями. Спустя три года он обобщил накопленные данные, защитив в Институте геофизики АН СССР докторскую диссертацию «Океанографические трассеры: моделирование динамики, параметризация переноса, практические приложения» по специальности «геофизика — физика моря». В 1989 г. Академия наук Украины отметила полученные под руководством В. Н. Еремеева результаты исследования механизмов переноса веществ и физико-химического фракционирования примесей в водах Атлантического океана и Чёрного моря и на границах морской среды с атмосферой и дном премией имени академика В. И. Вернадского в области геологии, геохимии, геофизики и гидрохимии.

В 1991 г. решением Высшей аттестационной комиссии при Совете Министров СССР В. Н. Еремееву было присвоено учёное звание профессора. К концу года разрушение СССР завершилось, советский народ разбрёлся по независимым государствам. Начался новый этап в жизни Валерия Николаевича.

В 1992 г. он стал научным руководителем Государственной научно-технической программы исследования и использования Мирового океана в интересах науки, народного хозяйства и обороны Украины, а также Национальной программы исследования и использования ресурсов Азово-Черноморского бассейна. В этом же году Академия технологических наук Украины избрала его академиком по специальности «геотехнология», а Национальная академия наук Украины — членом-корреспондентом по специальности «химическая океанография». Кроме того, он на три года стал вице-президентом Международной комиссии по изучению Средиземного моря. В 1997 г. Валерий Николаевич был избран академиком НАН Украины по специальности «океанология».

С 1999 г. В. Н. Еремеев возглавлял созданный по его инициативе Океанологический центр НАН Украины. Задачами Центра были определены создание благоприятных условий для развития фундаментальной и прикладной океанологической науки, а также разработка единой концепции рационального морского природопользования и использования научно-технического потенциала институтов морского профиля и технических средств контроля за состоянием морской среды.

Казалось бы, блестящая карьера и ясные перспективы. Но в этот момент президент Национальной академии наук Украины Борис Евгеньевич Патон настоятельно просит Валерия Николаевича выступить в качестве кризисного менеджера, как сказали бы сейчас, и временно принять руководство переживавшим тяжёлые времена Институтом биологии южных морей имени А. О. Ковалевского.

Решением Президиума НАН Украины 08 декабря 1999 г. на В. Н. Еремеева были возложены обязанности директора ИнБЮМ (временно, на период до проведения в институте выборов). В январе 2000 г. выборы были объявлены, и кандидатов на пост директора коллектив ИнБЮМ выдвинул аж семерых, причём Валерия Николаевича среди них не было.

С пониманием того, что явного лидера нет и вероятность получения любым из кандидатов необходимой половины голосов научного коллектива минимальна, в марте Президиум НАН Украины постановил отложить выборы на год — с дипломатичной формулировкой «Исходя из необходимости избежать осложнения ситуации в коллективе института и с целью упрощения его руководства». По мнению Б. Е. Патона, разгрести ворох накопившихся в институте проблем было под силу только одному из десятки лучших директоров институтов в системе НАН Украины — В. Н. Еремееву. Отказаться от такого назначения было вряд ли возможно. Валерия Николаевича снова прикомандировали к ИнБЮМ для исполнения обязанностей директора. Кто знает, мелькала ли тогда у него мысль, что мало что в жизни бывает более постоянным, чем временное?

Принимаемое «хозяйство» находилось в далеко не лучшем состоянии. Коллектив лихорадило. Институт со скрипом выплачивал сотрудникам заработную плату за неполную рабочую неделю (на большее денег не было). Возможностей собирать материал для исследований оставалось крайне мало: отданное в аренду научно-исследовательское судно «Профессор Водяницкий» возило челноков в Стамбул, а научные сотрудники подрабатывали на его погрузке-разгрузке и ходили в рейсы как обслуживающий персонал. Неудивительно, что защиты диссертаций случались раз в несколько лет. На содержание обитателей Аквариума денег не хватало, и он тоже был отдан в долгосрочную аренду. Кроме того, в аренде были эллинговые корпуса, построенные на излёте советской власти для судов малого флота; там размещались «Константиновские сауны». Научное судно «Академик Ковалевский» было продано в Турцию в надежде потратить деньги на погашение долгов по заработной плате. В день, когда новый директор впервые пришёл в институт, на доске объявлений всё ещё висели сообщения о грядущей продаже, в счёт погашения долгов, остатков движимого имущества ИнБЮМ — ялика и фелюги, небольших судов советской постройки.

