



ISSN 2499-9768 print

МОРСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 6 № 2
2021

**МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL**

*включён в перечень рецензируемых научных изданий, рекомендованных ВАК Российской Федерации,
а также в базу данных Russian Science Citation Index (RSCI).*

*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.

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

Kornyuchuk 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

Konovarov 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.

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

2021 Том 6 № 2

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Научные сообщения

- Аблязов Э. Р., Болтачев А. Р., Карпова Е. П., Паиков А. Н., Данилюк О. Н.*
Ихтиофауна прибрежной зоны Чёрного моря в районе бухты Ласпинская (Крым) 3–17
- Бондарев И. П., Болтачева Н. А.*
Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846)
в северной части Чёрного моря. Часть V: Annelida (Polychaeta) 18–32
- Литвиненко Л. И., Куцанов К. В., Разова Л. Ф.,
Гадиадуллина А. Ш., Герасимов А. Г., Бражников Е. В.*
Внутри- и межпопуляционная изменчивость цист и взрослых стадий
артемии (Branchiopoda: Anostraca) в сибирских популяциях (морфометрия) 33–51
- Мишин Т. В.*
Китообразные Баренцева моря: фауна и состояние популяций в начале XXI века 52–68
- Параскив А. А., Терещенко Н. Н., Проскурнин В. Ю., Чужикова-Проскурнина О. Д.*
Изменение седиментационных потоков плутония в донные отложения
бухты Севастопольская в период до и после аварии на ЧАЭС 69–82
- Седова Л. Г., Соколенко Д. А.*
Ресурсы и состав поселений модиолуса курильского *Modiolus kurilensis*
в заливе Петра Великого (Японское море) 83–94
- Флёрова Е. А., Чуйко Г. М.*
Сравнительная характеристика ультраструктуры клеток нефрона некоторых видов
пелагических, придонных и донных рыб (бухта Карантинная, Чёрное море) 95–109

Хроника и информация

- К юбилею доктора биологических наук Германа Васильевича Зуева 110–112
- Памяти профессора Виктора Евгеньевича Заики 113–116
- Памяти Александры Александровны Шмелёвой (17.05.1926 – 04.01.2021) 117–118

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2021 Vol. 6 no. 2

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

CONTENTS

Scientific communications

- Abliazov E. R., Boltachev A. R., Karpova E. P., Pashkov A. N., and Danilyuk O. N.*
Ichthyofauna of the Black Sea coastal zone in the Laspi Bay area (Crimea) (in Russ.) 3–17
- Bondarev I. P. and Boltachova N. A.*
Consorts of gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the northern Black Sea.
Part V: Annelida (Polychaeta) (in Russ.) 18–32
- Litvinenko L. I., Kutsanov K. V., Razova L. F.,
Gadiadullina A. Sh., Gerasimov A. G., and Brazhnikov E. V.*
Intra- and interpopulation variability of cysts and adults of *Artemia* (Branchiopoda: Anostraca)
in Siberian populations (morphometry) (in Russ.) 33–51
- Mishin T. V.*
Cetaceans of the Barents Sea: Fauna and population status
at the beginning of the XXI century (in Russ.) 52–68
- Paraskiv A. A., Tereshchenko N. N., Proskurnin V. Yu., and Chuzhikova-Proskurnina O. D.*
Change in plutonium sedimentation fluxes into the bottom sediments of the Sevastopol Bay
before and after the Chernobyl NPP accident (in Russ.) 69–82
- Sedova L. G. and Sokolenko D. A.*
Resources and structure of horse mussel *Modiolus kurilensis* settlements
in Peter the Great Bay (the Sea of Japan) (in Russ.) 83–94
- Flerova E. A. and Chuyko G. M.*
Comparative characteristics of the ultrastructure of nephron cells in some species
of pelagic, epibenthic, and demersal fish (the Karantinnaya Bay, the Black Sea) (in Russ.) 95–109
- #### Chronicle and information
- To the jubilee of D. Sc. German Zuyev (in Russ.) 110–112
- Tribute to Professor Victor Zaika (in Russ.) 113–116
- In memoriam: Alexandra Shmeleva (17.05.1926 – 04.01.2021) (in Russ.) 117–118

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.21.5(262.5.04/.05:292.471-13)

**ИХТИОФАУНА ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ ЧЁРНОГО МОРЯ
В РАЙОНЕ БУХТЫ ЛАСПИНСКАЯ (КРЫМ)**© 2021 г. Э. Р. Аблязов¹, А. Р. Болгачев¹, Е. П. Карпова¹,
А. Н. Пашков², О. Н. Данилюк¹¹ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация²Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии» («АзНИИРХ»), отдел «Краснодарский»,
Краснодар, Российская Федерация
E-mail: e_ablyazov@mail.ruПоступила в редакцию 16.12.2019; после доработки 29.04.2020;
принята к публикации 04.06.2021; опубликована онлайн 16.06.2021.

В настоящее время в Чёрном море протекают процессы осолонения и изменения среднегодовой температуры, которые уже обусловили естественное расселение различных представителей фауны Средиземноморского бассейна и Индийского океана и привели к изменению видового состава и структуры сообществ рыб, населяющих прибрежную зону Крымского полуострова. Вследствие этого возникла необходимость в изучении современного состава ихтиофауны и в оценке показателей её видового богатства и разнообразия. Бухта Ласпинская выбрана в качестве модельного полигона на основании следующих причин: относительно невысокий уровень антропогенной нагрузки; принадлежность части её акватории к особо охраняемым природным территориям и отсутствие рыбопромысловой деятельности прибрежными ставными орудиями лова; постоянный свободный заход пелагических видов рыб; наличие разнообразных биотопов; плавный переход глубин. Вышеперечисленные особенности бухты позволяют оценить наличие рыб разных экологических групп и обеспечивают условия для проведения мониторинга. Исследование выполняли в весенне-осенние периоды 1990–1994 и 2017–2018 гг. Материал собирали сетными орудиями лова, крючковыми снастями и ловушками. Постановку сетей проводили на разных глубинах перпендикулярно и параллельно берегу в дневное (10:00–18:00) и ночное (18:00–06:00) время. Также осуществляли визуальные наблюдения. Всего зарегистрировано 70 видов рыб. Из них 14 ранее не были отмечены в данном районе; пять из них [сальпа *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758), красноротый бычок *Gobius cruentatus* Gmelin, 1789, лысун Бата *Pomatoschistus bathi* Miller, 1982, зелёная морская собачка *Parablennius incognitus* (Bath, 1968) и четырёхполосый хромогобиус *Chromogobius quadrivittatus* (Steindachner, 1863)] являются недавними вселенцами, активно распространяющимися в Чёрном море только на протяжении последних 15–20 лет. Большая часть проанализированных видов (64) — морские эвригалинные рыбы. Солоноватоводная группа представлена тремя аборигенными для Чёрного моря видами — бычком-рыжиком *Ponticola eurucephalus* (Kessler, 1874), бычком-кругляком *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) и бычком-мартовиком *Mesogobius batrachocephalus* (Pallas, 1814). Среди проходных рыб зарегистрированы северюга *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 и два вида семейства сельдевых — черноморский пузанок *Alosa tanaica* (Grimm, 1901) и сельдь черноморско-азовская проходная

Alosa immaculata Bennett, 1835. Установлено, что сезонная динамика видовой разнообразия рыб изучаемой акватории связана с изменением численности локальных скоплений ставриды *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868). В апреле — мае, во время подхода данного вида на мелководье для нагула и размножения, индексы имеют наименьшие значения; в августе, когда численность ставриды уменьшается, отмечены максимальные значения.

Ключевые слова: Чёрное море, бухта Ласпинская, ихтиофауна, состав, численность, видовое богатство, разнообразие, вселенцы

В настоящее время учёные активно занимаются исследованием ихтиофауны Чёрного моря (Болтачев и Карпова, 2017 ; Васильева, 2007 ; Зуев и др., 2018). Среди этих работ особое место занимает анализ сообществ рыб прибрежной зоны, характеризующихся более высоким биологическим разнообразием, чем сообщества рыб открытого моря.

В. А. Водяницкий, опираясь на распределение в береговой полосе макрозообентоса, водорослей и рыб и принимая во внимание особенности отдельных акваторий, выделил вдоль побережья Крыма несколько районов, заметно отличающихся между собой (Водяницкий, 1949). Позже было предложено районирование крымского побережья с выделением Севастопольского региона, южной границей которого является бухта Ласпинская (Болтачев и Карпова, 2012).

В 1980-е гг. Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского организовал в бухте Ласпинская биостанцию, что положило начало всестороннему изучению данного района моря — его гидрологических и гидрохимических условий, флоры и фауны. Первые ихтиологические исследования в районе Ласпи, выполненные в 1981–1985 гг. (Салехова и др., 1987), охватили всю прибрежную акваторию вплоть до г. Севастополя. В результате в бухте Ласпинская было зарегистрировано 84 вида рыб; авторы отмечали продолжающийся процесс вселения в Чёрное море рыб восточноатлантического комплекса, выявленного в более ранних работах (Овен и Салехова, 1969 ; Пузанов, 1967, 1965).

В 2005–2011 гг. были проведены подводные визуальные ихтиологические наблюдения (Гетьман, 2014), в результате которых зарегистрировано 23 вида рыб, населяющих каменисто-скальные биотопы бухты Ласпинская. Наибольшим количеством видов были представлены семейства собачковых (Blenniidae) и губановых (Labridae).

Часть акватории бухты входит в государственный природный ландшафтный заказник «Мыс Айя» и гидрологический памятник природы регионального значения «Прибрежный аквальный комплекс у мыса Сарыч», что определяет высокую природоохранную значимость изучения ихтиофауны в данном районе.

Чёрное море характеризуется слабым внешним водообменом и двухслойной гидрологической структурой вод, что является следствием его внутриматерикового положения. В настоящее время исследователи регистрируют процессы осолонения и изменения среднегодовой температуры (Kazmin et al., 2010 ; Shaltout & Omstedt, 2014).

Рост солёности в Чёрном море составляет в среднем 0,0038 ‰ за 10 лет (Белокопытов, 2017); среди основных его причин — постоянное поступление вод Мраморного моря и сокращение пресного стока с материка. Среднегодовая температура воды в Чёрном море, по результатам наблюдений 1982–2015 гг., увеличивается каждое десятилетие в среднем на 0,64 °C (Sakalli & Basusta, 2018). Эти процессы способствуют естественному расселению представителей фауны Средиземноморского бассейна (бопс *Boops boops* (Linnaeus, 1758), красноротый бычок *Gobius cruentatus* Gmelin, 1789 и т. д.) и Индийского океана (серебристый иглобрюх *Lagocephalus sceleratus* (Gmelin, 1789), который проник через Суэцкий канал) (Болтачев и др., 2009 ; Виноградов и др., 2017); видовой состав и структура сообществ рыб, населяющих прибрежную зону, изменяются. В связи с этим возникает необходимость в проведении ревизии состава и в исследовании разнообразия локальных сообществ рыб прибрежной зоны.

Цель данной работы — изучить видовой состав, видовое богатство и разнообразие сообществ рыб бухты Ласпинская.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положен ихтиологический материал, собранный в апреле — июле 1990 г., мае — октябре 1991 г., августе — сентябре 1994 г., марте — августе 2017 г. и августе — сентябре 2018 г. Обловы водоёма проводили также в августе 2006 г., январе и ноябре 2008 г., мае 2009 г., августе — октябре 2010 г., октябре 2012 г., мае и августе 2016 г.

Сбор материала в изучаемой акваторий осуществляли сетными орудиями лова, крючковыми снастями и ловушками (рис. 1).

В 1990–1991 гг. проведено 158 постановок сетей, отловлено 3735 экз. рыб. Использовали трёхстенные донные сети длиной 20–75 м с шагом ячеи 20–30 мм. Их выставляли на различных глубинах перпендикулярно берегу в 18:00–20:00, а извлекали в 08:00–10:00 следующего дня. В 2017–2018 гг. сбор материала осуществляли с применением ставных одностенных сетей с шагом ячеи 10–40 мм. Их постановку проводили на разных глубинах как перпендикулярно, так и параллельно берегу. Сети выставляли в дневное (10:00–18:00) и ночное время (18:00–06:00). Также на ночь (18:00–06:00) на глубинах 1–2 м устанавливали донные ловушки с шагом ячеи 6–8 мм. Всего отловлено 1123 экз. рыб.

Помимо обловов, проводили визуальные наблюдения (без количественного учёта). В 2017–2018 гг. мониторинг вели с использованием фото- и видеотехники, что позволило зафиксировать мелкие, скрытно живущие виды. Общая продолжительность визуальных подводных наблюдений составила в 1990–1991 гг. 180 ч, в 1994 г. — 300 ч, в 2017–2018 гг. — 200 ч.

Информация о наличии в бухте Ласпинская в 2014–2017 гг. редких видов [зелёный губан *Labrus viridis* Linnaeus, 1758 и сальпа *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758)] получена в ходе опросов членов «Севастопольской ассоциации подводных охотников» и анализа представленных ими фотоматериалов, подтверждающих факт регистрации рыб.

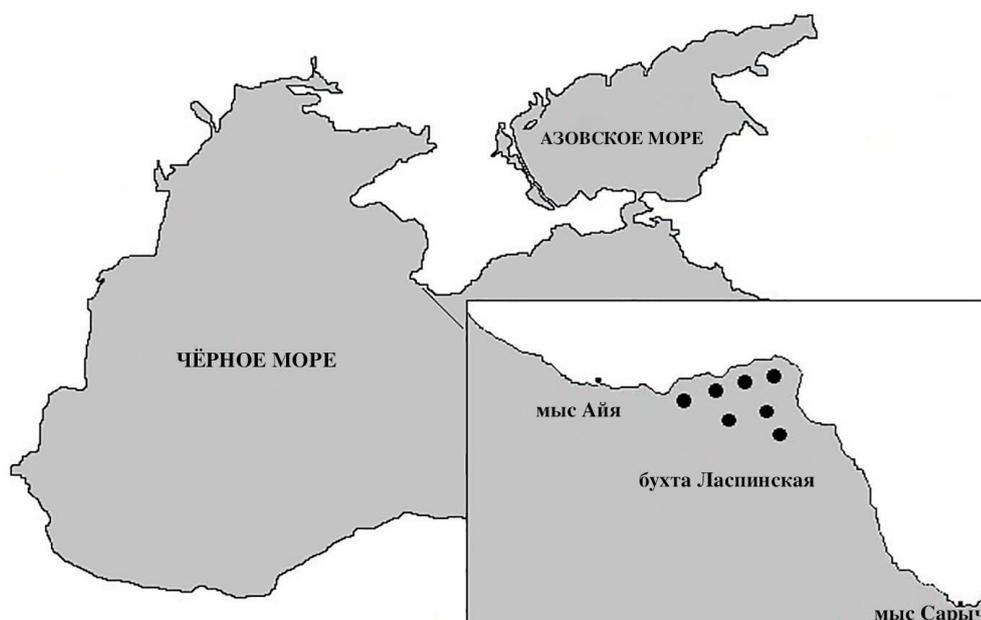


Рис. 1. Карта-схема бухты Ласпинская (точками обозначены места сбора проб)

Fig. 1. Map of the Laspi Bay (points indicate sampling locations)

Видовая идентификация рыб и порядок расположения таксонов приведены в соответствии с современными представлениями (Васильева, 2007 ; World Register of Marine Species, 2019).

Для оценки меры сходства ихтиофауны в различные периоды использовали коэффициент Сёрнсена — Чекановского (Боголюбов, 1998):

$$K = \frac{2n(A \cap B)}{n(A) + n(B)}, \quad (1)$$

где n — количество видов;

A и B — анализируемые сообщества рыб.

Для 2017–2018 гг. рассчитывали показатели видового богатства Маргалефа:

$$D = (S - 1) / \ln(N), \quad (2)$$

где S — общее число найденных видов;

N — общее число учтённых особей.

Для расчёта равномерности распределения видов по местообитанию использовали индекс Симпсона:

$$C = \left(\sum p_i^2 \right)^{-1}, \quad (3)$$

где p_i — доля встречаемости вида (численность).

Также применяли индекс неоднородности Шеннона:

$$H = - \sum p_i \times \log 2p_i, \quad (4)$$

где p_i — доля особей i -го вида в выборке.

Долю доминирующего вида в уловах определяли с помощью индекса выровненности Бергера — Паркера:

$$IBP = N_i / N_{max}, \quad (5)$$

где N_i — общая численность особей в выборке;

N_{max} — число особей доминирующего вида (Песенко, 1982 ; Рокицкий, 1973).

Показатели видового богатства и разнообразия рассчитаны на основании данных, полученных в весенне-летние периоды 2017 и 2018 гг. Видовое богатство оценено с помощью индекса Маргалефа, а видовое разнообразие — с помощью индексов Симпсона, Шеннона и Бергера — Паркера. При расчётах использован параметр численности, что позволило избежать влияния на значения малочисленных видов с большой биомассой.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Бухта Ласпинская расположена между мысами Сарыч и Айя, расстояние между которыми составляет около 8000 м. От западных, восточных и северных ветров она защищена горами (Ациховская и Чекменёва, 2002 ; Климова и др., 2011). Бухта находится на стыке континентального и субтропического климатических поясов. Её глубина, постепенно увеличиваясь, достигает 60 м. Внешняя граница бухты совпадает с прибрежной границей Основного черноморского течения, что обуславливает высокую интенсивность водообмена с открытым морем (Ациховская и Чекменёва, 2002). В акватории бухты показатели концентрации загрязнителей являются довольно низкими, а вся толща воды от поверхности до дна хорошо аэрируется (Куфтаркова и др., 1990).

Побережье сложено вулканическими породами, плавно переходящими в верхнеюрские известняки, благодаря чему берега характеризуются высокой прочностью (Агаркова-Лях, 2007) и достаточно слабо подвержены абразионным процессам. Основу дна бухты составляют скальные, валунно-глыбовые и каменистые субстраты, перемежающиеся небольшими участками гальки. На выходе из бухты есть небольшие участки песчано-илистого дна с валунами.

Нами зарегистрировано 70 видов рыб; в литературных источниках (Гетьман, 2014 ; Салехова и др., 1987) указано 84 (табл. 1). Общих видов было 56, а индекс фаунистического сходства Сёренсена — Чекановского составлял 0,73. Ранее не были отмечены в акватории бухты 14 видов, причём 5 из них [сальпа *S. salpa*, красноротый бычок *G. cruentatus*, лисун Бата *Pomatoschistus bathi* Miller, 1982, зелёная морская собачка *Parablennius incognitus* (Bath, 1968) и четырёхполосый хромогобиус *Chromogobius quadrivittatus* (Steindachner, 1863)] являются недавними вселенцами, активно распространяющимися в Чёрном море лишь в течение последних 15–20 лет (Болтачев и др., 2009). Особый интерес представляет первая находка *Ch. quadrivittatus*. В последние годы отмечено увеличение численности и встречаемости данного вида вдоль всех берегов Чёрного моря, и одной из причин этого может быть изменение климата (Болтачев и Карпова, 2017 ; Engin et al., 2016).

В литературных источниках (Салехова и др., 1987) указано 28 видов, которых мы не обнаружили в своих исследованиях. Ранее (Салехова и др., 1987) сборы проводили на участке, включавшем в том числе побережье и бухты г. Севастополя. Вероятно, в приведённый авторами список входят виды, которые не могут быть отнесены к обитателям бухты Ласпинская, поскольку ассоциированы с биотопами других типов, отсутствующими в данной акватории, либо вообще не обитают в районе южного и юго-западного побережья Крыма. К таким видам относятся змеевидная игла-рыба *Nerophis ophidion* (Linnaeus, 1758) и бычки: сирман *Ponticola syrman* (Nordmann, 1840), ротан *Neogobius ratan* (Nordmann, 1840), сурман *Ponticola cephalargoides* (Pinchuk, 1976), губан *Neogobius platyrostris* (Pallas, 1814), рысь *Gobius bucchichi* Steindachner, 1870, травяник *Zosterisessor ophiocephalus* (Pallas, 1814) и бубырь *Knipowitschia caucasica* (Berg, 1916). К видам, находки которых в Чёрном море были единичными, относятся серый спинорог *Balistes capriscus* Gmelin, 1789, кефаль-губач *Chelon labrosus* (Risso, 1827), адриатическая морская собачка *Microlipophrys adriaticus* (Steindachner & Kolombatović, 1883) и судак *Sander lucioperca* Linnaeus, 1758 (Гудимович, 1953 ; Овен и Салехова, 1969 ; Пузанов, 1967). Наконец, морской чёрт *Lophius piscatorius* Linnaeus, 1758 и солнечник *Zeus faber* Linnaeus, 1758 не встречаются у берегов Крыма уже более 30 лет. Вероятно, их локальные популяции исчезли, что связывают с интенсивным траловым промыслом на шельфе Крыма (Болтачев и Карпова, 2017 ; Болтачев и др., 2009). Популяция серой пескарки *Callionymus risso* Lesueur, 1814, населяющей биотопы песчаных и илистых грунтов, также практически исчезла в 1990-е гг. (Болтачев и Карпова, 2017).

Не исключён заход в акваторию бухты некоторых редких и малочисленных видов, регистрируемых у побережья Крыма: белуги *Huso huso* (Linnaeus, 1758), русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg, 1833, круглой сардинеллы *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847, черноморской кумжи *Salmo labrax* Pallas, 1814, речного угря *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758), кефали-остроноса *Chelon saliens* (Risso, 1810), бопса *Boops boops* (Linnaeus, 1758), светлого горбыля *Umbrina cirrosa* (Linnaeus, 1758), европейской барракуды *Sphyræna sphyraena* (Linnaeus, 1758), атлантической пеламиды *Sarda sarda* (Bloch, 1793), колюшки трёхиглой *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758, а также морских игл — толсторылой *Syngnathus variegatus* Pallas, 1814 и пелагической *Syngnathus schmidtii* Popov, 1928.

Таким образом, по нашим и литературным данным, ихтиофауна бухты Ласпинская насчитывает не менее 83 видов (табл. 1).

Таблица 1. Видовой состав рыб бухты Ласпинская в 1981–2018 гг.**Table 1.** Species composition of the Laspi Bay fish in 1981–2018

№	Вид	Литературные данные	Собственные данные	Происхождение	Экологическая группа
Squalidae — катрановые (колючие акулы)					
1	<i>Squalus acanthias</i> Linnaeus, 1758 — обыкновенный катран	+	+	Ал	М, С
Rajidae — скатообразные					
2	<i>Raja clavata</i> Linnaeus, 1758 — скат шиповатый	+	+	Ал	М
Dasyatidae — хвостоколовые					
3	<i>Dasyatis pastinaca</i> (Linnaeus, 1758) — скат-хвостокол	+	+	Ал	М, С
Acipenseridae — осетровые					
4	<i>Acipenser gueldenstaedtii</i> Brandt et Ratzeburg, 1833 — русский осётр	+		Ав	М, С, П
5	<i>Acipenser stellatus</i> Pallas, 1771 — севрюга	+	+	Ав	М, С, П
6	<i>Huso huso</i> (Linnaeus, 1758) — белуга	+		Ав	М, С, П
Engraulidae — анчоусовые					
7	<i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758) — анчоус европейский	+	+	Ал	М, С
Clupeidae — сельдевые					
8	<i>Alosa tanaica</i> (Grimm, 1901) — черноморский пузанок		+	Ав	М, С, П
9	<i>Alosa immaculata</i> Bennett, 1835 — сельдь черноморско-азовская проходная	+	+	Ав	М, С, П
10	<i>Sprattus sprattus</i> (Linnaeus, 1758) — шпрот европейский	+	+	Ал	М, С
11	<i>Sardinella aurita</i> Valenciennes, 1847 — круглая сардинелла	+		Ал	М, С
Salmonidae — лососевые					
12	<i>Salmo labrax</i> Pallas, 1814 — черноморская кумжа	+		Ав	М, С, П
Anguillidae — угревые					
13	<i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758) — речной угорь	+		Ал	М, С, П
Lotidae — налимовые					
14	<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (Linnaeus, 1758) — налим трёхусый средиземноморский	+	+	Ал	М
Gadidae — тресковые					
15	<i>Merlangius merlangus</i> (Linnaeus, 1758) — мерланг	+	+	Ал	М
Lophiidae — удильщикообразные					
16	<i>Lophius piscatorius</i> Linnaeus, 1758 — морской чёрт	+		Ал	М
Ophidiidae — ошибневы					
17	<i>Ophidion rochei</i> Muller, 1845 — ошибень обыкновенный	+	+	Ал	М
Mugilidae — кефалевые					
18	<i>Chelon auratus</i> (Risso, 1810) — сингиль	+	+	Ал	М, С, П
19	<i>Planiliza haematocheila</i> (Temminck & Schlegel, 1845) — пиленгас		+	Ак	М, С, П

Продолжение на следующей странице...

№	Вид	Литературные данные	Собственные данные	Происхождение	Экологическая группа
20	<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758 — лобан	+	+	Ал	М, С, П
21	<i>Chelon saliens</i> (Risso, 1810) — остронос	+		Ал	М, С
22	<i>Chelon labrosus</i> (Risso, 1827) — кефаль-губач	+		Сл	М, С, П
Atherinidae — атериновые					
23	<i>Atherina boyeri</i> Risso, 1810 — атерина южноевропейская		+	Ал	М, С, П
24	<i>Atherina hepsetus</i> Linnaeus, 1758 — атлантическая атерина		+	Ал	М, С, П
Belonidae — саргановые					
25	<i>Belone belone</i> (Linnaeus, 1760) — сарган	+	+	Ал	М, С
Zeidae — солнечниковые					
26	<i>Zeus faber</i> Linnaeus, 1758 — солнечник	+		В	М, С
Syngnathidae — игловые					
27	<i>Syngnathus typhle</i> Linnaeus, 1758 — длиннорылая игла-рыба	+	+	Ал	М, С
28	<i>Syngnathus abaster</i> Risso, 1827 — пухлощёкая игла-рыба	+	+	Ал	М, С, П
29	<i>Syngnathus variegatus</i> Pallas, 1814 — толсторылая игла-рыба	+		Ал	М
30	<i>Syngnathus schmidti</i> Попов, 1928 — пелагическая игла-рыба	+		Ал	С, П
31	<i>Nerophis ophidion</i> (Linnaeus, 1758) — змеевидная игла-рыба	+		Ал	М, С
32	<i>Hippocampus hippocampus</i> (Linnaeus, 1758) — морской конёк	+	+	Ал	М
Scorpaenidae — скорпенообразные					
33	<i>Scorpaena porcus</i> Linnaeus, 1758 — морской ёрш	+	+	Ал	М
Triglidae — тригловые					
34	<i>Chelidonichthys lucerna</i> Linnaeus, 1758 — морской петух (жёлтая тригла)	+	+	Ал	М
Percidae — окуневые					
35	<i>Sander lucioperca</i> Linnaeus, 1758 — судак	+		Сл	С, П
Serranidae — серрановые					
36	<i>Serranus scriba</i> (Linnaeus, 1758) — окунь каменный зебра	+	+	Ал	М
Pomatomidae — луфаревые					
37	<i>Pomatomus saltatrix</i> (Linnaeus, 1766) — луфарь	+	+	Ал	М, С
Carangidae — ставридовые					
38	<i>Trachurus mediterraneus</i> (Steindachner, 1868) — средиземноморская ставрида	+	+	Ал	М, С
Sparidae — спаровые					
39	<i>Diplodus annularis</i> (Linnaeus, 1758) — ласкирь	+	+	Ал	М, С
40	<i>Diplodus puntazzo</i> (Walbaum, 1792) — зубарь	+	+	Ал	М, С
41	<i>Sarpa salpa</i> (Linnaeus, 1758) — сальпа		+	В	М, С
42	<i>Boops boops</i> (Linnaeus, 1758) — бопс	+		Ал	М

Продолжение на следующей странице...

№	Вид	Литературные данные	Собственные данные	Происхождение	Экологическая группа
Centracanthidae — смаридовые					
43	<i>Spicara flexuosa</i> Rafinesque, 1810 — спикара	+	+	Ал	М
44	<i>Spicara maena</i> (Linnaeus, 1758) — средиземноморская смарида	+	+	Ал	М
Sciaenidae — горбылёвые					
45	<i>Sciaena umbra</i> Linnaeus, 1758 — тёмный горбыль	+	+	Ал	М, С
46	<i>Umbrina cirrosa</i> (Linnaeus, 1758) — светлый горбыль	+		Ал	М, С
Mullidae — султанковые					
47	<i>Mullus barbatus ponticus</i> Essipov, 1927 — султанка черноморская	+	+	Ал	М
Pomacentridae — помацентровые					
48	<i>Chromis chromis</i> (Linnaeus, 1758) — ласточка	+	+	Ал	М
Labridae — губановые					
49	<i>Symphodus cinereus</i> (Bonnaterre, 1788) — рябчик	+	+	Ал	М, С
50	<i>Symphodus ocellatus</i> Forsskål, 1775 — глазчатый губан	+	+	Ал	М
51	<i>Symphodus roissali</i> (Risso, 1810) — губан-перепёлка	+	+	Ал	М, С
52	<i>Symphodus tinca</i> (Linnaeus, 1758) — рулена	+	+	Ал	М, С
53	<i>Symphodus rostratus</i> (Bloch, 1791) — носатый губан	+	+	Ал	М
54	<i>Stenolabrus rupestris</i> (Linnaeus, 1758) — гребенчатый губан	+	+	Ал	М
55	<i>Labrus viridis</i> Linnaeus, 1758 — зелёный губан	+	+	Ал	М
Ammodytidae — песчанковые					
56	<i>Gymnammodytes cicereus</i> (Rafinesque, 1810) — песчанка южная	+	+	Ал	М
Trachinidae — драконовые					
57	<i>Trachinus draco</i> Linnaeus, 1758 — морской дракон	+	+	Ал	М
Uranoscopidae — звездочётовые					
58	<i>Uranoscopus scaber</i> Linnaeus, 1758 — звездочёт обыкновенный	+	+	Ал	М
Tripterygiidae — тронопёровые					
59	<i>Tripterygion tripteronotum</i> (Risso, 1810) — черноголовый тронопёр	+	+	Ал	М
Blenniidae — собачковые					
60	<i>Aidablennius sphynx</i> (Valenciennes, 1836) — собачка-сфинкс	+	+	Ал	М
61	<i>Salaria pavo</i> (Risso, 1810) — собачка-павлин	+	+	Ал	М, С
62	<i>Parablennius incognitus</i> (Bath, 1968) — зелёная собачка		+	В	М
63	<i>Parablennius sanguinolentus</i> (Pallas, 1814) — обыкновенная морская собачка	+	+	Ал	М
64	<i>Parablennius tentacularis</i> (Brünnich, 1768) — длиннопальцевая морская собачка	+	+	Ал	М, С
65	<i>Parablennius zvonimiri</i> (Kolombatović, 1892) — морская собачка Звонимира	+	+	Ал	М

Продолжение на следующей странице...

№	Вид	Литературные данные	Собственные данные	Происхождение	Экологическая группа
66	<i>Coryphoblennius galerita</i> (Linnaeus, 1758) — хохлатая собачка	+	+	Ал	М
67	<i>Microlipophrys adriaticus</i> (Steindachner & Kolombatović, 1883) — адриатическая морская собачка	+		Сл	М
Gobiesocidae — присосковые					
68	<i>Diplecogaster bimaculata bimaculata</i> (Bonnaterre, 1788) — пятнистая присоска		+	Ал	М
69	<i>Lepadogaster candolii</i> Risso, 1810 — толсторылая присоска	+	+	Ал	М
70	<i>Lepadogaster lepadogaster</i> (Bonnaterre, 1788) — присоска одноцветная обыкновенная		+	Ал	М
Callionymidae — лировые					
71	<i>Callionymus pusillus</i> Delaroche, 1809 — бурая пескарка	+	+	Ал	М
72	<i>Callionymus risso</i> Lesueur, 1814 — серая пескарка	+		Ал	М
Gobiidae — бычковые					
73	<i>Aphia minuta</i> (Risso, 1810) — бычок-бланкет	+	+	Ал	М, С
74	<i>Knipowitschia caucasica</i> (Berg, 1916) — бычок-бубырь	+		Ал	М, С, П
75	<i>Zosterisessor ophiocephalus</i> (Pallas, 1814) — бычок-травяник	+		Ал	М, С
76	<i>Chromogobius quadrivittatus</i> (Steindachner, 1863) — четырёхполосый хромогобиус		+	В	М
77	<i>Gobius bucchichi</i> Steindachner, 1870 — бычок-рысь	+		Ал	М
78	<i>Gobius cobitis</i> Pallas, 1814 — бычок-кругляш	+	+	Ал	М, С
79	<i>Gobius cruentatus</i> Gmelin, 1789 — красноротый бычок		+	В	М
80	<i>Gobius niger</i> Linnaeus, 1758 — чёрный бычок	+	+	Ал	М, С
81	<i>Gobius paganellus</i> Linnaeus, 1758 — бычок-паганель	+	+	Ал	М, С, П
82	<i>Mesogobius batrachocephalus</i> (Pallas, 1814) — бычок-мартовик	+	+	Ав	М, С
83	<i>Ponticola euryccephalus</i> (Kessler, 1874) — бычок-рыжик		+	Ав	М, С
84	<i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814) — бычок-кругляк	+	+	Ав	М, С, П
85	<i>Neogobius platyrostris</i> (Pallas, 1814) — бычок-губан	+		Ав	М, С
86	<i>Ponticola cephalargoides</i> (Pinchuk, 1976) — бычок-сурман	+		Ав	М
87	<i>Neogobius ratan</i> (Nordmann, 1840) — бычок-ротан	+		Ав	М, С
88	<i>Ponticola syrman</i> (Nordmann, 1840) — бычок-сирман	+		Ав	М, С, П
89	<i>Pomatoschistus marmoratus</i> (Risso, 1810) — леопардовый лысун		+	Ал	М, С
90	<i>Pomatoschistus bathi</i> Miller, 1982 — лысун Бата		+	В	М, С
Gasterosteidae — колюшковые					
91	<i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758 — колюшка трёхиглая	+		Ав	М, С, П

Продолжение на следующей странице...

№	Вид	Литературные данные	Собственные данные	Происхождение	Экологическая группа
Scombridae — скумбриевые					
92	<i>Sarda sarda</i> (Bloch, 1793) — атлантическая пелагида	+		В	М, С
Sphyraenidae — барракудовые					
93	<i>Sphyraena sphyraena</i> (Linnaeus, 1758) — европейская барракуда	+		Ал	М
Balistidae — спинороговые					
94	<i>Balistes caprisus</i> Gmelin, 1789 — серый спинорог	+		Сл	М
Scophthalmidae — ромбовые					
95	<i>Scophthalmus maoticus</i> (Pallas, 1814) — черноморский калкан	+	+	Ал	М
Bothidae — ботусовые					
96	<i>Arnoglossus kessleri</i> Schmidt, 1915 — арноглосс Кесслера		+	Ал	М
Pleuronectidae — камбаловые					
97	<i>Platichthys flesus</i> (Linnaeus, 1758) — камбала-глосса	+	+	Ал	М, С, П
Soleidae — солеевые					
98	<i>Pegusa nasuta</i> (Pallas, 1814) — носатая солея	+	+	Ал	М, С
	Всего	84	70		

Примечание: Ал — аллохтонные виды; Ав — автохтонные понто-каспийские виды; Ак — акклиматизированные виды; Сл — случайные; В — современные вселенцы; М — морские воды; С — солоноватые воды; П — пресные воды [в соответствии с ([World Register of Marine Species, 2019](#))].

Note: Ал – allochthonous species; Ав – indigenous Ponto-Caspian species; Ак – acclimatized species; Сл – random species; В – modern invaders; М – marine water; С – brackish water; П – freshwater [according to ([World Register of Marine Species, 2019](#))].

Отмеченные и достоверно определённые для прибрежной акватории бухты Ласпинская в 1990–1994 и 2017–2018 гг. 70 видов рыб принадлежат к 15 отрядам и 36 семействам. Максимальным количеством видов (11) характеризовалось семейство бычковых (рис. 2). По 7 видов зарегистрировано для семейств собачковых и губановых; по 3 — для семейств кефалевых, спаровых, сельдевых, присосковых и игловых; по 2 — для семейств атериновых и смаридовых. В остальных семействах отмечено по 1 виду. Таким образом, представители 8 семейств составляют 57 % видового состава бухты Ласпинская.

В зарубежных источниках ([FishBase, 2020](#)) *S. flexuosa* рассматривают как младший синоним *S. taena*. Между тем установлено наличие достоверных морфометрических и генетических отличий между этими видами ([Bektas et al., 2018](#) ; [Minos et al., 2013](#)).

Основа ихтиофауны бухты Ласпинская — аллохтонные виды (58 видов, 83 % общего состава). Понто-каспийские эндемики, населявшие Понтическое море-озеро, представлены 6 видами (9 %). Доля современных вселенцев (распространяющихся с XX века) — 7 % (5 видов). Акклиматизированные виды представлены лишь пиленгасом, завезённым из Японского моря.

По отношению к солёности в бухте преобладали морские эвригалитные рыбы (64 вида, 92 %), преимущественно мигранты из Средиземного моря. Солоноватоводная группа представлена 3 аборигенными для Чёрного моря видами — бычком-рыжиком, бычком-кругляком и бычком-мартовиком. Среди проходных рыб зарегистрированы севрюга и 2 вида семейства сельдевых — черноморский пузанок и сельдь черноморско-азовская проходная.

Солёность в Чёрном море (18–19 ‰) ниже океанической (32–33 ‰), и морская фауна в нём представлена эвригалинными видами, способными жить в таких условиях. Отметим, что большинство видов, указанных нами как морские, могут переносить сильное опреснение и иногда образуют популяции в пресноводных водоёмах (Leonardos, 2001), но оптимальными для них всё же остаются высокие значения солёности.

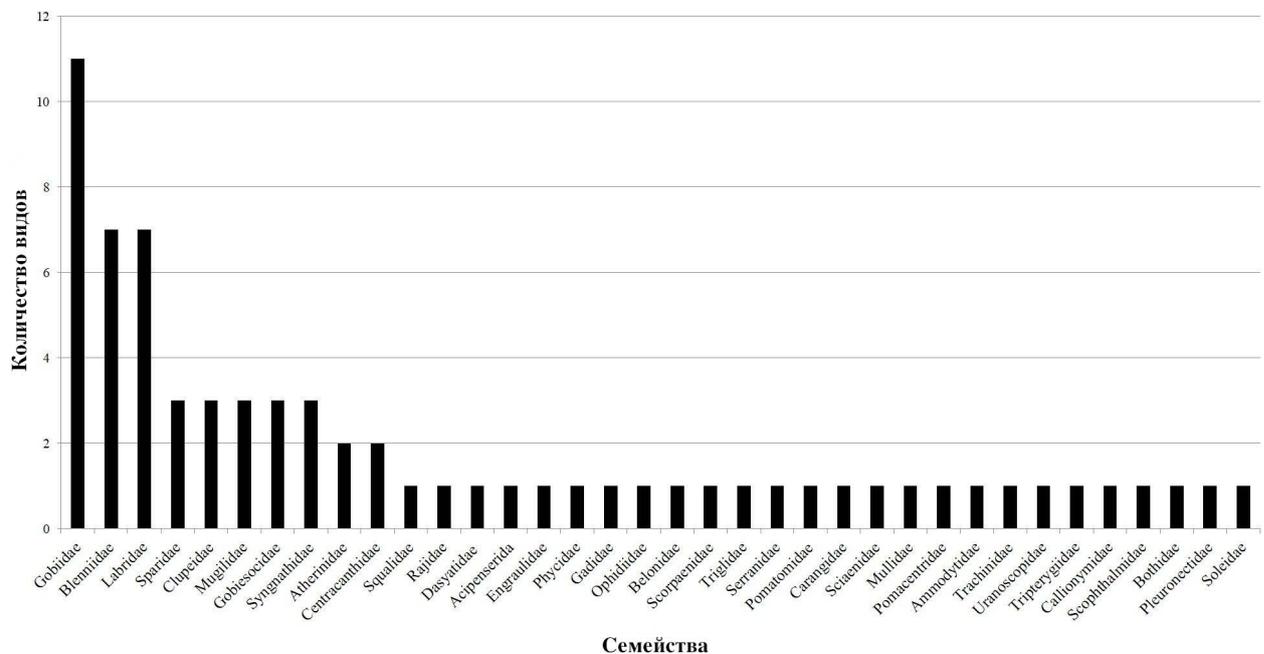


Рис. 2. Таксономическая структура ихтиофауны бухты Ласпинская

Fig. 2. Taxonomic structure of the Laspi Bay ichthyofauna

Доля оседлых видов рыб (не совершающих значительных миграций) составила 49 %, а умеренно мигрирующих видов (передвигающихся на незначительные расстояния) — 20 %. Доля мигрантов (совершающих значительные передвижения во время нагула и нереста) — 31 %.

Большая часть представителей ихтиофауны (31 вид, 44 %) относится к категории редких: за весь период наблюдений зарегистрированы лишь отдельные случаи их поимки либо фото- и видеосъёмки. Ещё 26 видов (37 %) можно причислить к обычным; это периодически попадающиеся единичные экземпляры. Постоянно встречаются в акватории бухты и являются массовыми 13 видов (19 %). Среди них по численности и биомассе преобладают, составляя иногда более половины улова, ставрида и морской ёрш. В контрольных уловах 16 видов (23 %) были представлены как молодью, так и старшими возрастными группами, а ещё 12 видов (17 %) — только половозрелыми особями.

Величина индексов видового разнообразия (табл. 2) в зависимости от сезона имела значения, свойственные как благополучному сообществу, так и находящемуся в угнетённом состоянии. Критерии разнообразия в первую очередь оценивают доминирование одного вида; чем это значение ниже, тем более благополучным является сообщество. Соответственно, такие изменения величин индексов разнообразия могут быть связаны с изменением численности массовых видов рыб. Количество видов в весенний период было приблизительно таким же, как в летний сезон. Между тем весной к берегам массово подходила ставрида, и значения индексов разнообразия становились низкими; в летний период показатели были высокими.

Таблица 2. Показатели видового богатства и разнообразия сообществ рыб прибрежной акватории бухты Ласпинская в 2017–2018 гг.

Table 2. Indicators of species richness and diversity of fish communities in the Laspi Bay coastal zone in 2017–2018

Значение	Индекс видового богатства Маргалефа (D)	Индекс доминирования Симпсона (C)	Индекс Шеннона (H)	Индекс выровненности Бергера — Паркера (IBP)
Минимальное	0,9	1,1	0,3	1,0
Максимальное	2,9	9,2	5,5	6,6
Среднее	1,7 ± 0,33	4,0 ± 1,37	2,6 ± 0,88	2,8 ± 0,98

Выводы:

1. В бухте Ласпинская за период исследований (1991–1994 и 2017–2018 гг.) зарегистрировано 70 видов рыб. Наибольшим количеством видов представлено семейство Gobiidae (около 16 % учтённых видов). Основную часть ихтиофауны составляют морские эвригалинные виды (92 %); на долю проходных и солоноватоводных приходится 8 %. Из 70 отмеченных видов 14 обнаружены в данной акватории впервые. В большинстве своём это вселенцы, что говорит о продолжающейся акклиматизации представителей фауны других бассейнов, зарегистрированной ещё в первой половине XX века.
2. Общая численность представителей ихтиофауны бухты Ласпинская подвержена сезонной изменчивости, причём основной вклад вносят флуктуации численности ставриды. Эти изменения оказывают непосредственное влияние на показатели разнообразия, обуславливая их значительное снижение в весенний период.
3. Среди обнаруженных в акватории бухты представителей ихтиофауны 44 % относятся к категории редких: за весь период наблюдений отмечены только отдельные случаи регистрации особей. Массовые виды составили 19 %; среди них наибольшей численностью и биомассой в весенний период характеризовалась ставрида, а в летний — морской ёрш.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации 121030100028-0) и частично в рамках гранта РФФИ «Динамика и последствия интродукции чужеродных видов рыб и беспозвоночных в биоценозы прибрежной зоны и бухт Севастополя» (№ 18-44-920016).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Агаркова-Лях И. В. Современное состояние береговой зоны Севастопольского региона и особенности её антропогенного преобразования // *Культура народов Причерноморья*. 2007. № 118. С. 7–13. [Agarkova-Lyakh I. V. *Sovremennoe sostoyanie beregovoi zony Sevastopol'skogo regiona i osobennosti ee antropogennogo preobrazovaniya. Kul'tura narodov Prichernomor'ya*, 2007, no. 118, pp. 7–13. (in Russ.)]
2. Ациховская Ж. М., Чекменёва Н. И. Оценка динамической активности вод района бухты Ласпи (Чёрное море) // *Экология моря*. 2002. Вып. 59. С. 5–8. [Atsikhovskaya Zh. M., Chekmeneva N. I. Water dynamic activity estimation in the Laspi Bay area (the Black Sea). *Ekologiya morya*, 2002, iss. 59, pp. 5–8. (in Russ.)]
3. Белокопытов В. Н. *Климатические изменения гидрологического режима Чёрного моря*: дис. ... д-ра геогр. наук : 25.00.28. Севастополь, 2017. 377 с. [Belokopytov V. N. *Klimaticheskie izmeneniya gidrologicheskogo rezhima Chernogo morya*

- morya*. [dissertation]. Sevastopol, 2017, 377 p. (in Russ.)]
4. Боголюбов А. С. *Простейшие методы статистической обработки результатов экологических исследований*. Москва : Экосистема, 1998. 13 с. [Bogolyubov A. S. *Prosteishie metody statisticheskoi obrabotki rezul'tatov ekologicheskikh issledovaniy*. Moscow : Ekosistema, 1998, 13 p. (in Russ.)]
 5. Болтачев А. Р., Карпова Е. П. *Морские рыбы Крымского полуострова*. 2-е изд., уточ. Симферополь : Бизнес-Информ, 2017. 376 с. [Boltachev A. R., Karpova E. P. *Marine Fishes of the Crimean Peninsula*. 2nd ed., revised. Simferopol : Biznes-Inform, 2017, 376 p. (in Russ.)]
 6. Болтачев А. Р., Карпова Е. П. *Морские рыбы Крымского полуострова*. Симферополь : Бизнес-Информ, 2012. 224 с. [Boltachev A. R., Karpova E. P. *Marine Fishes of the Crimean Peninsula*. Simferopol : Biznes-Inform, 2012, 224 p. (in Russ.)]
 7. Болтачев А. Р., Карпова Е. П., Данилюк О. Н. Находки новых и редких видов рыб в прибрежной зоне Крыма (Чёрное море) // *Вопросы ихтиологии*. 2009. Т. 49, № 3. С. 318–333. [Boltachev A. R., Karpova E. P., Danilyuk O. N. Findings of the new and rare species of fishes in the coastal zone of Crimea (Black Sea). *Voprosy ikhtiologii*, 2009, vol. 49, no. 3, pp. 318–333. (in Russ.)]
 8. Васильева Е. Д. *Рыбы Чёрного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С. В. Богородским*. Москва : Изд-во ВНИРО, 2007. 238 с. [Vasil'eva E. D. *Ryby Chernogo morya. Opredelitel' morskikh, solonovatovodnykh, evrigalinnykh i prokhodnykh vidov s tsvetnymi illyustratsiyami, sobrannymi S. V. Bogorodskim*. Moscow : Izd-vo VNIRO, 2007, 238 p. (in Russ.)]
 9. Виноградов А. К., Богатова Ю. И., Синегуб И. А., Хуторной С. А. *Экологические закономерности распределения морской прибрежной ихтиофауны (Черноморско-Азовский бассейн)*. Одесса : Астропринт, 2017. 416 с. [Vinoogradov A. K., Bogatova Yu. I., Sinegub I. A., Khutornoi S. A. *Ekologicheskie zakonomernosti raspredeleniya morskoi pribrezhnoi ikhtiofauny (Chernomorsko-Azovskii bassein)*. Odessa : Astroprint, 2017, 416 p. (in Russ.)]
 10. Водяницкий В. А. О естественноисторическом районировании Чёрного моря и, в частности, у берегов Крыма // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1949. Т. 7. С. 249–255. [Vodyanitsky V. A. O estestvennoistoricheskom raionirovanii Chernogo morya i, v chastnosti, u beregov Kryma. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1949, vol. 7, pp. 249–255. (in Russ.)]
 11. Гетьман Т. П. Современное состояние сообщества рыб твёрдых грунтов бухты Ласпи (Чёрное море) // *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2014. Вып. 110. С. 36–40. [Get'man T. P. Current state of fish community of hard soil of Laspi Bay (the Black Sea). *Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*, 2014, iss. 110, pp. 36–40. (in Russ.)]
 12. Гудимович П. К. Спинорог в Чёрном море // *Природа*. 1953. Т. 3. С. 118. [Gudimovich P. K. Spinorog v Chernom more. *Priroda*, 1953, vol. 3, pp. 118. (in Russ.)]
 13. Зуев Г. В., Бондарев В. А., Самотой Ю. В. Размерно-возрастная структура и промысел черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae) // *Вопросы рыболовства*. 2018. Т. 19, № 3. С. 367–376. [Zuev G. V., Bondarev V. A., Samotoi Yu. V. Razmerno-voznrastnaya struktura i promysel chernomorskogo shprota *Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae). *Voprosy rybolovstva*, 2018, vol. 19, no. 3, pp. 367–376. (in Russ.)]
 14. Климова Т. Н., Загородняя Ю. А., Чекменёва Н. И., Доценко В. С. Состояние зоо- и ихтиопланктонных комплексов в бухте Ласпи в 2009–2010 гг. // *Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе* : материалы VI Междунар. науч.-практ. конф., Симферополь, 20–22 октября 2011 г. Симферополь, 2011. С. 297–302. [Klimova T. N., Zagorodnyaya Yu. A., Chekmeneva N. I., Dotsenko V. S. Sostoyanie zoo- i ikhtio planktonnykh kompleksov v bukhte Laspi v 2009–2010 gg. In: *Zapovedniki Kryma. Bioraznoobrazie i okhrana prirody v Azovo-Chernomorskom regione* : materialy VI Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., Simferopol, 20–22 Oct., 2011. Simferopol, 2011, pp. 297–302. (in Russ.)]
 15. Куфтаркова Е. А., Ковригина Н. П., Бобко Н. И. Оценка гидрохимических условий

- бухты Ласпи – района культивирования мидий // *Экология моря*. 1990. Вып. 36. С. 1–7. [Kuftarkova E. A., Kovrigina N. P., Bobko N. I. Estimation of hydrochemical conditions of the Laspi Bay, the region of mussel cultivation. *Ekologiya morya*, 1990, iss. 36, pp. 1–7. (in Russ.)]
16. Овен Л. С., Салехова Л. П. К вопросу о медитерранизации ихтиофауны Чёрного моря // *Гидробиологический журнал*. 1969. Т. 5, № 4. С. 124–127. [Oven L. S., Salekhova L. P. On the problems of mediterraneanization of ichthyofauna of the Black Sea. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1969, vol. 5, no. 4, pp. 124–127. (in Russ.)]
 17. Песенко Ю. А. *Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях*. Москва : Наука. 1982. 287 с. [Pesenko Yu. A. *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh*. Moscow : Nauka. 1982, 287 p. (in Russ.)]
 18. Пузанов И. И. Медитерранизация фауны Чёрного моря и перспективы её усиления // *Зоологический журнал*. 1967. Т. 46, вып. 9. С. 1287–1297. [Puzanov I. I. Mediterraneanization of fauna of the Black Sea and perspectives of its strengthening. *Zoologicheskii zhurnal*, 1967, vol. 46, iss. 9, pp. 1287–1297. (in Russ.)]
 19. Пузанов И. И. Последовательные стадии медитерранизации фауны Чёрного моря // *Гидробиологический журнал*. 1965. Т. 1, № 2. С. 54. [Puzanov I. I. Successive stages of Mediterraneanization of the Black Sea fauna. New data. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1965, vol. 1, no. 2, pp. 54. (in Russ.)]
 20. Рокицкий П. Ф. *Биологическая статистика : учеб. для вузов*. Изд. 3-е, испр. Минск : Высшая школа, 1973. 320 с. [Rokitskii P. F. *Biologicheskaya statistika : ucheb. dlya vuzov*. Izd. 3-e, ispr. Minsk : Vysshaya shkola, 1973, 320 p. (in Russ.)]
 21. Салехова Л. П., Костенко Н. С., Богачик Т. А., Минибаева О. Н. Состав ихтиофауны в районе Карадагского государственного заповедника (Чёрное море) // *Вопросы ихтиологии*. 1987. Т. 27, № 6. С. 898–905. [Salekhova L. P., Kostenko N. S., Bogachik T. A., Minibaeva O. N. Composition of ichthyofauna in the Karadag national reserve area. *Voprosy ikhtiologii*, 1987, vol. 27, no. 6, pp. 898–905. (in Russ.)]
 22. Bektas Y., Aksu I., Kalayci G., Irmak E., Engin S., Turan D. Genetic differentiation of three *Spicara* (Pisces: Centranchidae) species, *S. maena*, *S. flexuosa* and *S. smaris*: And intraspecific substructure of *S. flexuosa* in Turkish coastal waters. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2018, vol. 18, pp. 301–311. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v18_2_09
 23. Engin S., Seyhan D., Akdemir T., Keskin A. C. New distribution data for two cryptobenthic gobiid fish (Gobiidae) in the Turkish coasts. *Journal of the Black Sea / Mediterranean Environment*, 2016, vol. 22, no. 1, pp. 110–118.
 24. *FishBase* [Electronic resource]. URL: <http://www.fishbase.org/> [accessed: 28.03.2020].
 25. Kazmin A. S., Zatsepin A. G., Kontoyianis H. Comparative analysis of the long-term variability of winter surface temperature in the Black and Aegean Seas during 1982–2004 associated with the large-scale atmospheric forcing. *International Journal of Climatology*, 2010, vol. 30, iss. 9, pp. 1349–1359. <https://dx.doi.org/10.1002/joc.1985>
 26. Leonardos I. D. Ecology and exploitation pattern of a landlocked population of sand smelt, *Atherina boyeri* (Risso, 1810), in Trichonis Lake (western Greece). *Journal of Applied Ichthyology*, 2001, vol. 17, iss. 6, pp. 262–266. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0426.2001.00296.x>
 27. Minos G., Imsiridou A., Katselis G. Use of morphological differences for the identification of two picarel species, *Spicara flexuosa* and *Spicara maena* (Pisces: Centranchidae). *Mediterranean Marine Science*, 2013, vol. 14, no. 3, pp. 26–31. <https://doi.org/10.12681/mms.423>
 28. Sakalli A., Basusta N. Sea surface temperature change in Black Sea under climate change: A simulation of the sea surface temperature up to 2100. *International Journal of Climatology*, 2018, vol. 38, iss. 13, pp. 4687–4698. <https://doi.org/10.1002/joc.5688>
 29. Shaltout M., Omstedt A. Recent sea surface temperature trends and future scenarios for the Mediterranean Sea. *Oceanologia*, 2014, vol. 56, iss. 3, pp. 411–443. <https://dx.doi.org/10.5697/oc.56-3.411>
 30. *World Register of Marine Species* [Electronic resource]. URL: <http://www.marinespecies.org/> [accessed: 03.09.2019].