В. Н. Еремееву удалось быстро добиться увеличения бюджетного финансирования ИнБЮМ, и вскоре после его назначения дирекция занялась давно забытым в круговерти перестроечных лет делом — планированием экспедиционных исследований института в рамках будущей Морской программы НАН Украины. С этого времени ни одно заседание учёного совета ИнБЮМ не проходило без научного доклада: именно в коллективном обсуждении результатов научных работ сотрудников Валерий Николаевич видел важнейший фактор поддержки и планирования исследований. В последующие годы институт участвовал в различных академических программах Отделения общей биологии и Отделения наук о земле НАН Украины. С лёгкой руки и при поддержке директора в институте в дальнейшем появились проекты по программам ЮНЕСКО, а также по 5, 6 и 7-й Рамочным программам Евросоюза. ИнБЮМ стал одним из лидеров в международном сотрудничестве среди институтов Отделения общей биологии НАН Украины.

Усилиями В. Н. Еремеева удалось выполнить доковый ремонт возвращённого из аренды НИС «Профессор Водяницкий» и возобновить в 2010 г. (после более чем 15-летнего перерыва) морские экспедиции, восстановив комплексный мониторинг состояния водной и геологической среды и биоты Чёрного моря с использованием современных технологий судовых измерений, спутниковой информации и специализированных баз данных.

В 2000 г. Валерий Николаевич стал, в составе авторского коллектива, лауреатом Государственной премии Украины в области науки и техники за цикл работ «Региональная океанология: состояние среды и минерально-сырьевые ресурсы Атлантического, Индийского, Южного океанов и их морей». Спустя три года его научные достижения были отмечены званием Заслуженного деятеля науки и техники Украины. В. Н. Еремеев входил в состав комитета по Государственным премиям Украины в области науки и техники и в этом качестве говорил, что научные достижения становятся заметными обществу только тогда, когда о них громко заявляют, а потому всячески способствовал признанию заслуг учёных института в Севастополе и его филиала в Одессе.

По настоянию Валерия Николаевича научные коллективы ИнБЮМ и филиала четыре раза подавали документы в комитет по Государственным премиям Украины. За период его руководства премиями были заслуженно отмечены научные достижения 10 коллег-гидробиологов: в 2007 г. — за цикл научных работ «Продуктивность, биоразнообразие и экологическая безопасность экосистем Чёрного моря и перспективных для Украины регионов Мирового океана»; в 2011 г. — за разработку и создание национальной коллекции морских навигационных карт и Океанографического атласа Чёрного и Азовского морей. Атласом В. Н. Еремеев особенно гордился, поэтому держал эту очень красивую огромную синюю книгу на почётном месте в своём рабочем кабинете — на «выставке» монографий сотрудников ИнБЮМ.

Невзирая на многочисленные научные титулы и звания, необычайно широкий научный кругозор, членство в ряде диссертационных советов и руководство профильным спецсоветом МГИ, Валерий Николаевич все годы работы в ИнБЮМ отказывался от руководства спецсоветом по защите диссертаций при институте: будучи океанологом, он считал себя недостаточно грамотным специалистом для оценки гидробиологических работ. При составлении отчётных директорских докладов для представления их на заседании Президиума НАН Украины он не стеснялся просить разъяснений у узких специалистов, если ему было что-то непонятно в подготовленных ими документах с научными результатами. Коллеги шутили, что «нимб академика» он, видимо, на работу не надевает. Для В. Н. Еремеева было важно мнение учёных ИнБЮМ при решении насущных вопросов жизни и работы института; он всегда выслушивал каждого и старался предотвратить конфликты.

Его научные интересы концентрировались на ключевых направлениях океанологической науки: экспериментальной и ядерной гидрофизике, изотопной океанографии, геофизической гидродинамике и гидрохимии океана. Его работы в области изотопной океанографии были связаны с изучением фундаментальных закономерностей пространственного формирования и динамики полей искусственной и естественной радиоактивности Мирового океана и его морей, с разработкой общетеоретических подходов к анализу и прогнозу возможных последствий морских катастроф естественной и антропогенной природы, с исследованием проблем захоронения радиоактивных отходов и использования толщи вод как глобального детектора космического излучения.

Валерий Николаевич много и плодотворно работал над формированием и развитием геофизического направления в морских экологических исследованиях — над изучением физико-химических аспектов взаимодействия океана и атмосферы и над разработкой общей концепции и информационно-аналитических технологий исследования динамики вод и переноса веществ в морских экосистемах с помощью естественных и искусственных океанографических трассеров. Его наиболее значимыми результатами в этой сфере являются описание динамики и межгодовой и сезонной изменчивости характеристик сероводородной зоны Чёрного моря, слоя взаимодействия кислорода и сероводорода, влияния различных физико-химических и гидродинамических факторов на миграцию и перераспределение элементов основного солевого и микроэлементного состава вод на шельфе и в глубинах Черноморского бассейна.

В. Н. Еремеевым сформировано новое научное направление — «оперативная океанология», предметом которого являются методы и средства комплексных исследований состояния и динамики сложных морских систем с целью прогнозирования их изменчивости под влиянием естественных и антропогенных факторов и разработки технологий устойчивого использования морской среды и ресурсов, а также теории и методов моделирования морских эколого-экономических систем для целей интегрированного управления прибрежными зонами.

Практическая ценность полученных Валерием Николаевичем результатов определяется их прямой связью с проблемой радиоактивного загрязнения морской среды и развития атомного флота. Эти результаты были использованы, в частности, для контроля соблюдения ядерными

державами положений Договора о запрещении испытаний ядерного оружия в атмосфере, космическом пространстве и под водой (Московский договор), а также для определения принципов организации глобальной системы мониторинга ядерных испытаний и для подготовки Договора о всеобъемлющем запрещении ядерных испытаний. Важное место в исследованиях этого цикла занимало изучение последствий аварии на Чернобыльской АЭС для экосистемы Чёрного моря и других морей Мирового океана. Его работы внесли существенный вклад в формирование научных основ различных конвенций по защите морской среды, а также в разработку и реализацию ряда национальных и международных океанографических программ. Высоко ценя научные достижения В. Н. Еремеева, в 2005 г. Отделение наук о Земле Российской академии наук присудило ему звание почётного доктора (*honoris causa*) РАН. Три года спустя он стал лауреатом премии Правительства Российской Федерации в области науки и техники — за создание и внедрение многокомпонентной системы получения достоверных данных экологического диагноза и прогноза окраинных морей РФ. В 2007 г. его научные и научно-организационные достижения были отмечены орденом Украины «За заслуги» III степени.

Разработанные под руководством Валерия Николаевича теоретические основы, методы и средства глобальной океанографической системы наблюдения составили фундамент соответствующих программ Межправительственной океанографической комиссии ЮНЕСКО и некоторых стран Черноморского бассейна. С 1994 г. В. Н. Еремеев — член Комиссии по делам ЮНЕСКО МИД Украины. Кроме того, в разные годы он был членом Национальной комиссии Украины по делам ЮНЕСКО; представителем Украины в Исполнительном совете МОК ЮНЕСКО и председателем её Черноморского регионального комитета; председателем Руководящего комитета Глобальной системы наблюдений для Чёрного моря. Отдавая должное выдающемуся вкладу Валерия Николаевича в развитие морских наук и технологий, в 2011 г. МОК ЮНЕСКО наградила его памятной медалью.