ICHTHYOFAUNA OF THE BLACK SEA COASTAL ZONE IN THE LASPI BAY AREA (CRIMEA)

E. R. Abliazov¹, A. R. Boltachev¹, E. P. Karpova¹, A. N. Pashkov², and O. N. Danilyuk¹

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

²Azov – Black Sea branch of the FSBSI “Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography” (“AzNIIRKh”), Krasnodar department, Krasnodar, Russian Federation

E-mail: e_ablyazov@mail.ru

The ongoing processes of the Black Sea salinization and fluctuations in mean annual temperature have already caused the natural dispersal of various representatives of the Mediterranean Basin and Indian Ocean fauna and led to a change in species composition and structure of fish communities, inhabiting the coastal zone of the Crimean Peninsula. As a result, it became necessary to study modern composition of fish fauna and indicators of its species richness and diversity. The Laspi Bay was chosen as a model polygon for the following reasons: relatively low level of anthropogenic load; the fact that its part belongs to the specially protected natural areas, as well as the absence of fishing activity with coastal fixed fishing gear; constant free entry of pelagic fish species; biotopes diversity; and smooth change in depth. These peculiarities of the Laspi Bay allow assessing the presence of fish from different ecological groups and provide conditions for monitoring. The study was carried out in the spring-autumn periods of 1990–1994 and 2017–2018. The material was sampled with net fishing gear, hook tackle, and traps. The nets were set at various depths both perpendicular and parallel to the shoreline during the day (10:00 to 18:00) and at nighttime (18:00 to 06:00). Visual observations were also carried out. In total, 70 fish species were registered. Out of them, 14 species were previously not recorded for this area; 5 of them [salema *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758), red-mouthed goby *Gobius cruentatus* Gmelin, 1789, Bath's goby *Pomatoschistus bathi* Miller, 1982, mystery blenny *Parablennius incognitus* (Bath, 1968), and chestnut goby *Chromogobius quadrivittatus* (Steindachner, 1863)] are recent invaders, actively spreading in the Black Sea over the past 15–20 years only. Most of the analyzed species (64) are marine euryhaline fish. The brackish-water group is represented by three species, indigenous to the Black Sea: mushroom goby *Ponticola eurycephalus* (Kessler, 1874), round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), and knout goby *Mesogobius batrachocephalus* (Pallas, 1814). Out of anadromous fish, starry sturgeon *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 is registered, as well as two Clupeidae species: Black Sea shad *Alosa tanaica* (Grimm, 1901) and Pontic shad *Alosa immaculata* Bennett, 1835. As established, the observed seasonal dynamics of species diversity indices within the studied water area is associated with fluctuations in the abundance of horse mackerel *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868). In April – May, when this species headed to shallow water for feeding and breeding, the indices have the lowest values; in August, when the abundance of horse mackerel decreases, the maximum values are observed.

Keywords: Black Sea, Laspi Bay, fish fauna, composition, abundance, species richness, diversity, invaders



УДК [595.142-155.77:594.3](262.5-17)

**КОНСОРТЫ БРЮХОНОГОГО МОЛЛЮСКА
RAPANA VENOSA (VALENCIENNES, 1846)
В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ.
ЧАСТЬ V: ANNELIDA (POLYCHAETA)**

© 2021 г. **И. П. Бондарев, Н. А. Болтачева**

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

Поступила в редакцию 28.01.2020; после доработки 08.04.2020;
принята к публикации 04.06.2021; опубликована онлайн 16.06.2021.

Изучение таксоцено Annelida (Polychaeta), эпибионтов брюхоногого моллюска — вселенца *Rapana venosa*, продолжает цикл по описанию состава консорции самого крупного брюхоногого моллюска черноморского бентоса. Консорция *R. venosa* до сих пор является мало исследованной и неучтённой компонентой в структуре биоценозов шельфа Чёрного моря. Цель данной работы — изучить комплекс полихет консорции *R. venosa*. Задачи этого этапа: составление списка таксонов Annelida (Polychaeta) — эпибионтов рапаны; изучение биогеографической и трофической структуры таксоцено; исследование экологических связей полихет с ядром консорции. Для изучения консортного сообщества рапаны были осуществлены сборы в семи районах северной части Чёрного моря: 1 — Мамайя, Румыния; 2 — северо-западная часть Чёрного моря, Крымский сектор; 3 — Севастополь; 4 — Алушка; 5 — Ялта — Алушта; 6 — Карадаг; 7 — Керченский пролив. Сбор *R. venosa* в прибрежной зоне до глубины 15 м проводили тотально с использованием легководолазного оборудования, в более глубоководной зоне (до 40 м) — дночерпателем «Океан-50» с борта НИС «Профессор Водяницкий». Каждый экземпляр (пробу) рапаны помещали в отдельный пластиковый пакет с указанием района, глубины и биотопа. Всего отобрано и проанализировано 2411 проб, из них 977 — скальной рапаны и 1434 — песчаной. Покрытие эпибионтами раковины *R. venosa* (интенсивность обрастания) оценивали в процентах от общей площади внешней поверхности раковины. Таксоцен Polychaeta консорции *R. venosa* включает 31 вид, представляющий 31 род 15 семейств 2 подклассов. Большая часть видов (18) относится к Errantia, половину из них составляют представители семейств Nereididae и Syllidae. К Sedentaria относятся 13 видов; наибольшее их количество (4) принадлежит семейству Serpulidae. Таксоцен Polychaeta консорции рапаны представлен тремя биогеографическими группами: аборигенные виды средиземноморско-атлантического генезиса (84 %), эндемики Чёрного моря (10 %) и современные виды-вселенцы различного географического генезиса (6 %). На песчаной рапане обнаружен 31 вид полихет, а на скальной — только 5. Показатели развития фауны полихет значительно различаются по глубинам и районам исследований. Наиболее разнообразны полихеты в бухтах г. Севастополя (район № 3) на глубинах 2–10 м; максимальная глубина обнаружения полихет (40 м) соответствует наибольшей глубине отбора рапаны. Площадь покрытия раковины рапаны полихетами достигает 70 %, встречаемость в отдельных районах составляет до 95 %. Максимальное число видов, обнаруженных на отдельном экземпляре рапаны, — 8; в среднем на особях *R. venosa* отмечено 2–4 вида полихет. Таксономическое разнообразие и обилие Polychaeta определяют их значимость в консорции *R. venosa*. Благодаря инвазионному хищному моллюску *R. venosa* полихеты получают дополнительные возможности для распространения на шельфе Чёрного моря.

Ключевые слова: консорция, Polychaeta, *Rapana venosa*, Чёрное море, экология, эпибионты

Изучение таксоцены Annelida (Polychaeta), эпибионтов брюхоногого моллюска — вселенца *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), является продолжением цикла работ по описанию консорции этой самой крупной гастроподы Чёрного моря. В предыдущих частях цикла рассмотрены представители шести типов животных: Cnidaria, Bryozoa, Porifera, Chordata (Бондарев и Ревков, 2017a), Mollusca (Bivalvia, Gastropoda, Polyplacophora) (Бондарев и Ревков, 2017b, 2018) и Arthropoda (Chelicerata: Arachnida; Crustacea: Malacostraca, Hexanauplia) (Бондарев и Бондаренко, 2019). В общей сложности в консорции рапаны установлено 64 вида зообентоса, принадлежащих перечисленным высшим таксонам; их список продолжает расширяться благодаря новым исследованиям. В консорции выявлено 65 видов макроводорослей — обрастателей рапаны; плотность их покрытия может достигать 100 % поверхности раковины (Bondarev & Milchakova, 2018).

Ранее проведённые исследования показали, что экологическая роль *R. venosa* не сводится только к хищничеству (Бондарев и Ревков, 2017a, b, 2018 ; Бондарев и Бондаренко, 2019 ; Емельянов и др., 2010 ; Bondarev & Milchakova, 2018 ; Savini et al., 2004). Довольно крупная раковина рапаны служит твёрдым субстратом для седентарных организмов. На раковине может формироваться комплекс организмов различных таксономических групп, связанных между собой топически и трофически. Такую естественно сложившуюся систему разнородных организмов, которые в течение всей жизни или хотя бы на некоторых фазах жизненного цикла находятся в тесных контактных отношениях и взаимно (или односторонне) зависят друг от друга, можно определить как консорцию, в которой *R. venosa* является ядром. Довольно широкое распространение и высокая численность рапаны во многих районах северной части Чёрного моря диктуют необходимость изучения и учёта вклада её консортов в общую структуру биоразнообразия экосистем бентали (Бондарев и Ревков, 2017a, b, 2018 ; Бондарев и Бондаренко, 2019 ; Емельянов и др., 2010 ; Bondarev & Milchakova, 2018).

Вслед за существенным сокращением в 1990–2000-х гг. на скалах поселений *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) (Болтачева и др., 2015) — одного из основных объектов питания *R. venosa* — зарегистрировано и значительное уменьшение на скалах численности рапаны (Бондарев, 2010 ; Bondarev, 2014). Большинство современных локальных популяций *R. venosa* обитает на рыхлых грунтах (Бондарев, 2010, 2016). В биотопе рыхлых грунтов с рапаной связано наличие мобильных оазисов прикреплённых форм зоо- и фитобентоса, сформированных на поверхности раковины моллюска (Бондарев и Ревков, 2017a, b ; Бондарев и Бондаренко, 2019 ; Емельянов и др., 2010 ; Bondarev & Milchakova, 2018 ; Savini et al., 2004). Ранее проведёнными исследованиями установлено, что наибольшее видовое разнообразие эпибионтов, а также максимальные степени покрытия ими раковин присущи рапане, обитающей на рыхлых грунтах (Бондарев и Ревков, 2017a, b ; Бондарев и Бондаренко, 2019 ; Емельянов и др., 2010 ; Bondarev & Milchakova, 2018), поэтому в данной работе наибольшее внимание уделено исследованию именно этой экологической группы *R. venosa*. По принадлежности к одной из экологических групп рапану принято условно разделять на скальную и песчаную (Savini et al., 2004). Мы также используем для краткости эти определения, относя к песчаной рапане и особей, обитающих на других типах рыхлых грунтов.

Наличие полихет на поверхности раковин моллюсков как значимого компонента обрастаний отмечено давно (Зернов, 1913). Присутствие полихет на раковинах рапаны указано как для Средиземного моря (Savini et al., 2004), так и для Чёрного (Емельянов и др., 2010), однако во всех случаях речь шла исключительно о седентарных формах, строящих известковую трубку. Применённая нами методика сбора образцов в застегивающиеся пластиковые пакеты позволила более полно учесть седентарные и впервые обнаружить эррантные (бродячие) формы, которые преобладают по числу видов.

Консорция *R. venosa* всё ещё является мало изученной компонентой в структуре биоценозов шельфа Чёрного моря, её исследование продолжается. Целью данной работы было изучить комплекс Annelida (Polychaeta) консорции *R. venosa*. Задачи этапа: составление списка таксонов полихет — эпибионтов рапаны, а также исследование биогеографической и трофической структуры таксоценоза, распределения по районам и глубинам и экологических связей полихет с ядром консорции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор образцов и натурные исследования эпибионтов раковин *R. venosa* проведены в 2007–2018 гг., с июня по ноябрь, в семи районах северной части Чёрного моря (рис. 1, табл. 1).

Таблица 1. Районы исследований в северной части Чёрного моря и показатели суммарной площади покрытия зооконсортиями поверхности раковин *R. venosa*, % (мин.–макс. / среднее значение)

Table 1. Research areas in the northern Black Sea and indicators of *R. venosa* shell surface total coverage with zooconsorts, % (min.–max. / mean value)

№	Район	Кол-во проб	Глубина, м	Месяц, год	Грунт	Покрытие, % поверхности
1	Пляж Мамайя	12	0–1,5	XI, 2008	песок	2–35 / 5
2	Северо-западная часть Чёрного моря	11	19,5–25,0	X–XI, 2010	ил с ракушей	0–5 / 2
3	Севастополь	1250	2–10	VI–IX, 2015, 2018	песок	0–100 / 35
		130	1,5–4	VI–IX, 2015, 2018	скала	0–60 / 25
4	Алупка	125	0,5–5,5	IX, 2016, 2018	скала	0–30 / 10
5	Ялта — Алушта	2	34; 40	X–XI, 2010	ил	20; 25
6	Карадаг	722	3–10	VI–VII, 2007, 2009	скала	0–70 / 30
		14	21,8–23	X–XI, 2010	песчаный ил	5–85 / 30
7	Керчь	145	0,5–15	VII, 2012, 2018	песок	5–90 / 20



Рис. 1. Карта районов отбора проб: 1 — пляж Мамайя (Румыния); 2 — северо-западная часть Чёрного моря, Крымский сектор; 3 — Севастополь; 4 — Алупка; 5 — Ялта — Алушта; 6 — Карадаг; 7 — Керченский пролив

Fig. 1. Sampling map: 1 – Mamaia Beach (Romania); 2 – northwestern Black Sea, Crimea offshore; 3 – Sevastopol; 4 – Alupka; 5 – Yalta – Alushta; 6 – Karadag; 7 – Kerch Strait

На глубинах до 15 м сбор особей *R. venosa* проводили безвыборочно вручную с использованием легководолазного снаряжения. Каждый экземпляр рапаны с эпибионтами (пробу) помещали в отдельный пластиковый пакет с указанием глубины и биотопа. В более глубоководной зоне сбор материала проводили с помощью дночерпателя «Океан-50» с борта НИС «Профессор Водяницкий» (рейс № 68, 2010 г.). Всего отобрано и проанализировано 2411 экземпляров *R. venosa*, из них 977 — скальной рапаны и 1434 — рапаны рыхлых грунтов. Размер исследованных особей *R. venosa* варьировал от 31,3 до 110,8 мм (средний — 54,4 мм), возраст — от 1 до 12 лет (средний — 4 года). Покрытие эпибионтами раковины рапаны (интенсивность обрастания) оценивали в процентах от общей площади внешней поверхности раковины (Бондарев и Ревков, 2017а).

Обобщённая характеристика встречаемости таксонов в сводной таблице (см. табл. 2) дана по следующей шкале: «-» — таксон в выборке моллюсков не обнаружен; «+» — встречается редко (до 1 % выборки); «++» — нечасто (2–10 %); «+++» — часто (11–30 %); «++++» — очень часто (> 30 %). Линейные размеры особей рапаны измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм, полихет — с помощью окуляр-микрометра микроскопа МБС-10. Взвешивание объектов (сырая масса) исследования выполнено на электронных весах WLM-200: особей рапаны — с точностью до 0,1 г; полихет — до 0,0001 г. Трофическая специализация полихет приведена по (Киселева, 2004 ; Хлебович, 1996 ; Giangrande et al., 2004 ; Serrano et al., 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Список таксонов Polychaeta в консорции *R. venosa* включает 31 вид, представляющий 31 род 15 семейств. Большая часть видов (18) относится к Errantia, половину из них составляют представители семейств Nereididae и Syllidae. Из Sedentaria (13 видов) наибольшим количеством видов (4) представлено семейство Serpulidae (табл. 2).

Таблица 2. Список таксонов Polychaeta консорции *R. venosa* и их трофическая специализация, Т (С — плотоядные; D — детритофаги; F — фильтраторы; H — растительноядные; O — полифаги); встречаемость на раковинах моллюсков, обитающих на рыхлых (1) и скальных (2) грунтах, по глубинам и районам в соответствии с рис. 1

Table 2. List of Polychaeta taxa of *R. venosa* consortium and their trophic specialization, T (C – carnivores; D – detritivores; F – filter feeders; H – herbivores; and O – omnivores); occurrence at shells of molluscs inhabiting loose (1) and rocky (2) sediments by depths and research areas according to Fig. 1

Таксон	Т	Встречаемость		Глубина, м	Районы
		1	2		
Errantia					
Phyllodocidae Örsted, 1843					
<i>Mysta picta</i> (Quatrefages, 1865)	С	+	–	2,0–5,0	3
<i>Eulalia viridis</i> (Linnaeus, 1767)	С	+	–	2,5–8,0	3
<i>Genetyllis tuberculata</i> (Bobretzky, 1868)	С	+	–	2,0–6,0	3
Polynoidae Kinberg, 1856					
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	С, О	+	–	2,5–6,0	3
Pholoidae Kinberg, 1858					
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839	О	+	–	3,0–10,0	3
Nereididae Blainville, 1818					
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	D, О	+	–	3,0–6,0	3
<i>Hediste diversicolor</i> (O. F. Müller, 1776)	О, H	+	–	3,0–10,0	3, 7
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	D, H	+	–	3,0–6,0	3
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)	H, D	++	–	2,5–10	3
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)	H, О	+++	–	2,0–10	3, 6, 7

Продолжение на следующей странице...

Таксон	Т	Встречаемость		Глубина, м	Районы
		1	2		
Syllidae Grube, 1850					
<i>Exogone naidina</i> Örsted, 1845	H	+	–	4,5	3
<i>Salvatoria clavata</i> (Claparède, 1863)	O	+	–	2,0–6,0	3
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	O	+	–	3,0; 6,0	3
<i>Trypanosyllis zebra</i> (Grube, 1860)	D	+	–	4,0	3
Pilargidae Saint-Joseph, 1899					
<i>Sigambra tentaculata</i> (Treadwell, 1941)	C, D	+	–	5,5	3
Eunicidae Berthold, 1827					
<i>Eunice vittata</i> (Delle Chiaje, 1828)	C	+	–	2,5–7,0	3
<i>Lysidice ninetta</i> Audouin & H. Milne Edwards, 1833	D	+	–	2,5–6,0	3
Dorvilleidae Chamberlin, 1919					
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)	O	+	–	4,5	3
Sedentaria					
Orbiniidae Hartman, 1942					
<i>Naineris laevigata</i> (Grube, 1855)	D	+	–	4,0	3
Spionidae Grube, 1850					
<i>Polydora</i> sp.	D	++	+	0,5–12,0	3, 5, 6, 7
<i>Prionospio cirrifera</i> Wirén, 1883	D	+	–	6,0	3
<i>Spio decorata</i> Bobretzky, 1870	D	+	–	4,5	3
Opheliidae Malmgren, 1867					
<i>Polyophthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)	D	++	+	2,0–5,0	3, 6, 7
Capitellidae Grube, 1862					
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	D	+	–	5,0	3
Sabellariidae Johnston, 1865					
<i>Sabellaria taurica</i> (Rathke, 1837)	F	+	–	4,0–8,0	3, 7
Terebellidae Johnston, 1846					
<i>Amphitritides gracilis</i> (Grube, 1860)	D	+	–	4,5	3
<i>Polycirrus jubatus</i> Bobretzky, 1869	D	+	–	4,0	3
Serpulidae Rafinesque, 1815					
<i>Hydroides dianthus</i> (Verrill, 1873)	F	++	–	2,0–8,0	3, 7
<i>Spirobranchus triqueter</i> (Linnaeus, 1758)	F	++++	+++	0,5–40,0	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7
Spirorbinae Chamberlin, 1919					
<i>Janua heterostropha</i> (Montagu, 1803)	F	++++	++++	0,5–23,0	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7
<i>Pileolaria militaris</i> Claparède, 1870	F	+++	+++	1,0–8,0	3, 4, 6, 7

Ранее в консорции *R. venosa* было зафиксировано 64 вида зообентоса, относящихся к шести типам: Cnidaria, Bryozoa, Porifera, Chordata, Mollusca и Arthropoda (Бондарев и Ревков, 2017a, b; Бондарев и Бондаренко, 2019; Емельянов и др., 2010). Наибольшим количеством таксонов был представлен тип Arthropoda (27 видов) (Бондарев и Бондаренко, 2019). По нашим данным, класс Polychaeta, включающий 31 вид, — таксономически самая разнообразная группа зооконсортов рапаны.

Предшествующими исследованиями консортов рапаны в Чёрном море (Емельянов и др., 2010) установлены только два вида полихет — *Spirobranchus triqueter* и *Janua heterostropha*. В списке эпибионтов скальной и песчаной рапаны Адриатического моря из полихет также приведены только серпулиды без указания их видовой принадлежности (Savini et al., 2004). Полихет-перфораторов *Polydora ciliata* (Johnston, 1838) и *Polydora websteri* Hartman in Loosanoff & Engle, 1943 отмечали в раковинах устриц *Magallana gigas* (Thunberg, 1793), выращиваемых

в марихозьяйствах в Чёрном море (Гаевская и Лебедевская, 2010 ; Лисицкая и др., 2010), однако в раковинах *R. venosa* представителей этого рода ранее не диагностировали. Таким образом, наши исследования значительно расширяют представления о биоразнообразии таксоцена полихет консортных *R. venosa*.

Биогеографическая характеристика таксоцена. Фауна полихет, обнаруженных в консорции *R. venosa*, состоит из трёх биогеографических групп: аборигенных видов средиземноморско-атлантического происхождения, эндемичных видов Чёрного моря и современных вселенцев различного географического генезиса. Таксоцен полихет консорции преимущественно (25 видов, примерно 84 %) представлен видами средиземноморско-атлантического происхождения. Эти виды, ставшие постоянными компонентами фауны, имеют в Черноморском бассейне аборигенный статус.

Эндемиками Чёрного моря являются три вида (~ 10 % общего количества видов) — *Genetyllis tuberculata* (рис. 2А), *Sabellaria taurica* и *Polycirrus jubatus*.

Два вида (~ 6 %) являются современными вселенцами — *Sigambra tentaculata* и *Hydroides dianthus*. Единственный представитель семейства Pilargidae и рода *Sigambra* Müller, 1858 в Чёрном море, *S. tentaculata*, впервые был указан для побережий Крыма и Кавказа на глубине 5–40 м на ракушечнике и илесто-ракушечном грунте в 1964 г. (Киселева, 2004). Типовое местообитание этого вида — Атлантическое побережье Северной Америки (Новая Англия), однако в настоящее время он найден в морях Средиземноморского бассейна, у побережья Европы (Giangrande et al., 2004). В наших сборах *S. tentaculata* (длина — 7,0 мм, масса — 0,002 г) обнаружена один раз в бухте Голубая (г. Севастополь, Крым) на глубине 6 м на песчаной рапане.

Серпулиду *H. dianthus* относят к опасным инвазионным видам, в настоящее время активно распространяющимся в различные районы Мирового океана (Sun et al., 2017). Первоначально вид был описан для Атлантического побережья Северной Америки, позже обнаружен в Мексиканском заливе, у берегов Европы и Западной Африки, в Средиземном море, а затем — у берегов Южной Америки, Японии и Китая (Cinar et al., 2014 ; World Polychaeta database, 2019 ; Sun et al., 2017). Одни исследователи считали *H. dianthus* вселенцем в Средиземное море, другие — криптогенным видом (Streftaris & Zenetos, 2006). В Чёрном море этот вид впервые был зарегистрирован в 2009 г. на устрицах *Magallana gigas*, выращиваемых в бухте Казачья (Севастополь), а впоследствии — и в обрастании камней и мидийных коллекторов в бухте Севастопольская (Болтачева и др., 2011). Детальные генетические исследования *H. dianthus* из разных районов Мирового океана показали, что черноморские экземпляры наиболее близки к особям из Мексиканского залива (Техас, США) и были интродуцированы в Чёрное море напрямую из американской популяции (Sun et al., 2017). Нами *H. dianthus* в наибольшем количестве обнаружен в бухте Казачья (район № 3).

В целом таксоцен полихет консорции *R. venosa* по биогеографическому делению в общих чертах совпадает со структурой их фауны в Чёрном море. В определённой степени наличие рапаны способствует сохранению и распространению эндемичных полихет и видов-вселенцев.

Показатели развития таксоцена по биотопам и районам. На песчаной рапане нами обнаружен 31 вид, а на скальной — только 5 видов, относящихся к Sedentaria (табл. 2). Аналогична ситуация и по другим показателям развития полихет — встречаемости и численности. Они в целом, по нашим данным, выше у песчаной рапаны, хотя могут значительно различаться по районам исследований. Максимальные площадь покрытия полихетами (70 %) и их встречаемость (до 95 %) отмечены на песчаной рапане (район № 3), однако минимальные значения этих показателей (до 5 %) также зарегистрированы у рапаны, обитающей на рыхлых грунтах (районы № 1 и 2).

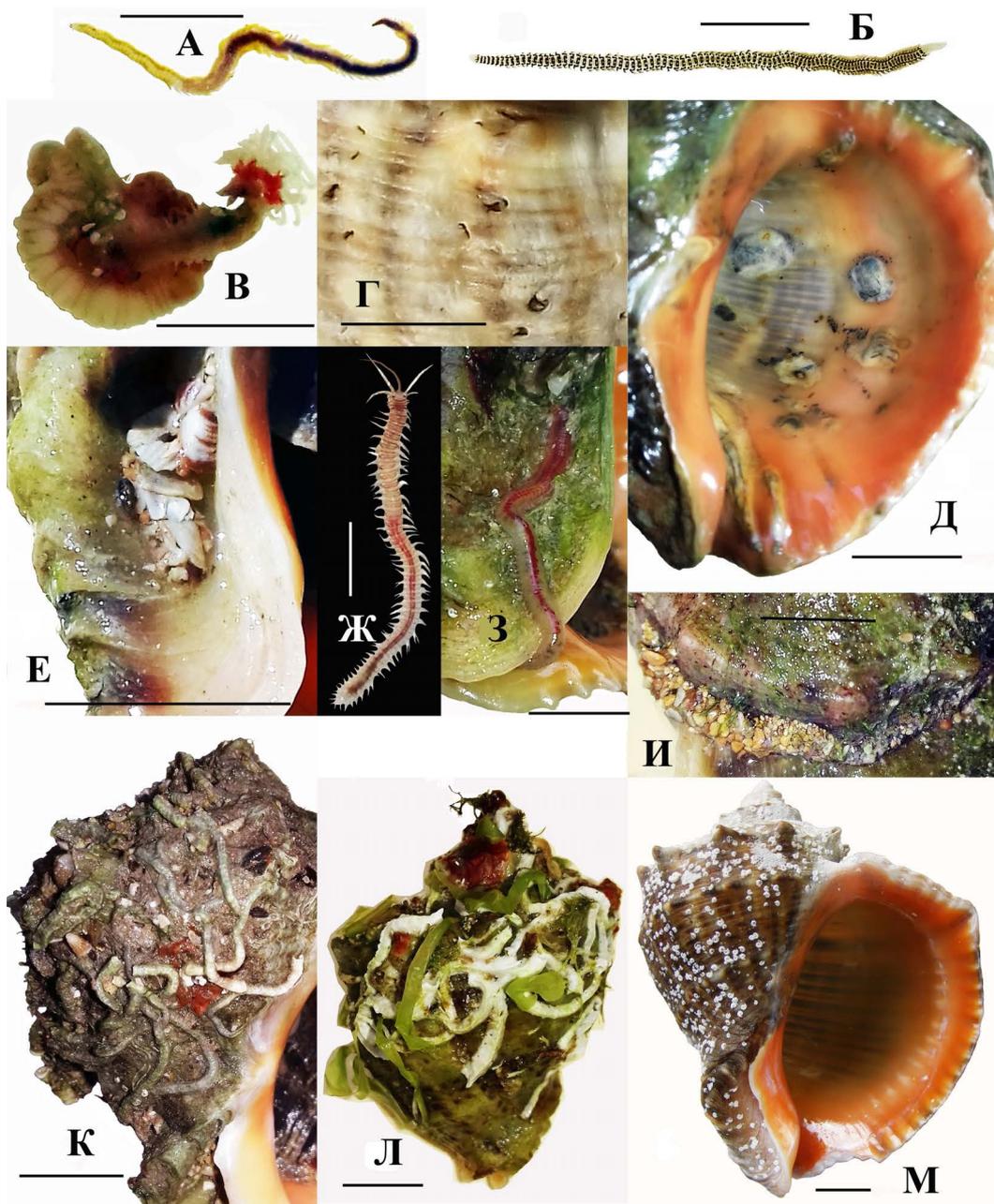


Рис. 2. Полихеты консорция *R. venosa*: А — *Genetyllis tuberculata*; Б — *Mysta picta*; В — *Amphitritides gracilis*; Г — выходные отверстия *Polydora* sp. на очищенной от обрастателей поверхности раковины рапаны; Д — блистеры в устье раковины, перекрывающие ходы *Polydora* sp.; Е — инкрустированная обломками раковин моллюсков кожистая трубка, выходящая из полости пупка раковины рапаны; Ж — *Eunice vittata*; З — *E. vittata*, выползший из полости пупка раковины рапаны; И — песчаная трубка *Sabellaria taurica*, расположенная на шве оборотов раковины рапаны; К–М — известковые трубки серпулид на поверхности раковины рапаны (К — *Hydroides dianthus*; Л — *Spirobranchus triqueter*; М — *Janua heterostropha*). Масштабные линии — 1 см

Fig. 2. Polychaetes of *R. venosa* consortium: А – *Genetyllis tuberculata*; Б – *Mysta picta*; В – *Amphitritides gracilis*; Г – *Polydora* sp. boring on a shell surface cleaned from fouling; Д – blisters at the shell mouth blocking *Polydora* sp. passages; Е – leathery tube encrusted with mollusc shell fragments, protruding from the umbilical cavity of the rapa whelk shell; Ж – *Eunice vittata*; З – *E. vittata* crawled out of the umbilical cavity of the rapa whelk shell; И – *Sabellaria taurica* sand tube located on the whorl suture of the rapa whelk shell; К–М – calcareous tubes of serpulids on the rapa whelk shell surface (К – *Hydroides dianthus*; Л – *Spirobranchus triqueter*; М – *Janua heterostropha*). Scale bars are 1 cm

Наиболее высокие показатели характерны для бухт г. Севастополя (район № 3), где зафиксированы все виды полихет консорции; это отчасти может быть связано с тем, что в данном районе было отобрано большее, чем в других районах, количество проб. Основной причиной, очевидно, являются благоприятные условия в бухтах: умеренная динамика вод не препятствует развитию комплекса эпибионтов рапаны.

Наибольшая встречаемость полихет в целом отмечена для спирорбин *J. heterostropha* и *P. militaris* (в бухте Казачья она достигала 90 %). Второе место по встречаемости (в отдельных районах — до 75 %) принадлежало серпулиде *S. triqueter*, а в бухте Казачья — вселенцу *H. dianthus*. Оба этих вида могут совместно присутствовать на одном экземпляре рапаны (районы № 3 и 7). Следующие по встречаемости (представители *Sedentaria*, *Polydora* sp. и *P. pictus*) обнаружены значительно реже (у 2–10 % рапан). Отметим, что на глубинах 0,5–2,0 м в районе г. Керчи (район № 7) полидорой поражены до 90 % особей *R. venosa*.

Из *Errantia* наиболее часто встречающимися видами являются *P. dumerilii* и *P. cultrifera*, их встречаемость в бухте Казачья — 30 и 10 % соответственно. Ряд видов обнаружены в консорции единично (1–5 экз. за всё время исследований): *A. gracilis*, *C. capitata*, *M. picta*, *N. laevigata*, *N. zonata*, *P. jubatus*, *P. cirrifera*, *P. kefersteini*, *S. decorata* и *T. zebra*. В количестве 6–10 экз. зарегистрированы *E. viridis*, *H. imbricata*, *L. ninetta* и *S. gracilis*. Общее количество видов полихет, чья встречаемость не превышает 1 %, составляет 23 (74 % общего числа).

Количество полихет на отдельном экземпляре рапаны даже в одном районе варьирует в очень широких пределах (от 1 до 132 экз.) в случае присутствия серпулид, и особенно спирорбин. Максимальное количество особей полихет зарегистрировано на рапане 4-летнего возраста (высота — 71,5 мм) из района № 3. При этом в том же районе на особях более старшего возраста, до 12 лет, обнаружено значительно меньшее количество полихет (12–48 экз.). В районах № 1 и 2 значения показателей развития фауны полихет у рапан всех возрастов и размеров минимальны. Поскольку подавляющее большинство полихет консорции рапаны живут около года, их конкурентные возможности ниже, чем у многолетних организмов, которые способны расширять своё присутствие в течение длительного времени. Для таких массовых седентарных форм, как серпулиды, важно, чтобы при оседании личинок имелось свободное пространство и были сформированы некоторые внешние условия для развития. К ним относятся особенности гидрофизики и литодинамики в районе, их межгодовые и сезонные изменения, конкурентная борьба с другими эпибионтами, выедание хищниками и др. Такая многофакторность и особенности биологии приводят к тому, что естественная тенденция на увеличение присутствия эпибионтов по мере увеличения площади поверхности раковины в процессе роста рапаны (Бондарев и Ревков, 2017а, б, 2018 ; Бондарев и Бондаренко, 2019 ; Bondarev & Milchakova, 2018) для полихет не прослеживается.

Максимальное число видов, обнаруженных на отдельном экземпляре рапаны, — 8. Обычно на особях *R. venosa* присутствует 2–4 вида полихет. Размер полихет в консорции варьировал от 0,5 мм (молодь *J. heterostropha* и *P. militaris*) до 61,5 мм (*A. gracilis*) (средний — 6,2 мм), а масса изменялась от 0,0001 до 0,017 г (средняя — 0,0012 г). Площадь покрытия поверхности раковины рапаны полихетами может достигать 70 %, а масса полихет — 0,021 г, что составляет не более 0,03 % массы моллюска — ядра консорции. Масса других эпибионтов рапаны, например *Bivalvia*, может быть сопоставима с массой самого моллюска (Бондарев и Ревков, 2017б). Следовательно, полихеты вносят незначительный вклад в биомассу консорции *R. venosa*.

Табл. 2 показывает, что количество видов полихет консорции *R. venosa* значительно различается в зависимости от того, в каком биотопе обитает рапана (ядро консорции), что аналогично присутствию других эпибионтов на рапане. Число видов, встречаемость, численность и биомасса эпибионтов других таксономических групп на песчаной рапане в большинстве исследованных нами районов выше таких же показателей для скальной рапаны (Бондарев и Ревков, 2017а, б, 2018 ;

Бондарев и Бондаренко, 2019 ; Bondarev & Milchakova, 2018). Между тем показатели развития фауны полихет значительно различаются по районам: как минимальные, так и максимальные их значения зафиксированы нами для песчаной рапаны (табл. 2).

По данным исследований, предшествующих нашим, показатели развития эпибионтов *R. venosa* зависят скорее от района обитания рапаны, чем от принадлежности её к скальной или песчаной форме. Были обнаружены два вида серпулид, их встречаемость на песчаной рапане имела минимальные значения (0–2 %), а на скальной *R. venosa* — максимальные (до 99 %) (Емельянов и др., 2010). Данные исследований консортов *R. venosa* из Адриатического моря показали, что частота встречаемости серпулид на скальной рапане значительно выше, чем на песчаной (93 % против 13 %) (Savini et al., 2004). Эти сведения по песчаной рапане соответствуют нашим лишь отчасти.

К сожалению, сравнение можно провести по встречаемости только серпулид. Другие виды полихет в консорции рапаны как в Чёрном море, так и в Адриатическом не зарегистрированы. Именно поэтому наши данные являются базовыми для дальнейших исследований таксоцена полихет консорции *R. venosa*.

Связь с ядром консорции. Представители Errantia и часть видов Sedentaria свободно перемещаются по поверхности раковины рапаны, укрываясь среди водорослевых обрастаний. Иногда их можно обнаружить среди яйцевых капсул рапаны, которые отложены на раковине или между особями зообентоса (преимущественно Bivalvia), обрастающими раковину *R. venosa*. Хищные полихеты семейства Phyllodoceidae — *E. viridis*, *G. tuberculata* и *M. picta* (рис. 2Б) — могут укрываться в свёрнутых в трубку талломах зелёных водорослей *Ulva* spp. Не исключено, что эти полихеты сами создают из талломов водорослей временные укрытия.

Как при наличии обрастаний, так и при их отсутствии полихеты предпочитают укрываться в естественных углублениях и полостях раковины. Такими углублениями являются пришовный канал оборотов раковины и пупочная полость, образующаяся при навивании оборотов раковины вокруг столбика. Глубина канала пупочной полости зависит от размера раковины рапаны и может превышать длину самой крупной полихеты из нашей выборки. В пупочной полости раковины рапаны высотой 102 мм из бухты Круглая (район № 3) был обнаружен экземпляр теребеллиды *A. gracilis* (рис. 2В) длиной 60,5 мм. Этот экземпляр покинул убежище при раздражении длинной иглой, однако зачастую извлечь полихету из узкой пупочной полости не представляется возможным либо удаётся только частично.

Углубления и полости на поверхности и в толще раковины рапаны могут появляться в результате сверления губкой *Pione vastifica* (Hancock, 1849) (Бондарев и Ревков, 2017а). В ходах, сформированных пионией, обнаружены *L. ninetta*, которые, по-видимому, их расширяют, обладая способностью перфорировать раковины моллюсков (Виноградов, 1949). Перфорировать раковины могут и полидорины. Для Чёрного моря известны два вида рода *Polydora*, обладающих этой способностью, — нативный *P. ciliata* и недавний вселенец *P. websteri* (Гаевская и Лебедовская, 2010). Количество *Polydora* sp., обнаруженных нами в раковинах живых *R. venosa*, достигало 26 особей на 1 экз. рапаны. На внешней поверхности раковины рапаны ходы червей имеют отверстия (рис. 2Г), позволяющие полидоре питаться, собирая детрит, и удалять продукты жизнедеятельности. Моллюски, защищаясь от раздражающего воздействия полихет, в местах их проникновения во внутренний слой раковины образуют блистеры (рис. 2Д). Ранее было показано, что *P. ciliata* предпочитает обитать в раковинах черноморских *Tritia reticulata* (Linnaeus, 1758), занятых раками-отшельниками, а *Dipolydora armata* (Langerhans, 1880) в Средиземном море преимущественно перфорирует либо пустые раковины гастроподы *Stramonita haemastoma* (Linnaeus, 1767) (Muricidae), либо раковины этого вида, занятые раками-отшельниками (Виноградов и Лосовская, 1968 ; Bick, 2006).

Ряд видов червей обнаружен в кожистых трубках, зачастую инкрустированных песчинками и мелкими обломками раковин моллюсков (рис. 2Е): *Eunice vittata* (рис. 2Ж, З), *Lysidice ninetta*, *Perinereis cultrifera*, *Platynereis dumerilii*. Чаще всего кожистые трубки с полихетами располагаются в вышеупомянутых углублениях и полостях, а их части, находящиеся на поверхности раковин рапаны, инкрустированы обломочным материалом (рис. 2Е). В большинстве таких трубок отмечен *Platynereis dumerilii*. *Sabellaria taurica* строит прочные песчаные трубки на внешней поверхности раковины рапаны (рис. 2И). Наиболее распространёнными являются известковые трубки серпулид (рис. 2К–М), которые могут покрывать до 70 % поверхности раковины *R. venosa*.

Представляет интерес то, является ли связь полихет с ядром консорции случайной или экологически обусловленной. У многих *Sedentaria* тесная связь с рапаной определяется использованием раковины как субстрата для внедрения (*Polydora* sp.) или прикрепления прочных трубок (*Sabellariidae*, *Serpulidae*). Для *Errantia* эта связь гораздо менее очевидна и требует дополнительного рассмотрения.

Известно, что некоторые nereиды строят трубки. В гладких пергаментных трубках обитает *Nicon moniloceras* (Hartman, 1940), а пергаментные трубки *Simplisetia erythraeensis* (Fauvel, 1918) инкрустированы песчинками и частичками ржавого ила (Хлебович, 1996). В полупрозрачных трубках, прикреплённых к водорослям, камням или раковинам, обитают *P. dumerilii* и *Platynereis bicanaliculata* (Baird, 1863) (Хлебович, 1996). Нами на раковинах *R. venosa* в кожистых трубках, зачастую инкрустированных обломками раковин и песчинками, обнаружены не только *Nereididae* (*P. dumerilii* и *P. cultrifera*), но и представители семейства *Eunicidae* (*E. vittata* и *L. ninetta*). Элементы морфологии раковины *R. venosa*, прежде всего её пупок, полихеты используют для укрытия. Таким образом, ряд видов бродячих полихет имеет тесную связь с ядром консорции, используя раковину рапаны как субстрат.

Возможно, подвижные виды полихет могут укрываться от хищников среди водорослей и седентарных животных на раковине *R. venosa*; по-видимому, часть видов находит там пищу. Это прежде всего относится к растительноядным видам, таким как *P. dumerilii* и *P. cultrifera*, которых могут привлекать водорослевые обрастания рапан, но актуально и для видов, питающихся фауной, которая сопутствует водорослям, таких как *P. pictus*. Известно, что nereиды образуют большие скопления на мидиевых банках; причина этого — способность питаться псевдофекалиями моллюсков, что подтверждено экспериментально (Хлебович, 1996). На черноморских рапанах митилиды являются одними из наиболее распространённых обрастателей (Бондарев и Ревков, 2017b) и, соответственно, могут предоставлять пищу некоторым видам полихет. Кроме того, сама рапана, активно питаясь, на протяжении большей части года ежедневно производит фекалии. Прямых наблюдений за питанием полихет этими фекальными массами нет, однако такая трофическая связь не исключена.

Педальные железы рапаны обильно выделяют слизь, которая служит для защиты тела от внешних воздействий и для смазывания скользящей поверхности подошвы ноги при ползании. Наружные покровы рапаны секретируют мукус, представляющий собой смесь кислых и нейтральных мукополисахаридов или мукопротеинов. Помимо слизи, наружные покровы рапаны выделяют белковые секреты. При нападении рапаны на двустворчатых моллюсков мукус из гипобранхиальной железы в большом количестве проникает внутрь раковины жертвы (Чухчин, 1970). Мы наблюдали, как питающаяся рапана привлекала плотоядных моллюсков *T. reticulata*, которые окружали хищника по периметру раковины. Можно предположить, что в процессе перетирания жертвы радулой рапаны отдельные кусочки пищи попадают в воду, привлекая плотоядных представителей бентоса. Эти остатки, как и перечисленные вещества, выделяемые рапанами, вероятно, могут служить пищей полихетам.

Таким образом, *R. venosa* не только является субстратом для многих полихет, но и привлекает разнообразные по типу питания виды, в результате чего формируются трофические цепи элементарного биоценоза рапаны.

Трофическая структура. Трофическая принадлежность видов полихет консорции *R. venosa* приведена в табл. 2. Для видов, которым присущ смешанный тип питания, в табл. 2 последовательность буквенных индексов дана в соответствии с преобладанием или типом, характерным для взрослых особей. Бóльшая часть видов таксоцена (12 видов, 39 %) — детритофаги. Далее по числу видов следуют плотоядные (6 видов, 19 %), фильтраторы и полифаги (по 5 видов, 16 %), растительноядные (3 вида, 10 %).

По численности полихет трофическая структура таксоцена существенно отличается. Более 90 % численности полихет консорции рапаны составляют фильтраторы, преимущественно серпулиды. Второе место по численности (5,5 %) занимают растительноядные или преимущественно растительноядные виды. При этом около 70 % их численности приходится на *P. dumerilii*, взрослые особи которого являются всеядными с преобладанием растительноядности (Киселева, 2004). Третье место по численности занимают детритофаги (2,5 %), далее следуют плотоядные (1,5 %) и полифаги (0,5 %). Численность плотоядных и полифагов незначительна, что отражает, вероятно, их меньшую связь с ядром консорции.

Известно, что большинство черноморских полихет относится к детритоядным животным (Киселева, 2004). Значительная часть видов таксоцена полихет консорции рапаны также является детритофагами, однако по численности полихет трофическая структура таксоцена иная: детритофаги занимают только третье место, существенно уступая фильтраторам.

Для фильтраторов, которые нуждаются в твёрдом субстрате, рапана — это едва ли не единственная естественная возможность расширить своё присутствие в биотопе рыхлых грунтов. Проникновение в зону развития рыхлых грунтов растительноядных или преимущественно растительноядных полихет, а также видов, которые питаются животными, обитающими на макрофитах, также связано с *R. venosa*, которая является благоприятным субстратом для развития водорослей (Bondarev & Milchakova, 2018).

Распределение по глубинам. Бóльшая часть полихет консорции приурочены к глубинам 2–10 м. Спирорбины *J. heterostropha* были обнаружены на глубине от 0,5 до 23 м, и только серпулиды *S. triqueter* присутствовали на рапане от 0,5 м до максимальной глубины отбора проб — 40 м (табл. 2).

Наиболее разнообразный видовой состав полихет в Чёрном море наблюдается на глубине 10–50 м (Киселева, 2004). Бóльшая часть видов полихет консорции *R. venosa* обнаружена на глубинах от 2–3 до 6–10 м (табл. 2). Ранее показано, что обилие водорослей и беспозвоночных вдоль градиента глубин в значительной мере определяется динамическими характеристиками водной среды (Бондарев и Ревков, 2017а, б, 2018 ; Бондарев и Бондаренко, 2019 ; Bondarev & Milchakova, 2018). На прибрежных скалах динамика водных масс препятствует развитию водорослей и подвижных форм бентоса. На глубинах до 2 м песчаные грунты обладают высокой подвижностью и воздействуют угнетающе на развитие эпибентоса. Это в полной мере относится и к полихетам консорции, особенно к видам, связанным с водорослями топически и трофически. Так, *P. dumerilii* и *N. zonata* встречаются от 0 до 30 м, но в массовом количестве обитают на макрофитах, произрастающих на глубине 3–15 м (Киселева, 2004). На глубинах 2–10 м фотические условия развития водорослей наиболее благоприятны. Динамика вод, особенно в условиях бухт, на этих глубинах не препятствует оседанию личинок и жизнедеятельности молоди и взрослых особей на поверхности раковин рапаны. Не менее важным обстоятельством является то, что именно к этому диапазону глубин приурочены скопления *R. venosa*, выполняющей функцию ядра консорции. В летний период, когда рапана нерестится и активно питается, она мигрирует на мелководье, где и создаёт скопления (Bondarev, 2014).

Седентарные виды, для которых основным лимитирующим фактором служит наличие/отсутствие твёрдого субстрата, были обнаружены в широком диапазоне глубин. Спирорбина *J. heterostropha* встречалась от глубины 0,5 до 23 м, и только серпулида *S. triqueter* присутствовала на рапане до максимальной глубины отбора проб (40 м), при минимальной глубине 0,5 м (табл. 2).

Заключение. В консорции *R. venosa* представители класса Polychaeta являются таксономически наиболее разнообразной группой бентосных беспозвоночных: 9 отрядов, 15 семейств, 31 вид.

Таксоцен полихет, консортных рапане, представляет три биогеографические группы: аборигенные виды средиземноморско-атлантического генезиса, эндемики Чёрного моря и современные виды-вселенцы различного географического генезиса. Первая группа преобладает (84 %), но вклад двух других групп достаточно представлен (10 и 6 % соответственно).

Полихеты связаны с консорцией *R. venosa* топически и трофически и являются важным её компонентом. Они занимают первое среди таксономических групп место по встречаемости и численности в консорции рапаны.

Polychaeta присутствуют в консорции во всём диапазоне глубин обитания *R. venosa*, но большинство видов обнаружены на глубинах 2–10 м, к которым приурочены скопления рапаны и где существуют наиболее благоприятные условия для развития водорослевых обрастаний на её поверхности.

На песчаной *R. venosa* обнаружен 31 вид, а на скальной — 5 видов. Встречаемость и численность полихет на песчаной рапане в большинстве районов исследований также выше, чем на скальной рапане.

В консорции рапаны многие виды полихет находят благоприятные условия для жизнедеятельности и получают дополнительные возможности для распространения на шельфе Чёрного моря.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации 121030100028-0).

Благодарность. Авторы признательны анонимным рецензентам за конструктивные замечания и рекомендации, следование которым повысило качество публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Болтачева Н. А., Ковалёва М. А., Макаров М. В., Бондаренко Л. В. Многолетние изменения макрофауны скал в зоне верхней sublиторали у Карадага (Чёрное море) // *100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского* : сборник научных трудов / под ред. А. В. Гаевской, А. Л. Морозовой. Симферополь : Н. Орианда, 2015. С. 530–548. [Boltachova N. A., Kovaleva M. A., Makarov M. V., Bondarenko L. V. Macrofauna on the rocks long-term changes in the upper subtidal zone of Karadag (the Black Sea). In: *100 years of the T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station* : issue of scientific papers. A. V. Gaevskaya, A. L. Morozova (Eds). Simferopol : N. Orianda, 2015, pp. 530–548. (in Russ.)]
2. Болтачева Н. А., Лисицкая Е. В., Лебедевская М. В. Новый для Чёрного моря вид полихет *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) из прибрежных вод Крыма // *Морской экологический журнал*. 2011. Т. 10, № 2. С. 34–38. [Boltachova N. A., Lisitskaya E. V., Lebedovskaya M. V. New species *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) from the coastal waters of Crimea (the Black Sea). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, vol. 10, no. 2, pp. 34–38. (in Russ.)]
3. Бондарев И. П. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // *Ruthenica*. 2010. Т. 20, № 2. С. 69–90. [Bondarev I. P. Shell morphogenesis and intraspecific differentiation of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846). *Ruthenica*, 2010, vol. 20, no. 2, pp. 69–90. (in Russ.)]

4. Бондарев И. П. Структура популяций *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) Севастопольских бухт (Чёрное море) // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 3. С. 14–21. [Bondarev I. P. Structure of *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) population of Sevastopol bays (the Black Sea). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 3, pp. 14–21. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.3.02>
5. Бондарев И. П., Ревков Н. К. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Чёрного моря. Часть I: Porifera, Cnidaria, Bryozoa, Chordata // *Морской биологический журнал*. 2017а. Т. 2, № 2. С. 20–33. [Bondarev I. P., Revkov N. K. Consorts of gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Northern Black Sea. Part I: Porifera, Cnidaria, Bryozoa, Chordata. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2017a, vol. 2, no. 2, pp. 20–33. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.2.02>
6. Бондарев И. П., Ревков Н. К. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Чёрного моря. Часть II: Mollusca (Polyplacophora, Bivalvia) // *Морской биологический журнал*. 2017b. Т. 2, № 3. С. 12–22. [Bondarev I. P., Revkov N. K. Consorts of gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Northern Black Sea. Part II: Mollusca (Polyplacophora, Bivalvia). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2017b, vol. 2, no. 3, pp. 12–22. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.3.02>
7. Бондарев И. П., Ревков Н. К. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Чёрного моря. Часть III: Mollusca (Gastropoda) // *Морской биологический журнал*. 2018. Т. 3, № 1. С. 23–34. [Bondarev I. P., Revkov N. K. Consorts of gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Northern Black Sea. Part III: Mollusca (Gastropoda). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2018, vol. 3, no. 1, pp. 23–34. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.1.03>
8. Бондарев И. П., Бондаренко Л. В. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Чёрного моря. Часть IV: Arthropoda // *Морской биологический журнал*. 2019. Т. 4, № 2. С. 11–22. [Bondarev I. P., Bondarenko L. V. Consorts of gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Northern Black Sea. Part IV: Arthropoda. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2019, vol. 4, no. 2, pp. 11–22. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.2.02>
9. Виноградов К. А. К фауне кольчатых червей (Polychaeta) Чёрного моря // *Труды Карадагской биологической станции*. 1949. Вып. 8. С. 3–84. [Vinogradov K. A. K faune kol'chatykh chervei (Polychaeta) Chernogo morya. *Trudy Karadagskoi biologicheskoi stantsii*, 1949, iss. 8, pp. 3–84. (in Russ.)]
10. Виноградов К. А., Лосовская Г. В. *Тип кольчатые черви – Annelida* // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Киев : Наукова думка, 1968. Т. 1 : Свободноживущие беспозвоночные. С. 251–405. [Vinogradov K. A., Losovskaya G. V. *Tip kol'chatye chervi – Annelida*. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Kyiv : Naukova dumka, 1968. Vol. 1 : Svoobodnozhivushchie bespozvonochnye, pp. 251–405. (in Russ.)]
11. Гаевская А. В., Лебедевская М. В. *Паразиты и болезни гигантской устрицы в условиях культивирования*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2010. 218 с. [Gaevskaya A. V., Lebedovskaya M. V. *Parasites and Diseases of the Giant Oyster (Crassostrea gigas) in Aquaculture*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2010, 218 p. (in Russ.)]
12. Емельянов И. Г., Комиссарова М. С., Марченко В. С. Консортивные связи инвазионного вида гастропод *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) на шельфе Чёрного моря (Консортивные зв'язки інвазійного виду гастропод *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) на шельфі Чорного моря) // *Екологія та ноосферологія*. 2010. Т. 21, № 3–4. С. 92–97. [Emel'yanov I. G., Komissarova M. S., Marchenko V. S. Consorting correlation of the invasive species *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the shelf area of the Black Sea. *Ekologiya ta noosferologiya*, 2010, vol. 21, no. 3–4, pp. 92–97. (in Ukr.)]
13. Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Чёрного моря // *Записки Императорской академии наук*. 1913. Т. 32, № 1. 299 с. [Zernov S. A. K voprosu ob izuchenii zhizni Chernogo morya. *Zapiski Imperatorskoi akademii nauk*, 1913, vol. 32, no. 1, 299 p. (in Russ.)]