В. Н. Еремеев — автор более чем 500 научных трудов, среди которых 15 монографий и 3 атласа Азово-Черноморского бассейна, организатор и участник многочисленных океанографических экспедиций, главный редактор «Морского гидрофизического журнала» (МГИ) и «Морского экологического журнала» (ИнБЮМ). Невероятная загруженность не мешала ему трудиться и на благо города: в 1985–1992 гг. он был депутатом Севастопольского городского совета народных депутатов; в 2004 г. был отмечен знаком «За заслуги перед городом-героем Севастополем».

Выдающийся учёный и талантливый руководитель, он работал до самого конца. После ухода из ИнБЮМ в 2015 г. и переезда в Киев он остался советником при дирекции Научного гидрофизического центра НАН Украины.

Заслуги Валерия Николаевича и как учёного, и как организатора науки многочисленны; его почётные звания и награды — знак признания несомненных достижений коллегами и руководством. Среди его учеников — академик, 7 докторов наук и более 20 кандидатов наук. Но разве могла сложиться иначе судьба мальчика, которого приятели-мальчишки, компаньоны в рискованных играх детей послевоенного времени, уже тогда прозвали «профессор»?

Коллектив Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского глубоко признателен В. Н. Еремееву за то, что он поднял ИнБЮМ из руин «перестроечных» 1990-х гг., возобновил его морскую экспедиционную практику, вновь поставил на службу науке НИС «Профессор Водяницкий» и долгие 14 лет обеспечивал плавное движение корабля науки под названием ИнБЮМ к новым достижениям — со спасительным чувством такта талантливого руководителя, тонкой интеллигентностью, эрудицией крупного учёного и доброжелательной мудрой человечностью.

Светлая память Валерию Николаевичу, бесконечная благодарность и уважение.

Коллектив ФИЦ ИнБЮМ

**TO THE MEMORY OF VALERY EREMEEV  
(12.01.1942 – 31.10.2020)**

Academician Valery Eremeev, who was the head of IBSS in 1999–2015, has passed away. He is the author of more than 500 scientific works, *inter alia* 15 monographs and 3 atlases of the Sea of Azov – Black Sea basin. V. Eremeev was the organizer and participant of numerous oceanographic expeditions, academician of the National Academy of Sciences of Ukraine and *honoris causa* of the Russian Academy of Sciences.

## ГЛОБАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ МИРОВОГО ОКЕАНА: ИТОГИ XI ВСЕРОССИЙСКОЙ ШКОЛЫ-СЕМИНАРА ДЛЯ МОЛОДЫХ УЧЁНЫХ



XI Всероссийская школа-семинар для молодых учёных, студентов и аспирантов «Современная гидробиология: глобальные проблемы Мирового океана», организованная Советом молодых учёных ФИЦ ИнБЮМ, прошла с 28 сентября по 2 октября 2020 г. Начиная с 2001 г., институт провёл 11 школ-семинаров для молодых учёных, однако только в этом году все мероприятия состоялись в онлайн-формате — на площадке <https://webinar.ru/> и в социальной сети «ВКонтакте».

В группе на сайте «ВКонтакте» были организованы сессии устных и постерных докладов, в ходе которых участники обсуждали глобальные проблемы Мирового океана и возможные пути их решения. Оргкомитет школы-семинара оценивал актуальность и масштабность научных исследований, а также уровень представления материала молодыми учёными. Лучшим устным докладом признано сообщение А. А. Ткачук (г. Севастополь) «Влияние продуктов разложения пластика в океане (фталатов) на функциональные показатели черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis*)», лучшими постерными — доклады А. И. Ильясовой (г. Казань) «Добавочные нидаментальные железы трёх видов рода *Rossia* (Cephalopoda, Sepioida) из Баренцева моря» и А. А. Параскив (г. Севастополь) «Изучение седиментационных процессов в Чёрном море с помощью радиоизотопов плутония».

По результатам работы секций подготовлен сборник, размещённый в национальной библиографической базе данных РИНЦ (<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=44077021>) и в репозитории ФИЦ ИнБЮМ (<https://doi.org/10.21072/978-5-6044865-2-8>). В сборник вошли материалы докладов, раскрывающих различные аспекты современной морской и пресноводной гидробиологии и гидроэкологии. В публикациях молодых учёных России и Узбекистана освещены результаты научных исследований в области динамики численности гидробионтов и особенностей их жизненных циклов. В ряде работ рассмотрены механизмы адаптации гидробионтов к абиотическим и антропогенным факторам окружающей среды, а также прикладные направления гидробиологии.

Участники школы-семинара в онлайн-режиме ознакомились с исследованиями ведущих специалистов по фундаментальным основам адаптации гидробионтов к изменениям окружающей среды, по проблемам сохранения и рационального использования морских биологических ресурсов, перспективным направлениям морской биотехнологии и аквакультуры, методологии

и организации оперативного контроля состояния биоты Чёрного моря и прибрежных экосистем. По каждому из представленных направлений Советом молодых учёных ФИЦ ИнБЮМ были организованы онлайн-мастер-классы. Так, участники ознакомились с применением в гидробиологических исследованиях проточной цитометрии и хроматографических и молекулярно-генетических методов, а также с технологией получения каротиноидов. Лекции доступны даже после завершения мероприятия: использование платформы <https://webinar.ru/> позволило записать все доклады и разместить их в социальной сети «ВКонтакте».

Таким образом, ограничения, обусловленные дистанционным форматом, никак не повлияли на процесс научной коммуникации в ходе школы-семинара. Более того, в дальнейшем организация онлайн-трансляций и записи докладов может повысить число участников и качество проведения офлайн-конференций.

*Е. С. Кладченко, ФИЦ ИнБЮМ*

### **GLOBAL PROBLEMS OF THE WORLD OCEAN: RESULTS OF THE XI ALL-RUSSIAN SCHOOL-SEMINAR FOR YOUNG SCIENTISTS**

The XI All-Russian school-seminar for young scientists, students, and postgraduates “Modern hydrobiology: Global problems of the World Ocean”, organized by IBSS Council of young scientists, took place on 28 September – 02 October 2020. All the events were held online. Participants got acquainted with the research on fundamental bases of hydrobionts adaptation to environmental changes, problems of conservation and rational use of marine biological resources, perspective directions of marine biotechnology and aquaculture, and methodology and organization of operational control of Black Sea biota and coastal ecosystems. More than 30 participants and listeners took part in the work of the school-seminar. A book of proceedings is uploaded in the national bibliographic database Russian Science Citation Index.

## ОНЛАЙН-КОНФЕРЕНЦИЯ «АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ЧЕРНОМОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ — 2020»



На базе Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» 19–22 октября 2020 г. состоялась онлайн-конференция «Актуальные проблемы изучения черноморских экосистем — 2020», проведённая при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-04-22006). Организаторами научного форума выступили ФИЦ ИнБИОМ, Морской гидрофизический институт РАН, Институт природно-технических систем РАН, Севастопольский государственный университет, филиал Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова в городе Севастополе и Департамент образования и науки города Севастополя.

В работе форума приняли участие более 140 исследователей, представлявших 15 научных и образовательных учреждений Севастополя, Москвы, Ялты, Симферополя, Воронежа, Ростова-на-Дону и Новосибирска. С использованием системы видеоконференций TrueConf представлено 24 устных доклада и 16 стендовых; основная часть сообщений подготовлена по итогам работы авторов над проектами, поддержанными грантами РФФИ (в том числе по итогам работ, выполненных по грантам региональных конкурсов на лучшие проекты фундаментальных научных исследований, проводимых РФФИ и городом Севастополем).