14. Киселева М. И. *Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей*. Апатиты : Изд-во Кольского науч. центра РАН, 2004. 409 с. [Kiseleva M. I. *Mnogoshchetinkovye chervi (Polychaeta) Chernogo i Azovskogo morei*. Apatity : Izd-vo Kol'skogo nauch. tsentra RAN, 2004, 409 p. (in Russ.)]
15. Лисицкая Е. В., Болтачева Н. А., Лебедевская М. В. Новый для фауны Украины вид *Polydora websteri* Hartman, 1943 (Polychaeta: Spionidae) из прибрежных вод Крыма (Чёрное море) // *Морской экологический журнал*. 2010. Т. 9, № 2. С. 74–80. [Lisitskaya E. V., Boltachova N. A., Lebedovskaya M. V. New Ukrainian fauna species *Polydora websteri* (Hartman, 1943) (Polychaeta: Spionidae) from the coastal waters of Crimea (Black Sea). *Morskoy ekologicheskiy zhurnal*, 2010, vol. 9, no. 2, pp. 74–80. (in Russ.)]
16. Хлебович В. В. *Многощетинковые черви Nereididae морей России и сопредельных вод. Многощетинковые черви. Т. 3. Фауна России и сопредельных стран*. Санкт-Петербург : Наука, 1996. 224 с. [Khlebovich V. V. *Polychaetes of the Family Nereididae of the Russian Seas and Adjacent Waters. Polychaetous Annelids. Vol. III. Fauna of Russia and Neighboring Countries*. Saint Petersburg : Nauka, 1996, 224 p. (in Russ.)]
17. Чухчин В. Д. *Функциональная морфология рапань*. Киев : Наукова думка, 1970. 138 с. [Chukhchin V. D. *Funktsional'naya morfologiya rapany*. Kyiv : Naukova dumka, 1970, 138 p. (in Russ.)]
18. Bick A. Polychaete communities associated with gastropod shells inhabited by the hermit crabs *Clibanarius erythropus* and *Calcinus tubularis* from Ibiza, Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2006, vol. 86, iss. 1, pp. 83–92. <https://doi.org/10.1017/S0025315406012884>
19. Bondarev I. P. Dynamics of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) population in the Black Sea. *International Journal of Marine Science*, 2014, vol. 4, art. no. 4, pp. 46–60.
20. Bondarev I. P., Milchakova N. A. Macroalgal fouling of shells of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) in the Northern Black Sea. *International Journal of Marine Science*, 2018, vol. 8, art. no. 15, pp. 127–137.
21. Çinar M. E., Dağlı E., Kurt-Şahin G. Checklist of Annelida from the coasts of Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 2014, vol. 38, no. 6, pp. 734–764. <https://doi.org/10.3906/zoo-1405-72>
22. Giangrande A., Delos A. L., Musco L., Luciano M., Pierri C. Polychaete assemblages of rocky shore along the South Adriatic coast (Mediterranean Sea). *Cahiers de Biologie Marine*, 2004, vol. 45, no. 2, pp. 85–95. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.E423CFF2>
23. World Polychaeta database. *Spirorbis pusilla* Rathke, 1837 // *World Register of Marine Species* / G. Read, K. Fauchald (Eds). 2019. URL: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=131234> (accessed on: 26.01.2020).
24. Savini D., Castellazzi M., Favruzzo M., Occhipinti-Ambrogi A. The alien mollusk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846; Gastropoda, Muricidae) in the northern Adriatic Sea: Population structure and shell morphology. *Chemistry and Ecology*, 2004, vol. 20, iss. sup1, pp. 411–424. <https://doi.org/10.1080/02757540310001629242>
25. Serrano A., San Martín G., López E. Ecology of Syllidae (Annelida: Polychaeta) from shallow rocky environments in the Cantabrian Sea (South Bay of Biscay). *Scientia Marina*, 2006, vol. 70, no. S3, pp. 225–235. <https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70s3225>
26. Streftaris N., Zenetos A. Alien marine species in the Mediterranean – the 100 ‘Worst Invasives’ and their impact. *Mediterranean Marine Science*, 2006, vol. 7, no. 1, pp. 87–118. <https://doi.org/10.12681/mms.180>
27. Sun Y., Wong E., Keppel E., Williamson J. E., Kupriyanova E. K. A global invader or a complex of regionally distributed species? Clarifying the status of an invasive calcareous tubeworm *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) using DNA barcoding. *Marine Biology*, 2017, vol. 164, iss. 1, art. no. 28 (12 p.). <https://doi.org/10.1007/s00227-016-3058-9>

**CONSORTS OF GASTROPOD *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846)
IN THE NORTHERN BLACK SEA.
PART V: ANNELIDA (POLYCHAETA)**

I. P. Bondarev and N. A. Boltachova

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

The study of Annelida (Polychaeta) taxocene – epibionts of the invasive gastropod *Rapana venosa* – continues the cycle of publications describing the composition of the consortium of the largest gastropod of the Black Sea benthos. *R. venosa* consortium is still a poorly investigated and unaccounted component in the structure of the Black Sea shelf biocenoses. The aim of this work is to study the complex of polychaetes of *R. venosa* consortium. The objectives of this stage are as follows: compiling a list of Annelida (Polychaeta) taxa – rapa whelk epibionts; studying taxocene biogeographic and trophic structure; and analyzing ecological relationships of polychaetes with the consortium core. To study the consort community of rapa whelk, sampling was conducted in seven areas of the northern Black Sea: 1 – Mamaia, Romania; 2 – northwestern Black Sea, Crimea offshore; 3 – Sevastopol; 4 – Alupka; 5 – Yalta – Alushta; 6 – Karadag; 7 – Kerch Strait. In the coastal area down to a depth of 15 m, *R. venosa* was sampled totally using surface-supplied diving equipment; in the deeper-water area (up to 40 m), samples were taken with an “Ocean-50” bottom grab from the board of the RV “Professor Vodyanitsky”. Each rapa whelk specimen (sample) was placed in a separate plastic bag, with the indication of the area, depth, and biotope. In total, 2,411 samples were taken and analyzed: 977 – rock rapa whelks and 1434 – sand rapa whelks. *R. venosa* shell coverage with epibionts (fouling intensity) was determined as a percentage of the total area of the outer shell surface. Polychaeta taxocene of *R. venosa* consortium includes 31 species representing 31 genera of 15 families of 2 subclasses. Most species (18) belong to Errantia, and half of them are representatives of the families Nereididae and Syllidae. Sedentaria includes 13 species; by the largest number of species (4), the family Serpulidae is represented. Polychaeta taxocene of *R. venosa* consortium is represented by three biogeographic groups: native species of the Mediterranean-Atlantic genesis (84 %), the Black Sea endemics (10 %), and recent invaders of various geographical genesis (6 %). On sand rapa whelk, 31 Polychaeta species were found; on rock rapa whelk, only 5 species were recorded. The indicators of Polychaeta fauna development differ significantly by the depth and research area. The most diverse polychaetes are those in bays of Sevastopol (the area No. 3) at depths of 2–10 m; the maximum depth of Polychaeta finding (40 m) corresponds to the greatest depth of rapa whelk sampling. The area of shell coverage with polychaetes reaches 70 %; occurrence in several areas is up to 95 %. The maximum number of species found at a single rapa whelk specimen is 8; on average, 2–4 Polychaeta species are recorded at *R. venosa* individuals. Taxonomic diversity and abundance of polychaetes determine their significance in *R. venosa* consortium. Due to the invasive predatory mollusc *R. venosa*, polychaetes get additional opportunities for spread on the Black Sea shelf.

Keywords: consortium, Polychaeta, *Rapana venosa*, Black Sea, ecology, epibionts



УДК 595.32-115

**ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
ЦИСТ И ВЗРОСЛЫХ СТАДИЙ АРТЕМИИ (BRANCHIOPODA: ANOSTRACA)
В СИБИРСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ (МОРФОМЕТРИЯ)**

© 2021 г. Л. И. Литвиненко^{1,2}, К. В. Куцанов¹,
Л. Ф. Разова¹, А. Ш. Гадиадуллина¹,
А. Г. Герасимов¹, Е. В. Бражников¹

¹Тюменский филиал ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» («Госрыбцентр»), Тюмень, Российская Федерация

²Государственный аграрный университет Северного Зауралья, Тюмень, Российская Федерация
E-mail: opb@gosrc.ru

Поступила в редакцию 23.12.2020; после доработки 02.03.2021;
принята к публикации 04.06.2021; опубликована онлайн 16.06.2021.

Размеры цист артемии являются важным показателем ценности их как кормового ресурса и в некоторой степени позволяют идентифицировать популяции. В статье проанализированы показатели цист артемии партеногенетических популяций (диаметр, толщина хориона, наличие пятен на оболочке), отобранных в гипергалинных озёрах Западной Сибири в разные годы, и морфометрические показатели рачков, выращенных из цист при одинаковой солёности. Установлена значительная внутри- и межпопуляционная изменчивость рассмотренных показателей. Абсолютные значения диаметра цист находились в пределах 210–330 мкм, средние значения по пробам — 243,5–282,9 мкм, средние по популяциям — 257,8–279,6 мкм; абсолютные значения диаметра декапсулированных цист — в пределах 196–294 мкм, средние значения по пробам — 236,5–262,6 мкм, средние по популяциям — 239,9–253,2 мкм; абсолютные значения толщины хориона цист — 3,3–16,9 мкм, средние значения по популяциям — 6,6–12,4 мкм. В основных промысловых озёрах, на которые приходится около 70 % от всего вылова цист артемии в России, цисты имели близкие среднепопуляционные размеры (262–268 мкм). Дано заключение об отсутствии внутривнутрипопуляционной закреплённости таких признаков, как диаметр цист и толщина хориона, то есть они не могут служить надёжными показателями, идентифицирующими сибирские популяции. Установлена статистически значимая связь ($r = -0,5$) между солёностью материнского водоёма и диаметром эмбрионов артемии. Пятнистость цист, не превышающая 5 % почти во всех их пробах, у цист озера Кучукское составила 24 %. Анализ морфометрических показателей рачков, выращенных из цист, показал, что средняя длина рачков (9,27–11,63 мм), ширина абдомена (0,53–0,69 мм) и расстояние между глазами (1,36–1,52 мм) тесно коррелировали с солёностью материнского водоёма (значения r составили $-0,76$; $-0,62$; $-0,67$ соответственно). Кластерный анализ совокупности морфометрических признаков рачков указывает на объединение популяций по признаку солёности.

Ключевые слова: *Artemia parthenogenetica*, диаметр цист, морфометрия рачков, толщина хориона, солёность, популяционная изменчивость, Западная Сибирь

Из семи видов артемии, обитающих на планете, в России встречаются три: в водоёмах Крыма — *Artemia salina* (Linnaeus, 1758) и *Artemia urmiana* Günther, 1899; в Туве (озеро Сватиково) — *Artemia sinica* Cai, 1989 (Литвиненко и др., 2009 ; Litvinenko et al., 2016 ; Shadrin et al., 2012 ;

Shadrin & Anufriieva, 2012). Абсолютное большинство популяций России относятся к группе не определённых до вида, размножающихся партеногенетически — к *Artemia parthenogenetica* Bowen & Sterling, 1978. На необходимость идентификации коммерческих образцов цист артемии было указано ещё в 2004 г. (Ксяомей и др., 2004). К тому времени на мировой рынок стали поступать различные виды и географические расы артемии как с Американского континента, так и из Азии (Западная Сибирь, Казахстан, Туркменистан, Китай). По некоторым характеристикам эти цисты значительно отличались от цист *Artemia franciscana* Kellog, 1906 из Большого Солёного озера (США), являющихся «стандартом» в аквакультурной практике (Ксяомей и др., 2004). Это касалось особенностей диапаузы, цвета хориона, размеров цист и науплиусов, содержания высоконасыщенных жирных кислот, плавучести, процента и скорости выклева и т. д. Позже, в связи с незаконным, несообщаемым и нерегулируемым промыслом, возникла потребность в идентификации партеногенетических популяций в России. Появились многочисленные публикации (Егоркина и др., 2008 ; Литвиненко и др., 2018 ; Старовойтова и Бурмистрова, 2017 и др.), в которых речь шла либо о существенных межпопуляционных различиях диаметра цист, позволяющих идентифицировать популяции, либо о нестабильности этого признака в одной популяции в разные годы. Общим недостатком этих работ было малое количество исследованных популяций в разные годы.

В связи с этим перед нами стояла задача изучить, используя расширенный ряд данных, внутри- и межпопуляционную изменчивость цист артемии и на основе полученных данных проверить возможность идентификации популяции артемии по диаметру цист, толщине и структуре хориона, а также по размерам рачков, выращенных из цист до половозрелой стадии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы цисты партеногенетических популяций артемии из 13 гипергалинных озёр Западной Сибири. Эти озёра: Большое Медвежье (солёность в годы отбора проб — 168–293 г·л⁻¹), Малое Медвежье (164–321), Гашково (132–164), Невидим (112–175), Сорочье (213–263), Актобан (83–190), Сиверга (74–86), Ульжай (105–235), Эбейты (135–344), Большое Яровое (147–155), Малое Яровое (201), Кучукское (240) и Кулундинское (80 г·л⁻¹) (рис. 1). Пробы цист отобраны в 2008–2019 гг. Анализ проведён по диаметру цист (43 пробы), по толщине хориона (31 проба) и по морфометрии рачков (7 проб).

Перед измерением диаметра цисты помещали в раствор NaCl (10 г·л⁻¹) с добавлением 1%-го раствора Люголя на 2 ч; затем их процеживали и помещали в чашку Петри с 1%-ным раствором Люголя и оставляли на 12 ч в тёмном месте. На следующий день при помощи стереоскопа Альтами СМ0870 определяли диаметр гидратированных цист (по 300 экз. из каждой пробы).

Для определения толщины хориона сначала измеряли диаметр гидратированных цист; затем для удаления оболочки цист добавляли гипохлорит натрия (5 % активного хлора) и через 10–15 мин измеряли диаметр эмбрионов. Выборка — 100 цист в каждой популяции. Толщину хориона (T_x) находили по формуле:

$$T_x = (d_{ц} - d_{э})/2, \quad (1)$$

где $d_{ц}$ — диаметр цисты;

$d_{э}$ — диаметр эмбриона.

Для выведения науплиусов артемии проводили инкубацию цист в конических сосудах при искусственном освещении (1000 люкс), температуре +23...+25 °С, аэрации, в солевом растворе (морская соль — 20 г·л⁻¹, NaHCO₃ — 2 г·л⁻¹) в течение 24 ч. Культивирование рачков осуществляли в стеклянных колбах объёмом 2 л при температуре +24...+26 °С, аэрации, солёности

100 г·л⁻¹ (в растворе солей: морская соль — 55 г·л⁻¹, NaCl — 15 г·л⁻¹, MgSO₄ — 11,9 г·л⁻¹, NaHCO₃ — 10 г·л⁻¹, CaCl₂ — 4,5 г·л⁻¹, KCl — 3,6 г·л⁻¹). Кормили рачков рисовой мукой и суспензией водорослей *Scenedesmus* sp. Плотность посадки науплиусов — 100 экз·л⁻¹; по мере роста рачков их плотность уменьшали до 10–20 экз·л⁻¹.

Рачков, достигших половозрелости, фиксировали раствором Люголя и измеряли под стереоскопическим микроскопом МБС-10, оборудованным окуляр-микрометром. Из каждой популяции измеряли 10–30 рачков. Анализ проводили по девяти признакам — восьми пластическим (длина тела, tl; длина абдомена, al; ширина абдомена, aw; расстояние между глазами, de; диаметр глаз, ed; длина фурки, fl; длина первой антенны, la; ширина головы, hw) и одному меристическому (число щетинок на фурке, sf).

Статистическую обработку данных проводили по общепринятым методикам (Лакин, 1990). Внутрипопуляционную (пробы цист из одного озера в разные годы и в разные даты одного года) и межпопуляционную (пробы цист из разных озёр) изменчивость анализировали при использовании основных статистических характеристик количественной изменчивости: средней арифметической (M), минимальных (min) и максимальных (max) значений признаков, ошибки средней арифметической (m), коэффициента вариации (CV , %), стандартного отклонения (SD), объёма выборки (n). Рассчитывали корреляцию (r) между солёностью материнского водоёма (источника цист) и морфометрическими показателями цист и рачков. Достоверность различий выборок оценивали по критерию Стьюдента (t_{st}) при уровне значимости $p \leq 0,05$ и $p \leq 0,001$. Кластерный анализ провели в программе Statistica 13.3.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Морфометрия цист.

Диаметр. В исследованных пробах абсолютные значения диаметра цист находились в пределах 210–330 мкм, средние по пробам — 243,5–282,9 мкм, средние по популяциям — 257,8–279,6 мкм (табл. 1, рис. 2). Наибольший диаметр цист зарегистрирован в популяциях озёр Малое Яровое [(279,6 ± 0,8) мкм], Кучукское [(278,9 ± 0,8) мкм] и Актобан [(275,9 ± 7,0) мкм]. Несколько меньше были цисты из популяций озёр Невидим и Ульжай — (273,3 ± 1,4) и (272,9 ± 2,1) мкм соответственно. Самые мелкие цисты выявлены в популяциях озёр Гашково [(257,8 ± 4,5) мкм] и Малое Медвежье [(258,4 ± 2,0) мкм]. Цисты из озёр Большое Яровое, Эбейты, Большое Медвежье и Кулундинское имели близкие значения — (261,6 ± 9,0), (265,2 ± 2,1), (265,8 ± 1,8) и (267,8 ± 0,8) мкм соответственно. Следовательно, цисты основных промысловых озёр с ежегодным средним выловом суммарно 783 т (Большое Медвежье — 102 т, Эбейты — 133, Большое Яровое — 308, Кулундинское — 240), что составляет около 70 % всего вылова по России, имеют близкие размеры — 262–268 мкм.

Таблица 1. Показатели изменчивости диаметра цист в отдельных пробах и популяциях (мкм, если не указано другое)

Table 1. Estimates of the cyst diameter variability in individual samples and lake populations (µm, unless otherwise stated)

Популяции в озёрах	Год отбора проб	Изменчивость в пробах						Внутрипопуляционная изменчивость					
		M_1	min	max	SD_1	CV_1 , %	m_1	M_2	min	max	SD_2	CV_2 , %	m_2
Гашково	2015	253,45	221	281	10,1	4	0,58	257,76	247	266	9,0	3,5	5,18
	2017	264,45	234	303	11,7	4	0,68						
	2018	265,95	242	287	8,8	3	0,51						
	2019	247,19	210	314	12,0	5	0,69						

Продолжение на следующей странице...

Популяции в озёрах	Год отбора проб	Изменчивость в пробах						Внутрипопуляционная изменчивость					
		M_1	min	max	SD_1	$CV_1, \%$	m_1	M_2	min	max	SD_2	$CV_2, \%$	m_2
Невидим	2009	274,6	243	301	12,0	4	0,69	273,27	266	276	3,5	1,3	1,55
	2011	273,3	241	318	14,0	5	0,81						
	2012	275,23	247	303	10,8	4	0,63						
	2014	266,39	234	298	10,6	4	0,61						
	2015 (1)*	275,55	250	309	12,7	5	0,73						
	2015 (2)*	274,53	250	312	12,4	5	0,71						
Актобан	2017	282,87	235	326	17,0	6	0,98	275,92	234	235	9,8	3,6	9,83
	2019	268,97	234	330	14,0	5	0,81						
Эбейты	2008	270,87	226	313	13,8	5	0,8	265,16	257	271	5,6	2,1	2,28
	2011	261,84	228	298	11,6	4	0,67						
	2009	269,66	219	297	14,8	5	0,85						
	2013	256,64	223	289	13,1	5	0,76						
	2015	262,69	212	309	15,2	6	0,87						
	2017 (1)*	271,43	240	306	12,6	5	0,73						
2017 (2)*	262,99	219	300	13,1	5	0,76							
Большое Медвежье	2008	268,83	226	298	12,7	5	0,73	265,84	260	272	4,8	1,8	1,95
	2009	264,47	228	298	13,8	5	0,79						
	2010	261,48	219	300	12,9	5	0,75						
	2011	263,63	226	294	12,5	5	0,72						
	2012	259,60	216	326	13,9	5	0,8						
	2014	272,01	237	302	12,4	5	0,71						
	2017	270,88	219	295	12,0	4	0,69						
Малое Медвежье	2009	257,10	221	291	12,9	5	0,75	258,43	253	265	4,9	1,9	2,19
	2011	252,57	216	292	13,2	5	0,76						
	2013	253,55	212	296	12,3	5	0,71						
	2014	261,49	227	286	11,4	4	0,66						
	2015	260,87	217	289	12,0	5	0,69						
	2017	265,11	215	288	11,4	4	0,66						
Ульжай	2009	274,96	226	306	12,8	5	0,74	272,88	267	280	4,8	1,7	2,39
	2012	270,98	227	314	12,0	4	0,69						
	2013	267,39	236	295	9,6	4	0,55						
	2015	271,12	233	304	12,1	4	0,70						
	2018	279,95	239	315	13,6	5	0,78						
Большое Яровое	2014	269,48	215	302	13,7	5	0,79	261,55	244	272	15,7	6,0	11,0
	2017	243,52	212	289	10,7	4	0,62						
	2018	271,66	231	309	13,7	5	0,79						
Малое Яровое	2017	279,55	240	309	13,0	5	0,75	279,55					
Кучук- ское	2017	278,89	236	314	13,5	5	0,78	278,89					
Кулун- динское	2018	267,76	219	297	13,7	5	0,79	267,76					
В целом:													
среднее		266,02	227,44	301,95	12,58	4,7	0,73	268,82	253,5	267,1	7,3	2,7	4,54
минимум		243,52	210	281	8,8	3,0	0,51	257,76	234	235	3,5	1,3	1,55
максимум		282,87	250	330	17,0	6,0	0,98	279,55	267	280	15,7	6,0	11,0

Примечание: * — пробы отобраны в один и тот же год с интервалом в один месяц.

Note: * – samples were taken in the same year with an interval of one month.

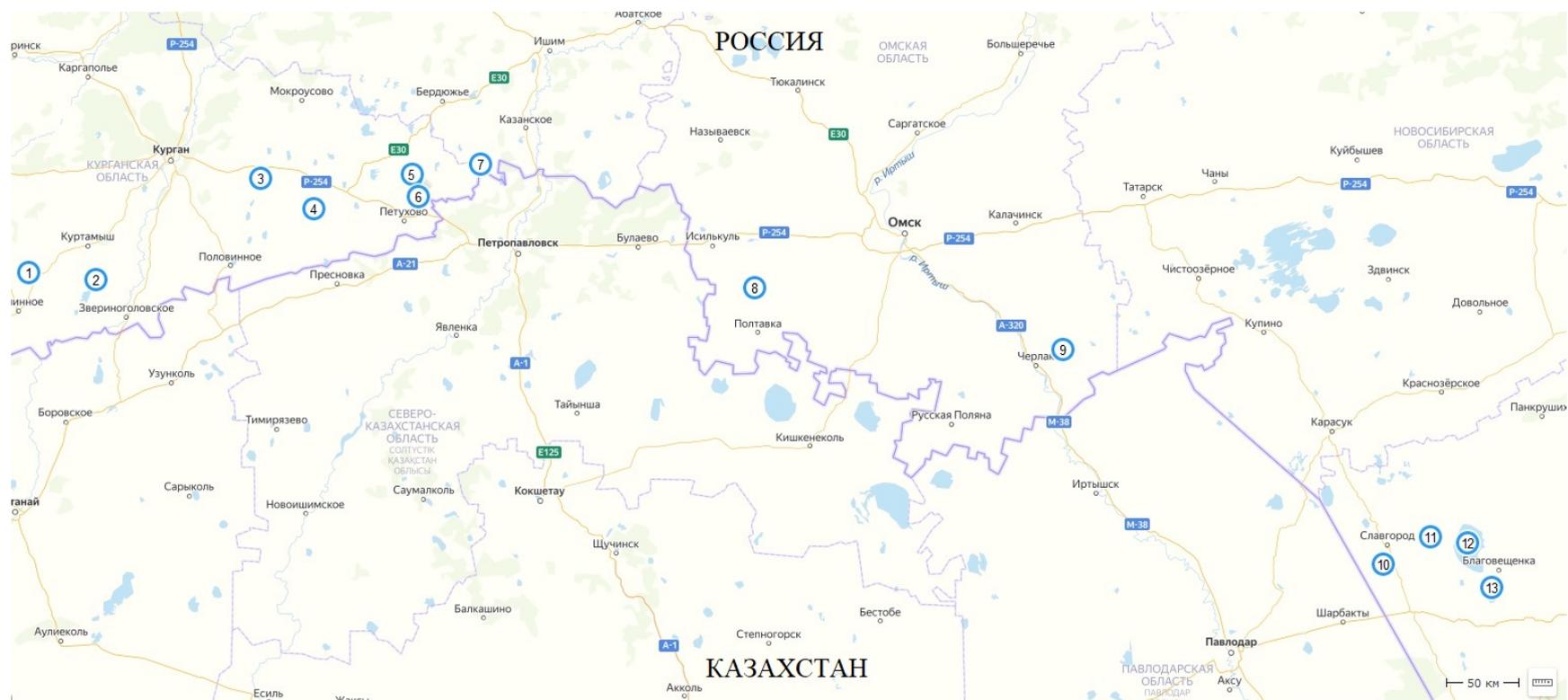


Рис. 1. Месторасположение гипергалинных озёр (источников происхождения исследованных цист артемии):

- 1 — Сорочье;
- 2 — Гашково;
- 3 — Актобан;
- 4 — Невидим;
- 5 — Малое Медвежье;
- 6 — Большое Медвежье;
- 7 — Сиверга;
- 8 — Эбейты;
- 9 — Ульжай;
- 10 — Большое Яровое;
- 11 — Малое Яровое;
- 12 — Кулундинское;
- 13 — Кучукское

Fig. 1. Location of hyperhaline lakes (sources of *Artemia* cysts studied):

- 1 – Sorochie;
- 2 – Gashkovo;
- 3 – Aktoban;
- 4 – Nevidim;
- 5 – Maloye Medvezhye;
- 6 – Bolshoye Medvezhye;
- 7 – Siverga;
- 8 – Ebeyty;
- 9 – Ulzhay;
- 10 – Bolshoye Yarovoye;
- 11 – Maloye Yarovoye;
- 12 – Kulundinskoye;
- 13 – Kuchukskoye

Анализ изменчивости диаметра цист (табл. 1) в отдельно взятой пробе ($n = 300$) показал, что стандартное отклонение признака находится в пределах 8,8–17,0 (в среднем $SD_1 = 12,6$), коэффициент вариации — 3–6 % (в среднем $CV_1 = 4,7$ %).

Анализ изменчивости диаметра цист (см. табл. 1) в отдельно взятой популяции ($n = 3 \dots 7$) показал, что стандартное отклонение признака находится в пределах 3,5–15,7 (в среднем $SD_2 = 7,3$), коэффициент вариации — 1,3–6,0 % (в среднем $CV_2 = 2,7$ %).

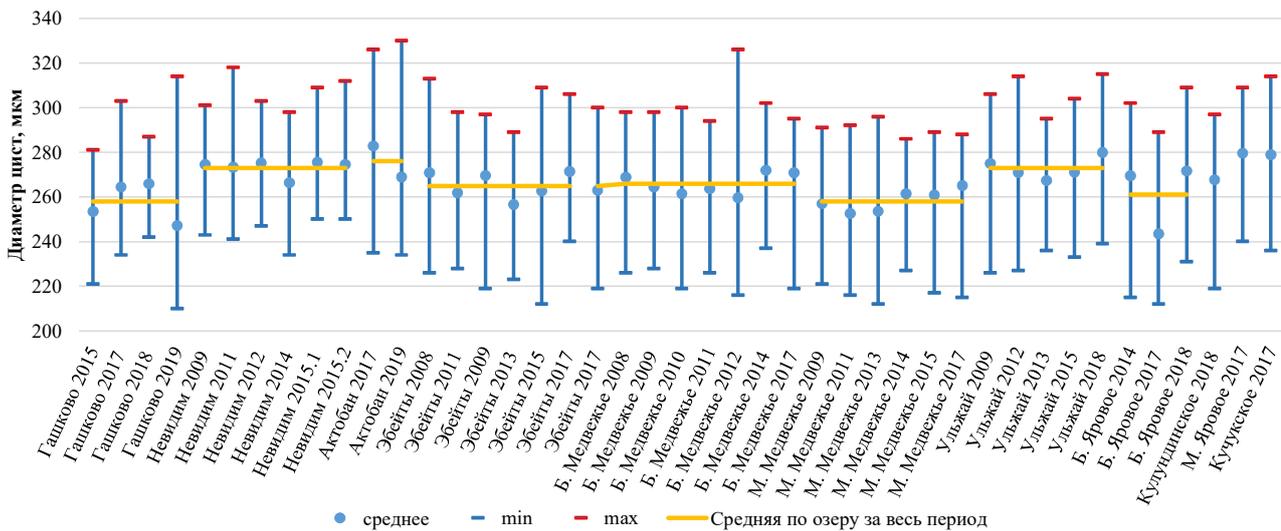


Рис. 2. Диаметр цист артемии из 11 озёр Западной Сибири

Fig. 2. Diameter of *Artemia* cysts from 11 lakes of Western Siberia

Сравнительный анализ данных межпопуляционной изменчивости исследованных сибирских популяций ($n = 11$) (M_3 в пределах 258–280 мкм; $M_3 \pm m_3 = 268,82 \pm 2,47$; $SD_3 = 7,8$; $CV_3 = 2,9$ %) с данными внутрипопуляционной изменчивости, в том числе изменчивости отдельно взятых проб, показал, что вариабельность признаков ранжируется следующим образом: $SD_1 > SD_3 > SD_2$ и $CV_1 > CV_3 > CV_2$.

По результатам исследований, изменчивость средних значений диаметра цист между популяциями несколько больше, чем в отдельной популяции в разные годы, и значительно меньше, чем в отдельно взятой пробе.

Анализ достоверности различий всех выборок (43 пробы цист) между собой показал, что 78 % сравниваемых пар имеют различия на уровне значимости $p \leq 0,001$, а 86 % — на уровне значимости $p \leq 0,05$.

Анализ достоверности внутрипопуляционных различий показал, что меньше всего различаются цисты из озера Невидим (выделялся только сбор 2014 г.). В остальных популяциях доля достоверно различающихся проб разных лет находилась, с высоким уровнем значимости, в пределах 62–100 % (в среднем — 75 %), что близко к значениям сравнения по всему массиву данных.

Кластерный анализ сходства данных по диаметру цист (рис. 3) показал, что одни и те же популяции в разные годы могут входить в разные кластеры. По территориальному признаку различия также не зафиксированы. Популяции озёр Алтайского края, наиболее удалённых от других, присутствовали во всех кластерах, кроме Г. Цисты из озёр Невидим (2015) и Эбейты (2017), отобранные с разницей в месяц (см. табл. 1), на дендрограмме попали в разные кластеры.

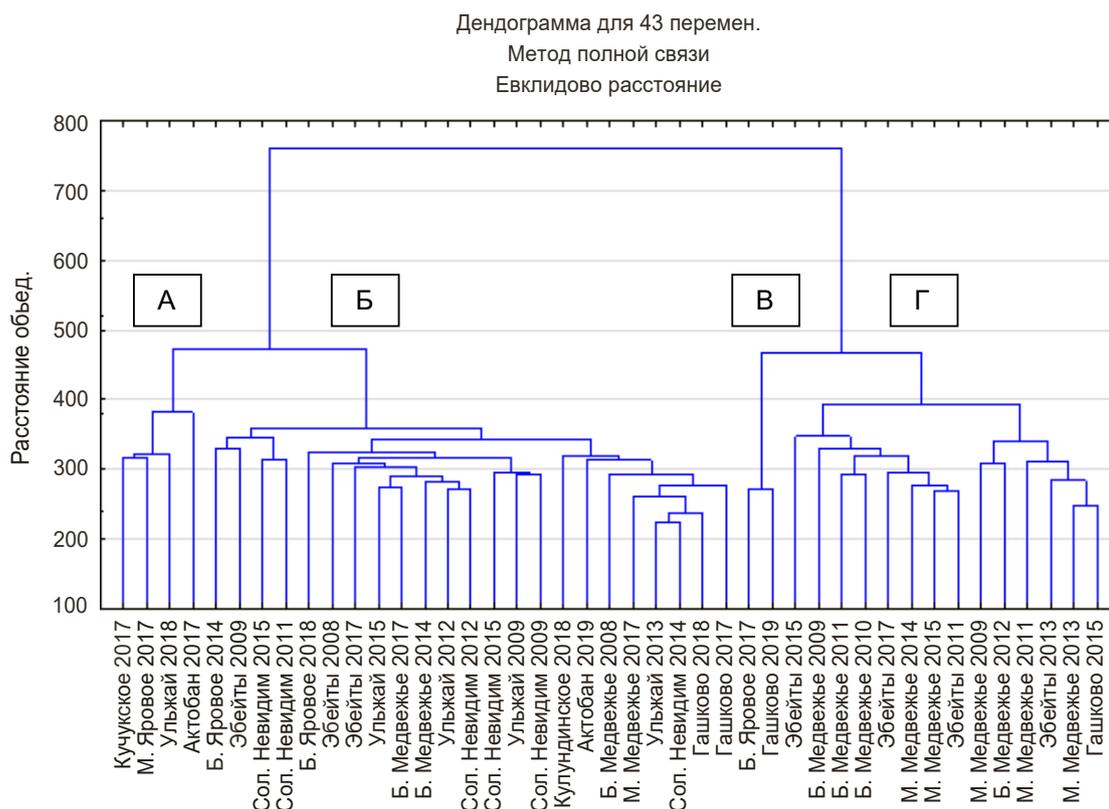


Рис. 3. Дендограмма кластерного анализа по диаметрам цист артемии исследованных популяций

Fig. 3. Dendrogram of cluster analysis by the diameter of *Artemia* cysts of the populations studied

По фотографиям (рис. 4) можно сделать заключение о морфологической неоднородности цист по размерам как в разных популяциях артемии, так и в одной популяции в разные годы.

Пятнистость цист. Цисты с тёмными пятнами (рис. 5) в большинстве популяций встречались редко; их доля в основном не превышала 5 % и только в озере Кучукское достигла 24 % (рис. 6). Этот признак, вероятно, может быть использован в качестве одного из идентифицирующих для популяции озера Кучукское.

Диаметр эмбрионов (декапсулированных цист). Абсолютные значения диаметра эмбрионов находились в пределах 196–294 мкм (табл. 2). Наиболее крупные эмбрионы зарегистрированы в популяциях озёр Ульжай (253 мкм) и Невидим (249 мкм), эмбрионы средних размеров — в озёрах Эбейты, Большое и Малое Медвежье (244–245 мкм), самые мелкие — в озере Гашково (240 мкм).

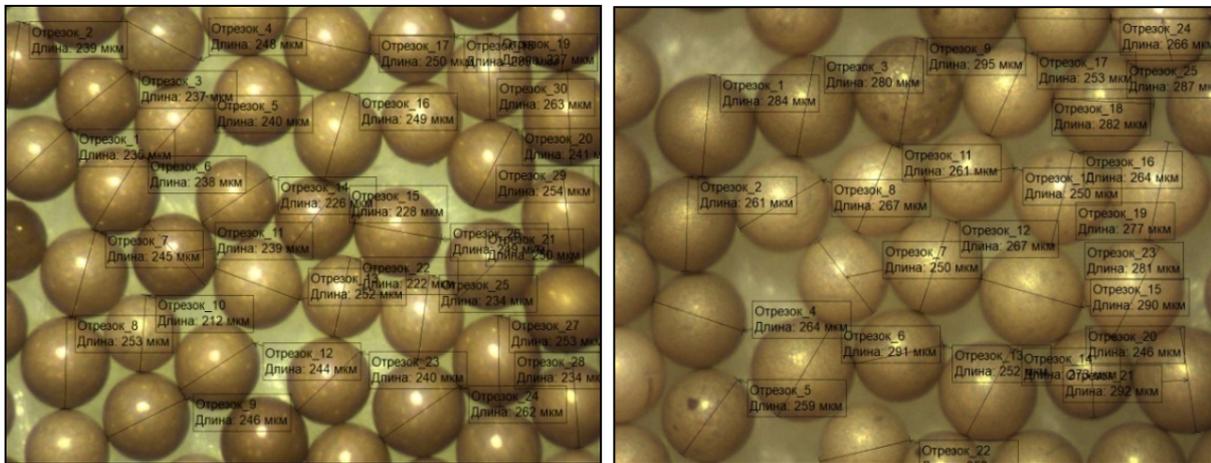
Анализ изменчивости диаметра эмбриона в отдельно взятой пробе ($n = 100$) показал, что стандартное отклонение признака находится в пределах 9,3–19,1 (в среднем $SD_1 = 13,3$), коэффициент вариации — 3,9–7,9 % (в среднем $CV_1 = 5,4$ %).

Анализ внутрипопуляционной изменчивости диаметра эмбрионов в отдельно взятой популяции ($n = 3 \dots 7$) показал, что стандартное отклонение признака находится в пределах 2,3–6,3 (в среднем $SD_2 = 4,4$), коэффициент вариации — 0,9–2,5 % (в среднем $CV_2 = 1,8$ %).

Анализ межпопуляционной изменчивости диаметра эмбрионов исследованных популяций ($n = 6$) показал, что $SD_3 = 4,7$, а $CV_3 = 1,9$ %.

Сравнительный анализ трёх видов изменчивости показал, что вариабельность признаков ранжируется следующим образом: $SD_1 > SD_3 > SD_2$ и $CV_1 > CV_3 > CV_2$.

По результатам исследований, изменчивость размеров эмбрионов в отдельных пробах является максимальной, а межпопуляционная изменчивость средних значений превышает внутривидовую.

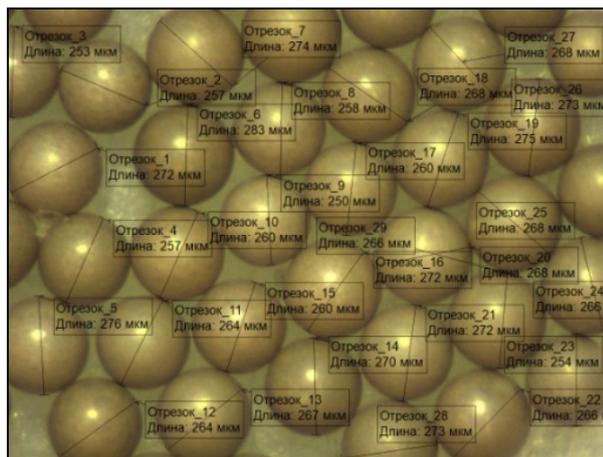


Большое Яровое, 2017 г., (243,52 ± 0,62) мкм

Большое Яровое, 2018 г., (271,66 ± 0,79) мкм



Гашково, 2019 г., (247,19 ± 0,69) мкм



Гашково, 2017 г., (264,45 ± 0,68) мкм



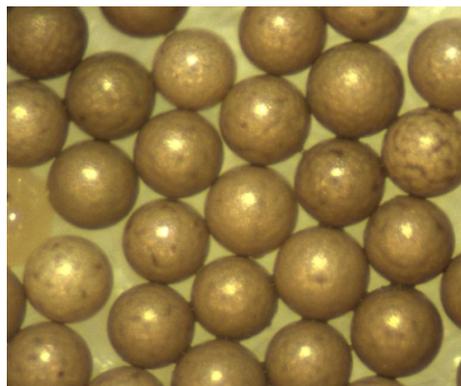
Большое Медвежье, 2012 г., (259,60 ± 0,80) мкм



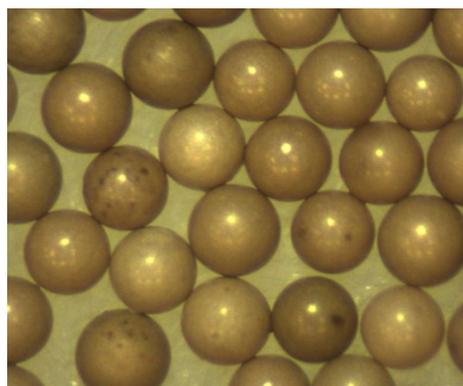
Большое Медвежье, 2014 г., (272,01 ± 0,71) мкм

Рис. 4. Фотографии цист популяций, исследованных в разные годы, с наибольшим различием размеров

Fig. 4. Photos of cysts of the populations, studied in different years, with the greatest size variability



Кучукское, 2017 г., $(278,89 \pm 0,78)$ мкм,
24 % цист с пятнами



Малое Яровое, 2017 г., $(279,55 \pm 0,75)$ мкм,
4 % цист с пятнами

Рис. 5. Цисты с пятнами на оболочке

Fig. 5. Cysts with spots on a shell

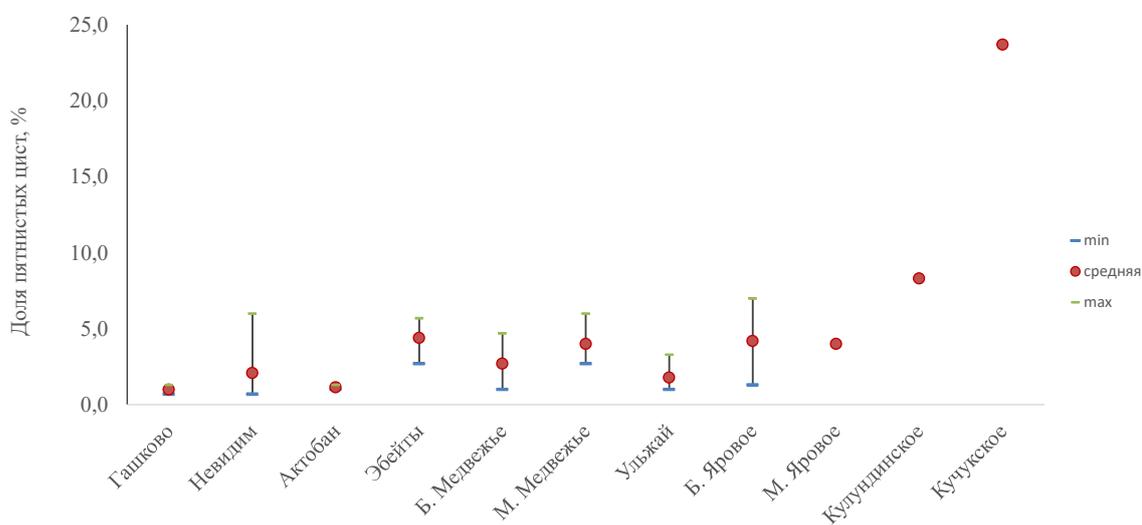


Рис. 6. Доля цист с пятнами в популяциях артемии, исследованных в разные годы

Fig. 6. Ratio of cysts with spots in *Artemia* populations, studied in different years

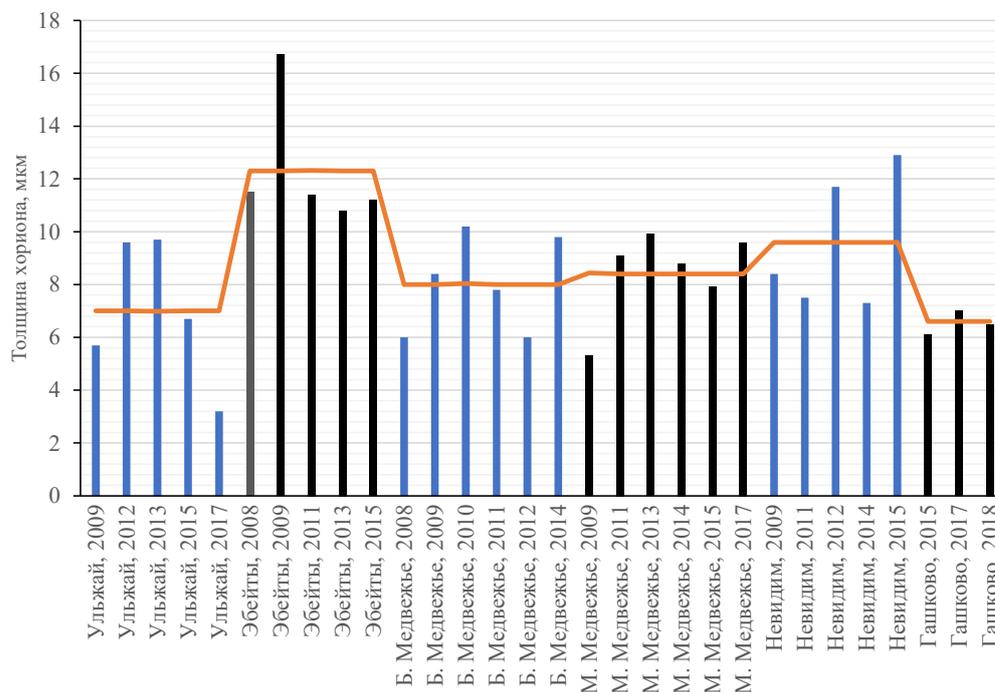
Статистически значимые различия отмечены для 87 % сравниваемых пар средних по популяциям; только для пар Эбейты — Большое Медвежье и Эбейты — Малое Медвежье различия были недостоверными (при $p \leq 0,05$).

Таким образом, для целей популяционной идентификации возможно использовать диаметры эмбрионов, межпопуляционная изменчивость которых, как и в случае с диаметром цист, превышает внутривидовую. При этом следует учитывать, что основные промысловые озёра (Эбейты, Большое Медвежье, Малое Медвежье) характеризуются наличием эмбрионов близких размеров.

Толщина хориона цист. В исследованных популяциях артемии абсолютные значения толщины хориона находились в пределах от 3,3 мкм (Ульжай, 2017 г.) до 16,9 мкм (Эбейты, 2009 г.). Сравнение средней толщины хориона по всем изучаемым популяциям показало, что наиболее тонкий хорион — у популяций из озёр Гашково и Ульжай $[(6,56 \pm 0,29)$ и $(7,01 \pm 1,22)$ мкм соответственно], а наиболее толстый хорион — у цист озера Эбейты $[(12,43 \pm 1,13)$ мкм]. Цисты из озёр Большое Медвежье, Малое Медвежье и Невидим имели промежуточные значения толщины $[(8,08 \pm 0,74)$, $(8,54 \pm 0,75)$ и $(9,56 \pm 1,38)$ мкм соответственно] (рис. 7).

Таблица 2. Предельные и средние значения диаметров декапсулированных цист (эмбрионов) в исследованных популяциях и их вариабельность**Table 2.** Limit and mean values of the decapsulated cyst (embryo) diameters in the populations studied and their variability

Озеро	Годы сбора цист	Изменчивость диаметра эмбриона (мкм)		
		в пробе, абсолютные значения	внутрипопуляционная, средние по годам	межпопуляционная, среднепопуляционные значения
Ульжай	2009, 2012, 2013, 2015, 2017	196–294	245,1–262,6	253,2
Эбейты	2008, 2009, 2011, 2013, 2015	210–280	238,7–251,0	243,9
Большое Медвежье	2008, 2009, 2010, 2011, 2012, 2014	210–294	240,8–246,1	243,7
Малое Медвежье	2009, 2011, 2013, 2014, 2015 (1)*, 2015 (2), 2017	210–280	237,0–250,0	245,2
Невидим	2009, 2011, 2012, 2014, 2015	210–280	244,4–255,6	249,0
Гашково	2015, 2017, 2018	196–266	236,5–242,3	239,9

Примечание: * — см. пояснение к табл. 1.**Note:** * – see explanation to Table 1.**Рис. 7.** Толщина хориона исследованных популяций артемии**Fig. 7.** Chorion thickness of *Artemia* populations studied

Внутрипопуляционный размах варьирования толщины хориона, выраженный через отношение максимальных и минимальных значений в озёрах в разные годы, был незначительным в популяции озера Гашково (1,2), средним в популяциях озёр Невидим, Малое Медвежье и Большое Медвежье (1,8–2,0) и значительным в популяциях озёр Ульжай и Эбейты (2,9–3,0).

Достоверные различия в толщине хориона отмечены для 33 % пар — для Гашково — Малое Медвежье и для Эбейты со всеми озёрами, кроме Невидим.

Таким образом, из изученных цист наиболее обособленными по комплексу параметров являются цисты озера Гашково, как самые мелкие, с тонким хорионом и малой пятнистостью, а также цисты озера Кучукское, имеющие ярко выраженную пятнистость.

Влияние солёности. Солёность оказывает большое влияние на рост и размножение артемии в природной среде, поэтому нам важно было выяснить степень влияния солёности рапы материнских озёр на морфометрию цист. На рис. 8 приведены графики зависимости морфометрических параметров цист от солёности. Корреляционный анализ показал наличие слабой отрицательной связи ($r = -0,21$) солёности с диаметром цист и слабой положительной связи ($r = 0,25$) с толщиной хориона. Статистически достоверная отрицательная связь ($r = -0,5$) установлена между солёностью и диаметром эмбрионов при уровне значимости $p \leq 0,05$.

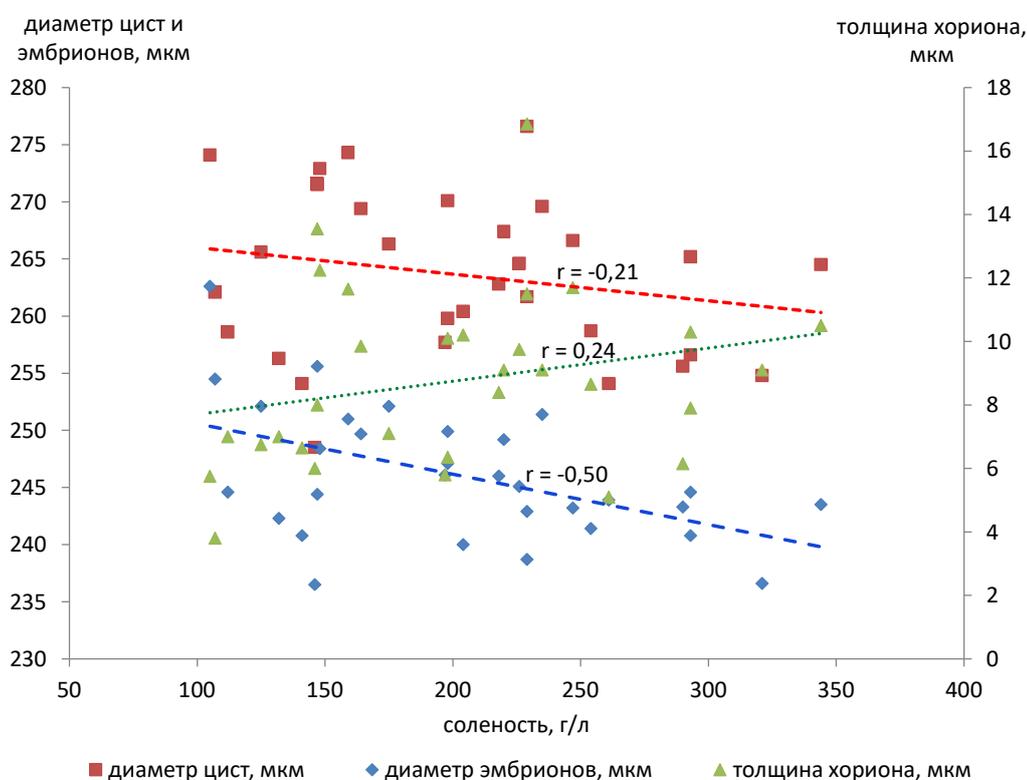


Рис. 8. Диаграмма зависимости морфометрических параметров цист от солёности рапы озера (места происхождения цист)

Fig. 8. Diagram of the dependence of morphometric indicators of cysts on brine salinity in a lake (source of cysts)

2. Морфометрия взрослых артемий.

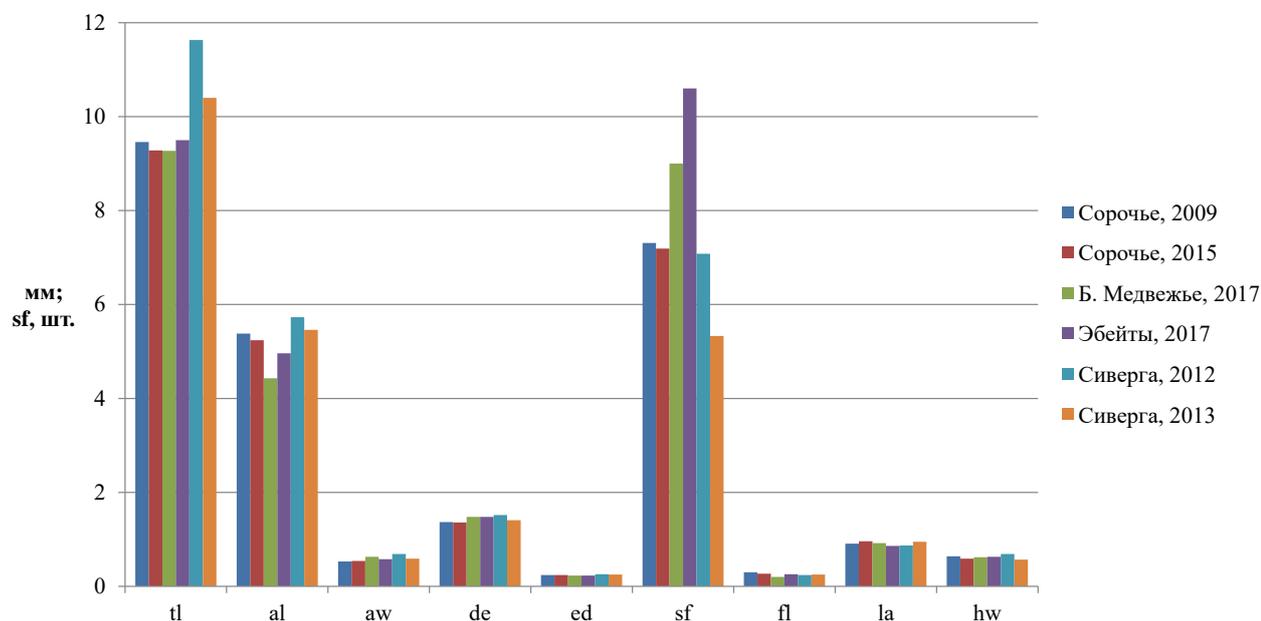
Известно, что солёность среды является главным морфообразующим фактором для взрослых артемий. Чтобы устранить его влияние, мы провели сравнение показателей рачков, выращенных при одинаковой солёности. В табл. 3 и на рис. 9 представлены данные по морфометрии рачков сибирских партеногенетических популяций, выращенных при солёности $100 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$. Корреляционный анализ морфометрических параметров и солёности материнского водоёма показал, что длина тела выращенных рачков находится в достоверной сильной отрицательной связи с солёностью; для ширины абдомена и расстояния между глазами отмечена средняя отрицательная связь с солёностью.