Участники онлайн-конференции представили результаты научных исследований в области морской биологии и экологии водных и прибрежных систем и обсудили перспективы их практического использования для развития инновационных технологий, охраны окружающей среды, рационального природопользования, воспроизводства биологических ресурсов, аквакультуры. Кроме того, участники форума рассмотрели актуальные для региона методы, технологии и средства технического обеспечения экологического мониторинга водных и прибрежных экосистем, а также информационные технологии управления устойчивым развитием эколого-экономической системы берег — море Севастопольского региона, позволяющие установить допустимые объёмы изъятия морских ресурсов. Прикладная проблематика, представленная в работах, имеет важное значение для планирования устойчивого развития прибрежных территорий Севастополя, контроля состояния абиотической компоненты морских и прибрежных экосистем, а также повышения надёжности морских прогнозов.

Презентован проект новой методологии системного моделирования по управлению сценариями объёмов производства условного морепродукта в природно-хозяйственном комплексе берег — бухта Севастопольская. Показана необходимость применения новых моделей и цифровых информационных технологий управления ассимиляционными ресурсами бухты Севастопольская и рекреационными потенциалами имеющих курортное значение объектов Севастопольского региона; в качестве критериев экологического состояния морской экосистемы и уровня

экологической безопасности морской среды для целей рекреации предложены индексы загрязнения и биоразнообразия. С целью рационального планирования устойчивого развития сельского хозяйства в Республике Крым и городе Севастополе докладчиками рассмотрено влияние климатических условий на виноградарство с учётом агроклиматических показателей; работы в этом направлении позволят прогнозировать условия произрастания винограда в течение всего срока эксплуатации виноградных лоз. Исследованы механизмы влияния штрафных санкций за загрязнение морской среды внутренних бухт Севастополя на рентабельность экономических систем, функционирующих в прибрежной зоне моря. Представлены подходы к экологическому мониторингу состояния водной среды на основе методов биоиндикации, позволяющие оценить качество морской среды по биохимическому отклику показателей крови населяющих её рыб и по параметрам биолюминесценции желетелых. Такие подходы расширяют перспективы комплексной, в том числе оперативной, оценки состояния прибрежных акваторий.

Обоснована необходимость микробиологических исследований в аквакультуре двустворчатых моллюсков в Чёрном море, предложены методы фагодетекции и фагоидентификации инфекций, вызванных галофильными вибрионами, патогенными для культивируемой тихоокеанской устрицы. Развитие данного направления исследований помогает решить актуальную проблему сдерживания распространения инфекционных заболеваний моллюсков при их промышленном выращивании.

Современное экологическое состояние береговой зоны, а также акваторий прибрежных и шельфовых зон Севастополя и их пригодность для целей рекреации оценены на основе анализа спутниковых данных и с помощью беспилотных аппаратов. Представлены результаты математического моделирования течений и вихрей в Каламитском заливе и непосредственно в районе Севастополя, а также уровня осадков, в том числе экстремальных, в Крыму и контроля последующих загрязнений прибрежных акваторий ливневыми стоками при помощи как надводного беспилотного аппарата, так и действующего образца автономного мини-корабля с набором датчиков физико-химических показателей водной среды и с интеллектуальной системой управления. Выполнена оценка изменений и вариабельности параметров антициклонической активности в Черноморском регионе. Эти работы имеют важное прикладное значение, а кроме того, служат ключевым фрагментом системы прогнозирования атмосферных воздействий на гидрологическую обстановку. Предложены экспериментальные модели движения оползневых блоков суши и проект рекультивации оползнеопасных участков прибрежной зоны Севастополя.