Таблица 3. Морфометрические параметры взрослых артемий исследованных популяций (мм, если не указано другое)**Table 3.** Morphometric indicators of *Artemia* adults of the populations studied (mm, unless otherwise stated)

Озеро, год	tl	al	aw	de	ed	sf, шт.	fl	la	hw	Σu , г·л ⁻¹
Сорочье, 2009	9,46 ± 0,09	5,38 ± 0,07	0,53 ± 0,01	1,37 ± 0,02	0,24 ± 0,01	7,31 ± 0,28	0,30 ± 0,02	0,91 ± 0,02	0,64 ± 0,01	213
Сорочье, 2015	9,28 ± 0,12	5,24 ± 0,07	0,54 ± 0,01	1,36 ± 0,02	0,24 ± 0,01	7,19 ± 0,51	0,27 ± 0,01	0,96 ± 0,02	0,59 ± 0,01	263
Большое Медвежье, 2017	9,27 ± 0,64	4,43 ± 0,35	0,63 ± 0,03	1,48 ± 0,04	0,23 ± 0,02	9,0 ± 0,00	0,20 ± 0,01	0,92 ± 0,07	0,62 ± 0,02	168
Эбейты, 2017	9,50 ± 0,31	4,96 ± 0,41	0,58 ± 0,04	1,48 ± 0,01	0,23 ± 0,01	10,6 ± 0,4	0,26 ± 0,01	0,86 ± 0,03	0,63 ± 0,03	135
Ульжай, 2015	9,55 ± 0,26	5,02 ± 0,14	0,56 ± 0,03	1,45 ± 0,03	0,24 ± 0,01	10,7 ± 0,45	0,30 ± 0,01	0,91 ± 0,02	0,64 ± 0,03	125
Сиверга, 2012	11,63 ± 0,17	5,73 ± 0,13	0,69 ± 0,02	1,52 ± 0,02	0,26 ± 0,01	7,08 ± 0,4	0,24 ± 0,03	0,87 ± 0,03	0,69 ± 0,01	86
Сиверга, 2013	10,4 ± 0,14	5,46 ± 0,10	0,59 ± 0,02	1,41 ± 0,02	0,25 ± 0,01	5,33 ± 0,58	0,25 ± 0,01	0,95 ± 0,03	0,57 ± 0,01	74
Корреляция с солёностью, <i>r</i>	-0,76*	-0,25	-0,62	-0,67	-0,48	0,04	0,25	0,40	-0,22	

Примечание: * — достоверная связь. Расшифровку аббревиатур см. в разделе «Материал и методы».

Note: * – statistically significant correlation. Abbreviations are explained in “Material and Methods” section.

**Рис. 9.** Морфометрические параметры выращенных рачков из цист разных популяций**Fig. 9.** Morphometric indicators of *Artemia* adults, reared from cysts of different populations

Для оценки совокупности морфометрических параметров был проведён кластерный анализ (рис. 10). Он показал наличие обособленного кластера А, образованного популяцией озера Сиверга (2012 и 2013 гг., с наименьшей солёностью природного водоёма — 74–86 г·л⁻¹), и кластера Б, который, в свою очередь, делится на подкластеры Б₁ (Ульжай, 2015 и 2017 гг., 125–135 г·л⁻¹), Б₂ (Сорочье, 2009 и 2015 гг., 213–263 г·л⁻¹) и Б₃ (Большое Медвежье, 2017 г., 168 г·л⁻¹).

Таким образом, рачки артемии, выращенные из цист при одинаковой солёности, несут информацию об условиях обитания, при которых они были сформированы.

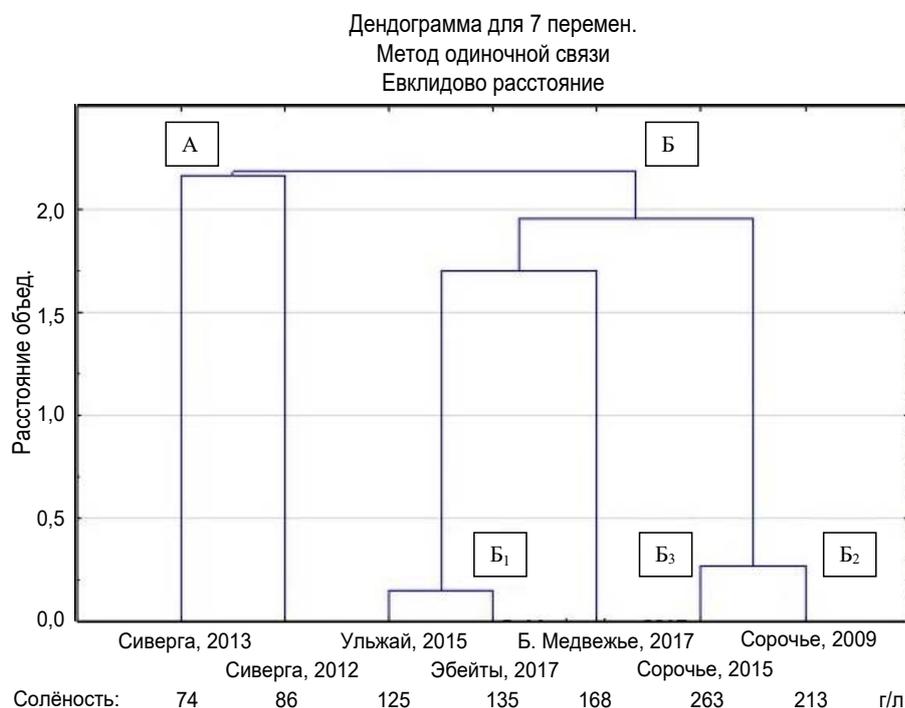


Рис. 10. Кластерный анализ морфометрических данных выращенных рачков из цист разных западносибирских популяций

Fig. 10. Cluster analysis of morphometric data on *Artemia* adults, reared from cysts of different West Siberian populations

ОБСУЖДЕНИЕ

По мнению некоторых учёных (Vanhaecke & Sorgeloos, 1980), такие показатели, как размеры цист и эмбрионов, а также толщина хориона, определяют вид и в основном неизменны в новых условиях среды. Практика показала, что сложности есть как в определении видов артемии, так и в популяционной дифференциации цист. Известно (Abatzopoulos et al., 1998; Amat, 1980; Asem et al., 2007; Camargo et al., 2005; Eskandari & Saygi, 2019; Litvinenko et al., 2016; Pilla & Beardmore, 1994 и др.), что в морфологическом отношении хорошо обособлен вид *Artemia tibetiana* Abatzopoulos, Zhang & Sorgeloos, 1998 с наибольшими размерами цист (до 330 мкм). Самые мелкие цисты (в среднем — 220–250 мкм) встречаются у трёх видов: *Artemia salina*, *Artemia persimilis* Piccinelli & Prosdocimi, 1968 и *Artemia franciscana* Kellog, 1906. Остальные виды (*A. urmiana*, *A. sinica*) и партеногенетические популяции имеют цисты в основном в пределах 250–280 мкм. В изученных нами водоёмах диаметр цист варьировал в диапазоне 210–330 мкм, в среднем по пробам составляя 244–283 мкм.

В отношении бисексуальных видов и партеногенетических популяций артемий, обитающих в России, имеются трудности в дифференциации по размерам цист из-за отсутствия чётких разделений. Согласно литературным данным (Ануфриева, 2014; Клепиков, 2012; Литвиненко и др., 2018, 2009; Соловов и Студеникина, 1990; Старовойтова и Бурмистрова, 2017; Litvinenko et al., 2016), размерный ряд абсолютных показателей диаметра цист укладывается в градацию от 220 до 290 мкм, а среднепопуляционных — от 240 до 280 мкм. Более крупные размеры для популяций *A. parthenogenetica* отмечены в водоёмах Большое Яшалтинское и Джама (Калмыкия) — от 225 до 370 мкм, в среднем (300 ± 30) мкм (Иванова и др., 2012). Для донных

отложений водоёмов Крыма (Ануфриева, 2014) приведены две размерные группы цист, относящихся к *A. parthenogenetica*, — 243 мкм для диплоидных рас и 279 мкм для полиплоидных. Всё это свидетельствует о генетической неоднородности партеногенетических рас. Анализ диаметра цист 25 партеногенетических популяций артемии Сибири (Литвиненко и др., 2018) показал, что более 50 % популяций имеют близкие (в среднем — 253–261 мкм) к размерам цист основных промысловых озёр размеры и не идентифицируются по этому показателю (различия недостоверны); 33 % популяций имеют более мелкие цисты (240–245 мкм), 14 % — более крупные (265–278 мкм). В нашем исследовании показано, что основные промысловые озёра (Большое Медвежье, Эбейты, Большое Яровое, Кулундинское), на которые приходится до 70 % всего вылова цист артемии в России, имеют близкие среднепопуляционные размеры цист — 262–268 мкм.

Проведённые нами исследования выявили значительную внутривидовую изменчивость цист в разные годы. При сравнении с более ранними литературными данными разница оказалась ещё больше, чем в данном анализе. Так, согласно опубликованным сведениям (Старовойтова и Бурмистрова, 2017), в озере Кулундинское в 1998–2005 гг. средний по году диаметр цист находился в пределах 233–245 мкм, в озере Большое Яровое в 1997–2012 гг. — 235–249 мкм, в озере Малое Яровое в 1998–2016 гг. — 226–256 мкм, то есть в среднем в 1,1 раза (в некоторые годы — в 1,2 раза) ниже, чем зафиксировано нами. Возможно, такая разница связана не только с варьированием размеров цист в одной популяции в разные годы, но и с выбором методики измерений. В нашем исследовании использована более точная микроскопическая техника и изучена большая выборка (300 экз.). Всё это свидетельствует о сложности применения диаметра цист в качестве идентифицирующего признака.

Идентичность проб цист на озере Невидим в 2015 г., отобранных с разницей в месяц, и значительная разница размеров цист в озере Эбейты, собранных в 2017 г., также вызывают сомнения в возможности идентификации популяций даже при наличии банка цист по каждому водоёму во все периоды промысла. Пятнистость цист, не превышающая 5 % почти во всех их пробах, у цист озера Кучукское составила 24 %. В перспективе данный факт может оказаться важным для популяционной идентификации. Об этом свидетельствуют и структурные отличия поверхности цист озера Кучукское, выявленные при использовании сканирующей электронной микроскопии (Егоркина и др., 2008).

Известно (Vanhaecke & Sorgeloos, 1980), что толщина хориона не всегда зависит от диаметра цист: встречаются популяции, имеющие малый диаметр и толстый хорион. В основном толщина хориона находится в диапазоне 4,7–11,2 мкм (Vanhaecke & Sorgeloos, 1980), однако имеются популяции с меньшей и большей средней толщиной: 1,31–9,37 мкм — в озере Урмия (Asem et al., 2007); 3,1–13,2 мкм — в озёрах Колумбии (Camargo et al., 2005); 0,6–8,6 мкм — в водоёмах Турции (Eskandari & Saygi, 2019). Полученные нами абсолютные (3,3–16,9 мкм) и средние (6,56–12,43 мкм) значения расширяют диапазон известных значений толщины хориона в большую сторону, что объясняется, вероятно, более суровыми условиями жизни сибирских популяций. Сравнение полученных данных с ранее опубликованными (Литвиненко и др., 2000) показало, что толщина оболочки цист в отдельных озёрах может значительно меняться. Так, внутривидовая изменчивость толщины хориона в озере Эбейты имела размах колебаний от 3,9 мкм в 2007 г. (Литвиненко и др., 2009) до 12,4 мкм в 2009 г.; в озере Ульжай — от 11,4 мкм в 1999 г. (Литвиненко и др., 2000) до 3,3 мкм в 2017 г. В других популяциях колебания не столь значительны: в озёрах Большое и Малое Медвежье в 1999 г. — 9,3 мкм, в 2007 г. — 7,6 мкм, в 2008–2015 гг. — в пределах 5,1–10,3 мкм (в среднем — 8,3 мкм); в озере Невидим в 1999 г. — 11,6 мкм, в 2007 г. — 8,6 мкм, в 2009–2015 гг. — 7,0–13,5 мкм (в среднем — 9,6 мкм). Полученные данные свидетельствуют о слабой закреплённости признака за популяцией, что связано, по-видимому, с влиянием комплекса природных факторов, в том числе солёности,

на толщину оболочки. Так, для популяций артемии озёр Северо-Казахстанской области, где средняя толщина хориона колебалась в пределах 4,0–8,4 мкм при диаметре цист 279–307 мкм, отмечено, что с увеличением солёности происходит уменьшение толщины хориона (Вольф, 2010). В нашем исследовании между этими признаками зарегистрирована слабая положительная связь.

Морфометрический полиморфизм рачков артемии под влиянием факторов среды, в первую очередь солёности, учёные отмечали ещё на рубеже XIX–XX вв. (Гаевская, 1916 ; Schmankewitsch, 1875). В многочисленных исследованиях (Бойко и др., 2016 ; Воронов, 1979 ; Разова, 2019 ; Ронжина, 2009 ; Соловов и Студеникина, 1990 ; Boyko et al., 2012 ; Litvinenko & Boiko, 2008 ; Litvinenko et al., 2016 и др.) указано, что размеры половозрелых рачков различаются в пределах одного вида и в значительной степени зависят от солёности природного водоёма. Анализ морфометрии рачков из водоёмов Азии, Европы, Африки и Америки, выращенных в лабораторных условиях при одинаковой солёности (Litvinenko & Boiko, 2008), показал, что формирование фенотипа бисексуальных и партеногенетических популяций зависит также от генотипа, о чём свидетельствовала установленная дифференциация между американскими и всеми остальными популяциями Старого Света. В наших опытах с выращенными при одинаковой солёности рачками чёткое разделение на кластеры по популяциям можно объяснить влиянием не только генотипа, но и солёности материнского водоёма, в котором были сформированы цисты.

Дендрограмма сходства (рис. 11), построенная с привлечением литературных данных о морфометрии выращенных рачков первой генерации (Разова, 2019), показала, что американская популяция выделилась в отдельный кластер, а к подкластеру Б₃ (Большое Медвежье, 2017 г.) (см. рис. 10) присоединились популяции озёр Большое Яровое (2016) и Большое Медвежье (2016) со сходной солёностью природной рапы 150–160 г·л⁻¹. Размеры рачков последующих генераций имели тенденцию к снижению (Разова, 2019), поэтому можно предположить, что фенотип артемии, несущий информацию о среде, в которой были сформированы цисты, проявляется в первой генерации и частично во второй.

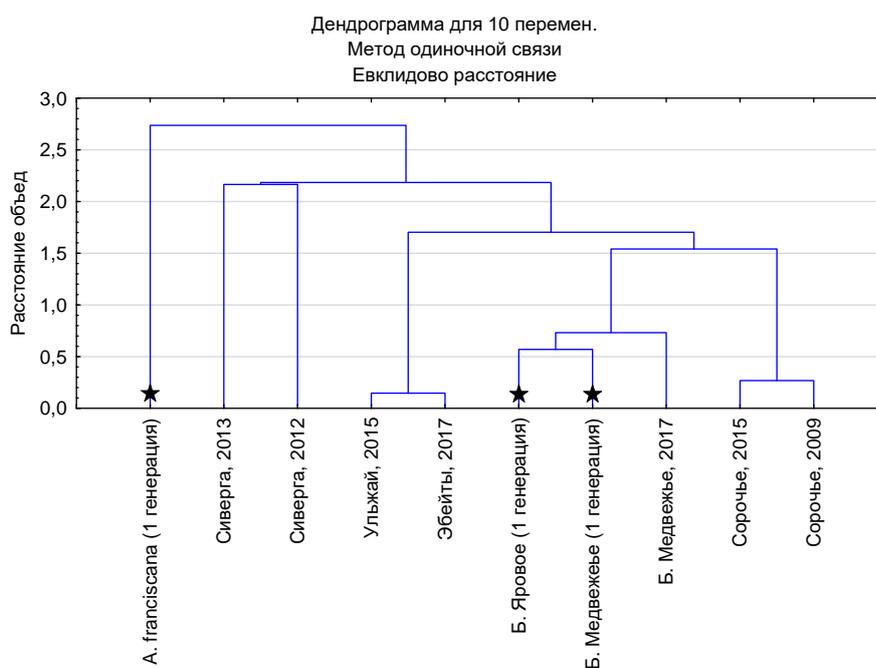


Рис. 11. Дендрограмма морфометрических параметров выращенных рачков (★ — привлечённые литературные данные)

Fig. 11. Dendrogram of morphometric indicators of reared *Artemia* adults (★ – referenced literature data)

Выводы:

1. Цисты артемии сибирских популяций характеризуются значительной внутри- и межпопуляционной изменчивостью диаметра цист и эмбрионов, а также толщины хориона.
2. Морфометрические параметры цист, отобранных в водоёме в разные даты одного года, демонстрируют сезонную изменчивость.
3. В основных промысловых озёрах, на которые приходится около 70 % всей добычи цист артемии по России, цисты имеют близкие среднепопуляционные размеры (262–268 мкм).
4. Между солёностью материнского водоёма и диаметром эмбриона обнаружена отрицательная достоверная связь средней силы.
5. Значительная межгодовая вариабельность признаков цист артемии в одной и той же популяции свидетельствует о том, что морфологические характеристики цист не могут служить надёжными показателями, идентифицирующими популяцию.
6. Пятна на цистах, возможно проявляемые в результате пробоподготовки, в перспективе могут быть использованы в дифференциации некоторых популяций артемии.
7. Морфометрические показатели рачков первой генерации, выращенных из цист при одинаковой солёности, несут информацию о солёности материнского водоёма, что следует учитывать при популяционной идентификации.

Работа выполнена в рамках государственного задания Тюменского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («Госрыбцентр») по прикладной теме «Совершенствование системы регулирования промысла и повышение эффективности использования ресурсов промысловых беспозвоночных гипергалинных водоёмов Российской Федерации» (№ 076-00005-20-ПР).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Ануфриева Е. В. *Ракообразные гиперсолёных водоёмов Крыма: фауна, экология, распространение* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10. Севастополь, 2014. 23 с. [Anufrieva E. V. *Rakoobraznye gipersolenykh vodoemov Kryma: fauna, ekologiya, rasprostraneniye* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.02.10. Sevastopol, 2014, 23 p. (in Russ.)]
2. Бойко Е. Г., Литвиненко Л. И., Литвиненко А. И. Сравнительная морфометрическая характеристика рачков рода *Artemia* уральских и западно-сибирских популяций в годы с разной водностью // *Агропродовольственная политика России*. 2016. № 12 (60). С. 63–70. [Boiko E. G., Litvinenko L. I., Litvinenko A. I. Sravnitel'naya morfometrisheskaya kharakteristika rachkov roda *Artemia* ural'skikh i zapadno-sibirskikh populyatsii v gody s raznoi vodnost'yu. *Agroprodovol'stvennaya politika Rossii*, 2016, no. 12 (60), pp. 63–70. (in Russ.)]
3. Вольф Л. А. *Экологические особенности жаброногого рачка *Artemia parthenogenetica* Varigozzi в солёных водоёмах Северного Казахстана* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08. Павлодар, 2010. 23 с. [Volf L. A. *Ekologicheskie osobennosti zhabronogogo rachka *Artemia parthenogenetica* Varigozzi v solenykh vodoemakh Severnogo Kazakhstana* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.02.08. Pavlodar, 2010, 23 p. (in Russ.)]
4. Воронов П. М. Солевой состав и изменчивость *Artemia salina* (L.) // *Зоологический журнал*. 1979. Т. 58, вып. 2. С. 175–179. [Voronov P. M. Salt composition of water variability of *Artemia salina* (L.). *Zoologicheskii zhurnal*, 1979, vol. 58, iss. 2, pp. 175–179. (in Russ.)]
5. Гаевская Н. С. Изменчивость у *Artemia salina* (L.) // *Труды Особой зоологической лаборатории Академии наук. Серия II*. 1916. Т. 3. С. 1–37. [Gajevskaya N. S. Izmenchivost' u *Artemia salina* (L.). *Trudy Osoboi zoologicheskoi laboratorii Akademii nauk, Seriya II*, 1916, vol. 3, pp. 1–37. (in Russ.)]
6. Егоркина Г. И., Павлова Е. К., Верещагин А. Л., Бычин Н. В., Кириллов В. В., Романова Н. С. К вопросу об идентификации партеногенетических популяций артемии в сибирском регионе // *Вестник Алтайского*

- государственного аграрного университета. 2008. № 6 (44). С. 44–47. [Egorkina G. I., Pavlova E. K., Vereshchagin A. L., Bychin N. V., Kirillov V. V., Romanova N. S. On identification of *Artemia* parthenogenetic populations in Siberian region. *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2008, no. 6 (44), pp. 44–47. (in Russ.)]
7. Иванова В. И., Кониева Г. Н., Бакташева Н. М. Влияние экологических факторов на рост и продуктивность артемии в гипергалинных водоёмах Калмыкии // *Естественные науки*. 2012. № 3 (40). С. 51–55. [Ivanova V. I., Konieva G. N., Baktasheva N. M. Influence of environmental factors on the growth and productivity in *Artemia* hypersaline lakes Kalmykia. *Estestvennye nauki*, 2012, no. 3 (40), pp. 51–55. (in Russ.)]
 8. Клепиков Р. А. Цисты рачка *Artemia Leach, 1819* в гипергалинных озёрах Алтайского края : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10. Новосибирск, 2012. 23 с. [Klepikov R. A. *Tsisty rachka Artemia Leach, 1819 v gipergalinykh ozerakh Altaiskogo kraia* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.02.10. Novosibirsk, 2012, 23 p. (in Russ.)]
 9. Ксяомей В., Катанья Ф., Думс Ф., Ван Стаппен Ж., Нассенс Э., Соржелос П., Босси П. Идентификация коммерческих образцов цист галофильного рачка *Artemia* методом RFLP анализа митохондриальной р-ДНК // *Биоразнообразие артемии в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование*. Тюмень : Госрыбцентр, 2004. С. 157–160. [Xiaomei W., Catania F., Dooms F., Van Stappen G., Sorgeloos P., Bossier P. Authentication of commercial *Artemia* cyst samples by RELP of mitochondrial rDNA. In: *Artemia Biodiversity in the Newly Independent States: Current Global Resources and Their Sustainable Exploitation*. Tyumen : Gosrybtsentr, 2004, pp. 157–160. (in Russ.)]
 10. Лакин Г. Ф. *Биометрия. Учебное пособие для биол. спец. вузов*. Москва : Высшая школа, 1990. 352 с. [Lakin G. F. *Biometriya. Uchebnoe posobie dlya biol. spets. vuzov*. Moscow : Vysshaya shkola, 1990, 352 p. (in Russ.)]
 11. Литвиненко Л. И., Бойко Е. Г., Куцанов К. В., Герасимов А. Г., Разова Л. Ф., Побединцева М. А., Литвиненко А. И. К вопросу идентификации популяционной принадлежности артемии водоёмов России по цистам // *Вестник рыбохозяйственной науки*. 2018. Т. 5, № 1 (17). С. 5–26. [Litvinenko L. I., Boiko E. G., Kutsanov K. V., Gerasimov A. G., Razova L. F., Pobeditseva M. A., Litvinenko A. I. On matters of identification the population of *Artemia* from waters of Russia by cysts. *Vestnik rybnokhozyaistvennoi nauki*, 2018, vol. 5, no. 1 (17), pp. 5–26. (in Russ.)]
 12. Литвиненко Л. И., Литвиненко А. И., Бойко Е. Г. *Артемия в озёрах Западной Сибири*. Новосибирск : Наука, 2009. 304 с. [Litvinenko L. I., Litvinenko A. I., Boiko E. G. *Artemiya v ozerakh Zapadnoi Sibiri*. Novosibirsk : Nauka, 2009, 304 p. (in Russ.)]
 13. Литвиненко Л. И., Мамонтов Ю. Г., Иванова О. В., Литвиненко А. И., Чебанов М. С. *Инструкция по использованию артемии в аквакультуре*. Тюмень : СибрыбНИИПроект, 2000. 58 с. [Litvinenko L. I., Mamontov Yu. G., Ivanova O. V., Litvinenko A. I., Chebanov M. S. *Instruktsiya po ispol'zovaniyu artemii v akvakul'ture*. Tyumen : SibrybNIIProekt, 2000, 58 p. (in Russ.)]
 14. Разова Л. Ф. Морфометрические показатели рачков артемии, выращенных в лабораторных условиях // *Современные направления развития науки в животноводстве и ветеринарной медицине* : материалы междунар. науч.-практ. конф., 25 апреля 2019 г. Тюмень : [б. и.], 2019. С. 234–238. [Razova L. F. Morphometric parameters of shrimp *Artemia* grown in the laboratory. In: *Sovremennye napravleniya razvitiya nauki v zhivotnovodstve i veterinarnoi meditsine* : materialy mezhdunar. nauch.-prakt. konf., 25 April, 2019, Tyumen : [s. n.], pp. 234–238. (in Russ.)]
 15. Ронжина Т. О. *Динамика численности популяции галофильного рачка *Artemia sp.* в гипергалинных озёрах юга Западной Сибири* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16. Новосибирск, 2009. 19 с. [Ronzhina T. O. *Dinamika chislennosti populyatsii galofil'nogo rachka Artemia sp. v gipergalinykh ozerakh yuga Zapadnoi Sibiri* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.16. Novosibirsk, 2009, 19 p. (in Russ.)]
 16. Соловов В. П., Студеникина Т. Л. *Рачок артемия в озёрах Западной Сибири: морфология, экология, перспективы хозяйственного использования*. Новосибирск : Наука, 1990. 81 с. [Solovov V. P., Studenikina T. L. *Rachok artemiya v ozerakh Zapadnoi Sibiri: morfologiya, ekologiya, perspektivy khozyaistvennogo ispol'zovaniya*. Novosibirsk : Nauka, 1990, 81 p. (in Russ.)]

- Rachok artemiya v ozerakh Zapadnoi Sibiri: morfologiya, ekologiya, perspektivy khozyaistvennogo ispol'zovaniya*. Novosibirsk : Nauka, 1990, 81 p. (in Russ.)]
17. Старовойтова Д. А., Бурмистрова О. С. Размеры цист популяций артемии разнотипных озёр Кулундинской низменности // *Известия Алтайского отделения Русского географического общества*. 2017. № 4 (47). С. 84–92. [Starovoitova D. A., Burmistrova O. S. Size of *Artemia* cysts in different lakes of Kulunda lowland. *Izvestiya Altaiskogo otdeleniya Rossiiskogo geograficheskogo obshchestva*, 2017, no. 4 (47), pp. 84–92. (in Russ.)]
 18. Abatzopoulos T. J., Zhang B., Sorgeloos P. *Artemia tibetiana*: Preliminary characterization of a new *Artemia* species found in Tibet (People's Republic of China). *International Study on Artemia*. LIX. *International Journal of Salt Lake Research*, 1998, vol. 7, iss. 1, pp. 41–44. <https://doi.org/10.1007/BF02449923>
 19. Amat D. Differentiation in *Artemia* strains for Spain. In: *The Brine Shrimp Artemia*. Vol. 1. *Morphology. Genetics. Radiobiology. Toxicology* / G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels, E. Jaspers (Eds). Wetteren, Belgium : Universa Press, 1980, pp. 19–39.
 20. Asem A., Rastegar-Pouyani N., Agh N. Biometrical study of *Artemia urmiana* (Anostraca: Artemiidae) cysts harvested from Lake Urmia (West Azerbaijan, Iran). *Turkish Journal of Zoology*, 2007, vol. 31, no. 2, pp. 171–180.
 21. Boyko E. G., Litvinenko L. I., Kutsanov K. V., Gabdullin M. A. Specific features of the biology of *Artemia* in lakes of the Urals and Western Siberia. *Russian Journal of Ecology*, 2012, vol. 43, no. 4, pp. 333–340. <https://doi.org/10.1134/S1067413612040054>
 22. Camargo W. N., Duran G. C., Rada O. C., Hernández L. C., Linero J.-C. G., Muelle I. M., Sorgeloos P. Determination of biological and physicochemical parameters of *Artemia franciscana* strains in hypersaline environments for aquaculture in the Colombian Caribbean. *Saline Systems*, 2005, vol. 1, iss. 1, art. no. 9 (11 p.). <https://doi.org/10.1186/1746-1448-1-9>
 23. Eskandari A., Saygi Y. Ecological surveys on the parthenogenetic *Artemia* populations in the hypersaline lakes of Anatolia, Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 2019, vol. 43, no. 4, pp. 367–378. <https://doi.org/10.3906/zoo-1902-24>
 24. Litvinenko L. I., Boiko E. G. The morphological characteristics of *Artemia* shrimps from Siberian populations. *Inland Water Biology*, 2008, vol. 1, no. 1, pp. 37–45. <https://doi.org/10.1007/s12212-008-1007-0>
 25. Litvinenko L. I., Litvinenko A. I., Boyko E. G. *Brine Shrimp Artemia in Western Siberia Lakes*. Novosibirsk : Nauka, 2016, 295 p.
 26. Pilla E. J. S., Beardmore J. A. Genetic and morphometric differentiation in Old World bisexual species of *Artemia* (the brine shrimp). *Heredity*, 1994, no. 73, pp. 47–56. <https://doi.org/10.1038/hdy.1994.97>
 27. Schmankewitsch W. I. Über das Verhältnis der *Artemia salina* Miln-Edw. zur *Artemia salina mulchausenii* Miln-Edw. und dem genus *Branchipus* Schaff. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 1875, Bd. 25, S. 103–116.
 28. Shadrin N., Anufrieva E., Galagovets E. Distribution and historical biogeography of *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea: Anostraca) in Ukraine. *International Journal of Artemia Biology*, 2012, vol. 2, no. 2, pp. 30–42.
 29. Shadrin N., Anufrieva E. Review of the biogeography of *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea: Anostraca) in Russia. *International Journal of Artemia Biology*, 2012, vol. 2, no. 1, pp. 51–61.
 30. Vanhaecke P., Sorgeloos P. International study on *Artemia*. IV. The biometrics of *Artemia* strains from different geographical origin. In: *The Brine Shrimp Artemia*. Vol. 3. *Ecology, Culturing, Use in Aquaculture* / G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels, E. Jaspers (Eds). Wetteren, Belgium : Universa Press, 1980, pp. 393–405.

**INTRA- AND INTERPOPULATION VARIABILITY
OF CYSTS AND ADULTS OF ARTEMIA (BRANCHIOPODA: ANOSTRACA)
IN SIBERIAN POPULATIONS (MORPHOMETRY)**

**L. I. Litvinenko^{1,2}, K. V. Kutsanov¹, L. F. Razova¹,
A. Sh. Gadiadullina¹, A. G. Gerasimov¹,
and E. V. Brazhnikov¹**

¹Tyumen branch of the FSBSI “Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography”
 (“Gosrybtsentr”), Tyumen, Russian Federation

²Northern Trans-Ural State Agricultural University, Tyumen, Russian Federation
E-mail: opb@gosrc.ru

The size of *Artemia* cysts is an important indicator of their value as a food resource; to some extent, it allows to identify populations. The data on cysts of *Artemia* parthenogenetic populations (diameter, chorion thickness, and presence of spots on a shell), sampled in hyperhaline lakes of Western Siberia in different years, were analyzed, as well as the data on the morphometry of *Artemia* adults, reared from cysts at the same salinity. Significant intra- and interpopulation variability in the indicators was established. The absolute values of the cyst diameter were in the range of 210–330 μm , the mean values for the samples – 243.5–282.9 μm , the mean values for populations – 257.8–279.6 μm ; the absolute values of the decapsulated cyst diameter were in the range of 196–294 μm , the mean values for the samples – 236.5–262.6 μm , the mean values for populations – 239.9–253.2 μm ; the absolute values of the cyst chorion thickness were in the range of 3.3–16.9 μm , and the mean values for populations – 6.6–12.4 μm . In the main commercial fishing lakes, which account for about 70 % of the total catch of *Artemia* cysts in Russia, the cysts had similar mean population sizes: 262–268 μm . The absence of intrapopulation anchoring of the cyst diameter and chorion thickness values is concluded; so, they cannot serve as reliable indicators, identifying Siberian populations. Statistically significant correlation ($r = -0.5$) was established between salinity of a mother water body and *Artemia* embryo diameter. Cyst spotting, not exceeding 5 % in almost all the samples, reached 24 % in cysts of Kuchukskoye Lake. Analysis of morphometric indicators of *Artemia* adults, reared from cysts, showed as follows: the mean body length (9.27–11.63 mm), abdomen width (0.53–0.69 mm), and distance between eyes (1.36–1.52 mm) were closely correlated with salinity of a water body (r values were of -0.76 ; -0.62 ; and -0.67 , respectively). Cluster analysis of a set of morphometric indicators of *Artemia* adults showed the unification of populations based on salinity.

Keywords: *Artemia parthenogenetica*, cyst diameter, morphometry of *Artemia* adults, chorion thickness, salinity, population variability, Western Siberia



УДК 599.51/.53(268.45)

КИТООБРАЗНЫЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ: ФАУНА И СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

© 2021 г. Т. В. Мишин

Полярный филиал ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ПИНРО имени Н. М. Книповича), Мурманск, Российская Федерация
E-mail: mishin.tv@gmail.com

Поступила в редакцию 16.11.2020; после доработки 03.03.2021;
принята к публикации 04.06.2021; опубликована онлайн 16.06.2021.

Комплексные научно-исследовательские работы, ежегодно проводимые Полярным филиалом ВНИРО (ПИНРО имени Н. М. Книповича) в Баренцевом море, позволяют получать актуальную информацию о распределении и встречаемости морских млекопитающих, в частности китообразных, которые являются важнейшим звеном в экосистеме Мирового океана. В последние годы необходимость проведения мониторинга морских млекопитающих приобретает всё большую актуальность в связи с изменением климата и повышением температуры морей и океанов, что может привести к смещению ареалов и даже к возможному исчезновению тех или иных видов. В настоящей работе обобщены результаты судовых учётов китообразных, выполненных Полярным филиалом ВНИРО в Баренцевом море в 2010–2019 гг., а также приведены ретроспективные данные по фауне усатых (Mysticeti) и зубатых (Odontoceti) китов. На основе материалов судовых исследований и с учётом сведений из литературных источников определён современный состав китообразных Баренцева моря, который в начале XXI века может быть представлен 16 видами китообразных из 7 семейств. Анализ материалов судовых учётов позволил определить статус пребывания морских млекопитающих в акватории моря и выявить частоту их встречаемости. Приведена численность популяций большинства видов усатых и зубатых китов, указаны наиболее вероятные места их встреч. По данным исследований, самым массовым, часто и круглогодично встречающимся видом определён беломордый дельфин *Lagenorhynchus albirostris*: на его долю приходится более 80 % от общего количества учтённых морских млекопитающих и около 50 % от всех встреченных китообразных. К постоянно присутствующим в акватории моря видам также отнесены белуха *Delphinapterus leucas* и обыкновенная морская свинья *Phocoena phocoena*, места локализации которых приурочены преимущественно к прибрежной зоне Кольского полуострова. С мая по октябрь в акватории Баренцева моря регулярно встречаются виды, прибывающие сюда для нагула из других районов Атлантики, — малый полосатик *Balaenoptera acutorostrata*, финвал *Balaenoptera physalus* и горбач *Megaptera novaeangliae*. Крайне редко в западном секторе Российской Арктики можно увидеть нарвала *Monodon monoceros* и высоколобого бутылконоса *Hyperoodon ampullatus*.

Ключевые слова: морские млекопитающие, китообразные, Cetacea, судовые учёты, распределение, встречаемость, численность, Баренцево море

Баренцево море является одним из наиболее продуктивных районов Мирового океана. Здесь отмечены высокие показатели биомассы зоопланктона и обитает большое количество промысловых видов рыб, наиболее массовые среди которых — треска *Gadus morhua*, пикша *Melanogrammus aeglefinus*, мойва *Mallotus villosus*, сайка *Boreogadus saida*, сельдь *Clupea harengus* и ряд других, что делает это арктическое море излюбленным местом пребывания морских

млекопитающих. Китообразные традиционно используют высокоширотные районы Северо-Восточной Атлантики для нагула, ежегодно прибывая сюда весной из других районов Атлантического океана.

Анализируя литературные данные о видовом составе китообразных Баренцева моря начиная с XX в., необходимо отметить труд А. Г. Томилина (1975) и Атлас морских млекопитающих СССР под редакцией В. А. Земского (1980), в которых описаны 14 и 18 видов соответственно. В начале XXI в. вышел ряд статей, посвящённых морским млекопитающим; среди них стоит выделить работы В. Н. Светочева и др. (2003) и В. Л. Мишина (2004), согласно которым фауна китообразных Баренцева моря может быть представлена 18 и 17 видами соответственно. К. М. Ковач и соавторы (2009) предлагают свой вариант фауны китообразных: она, по их мнению, может включать до 15 видов. Наиболее современные данные о видовом разнообразии усатых и зубатых китов рассматриваемого района представлены в атласе морских млекопитающих Российской Арктики и Дальнего Востока (2017), согласно которому в Баренцевом море можно встретить 16 видов этих животных (табл. 1).

Таблица 1. Фауна китообразных Баренцева моря по различным литературным источникам

Table 1. Cetacean fauna composition of the Barents Sea according to various literature sources

Вид	Томилин, 1975 ¹	Атлас, 1980 ²	Мишин, 2004 ³	Kovacs et al., 2009 ⁴	Морские млекопитающие, 2017 ⁴
Атлантический белобокий дельфин <i>Lagenorhynchus acutus</i>	+	+	+	+	+
Беломордый дельфин <i>Lagenorhynchus albirostris</i>	+	+	+	+	+
Обыкновенный дельфин <i>Delphinus delphis</i>	–	+	+	+	+
Обыкновенная морская свинья <i>Phocoena phocoena</i>	+	+	+	+	+
Афалина <i>Tursiops truncatus</i>	–	+	+	–	–
Косатка <i>Orcinus orca</i>	+	+	+	+	+
Обыкновенная гринда <i>Globicephala melas</i>	–	+	+	+	+
Белуха <i>Delphinapterus leucas</i>	+	+	+	+	+
Нарвал <i>Monodon monoceros</i>	+	+	+	+	+
Кашалот <i>Physeter catodon</i>	+	+	+	+	+
Высоклобый бутылконос <i>Hyperoodon ampullatus</i>	+	+	+	+	+
Синий кит <i>Balaenoptera musculus</i>	+	+	+	+	+
Финвал <i>Balaenoptera physalus</i>	+	+	+	+	+
Сейвал <i>Balaenoptera borealis</i>	+	+	+	–	+
Малый полосатик <i>Balaenoptera acutorostrata</i>	+	+	+	+	+

Продолжение на следующей странице...

Вид	Томилини, 1975 ¹	Атлас, 1980 ²	Мишин, 2004 ³	Kovacs et al., 2009 ⁴	Морские млекопитающие, 2017 ⁴
Горбач <i>Megaptera novaeangliae</i>	+	+	+	+	+
Северный гладкий кит <i>Eubalaena glacialis</i>	–	+	–	–	–
Гренландский кит <i>Balaena mysticetus</i>	+	+	+	+	+
Общее количество видов	14	18	17	15	16

Примечание: представленный видовой состав соответствует следующему временному периоду: ¹ — начало XX в.; ² — середина XX в.; ³ — конец XX в. — начало XXI в.; ⁴ — начало XXI в.

Note: the given species composition corresponds to the following time period: ¹ – the beginning of the XX century; ² – mid XX century; ³ – the end of the XX century – the beginning of the XXI century; ⁴ – the beginning of the XXI century.

Целью настоящей работы было оценить современное состояние популяций китообразных Баренцева моря. Для этого необходимо было решить следующие задачи:

- определить современный видовой состав усатых и зубатых китов;
- изучить их распределение и встречаемость;
- оценить численность китообразных;
- выявить характер их присутствия в акватории моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

За основу статьи взяты данные судовых учётов Полярного филиала ВНИРО (2010–2019), полученные преимущественно за пределами территориальных вод, в том числе при участии самого автора, а также литературные материалы.

В настоящее время судовые учёты китообразных проводят в рамках выполнения комплексных научно-исследовательских работ, ежегодно осуществляемых в Баренцевом море в зимний (февраль — март)¹, весенне-летний (май — июль)² и осенний (август — октябрь)³ периоды.

Сроки проведения работ, как и маршруты научно-исследовательских судов, из года в год могут изменяться ввиду некоторых обстоятельств (погода, ледовые условия и т. д.). В качестве примера на рис. 1 представлены съёмочные галсы НИС «Вильнюс» и «Фритъоф Нансен» во время проведения комплексных исследований в 2016 г.; видно, что учётами охвачена большая часть акватории Баренцева моря.

Судовые исследования морских млекопитающих проведены в соответствии с методикой Полярного филиала ВНИРО (Зырянов, 2004).

Для каждого вида китообразных представлены обобщённые данные по массовой доле и встречаемости (табл. 2). Под массовой долей вида принято отношение количества учтённых морских млекопитающих одного вида к общему количеству китообразных других видов, выраженное в %. Встречаемость — отношение количества встреч китообразных (наблюдений) одного вида к сумме всех встреч других видов, выраженное в %. Для расчёта встречаемости и массовой доли большинства видов китообразных использованы данные судовых учётов Полярного филиала ВНИРО, однако для тех видов, которые во время проведения исследований не были отмечены или были встречены однократно, использованы литературные материалы.

¹ Регулярно с 2012 г., в пределах координат 69° с. ш. – 76° с. ш., 30° в. д. – 52° в. д.

² Регулярно с 2008 г., в пределах координат 69° с. ш. – 74° с. ш., 20° в. д. – 45° в. д.

³ Регулярно с 2004 г., в пределах координат 69° с. ш. – 82° с. ш., 35° в. д. – 75° в. д.

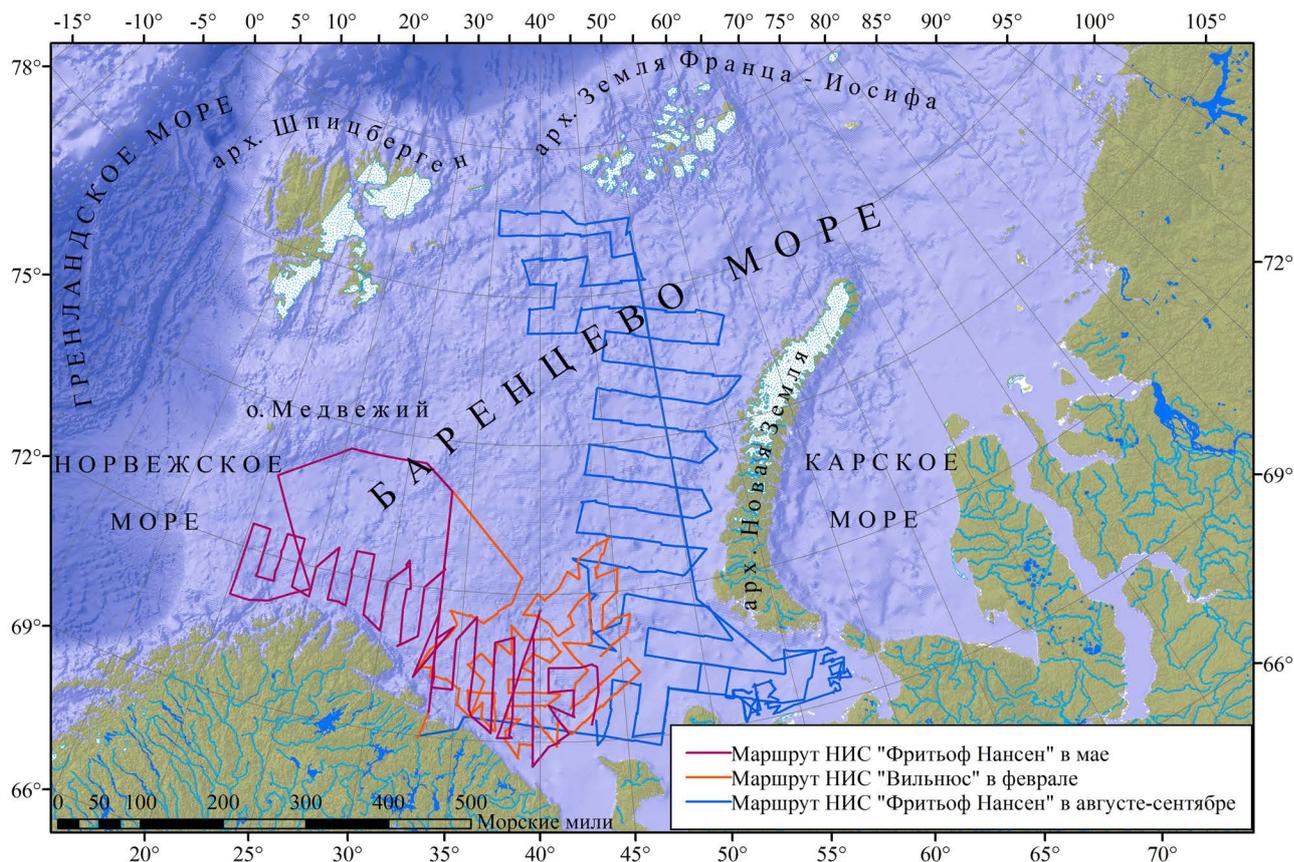


Рис. 1. Маршруты следования НИС во время проведения ежегодных комплексных исследований Полярным филиалом ВНИРО на примере экосистемных съёмок 2016 г.

Fig. 1. Routes of the research vessels during the annual comprehensive surveys carried out by the Polar branch of VNIRO on the example of ecosystem surveys (2016)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фауну китообразных Баренцева моря можно условно разделить на три группы — постоянных обитателей, сезонных мигрантов и случайных резидентов.

Постоянные обитатели пребывают в акватории моря круглогодично. К этой группе относятся беломордый дельфин, белуха и обыкновенная морская свинья.

Беломордый дельфин — обитатель северной части Атлантического океана, в Баренцевом море присутствует практически повсеместно (рис. 2) и круглогодично. По акватории моря распределяется, как правило, группами по 4–10 особей. Иногда исследователи обнаруживают крупные стада, численностью до нескольких сотен голов. Встречи такого количества животных приурочены к плотным скоплениям их основных кормовых ресурсов — мойвы и сельди. В последний раз многочисленное стадо (до 500 особей) было учтено в феврале 2018 г. на Нордкинской банке, в юго-западной части моря.

Принимая во внимание результаты судовых учётов за последнее десятилетие, можно говорить о том, что беломордый дельфин — наиболее массовый (82 %) и часто встречаемый (49 %) вид среди всех китообразных (табл. 2). Общая численность *L. albirostris* в Баренцевом море составляет, по нашим данным, 50–60 тыс. особей (Клепиковский и др., 2017), что практически соответствует норвежской экспертной оценке более ранних лет (Øien, 1993).

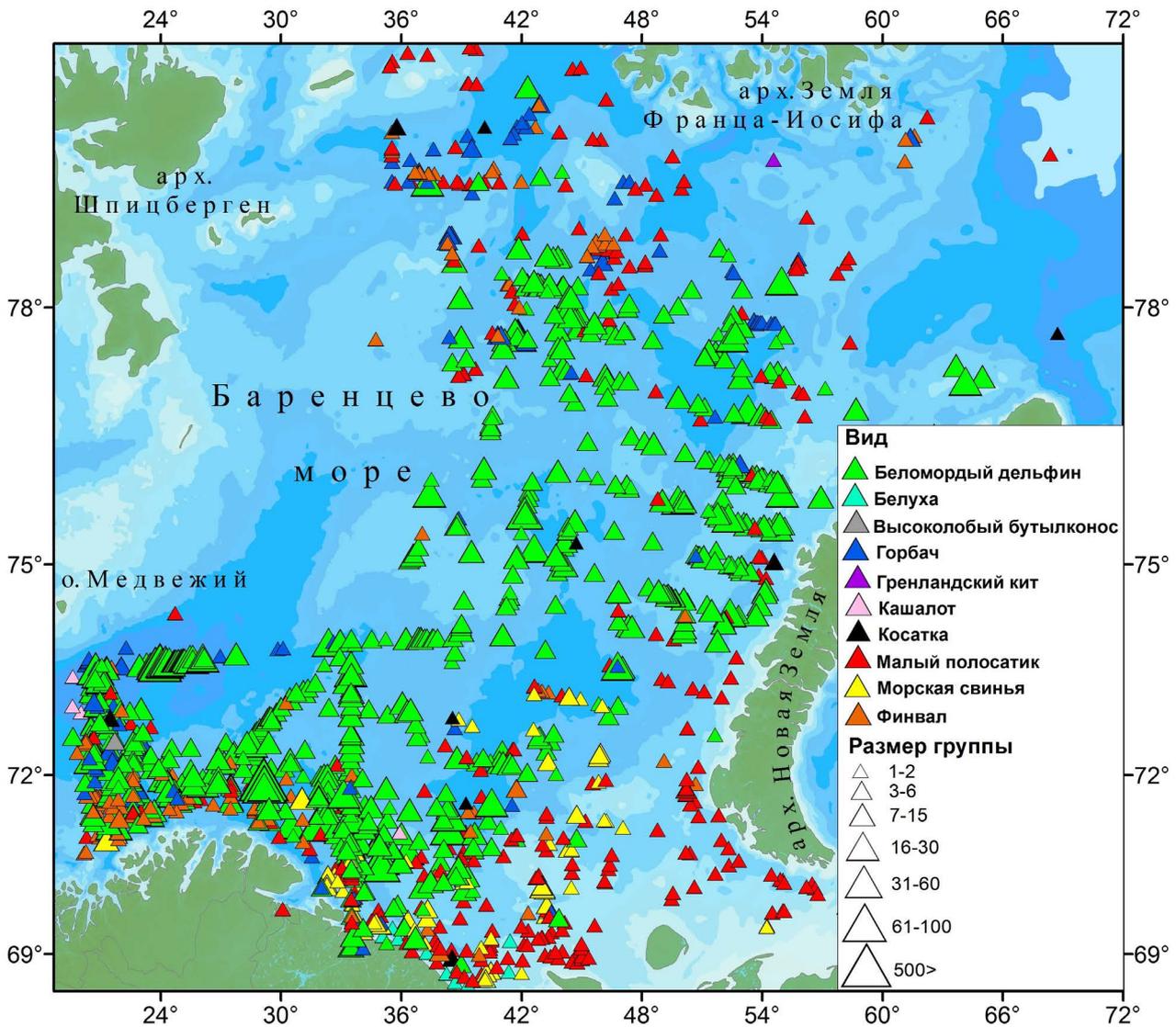


Рис. 2. Фауна китообразных Баренцева моря по данным судовых учётов Полярного филиала ВНИРО в 2010–2019 гг.

Fig. 2. Cetacean fauna of the Barents Sea based on the vessel surveys of the Polar branch of VNIRO (2010–2019)

Белуха достаточно широко распространена в арктических водах, в Баренцевом море её можно встретить в любое время года (Лукин и Огнетов, 2009). Всего выделяют не менее 20 обособленных популяций этого зубатого кита, общей численностью до 200 тыс. особей (Lowry et al., 2020).

Популяционная структура белухи, обитающей в Западном секторе Российской Арктики, изучена слабо, точная численность вида неизвестна (NAMMCO, 2018). По некоторым данным, в летний период в Баренцевом море может находиться до 10 тыс. особей (Kovacs et al., 2009), а зимой здесь остаётся не более 3–4 тыс. животных (Матишов и Огнетов, 2006). Во время проведения учётов основные места регистрации белухи приходились на юго-восточные прибрежные районы (рис. 1). Встречаемость *D. leucas* по отношению к другим китообразным составила менее 1 % (табл. 2), однако, несмотря на небольшое количество учтённых за достаточно продолжительный промежуток времени животных, вид нельзя назвать редким. Рассматриваемые в данной работе судовые съёмки были проведены преимущественно за пределами 12-мильной зоны,

в открытой воде, поэтому в них редко встречались либо совсем не встречались киты, которые обычно придерживаются прибрежной линии и ледовой кромки (белуха, нарвал и гренландский кит). Анализируя данные прибрежных учётов, ежегодно проводимых Полярным филиалом ВНИРО, можно говорить о том, что в летний период белуха в южном и юго-восточном прибрежных районах Баренцева моря вполне обычна. Наибольшая её встречаемость отмечена в миграционный период, в апреле — июле; в это время китов можно встретить в районах, прилежащих к архипелагам Земля Франца-Иосифа и Новая Земля, и в других районах (Клейненберг и др., 1964).

Таблица 2. Массовая доля и встречаемость видов по результатам судовых учётов Полярного филиала ВНИРО и по литературным материалам (2010–2019)

Table 2. Species mass fraction and occurrence based on the vessel surveys of the Polar branch of VNIRO and literature material (2010–2019)

Вид	Массовая доля, %	Встречаемость, %
Беломордый дельфин <i>Lagenorhynchus albirostris</i>	82,18	49,14
Малый полосатик <i>Balaenoptera acutorostrata</i>	4,67	21,78
Финвал <i>Balaenoptera physalus</i>	2,79	10,26
Горбач <i>Megaptera novaeangliae</i>	4,70	10,07
Обыкновенная морская свинья <i>Phocoena phocoena</i>	3,25	5,13
Косатка <i>Orcinus orca</i>	0,79	1,18
Белуха <i>Delphinapterus leucas</i>	0,72	0,86
Кашалот <i>Physeter catodon</i>	0,16	0,72
Гренландский кит <i>Balaena mysticetus</i> ¹	0,46	0,66
Высоколобый бутылконос <i>Hyperoodon ampullatus</i>	0,13	0,13
Нарвал <i>Monodon monoceros</i> ²	0,16	0,07

Примечание: ¹ — по данным Полярного филиала ВНИРО и по литературным материалам (Горяев, 2017, 2019 ; Gavrilov & Ershov, 2010); ² — на основании литературных данных (Gavrilov & Ershov, 2010).