Выполнены исследования таксономических признаков рыб, особенностей их биологии; полученные данные использованы в том числе для построения основы компьютерных таксономических определителей. Представлены современные сведения, характеризующие состояние таксономического разнообразия и количественного развития ряда групп гидробионтов Чёрного моря (диатомовые водоросли и цианобактерии — обрастатели полимерных субстратов морских ферм, многощетинковые черви, асцидии, моллюски и ракообразные, мягкоракоевидные фораминиферы и громииды, трематоды, фитопланктонный комплекс черноморской пелагиали). Выполнен обзор современных молекулярно-генетических подходов к анализу систематики и филогении черноморских гидробионтов, доложены результаты работ в этой области. Полученные данные о представленности, структуре и эволюции гена AqE у водных позвоночных позволят провести анализ его дифференциальной экспрессии в различных условиях, что будет способствовать лучшему пониманию механизмов устойчивости гидробионтов к стрессовым воздействиям.

В сообщениях участников конференции приведены результаты теоретических и экспериментальных исследований состояния Чёрного моря и атмосферы над ним в Крымском регионе. Представлен метод экологического контроля воздуха для метеорологического мониторинга прибрежных районов, а также (в составе газоаналитических комплексов) для контроля атмосферы на токсичных и взрывоопасных предприятиях.

Анализ динамики абиотических параметров экосистем прибрежных зон Азовского моря позволил дать ближнесрочный прогноз их изменения в связи с эффектами глобального потепления. Как основные факторы возможного экологического бедствия в районе Цимлянского водохранилища и в бассейне Нижнего Дона определены снижение объёмов годового стока реки Дон, изменение гидрохимического состава вод и кардинальные преобразования его внутригодового распределения. Подчёркнута необходимость разработки государственной комплексной целевой программы по оздоровлению и развитию водохозяйственного комплекса бассейна реки Дон и Азовского моря для обеспечения продовольственной безопасности России. В результате изучения многолетней динамики гидрохимических показателей вод Азовского моря отмечена стойкая тенденция к его существенному осолонению.

Представлен новый подход к разработке систем беспроводной передачи энергии при зарядке батарей автономного электротранспорта, предполагающий полное отсутствие паразитных излучений, а соответственно, и вредного воздействия на человека и окружающую среду. Использование беспроводных методов передачи энергии наиболее перспективно для развития городской транспортной инфраструктуры, особенно в прибрежных зонах, ориентированных на рекреацию.

Отдельный блок докладов был посвящён результатам работ в области биогеохимии. Представлена оригинальная методика производства сорбентов для выделения свинца из морской воды, приведены результаты натуральных измерений космогенного фосфора и висмута в морской воде Севастопольского региона. Учитывая актуальность изучения альтернативных источников водоснабжения Севастополя, авторы одного из докладов представили результаты исследования объёмов субмаринной разгрузки в одном из районов прибрежной зоны Севастополя и качества этих вод по ряду физико-химических показателей. Выполнена балансовая оценка поступления в Чёрное море со стоком реки Чёрная комплекса биогенных элементов, хлорорганических соединений, микроэлементов и антропогенных радионуклидов. Исследована биогеохимическая роль взвешенного вещества; показано, что оно может существенно ускорять биогеохимические циклы оборота тяжёлых металлов в морской среде и способствовать самоочищению вод.

Участники форума отметили высокий методический уровень представленных работ, хорошее теоретическое обоснование исследований, их практическую значимость и необходимость координации исследовательской и практической деятельности учёных для решения насущных проблем города Севастополя; они высказались за проведение с этой целью регулярных научных конференций.

С тезисами сообщений, представленных участниками, можно ознакомиться в сборнике трудов конференции: <https://elibrary.ru/item.asp?id=44110968>. Видеозаписи устных и постерных докладов доступны на веб-странице научного форума: <http://ibss-ras.ru/science/scientific-activities/actual-problems-of-research-of-black-sea-ecosystems-2020/>.

*Корнийчук Ю. М., Поспелова Н. В., Величко Н. В.*

## ONLINE CONFERENCE

### “ACTUAL PROBLEMS OF RESEARCH OF BLACK SEA ECOSYSTEMS – 2020”

The results of the work of the online conference “Actual problems of research of Black Sea ecosystems – 2020” are presented. The scientific forum was held on 19–22 October 2020 on the basis of IBSS. More than 140 researchers, representing 15 Russian scientific and educational institutions, took part in the conference.