Note: ¹ – based on the data of the Polar branch of VNIRO and literature material (Goryaev, 2017, 2019 ; Gavrilov & Ershov, 2010); ² – based on literature material alone (Gavrilov & Ershov, 2010).

Обыкновенная морская свинья — характерный для прибрежной части Баренцева моря и его южных районов вид. Обладает небольшими размерами тела и характеризуется наличием низкого спинного плавника, вследствие чего обнаружить животное можно только при хороших погодных условиях. Вид предпочитает прибрежные воды и не заходит севернее 76° с. ш., однако зарегистрирован случай его учёта за 80° с. ш. (Гаврило, 2008). Как показали судовые учёты, обыкновенная морская свинья пребывает в акватории моря с февраля по октябрь, что подтверждает литературные данные о её круглогодичном присутствии в Баренцевом море (Млекопитающие Советского Союза, 1976 ; Kovacs et al., 2009). Основные места встреч *P. phocoena* приходились на южные районы моря, до 74° с. ш. (рис. 2), где животные, в количестве до 15 особей, обычно откармливались на скоплениях сельди, мойвы и тресковых. Массовая доля и встречаемость вида составили, по данным 10-летних наблюдений, 3 и 5 % соответственно (табл. 2). Как показывают ежегодные исследования, проводимые Полярным филиалом ВНИРО в пределах территориальных вод, наибольшая встречаемость *P. phocoena* всё же характерна для прибрежных районов моря, где в летний период животное присутствует вдоль всего мурманского побережья. Численность вида для Баренцева моря может быть оценена в 11–12 тыс. особей (Клепиковский и др., 2017 ; Kovacs et al., 2009).

Сезонные мигранты прибывают в акваторию моря в весенне-летний период из Атлантики для нагула (осенью они мигрируют в обратном направлении). К данной группе относится большинство китообразных Баренцева моря. В это время в его акватории с разной степенью вероятности можно встретить усатых и зубатых китов: горбача, финвала, гренландского кита, малого полосатика, кашалота, высоколобого бутылконоса, косатку и нарвала.

Горбач — наиболее массовый вид среди усатых китов, на его долю приходится около 5 % от общего количества учтённых животных (табл. 2). Судовые учёты показали, что горбатые киты ежегодно присутствуют в Баренцевом море с мая по октябрь, однако из данных спутникового мечения, проведённого в районе архипелага Шпицберген в 2018 г., следует, что некоторые особи могут задерживаться в западных районах моря как минимум до конца декабря (Øien & Biuw, 2018). Наибольшее количество встреч вида приходится на юго-западную и северную акваторию моря (рис. 2), где китов регистрируют одиночно и парами, реже группами из 3–14 особей, на скоплениях мойвы и макропланктона. Общая численность *M. novaeangliae* в водах Северо-Восточной Атлантики в нагульный период составляет более 10 тыс. особей (Leonard & Øien, 2019), при этом в Баренцево море может заходить до 1,5 тыс. горбачей (Клепиковский и др., 2017).

Финвал — характерный для Баренцева моря вид. Как показали результаты спутникового мечения, проведённого в осенний период в районе архипелага Шпицберген, большинство финвалов начинают мигрировать на зимовку в более тёплые воды Атлантики в сентябре-октябре; тем не менее некоторые киты могут оставаться в высокоширотных районах Северо-Восточной Атлантики на всю зиму (Lydersen et al., 2020). В период судовых учётов китов регистрировали с мая по октябрь одиночно и парами, изредка группами по 3–5 особей. Большинство встреч вида приходилось на юго-западную и северную акваторию моря (рис. 2), где китов отмечали на скоплениях сельди, мойвы и макропланктона, составляющих обычный рацион их питания (Aguilar & García-Vernet, 2018). В нагульный период в Северо-Восточной Атлантике откармливается более 11 тыс. сельдяных китов (Leonard & Øien, 2019). По нашей экспертной оценке, в акваторию Баренцева моря ежегодно заходит не более 1 тыс. особей (Клепиковский и др., 2017).

Гренландский кит — эндемик арктических и субарктических морей; это единственный вид среди усатых китов, которого можно встретить в Арктике в течение всего года. Судовые учёты показали низкую встречаемость вида; так, в августе 2010 г. в северо-восточной части Баренцева моря зарегистрирована единственная встреча полярных китов, общим количеством 2 особи (рис. 2). Район архипелага Земля Франца-Иосифа — место наиболее регулярных встреч гренландских китов шпицбергенской популяции вида (Беликов, 1985 ; De Korte & Belikov, 1994), численность которой может составлять, по разным оценкам, от 100 (Boertmann et al., 2015) до более чем 340 особей (Vacquie-Garcia et al., 2017). В 2010 г. во время проведения авиаучётов в заприпайной полынье, расположенной вокруг западной оконечности архипелага Земля Франца-Иосифа, зарегистрировано в общей сложности 20 особей (Гаврило, 2008). Анализируя литературные данные последних лет, можно отметить результаты судовых учётов, проведённых Мурманским морским биологическим институтом в весенне-летние периоды 2016 и 2018 гг., в ходе которых в прикромочной зоне льдов в северо-восточной части Баренцева моря были учтены 11 и 2 полярных кита соответственно (Горяев, 2017, 2019). Появление здесь китов данного вида Ю. И. Горяев связывает с развитием благоприятных ледовых условий в этих районах при общем низком уровне развития ледового покрова в местах их обитания; также он выдвигает гипотезу о возможной зимовке гренландских китов во льдах, прилежащих к архипелагу Новая Земля (Горяев, 2017). Спутниковое мечение, проведённое в мае — июне 2017 г. к западу от архипелага Шпицберген (пролив Фрама), показало, что некоторые полярные киты в летние месяцы мигрируют на зимовку к архипелагу Земля Франца-Иосифа. Зимние месяцы они проводят в непосредственной близости к архипелагу, а с наступлением весны смещаются в южном направлении, доходя до 78° с. ш. (Kovacs et al., 2020).

Малый полосатик — широко распространённый вид; его можно встретить во всех океанах и практически на любой широте, от 70° ю. ш. до 80° с. ш. (Cooke, 2018). По результатам учётов, это наиболее встречаемый в Баренцевом море вид среди усатых китов: на его долю приходится около 22 % от всех встреченных китообразных (табл. 2). Во время проведения учётов китов регистрировали с мая по октябрь, в основном одиночно и практически во всей акватории моря.

В северных районах большинство встреч *B. acutorostrata* было приурочено к местам скопления мойвы и молоди сайки, в южных — к скоплениям сельди, молоди тресковых (*Melanogrammus aeglefinus* и *Gadus morhua*) и прочих рыб, на юго-востоке — к скоплениям сайки, сельди и песчанки *Ammodytes tobianus*. Общая численность малого полосатика, прибывающего для нагула в Баренцево, Норвежское и Северное моря, может составлять, по разным оценкам, от 81 тыс. (Bøthun et al., 2009) до 90 тыс. особей (Solvang et al., 2015); по нашим данным, в акваторию Баренцева моря возможны заходы не более чем 10–13 тыс. полосатиков (Клепиковский и др., 2017).

Кашалота по результатам судовых учётов можно отнести к редким видам (табл. 2) с локальным характером распределения. Основные места встреч этого зубатого кита приходились преимущественно на юго-западные районы моря (северо-восточная акватория района Копытова, южный склон Медвежинской банки) (рис. 2), где на свалах глубин он откармливался головоногими моллюсками и некоторыми видами донных рыб. Стоит отметить, что в последнее время кашалотов всё чаще регистрируют норвежские коллеги в западных районах Баренцева моря в осенний период во время проведения совместных российско-норвежских экосистемных съёмок (Survey Report, 2020). Тем не менее основные кормовые районы вида находятся на свалах глубин в юго-восточной части Норвежского моря, в частности в районе каньона Блейк, неподалёку от Лофотенских островов, где в летне-осенний период откармливаются десятки кашалотов (Rødland & Bjørge, 2015). По данным исследований 2014–2018 гг., проведённых норвежскими коллегами в Норвежском море и прилегающих акваториях, в воды Северо-Восточной Атлантики могут ежегодно прибывать до 6 тыс. кашалотов (Leonard & Øien, 2019).

Высокособый бутылконос в последнее время встречается крайне редко. За весь период исследований (2010–2019) в юго-западной части Баренцева моря отмечено лишь две встречи бутылконоса, общим количеством 10 особей (рис. 2), в то время как с 1990 по 1993 г. зарегистрировано 10 встреч китов (Бойко, 2000). Известен случай обнаружения на береговой линии полуострова Рыбачий в 2012 г. мёртвого кита, впоследствии идентифицированного специалистами Полярного филиала ВНИРО. Основные районы встреч этого вида находятся к западу от 16° в. д., на свалах глубин (западный склон Медвежинской банки, западная акватория района Копытова), где животные иногда вместе с кашалотами откармливаются на скоплениях палтуса и кальмара (по данным с российских промысловых судов). Общая численность этого зубатого кита, прибывающего в Северо-Восточную Атлантику, может составлять около 8 тыс. особей (Leonard & Øien, 2019), однако точное количество бутылконосов, заходящих в Баренцево море, неизвестно.

Косатка — обычный, немногочисленный вид; в период проведения учётов он широко распределялся по акватории Баренцева моря (рис. 2). Китов регистрировали как одиночно, так и группами по 2–6 особей; встречаемость вида по отношению к другим китообразным составила чуть более 1 % (табл. 2). В конце февраля 2019 г. стая косаток из 8 особей была замечена мурманскими рыбаками у побережья Кольского полуострова; нахождение здесь этих животных связано, вероятно, с подходом их излюбленного объекта питания — атлантическо-скандинавской сельди *Clupea harengus*, вслед за которой киты-убийцы совершают ежегодные миграции из Восточной Атлантики. В весенне-летний период подходы косаток в Баренцево море также могут быть связаны с выходом гренландского тюленя *Pagophilus groenlandicus* из Горла Белого моря и с началом его летней миграции. Так, в 2003 г. косатки были зарегистрированы в местах скопления этих животных (Мишин, 2004). Общая численность *O. orca*, прибывающей в моря Северо-Восточной Атлантики, может быть оценена в 15 тыс. особей (Leonard & Øien, 2019).

Нарвал, обитающий в западном секторе Российской Арктики, относится, вероятно, к шпицбергенской популяции вида (Hobbs et al., 2019). Данные по наблюдениям нарвалов в Баренцевом море поступают главным образом из ежегодных мониторинговых рейсов и круизных туров, проводимых Национальным парком «Русская Арктика». Все встречи единороговых в российских

водах приходится на труднодоступные районы архипелага Земля Франца-Иосифа и приурочены к ледовой кромке. Животные иногда заходят в глубоководный пролив Кембридж, в том числе в залив Дежнёва у юго-восточного побережья острова Земля Александры (Тимошенко, 2006). В сентябре 2009 г. дюжина нарвалов была встречена в бухте Топографов на скоплениях сайки (Gavrilo & Ershov, 2010). Отсутствие встреч этих китов во время проведения судовых учётов, а также имеющиеся немногочисленные литературные материалы по их встречаемости позволяют отнести единорогов к крайне редким видам с локальным характером распределения. Численность китов, населяющих районы архипелага Шпицберген, может составлять более 800 особей (Vacquié-Garcia et al., 2017).

Случайные резиденты — преимущественно теплолюбивые, нехарактерные для Баренцева моря виды, редкие заходы которых могут быть обусловлены более глубоким проникновением тёплых Атлантических вод и широким распределением кормовых ресурсов.

Синего кита периодически учитывают норвежские коллеги в районе свала глубин в северной и западной окраинах архипелага Шпицберген в небольшом количестве на скоплениях криля (Survey Report, 2019). Близость расположения районов встреч китов к Баренцеву морю, условные границы которого в северо-западной части находятся у мыса Ли-Смит на острове Северо-Восточная Земля (Шпицберген) (Добровольский и Залогин, 1982), даёт основания высказать предположение о возможных единичных заходах синего кита в северо-западные районы моря.

Атлантический белобокый дельфин, в отличие от беломорского дельфина, предпочитает более тёплые воды Атлантического океана, поэтому в Баренцевом море практически не встречается. Тем не менее, как видно из литературных материалов, случайные заходы белобочего дельфина в западные районы моря всё же возможны (Горяев, 2017 ; Survey Report, 2017).

Обыкновенный дельфин (белобочка) — достаточно массовый вид в Северо-Восточной Атлантике, распространение которого на северо-восток ограничено водами западного побережья Норвегии и 70° с. ш. (Murphy et al., 2013). Между тем изучение видеоматериалов, сделанных поисково-спасательным отрядом МЧС России в Кольском заливе в летний период 2018 г., позволяет говорить о возможных редких заходах белобочки в южные районы Баренцева моря.

Сейвал — наиболее теплолюбивый вид среди усатых китов; он, как правило, придерживается более тёплых Атлантических вод. В первой половине XX в. широко распределялся по акватории Баренцева моря, доходя до Мурманского побережья (Бойко, 2000). В настоящее время из-за низкой численности его практически не регистрируют. Единственная встреча кита за последнее десятилетие зафиксирована в августе 2015 г. норвежскими коллегами во время проведения совместной российско-норвежской экосистемной съёмки (Complete Report, 2016).

Обыкновенная гринда — один из наиболее распространённых видов китообразных в Северо-Восточной Атлантике; основные места встреч приурочены к акваториям Гренландии и Исландии (Pike et al., 2019). Иногда заходит в восточные районы Норвежского моря (Nøttestad et al., 2015), которые, судя по всему, являются границей ареала вида. За последнее десятилетие есть лишь одно упоминание о появлении гринды в Баренцевом море (Complete Report, 2016), заход которой, вероятнее всего, носил случайный характер.

Таким образом, принимая во внимание результаты судовых учётов, а также некоторые литературные сведения, можно говорить о вероятном присутствии в Баренцевом море до 16 видов китообразных из 7 семейств: гладкие киты (Balaenidae), полосатиковые (Balaenopteridae), дельфиновые (Delphinidae), нарваловые (Monodontidae), морские свиньи (Phocoenidae), кашалотовые (Physeteridae) и клюворыловые (Hyperoodontidae).

Современный состав китообразных и некоторые особенности пребывания усатых и зубатых китов в акватории Баренцева моря представлены в табл. 3.

Таблица 3. Фауна китообразных и некоторые особенности их пребывания в акватории Баренцева моря (по данным судовых учётов Полярного филиала ВНИРО и по литературным материалам 2010–2019 гг.)

Table 3. Cetacean fauna composition and some peculiarities of their residence in the Barents Sea (based on the vessel surveys of the Polar branch of VNIRO and literature sources of 2010–2019)

Вид	Статус вида / степень встречаемости / характер распределения	Наиболее вероятные районы встреч
Зубатые киты (Odontoceti)		
Беломордый дельфин	ПО / фоновый / широко распространённый	Повсеместно
Атлантический белобочий дельфин	СЗ	Западные районы
Морская свинья	ПО / фоновый / локальное распределение	Прибрежные районы Кольского полуострова, южные районы
Обыкновенный дельфин	СЗ	Юго-западные районы
Косатка	СМ / обычный / широко распространённый	Повсеместно, до ледовой кромки
Белуха	ПО / обычный / локальное распределение	Прибрежные районы Кольского полуострова (юг, юго-восток)
Нарвал	СМ / крайне редкий / локальное распределение	Архипелаг Земля Франца-Иосифа (ледовая кромка)
Кашалот	СМ / редкий / локальное распределение	Юго-западный район (свал глубин), остров Медвежий
Высокочелюстной бутылконос	СМ / крайне редкий / локальное распределение	Юго-западный район (свал глубин), остров Медвежий
Обыкновенная гринда	СЗ	Западные районы
Усатые киты (Mysticeti)		
Финвал	СМ / фоновый / широко распространённый	Повсеместно
Горбач	СМ / фоновый / широко распространённый	Повсеместно
Синий кит	СЗ	Северо-западный район, остров Северо-Восточная Земля
Малый полосатик	СМ / фоновый / широко распространённый	Повсеместно
Гренландский кит	СМ / редкий / локальное распределение	Северо-восточный район: архипелаг Земля Франца-Иосифа, архипелаг Новая Земля (ледовая кромка)
Сейвал	СЗ	Западные районы

Примечание. Вид по характеру пребывания: ПО — постоянный обитатель; СМ — сезонным мигрант; СЗ — случайные заходы, постоянно не обитает ни в один из сезонов (нетипичный для акватории Баренцева моря вид). Вид по степени встречаемости: фоновый — регулярно встречается во время проведения исследований; обычный — регистрируется периодически, с частотой встречаемости 1–5 %; редкий — отмечается нерегулярно, частота встречаемости варьирует от 0,2 до 0,9 %; крайне редкий — единичные наблюдения, частота встречаемости < 0,2 %.

Note. Species by the type of residence: ПО – permanent resident; СМ – seasonal migrant; СЗ – occasional visitor, cetacean species, which does not inhabit the Barents Sea permanently in any season (is not typical for this water area). Species by the frequency of occurrence: фоновый – is regularly observed during vessel surveys; обычный – is registered periodically, with the frequency of occurrence of 1–5 %; редкий – is recorded sometimes in the Barents Sea, with the frequency of occurrence of 0.2–0.9 %; крайне редкий – single observations, with the frequency of occurrence less than 0.2 %.

Фауна китообразных Баренцева моря с начала XX в. претерпевала изменения как в видовом составе, варьируя от 14 до 18 видов, так и в численности популяций. Наименьшее биоразнообразие китообразных приходится на начало прошлого столетия (Томилин, 1975), однако в этот период не было никакой информации о регистрации обыкновенного дельфина и гринды, заходы которых в юго-западные районы моря всё же возможны, на что указывают и К. М. Ковач с соавторами (Kovacs et al., 2009); в то же время в предложенной норвежскими коллегами фауне отсутствует сейвал. Стоит отметить, что за весь период проведения учётов (2010–2019) ни гринда, ни сейвал нами зарегистрированы не были, но, принимая во внимание некоторые литературные данные, можно допустить вероятность редких заходов этих видов в западные районы моря. Наибольшее видовое разнообразие китообразных приходится на середину XX в. (Атлас, 1980): в то время в акватории Баренцева моря обитали северный гладкий кит, синий кит и афалина, которые в настоящее время здесь не встречаются. Кроме того, некоторым видам морских млекопитающих, в частности гренландскому киту, сейвалу, гринде и нарвалу, было свойственно широкое распределение по акватории моря, а наиболее массовый и часто встречаемый в настоящее время вид, беломордый дельфин, характеризовался весьма ограниченным распределением. В последующем присутствие некоторых теплолюбивых видов (афалина, гринда, сейвал) в акватории Баренцева моря нашло подтверждение в работах В. Н. Светочева с соавторами (2003) и В. Л. Мишина (2004), в которых есть упоминания и о встречах синего кита. Наиболее современные сведения по китообразным Баренцева моря содержатся в атласе морских млекопитающих Российской Арктики и Дальнего Востока (2017), описывающем для Баренцева моря 16 видов; полученные нами данные хорошо коррелируют с его материалами.

Мы предполагаем, что в настоящее время в Баренцево море возможны заходы до 16 видов усатых и зубатых китов. Необходимо отметить, что к характерным для рассматриваемого района видам можно отнести только 11 — кроме атлантического белобочкого дельфина, белобочки, гринды и сейвала (это более теплолюбивые виды, ареал которых в настоящее время ограничен восточными районами Норвежского моря), а также синего кита (места его встреч в высоких широтах приурочены к водам Северного Ледовитого океана). Как показали многолетние исследования, наибольшая встречаемость морских млекопитающих регистрируется, как правило, в весенне-летний период, когда в Баренцевом море складываются максимально благоприятные гидрологические условия и наблюдается широкое распределение их кормовых объектов.

Таким образом, сравнивая ретроспективные материалы с данными современных исследований, можно проследить изменения в ареалах некоторых видов китообразных. Эти изменения могут быть обусловлены сокращением численности популяций усатых и зубатых китов вследствие китобойного промысла, активно проводившегося с 1910 по 1972 г., на что указывают и литературные материалы (Михалёв, 2009). Только по официальным данным, в водах северной части Атлантического океана за этот период было добыто более 220 тыс. китов и дельфинов, в числе которых сейвалы, синие киты, гринды и другие виды (Ивашин и др., 1972). Вторая причина происходящих изменений в ареалах морских млекопитающих связана, вероятно, с климатическими факторами, которые во многом определяют особенности не только сезонного, но и многолетнего распределения китообразных, а также их миграций. Исследования, проведённые австралийскими учёными с использованием климато-экологической модели MICE (Model of Intermediate Complexity for Ecosystem assessments, Модель промежуточной сложности для оценивания экосистемы), показали существенное снижение к концу XXI в. численности синих китов, финвалов и южных гладких китов тихоокеанской популяции, а также финвалов и горбатых китов, обитающих в южных водах Атлантики и в Индийском океане (Tulloch et al., 2019). Прогнозируемое сокращение численности усатых китов авторы статьи связывают со снижением биомассы одного из основных объектов их питания — криля *Euphausia superba* — вследствие

глобального потепления. Последующая прогрессирующая межвидовая конкуренция среди усатых китов за кормовые ресурсы может привести к изменению путей миграции китообразных и к смене их спектра питания.

Известно, что колебания температуры воды в Арктике, происходящие с некоторой периодичностью (Шерстюков, 2016), а также изменения в гидрологическом режиме Баренцева моря оказывают непосредственное влияние не только на распределение кормовых ресурсов китообразных, но и на их количественный и качественный состав (Бойцов и др., 2005; Бочков, 2005; Prokorchuk & Trofimov, 2019). Появление в Баренцевом море теплолюбивых видов морских млекопитающих, несвойственных рассматриваемому району, можно объяснить формированием в определённый период времени более подходящих для их пребывания океанографических условий и широким распределением кормовых ресурсов.

Как мы видим, состав фауны китообразных Баренцева моря со временем может варьировать. Ежегодные судовые исследования морских млекопитающих, проводимые Полярным филиалом ВНИРО в Баренцевом море и покрывающие изучением большую его часть, позволяют не только отслеживать состояние популяций китообразных, важнейшего звена в экосистеме морей и океанов, но и прогнозировать тенденции их развития, что является крайне важной задачей в условиях происходящих климатических изменений и активного освоения углеводородов в Мировом океане.

Выводы:

1. Фауна китообразных Баренцева моря за последнее столетие изменялась, насчитывая от 14 до 18 видов. Судовые исследования, проведённые в 2010–2019 гг., и анализ литературных материалов выявили присутствие в акватории моря 16 видов усатых и зубатых китов из 7 семейств, из которых только 11 можно отнести к характерным для рассматриваемой акватории. Произошедшие изменения в количественном и видовом составе усатых и зубатых китов связаны, вероятно, как с китобойным промыслом, активно проводившимся в 1910–1972 гг., так и с периодически меняющимися океанографическими условиями Баренцева моря, которые оказывают непосредственное влияние на распределение кормовых ресурсов китообразных.
2. Изучено распределение китообразных и определены наиболее вероятные районы встреч усатых и зубатых китов. В соответствии со степенью встречаемости все китообразные разделены на четыре группы: фоновые, обычные, редкие и крайне редкие виды.
3. Оценена численность большинства видов китообразных, определён статус пребывающих в Баренцевом море усатых и зубатых китов и выяснено, что беломордый дельфин, белуха и морская свинья присутствуют в акватории Баренцева моря круглый год.
4. Наиболее встречаемым и массовым видом определён беломордый дельфин: на его долю приходится 82 % от общего количества учтённых зверей и 49 % от всех встреченных китообразных.

Работа выполнена в рамках государственного задания Федерального агентства по рыболовству по темам «Осуществление государственного мониторинга водных биологических ресурсов во внутренних водах, в территориальном море РФ, на континентальном шельфе РФ и в исключительной экономической зоне РФ, в Азовском и Каспийском морях» и «Осуществление ресурсных исследований водных биологических ресурсов в районах Мирового океана, расположенных за пределами зоны российской юрисдикции в области рыболовства и сохранения водных биоресурсов, в том числе разработка планов ресурсных исследований» (№ 076-00005-20-02).

Благодарность. Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам Полярного филиала ВНИРО Н. Н. Лукину и Р. Н. Клепиковскому за любезно предоставленные материалы, полученные в ходе проведения судовых учётов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Атлас морских млекопитающих СССР / под ред. В. А. Земского. Москва : ВНИРО, 1980. 183 с. [*Atlas morskikh mlekopitayushchikh SSSR* / V. A. Zemskoi (Ed.). Moscow : VNIRO, 1980, 183 p. (in Russ.)]
2. Беликов С. Е. Гренландский кит: надежды на восстановление вида // *Природа*. 1985. № 11. С. 116–117. [Belikov S. E. Grenlandskii kit: nadezhdy na vosstanovlenie vida. *Priroda*, 1985, no. 11, pp. 116–117. (in Russ.)]
3. Бойко Н. С. Видовое разнообразие и численность млекопитающих (*Mammalia* L., 1758) на территории и акватории Кандалакшского заповедника // *Рациональное использование прибрежной зоны северных морей* : материалы докл. IV–V междунар. семинаров. Санкт-Петербург : РГГМУ, 2000. С. 70–93. [Boiko N. S. Vidovoe raznoobrazie i chislennost' mlekopitayushchikh (*Mammalia* L., 1758) na territorii i akvatorii Kandalakshskogo zapovednika. In: *Ratsional'noe ispol'zovanie pribrezhnoi zony severnykh morei* : materialy dokl. IV–V mezhdunar. seminarov. Saint Petersburg : RGGMU, 2000, pp. 70–93. (in Russ.)]
4. Бойцов В. Д., Несветова Г. И., Ожигин В. К., Титов О. В. Разрез «Кольский меридиан» и промыслово-океанографические исследования Баренцева моря // *100 лет океанографических наблюдений на разрезе «Кольский меридиан» в Баренцевом море* : сб. докл. Междунар. симп. Мурманск : Изд-во ПИНРО, 2005. С. 32–45. [Boitsov V. D., Nesvetova G. I., Ozhigin V. K., Titov O. V. Razrez “Kol'skii meridian” i promyslovo-okeanograficheskie issledovaniya Barentseva morya. In: *100 let okeanograficheskikh nablyudenii na razreze “Kol'skii meridian” v Barentsevom more* : sb. dokl. Mezhdunar. simp. Murmansk : Izd-vo PINRO, 2005, pp. 32–45. (in Russ.)]
5. Бочков Ю. А. Крупномасштабные колебания температуры воды на разрезе «Кольский меридиан» и их прогнозирование // *100 лет океанографических наблюдений на разрезе «Кольский меридиан» в Баренцевом море* : сб. докл. Междунар. симп. Мурманск : Изд-во ПИНРО, 2005. С. 47–65. [Bochkov Yu. A. Krupnomasshtabnye kolebaniya temperatury vody na razreze “Kol'skii meridian” i ikh prognozirovaniye. In: *100 let okeanograficheskikh nablyudenii na razreze “Kol'skii meridian” v Barentsevom more* : sb. dokl. Mezhdunar. simp. Murmansk : Izd-vo PINRO, 2005, pp. 47–65. (in Russ.)]
6. Гаврило М. В. Птицы и млекопитающие архипелага Земля Франца-Иосифа и о. Виктория в контексте туристического освоения района // *Русская Арктика (сборник статей о Земле Франца-Иосифа)* : [материалы конф., Архангельск, октябрь 2004 г.]. Архангельск : [б. и.], 2008. С. 18–25. [Gavrilo M. V. Birds and mammals of the Franz-Josef Land archipelago and Victoria Island in the context of tourist exploration of the Arctic. In: *Russkaya Arktika (sbornik statei o Zemle Frantsa-Iosifa)* : [materialy konf., Arkhangelsk, Oct. 2004]. Arkhangelsk : [s. n.], 2008, pp. 18–25. (in Russ.)]
7. Горяев Ю. И. Распределение морских млекопитающих в Баренцевом море в апреле – мае 2016 г. // *Труды Кольского научного центра РАН*. 2017. Т. 8, № 2–4. С. 88–95. [Goryaev Yu. I. Distribution of marine mammals in the Barents Sea in April and May 2016. *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2017, vol. 8, no. 2–4, pp. 88–95. (in Russ.)]
8. Горяев Ю. И. Распределение морских млекопитающих в Баренцевом море в апреле – мае 2018 г. // *Труды Кольского научного центра РАН*. 2019. Т. 10, № 3–6. С. 95–104. [Goryaev Yu. I. Distribution of marine mammals in the Barents Sea in April and May 2018. *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2019, vol. 10, no. 3–6, pp. 94–104. (in Russ.)]
9. Добровольский А. Д., Залогин Б. С. *Моря СССР*. Москва : Изд-во МГУ, 1982. 192 с. [Dobrovolskii A. D., Zalogin B. S. *Morya SSSR*. Moscow : Izd-vo MGU, 1982, 192 p. (in Russ.)]
10. Зырянов С. В. Сбор и первичная обработка биологической информации по морским млекопитающим // *Изучение экосистем рыбохозяйственных водоёмов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. Вып. 1. Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в морях Европейского Севера и Северной Атлантики*. 2-е изд., испр. и доп. Москва : Изд-во ВНИРО, 2004.

- С. 93–96. [Zyryanov S. V. Sbor i pervichnaya obrabotka biologicheskoi informatsii po morskim mlekopitayushchim. In: *Izuchenie ekosistem rybnokhozyaistvennykh vodoemov, sbor i obrabotka dannykh o vodnykh biologicheskikh resursakh, tekhnika i tekhnologiya ikh dobychi i pererabotki. Iss. 1. Instruksii i metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke biologicheskoi informatsii v moryakh Evropeiskogo Severa i Severnoi Atlantiki.* 2nd ed., rev. and upd. Moscow : Izd-vo VNIRO, 2004, pp. 93–96. (in Russ.)]
11. Ивашин М. В., Попов Л. А., Цапко А. С. *Морские млекопитающие : (справочник).* Москва : Пищевая промышленность, 1972. 304 с. [Ivashin M. V., Popov L. A., Tsapko A. S. *Morskie mlekopitayushchie : (spravochnik).* Moscow : Pishchevaya promyshlennost', 1972, 304 p. (in Russ.)]
 12. Клейнберг С. Е., Яблоков А. В., Белькович В. М., Тарасевич М. Н. *Белуха. Опыт монографического исследования вида.* Москва : Наука, 1964. 455 с. [Kleinenberg S. E., Yablokov A. V., Bel'kovich V. M., Tarasevich M. N. *Belukha. Opyt monograficheskogo issledovaniya vida.* Moscow : Nauka, 1964, 455 p. (in Russ.)]
 13. Клепиковский Р. Н., Лукин Н. Н., Мишин Т. В. Судовые исследования морских млекопитающих, проводимые ПИНРО в открытой части Баренцева моря // *Труды ВНИРО.* 2017. Т. 168: Морские млекопитающие. 125 с. [Klepikovskiy R. N., Lukin N. N., Mishin T. V. Marine mammal ships research by PINRO carried out in the Barents Sea open part. *Trudy VNIRO*, 2017, vol. 168: Marine mammals, 125 p. (in Russ.)]
 14. Лукин Л. Р., Огнетов Г. Н. *Морские млекопитающие Российской Арктики: эколого-фаунистический анализ.* Екатеринбург : ИЭПС УрО РАН, 2009. 204 с. [Lukin L. R., Ogetov G. N. *Morskie mlekopitayushchie Rossiiskoi Arktiki: ekologo-faunisticheskii analiz.* Ekaterinburg : IEPS UrO RAN, 2009, 204 p. (in Russ.)]
 15. Матишов Г. Г., Огнетов Г. Н. *Белуха Delphinapterus leucas арктических морей России: биология, экология, охрана и использование ресурсов.* Апатиты : Кол. науч. центр Рос. акад. наук, 2006. 295 с. [Matishov G. G., Ogetov G. N. *White Whale Delphinapterus leucas of the Russia Arctic Seas.* Apatity : Kol. nauch. tsentr Ros. akad. nauk, 2006, 295 p. (in Russ.)]
 16. Михалёв Ю. А. Краткий исторический обзор промысла китов // *Украинский антарктический журнал.* 2009. № 8. С. 217–227. [Mikhalev Yu. A. *Kratkii istoricheskii obzor promysla kitov.* *Ukrainskii antarkticheskii zhurnal*, 2009, no. 8, pp. 217–227. (in Russ.)]
 17. Мишин В. Л. Современное состояние и тенденции развития популяций морских млекопитающих Баренцева моря // *Природопользование в Евро-Арктическом регионе: опыт XX века и перспективы.* Апатиты : Кол. науч. центр Рос. акад. наук, 2004. С. 53–63. [Mishin V. L. *Sovremennoe sostoyanie i tendentsii razvitiya populyatsii morskikh mlekopitayushchikh Barentseva morya.* In: *Prirodopol'zovanie v Evro-Arkticheskom regione: opyt XX veka i perspektivy.* Apatity : Kol. nauch. tsentr Ros. akad. nauk, 2004, pp. 53–63. (in Russ.)]
 18. *Млекопитающие Советского Союза.* В 3 томах / под ред. В. Г. Гептнера, Н. П. Наумова. Москва : Высшая школа, 1961–1976. Т. 2, ч. 3: Ластоногие и зубатые киты / под ред. В. Г. Гептнера. 1976. 718 с. [*Mlekopitayushchie Sovetskogo Soyuza.* In 3 vols. / V. G. Geptner, N. P. Naumov (Eds). Moscow : Vysshaya shkola, 1961–1976. Vol. 2, pt. 3: Lastonogie i zubatye kity / V. G. Geptner (Ed.). 1976, 718 p. (in Russ.)]
 19. *Морские млекопитающие Российской Арктики и Дальнего Востока : атлас.* Москва : Арктический научный центр, 2017. 311 с. [*Morskie mlekopitayushchie Rossiiskoi Arktiki i Dal'nego Vostoka : atlas.* Moscow : Arkticheskii nauchnyi tsentr, 2017, 311 p. (in Russ.)]
 20. Светочев В. Н., Прищемихин В. Ф., Светочева О. Н., Бондарев В. А. *Наставление для полевого определения китообразных и ластоногих в Северо-Восточной Атлантике и прилегающих прибрежных водах.* Архангельск : Изд-во Архангельского гос. техн. ун-та, 2003. 56 с. [Svetochev V. N., Prishchemikhin V. F., Svetocheva O. N., Bondarev V. A. *Nastavlenie dlya polevogo opredeleniya kitoobraznykh i lastonogikh v Severo-Vostochnoi Atlantike i priliegayushchikh pribrezhnykh vodakh.* Arkhangelsk : Izd-vo Arkhangel'skogo gos. tekhn. un-ta, 2003, 56 p. (in Russ.)]
 21. Тимошенко Ю. К. Млекопитающие архипелага Земля Франца-Иосифа // *Земля Франца-Иосифа : [сборник статей] / Территориальный*

- фонд информации по природным ресурсам и охране окружающей среды МПР России по Архангельской области. Архангельск : [б. и.], 2006. С. 112–117. [Timoshenko Yu. K. Mlekopitayushchie arhipelaga Zemlya Frantsa-Iosifa. In: *Zemlya Frantsa-Iosifa* : [sbornik statei] / Territorial'nyi fond informatsii po prirodnym resursam i okhrane okruzhayushchei sredy MPR Rossii po Arkhangel'skoi oblasti. Arkhangel'sk : [s. n.], 2006, pp. 112–117. (in Russ.)]
22. Томилин А. Г. *Китообразные* / отв. ред. В. Г. Гептнер. Москва : Акад. наук СССР, 1957. 756 с. (Звери СССР и прилежащих стран ; т. 9). [Tomilin A. G. *Kitoobraznye* / V. G. Geptner (Ed.). Moscow : AN SSSR, 1957, 756 p. (Zveri SSSR i prilzhashchikh stran ; vol. 9). (in Russ.)]
 23. Шерстюков Б. Г. Климатические условия Арктики и новые подходы к прогнозу изменения климата // *Арктика и Север*. 2016. № 24. С. 39–67. [Sherstyukov B. G. The climatic conditions of the Arctic and new approaches to the forecast of the climate change. *Arktika i Sever*, 2016, no. 24, pp. 39–67. (in Russ.)]
 24. Aguilar A., García-Vernet R. Fin Whale: *Balaenoptera physalus*. In: *Encyclopedia of Marine Mammals*. 3rd edition / B. Würsig, J. G. M. Thewissen, M. Kit Kovacs (Eds). San Diego ; New York : Academic Press, 2018, pp. 368–371. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804327-1.00128-X>
 25. Bøthun G., Skaug H. J., Øien N. I. Abundance of minke whales in the Northeast Atlantic based on survey data collected over the period 2002–2007 : [Report for International Whaling Commission on Scientific Committee], 2009. (Paper SC/61/RMP2).
 26. Boertmann D., Kyhn L. A., Witting L., Heide-Jørgensen M. P. A hidden getaway for bowhead whales in the Greenland Sea. *Polar Biology*, 2015, no. 38, iss. 8, pp. 1315–1319. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1695-y>
 27. Cooke J. G. *Balaenoptera acutorostrata*. In: *The IUCN Red List of Threatened Species 2018*: e.T2474A50348265 : [site]. 2018. URL: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T2474A50348265.en> (accessed on: 19.10.2020).
 28. De Korte J., Belikov S. E. Observations of Greenland whales (*Balaena mysticetus*), Frantz-Josef Land. *Polar Record*, 1994, no. 30, iss. 173, pp. 135–136. <https://doi.org/10.1017/S0032247400021367>
 29. Gavrilov M. V., Ershov R. V. Notes on Cetaceans of the Franz-Josef Land – Victoria region. In: *Marine Mammals of the Holarctic* : collection of scientific papers after the sixth International conf., Kaliningrad, 10–15 October, 2010. Kaliningrad : Kapros, 2010, pp. 120–125.
 30. Hobbs R. C., Reeves R. R., Prewitt J. S., Desportes G., Breton-Honeyman K., Christensen T., Citta J. J., Ferguson S. H., Frost K. J., Garde E., Gavrilov M., Ghazal M., Glazov D. M., Gosselin J.-F., Hammill M., Hansen R. G., Harwood L., Heide-Jørgensen M. P., Inglan-gasuk G., Kovacs K. M., Krasnova V. V., Kuznetsova D. M., Lee D. S., Lesage V., Litovka D. I., Lorenzen E. D., Lowry L. F., Lydersen C., Matthews C. J. D., Meschersky I. G., Mosnier A., O'Corry-Crowe G. M., Postma L., Quakenbush L. T., Shpak O. V., Skovrind M., Suydam R. S., Watt C. A. Global review of the conservation status of monodontid stocks. *Marine Fisheries Review*, 2019, vol. 81, iss. 3–4, pp. 1–53.
 35. *Joint Norwegian – Russian Ecosystem Survey in the Barents Sea and Adjacent Waters, August – October 2015 : Survey Report* / D. Prozorkevich, K. Sunnanå (Eds). Bergen : Institute of Marine Research, 2016, 148 p. (IMR/PINRO Joint Report Series ; no. 1).
 32. *Joint Norwegian – Russian Ecosystem Survey in the Barents Sea and Adjacent Waters, August – October 2016 : Survey Report* / D. Prozorkevich, K. Sunnanå (Eds). Bergen : Institute of Marine Research, 2017, 104 p. (IMR/PINRO Joint Report Series ; no. 2).
 33. *Joint Norwegian – Russian Ecosystem Survey in the Barents Sea and Adjacent Waters, August – October 2018 : Survey Report* / D. Prozorkevich, G. I. van der Meeren (Eds). Bergen : Institute of Marine Research, 2019, 100 p. (IMR/PINRO Joint Report Series ; no. 2).
 34. *Joint Norwegian – Russian Ecosystem Survey in the Barents Sea and Adjacent Waters, August – October 2019 : Survey Report* / D. Prozorkevich, G. I. van der Meeren (Eds). Bergen : Institute of Marine Research, 2020, 93 p. (IMR/PINRO Joint Report Series : no. 1).
 35. *Joint Norwegian – Russian Environmental Status 2013 : Report on the Barents Sea Ecosystem. Part II – Complete Report* / M. M. McBride,

- J. R. Hansen, O. Korneev, O. Titov (Eds). Bergen : Institute of Marine Research, 2016, 359 p. (IMR/PINRO Joint Report Series ; no. 2).
36. Kovacs K. M., Haug T., Lydersen C. Marine mammals of the Barents Sea. In: *Ecosystem Barents Sea* / E. Sakshaug, G. Johnsen, K. Kovacs (Eds). Trondheim, Norway : Tapir Academic Press, 2009, pp. 453–496.
37. Kovacs K. M., Lydersen C., Vacquière-Garcia J., Shpak O., Glazov D., Heide-Jørgensen M. P. The endangered Spitsbergen bowhead whales' secrets revealed after hundreds of years in hiding. *Biology Letters*, 2020, vol. 16, iss. 6, art. ID: 20200148. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2020.0148>
38. Leonard D. M., Øien N. I. Estimated abundances of cetacean species in the Northeast Atlantic from Norwegian shipboard surveys conducted in 2014–2018. In: *Sightings Surveys in the North Atlantic: 30 Years of Counting Whales* / G. Desportes, R. Guldborg Hansen, D. Pike (Eds). Tromsø : The North Atlantic Marine Mammal Commission, 2019, pp. 1–19. (NAMMCO Scientific Publications ; vol. 11). <https://doi.org/10.7557/3.4694>
39. Lowry L., Reeves R., Laidre K. *Delphinapterus leucas* // The International Union for Conservation of Nature's Red List of Threatened Species : [site]. 2017. e.T6335A50352346. URL: <https://www.iucnredlist.org/species/6335/50352346> (accessed on: 19.10.2020). <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T6335A50352346.en>
40. Lydersen C., Vacquière-Garcia J., Heide-Jørgensen M. P., Øien N., Guinet C., Kovacs K. M. Autumn movements of fin whales (*Balaenoptera physalus*) from Svalbard, Norway, revealed by satellite tracking. *Scientific Reports*, 2020, vol. 10, art. no. 16966. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73996-z>
41. Murphy S., Pinn E. H., Jepson P. D. The short-beaked common dolphin (*Delphinus delphis*) in the north-east Atlantic: Distribution, ecology, management and conservation status. In: *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review* / R. N. Hughes, D. J. Hughes, I. P. Smith (Eds). Boca Raton, FL, USA : CRC Press, 2013, vol. 51, pp. 193–280.
42. *North Atlantic Marine Mammal Commission (NAMMCO)* : Report of the NAMMCO global review of monodontids, 13–16 March, 2017. Hillerød, Denmark, 2018.
43. Nøttestad L., Krafft B. A., Anthonypillai V., Bernasconi M., Langård L., Mørk H. L., Fernö A. Recent changes in distribution and relative abundance of cetaceans in the Norwegian Sea and their relationship with potential prey. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2015, vol. 2, art. no. 83 (11 p.). <https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00083>
44. Øien N., Biuw M. Whale tracking. Follow humpback whales on their migration live here. In: *Institute of Marine Research* : [site]. Bergen, Norway, 2018. URL: <https://www.hi.no/en/hi/forskning/research-data-1/whale-tracking> (accessed on: 19.10.2020).
45. Øien N. A note on *Lagenorhynchus* species in Norwegian waters. In: *Working Paper to ICES Study Group on Seals and Small Cetaceans in European Seas*, Cambridge, 31 March – 2 April, 1993. Cambridge, 1993, 9 p.
46. Pike D. G., Gunnlaugsson T., Desportes G., Mikkelsen B., Vikingsson G. A., Bloch D. Estimates of the relative abundance of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) in the Northeast Atlantic from 1987 to 2015 indicate no long-term trends. In: *Sightings Surveys in the North Atlantic: 30 Years of Counting Whales* / G. Desportes, R. Guldborg Hansen, D. Pike (Eds). Tromsø : The North Atlantic Marine Mammal Commission, 2019, pp. 1–15. (NAMMCO Scientific Publications ; vol. 11). <https://doi.org/10.7557/3.4643>
47. Prokopchuk I. P., Trofimov A. G. Interannual dynamics of zooplankton in the Kola Section of the Barents Sea during the recent warming period. *ICES Journal of Marine Science*, 2019, no. 76, iss. Supplement_1, pp. i10–i23. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz206>
48. Rødland E. S., Bjørge A. Residency and abundance of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in the Bleik Canyon, Norway. *Marine Biology Research*, 2015, vol. 11, iss. 9, pp. 974–982. <https://doi.org/10.1080/17451000.2015.1031800>
49. Solvang H. K., Skaug H. J., Øien N. *Abundance Estimates of Common Minke Whales in the North-east Atlantic Based on Survey Data Collected Over the Period 2008–2013*. San Diego, CA, USA : IWC Scientific Committee, 2015, 11 p. (SC/66a/RMP/8).
50. Tulloch V. J. D., Plagányi É. E., Brown C., Richardson A. J., Matear R. Future recovery of baleen whales is imperiled

- by climate change. *Global Change Biology*, 2019, vol. 25, iss. 4, pp. 1263–1281. <https://doi.org/10.1111/gcb.14573>
51. Vacqu e-Garcia J., Lydersen C., Marques T. A., Aars J., Ahonen H., Skern-Mauritzen M.,  ien N., Kovacs K. M. Late summer distribution and abundance of ice-associated whales in the Norwegian High Arctic. *Endangered Species Research*, 2017, no. 32, pp. 59–70. <https://doi.org/10.3354/esr00791>

**CETACEANS OF THE BARENTS SEA:
FAUNA AND POPULATION STATUS
AT THE BEGINNING OF THE XXI CENTURY**

T. V. Mishin

Polar branch of the FSBSI “Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography”
(PINRO named after N. M. Knipovich), Murmansk, Russian Federation
E-mail: mishin.tv@gmail.com

The Polar branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO) carries out annually comprehensive surveys in the Barents Sea. This allows obtaining relevant data on distribution and occurrence of marine mammals, in particular cetaceans – the key link in the World Ocean ecosystem. In recent years, marine mammals monitoring has become increasingly important due to climate change and temperature rise in seas and oceans, that can result in habitat displacement and even possible extinction of certain species. This article summarizes the results of the vessel surveys of cetaceans carried out by the Polar branch of VNIRO in the Barents Sea in 2010–2019, as well as provides retrospective data on baleen whales (Mysticeti) and toothed whales (Odontoceti). Based on vessel survey material and taking into account data from literature sources, the current composition of the Barents Sea cetacean fauna is presented; at the beginning of the XXI century, it may include up to 16 species of 7 families. The analysis of vessel survey data made it possible to determine the status of marine mammals of this water area and to identify the frequency of their occurrence. The article presents population abundance for most species of baleen and toothed whales and shows the most likely spots of cetacean occurrence. According to the data obtained, white-beaked dolphin *Lagenorhynchus albirostris* is the most abundant, frequently sighted, and a year-round species: it accounts for more than 80 % of the total number of surveyed animals and about 50 % of all sighted cetaceans. Beluga whale *Delphinapterus leucas* and harbor porpoise *Phocoena phocoena* are also classified as permanent residents of the water area, and their localization is mainly confined to the Kola Peninsula coastal zone. May to October, the Barents Sea is regularly visited by species arriving from other Atlantic Ocean areas for feeding: minke whale *Balaenoptera acutorostrata*, fin whale *Balaenoptera physalus*, and humpback whale *Megaptera novaeangliae*. Narwhal *Monodon monoceros* and northern bottlenose whale *Hyperoodon ampullatus* are rarely sighted in the Russian Arctic western area.

Keywords: marine mammals, cetaceans, Cetacea, vessel surveys, distribution, occurrence, abundance, Barents Sea



УДК [551.35:546.798.22](262.5.04)

ИЗМЕНЕНИЕ СЕДИМЕНТАЦИОННЫХ ПОТОКОВ ПЛУТОНИЯ В ДОННЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ БУХТЫ СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ В ПЕРИОД ДО И ПОСЛЕ АВАРИИ НА ЧАЭС

© 2021 г. А. А. Параскив, Н. Н. Терещенко,
В. Ю. Проскурнин, О. Д. Чужикова-Проскурнина

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: paraskiv@ibss-ras.ru

Поступила в редакцию 20.09.2020; после доработки 01.10.2020;
принята к публикации 04.06.2021; опубликована онлайн 16.06.2021.

Бухта Севастопольская, расположенная в северной акватории Чёрного моря, подвергалась радиоактивному загрязнению техногенными радионуклидами, включая $^{238,239+240}\text{Pu}$, и испытывала другие виды техногенной нагрузки. Одним из них явилось строительство заградительных моллов на входе в бухту в 1975–1986 гг., которое привело к изменению её гидрологического режима. Целью данной работы было оценить изменение седиментационных потоков ^{238}Pu и $^{239+240}\text{Pu}$ в донные отложения устьевой части бухты Севастопольская в период до и после аварии на Чернобыльской АЭС (1962–1986 и 1986–2013 соответственно). Плутоний в осадках определяли радиохимическим методом, с последующим измерением активности радионуклидов на альфа-спектрометре. Скорость осадконакопления определяли с помощью геохронологической датировки слоёв осадка по изменению отношения активностей $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ в керне донных отложений. Затем рассчитывали скорость седиментации осадочного вещества в донные отложения. Установлено, что в период после 1986 г. среднегодовая скорость осадконакопления и скорость седиментации осадочного вещества в устье бухты увеличились на 63 и 70 % соответственно. Оценка седиментационных потоков $^{238,239+240}\text{Pu}$ за два исследуемых периода показала, что поток ^{238}Pu в донные отложения увеличился после 1986 г. на 150 %, а поток $^{239+240}\text{Pu}$ — на 49 %. Повышенная процентная доля ^{238}Pu в седиментационном потоке плутония после 1986 г. указывает на чернобыльское происхождение плутония в слоях донных отложений выше 11 см. Суммарный эффект увеличения седиментационных потоков $^{238,239+240}\text{Pu}$ в устье бухты в постчернобыльский период обусловлен ростом интенсивности радиоактивных выпадений после аварии на ЧАЭС и влиянием гидротехнических сооружений на режим седиментационных процессов в акватории (увеличением скорости седиментации осадочного вещества).

Ключевые слова: плутоний, Чёрное море, бухта Севастопольская, седиментационные потоки, донные отложения, авария на ЧАЭС

В радиозоологических исследованиях Мирового океана в последние десятилетия преобладает региональная направленность: они ориентированы на изучение конкретных районов, оказавшихся в зоне поступления техногенных радионуклидов. Одним из них является Черноморский регион (Еремеев и др., 2004 ; Радиозоологический отклик, 2008 ; Трапезников и др., 2018 ; Lukšienė et al., 2014 ; Tereshchenko et al., 2018 ; Zheng et al., 2008).

Чёрное море представляет собой замкнутый водоём с узкими проливами и ограниченным водообменом с Мировым океаном (Иванов и Белокопытов, 2011). В водосборном бассейне моря находятся 54 ядерных объекта, являющихся потенциальными источниками поступления искусственных радионуклидов (Gulin et al., 2019). Прибрежные акватории Чёрного моря, представленные закрытыми и полузакрытыми бухтами, — естественные депо для радионуклидов, ограничивающие их дальнейший перенос (Терешенко и др., 2012).

В черте г. Севастополя самой большой и широко используемой является бухта Севастопольская. Она относится к акваториям повышенного экологического риска, который обусловлен рядом факторов: сбросами значительного количества сточных вод, техногенной деятельностью, стоком реки Чёрная, а также ограничением водообмена бухты с открытой частью моря в результате строительства защитных молов (Егоров и др., 2018a ; Овсяный и др., 2001).

К числу техногенных радиоактивных изотопов, поступивших в Чёрное море, относятся альфа-излучающие изотопы плутония $^{238,239,240}\text{Pu}$; они по характеру поведения в водной экосистеме являются консервативными веществами, то есть их концентрация в воде уменьшается лишь посредством процессов перераспределения между компонентами экосистемы (Радиоэкологический отклик, 2008). Одним из основных путей самоочищения водной среды от консервативных сорбционно-активных веществ является их элиминация с седиментационным потоком осадочного вещества в донные отложения (Егоров и др., 2018a ; Egorov et al., 2018b).

Основные характеристические параметры седиментационных процессов в водных экосистемах — это скорость осадконакопления (sedimentation rate, SR) и скорость седиментации осадочного вещества (mass accumulation rate, MAR). Их можно оценивать различными способами, например посредством изучения послойных отложений створок одноклеточных водорослей в донных отложениях (Hay et al., 1991) либо использования в качестве хронологических маркеров аэрозольных частиц, образовавшихся в результате массового сжигания углеводородного топлива (Rose, 1998), или стабильных изотопов свинца (Ritson et al., 1999) и др.

Между тем включение техногенных радионуклидов в круговорот вещества позволяет проводить фундаментальные исследования процессов, происходящих в экосистемах в естественных условиях, используя данные радионуклиды в качестве радиотрассеров, то есть не как объект, а как инструмент исследования.

Радиотрассерный метод применяют при исследовании седиментационных процессов, используя радиоизотопы как природного, так и антропогенного происхождения (Проскурнин и др., 2018 ; Радиоэкологический отклик, 2008 ; Appleby, 1998 ; Gulin et al., 2003). Он основывается, как правило, на изучении вертикального распределения одного или нескольких радиоизотопов в донных отложениях, а также характера распределения соотношения отдельных изотопов.