**Учредитель и издатель журнала:**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Федеральный исследовательский центр  
«Институт биологии южных морей  
имени А. О. Ковалевского РАН»  
(ОГРН 1159204018478)

**Соиздатель журнала:**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Зоологический институт РАН

Рекомендовано к печати решением учёного совета  
Федерального государственного бюджетного учреждения науки  
Федерального исследовательского центра  
«Институт биологии южных морей  
имени А. О. Ковалевского РАН»  
(протокол № 17 от 25.12.2020).

Журнал зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере связи,  
информационных технологий и массовых коммуникаций  
(свидетельство о регистрации средства массовой информации  
ПИ № ФС 77 - 76872 от 24.09.2019).

**Выпускающий редактор номера:**

д. б. н., проф. Довгаль И. В.

**Корректор:**

Копытова О. Ю.

**Перевод:**

Тренкеншу Т. А., Надточенко И. А.

**Компьютерная вёрстка:**

Баяндин А. С.

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

Материалы журнала доступны на условиях лицензии  
Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International (CC BY-NC-SA 4.0).

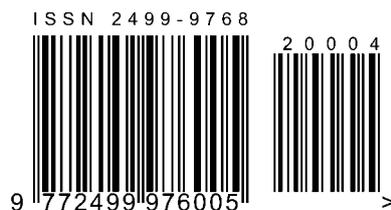


---

Подп. к печати 25.12.2020	Дата выхода в свет 30.12.2020	Заказ № 2100186	Тираж 100 экз.
Формат 60 × 84/8	Уч.-изд. листов 9,3	Усл. печ. листов 14,18	Печать цифровая

---

Отпечатано в типографии: ИП Ермолов М. П., ОГРНИП 314920436710081 от 26.12.2014;  
ул. Кулакова, д. 59, г. Севастополь, 299011;  
тел.: +7 978 70-45-111; e-mail: print-e@yandex.ru.



## *Вниманию читателей!*

*Институт биологии южных морей  
имени А. О. Ковалевского РАН,  
Зоологический институт РАН*

*издают  
научный журнал*

*Морской биологический журнал  
Marine Biological Journal*

- МБЖ — периодическое издание открытого доступа. Подаваемые материалы проходят независимое двойное слепое рецензирование. Журнал публикует обзорные и оригинальные научные статьи, краткие сообщения и заметки, содержащие новые данные теоретических и экспериментальных исследований в области морской биологии, материалы по разнообразию морских организмов, их популяций и сообществ, закономерностям распределения живых организмов в Мировом океане, результаты комплексного изучения морских и океанических экосистем, антропогенного воздействия на морские организмы и экосистемы.
- Целевая аудитория: биологи, экологи, биофизики, гидро- и радиобиологи, океанологи, географы, учёные других смежных специальностей, аспиранты и студенты соответствующих научных и отраслевых профилей.
- Статьи публикуются на русском и английском языках.
- Периодичность — четыре раза в год.
- Подписной индекс в каталоге «Пресса России» — Е38872. Цена свободная.

### *Заказать журнал*

можно в научно-информационном отделе ИнБЮМ.  
Адрес: ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», пр. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация.  
Тел.: +7 8692 54-06-49.  
E-mail: [mbj@imbr-ras.ru](mailto:mbj@imbr-ras.ru).

*A. O. Kovalevsky Institute of Biology  
of the Southern Seas of RAS,  
Zoological Institute of RAS*

*publish  
scientific journal*

*Морской биологический журнал  
Marine Biological Journal*

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

### *You may order the journal*

in the Scientific Information Department of IBSS.  
Address: A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, 2 Nakhimov avenue, Sevastopol, 299011, Russian Federation.  
Tel.: +7 8692 54-06-49.  
E-mail: [mbj@imbr-ras.ru](mailto:mbj@imbr-ras.ru).