Применение радиоизотопов плутония для изучения седиментационных процессов в экосистемах Чёрного моря стало возможным благодаря разобщённости во времени максимумов радиоактивных выпадений от двух основных источников его поступления, а также разной величине отношения активностей $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ в них. Так, на 1962–1963 гг. приходился максимум глобальных радиоактивных выпадений (это последствие испытаний ядерного оружия в открытых средах). При этом для широтного пояса, в котором расположено Чёрное море, отношение активностей $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ на 1971 г. составляло 0,036 (Hardy et al., 1973). В свою очередь, в аварийном выбросе после аварии на Чернобыльской АЭС в 1986 г. отношение активностей $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ было равно 0,47, то есть на порядок больше, чем в глобальных радиоактивных выпадениях (Aarkrog, 1988). Это позволяет определять современные среднегодовые скорости седиментационных процессов в море на масштабе последних десятилетий. Именно поэтому для изучения процессов седиментационного очищения морских вод прибрежной акватории г. Севастополя были использованы техногенные долгоживущие радионуклиды плутония.

Целью данной работы было оценить изменения седиментационных потоков ^{238}Pu и $^{239+240}\text{Pu}$ в донные отложения устьевой части бухты Севастопольская в период до (1962–1986) и после аварии на Чернобыльской АЭС (1986–2013).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В бухте Севастопольская выделяют четыре района, которые характеризуются разными гидролого-гидрохимическим режимом и степенью загрязнённости (Иванов и др., 2006). Согласно такому делению бухты на районы, ранее было изучено распределение $^{239+240}\text{Pu}$ в поверхностном (0–5 см) слое донных осадков (рис. 1) (Терещенко и др., 2013). Максимальная удельная активность $^{239+240}\text{Pu}$ обнаружена на станции 2а в устьевой части, что обусловило выбор именно этой части акватории для изучения вертикального распределения плутония в донных осадках бухты. Для проведения настоящего исследования был отобран керн донных отложений высотой 20 см в устьевой части бухты Севастопольская в 2013 г. (ст. 2а) на глубине 15 м (рис. 1).

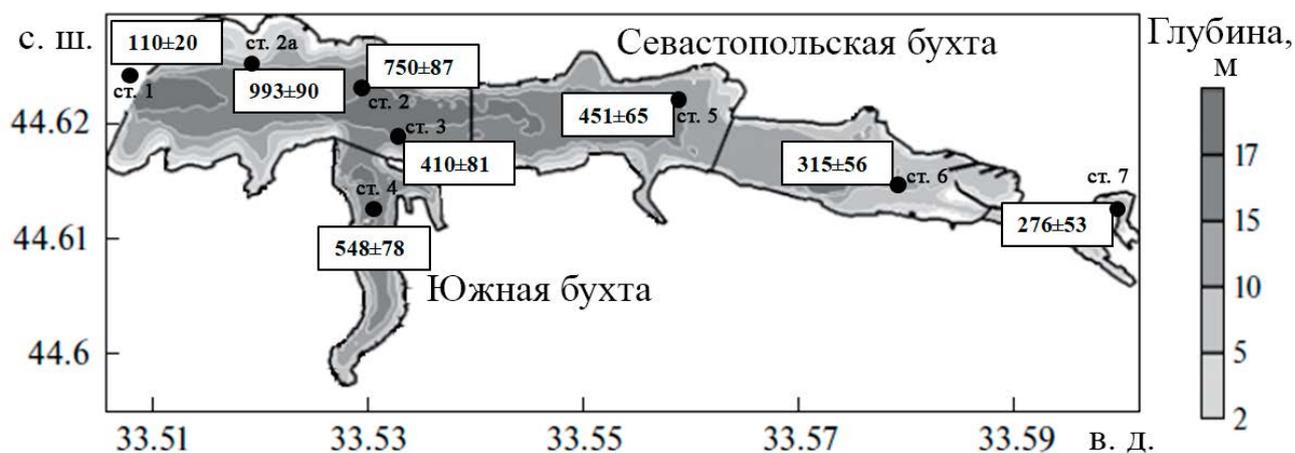


Рис. 1. Распределение удельной активности $^{239+240}\text{Pu}$ (мБк·кг⁻¹) в поверхностном (0–5 см) слое донных отложений бухты Севастопольская (Терещенко и др., 2013)

Fig. 1. Distribution of $^{239+240}\text{Pu}$ activity concentration (mBq·kg⁻¹) in a 0–5-cm layer of the bottom sediments of the Sevastopol Bay (Tereshchenko et al., 2013)

Отбор проб осуществляли акриловой трубкой диаметром 57 мм с вакуумным затвором. В дальнейшем керн нарезали на слои толщиной 1 см, каждую пробу подвергали комплексной радиохимической обработке (рис. 2) (Радиоэкологический отклик, 2008 ; Tereshchenko et al., 2018).

Измерения проводили на альфа-спектрометрическом комплексе фирмы ORTEC (США). На основании данных измерений определяли удельную активность альфа-излучающих радионуклидов плутония в каждом слое: ^{242}Pu (трассер химического выхода плутония), ^{238}Pu и $^{239+240}\text{Pu}$. Удельную активность изотопов ^{239}Pu и ^{240}Pu определяли суммарно, так как данные нуклиды испускают альфа-частицы с очень близкими значениями энергий, в пределах 5,11–5,17 МэВ (Мефодьева и Крот, 1987), и их энергетические спектры перекрываются. Удельную активность радионуклидов плутония в донных отложениях выражали в Бк·кг⁻¹ сухой массы осадка. Химический выход плутония составлял 69–83 %, за исключением слоя 2–3 см, где он равнялся 20 %. Столь низкий химический выход в отдельно взятой пробе может объясняться вынужденным длительным перерывом во время проведения радиохимической обработки. Ошибка определения удельной активности $^{239+240}\text{Pu}$ не превышала 10 %, а для ^{238}Pu лежала в пределах 12–45 % из-за низких уровней их концентрации.



Рис. 2. Схема основных этапов определения альфа-радиоизотопов плутония в донных отложениях (Радиоэкологический отклик, 2008 ; Tereshchenko et al., 2018)

Fig. 2. Scheme of the main steps for determining plutonium alpha radioisotopes in bottom sediments (Radioekologicheskii otklik, 2008 ; Tereshchenko et al., 2018)

Изотопные соотношения и пики их активности после поступления искусственных радионуклидов в окружающую среду, наряду с природными изотопами, широко используются в рамках радиотрассерного метода для изучения как миграции самих радиоизотопов, так и разных природных процессов в экосистемах (Hong et al., 2011 ; Isotopes in Hydrology, 2013). С их помощью исследуют также процессы датировки загрязнения донных отложений радиоизотопами и процессы осадконакопления (Проскурнин и др., 2018 ; Радиоэкологический отклик, 2008 ; Baskaran et al., 1995 ; Isotopes in Hydrology, 2013 ; Zhang et al., 2018). Выбор необходимого соотношения радиоизотопов зависит от источника их поступления в изучаемом регионе и от метода их определения (Isotopes in Hydrology, 2013 ; Lindahl et al., 2010). Для радиоизотопов плутония используют соотношение $^{239}\text{Pu}/^{240}\text{Pu}$ при масс-спектрометрии. Соотношение $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ применяют в случае определения радиоизотопов альфа-спектрометрическим методом при изучении их поступления от ядерных аварий, в частности на АЭС, и от ядерных испытаний, поскольку относительное количество ^{238}Pu в смеси реакторного плутония выше, чем в оружейном плутонии. Проведение геохронологической датировки донных отложений устьевой части бухты Севастопольская с использованием соотношения $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ стало возможным, так как нами был применён метод

альфа-спектрометрии, а также благодаря уникальной радиоэкологической ситуации, сложившейся в Чёрном море. Она заключается в наличии двух основных источников поступления плутония (глобальные радиоактивные выпадения и радиоактивные поступления после аварии на ЧАЭС), максимумы которых сильно разобщены во времени (1962 и 1986 гг. соответственно) и характеризуются разной изотопной композицией радионуклидов плутония: отношение активностей $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ отличается на порядок.

Таким образом, на основании полученных данных о вертикальном распределении ^{238}Pu и $^{239+240}\text{Pu}$, а также отношения $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ мы провели геохронологическую датировку донных отложений устьевой части бухты Севастопольская согласно описанному ранее подходу (Проскурнин и др., 2018 ; Радиоэкологический отклик, 2008). В дальнейшем определяли биогеохимические параметры седиментационных процессов — скорость осадконакопления (SR) и скорость седиментации осадочного вещества (MAR). Скорость осадконакопления рассчитывали по формуле (Радиоэкологический отклик, 2008):

$$SR = \frac{h_2 - h_1}{T_2 - T_1}, \quad (1)$$

где SR — скорость осадконакопления, мм·год⁻¹;

h_1 — верхняя граница исследуемого слоя, мм;

h_2 — нижняя граница исследуемого слоя, мм;

T_1 — начало исследуемого периода, год;

T_2 — конец исследуемого периода, год.

Расчёт скорости седиментации осадочного вещества в исследуемом районе проводили по формуле (Радиоэкологический отклик, 2008):

$$MAR = \frac{m_{\delta/c} \times SR}{S_{\delta} \times h}, \quad (2)$$

где MAR — скорость седиментации осадочного вещества, г·м⁻²·год⁻¹;

$m_{\delta/c}$ — масса столба осадка высотой h (мм) за вычетом солей, г;

SR — скорость осадконакопления, мм·год⁻¹;

S_{δ} — площадь поперечного сечения трубки для пробоотбора, м².

Эти данные позволили провести оценку седиментационных потоков плутония в донные отложения устьевой части бухты за два периода — до и после аварии на ЧАЭС.

Поток радиоизотопов плутония в осадки (П, Бк·м⁻²·год⁻¹) рассчитывали как произведение удельной активности ^{238}Pu и $^{239+240}\text{Pu}$ в слое донных отложений (A_i) и скорости седиментации осадочного вещества (MAR):

$$P_i = A_i \times MAR. \quad (3)$$

Запасы плутония в донных отложениях бухты определяли по формуле:

$$Z = \frac{\sum_{i=1}^n A_i \times m_{i\delta/c}}{S_{\delta}}, \quad (4)$$

где A_i — удельная активность ^{238}Pu или $^{239+240}\text{Pu}$ в i -м слое донных отложений, Бк·кг⁻¹;

$m_{i\delta/c}$ — масса i -го слоя обессоленной пробы донных отложений, кг;

S_{δ} — площадь поперечного сечения трубки для пробоотбора, м².

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате послойного изучения донных отложений устьевой части бухты Севастопольская получены данные о вертикальном распределении в них альфа-излучающих радиоизотопов плутония ^{238}Pu и $^{239+240}\text{Pu}$ (рис. 3А).

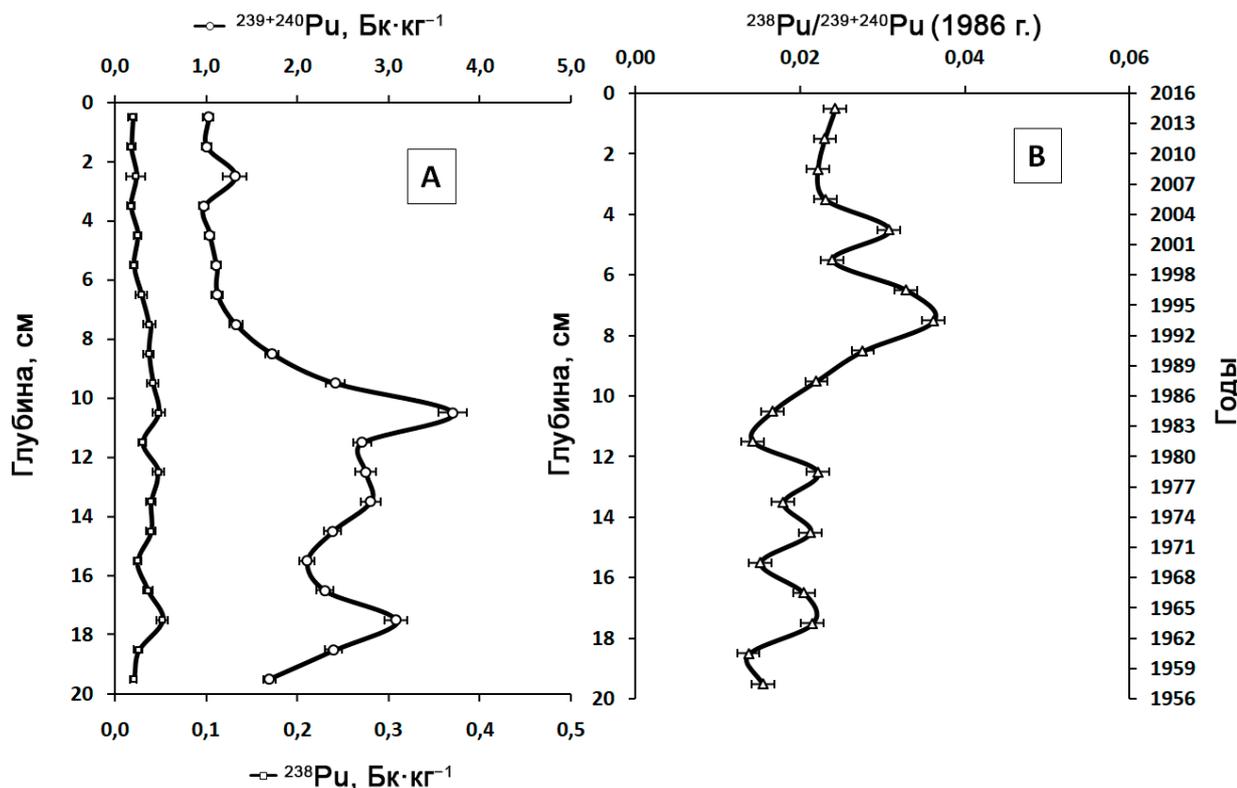


Рис. 3. Вертикальное распределение удельной активности ^{238}Pu и $^{239+240}\text{Pu}$ (А) и отношение активностей $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ (В) в донных отложениях устьевой части бухты Севастопольская

Fig. 3. Vertical distribution of ^{238}Pu and $^{239+240}\text{Pu}$ activity concentration (А) and $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ activity ratio (В) in the bottom sediments of the Sevastopol Bay mouth

Удельная активность ^{238}Pu в вертикальном керне была низкой по сравнению с удельной активностью $^{239+240}\text{Pu}$. Её значения составляли менее $0,1 \text{ Bq}\cdot\text{kg}^{-1}$, отличаясь в разных слоях более чем в два раза (рис. 3А). Распределение суммы изотопов $^{239+240}\text{Pu}$ характеризовалось наличием двух достоверно выраженных максимумов — в слоях осадка 10–11 и 17–18 см. В последних двух слоях керна отмечена тенденция к снижению удельной активности $^{239+240}\text{Pu}$, что соответствует радиоактивным выпадениям от менее мощных взрывов при испытаниях ядерного оружия в открытых средах в 1950-е гг. (Трансурановые элементы, 1985).

Также в керне донных осадков было рассмотрено распределение отношения активностей $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ (рис. 3В). Из данного графика видно, что от нижних слоёв и до слоя 10–11 см отношение активностей $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ составляло величину порядка 0,02. Это согласуется с данными о том, что на 1971 г. такое отношение для 40–50° с. ш. было равно 0,036 (Hardy et al., 1973). За счёт радиоактивного распада ^{238}Pu (период полураспада — 87,7 года) к 1986 г. данное отношение уменьшилось до 0,02.

Выше слоя 10–11 см отмечено увеличение отношения активностей $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$; это вызвано, очевидно, началом поступления плутония чернобыльского происхождения, в котором доля ^{238}Pu была выше, чем в плутонии глобального происхождения (Aarkrog, 1988). Так как плутоний

от этих двух источников смешивался, в донных отложениях разных районов Чёрного моря отношение активностей $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ повысилось после аварии на ЧАЭС. Однако данное отношение изменялось в пределах 0,05–0,36 в зависимости от места и даты отбора проб в связи с пятнистостью чернобыльских выпадений (Проскурнин и др., 2018 ; Радиоэкологический отклик, 2008).

Таким образом, с учётом данных о начале увеличения отношения активностей $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ в слое 10–11 см, пик $^{239+240}\text{Pu}$, наблюдавшийся на этих глубинах, был отнесён к периоду начала чернобыльских выпадений (1986). Второй максимум $^{239+240}\text{Pu}$, в слое осадка 17–18 см, был отнесён к максимуму глобальных выпадений (1962), так как отношение активностей $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ в этом слое соответствовало изотопному составу плутония глобальных выпадений.

На основе этих двух дат, а также даты отбора керн провели геохронологическую датировку донных отложений устьевой части бухты Севастопольская (рис. 3) и выполнили расчёт основных биогеохимических параметров седиментационных процессов в изучаемой части акватории (табл. 1).

Таблица 1. Сравнение скорости осадконакопления и скорости седиментации осадочного вещества в устьевой части бухты Севастопольская в период до и после аварии на Чернобыльской АЭС

Table 1. Comparison of sedimentation rate and mass accumulation rate at the Sevastopol Bay mouth before and after the Chernobyl NPP accident

Период	Глубина слоя осадков, см	Скорость осадконакопления		Скорость седиментации осадочного вещества	
		SR, мм·год ⁻¹	%	MAR, г·м ⁻² ·год ⁻¹	%
1986–2013	0–11	4,07	163	3012	170
1962–1986	11–18	2,50	100	1767	100

Полученные данные свидетельствуют о том, что в период после аварии на ЧАЭС скорость осадконакопления и скорость седиментации осадочного вещества в изучаемом районе бухты Севастопольская увеличились на 63 и 70 % соответственно.

Данные результаты согласуются с изменениями гидрологического режима, произошедшими вследствие строительства заградительных моловых сооружений на входе в бухту Севастопольская в 1975–1986 гг. Выход из бухты был сужен с 1235 до 415 м, что повлекло за собой уменьшение её водообмена с открытой частью моря на 40–70 % (Иванов и др., 2006). Это, по-видимому, привело к увеличению скорости седиментации осадочного вещества, то есть в данном районе бухты образовалась своего рода седиментационная ловушка.

Зная количественные показатели вертикального распределения радиоизотопов плутония в толще донных осадков, а также показатели основных биогеохимических процессов седиментации, мы провели геохронологическую реконструкцию седиментационных потоков плутония в донные отложения устьевой части бухты Севастопольская (рис. 4).

Небольшое увеличение седиментационного потока $^{239+240}\text{Pu}$ было отмечено ещё в конце 1970-х — начале 1980-х гг., когда на входе в бухту Севастопольская шло строительство моловых заграждений, что могло привести к взмучиванию и переосаждению донных отложений. В последующие годы, вероятно, столь сильное увеличение седиментационного потока $^{239+240}\text{Pu}$ было обусловлено суммарным эффектом от нового поступления плутония, после аварии на ЧАЭС, и от увеличения скорости седиментации осадочного вещества в результате строительства гидротехнических сооружений (рис. 4). Скорость седиментации осадочного вещества играет ведущую роль в перераспределении плутония в донные отложения, поскольку плутоний обладает повышенной сорбционной способностью в отношении частиц взвеси и характеризуется педотропным типом поведения. Ранее было показано, что более 98 % плутония, поступившего в водные массы, депонируется в донные отложения в Чёрном море (Терещенко и др., 2012).

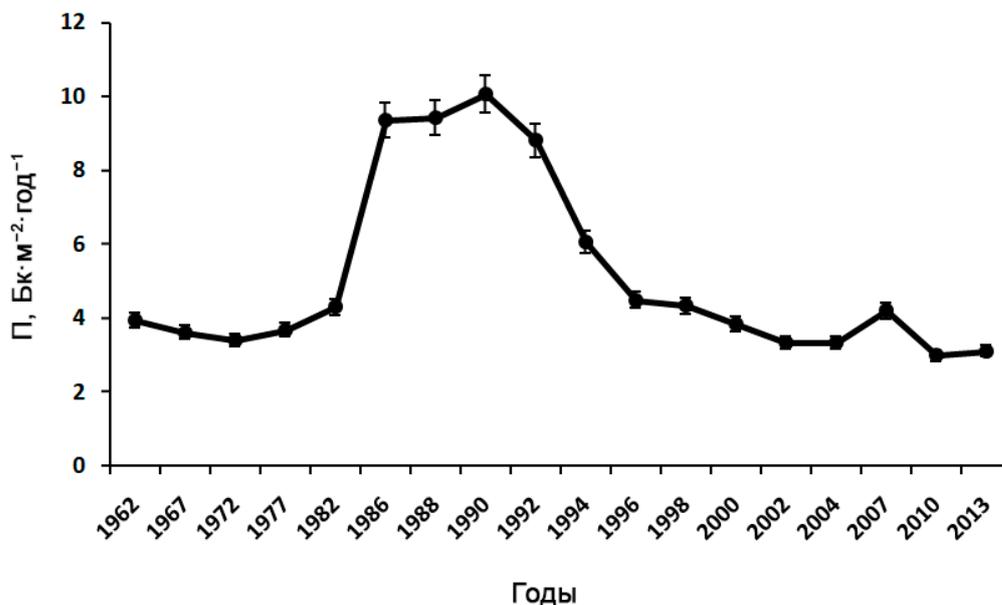


Рис. 4. Геохронологическая реконструкция седиментационных потоков $^{239+240}\text{Pu}$ в донные отложения устьевой части бухты Севастопольская

Fig. 4. Geochronological reconstruction of $^{239+240}\text{Pu}$ sedimentation flux into the bottom sediments of the Sevastopol Bay mouth

Также проанализированы средние величины седиментационных потоков и запасов плутония за два временных интервала — до (1962–1986) и после аварии на ЧАЭС (1986–2013) (табл. 2).

Таблица 2. Сравнение средних величин седиментационных потоков и запасов плутония в устьевой части бухты Севастопольская в период до и после аварии на Чернобыльской АЭС

Table 2. Comparison of the mean values of plutonium sedimentation flux and inventory at the Sevastopol Bay mouth before and after the Chernobyl NPP accident

Период	Седиментационный поток плутония				Запасы плутония			
	^{238}Pu		$^{239+240}\text{Pu}$		^{238}Pu		$^{239+240}\text{Pu}$	
	Бк·м ⁻² ·год ⁻¹	%	Бк·м ⁻² ·год ⁻¹	%	Бк·м ⁻²	%	Бк·м ⁻²	%
1986–2013	0,15	250	5,65	149	2,82	204	152,45	167
1962–1986	0,06	100	3,80	100	1,38	100	91,08	100

Установлено, что седиментационный поток ^{238}Pu в донные отложения устьевой части бухты Севастопольская увеличился на 150 % в период после 1986 г., а седиментационный поток $^{239+240}\text{Pu}$ — на 49 %. Прирост кумулятивных выпадений ^{238}Pu (104 %) также был выше, чем таковой $^{239+240}\text{Pu}$ (67 %). Увеличение доли ^{238}Pu в радиоизотопном составе плутония характерно для плутония чернобыльского происхождения, что подтверждает его наличие в потоке радиоизотопов плутония в донные отложения после 1986 г. Отметим, что в среднем по Чёрному морю чернобыльские радиоактивные выпадения составили около 10 % от величины глобальных выпадений. Именно поэтому наблюдавшееся увеличение седиментационных потоков не могло быть обеспечено только за счёт поступления плутония чернобыльского происхождения, а было связано с увеличением потока седиментации взвешенного вещества в этой акватории.

Рассмотрение двух периодов по отдельности показало, что каждый из них характеризуется собственной зависимостью изменения потока плутония во времени (рис. 5).

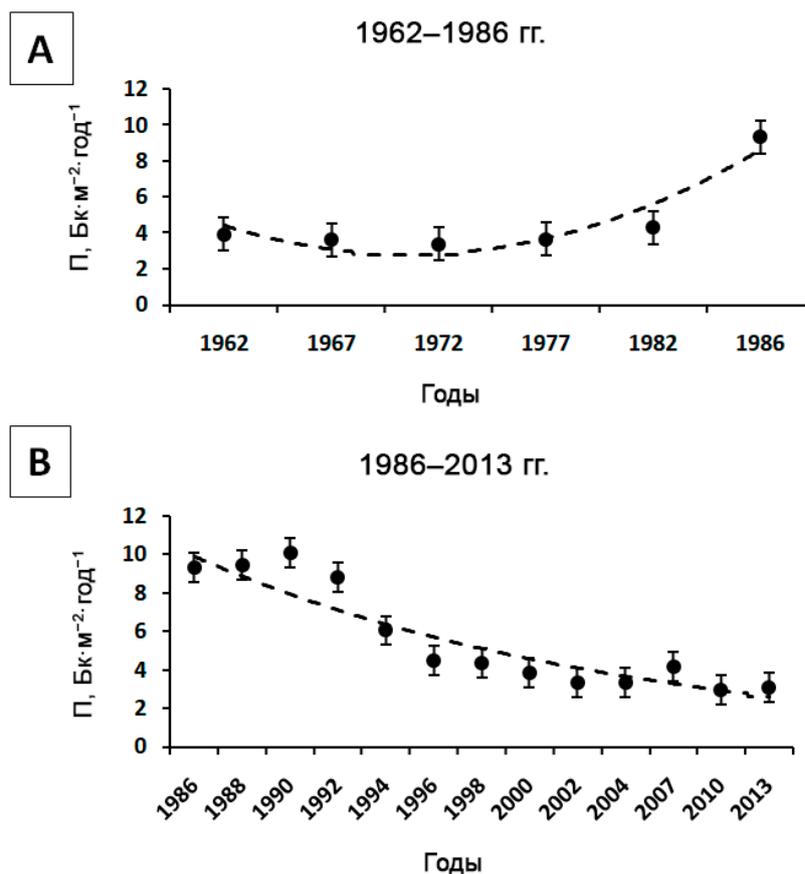


Рис. 5. Тренды изменения седиментационных потоков $^{239+240}\text{Pu}$ в донные отложения устьевой части бухты Севастопольская за два периода: 1962–1986 гг. (А) и 1986–2013 гг. (В)

Fig. 5. Trends in $^{239+240}\text{Pu}$ sedimentation flux into the bottom sediments of the Sevastopol Bay mouth during two periods: 1962–1986 (A) and 1986–2013 (B)

Тенденция изменения поступления потока $^{239+240}\text{Pu}$ в периоды до и после аварии на ЧАЭС с высокой достоверностью аппроксимируется кривыми, описываемыми полиномиальной ($R^2 = 0,84$) и экспоненциальной ($R^2 = 0,82$) функциями (5) и (6) соответственно:

$$\text{П}^{239+240}\text{Pu} = 0,0233 \times (t - 1962)^2 - 0,4419 \times (t - 1962) + 4,8727, \quad (5)$$

$$\text{П}^{239+240}\text{Pu} = 9,9192 \times e^{-0,05 \times (t - 1986)}, \quad (6)$$

где $\text{П}^{239+240}\text{Pu}$ — седиментационный поток $^{239+240}\text{Pu}$ в донные осадки;

t — год, для которого определяется седиментационный поток.

Анализ тенденций изменения потоков плутония во времени указывает на то, что суммарный эффект от роста интенсивности выпадений и строительства гидротехнических сооружений привёл к увеличению седиментационного потока плутония из толщи вод фотического слоя бухты. При этом происходит самоочищение её вод, однако плутоний не выводится из экосистемы, а депонируется в донные отложения (Егоров и др., 2018а, 2013). При отсутствии дополнительных источников поступления плутония это приводит к уменьшению его удельной активности в воде и к снижению седиментационного потока самоочищения вод от плутония, и процесс седиментационного поступления плутония в осадки замедляется. Как показано ранее, при условии постоянства коэффициентов накопления (при концентрации элемента ниже $\text{п} \times 10^{-5}$ моль, что характерно для уровней содержания плутония в черноморских водах) седиментационный поток

выноса плутония из водных масс в донные отложения изменяется в зависимости от уровня его концентрации в воде по принципу обратной связи Ле Шателье — Брауна (Егоров и др., 2013). При этом с уменьшением удельной активности плутония в воде увеличивается его резидентное время пребывания в водных массах из-за снижения величины седиментационного потока плутония в осадки (Tereshchenko et al., 2018).

Таким образом, в современный период использование изотопов плутония в качестве радиотрассеров природных процессов седиментации консервативных веществ в донные отложения позволяет изучать как количественные характеристики этих процессов (скорость осадконакопления и скорость седиментации осадочного вещества), так и механизмы миграции и перераспределения самого плутония в морских экосистемах (седиментационные потоки плутония из водной толщи в донные отложения).

Выводы:

1. Изучено вертикальное распределение альфа-излучающих радиоизотопов плутония ^{238}Pu и $^{239+240}\text{Pu}$ в донных отложениях устьевой части бухты Севастопольская. Максимальные удельные активности $^{239+240}\text{Pu}$ определены в слоях 10–11 и 17–18 см. Проведён анализ профиля отношения активностей $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ как важного характеристического параметра источника поступления плутония.
2. Выполнена геохронологическая датировка донных отложений устьевой части бухты Севастопольская с использованием радиотрассерного метода.
3. Определены количественные характеристики основных биогеохимических параметров седиментационных процессов в изучаемой части акватории бухты (скорость осадконакопления и скорость седиментации осадочного вещества) в периоды до и после аварии на Чернобыльской АЭС.
4. Установлено, что в период после 1986 г. среднегодовая скорость осадконакопления и скорость седиментации осадочного вещества в исследуемом районе бухты увеличились на 63 и 70 % соответственно.
5. Проведена геохронологическая реконструкция седиментационных потоков плутония в донные отложения устьевой части бухты Севастопольская. Установлено, что после аварии на ЧАЭС седиментационный поток ^{238}Pu в донные отложения устьевой части бухты Севастопольская увеличился на 150 %, а $^{239+240}\text{Pu}$ — на 49 %. Как и повышенные значения отношения активностей $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ в постчернобыльский период, повышенная процентная доля ^{238}Pu в седиментационном потоке плутония подтверждает увеличение содержания плутония в слоях осадка выше 11 см за счёт плутония чернобыльского происхождения.
6. Анализ тенденций изменения потоков $^{239+240}\text{Pu}$ в период до и после аварии на ЧАЭС указывает на то, что суммарный эффект от роста интенсивности выпадений и строительства гидротехнических сооружений привёл к увеличению седиментационного потока плутония из толщи вод фотического слоя бухты.

Исследование проведено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-35-90041 («Аспиранты»); полевые работы по отбору проб выполнены по теме государственного задания ФИЦ ИнБЮМ «Молекулярно-биологические и биогеохимические основы гомеостаза морских экосистем» (№ гос. регистрации 121031500515-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- | | |
|---|---|
| <p>1. Егоров В. Н., Гулин С. Б., Малахова Л. В., Мирзоева Н. Ю., Поповичев В. Н., Терешенко Н. Н., Лазоренко Г. Е., Плотницына О. В., Малахова Т. В., Проскурнин В. Ю.,</p> | <p>Сидоров И. Г., Стецюк А. П., Гулина Л. В., Марченко Ю. Г. Биогеохимические характеристики седиментационного самоочищения Севастопольской бухты от радионуклидов,</p> |
|---|---|

- ртути и хлорорганических загрязнителей // *Морской биологический журнал*. 2018a. Т. 3, № 2. С. 40–52. [Egorov V. N., Gulin S. B., Malakhova L. V., Mirzoyeva N. Yu., Popovichev V. N., Tereshchenko N. N., Lazorenko G. E., Plotitsyna O. V., Malakhova T. V., Proskurnin V. Yu., Sidorov I. G., Stetsyuk A. P., Gulina L. V., Marchenko Yu. G. Biogeochemical characteristics of the Sevastopol Bay sedimentation self-purification from radionuclides, mercury and chlorogenic contaminants. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2018a, vol. 3, no. 2, pp. 40–52. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.03>
2. Егоров В. Н., Гулин С. Б., Поповичев В. Н., Мирзоева Н. Ю., Терещенко Н. Н., Лазоренко Г. Е., Малахова Л. В., Плотыцына О. В., Малахова Т. В., Проскурнин В. Ю., Сидоров И. Г., Гулина Л. В., Стецюк А. П., Марченко Ю. Г. Биогеохимические механизмы формирования критических зон в Чёрном море в отношении загрязняющих веществ // *Морской экологический журнал*. 2013. Т. 12, № 4. С. 5–26. [Egorov V. N., Gulin S. B., Popovichev V. N., Mirzoyeva N. Yu., Tereshchenko N. N., Lazorenko G. E., Malakhova L. V., Plotitsyna O. V., Malakhova T. V., Proskurnin V. Yu., Sidorov I. G., Gulina L. V., Stetsyuk A. P., Marchenko Yu. G. Biogeochemical mechanisms of formation of critical zones concerning to pollutants in the Black Sea. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 4, pp. 5–26. (in Russ.)]
 3. Еремеев В. Н., Демьшев С. Г., Чудиновских Т. В., Запечалов А. С. Исследование различных сценариев радиоактивного загрязнения вод Чёрного моря на основе методов имитационного моделирования // *Морской экологический журнал*. 2004. Т. 3, № 1. С. 23–38. [Eremeev V. N., Demyshev S. G., Chudinovskikh T. V., Zapevalov A. S. Investigation of different scenarios of radioactive pollution of the Black Sea waters on the base of imitation modelling. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2004, vol. 3, no. 1, pp. 23–38. (in Russ.)]
 4. Иванов В. А., Белокопытов В. Н. *Океанография Чёрного моря* / НАН Украины, Морской гидрофизический институт. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. 212 с. [Ivanov V. A., Belokopytov V. N. *Okeanografiya Chernogo morya* / NAN Ukrainy, Morskoj gidrofizicheskii institut. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, 212 p. (in Russ.)]
 5. Иванов В. А., Овсяный Е. И., Репетин Л. Н., Романо А. С., Игнатъева О. Г. *Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты и его изменения под воздействием климатических и антропогенных факторов* / НАН Украины, Морской гидрофизический институт. Севастополь : [б. и.], 2006. 90 с. [Ivanov V. A., Ovsyanyi E. I., Repetin L. N., Romanov A. S., Ignat'eva O. G. *Hydrological and Hydrochemical Regime of the Sevastopol Bay and Its Changing Under Influence of Climatic and Anthropogenic Factors* / NAN Ukrainy, Morskoj gidrofizicheskii institut. Sevastopol : [s. n.], 2006, 90 p. (in Russ.)]
 6. Мефодьева М. П., Крот Н. Н. *Соединения трансураниевых элементов*. Москва : Наука, 1987. 302 с. [Mefod'eva M. P., Krot N. N. *Soedineniya transuranovykh elementov*. Moscow : Nauka, 1987, 302 p. (in Russ.)]
 7. Овсяный Е. И., Романов А. С., Миньковская Р. Я., Красновид И. И., Озюменко Б. А., Цымбал И. М. Основные источники загрязнения морской среды Севастопольского региона // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2001. Вып. 2. С. 138–152. [Ovsyanyi E. I., Romanov A. S., Min'kovskaya R. Ya., Krasnovid I. I., Ozyumenko B. A., Tsybmal I. M. Basic polluting sources of sea near Sevastopol. In: *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2001, iss. 2, pp. 138–152. (in Russ.)]
 8. Проскурнин В. Ю., Терещенко Н. Н., Чужикова-Проскурнина О. Д., Гулин С. Б. Геохронологическая реконструкция депонирования плутония в глубоководных донных отложениях Чёрного моря // *Радиационная биология. Радиоэкология*. 2018. Т. 58, № 6. С. 664–670. [Proskurnin V. Yu., Tereshchenko N. N., Chuzhikova-Proskurnina O. D., Gulin S. B. Geochronological reconstruction of plutonium deposition into the deep Black Sea bottom sediments. *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologiya*, 2018, vol. 58, no. 6, pp. 664–670. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0869803118060097>

9. *Радиоэкологический отклик Чёрного моря на чернобыльскую аварию* / под ред. Г. Г. Поликарпова, В. Н. Егорова. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. 667 с. [*Radioekologicheskii otklik Chernogo morya na chernobyl'skiyu aviariyu* / G. G. Polikarpov, V. N. Egorov (Eds). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2008, 667 p. (in Russ.)]
10. Терешенко Н. Н., Поликарпов Г. Г., Крылова Т. А. Барьерная роль Чёрного моря в отношении $^{239+240}\text{Pu}$, ^{137}Cs , ^{90}Sr – основных техногенных дозообразующих радионуклидов в постчернобыльский период // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 2012. Вып. 7. С. 243–250. [Tereshchenko N. N., Polikarpov G. G., Krylova T. A. Barrier role of the Black Sea in regard to $^{239+240}\text{Pu}$, ^{137}Cs , ^{90}Sr – basic technogenic doseformative radionuclides in a post-Chernobyl period. *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana*, 2012, iss. 7, pp. 243–250. (in Russ.)]
11. Терешенко Н. Н., Проскурнин В. Ю., Гулин С. Б., Крылова Т. А. Радиоэкологический мониторинг плутония в донных отложениях севастопольских бухт // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 2013. Вып. 27. С. 289–293. [Tereshchenko N. N., Proskurnin V. Yu., Gulin S. B., Krylova T. A. Radioekologicheskii monitoring plutoniya v donnykh otlozheniyakh sevastopol'skikh bukht. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*, 2013, iss. 27, pp. 289–293. (in Russ.)]
12. *Трансурановые элементы в окружающей среде* / под ред. Р. М. Алексахина. Москва : Энергоатомиздат, 1985. 344 с. [*Transuranovye elementy v okruzhayushchei srede* / R. M. Aleksakhin (Ed.). Moscow : Energoatomizdat, 1985, 344 p. (in Russ.)]
13. Трапезников А. В., Трапезникова В. Н., Коржавин А. В., Николкин В. Н. *Радиоэкологический мониторинг пресноводных экосистем*. Екатеринбург : АкадемНаука, 2018. Т. 3. 304 с. [Trapeznikov A. V., Trapeznikova V. N., Korzhavin A. V., Nikolkin V. N. *Radioekologicheskii monitoring presnovodnykh ekosistem*. Ekaterinburg : AkademNauka, 2018, vol. 3, 304 p. (in Russ.)]
14. Aarkrog A. The radiological impact of the Chernobyl debris compared with that from nuclear weapons fallout. *Journal of Environmental Radioactivity*, 1988, vol. 6, iss. 2, pp. 151–162. [https://doi.org/10.1016/0265-931X\(88\)90058-6](https://doi.org/10.1016/0265-931X(88)90058-6)
15. Appleby P. G. Dating recent sediments by ^{210}Pb : Problems and solutions. In: *Dating of Sediments and Determination of Sedimentation Rate* : proceedings of the seminar held in Helsinki 2–3 April 1997 / E. Ilus (Ed.). Helsinki : Radiation and Nuclear Safety Authority, 1998, pp. 7–24. (STUK-A145).
16. Baskaran M., Asbill S., Santschi P. H., Davis T., Brooks J. M., Champ M. A., Makeyev V., Khlebovich V. Distribution of $^{239,240}\text{Pu}$ and ^{238}Pu concentrations in sediments from the Ob and Yenisey rivers and the Kara Sea. *Applied Radiation and Isotopes*, 1995, vol. 46, iss. 11, pp. 1109–1119. [https://doi.org/10.1016/0969-8043\(95\)00154-6](https://doi.org/10.1016/0969-8043(95)00154-6)
17. Egorov V. N., Gulin S. B., Malakhova L. V., Mirzoeva N. Yu., Popovichev V. N., Tereshchenko N. N., Lazorenko G. E., Plotitsina O. V., Malakhova T. V., Proskurnin V. Yu., Sidorov I. G., Stetsyuk A. P., Gulina L. V. Rating water quality in Sevastopol Bay by the fluxes of pollutant deposition in bottom sediments. *Water Resources*, 2018b, vol. 45, no. 2, pp. 222–230. <https://doi.org/10.1134/S0097807818020069>
18. Gulin S. B., Proskurnin V. Yu., Sidorov I. G. Recent multi-tracer dating of the Black Sea sediments: Recovery of the late post-Chernobyl trends of radioactive contamination. *Journal of Environmental Radioactivity*, 2019, vol. 203, pp. 154–162. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2019.03.016>
19. Gulin S. B., Polikarpov G. G., Martin J.-M. Geochronological reconstruction of ^{137}Cs transport from the Choruh River to the SE Black Sea: Comparative assessment of radionuclide retention in the mountainous catchment area. *Continental Shelf Research*, 2003, vol. 23, no. 17–19, pp. 1811–1819. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2003.06.005>
20. Hardy E. P., Krey P. W., Nolchor H. L. Global inventory and distribution of fallout plutonium. *Nature*, 1973, vol. 241, no. 5390, pp. 444–445. <https://doi.org/10.1038/241444a0>
21. Hay J. B., Arthur M. A., Dean W. E., Neff E. D., Honjo S. Sediment deposition in the Late Holocene abyssal Black Sea with climatic and chronological implication. *Deep-Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 1991, vol. 38, suppl. 2, pp. S1211–S1235. [https://doi.org/10.1016/S0198-0149\(10\)80031-7](https://doi.org/10.1016/S0198-0149(10)80031-7)

22. Hong G.-H., Hamilton T. F., Baskaran M., Kenna T. C. Applications of anthropogenic radionuclides as tracers to investigate marine environmental processes. In: *Handbook of Environmental Isotope Geochemistry, Advances in Isotope Geochemistry* / M. Baskaran (Ed.). Berlin ; Heidelberg : Springer-Verlag, 2011, vol. 1, chap. 19, pp. 367–394. https://doi.org/10.1007/978-3-642-10637-8_19
23. *Isotopes in Hydrology, Marine Ecosystems and Climate Change Studies* : proceedings of the International Symposium held in Monaco, 27 March – 1 April 2011. In 2 vols. Vienna : IAEA, 2013, vol. 1 – 530 p., vol. 2 – 636 p.
24. Lindahl P., Lee S.-H., Worsfold P., Keith-Roach M. Plutonium isotopes as tracers for ocean processes: A review. *Marine Environmental Research*, 2010, vol. 69, iss. 2, pp. 73–84. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2009.08.002>
25. Lukšienė B., Maceika E., Tarasiuk N., Koviazina E., Filistovič V., Buivydas Š., Puzas A. On peculiarities of vertical distribution of $^{239,240}\text{Pu}$, ^{238}Pu and ^{137}Cs activity concentrations and their ratios in lake sediments and soils. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, 2014, vol. 300, iss. 1, pp. 277–286. <https://doi.org/10.1007/s10967-014-3026-0>
26. Ritson P. I., Bouse R. M., Flegal A. R., Luoma S. N. Stable lead isotopic analyses of historic and contemporary lead contamination of San Francisco Bay estuary. *Marine Chemistry*, 1999, vol. 64, iss. 1–2, pp. 71–83. [https://doi.org/10.1016/S0304-4203\(98\)00085-1](https://doi.org/10.1016/S0304-4203(98)00085-1)
27. Rose N. L. The use of fly-ash particles for dating lake sediments. In: *Dating of Sediments and Determination of Sedimentation Rate* : proceedings of the seminar held in Helsinki 2–3 April 1997 / E. Ilus (Ed.). Helsinki : Radiation and Nuclear Safety Authority, 1998, pp. 25–39. (STUK-A145).
29. Tereshchenko N. N., Gulin S. B., Proskurnin V. Yu. Distribution and migration of $^{239+240}\text{Pu}$ in abiotic components of the Black Sea ecosystems during the post-Chernobyl period. *Journal of Environmental Radioactivity*, 2018, vol. 188, pp. 67–78. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2017.10.002>
29. Tereshchenko N. N., Proskurnin V. Yu., Paraskiv A. A., Chuzhikova-Proskurnina O. D. Man-made plutonium radioisotopes in the salt lakes of the Crimean Peninsula. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2018, vol. 36, iss. 6, pp. 1917–1929. <https://doi.org/10.1007/s00343-018-7312-5>
30. Zhang K., Pan S., Liu Z., Li G., Xu Y., Hao Y. Vertical distributions and source identification of the radionuclides ^{239}Pu and ^{240}Pu in the sediments of the Liao River estuary, China. *Journal of Environmental Radioactivity*, 2018, vol. 181, pp. 78–84. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2017.10.016>
31. Zheng J., Liao H., Wu F., Yamada M., Fu P., Liu Ch., Wan G. Vertical distributions of $^{239+240}\text{Pu}$ activity and $^{240}\text{Pu}/^{239}\text{Pu}$ atom ratio in sediment core of Lake Chenghai, SW China. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, 2008, vol. 275, iss. 1, pp. 37–42. <https://doi.org/10.1007/s10967-006-7001-2>

CHANGE IN PLUTONIUM SEDIMENTATION FLUXES INTO THE BOTTOM SEDIMENTS OF THE SEVASTOPOL BAY BEFORE AND AFTER THE CHERNOBYL NPP ACCIDENT

**A. A. Paraskiv, N. N. Tereshchenko,
V. Yu. Proskurnin, and O. D. Chuzhikova-Proskurnina**

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

The Sevastopol Bay located in the northern Black Sea was exposed to radioactive contamination by anthropogenic radionuclides, *inter alia* $^{238,239+240}\text{Pu}$, and to other types of anthropogenic load. One of them was the construction of breakwaters at the bay mouth in 1975–1986, which resulted in a change in the hydrological regime. The aim of this work was to assess the change in ^{238}Pu and $^{239+240}\text{Pu}$ sedimentation fluxes into the bottom sediments of the Sevastopol Bay mouth in the period before and after the Chernobyl NPP accident (1962–1986 and 1986–2013, respectively). Plutonium in sediments was determined by the radiochemical method, followed by measurement

of the activity of radioisotopes with an alpha spectrometer. The sedimentation rate was defined by geochronological dating of sediment layers, accessing the change in $^{238}\text{Pu}/^{239+240}\text{Pu}$ activity ratio in the bottom sediment core. Then, the mass accumulation rate in the bottom sediments was calculated. As established, in the period after 1986, the mean annual sedimentation rate and mass accumulation rate in the bay mouth increased by 63 and 70 %, respectively. Assessment of $^{238,239+240}\text{Pu}$ sedimentation fluxes during two research periods showed as follows: after 1986, ^{238}Pu and $^{239+240}\text{Pu}$ fluxes into the bottom sediments increased by 150 and 49 %, respectively. The increased ^{238}Pu percentage in plutonium sedimentation flux after 1986 indicates Chernobyl origin of plutonium in the bottom sediment layers above 11 cm. In the post-Chernobyl period, the cumulative effect of an increase in $^{238,239+240}\text{Pu}$ sedimentation flux into the bay mouth results both from an increase in the radioactive fallout intensity after the Chernobyl NPP accident and an effect of breakwaters on the regime of sedimentation processes in the water area (an increase in the mass accumulation rate).

Keywords: plutonium, Black Sea, Sevastopol Bay, sedimentation fluxes, bottom sediments, Chernobyl NPP accident



УДК [639.27.053:594.124-13](265.54.04)

**РЕСУРСЫ И СОСТАВ ПОСЕЛЕНИЙ
МОДИОЛУСА КУРИЛЬСКОГО *MODIOLUS KURILENSIS*
В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)**

© 2021 г. Л. Г. Седова, Д. А. Соколенко

Тихоокеанский филиал ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии», г. Владивосток, Российская Федерация

E-mail: ludmila.sedova@tinro-center.ru

Поступила в редакцию 17.08.2020; после доработки 12.11.2020;
принята к публикации 04.06.2021; опубликована онлайн 16.06.2021.

Модиолус курильский *Modiolus kurilensis* F. R. Bernard, 1983 (Mollusca, Bivalvia) — двустворчатый моллюск семейства Mytilidae; он встречается в заливе Петра Великого (Японское море) на мягких и твёрдых субстратах, зачастую совместно с мидией Грея *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853), и является перспективным промысловым видом. Его добывают в качестве прилова при добыче *C. grayanus*. Цель работы — оценить ресурсы и состав поселений *M. kurilensis* в заливе Петра Великого. Исследования проводили в 2007–2018 гг. с применением стандартных водолазных гидробиологических методов, изучая глубины до 20 м. Выполнено 2409 станций, модиолус обнаружен на 308 из них. Собранных моллюсков измеряли и взвешивали. В результате статистической и картографической обработки материала получены усреднённые данные о плотности и биомассе поселений *M. kurilensis*. Для изучения состава поселений модиолуса проанализировано 870 экз. Определяли следующие параметры: показатель оседания молоди (отношение численности молоди размером 1–30 мм (сеголетки, годовики) к числу взрослых особей с длиной раковины более 50 мм); показатель созревания (отношение численности молодых моллюсков пререпродуктивного возраста (35–50 мм) к числу взрослых особей с длиной раковины более 50 мм); пополнение промысловой части поселений (отношение рекрутов (95–100 мм) к числу особей промыслового размера с длиной раковины > 100 мм). Состояние популяции *M. kurilensis* в заливе Петра Великого стабильно: доля особей непромыслового размера в разных поселениях варьирует от 52 до 86 %, что свидетельствует об активном естественном воспроизводстве и регулярном пополнении бентосной части популяции на протяжении многих лет. Пополнение поселений оседающей молодью зависит от наличия пелагических личинок в планктоне, а их половозрелой части — от благоприятных условий для выживания молоди. Средние значения показателей оседания и созревания в поселениях *M. kurilensis* в заливе Петра Великого в 2007–2018 гг. составляли $(0,18 \pm 0,07)$ и $(0,05 \pm 0,01)$ соответственно. Ресурсы *M. kurilensis* оценены в 27,1 тыс. т, а промысловый запас — в 16,4 тыс. т. Ежегодное пополнение промысловой части поселений *M. kurilensis* в заливе Петра Великого возможно в объёме более 3 тыс. т. Среднее значение показателя пополнения промысловой части — $(0,21 \pm 0,03)$.

Ключевые слова: модиолус курильский, *Modiolus kurilensis*, ресурсы, промысловый запас, состав поселений, пополнение, залив Петра Великого, Японское море

Двустворчатый моллюск модиолус курильский *Modiolus kurilensis* F. R. Bernard, 1983 (Mytilidae) — обычный представитель эпифауны верхней сублиторали. Распространён от Жёлтого моря до залива Петра Великого, у Юго-Западного Сахалина, от северных Японских до Командорских островов, у берегов Камчатки. Вид эвритопный, встречается как на мягких, так и на твёрдых субстратах, зачастую совместно с мидией Грея *Crenomytilus grayanus*

(Dunker, 1853) (Седова и Соколенко, 2018a, b, c ; Селин, 2018a ; Селин и др., 1991). Моллюски ведут прикрепленный образ жизни, образуя агрегации (друзы и «щётки»); встречаются и одиночные особи.

M. kurilensis — перспективный промысловый вид, в настоящее время его добывают как прилов при добыче *C. grayanus* у берегов Приморья (Гаврилова и Жембровский, 2000 ; Разин, 1934 ; Седова, 2020 ; Седова и Соколенко, 2019a). Дифференциацию уловов не проводят, поскольку эти два вида схожи по морфологии раковины и сопоставимы по размерам и вкусовым качествам (Вехова, 2013). Модииолусов отличает от *C. grayanus* более лёгкая раковина и относительно более высокое содержание мягких тканей.

В настоящее время в литературе нет информации о ресурсах *M. kurilensis* в заливе Петра Великого, имеются только отдельные сведения о составе скоплений и биологии вида на некоторых участках этой акватории — в заливах Посыета, Амурском, Восток, Находка и в районе о-ва Путятина (Вехова, 2013 ; Галышева и Яковлева, 2007 ; Седова и Соколенко, 2018a ; Селин, 2018b ; Селин и Понуровский, 1981 ; Селин и др., 1991).

Цель исследования — оценить состав поселений и ресурсы *M. kurilensis* в заливе Петра Великого (Японское море).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в заливе Петра Великого на НИС «Убеждённый» Базы исследовательского флота ТИПРО в летне-осенние периоды 2007–2018 гг. Данные о пространственном распределении и обилии моллюсков получены с применением стандартных водолазных гидробиологических методов (на глубинах до 20 м) (Седова и Соколенко, 2019a). Для подготовки картографических материалов использовали ГИС MapInfo Pro. Исследования планировали на основе анализа данных о распределении промысловых беспозвоночных, полученных нами ранее в ходе мониторинговых работ в заливе Петра Великого.

Основная часть водолазных станций выполнена на разрезах, перпендикулярных береговой линии, на расстоянии 200–500 м (в зависимости от орографии береговой линии и характера донных отложений). На разрезе выполняли от 2 до 10 станций, ориентируясь как на изменения глубины, так и на границы подводных ландшафтов. На обширных участках относительно ровного дна котловин бухт и заливов использовали регулярную сетку станций.

Суммарно в заливе Петра Великого выполнено 2409 станций вдоль всего побережья (участки на карте без отмеченных водолазных станций — особо охраняемые территории, плантации марикультуры и акватории портов, где исследования не проводили) (рис. 1, табл. 1). *M. kurilensis* обнаружен на 308 станциях (около 13 % от общего числа станций).

На плотных поселениях отбор проб моллюсков на станции проводили с трёх мерных рамок площадью 1 м² каждая, расположенных случайным образом в непосредственной близости друг от друга. Для учёта обилия моллюсков в разреженных поселениях использовали метод трансект: водолаз обследовал определённый участок дна, осуществляя подсчёт и периодический отбор проб животных в зоне видимости. Друзы моллюсков срезали водолажным ножом, стараясь сохранить их целостность. На судне разбирали друзы и подсчитывали всех особей модииолуса, включая, при наличии, сеголеток.

Длину раковин моллюсков (1186 экз.) измеряли штангенциркулем с точностью до 1 мм, общую прижизненную массу особи устанавливали взвешиванием с точностью до 0,1 г.

В результате статистической и картографической обработки материала получены усреднённые данные по плотности и биомассе поселений. Расчёт общей биомассы и численности модииолусов осуществлён методом диаграмм Вороного (полигоны Тиссена), построенных с учётом батиметрических диапазонов и границ подводных ландшафтов (Седова и Соколенко, 2019a).



Рис. 1. Карта-схема района исследований и сбора материала в заливе Петра Великого (Японское море)

Fig. 1. Map of the area of research and sampling in Peter the Great Bay (the Sea of Japan)

Таблица 1. Объём выполненных учётных станций в заливе Петра Великого

Table 1. Number of stations surveyed in Peter the Great Bay

Район исследований	Год	Количество учётных станций	Количество станций, на которых обнаружен модиолус	Общая выборка, экз.
Юго-западная часть залива Петра Великого	2007	290	14	40*
Залив Посьета	2015	172	53	236*
	2016	166	27	85
Бухта Бойсмана	2014	294	13	17
Бухта Баклан	2016	127	11	61
Амурский залив	2009	426	52	72
	2016	83	24	110*
Район архипелага Императрицы Евгении	2016	27	6	67
	2017	171	62	369*
Уссурийский залив	2018	230	21	62*
Район острова Путятина	2007	63	8	14
Район острова Аскольд	2017	48	0	0
Восточная часть залива Петра Великого	2012	312	17	53*
Итого		2409	308	1186

Примечание: * — выборка использована для анализа состава поселений *M. kurilensis*.

Note: * – sample was used to analyze *M. kurilensis* settlement structure.

Для изучения состава поселений проанализировали 870 экз. *M. kurilensis*. Состав поселений модиолуса в бухте Бойсмана и побережье о-ва Путятина не рассматривали из-за нерепрезентативности выборок (табл. 1). В бухте Баклан в пробах в основном присутствовала молодь размером 4–36 мм (95 %), в районе о-ва Аскольд модиолус найден не был. Состав поселений в Амурском заливе и районе архипелага Императрицы Евгении анализировали по данным исследований последних лет, в заливе Посьета — по результатам съёмок 2015 г. (табл. 1).

Показатели оседания и созревания *M. kurilensis* определяли методами, принятыми ранее для *C. grayanus* (Вигман, 1983 ; Вигман и Кутищев, 1979 ; Гаврилова, 2002 ; Седова и Соколенко, 2019b). С учётом небольших различий в росте *M. kurilensis* и *C. grayanus* в первые годы жизни (Вехова, 2013) интенсивность пополнения скоплений модиолуса оседающей молодью (показатель оседания, ПО) определяли как отношение численности молоди размером 1–30 мм (сеголетки, годовики) к числу взрослых особей с длиной раковины более 50 мм. Интенсивность пополнения половозрелой части скоплений (показатель созревания, ПС) устанавливали как отношение численности молодых моллюсков пререпродуктивного возраста (35–50 мм) к числу взрослых особей с длиной раковины более 50 мм.

Промыслового размера (длина раковины — 100 мм) модиолус достигает, по разным данным, в возрасте от 9 до 18 лет; прирост особей с 15-летнего возраста составляет 1–2 мм·год⁻¹ (Вехова, 2013 ; Селин и Понуровский, 1981 ; Селин и др., 1991). Именно поэтому пополнение промысловой части (далее — ППЧ) поселений определяли по отношению моллюсков размером 95–100 мм (рекруты), бóльшая часть которых через год пополнит промысловую часть поселения, к числу особей промыслового размера.

Статистическую обработку полученных данных проводили с применением программ Statistica и Microsoft Excel (определяли средние значения показателей и ошибку среднего при 5%-ном уровне значимости).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение и ресурсы. Для *M. kurilensis* благоприятными являются защищённые участки дна с преобладанием мягких осадков, в местах с активной гидродинамикой модиолус встречается редко (Вехова, 2013 ; Селин, 2018a ; Селин и др., 1991 ; Rees et al., 2008). В заливе Петра Великого на глубинах до 20 м *M. kurilensis* распространён широко, однако показатели его обилия на разных участках значительно отличаются (рис. 2). Друзы модиолуса, как совместные с *C. grayanus*, так и моновидовые, занимают значительные пространства (8,1–10,6 км²) в заливах Посьета и Уссурийском и акваториях архипелага Императрицы Евгении; максимальное распространение (36,0 км²) зарегистрировано в Амурском заливе (табл. 2).

Наиболее высокие значения средней плотности поселений (6,6–8,8 экз·м⁻²) и биомассы (384–510 г·м⁻²) отмечены в заливах Посьета, Амурском и Уссурийском; максимальных значений показатели достигали в поселениях Амурского залива (100 экз·м⁻² и 8000 г·м⁻²). В остальных районах показатели обилия были значительно ниже (табл. 2). В побережье о-ва Аскольд (район с повышенной гидродинамикой) *M. kurilensis* не был встречен, что связано, вероятно, с не подходящими для вида условиями обитания. Плотность поселений модиолуса в восточной части залива Петра Великого (заливы Восток и Находка) в 2001–2005 гг. варьировала от 0,5 до 50 экз·м⁻² (Галышева и Яковлева, 2007).

Ресурсы *M. kurilensis* в заливе Петра Великого оценены в 27,1 тыс. т, их основная часть (66,8 %) приходится на Амурский залив (табл. 2, рис. 2).

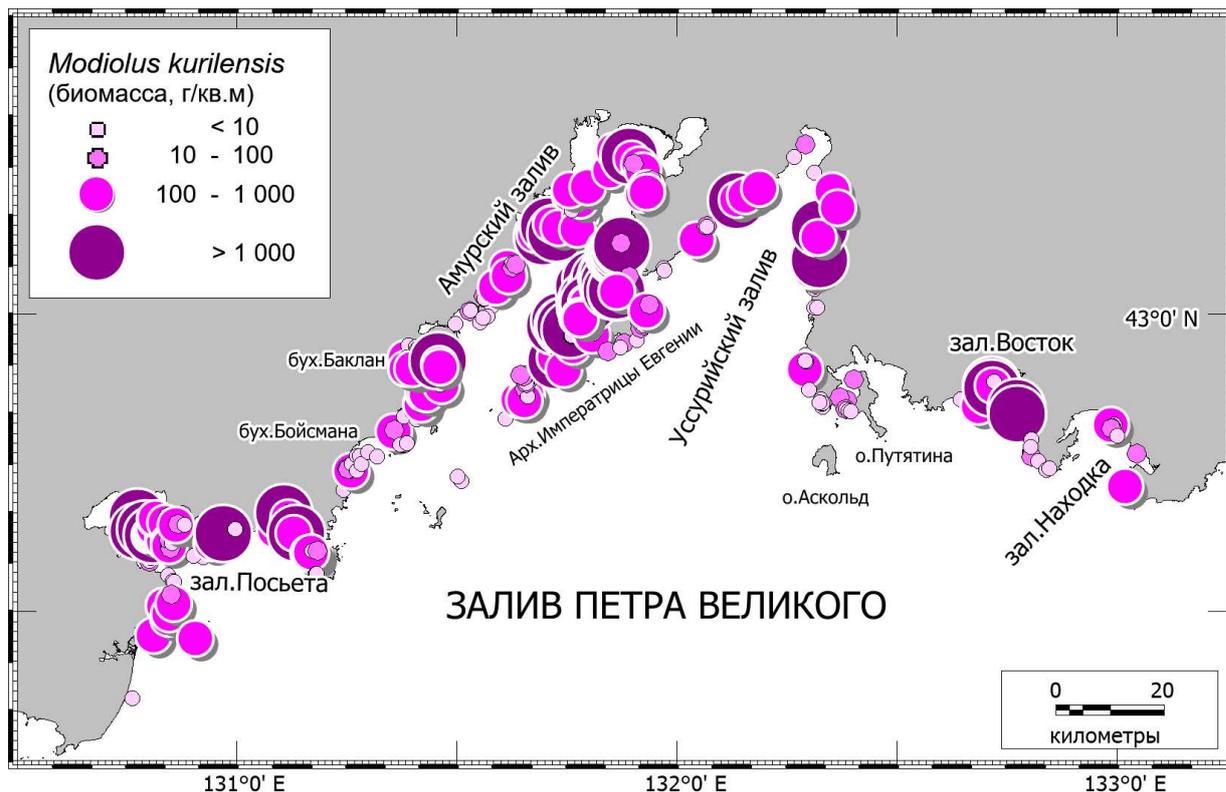


Рис. 2. Распределение биомассы *M. kurilensis* в заливе Петра Великого

Fig. 2. *M. kurilensis* biomass distribution in Peter the Great Bay

Таблица 2. Биостатистические характеристики и ресурсы *M. kurilensis* в заливе Петра Великого

Table 2. *M. kurilensis* biostatistical characteristics and resources in Peter the Great Bay

Район и год	Площадь, км ²	Глубина, м	Средняя плотность, экз.·м ⁻²	Максимальная плотность, экз.·м ⁻²	Средняя биомасса, г·м ⁻²	Максимальная биомасса, г·м ⁻²	Ресурсы	
							тыс. экз.	т
1	0,9	1–15	0,5 ± 0,1	2	62 ± 16	230	249	34,7
2	8,1	1–20	6,7 ± 2,0	84	384 ± 131	5048	29322	2065,0
3	2,6	2–20	1,1 ± 0,5	15	32 ± 22	600	1554	108,6
4	36,0	1–18	8,8 ± 2,7	100	468 ± 179	8000	412134	18 116,0
5	10,6	1,4–19	2,8 ± 0,8	44	258 ± 62	3120	60396	4489,9
6	9,0	1,8–20	6,6 ± 2,3	40	510 ± 152	2360	20208	1678,7
7	0,8	9–19	0,03 ± 0,02	0,1	4 ± 2	13	36	5,5
8	1,7	2–19	3,6 ± 1,1	39	249 ± 78	3018	7566	614,2
Итого	69,7	1–20					531465	27112,6

Примечание: 1 — юго-западная часть залива Петра Великого (2007); 2 — залив Посыета (2015–2016); 3 — бухты Бойсмана (2014) и Баклан (2016); 4 — Амурский залив (2009, 2016); 5 — акватории архипелага Императрицы Евгении (2016–2017); 6 — Уссурийский залив (2018); 7 — район острова Путятина (2007); 8 — восточная часть залива Петра Великого (2012).

Note: 1 – southwestern Peter the Great Bay (2007); 2 – the Posyet Bay (2015–2016); 3 – the Boisman Bay (2014) and Baklan Bay (2016); 4 – the Amur Bay (2009, 2016); 5 – the Empress Eugénie Archipelago water area (2016–2017); 6 – the Ussuri Bay (2018); 7 – the Putyatín Island water area (2007); 8 – eastern Peter the Great Bay (2012).

Состав поселений. Длина раковины *M. kurilensis* в наших сборах варьировала от 5 до 163 мм, индивидуальная масса особи — от 0,03 до 330 г (табл. 3). В юго-западной части залива Петра Великого отмечены максимальные средние размеры моллюсков, а доля особей непромыслового размера (с длиной раковины менее 100 мм) здесь составляла 47,5 % (табл. 4). В остальных поселениях модиолуса доля непромысловой части превышала 72,7 %, что отразилось на средней величине длины раковины моллюсков: она изменялась от 69,0 до 82,5 мм (табл. 3). Средний размер особей промыслового размера варьировал: длина раковины — от 110,3 мм (Амурский залив) до 125,1 мм (Уссурийский залив), индивидуальная масса — от 160 г (залив Посыета, акватории архипелага Императрицы Евгении) до 241 г (Уссурийский залив) (табл. 3).

Состав поселений *M. kurilensis* в разных районах залива Петра Великого отличается. Доля моллюды размером до 30 мм в годы исследований варьировала от 2,5 % (юго-западная часть залива Петра Великого) до 28,0 % (залив Посыета) (табл. 4). В Уссурийском заливе молодь размером до 50 мм не обнаружена. Возможно, сказались сроки проведения работ: здесь исследования были выполнены в октябре — ноябре 2018 г., в то время как в остальных районах — в период со второй половины июля до начала сентября. Показатель оседания в разных районах залива Петра Великого изменялся от 0,03 до 0,42 (табл. 3). Доля молодых моллюсков пререпродуктивного возраста во всех районах, кроме Уссурийского залива, варьировала от 2,5 до 7,5 %, а показатель созревания — от 0,03 до 0,11 (табл. 3, 4). Доля взрослых моллюсков (с длиной раковины более 50 мм) во всех поселениях была значительной — от 67,4 % в заливе Посыета до 100 % в Уссурийском заливе.

Таблица 3. Параметры *M. kurilensis* и показатели оседания (ПО), созревания (ПС) и пополнения промысловой части (ППЧ) его поселений (в скобках приведены диапазоны значений)

Table 3. *M. kurilensis* indicators, as well as indices of settling (ПО), maturation (ПС), and replenishment of the commercial stock (ППЧ) of horse mussel settlements (in brackets, ranges of values are given)

Район и год	Все особи		Особь промыслового размера		ПО	ПС	ППЧ
	Средняя длина раковины, мм	Средняя масса особи, г	Средняя длина раковины, мм	Средняя масса особи, г			
1	101,1 ± 4,1 (27–163)	145 ± 12 (3–330)	119,5 ± 3,5 (100–163)	199 ± 14 (120–330)	0,03	0,03	0,19
2	69,0 ± 2,5 (5–133)	70 ± 4 (0,03–304)	111,5 ± 1,1 (100–133)	160 ± 6 (94–304)	0,42	0,05	0,30
3	72,2 ± 3,3 (11–131)	76 ± 6 (0,3–302)	110,3 ± 1,5 (100–131)	162 ± 8 (100–302)	0,29	0,06	0,13
4	80,3 ± 1,5 (10–137)	82 ± 3 (0,1–321)	111,5 ± 0,9 (100–137)	160 ± 5 (70–321)	0,09	0,06	0,30
5	82,5 ± 2,5 (59–143)	89 ± 9 (31–311)	125,1 ± 2,5 (120–143)	241 ± 16 (173–311)	0	0	0,11
6	73,6 ± 4,6 (20–123)	76 ± 10 (1–270)	115,9 ± 1,7 (105–123)	198 ± 13 (118–270)	0,27	0,11	0,25

Примечание: 1 — юго-западная часть залива Петра Великого (2007); 2 — залив Посыета (2015); 3 — Амурский залив (2016); 4 — акватории архипелага Императрицы Евгении (2017); 5 — Уссурийский залив (2018); 6 — восточная часть залива Петра Великого (2012).

Note: 1 – southwestern Peter the Great Bay (2007); 2 – the Posyet Bay (2015); 3 – the Amur Bay (2016); 4 – the Empress Eugénie Archipelago water area (2017); 5 – the Ussuri Bay (2018); 6 – eastern Peter the Great Bay (2012).

Таблица 4. Соотношение размерных групп в поселениях *M. kurilensis* (частота встречаемости, %)**Table 4.** Ratio of size groups in *M. kurilensis* settlements (frequency of occurrence, %)

Район (год исследования)	Длина раковины, мм					
	1–30	35–50	> 50	95–100	> 100	< 100
Юго-западная часть залива Петра Великого (2007)	2,5	2,5	95,0	10,0	52,5	47,5
Залив Посьета (2015)	28,0	3,4	67,4	6,8	22,9	77,1
Амурский залив (2016)	20,9	4,5	72,7	3,6	27,3	72,7
Район архипелага Императрицы Евгении (2017)	7,9	5,7	83,2	7,3	24,4	75,6
Уссурийский залив (2018)	0	0	100,0	1,6	14,5	85,5
Восточная часть залива Петра Великого (2012)	18,9	7,5	69,8	5,6	22,7	77,3

Примечание. Длина раковины: 1–30 мм — сеголетки, годовики; 35–50 мм — особи пререпродуктивного возраста; > 50 мм — взрослые особи; 95–100 мм — рекруты; > 100 мм — особи промыслового размера; < 100 мм — особи непромыслового размера.

Note. Shell length: 1–30 mm – spat and yearlings; 35–50 mm – pre-reproductive molluscs; > 50 mm – adults; 95–100 mm – recruits; > 100 mm – molluscs of commercial length; < 100 mm – molluscs of non-commercial length.

Доля особей промыслового размера изменялась от 14,5 % в Уссурийском заливе до 52,5 % в юго-западной части залива Петра Великого (в среднем по этому заливу — $(27,4 \pm 5,3)$ %) (табл. 4). С учётом этого и общего числа модиолусов в заливе Петра Великого (табл. 2) можно заключить, что количество особей промыслового размера составило 145,6 млн. С учётом минимальной средней массы модиолусов промыслового размера [$(112,5 \pm 14,2)$ г], которая была рассчитана из общего числа проанализированных особей рассмотренных скоплений, промысловая часть популяции составила $(16,4 \pm 2,0)$ тыс. т.

Доля рекрутов в поселениях *M. kurilensis* варьировала от 1,6 % в Уссурийском заливе до 10,0 % в юго-западной части залива Петра Великого (табл. 4). Показатель ППЧ поселений изменялся от 0,11 до 0,30 (табл. 3). Наибольшее его значение отмечено в 2015 г. в заливе Посьета и в 2017 г. в районе архипелага Императрицы Евгении, а наименьшее — в 2018 г. в Уссурийском заливе. Среднее значение ППЧ поселений в заливе Петра Великого за разные годы составило $(0,21 \pm 0,03)$. Таким образом, ежегодное пополнение промысловой части поселений *M. kurilensis* в заливе Петра Великого может достигать 3,4 тыс. т (21 % от промыслового запаса в объёме 16,4 тыс. т).

Изучение состава поселений *M. kurilensis* в отдельных районах залива Петра Великого и в разные годы показало следующее: несмотря на имеющиеся различия, почти во всех поселениях доля непромысловой части превышает 70 % от общего числа особей (табл. 4). Пополнение бентосной части популяции модиолуса происходит регулярно на протяжении многих лет в результате оседания пелагических личинок в донные поселения взрослых особей, преимущественно *M. kurilensis* и *S. grayanus*, на их биссусные нити (Селин, 2018a, b; Lindenbaum et al., 2008; Tsuchiya, 2002).

Согласно литературным данным, индивидуальная плодовитость *M. kurilensis* составляет около 1–2 млн яиц (Микулич и Родин, 1963), что значительно меньше, чем у *S. grayanus* [15–20 млн яиц (Марковская, 1952)]. Созревание половых продуктов и время нереста у *M. kurilensis* в заливе Петра Великого варьируют в зависимости от условий обитания. В планктоне личинки встречаются в июне — октябре, при температуре морской воды $+17...+22$ °С. При достижении размера 300 мкм личинки оседают на раковины взрослых особей митилид, закрепляясь биссусными нитями, где и происходит их дальнейший рост (Евсеев и Колотухина, 2008; Селин, 2018a).

В юго-западной части залива Петра Великого пелагические личинки *M. kurilensis* встречались в августе (Колотухина и др., 2015), в заливе Посьета — с июня по сентябрь с плотностью 70–250 экз.·м⁻³ в разные годы (Радовец и Христофорова, 2008). В Амурском заливе они

обнаружены в июне — сентябре с максимальной плотностью в июле (в вершинной части залива — $865 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$, в открытой — $825 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$) (Куликова и др., 2014). В вершинной части Уссурийского залива пелагические личинки *M. kurilensis* встречены в июле — октябре с максимальной плотностью в октябре ($210 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$), в открытой части залива они зарегистрированы в августе — октябре с низкой плотностью (Куликова и др., 2013). В заливе Восток они обнаружены в августе — сентябре с максимальной концентрацией в начале августа ($703 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$) (Радовец и Христофорова, 2008).

По наличию молоди (длина раковины — до 30 мм) в поселениях модиолуса можно судить об интенсивности оседания личинок в предыдущем году. В период наблюдений наиболее низкая интенсивность оседания отмечена в 2017 г. в Уссурийском заливе и в 2006 г. — в юго-западной части залива Петра Великого; наиболее высокая зарегистрирована в 2014 г. в заливе Посыета (табл. 4). В соответствии с этим в разные годы и в различных районах показатель оседания (ПО) молоди *M. kurilensis* значительно варьирует (табл. 3), составляя в среднем $(0,18 \pm 0,07)$. В поселениях *C. grayanus*, обитающих в тех же условиях, среднее значение показателя оседания молоди (Седова и Соколенко, 2019b) выше более чем в 3 раза, что связано, возможно, с более высокой плотностью поселений *C. grayanus*. При оседании личинок модиолуса в друзы мидии Грея или в смешанные друзы молодёжь модиолуса часто не выдерживает конкуренции с моллюсками верхнего яруса друз и с молодью мидии Грея и гибнет (Кутищев и Гоголев, 1983). Кроме положения особей в друзе, обеспечивающего нормальную фильтрационную деятельность моллюсков, на выживаемость осевшей молоди влияют степень заиления субстрата и гидродинамические и гидрологические условия (Авдеева-Марковская, 1979; Вигман, 1983; Селин, 2018a). Также молодёжь моллюсков могут выедать различные хищники: морские звёзды, ракообразные, рыбы. Особи с длиной раковины 62–130 мм преобладают в основании друз модиолусов, а осевшая молодёжь сосредоточена в центральной части, что защищает её от хищников и способствует выживанию (Селин, 2018a, b; Dinesen & Morton, 2014; Lindenbaum et al., 2008).

В период наблюдений наибольшее значение показателя созревания (ПС) получено для поселения *M. kurilensis* в восточной части залива Петра Великого (табл. 3). Это означает, что в данном районе в течение трёх-четырёх лет, предшествовавших установлению значения ПС, складывались самые благоприятные условия для успешного роста молоди. Среднее значение для *M. kurilensis* в заливе Петра Великого составило $(0,05 \pm 0,01)$. В те же годы среднее значение показателя созревания в поселениях *C. grayanus* равнялось $(0,25 \pm 0,05)$ (Седова и Соколенко, 2019b), что в 5 раз выше, чем в поселениях *M. kurilensis*, и является следствием более низкой выживаемости его молоди.

В целом по заливу Петра Великого доля промысловой части поселений *M. kurilensis* составляла $(27,4 \pm 5,3) \%$ (табл. 4), а в поселениях *C. grayanus* в тот же период — $(34,0 \pm 4,8) \%$ (Седова и Соколенко, 2019b). Среднее значение ППЧ поселений *M. kurilensis*, равное $(0,21 \pm 0,03)$, находилось почти на одном уровне со значением ППЧ поселений *C. grayanus* — $(0,17 \pm 0,04)$ (Седова и Соколенко, 2019b). Как указано выше, ежегодное пополнение промысловой части поселений *M. kurilensis* в заливе Петра Великого возможно в объёме более 3 тыс. т. При этом, однако, не учитывается ни промысловая смертность моллюсков, ни естественная (из-за неблагоприятных абиотических условий и антропогенного воздействия), а они могут вносить свои коррективы. В сравнение приведём данные по возможному ежегодному пополнению промысловой части поселений *C. grayanus* в заливе Петра Великого. При современном состоянии промыслового запаса ($32,6 \text{ тыс. т}$) оно оценено в 5 тыс. т (Седова и Соколенко, 2019b).

Заключение. Популяция *M. kurilensis* в заливе Петра Великого в период с 2007 по 2018 г. находилась в стабильном состоянии. Доля особей непромыслового размера в разных поселениях варьировала от 52,5 до 85,5 %, что свидетельствует о протекающих процессах активного

естественного воспроизводства и о регулярном пополнении бентосной части популяции на протяжении многих лет.

Пополнение поселений модиолуса оседающей молодью зависит от наличия пелагических личинок в планктоне, а их половозрелой части — от благоприятных условий для выживания молодежи. Средние значения показателей оседания и созревания *M. kurilensis* в заливе Петра Великого в 2007–2018 гг. составляли $(0,18 \pm 0,07)$ и $(0,05 \pm 0,01)$ соответственно.

Ресурсы *M. kurilensis* оценены в 27,1 тыс. т, а промысловый запас — в 16,4 тыс. т. Ежегодное пополнение промысловой части поселений *M. kurilensis* в заливе Петра Великого возможно в объеме более 3 тыс. т. Среднее значение показателя пополнения промысловой части — $(0,21 \pm 0,03)$.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Авдеева-Марковская Е. Б. О размерно-возрастном составе поселений *Crenomytilus grayanus* (Dunker) в разных условиях обитания в заливе Петра Великого Японского моря // *Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах*. Ленинград : ЗИН АН СССР, 1979. С. 3–8. [Avdeeva-Markovskaya E. B. O razmerno-vozhrastnom sostave poselenii *Crenomytilus grayanus* (Dunker) v raznykh usloviyakh obitaniya v zalive Petra Velikogo Yaponskogo morya. In: *Promyslovy dvustvorchatye mollyuski-midii i ikh rol' v ekosistemakh*. Leningrad : ZIN AN SSSR, 1979, pp. 3–8. (in Russ.)]
2. Вехова Е. Е. Особенности роста и формы раковины трёх представителей семейства Mytilidae (Bivalvia) // *Зоологический журнал*. 2013. Т. 92, № 4. С. 399–408. [Vekhova E. E. The peculiarities of growth and shell morphology of three Mytilidae (Bivalvia) species from the Sea of Japan. *Zoologicheskyy zhurnal*, 2013, vol. 92, no. 4, pp. 399–408. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0044513413040181>
3. Вигман Е. П. Структура друз мидии Грея // *Биология мидии Грея*. Москва : Наука, 1983. С. 88–108. [Vigman E. P. Structure of Gray's mussel clumps. In: *Biologiya midii Greya*. Moscow : Nauka, 1983, pp. 88–108. (in Russ.)]
4. Вигман Е. П., Кутищев А. А. Роль друз разной величины в поддержании численности популяции *Crenomytilus grayanus* // *Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах*. Ленинград : ЗИН АН СССР, 1979. С. 34–36. [Vigman E. P., Kutishchev A. A. The role of drusen of various sizes in maintaining the population of *Crenomytilus grayanus*. In: *Promyslovy dvustvorchatye mollyuski-midii i ikh rol' v ekosistemakh*. Leningrad : ZIN AN SSSR, 1979, pp. 34–36. (in Russ.)]
5. Гаврилова Г. С. Размерная структура популяции мидии гигантской (*Crenomytilus grayanus* Dunker) в зал. Петра Великого (Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2002. Т. 131. С. 300–305. [Gavrilova G. S. The size structure of giant Pacific mussel population in Peter the Great Bay (Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2002, vol. 131, pp. 300–305. (in Russ.)]
6. Гаврилова Г. С., Жембровский С. Ю. Современное распределение мидии гигантской *Crenomytilus grayanus* (Dunker) в заливе Петра Великого // *Известия ТИНРО*. 2000. Т. 127. С. 342–350. [Gavrilova G. S., Zhembrovskiy S. Yu. Present distribution of *Crenomytilus grayanus* (Dunker) in Peter the Great Bay (Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2000, vol. 127, pp. 342–350. (in Russ.)]
7. Галышева Ю. А., Яковлева А. Н. Оценка количественных показателей некоторых промысловых беспозвоночных в основных местах локализации в заливах Восток и Находка (Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2007. Т. 149. С. 191–204. [Galysheva Yu. A., Yakovleva A. N. Assessment of quantitative parameters for some commercial invertebrates in their main settlements in the Vostok and Nakhodka Bays (Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2007, vol. 149, pp. 191–204. (in Russ.)]
8. Евсеев Г. А., Колотухина Н. К. Сравнительная морфология и проблемы таксономии пелагических личинок семейства Mytilidae (Mollusca: Bivalvia) залива Петра Великого Японского моря // *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*. 2008. Вып. 12. С. 5–41. [Evseev G. A., Kolotukhina N. K. Comparative morphology and problems of taxonomy of the mytilid pelagic larvae (Bivalvia: Mytilidae)

- from Peter the Great Bay, Sea of Japan. *The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society*, 2008, vol. 12, pp. 5–41. (in Russ.)]
9. Колотухина Н. К., Омеляненко В. А., Куликова В. А. Состав и фенология пелагических личинок *Bivalvia* юго-западной части залива Петра Великого (Японское море) // *Биота и среда заповедников Дальнего Востока*. 2015. № 5. С. 73–84. [Kolotukhina N. K., Omelyanenko V. A., Kulikova V. A. Composition and phenology of pelagic larvae of *Bivalvia* in southwestern part of the Peter the Great Bay (Sea of Japan). *Biodiversity and Environment of Far East Reserves*, 2015, no. 5, pp. 73–84. (in Russ.)]
 10. Куликова В. А., Колотухина Н. К., Омеляненко В. А. Пелагические личинки двустворчатых моллюсков Уссурийского залива Японского моря // *Биология моря*. 2013. Т. 39, № 6. С. 452–458. [Kulikova V. A., Kolotukhina N. K., Omelyanenko V. A. Pelagic larvae of the bivalves of Ussuriysky Bay, Sea of Japan. *Biologiya morya*, 2013, vol. 39, no. 6, pp. 452–458. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1063074013060059>
 11. Куликова В. А., Колотухина Н. К., Омеляненко В. А. Пелагические личинки двустворчатых моллюсков Амурского залива Японского моря // *Биология моря*. 2014. Т. 40, № 5. С. 342–352. [Kulikova V. A., Kolotukhina N. K., Omelyanenko V. A. Pelagic larvae of bivalve mollusks of Amursky Bay, Sea of Japan. *Biologiya morya*, 2014, vol. 40, no. 5, pp. 342–352. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1063074014050034>
 12. Кутищев А. А., Гоголев А. Ю. Взаимодействие видов мидии Грея и модиолуса диффицилиса в различных экологических условиях // *Биология мидии Грея*. Москва : Наука, 1983. С. 115–118. [Kutishchev A. A., Gogolev A. Yu. Interaction of *Crenomytilus grayanus* and *Modiolus difficilis* mussel species under different ecological conditions. In: *Biologiya midii Greya*. Moscow : Nauka, 1983, pp. 115–119. (in Russ.)]
 13. Марковская Е. Б. К биологии мидии зал. Петра Великого // *Известия ТИНРО*. 1952. Т. 37. С. 163–173. [Markovskaya E. B. On the biology of mussel in Peter the Great Bay. *Izvestiya TINRO*, 1952, vol. 37, pp. 163–173. (in Russ.)]
 14. Микулич Л. В., Родин В. Е. К вопросу использования модиолуса // *Учёные записки Дальневосточного государственного университета*. 1963. Вып. 6. С. 159–163. [Mikulich L. V., Rodin V. E. On the question of using *Modiolus*. *Uchenye zapiski Dal'nevostochnogo gosudarstvennogo universiteta*, 1963, iss. 6, pp. 159–163. (in Russ.)]
 15. Радовец А. В., Христофорова Н. К. Динамика численности личинок промысловых видов двустворчатых моллюсков в планктоне бухты Миноносок (зал. Посыета) и зал. Восток (Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2008. Т. 153. С. 201–214. [Radovets A. V., Khristoforova N. K. Density dynamics of commercial bivalves larvae in plankton of the Minonosok Bight and Vostok Bay (Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2008, vol. 153, pp. 201–214. (in Russ.)]
 16. Разин А. И. Морские промысловые моллюски южного Приморья // *Известия ТИРХ*. 1934. Т. 8. 110 с. [Razin A. I. Morskije promyslovyje mollyuski Primorskogo Kraya. *Izvestiya TIRKh*, 1934, vol. 8, 110 p. (in Russ.)]
 17. Седова Л. Г. Промысел и ресурсы двустворчатых моллюсков в прибрежье Приморского края (Японское море) // *Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование* : материалы 11-й Нац. (всерос.) науч.-практ. конф., 24–25 марта 2020 г. Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2020. С. 54–58. [Sedova L. G. Bivalve mollusks fishery and resources at the coast area of Primorsky Krai (Japan Sea). In: *Prirodnye resursy, ikh sovremennoe sostoyanie, okhrana, promyslovoe i tekhnicheskoe ispol'zovanie* : materialy 11-i Nats. (vseros.) nauch.-prakt. konf., 24–25 March, 2020. Petropavlovsk-Kamchatsky : KamchatGTU, 2020, pp. 54–58. (in Russ.)]
 18. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Распределение и ресурсы мидии Грея и модиолуса курильского в Амурском заливе (залив Петра Великого, Японское море) // *Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана* : материалы 5-й Междунар. науч.-техн. конф., 22–24 мая 2018 г. Владивосток : Дальрыбвтуз, 2018а. Ч. 1. С. 184–189. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Distribution and resources of Gray's mussel and Kuril horse mussel in Amur Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan). In: *Aktual'nye problemy osvoeniya biologicheskikh resursov Mirovogo okeana* : materialy 5-i Mezhdunar. nauchno-tekhn. konf., 22–24 May, 2018. Vladivostok : Dal'rybvtuz, 2018a, pt. 1, pp. 184–189. (in Russ.)]

19. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Распределение мидии Грея и модиолуса курильского в заливе Посыета (залив Петра Великого, Японское море) // *Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование* : материалы 9-й Всерос. науч.-практ. конф., 20–22 марта 2018 г. Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2018b. Ч. 1. С. 88–92. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Distribution of mussel *Crenomytilus grayanus* and horsmussel *Modiolus kurilensis* in the Posyet Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan). In: *Prirodnye resursy, ikh sovremennoe sostoyanie, okhrana, promyslovoe i tekhnicheskoe ispol'zovanie* : materialy 9-i Vseros. nauch.-prakt. konf., 20–22 March, 2018. Petropavlovsk-Kamchatsky : KamchatGTU, 2018, pt. 1, pp. 88–92. (in Russ.)]
20. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Ресурсы и распределение мидии Грея и модиолуса курильского в бухтах Бойсмана и Баклан (залив Петра Великого, Японское море) // *Актуальные вопросы рыболовства, рыбоводства (аквакультуры) и экологического мониторинга водных экосистем* : материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию Азовского науч.-иссл. ин-та рыбн. хоз-ва, 11–12 декабря 2018 г. Ростов-на-Дону : АЗНИИРХ, 2018c. С. 215–219. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Resources and distribution of Gray's mussel and Kuril horse mussel in Boisman and Baklan bays (Peter the Great Bay, Sea of Japan). In: *Aktual'nye voprosy rybolovstva, rybovodstva (akvakul'tury) i ekologicheskogo monitoringa vodnykh ekosistem* : materialy Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., posvyashch. 90-letiyu Azovskogo nauch.-issl. in-ta ryb. khoz-va, 11–12 Dec., 2018. Rostov-on-Don : AzNIIRKh, 2018c, pp. 215–219. (in Russ.)]
21. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Состояние поселений, ресурсы и промысел мидии Грея *Crenomytilus grayanus* в прибрежье Приморского края (Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2019a. Т. 198. С. 33–45. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. State of settlements, resources and fishery of Gray mussel *Crenomytilus grayanus* at the coast of Primorsky Region (Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2019a, vol. 198, pp. 33–45. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-198-33-45>
22. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Размерная структура поселений мидии Грея *Crenomytilus grayanus* в прибрежье Приморского края (Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2019b. Т. 199. С. 35–48. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Size structure in settlements of mussel *Crenomytilus grayanus* at the coast of Primorsky Krai (Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2019b, vol. 199, pp. 35–48. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-199-35-48>
23. Селин Н. И. Состав и структура смешанных поселений *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) и *Modiolus kurilensis* (Bernard, 1983) (Bivalvia: Mytilidae) в заливе Петра Великого Японского моря // *Биология моря*. 2018a. Т. 44, № 5. С. 307–316. [Selin N. I. The composition and structure of a mixed population of *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) and *Modiolus kurilensis* (Bernard, 1983) (Bivalvia: Mytilidae) in Peter the Great Bay, Sea of Japan. *Biologiya morya*, 2018a, vol. 44, no. 5, pp. 307–316. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0134347518050029>
24. Селин Н. И. Онтогенетическая изменчивость прочности биссусного прикрепления к субстрату у *Modiolus kurilensis* F. R. Bernard, 1983 (Bivalvia: Mytilidae) в связи с дружным характером организации // *Биология моря*. 2018b. Т. 44, № 6. С. 418–420. [Selin N. I. Ontogenetic variation in byssal attachment strength of *Modiolus kurilensis* F. R. Bernard, 1983 (Bivalvia: Mytilidae) in connection with spatial organization in druses. *Biologiya morya*, 2018b, vol. 44, no. 6, pp. 418–420. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S106307401806010X>
25. Селин Н. И., Понуровский С. К. Некоторые особенности роста мидии Грея и модиолуса длиннощетинкового в бухте Витязь залива Посыета Японского моря // *Биология моря*. 1981. № 6. С. 75–77. [Selin N. I., Ponurovsky S. K. Some growth peculiarities of the mussel *Crenomytilus grayanus* and horse mussel *Modiolus difficilis* in Vityaz Bay, Sea of Japan. *Biologiya morya*, 1981, no. 6, pp. 75–77. (in Russ.)]
26. Селин Н. И., Гоголев А. Ю., Буяновский А. И. Локальная и широтная изменчивость линейного роста двустворчатого моллюска *Modiolus kurilensis* // *Биология моря*. 1991. № 3. С. 45–54. [Selin N. I., Gogolev A. Yu., Buyanovsky A. I.

- Local and latitudinal variability of the linear growth of the bivalve *Modiolus kurilensis*. *Biologiya morya*, 1991, no. 3, pp. 45–54. (in Russ.)]
27. Dinesen G. E., Morton B. Review of the functional morphology, biology and perturbation impacts on the boreal, habitat-forming horse mussel *Modiolus modiolus* (Bivalvia: Mytilidae: Modiolinae). *Marine Biology Research*, 2014, vol. 10, iss. 9, pp. 845–870. <https://doi.org/10.1080/17451000.2013.866250>
28. Lindenbaum C., Bennell J. D., Rees E. I. S., McClean D., Cook W., Wheeler A. J., Sanderson W. G. Small-scale variation within a *Modiolus modiolus* (Mollusca: Bivalvia) reef in the Irish Sea: I. Seabed mapping and reef morphology. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2008, vol. 88, iss. 1, pp. 33–141. <https://doi.org/10.1017/S0025315408000374>
29. Rees E. I. S., Sanderson W. G., Mackie A. S. Y., Holt R. H. F. Small-scale variation within a *Modiolus modiolus* (Mollusca: Bivalvia) reef in the Irish Sea. III. Crevice, sediment infauna and epifauna from targeted cores. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2008, vol. 88, iss. 1, pp. 151–156. <https://doi.org/10.1017/S0025315408000052>
30. Tsuchiya M. Faunal structures associated with patches of mussels on East Asian coasts. *Helgolander Marine Research*, 2002, vol. 56, pp. 31–36. <https://doi.org/10.1007/s10152-001-0099-2>

RESOURCES AND STRUCTURE OF HORSEMUSSEL *MODIOLUS KURILENSIS* SETTLEMENTS IN PETER THE GREAT BAY (THE SEA OF JAPAN)

L. G. Sedova and D. A. Sokolenko

Pacific branch of the FSBSI “Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography”, Vladivostok,
Russian Federation
E-mail: ludmila.sedova@tinro-center.ru

Modiolus kurilensis F. R. Bernard, 1983 (Mollusca, Bivalvia) can be found in Peter the Great Bay (the Sea of Japan) both on soft and hard substrates, often together with the mussel *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853); it is a promising commercial species. This mollusc is a by-catch when catching *C. grayanus*. The aim of the work was to assess *M. kurilensis* resources and settlement structure in Peter the Great Bay. The research was carried out in 2007–2018 by scuba-diving methods of hydrobiological research at the depths of down to 20 m. In total, the data were analyzed for 2,409 stations; *M. kurilensis* was found at 308 stations. Sampled molluscs were measured and weighed. The material was processed statistically and cartographically; the mean biomass and distribution density of *M. kurilensis* settlements were calculated. In total, 870 horse mussels were analyzed for studying the settlement structure. The following indicators were estimated: index of settling (ratio of the abundance of juvenile molluscs with a shell length of 1–30 mm (spat, yearlings) to the abundance of adults with a shell length of > 50 mm); index of maturation (ratio of the abundance of pre-reproductive molluscs with a shell length of 35–50 mm to the abundance of adults with a shell length of > 50 mm); index of replenishment of the commercial stock (ratio of the abundance of molluscs with a shell length of 95–100 mm (recruits) to the abundance of molluscs of commercial length of > 100 mm). The state of *M. kurilensis* population in Peter the Great Bay is stable: the ratio of molluscs of non-commercial length varies 52 to 86 % in most settlements, which indicates active natural reproduction and regular replenishment of the benthic part over many years. Replenishment of settlements with settling of both spat and yearlings depends on the presence of pelagic larvae in the plankton, while replenishment of the mature molluscs depends on favorable conditions for juvenile survival. In 2007–2018, the mean values of the indices of settling and maturation in *M. kurilensis* settlements in Peter the Great Bay were of (0.18 ± 0.07) and (0.05 ± 0.01) , respectively. *M. kurilensis* resources are estimated at 27.1 thousand tons, and the commercial stock – at 16.4 thousand tons. The annual replenishment of the commercial stock of *M. kurilensis* in Peter the Great Bay is possible in a volume of more than 3 thousand tons. The mean value of the index of replenishment of the commercial stock is of (0.21 ± 0.03) .

Keywords: horse mussel, *Modiolus kurilensis*, resources, commercial stock, settlement structure, replenishment, Peter the Great Bay, Sea of Japan



УДК 597.2/1.5-146(262.5.04)

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
УЛЬТРАСТРУКТУРЫ КЛЕТОК НЕФРОНА
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПЕЛАГИЧЕСКИХ, ПРИДОННЫХ И ДОННЫХ РЫБ
(БУХТА КАРАНТИННАЯ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)**

© 2021 г. Е. А. Флёрова¹, Г. М. Чуйко²

¹Ярославский научно-исследовательский институт животноводства и кормопроизводства — филиал ФНЦ ВИК имени В. Р. Вильямса, пос. Михайловский, Российская Федерация

²Институт биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок, Российская Федерация
E-mail: katarinum@mail.ru

Поступила в редакцию 12.11.2020; после доработки 23.03.2021;
принята к публикации 04.06.2021; опубликована онлайн 16.06.2021.

Изучена ультраструктура основных отделов нефрона мезонефроса костистых рыб Чёрного моря (пелагических *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) и *Chelon auratus* (Risso, 1810); придонных *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) и *Spicara flexuosa* Rafinesque, 1810; донных *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758, *Gobius niger* Linnaeus, 1758 и *Mullus barbatus ponticus* Essipov, 1927). Показано, что у рыб Чёрного моря, обитающих на разных глубинах и находящихся в различных условиях осмотической нагрузки среды, на тканевом уровне организации нефроны имеют единый план строения и формируют гломерулярные почки. Приспособленность рыб к обитанию на определённых глубинах в первую очередь проявляется в увеличении количества и размеров митохондрий всех типов эпителиальных клеток нефрона. Кроме того, отмечено уменьшение площади почечных телец, длины подоцитов и высоты эпителиоцитов канальцев, а также длины щёточной каёмки проксимальных канальцев I типа. Цитологические особенности нефрона пелагических, придонных и донных рыб характеризуют высокую адаптационную способность клеточных структур мезонефроса.

Ключевые слова: костистые рыбы, пелагические рыбы, придонные рыбы, донные рыбы, почка, нефрон, ультраструктура, Чёрное море

Выяснение механизмов адаптаций рыб к разным биотическим и абиотическим факторам не представляется возможным без всестороннего изучения структуры различных органов, тканей и особенно клеток. Почки рыб служат ведущим эффекторным компонентом физиологической системы водно-солевого обмена, благодаря которому рыбы приобрели определённую независимость от среды обитания и заселили как морские, так и пресные воды (Наточин, 1976, 2002 ; Wood et al., 2020). Известно, что строение и функция почек пресноводных и морских рыб обусловлены своеобразием их филогенетического развития и экологией. У пресноводных костистых рыб есть хорошо развитая гломерулярная почка, экскретирующая избыток воды и реабсорбирующая профильтровавшиеся ионы. Напротив, морские костистые рыбы вынуждены экономить воду и выводить избыток солей; в связи с этим в почках некоторых видов происходит редукция гломерул, вплоть до их полного исчезновения (Наточин, 1976, 2002 ; Erisson & Olsen, 1968 ; Ericsson & Olsen, 1970 ; Marshall, 1930).

В настоящее время особое внимание уделяют изучению приспособлений рыб к комплексу факторов окружающей среды именно на клеточном уровне, так как эволюция рыб неразрывно связана с высокой степенью специализации и адаптационной пластичностью данного уровня организации живой материи. Для построения общей модели функционирования почек костистых рыб, обитающих в воде с различной солёностью, необходимы данные по особенностям тонкого строения структур, образующих нефрон. К сожалению, работы, посвящённые изучению ультраструктуры почек морских рыб, до сих пор фрагментарны. Нет данных о зависимости тонкого строения нефрона от образа жизни морских рыб, которые обитают на разных глубинах, характеризующихся различными гидрохимическими показателями, в том числе солёностью, в границах одного водоёма (Куфтаркова и др., 2008). Настоящая работа проведена с целью выявить общие и специфические черты субмикроскопической структуры нефрона пелагических, придонных и донных костистых рыб Чёрного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследована ультраструктура нефронов мезонефроса у черноморских костистых рыб семи видов. Пелагические — средиземноморская ставрида *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) (7 экз., $(10,1 \pm 0,20)$ см, $(1,6 \pm 0,80)$ г) и кефаль-сингиль *Chelon auratus* (Risso, 1810) (5 экз., $(15,4 \pm 7,7)$ см, $(49,0 \pm 7,26)$ г). Придонные — морской карась *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) (10 экз., $(5,60 \pm 0,20)$ см, $(5,90 \pm 0,50)$ г) и смарида *Spicara flexuosa* Rafinesque, 1810 (17 экз., $(9,95 \pm 0,19)$ см, $(18,3 \pm 1,17)$ г). Донные — скорпена *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 (10 экз., $(11,9 \pm 0,46)$ см, $(67,4 \pm 7,56)$ г), бычок-черныш *Gobius niger* Linnaeus, 1758 (3 экз., $(8,70 \pm 0,31)$ см, $(18,2 \pm 0,92)$ г) и султанка *Mullus barbatus ponticus* Essipov, 1927 (12 экз., $(12,2 \pm 0,44)$ см, $(62,6 \pm 7,17)$ г).

Пробы отбирали в летне-осенний период в бухте Карантинная (Чёрное море, г. Севастополь), которая характеризуется разницей температур и показателей солёности между поверхностью и дном. Разница температур здесь в летнее время достигает $13,39$ °С. В этот период чётко прослеживается подток в придонный слой охлаждённых и более солёных ($18,24$ ‰) глубинных вод с пониженным содержанием растворённого кислорода (89 %) и величиной pH $8,15$, тогда как в поверхностном слое показатель солёности в среднем составляет $17,12$ ‰, содержание растворённого кислорода — 96 %, а величина pH — $8,24$ (Куфтаркова и др., 2008).

Рыб отлавливали ловушками и доставляли в лабораторию, где определяли их размерно-весовые характеристики. Далее извлекали почки и из срединной части мезонефроса скальпелем иссекали кусочки органа для электронной микроскопии. Образцы органов фиксировали в 2,5%-ном глутаральдегиде на 0,1 М фосфатном буфере и проводили по стандартной для электронной микроскопии методике (Тимакова и др., 2014). Ультратонкие срезы готовили на микротоме Leica EM UC7, контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца, просматривали под электронным микроскопом JEM-1011. Измерения проводили по цифровым фотографиям, данные подвергали статистической обработке в программах Microsoft Excel и Statistica 10.

При статистической обработке вычисляли средние значения и их стандартные ошибки ($M \pm m$). Перед статистическим анализом проводили анализ данных на выбросы. Соответствие нормальному распределению оценивали с помощью критерия Шапиро — Уилка (W). Для проверки статистической значимости различия средних значений выборок применяли t -критерий Стьюдента. Для оценки различия средних значений выборки использовали множественные попарные апостериорные сравнения с помощью критерия наименьшей значимой разности (least significant difference, LSD-test). В случае отклонения распределения от нормального, для выборок применяли критерий Краскела — Уоллиса. Для оценки различия средних значений выборки в этом случае использовали множественные попарные апостериорные сравнения с помощью критерия Данна. В качестве критического уровня значимости принимали $p \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Почечное тельце является началом нефрона всех исследованных видов и построено по единому принципу. Стенка почечного тельца состоит из двух листков, париетального и висцерального, которые очень плотно прилегают друг к другу. Между листками имеется полость толщиной 2,03–2,45 мкм (табл. 1, рис. 1а). Наружный слой капсулы образован однослойным плоским эпителием, расположенным на базальной мембране толщиной 0,66–0,77 мкм (табл. 1). Внутренний слой капсулы образован очень плотно прилегающими друг к другу подоцитами (рис. 1а). Тело подоцита имеет овальную форму и вытянуто вдоль ядерной мембраны (рис. 1б). Наиболее крупные клетки обнаружены на срезах почечных телец у пелагических видов — ставриды и кефали-сингиля. Длина подоцитов ставриды достоверно превосходит данный показатель у придонных и донных рыб, тогда как длина подоцитов кефали-сингиля достоверно превышает таковую лишь у придонного вида — морского карася. Ядро подоцитов округлое, занимает большую часть клеток; длина ядер варьирует от 2,82 до 4,34 мкм, ширина — от 1,41 до 2,15 мкм (табл. 1). Гетерохроматин глыбчатый, основная его часть сконцентрирована на периферии ядра. Плотная цитоплазма большинства клеток содержит две крупные митохондрии (рис. 1б). На срезах почечных телец отмечено небольшое количество капиллярных петель (рис. 1а).

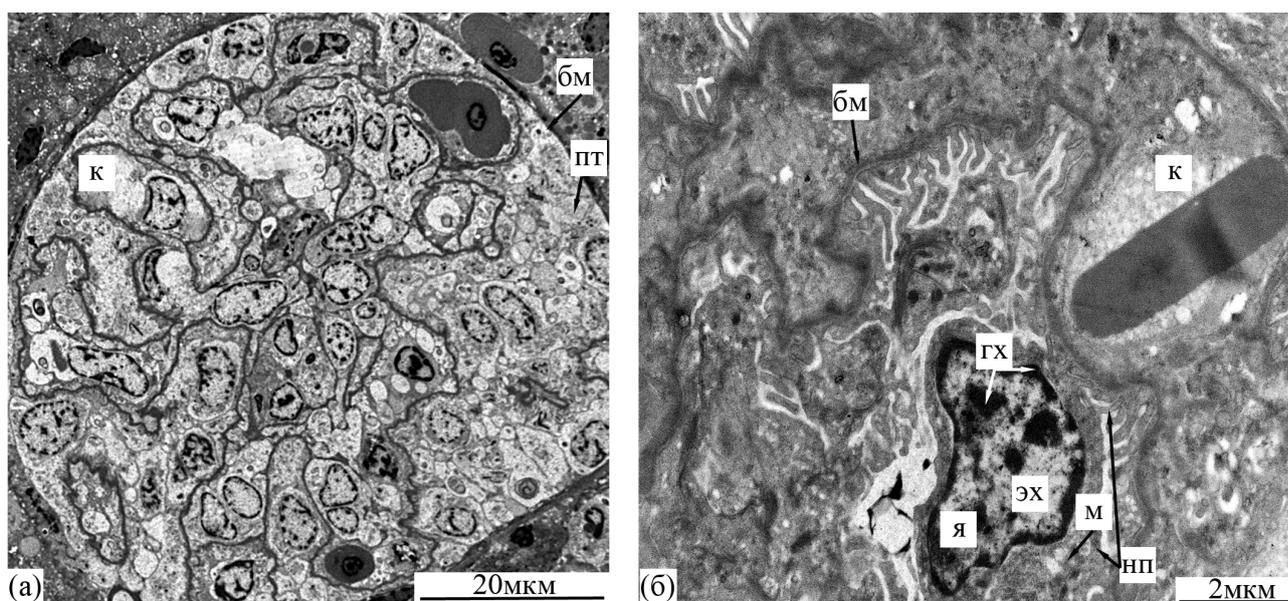


Рис. 1. Ультраструктура нефрона: а — почечное тельце *Scorpaena porcus*; б — подоцит почечного тельца *Spicara flexuosa*. Бм — базальная мембрана париетального листка; гх — гетерохроматин; к — капилляр; м — митохондрия; нп — ножки подоцита; пт — полость тельца; эх — эухроматин; я — ядро

Fig. 1. Ultrastructure of the nephron: а – renal corpuscle in *Scorpaena porcus*; б – podocyte of the renal corpuscle in *Spicara flexuosa*. Бм – basement membrane of the parietal layer; гх – heterochromatin; к – capillary; м – mitochondrion; нп – podocyte feet; пт – cavity of renal corpuscle; эх – euchromatin; я – nucleus

Эпителиоциты проксимального канальца построены по плану, характерному для клеток этого участка нефрона (рис. 2а, 3а). От клеток дистального канальца их отличает наличие щёточной каёмки, высота которой является наибольшей в начальном участке и постепенно уменьшается по мере приближения к эпителиоцитам дистального канальца.

Анализ ультраструктуры клеток, выстилающих этот участок канальца, показал, что эпителиоциты можно разделить на два типа (рис. 2а, 3а).

Таблица 1. Морфометрические показатели структур почечного тельца, мкм**Table 1.** Morphometric indicators of the renal corpuscle structures, μm

Вид	Диаметр почечного тельца, $n = 10$	Полость почечного тельца, $n = 10$	Толщина базальной мембраны, $n = 20$	Подоцит	
				Клетка, $n = 10$	Ядро, $n = 20$
<i>Trachurus mediterraneus</i>	$49,2 \pm 3,60$	$2,08 \pm 0,10$	$0,77 \pm 0,05$	$5,09 \pm 0,24^{1,2,3,4} \times 2,97 \pm 0,40$	$4,34 \pm 0,32 \times 2,15 \pm 0,30$
<i>Chelon auratus</i>	$49,0 \pm 0,41^{1,2,3,4,5}$	$2,16 \pm 0,07$	$0,73 \pm 0,07$	$4,76 \pm 0,34^5 \times 2,86 \pm 0,19$	$3,60 \pm 0,16 \times 2,07 \pm 0,21$
<i>Diplodus annularis</i>	$47,4 \pm 0,48^1$	$2,03 \pm 0,09$	$0,71 \pm 0,05$	$4,65 \pm 0,09^5 \times 2,34 \pm 0,27$	$2,77 \pm 0,26 \times 1,41 \pm 0,21$
<i>Spicara flexuosa</i>	$47,1 \pm 0,66^2$	$2,08 \pm 0,11$	$0,66 \pm 0,06$	$3,59 \pm 0,14^1 \times 2,72 \pm 0,25$	$2,82 \pm 0,33 \times 1,92 \pm 0,12$
<i>Gobius niger</i>	$47,0 \pm 0,35^3$	$2,45 \pm 0,22$	$0,67 \pm 0,02$	$4,19 \pm 0,34^2 \times 2,49 \pm 0,29$	$3,11 \pm 0,44 \times 1,56 \pm 0,24$
<i>Mullus barbatus ponticus</i>	$46,3 \pm 0,17^4$	$2,42 \pm 0,16$	$0,69 \pm 0,01$	$4,42 \pm 0,37^3 \times 2,40 \pm 0,25$	$3,30 \pm 0,41 \times 1,57 \pm 0,20$
<i>Scorpaena porcus</i>	$46,9 \pm 0,82^5$	$2,33 \pm 0,23$	$0,66 \pm 0,03$	$4,12 \pm 0,42^4 \times 2,58 \pm 0,37$	$3,11 \pm 0,36 \times 1,81 \pm 0,28$

Примечание: здесь и далее в таблицах одинаковые численные индексы в разных столбцах указывают на статистически значимые различия между показателями, $p \leq 0,05$.

Note: hereinafter in the tables, the same numerical indices in different columns denote statistically significant differences between indicators, $p \leq 0.05$.

Эпителиоциты I типа образуют начало проксимального канальца. Это вытянутые, пирамидальной формы клетки, плотно прилегающие друг к другу (рис. 2а). Самые высокие клетки отмечены у пелагического вида (кефали-сингиля), а эпителиоциты наименьшей длины — у донного (скорпены). Выявлено, что длина клеток ставриды и кефали-сингиля достоверно больше длины этого типа клеток у других исследованных видов (табл. 2). Ядра эпителиоцитов округлой формы, размеры ядер между видами различаются незначительно (табл. 2). Ядра расположены в базальной части клеток, гетерохроматина мало, большая его часть находится вдоль ядерной мембраны, между ядерными порами (рис. 1а). Цитоплазма содержит большое количество крупных митохондрий, которые расположены вдоль продольной оси клеток (рис. 2б). Установлено, что количество и размеры митохондрий на срезах эпителиоцитов возрастают в ряду пелагические — придонные — донные рыбы. Различия в количестве и размерах митохондрий между пелагическими и донными рыбами достоверны (табл. 2). Размеры митохондрий морского карася, ведущего придонный образ жизни, статистически значимо больше размеров донных рыб — бычка-черныша и султанки (табл. 2). От базальной части вдоль клеток тянутся многочисленные складки гладкого эндоплазматического ретикулума, образующие сложные переплетения (рис. 2б). В базальной части клеток выявлены электронно-прозрачные везикулы (рис. 2б). В апикальной части клеток обнаружены крупные электронно-плотные секреторные гранулы, характерные для этого участка нефрона (рис. 2а). Количество секреторных гранул варьирует незначительно (табл. 2). Не выявлено зависимости размеров секреторных гранул от образа жизни исследованных видов. Наиболее крупные гранулы обнаружены на срезах клеток бычка-черныша, секреторные гранулы наименьших размеров — на срезах клеток султанки (табл. 2). В апикальной части клеток на границе со щёточной каёмкой расположена хорошо развитая зона эндоцитоза; наибольшей длины она достигает у смарида, наименьшая отмечена у султанки (табл. 2). Данная зона характеризуется наличием хорошо развитой тубуло-везикулярной системы, которая образована большим числом везикул и одиночными сегментами тубулярного ретикулума, локализованного вдоль продольной оси клетки (рис. 2в).

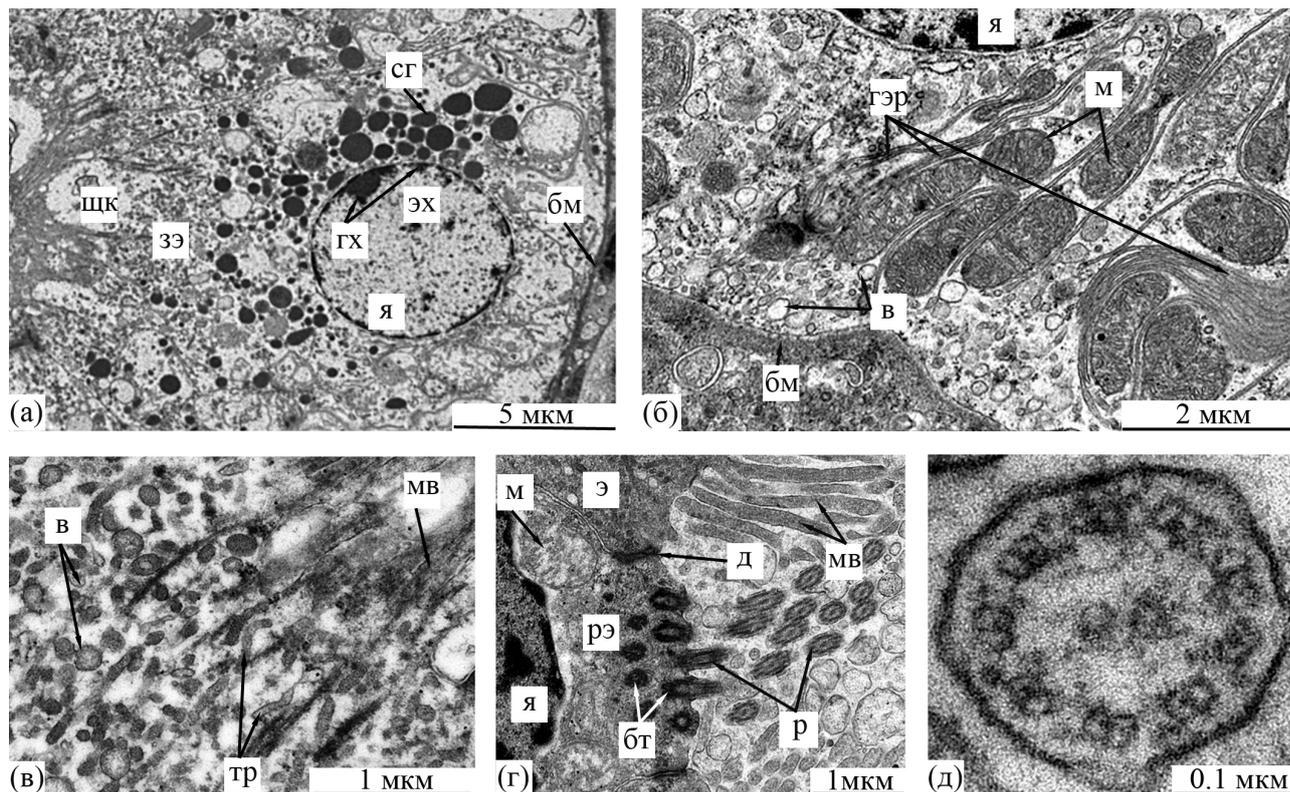


Рис. 2. Ультраструктура эпителиоцитов проксимального канальца I типа: а — фрагмент проксимального канальца с эпителиоцитами I типа *Chelon auratus*; б — базальная часть эпителиоцита I типа *Gobius niger*; в — зона эндоцитоза *Mullus barbatus ponticus*; г — апикальная часть реснитчатого эпителиоцита *Diplodus annularis*; д — поперечный срез реснички *Diplodus annularis*. Бм — базальная мембрана; бт — базальное тельце; в — везикула; гх — гетерохроматин; гэр — гладкий эндоплазматический ретикулум; д — десмосома; зэ — зона эндоцитоза; м — митохондрия; мв — микроворсинки; р — реснички; рэ — реснитчатый эпителиоцит; сг — секреторные гранулы; тр — тубулярный ретикулум; щк — щётчатая каёмка; э — эпителиоцит I типа; эх — эухроматин; я — ядро

Fig. 2. Ultrastructure of type I proximal tubule epithelial cells: а – fragment of the proximal tubule with type I epithelial cells in *Chelon auratus*; б – basal part of type I epithelial cell in *Gobius niger*; в – endocytosis zone of *Mullus barbatus ponticus*; г – apical part of ciliated epithelial cell in *Diplodus annularis*; д – cross section of the cilium in *Diplodus annularis*. Бм – basement membrane; бт – basal body; в – vesicle; гх – heterochromatin; гэр – smooth endoplasmic reticulum; д – desmosome; зэ – endocytosis zone; м – mitochondrion; мв – microvilli; р – cilia; рэ – ciliated epithelial cell; сг – secretory granules; тр – tubular reticulum; щк – brush border; э – type I epithelial cell; эх – euchromatin; я – nucleus

Щётчатая каёмка наиболее высокая для проксимальных канальцев пелагических рыб: её длина у ставриды достоверно больше таковой у придонных и донных рыб (табл. 1). Щётчатая каёмка состоит из большого числа ресничек и микроворсинок, обращённых в просвет канальца (рис. 2г). Показано, что толщина микроворсинок у исследованных видов различна; данный показатель у ставриды достоверно отличается от показателя у морского карася, смариды и скорпены. Зависимости толщины микроворсинок от образа жизни видов не обнаружено (табл. 2). Реснички являются выростами реснитчатых эпителиоцитов, образующих проксимальный каналец (рис. 2г). Структура реснитчатых эпителиоцитов несколько отличается от таковой эпителиоцитов, несущих на апикальной поверхности микроворсинки. Цитоплазма реснитчатых клеток более светлая, зона эндоцитоза отсутствует, в апикальной части клеток обнаруживаются крупные митохондрии, расположенные выше базальных телец ресничек (рис. 2г). Реснички имеют типичное для данных органелл строение, образованы аксонемой; в основании реснички расположено базальное тельце (рис. 2д).

Таблица 2. Морфометрические показатели эпителиоцитов I типа проксимального канальца, мкм**Table 2.** Morphometric indicators of type I epithelial cells of the proximal tubule, μm

Показатель	<i>Trachurus mediterraneus</i>	<i>Chelon auratus</i>	<i>Diplodus annularis</i>	<i>Spicara flexuosa</i>	<i>Gobius niger</i>	<i>Mullus barbatus ponticus</i>	<i>Scorpaena porcus</i>
Клетка, $n = 10$	$13,4 \pm 0,51^{1,2,3,4,5} \times$ $10,5 \pm 0,70$	$13,8 \pm 0,62^{6,7,8,9,10} \times$ $9,15 \pm 0,44$	$12,5 \pm 0,38^{1,6} \times$ $9,57 \pm 0,42$	$12,0 \pm 0,20^{2,7} \times$ $9,57 \pm 0,30$	$11,7 \pm 0,29^{3,8} \times$ $9,32 \pm 0,28$	$11,3 \pm 0,18^{4,9} \times$ $8,40 \pm 0,88$	$11,0 \pm 0,39^{5,10} \times$ $9,04 \pm 0,62$
Ядро, $n = 20$	$5,92 \pm 0,38 \times$ $4,40 \pm 0,39$	$4,27 \pm 0,20 \times$ $3,86 \pm 0,24$	$5,71 \pm 0,12 \times$ $4,02 \pm 0,26$	$4,78 \pm 0,42 \times$ $3,45 \pm 0,31$	$5,45 \pm 0,22 \times$ $4,80 \pm 0,28$	$4,13 \pm 0,11 \times$ $3,74 \pm 0,18$	$4,99 \pm 0,30 \times$ $3,53 \pm 0,41$
Митохондрия, $n = 20$	$1,15 \pm 0,16 \times$ $0,59 \pm 0,04^{1,2,3,4}$	$1,02 \pm 0,08 \times$ $0,65 \pm 0,06^{5,6,7,8}$	$1,36 \pm 0,15 \times$ $0,79 \pm 0,05^{9,10}$	$1,82 \pm 0,62 \times$ $1,12 \pm 0,19^{1,5}$	$2,00 \pm 0,18 \times$ $1,26 \pm 0,11^{2,6,9}$	$2,10 \pm 0,21 \times$ $1,26 \pm 0,14^{3,7,10}$	$1,93 \pm 0,23 \times$ $1,49 \pm 0,14^{4,8}$
Количество митохондрий на срезе клетки, $n = 20$	$48,7 \pm 7,28^{1,2}$	$45,3 \pm 3,48^{3,4}$	$57,5 \pm 3,19$	$52,0 \pm 8,04$	$63,7 \pm 4,83$	$74,6 \pm 2,66^{1,3}$	$73,2 \pm 3,75^{2,4}$
Секреторная гранула, $n = 20$	$1,58 \pm 0,13 \times$ $1,35 \pm 0,13$	$0,68 \pm 0,06 \times$ $0,59 \pm 0,10$	$1,17 \pm 0,07 \times$ $0,93 \pm 0,06$	$1,08 \pm 0,20 \times$ $0,99 \pm 0,18$	$1,65 \pm 0,07 \times$ $1,47 \pm 0,13$	$0,63 \pm 0,03 \times$ $0,52 \pm 0,05$	$1,04 \pm 0,05 \times$ $0,95 \pm 0,05$
Количество секреторных гранул на срезе клетки, $n = 20$	$4,00 \pm 0,45$	$4,00 \pm 0,50$	$5,25 \pm 1,31$	$5,29 \pm 1,31$	$4,00 \pm 0,49$	$3,20 \pm 0,20$	$3,75 \pm 0,68$
Зона эндоцитоза, $n = 20$	$3,81 \pm 0,79$	$3,41 \pm 0,21$	$3,25 \pm 0,40$	$5,07 \pm 0,25$	$4,65 \pm 0,34$	$2,84 \pm 0,32$	$4,64 \pm 0,31$
Длина щёточной каёмки, $n = 20$	$2,87 \pm 0,31^{1,2,3,4,5}$	$2,69 \pm 0,12$	$2,35 \pm 0,14^1$	$1,99 \pm 0,21^2$	$2,10 \pm 0,18^3$	$1,95 \pm 0,16^4$	$2,14 \pm 0,12^5$
Реснички, $n = 20$	$0,23 \pm 0,00$	$0,24 \pm 0,00$	$0,22 \pm 0,00$	$0,24 \pm 0,00$	$0,23 \pm 0,00$	$0,24 \pm 0,00$	$0,24 \pm 0,01$
Микроворсинки, $n = 20$	$0,32 \pm 0,04$	$0,26 \pm 0,01$	$0,40 \pm 0,01$	$0,23 \pm 0,03$	$0,31 \pm 0,03$	$0,24 \pm 0,02$	$0,23 \pm 0,01$

Эпителиоциты II типа — это клетки, которые по плану строения схожи с клетками I типа, но меньше таковых по высоте (рис. 3а, табл. 3).

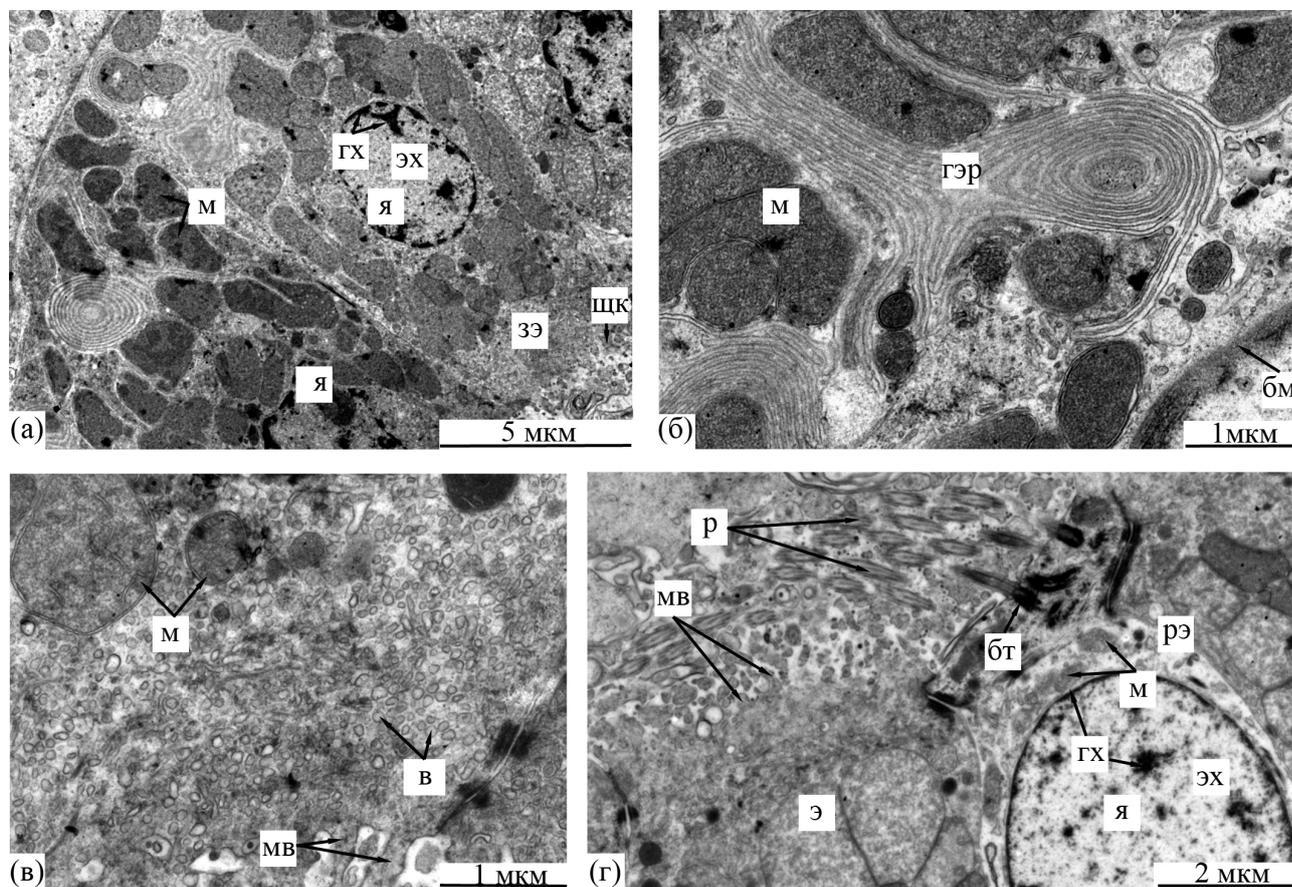


Рис. 3. Ультраструктура эпителиоцитов проксимального канальца II типа: а — фрагмент проксимального канальца с эпителиоцитами II типа *Mullus barbatus ponticus*; б — базальная часть эпителиоцита II типа *Gobijs niger*; в — зона эндоцитоза *Trachurus mediterraneus*; г — апикальная часть реснитчатого эпителиоцита *Trachurus mediterraneus*. Бм — базальная мембрана; бт — базальное тельце; в — везикула; гх — гетерохроматин; гэр — гладкий эндоплазматический ретикулум; зэ — зона эндоцитоза; м — митохондрия; мв — микроворсинки; р — реснички; рэ — реснитчатый эпителиоцит; щк — щётчатая каёмка; э — эпителиоцит промежуточного канальца; эх — эухроматин; я — ядро

Fig. 3. Ultrastructure of type II proximal tubule epithelial cells: а – fragment of the proximal tubule with type II epithelial cells in *Mullus barbatus ponticus*; б – basal part of type II epithelial cell in *Gobijs niger*; в – endocytosis zone of *Trachurus mediterraneus*; г – apical part of ciliated epithelial cell in *Trachurus mediterraneus*. Бм – basement membrane; бт – basal body; в – vesicle; гх – heterochromatin; гэр – smooth endoplasmic reticulum; зэ – endocytosis zone; м – mitochondrion; мв – microvilli; р – cilia; рэ – ciliated epithelial cell; щк – brush border; э – epithelial cell of the intermediate tubule; эх – euchromatin; я – nucleus

Наименьшие по высоте эпителиоциты обнаружены в нефронах кефали-сингиля, наибольшие — в нефронах скорпены (табл. 3). Выявлено, что эпителиоциты ставриды достоверно выше таковых бычка-черныша, султанки и скорпены. Эпителиоциты кефали-сингиля достоверно выше эпителиоцитов ставриды и эпителиальных клеток всех исследованных придонных и донных рыб (табл. 3). Ядра эпителиоцитов имеют округлую форму, располагаются в центральной части клеток; размеры ядер незначительно различаются у исследованных видов (табл. 3, рис. 3а). Гетерохроматина мало, большая часть его расположена вдоль ядерной мембраны, между ядерными порами. Цитоплазма содержит большое количество митохондрий, среднее количество которых

в клетках II типа превышает таковое в эпителиоцитах I типа. Выявлено, что количество митохондрий на срезах эпителиоцитов придонных и донных рыб достоверно превышает таковое на срезах эпителиоцитов ставриды и кефали-сингиля (табл. 3). Для эпителиоцитов II типа не выявлено закономерности изменения размеров митохондрий в зависимости от образа жизни исследованных видов. Самые крупные митохондрии обнаружены на срезах султанки, митохондрии наименьших размеров — на срезах ставриды. Показано, что размеры митохондрий смариды и султанки достоверно превышают данный показатель для ставриды. Размеры митохондрий морского карася достоверно выше таковых смариды и султанки (табл. 3). Складки гладкого эндоплазматического ретикулума в базальной части эпителиоцитов II типа занимают большую площадь, чем таковые эпителиоцитов I типа (рис. 3б). Характерным признаком эпителиоцитов II типа является отсутствие в цитоплазме секреторных гранул (рис. 3а). Зона эндоцитоза развита слабее, чем в клетках I типа (табл. 3), хотя чётко просматривается наличие большого количества везикул (рис. 3в). Наибольших значений длина зоны эндоцитоза достигает у смариды, наименьших — у ставриды (табл. 3). Щёточная каёмка менее высокая, чем у клеток I типа (табл. 3); в её состав входят как реснички, являющиеся образованием реснитчатых эпителиоцитов, так и микроворсинки (рис. 3г). Микроворсинки клеток II типа шире микроворсинок клеток I типа (табл. 3). Зависимости длины зоны эндоцитоза и щёточной каёмки и толщины микроворсинок от образа жизни исследованных видов не выявлено.

Эпителиоциты промежуточного канальца обнаружены в нефроне кефали-сингиля и скорпены (рис. 4а, табл. 4). По строению данные эпителиоциты в наибольшей степени отличаются от рассмотренных выше типов клеток. Это самые низкие клетки, в центральной части которых расположены ядра. Эпителиоциты нефрона кефали-сингиля достоверно выше эпителиоцитов нефрона скорпены. Структура ядер в данных эпителиоцитах подобна таковой клеток I и II типов (рис. 4а).

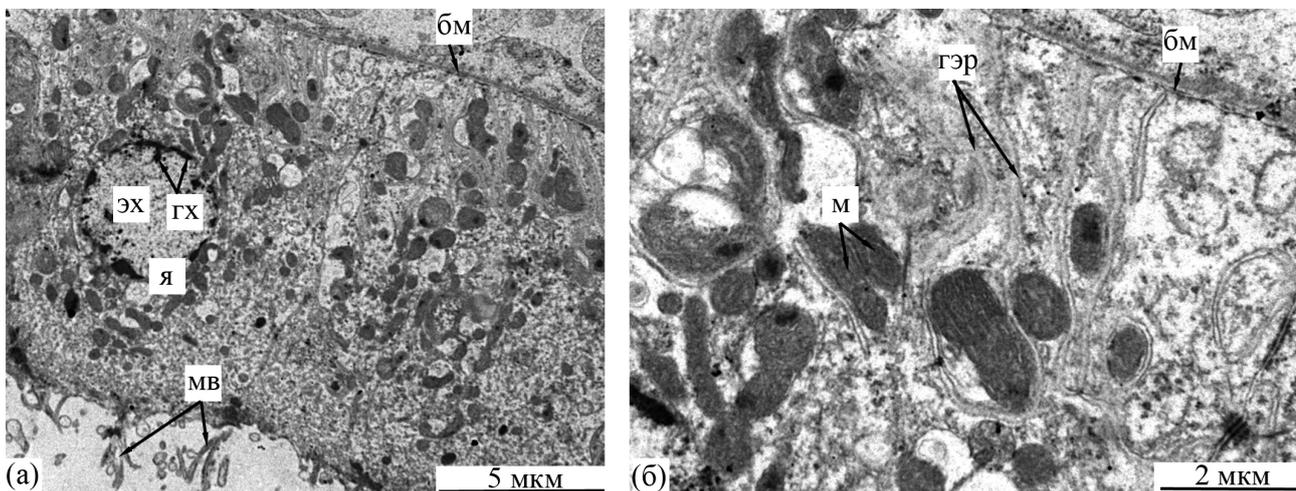


Рис. 4. Ультраструктура эпителиоцитов промежуточного канальца: а — фрагмент промежуточного канальца *Chelone auratus*; б — базальная часть эпителиоцита промежуточного канальца *Chelone auratus*. Бм — базальная мембрана; гх — гетерохроматин; гэр — гладкий эндоплазматический ретикулум; м — митохондрия; мв — микроворсинки; эх — эухроматин; я — ядро

Fig. 4. Ultrastructure of the intermediate tubule epithelial cells: а – fragment of the intermediate tubule in *Chelone auratus*; б – basal part of the intermediate tubule epithelial cell in *Chelone auratus*. Бм – basement membrane; гх – heterochromatin; гэр – smooth endoplasmic reticulum; м – mitochondrion; мв – microvilli; эх – euchromatin; я – nucleus

Таблица 3. Морфометрические показатели эпителиоцитов II типа проксимального канальца, мкм

Table 3. Morphometric indicators of type II epithelial cells of the proximal tubule, μm

Показатель	<i>Trachurus mediterraneus</i>	<i>Chelon auratus</i>	<i>Diplodus annularis</i>	<i>Spicara flexuosa</i>	<i>Gobius niger</i>	<i>Mullus barbatus ponticus</i>	<i>Scorpaena porcus</i>
Клетка, $n = 10$	$11,2 \pm 0,24^{1,2,3,4} \times 9,74 \pm 1,50$	$12,8 \pm 0,37^{1,5,6,7,8,9} \times 9,74 \pm 0,19$	$11,2 \pm 0,78^5 \times 7,55 \pm 0,61$	$10,2 \pm 1,10^6 \times 7,85 \pm 0,60$	$9,76 \pm 0,56^{2,7} \times 8,38 \pm 0,75$	$9,55 \pm 0,14^{3,8} \times 8,46 \pm 0,22$	$9,16 \pm 0,18^{4,9} \times 7,32 \pm 0,42$
Ядро, $n = 20$	$4,54 \pm 0,24 \times 3,29 \pm 0,12$	$4,43 \pm 0,05 \times 3,70 \pm 0,16$	$3,33 \pm 0,12 \times 3,01 \pm 0,02$	$4,98 \pm 0,43 \times 3,94 \pm 0,34$	$4,70 \pm 0,16 \times 3,56 \pm 0,31$	$4,52 \pm 0,13 \times 3,45 \pm 0,19$	$5,44 \pm 0,21 \times 4,99 \pm 0,04$
Митохондрия, $n = 20$	$1,19 \pm 0,21 \times 0,73 \pm 0,10^{1,2}$	$1,39 \pm 0,10 \times 1,19 \pm 0,11$	$1,26 \pm 0,21 \times 0,83 \pm 0,09^{3,4}$	$1,57 \pm 0,07 \times 1,17 \pm 0,05^{1,3}$	$1,61 \pm 0,13 \times 0,80 \pm 0,03$	$1,72 \pm 0,21 \times 1,23 \pm 0,19^{2,4}$	$2,74 \pm 0,74 \times 0,89 \pm 0,05$
Количество митохондрий на срезе клетки, $n = 20$	$50,0 \pm 3,55^{1,2,3,4,5}$	$48,0 \pm 4,24^{6,7,8,9,10}$	$75,0 \pm 3,77^{1,6}$	$72,3 \pm 0,76^{2,7}$	$78,7 \pm 3,54^{3,8}$	$76,2 \pm 2,29^{4,9}$	$76,6 \pm 1,60^{5,10}$
Зона эндоцитоза, $n = 20$	$1,24 \pm 0,31^{1,2}$	$2,01 \pm 0,23$	$1,83 \pm 0,18$	$4,19 \pm 0,30^1$	$1,41 \pm 0,20$	$2,01 \pm 0,15$	$2,64 \pm 0,12^2$
Длина щёточной каёмки, $n = 20$	$1,58 \pm 0,19$	$1,81 \pm 0,27$	$1,45 \pm 0,15$	$1,96 \pm 0,40$	$1,58 \pm 0,22$	$1,39 \pm 0,03$	$1,57 \pm 0,11$
Реснички, $n = 20$	$0,23 \pm 0,00$	$0,24 \pm 0,00$	$0,22 \pm 0,00$	$0,24 \pm 0,00$	$0,23 \pm 0,00$	$0,24 \pm 0,01$	$0,24 \pm 0,00$
Микроворсинки, $n = 20$	$0,33 \pm 0,02$	$0,27 \pm 0,02$	$0,45 \pm 0,04$	$0,26 \pm 0,03$	$0,37 \pm 0,03$	$0,27 \pm 0,02$	$0,48 \pm 0,02$

Таблица 4. Морфометрические показатели эпителиоцитов промежуточного канальца, мкм

Table 4. Morphometric indicators of the intermediate tubule epithelial cells, μm

Показатель	<i>Chelon auratus</i>	<i>Scorpaena porcus</i>
Клетка, $n = 10$	$11,8 \pm 0,26 \times 9,32 \pm 0,22$	$9,07 \pm 0,22^* \times 7,50 \pm 0,23$
Ядро, $n = 20$	$4,97 \pm 0,30 \times 4,61 \pm 0,16$	$4,96 \pm 0,61 \times 4,60 \pm 0,33$
Митохондрия, $n = 20$	$1,20 \pm 0,10 \times 1,03 \pm 0,05$	$1,54 \pm 0,09 \times 1,24 \pm 0,08^*$
Количество митохондрий на срезе клетки, $n = 20$	$36,6 \pm 3,65$	$63,4 \pm 2,77^*$
Длина микроворсинок, $n = 20$	$0,85 \pm 0,17$	$0,50 \pm 0,07^*$
Микроворсинки, $n = 20$	$0,33 \pm 0,04$	$0,29 \pm 0,01$

Примечание: * — отличия между показателями для *Chelon auratus* и *Scorpaena porcus* статистически значимы, $p \leq 0,05$.

Note: * – the differences between the indicators for *Chelon auratus* and *Scorpaena porcus* are statistically significant, $p \leq 0.05$.

На срезах клеток обнаружена менее развитая, чем у эпителиоцитов I и II типов, система канальцев гладкого эндоплазматического ретикулаума, которая окружает электронно-плотные митохондрии (рис. 3б). Размеры митохондрий скорпены больше таковых кефали-сингиля. Количество митохондрий на срезах клеток скорпены более чем в 1,5 раза превышает данный показатель на срезах клеток кефали-сингиля, эти различия достоверны. Сформированная зона эндцитоза отсутствует. На апикальной поверхности клеток расположены одиночные микроворсинки (рис. 4а). Длина микроворсинок клеток промежуточного канальца в 2 раза меньше длины микроворсинок эпителиоцитов I и II типов. Микроворсинки кефали-сингиля достоверно выше таковых скорпены (табл. 4). Реснитчатые эпителиоциты в структуре промежуточного канальца отсутствуют.

Дистальный каналец формируют высокие и очень широкие у основания клетки (рис. 5а, табл. 5).

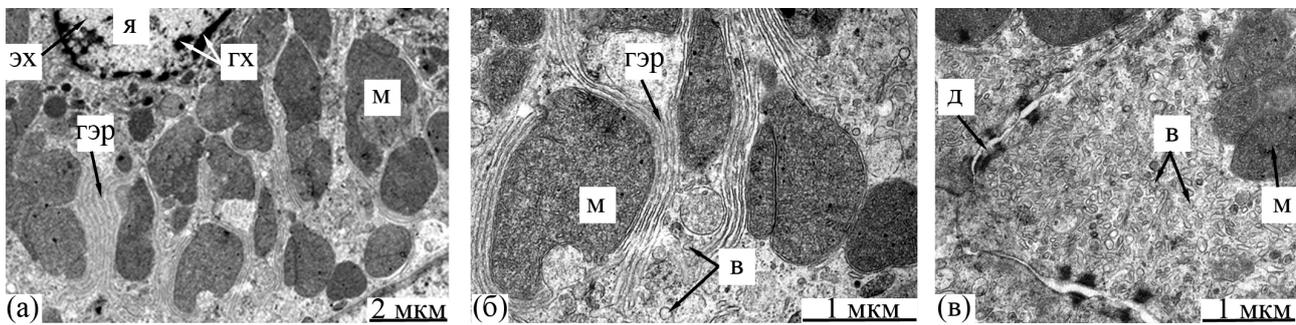


Рис. 5. Ультраструктура эпителиоцитов дистального канальца: а — базальная часть эпителиоцитов дистального канальца *Mullus barbatus ponticus*; б — цитоплазма эпителиоцитов дистального канальца *Mullus barbatus ponticus*; в — лопастевидные выросты эпителиоцитов дистального канальца *Mullus barbatus ponticus*. В — везикулы; гх — гетерохроматин; гэр — гладкий эндоплазматический ретикулум; д — десмосома; м — митохондрия; мв — микроворсинки; эх — эухроматин; я — ядро

Fig. 5. Ultrastructure of the distal tubule epithelial cells in *Mullus barbatus ponticus*; б – cytoplasm of the distal tubule epithelial cells in *Mullus barbatus ponticus*; в – lobe-like outgrowths of the distal tubule epithelial cells in *Mullus barbatus ponticus*. В – vesicles; гх – heterochromatin; гэр – smooth endoplasmic reticulum; д – desmosome; м – mitochondrion; мв – microvilli; эх – euchromatin; я – nucleus

Таблица 5. Морфометрические показатели эпителиоцитов дистального канальца, мкм

Table 5. Morphometric indicators of the distal tubule epithelial cells, μm

Показатель	Клетка, $n = 10$	Ядро, $n = 20$	Митохондрия, $n = 20$	Количество митохондрий на срезе клетки, $n = 20$
<i>Trachurus mediterraneus</i>	$14,9 \pm 0,19^{1,2} \times$ $9,80 \pm 0,94$	$6,33 \pm 0,22 \times$ $4,90 \pm 0,16$	$1,48 \pm 0,16 \times$ $0,62 \pm 0,12^{1,2}$	$49,6 \pm 4,59^{1,2,3,4,5,6}$
<i>Chelon auratus</i>	$15,3 \pm 0,64^{3,4,5} \times$ $15,2 \pm 1,63$	$6,16 \pm 0,35 \times$ $4,92 \pm 0,66$	$1,49 \pm 0,21 \times$ $0,74 \pm 0,05$	$47,2 \pm 5,20^{1,7,8}$
<i>Diplodus annularis</i>	$14,5 \pm 0,76^{6,7,8} \times$ $12,8 \pm 1,38$	$5,38 \pm 0,18 \times$ $4,88 \pm 0,24$	$1,83 \pm 0,07 \times$ $0,92 \pm 0,07^{3,4}$	$77,2 \pm 4,07^{2,7,9,10,11}$
<i>Spicara flexuosa</i>	$13,4 \pm 0,71^9 \times$ $11,0 \pm 1,71$	$5,34 \pm 0,49 \times$ $4,93 \pm 0,57$	$1,55 \pm 0,16 \times$ $0,81 \pm 0,16^{5,6}$	$63,6 \pm 2,28^{3,8}$
<i>Gobius niger</i>	$13,2 \pm 0,15^{1,3,6} \times$ $9,63 \pm 0,34$	$5,82 \pm 0,33 \times$ $4,57 \pm 0,26$	$2,14 \pm 0,10 \times$ $1,28 \pm 0,06$	$84,4 \pm 1,33^{4,9}$
<i>Mullus barbatus ponticus</i>	$12,5 \pm 0,06^{2,4,7,9} \times$ $9,11 \pm 0,87$	$5,47 \pm 0,93 \times$ $3,50 \pm 0,18$	$1,99 \pm 0,12 \times$ $1,22 \pm 0,11^{1,3,5}$	$77,3 \pm 2,98^{5,10}$
<i>Scorpaena porcus</i>	$13,1 \pm 0,27^{5,8} \times$ $9,50 \pm 0,19$	$4,54 \pm 0,35 \times$ $3,60 \pm 0,21$	$2,01 \pm 0,18 \times$ $1,22 \pm 0,11^{2,4,6}$	$84,2 \pm 1,34^{6,11}$

Самые высокие эпителиоциты этого участка канальца выявлены в нефроне морского карася, самые короткие — в нефроне султанки. Показано, что высота эпителиоцитов уменьшается в ряду пелагические — придонные — донные рыбы. При сравнении размеров эпителиоцитов пелагических и донных рыб определено, что эпителиоциты ставриды достоверно выше таковых бычка-черныша и султанки. Эпителиоциты морского карася достоверно выше, чем эпителиоциты бычка-черныша, султанки и скорпены. При сопоставлении размеров эпителиоцитов придонных и донных рыб выявлено, что клетки кефали-сингиля статистически значимо выше, чем клетки донных рыб, а эпителиоциты смариды достоверно выше эпителиоцитов султанки (табл. 5).

Ядра большинства клеток занимают центральное положение, иногда смещены к базальной части. Гетерохроматина мало, он сконцентрирован в основном на периферии ядра между ядерными порами. В цитоплазме обнаруживаются крупные электронно-плотные митохондрии, которые расположены менее упорядоченно, чем митохондрии эпителиоцитов I и II типа. Митохондрии окружает система канальцев гладкого эндоплазматического ретикулума, которая развита аналогично системе эпителиоцитов I типа проксимальных канальцев (рис. 5а, б). Количество и размеры митохондрий увеличиваются в ряду пелагические — придонные — донные рыбы. Обнаружено, что количество митохондрий на срезах клеток ставриды статистически значимо меньше, чем у остальных исследованных видов. Количество митохондрий на срезах клеток морского карася статистически значимо меньше, чем у кефали-сингиля и смариды. Количество митохондрий на срезах клеток кефали-сингиля достоверно меньше такового у донных рыб (табл. 5). Выявлено, что митохондрии на срезах султанки и скорпены статистически значимо крупнее, чем у ставриды и придонных рыб (табл. 5). Зона эндоцитоза отсутствует. Характерной особенностью данного типа клеток является большое количество везикул, локализующихся в апикальной части клеток, которая, в свою очередь, образует лопастевидные цитоплазматические выросты, обращённые в просвет канальца. Наибольшее количество везикул, которые заполняют всю цитоплазму лопастевидных выростов, отмечено у донных рыб (рис. 5в).

ОБСУЖДЕНИЕ

Цитологический анализ мезонефроса пелагических, придонных и донных рыб Чёрного моря, средняя солёность поверхностных слоёв которого составляет 17,58–18,09 ‰, а глубинных — 22,33 ‰ (Иванов и Белокопытов, 2011), показал, что нефроны туловищной почки исследованных видов имеют единый план строения. Вместе с тем анализ полученных результатов однозначно свидетельствует о наличии особенностей ультраструктуры клеток нефрона видов, зависящих от приуроченности к определённой глубине и солёности.

Все почки гломерулярны, в состав нефрона входят проксимальные и дистальные канальцы. Для всех видов показано сходное изменение длины эпителиоцитов, зоны эндоцитоза, щёточной каёмки и диаметра микроворсинок от проксимального к дистальному отделу нефрона. Известно, что почки морских костистых рыб подразделяют на два типа — гломерулярные и агломерулярные. Агломерулярные почки описаны для донных хищников-засадников — рыбы-удильщика *Lophius piscatorius* и рыбы-жабы *Opsanus tau*, обитающих в океанических водах, среднегодовая солёность которых составляет около 35 ‰ на глубинах, достигающих 200 м, а также для *Nerophis ophidian*, обитающего в Атлантическом океане на глубине до 30 м (Erisson & Olsen, 1968 ; Ericsson & Olsen, 1970 ; Marshall, 1930). Описаны хорошо развитые почечные тельца для многих видов пресноводных и проходных рыб, а также для эвригалинных видов *Sparus auratus*, *Trachurus mediterraneus* и *Diplodus annularis*, большая часть ареала которых находится в Чёрном море (Флёрова, 2012 ; Флёрова и др., 2020 ; Zuasti & Agulleiro, 1983). Опираясь на литературные данные и на собственные результаты, мы можем предположить, что почечные тельца характерны для нефронов всех видов костистых рыб, вне зависимости от образа жизни, обитающих

в морских водах с солёностью до 22 ‰. Ранее была показана корреляция между солёностью среды обитания и степенью развития гломерул (Лозовик, 1963 ; Oğuz, 2015). Кроме того, было установлено, что диаметр почечных телец, а также размеры тела подоцитов (клеток, участвующих в формировании фильтрационного барьера почки) у пресноводных рыб больше, чем у морских. Это в первую очередь связано с тем, что почки пресноводных костистых рыб фильтруют большие объёмы жидкости, чем почки морских (Флёрова, 2012). Различия в диаметре почечного тельца и длины подоцитов для пелагических, придонных и донных рыб связаны, вероятно, с регуляцией водно-солевого обмена в условиях обитания на разных глубинах, отличающихся солёностью и давлением водного столба.

Проксимальный каналец оказался наиболее дифференцированным; его образуют два типа эпителиоцитов, отличающихся своей морфологией. Подобная структурная организация проксимального каналца является консервативной для костистых рыб. Так, ранее два типа эпителиоцитов были описаны для видов из отрядов лососеобразных, карпообразных и окунеобразных, обитающих в пресной и солёной воде, а также совершающих анадромные миграции (Флёрова, 2012 ; Флёрова и др., 2020 ; Anderson & Loewen, 1975 ; Maksimovich et al., 2000 ; Ojeda et al., 2006). Известно, что щётчатая каёмка проксимальных каналцев регулирует скорость активного транспорта жидкости (Наточин, 1976). Обнаружение в проксимальном каналце всех исследованных видов реснитчатых клеток, благодаря которым, наряду с эпителиоцитами, несущими на апикальной поверхности микроворсинки, формируется щётчатая каёмка, демонстрирует сходство её ультраструктуры с ультраструктурой пресноводных рыб (Флёрова, 2012). Не выявлено зависимости степени встречаемости реснитчатых клеток в проксимальных каналцах исследованных видов от их образа жизни. Тем не менее зафиксирована меньшая длина щётчатой каёмки проксимальных каналцев I типа нефрона *T. mediterraneus* и *Ch. auratus* по сравнению с таковой других исследованных видов, что в совокупности с меньшей высотой эпителиоцитов указывает на уменьшение объёма клубочкового фильтрата, поступающего из почечного тельца, придонных и донных рыб по сравнению с поступающим объёмом клубочкового фильтрата пелагических рыб.

Известно, что степень развития гладкого эндоплазматического ретикулума и ассоциированного с ним количества митохондрий напрямую зависит от интенсивности реализации механизмов реабсорбции и секреции ионов эпителиоцитов проксимальных каналцев (Наточин, 1976). Для всех исследованных видов выявлена большая степень развития гладкого эндоплазматического ретикулума по сравнению с аналогичным органоидом в проксимальных каналцах лососевых, карповых и окуневых пресноводных рыб, а также смолтов лососевых, совершающих анадромные миграции (Флёрова, 2012 ; Флёрова и др., 2020 ; Flerova et al., 2019). Зависимости развития гладкого эндоплазматического ретикулума от образа жизни исследованных видов обнаружено не было. Прослеживалась закономерность увеличения количества и размеров митохондрий с увеличением глубины и солёности места обитания. Данные структурные изменения указывают на усиление работы насосов, обеспечивающих активный транспорт ионов, в условиях увеличения осмотической нагрузки; эти насосы располагаются в основном в базальной части клеток (Наточин, 1976).

Следующий отдел каналца, обнаруженный только у *Ch. auratus* и *S. porcus*, сформирован эпителиоцитами, которые имеют сходные черты строения с эпителиоцитами промежуточного каналца у пресноводных рыб отрядов лососеобразных, карпообразных и окунеобразных (Винниченко, 1980 ; Maksimovich et al., 2000). Можно предположить, что промежуточный каналец присутствует у всех исследованных видов, но так как эпителиоциты этого отдела формируют небольшой отрезок нефрона, то обнаружить и описать их крайне сложно. Как и для клеток проксимального каналца, для эпителиоцитов промежуточного каналца *S. porcus* характерны меньшая высота

и длина микроворсинок, а также достоверно большее количество более крупных митохондрий, чем у *Ch. auratus*. Ранее было показано, что структура эпителиоцитов свидетельствует об аналогии этих клеток с клетками тонкого сегмента петли Генле нефронов теплокровных животных, основная функция которых — проведение воды (Винниченко, 1980). Специализация данных клеток у *Ch. auratus* и *S. porcus* позволяет предположить, что у донных рыб, по сравнению с пелагическими, сформирована более совершенная система противогradientных процессов, которая в совокупности с бóльшим уплощением клеток даёт возможность укорочения пути, проходимого водой (Erisson & Olsen, 1968 ; Ojeda et al., 2006).

Эпителиоциты дистального канальца исследованных видов имеют единый план строения с клетками, которые ранее были описаны для лососеобразных, карпообразных и окунеобразных видов, относящихся к разным экологическим группам (Флёрова, 2012 ; Флёрова и др., 2020 ; Anderson & Loewen, 1975 ; Flerova et al., 2019 ; Maksimovich et al., 2000 ; Ojeda et al., 2006). Ранее было показано, что большое количество везикул, распределённых по всей цитоплазме клеток, большее количество митохондрий на срезах эпителиоцитов дистальных канальцев по сравнению с таковым проксимальных, а также более развитая система мембран гладкого эндоплазматического ретикулума на срезах эпителиоцитов дистальных канальцев морских рыб по сравнению с пресноводными указывают на особенности функционирования дистального канальца, связанные с регуляцией объёма выделяемой мочи (Наточин, 1976). Для исследованных видов прослеживалась закономерность увеличения количества и размеров митохондрий и количества везикул с увеличением глубины и солёности места обитания. Данные структурные изменения также могут являться цитологическими маркерами увеличения солёности и давления водного столба.

Следует отметить, что различия в толщине базальной мембраны, ширине полости почечного тельца, длине зоны эндоцитоза, размере ядер всех типов клеток, количестве и размере секреторных гранул в цитоплазме проксимальных канальцев I типа, а также толщине микроворсинок были статистически незначимыми и связанными, скорее всего, не с систематическими или экологическими особенностями видов, а с функционированием структур в определённый момент времени.

Заключение. Сопоставление ультраструктурных особенностей мезонефроса рыб Чёрного моря, обитающих на разных глубинах и находящихся в разных условиях осмотической нагрузки среды, даёт основание полагать, что на тканевом уровне организации нефроны имеют единый план строения и формируют гломерулярные почки. Приуроченность к обитанию на определённых глубинах в первую очередь проявляется в увеличении количества и размеров митохондрий всех типов эпителиальных клеток нефрона. Отмечены меньшая площадь почечных телец, длина подоцитов и высота эпителиоцитов канальцев, а также длина щёточной каёмки проксимальных канальцев I типа. Цитологические особенности нефрона пелагических, придонных и донных рыб характеризуют высокую адаптационную способность клеточных структур мезонефроса.

Работа выполнена в рамках бюджетных тем № АААА-А18-118082390025-7 и АААА-А18-118012690123-4, а также гранта РФФИ № 11-04-01168-а.

Благодарность. Авторы выражают глубокую благодарность Н. С. Кузьминой, к. б. н., с. н. с. отдела морской санитарной гидробиологии ФИЦ ИнБЮМ, за помощь в отборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Винниченко Л. Н. *Сравнительная ультраструктура нефрона. Атлас.* Ленинград : Наука, 1980. 136 с. [Vinnichenko L. N. *Sravnitel'naya ul'trastruktura nefrona. Atlas.* Leningrad : Nauka, 1980, 136 p. (in Russ.)]
2. Иванов В. А., Белокопытов В. Н. *Океанография Чёрного моря* / НАН Украины, Морской гидрофизический институт. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. 212 с. [Ivanov V. A., Belokopytov V. N. *Okeanografiya Chernogo morya*

- / NAN Ukrainy, Morskoi gidrofizicheskii institut. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, 212 p. (in Russ.)]
3. Куфтаркова Е. А., Родионова Н. Ю., Губанов В. И., Бобко Н. И. Гидрохимическая характеристика отдельных бухт сева­стопольского взморья // *Труды Южного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. Основные результаты комплексных исследований в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане (юбилейный выпуск)*. Керчь : Изд-во ЮгНИРО, 2008. Т. 46. С. 110–117. [Kuftarkova E. A., Rodionova N. Yu., Gubanov V. I., Bobko N. I. Gidrokhimicheskaya kharakteristika ot­del'nykh bukh­t sevastopol'skogo vzmor'ya. In: *Trudy Yuzhnogo nauchno-issledovatel'skogo instituta morskogo rybnogo khozyaistva i okeanografii. Osnovnyye rezul'taty kompleksnykh issledovaniy v Azovo-Chernomorskom basseine i Mirovom okeane (yubileinyi vypusk)*. Kerch : Izd-vo YugNIRO, 2008, vol. 46, pp. 110–117. (in Russ.)]
 4. Лозовик В. И. Влияние солёности воды на развитие гломерулярного аппарата в почках морских костистых рыб // *Доклады Академии наук*. 1963. Т. 53. С. 225–228. [Lozovik V. I. Vliyanie solenosti vody na razvitie glomerulyarnogo appa­rata v pochках morskikh kostistykh ryb. *Doklady Akademii nauk*, 1963, vol. 53, pp. 225–228. (in Russ.)]
 5. Наточин Ю. В. *Ионрегулирующая функция почки*. Ленинград : Наука, 1976. 268 с. [Natochin Yu. V. *Ionreguliruyushchaya funktsiya pochki*. Leningrad : Nauka, 1976, 268 p. (in Russ.)]
 6. Наточин Ю. В. Эволюция водно-солевого обмена: от феноменологии к механизмам физиологической функции // *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*. 2002. Т. 38, № 5. С. 460–468. [Natochin Yu. V. Evolution of the water-salt balance: From phenomenology to mechanisms of physiological function. *Zhurnal evolyutsionnoi biokhimii i fiziologii*, 2002, vol. 38, no. 5, pp. 460–468. (in Russ.)]
 7. Тимакова Т. К., Флёрова Е. А., Заботкина Е. А. *Методы световой и электронной микроскопии в биологии и ветеринарии*. Ярославль : Изд-во ФГБОУ ВПО «Ярославская ГСХА», 2014. 72 с. [Timakova T. K., Flerova E. A., Zabotkina E. A. *Metody svetovoi i elektronnoi mikroskopii v biologii i veterinarii*. Yaroslavl : Izd-vo FGBOU VPO «Yaroslavskaya GSKhA», 2014, 72 p. (in Russ.)]
 8. Флёрова Е. А. *Клеточная организация почек костистых рыб (на примере отрядов Cypriniformes и Perciformes)*. Ярославль : Изд-во ФГБОУ ВПО «Ярославская ГСХА», 2012. 140 с. [Flerova E. A. *Kletochnaya organizatsiya pochek kostistykh ryb (na primere otryadov Cypriniformes i Perciformes)*. Yaroslavl : Izd-vo FGBOU VPO «Yaroslavskaya GSKhA», 2012, 140 p. (in Russ.)]
 9. Флёрова Е. А., Сендек Д. С., Юрченко В. В. Особенности ультраструктуры мезонефроса покатной молоди балтийского лосося *Salmo salar* и кумжи *Salmo trutta* // *Биология внутренних вод*. 2020. № 4. С. 393–403. [Flerova E. A., Sendek D. S., Yurchenko V. V. Specific features of the ultrastructure of mesonephros of smolts of the Atlantic salmon *Salmo salar* L. (Baltic Sea population) and brown trout *Salmo trutta* L. *Biologiya vnutrennikh vod*, 2020, no. 4, pp. 393–403. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S0320965220040075>
 10. Anderson B. G., Loewen R. D. Renal morphology of freshwater trout. *American Journal of Anatomy*, 1975, vol. 143, no. 1, pp. 93–113. <https://doi.org/10.1002/aja.1001430105>
 11. Erisson J. L. E., Olsen S. Ultrastructure of the tubule of the aglomerular teleost *Nerophis ophidion*. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, 1968, vol. 87, pp. 17–30. <https://doi.org/10.1007/bf00326558>
 12. Ericsson J. L. E., Olsen S. On the fine structure of the aglomerular renal tubule in *Lophius piscatorius*. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, 1970, vol. 104, pp. 240–258. <https://doi.org/10.1007/bf00309734>
 13. Flerova E. A., Morozov A. A., Bogdanova A. A., Chupov D. V., Ustiuzhinskii G. M., Yurchenko V. V. Morphological and physiological traits of the mesonephros in a freshwater fish, grayling *Thymallus thymallus*. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 2019, vol. 10, no. 1, pp. 9–15. <https://doi.org/10.15421/021902>
 14. Maksimovich A. A., Serkov V. M., Zagal'skaya E. O., Kudra A. A. Ultrastructure and function of proximal tubular cells of nephrons of Pacific salmon adapted to environments with different salinity. *Journal of Evolutionary*

- Biochemistry and Physiology*, 2000, vol. 36, no. 3, pp. 334–345.
15. Marshall E. K. Jr. A comparison of the function of the glomerular and aglomerular kidney. *The American Journal of Physiology*, 1930, vol. 94, no. 1, pp. 1–10. <https://doi.org/10.1152/ajplegacy.1930.94.1.1>
 16. Ojeda J. L., Icardo M. J., Wong W. P., Yuen K. Microanatomy and ultrastructure of the kidney of the African lungfish *Protopterus dolloi*. *The Anatomical Record*, 2006, vol. 288A, iss. 6, pp. 609–625. <https://doi.org/10.1002/ar.a.20333>
 17. Oğuz A. R. A histological study of the kidney structure of Van fish (*Alburnus tarichi*) acclimated to highly alkaline water and freshwater. *Marine and Freshwater Behavior and Physiology*, 2015, vol. 48, iss. 2, pp. 135–144. <https://doi.org/10.1080/10236244.2015.1004838>
 18. Wood C. M., Pelster B., Braz-Mota S., Vall A. L. Gills versus kidney for ionoregulation in the obligate air-breathing *Arapaima gigas*, a fish with a kidney in its air-breathing organ. *Journal of Experimental Biology*, 2020, vol. 223, iss. 20, art. no. Jeb232694 (14 p.). <https://doi.org/10.1242/jeb.232694>
 19. Zuasti B., Agulleiro F., Hernandez F. Ultrastructure of the kidney of the marine teleost *Sparus auratus*: The renal corpuscle and the tubular nephron. *Cell Tissue Research*, 1983, vol. 228, pp. 99–106. <https://doi.org/10.1007/bf00206268>

**COMPARATIVE CHARACTERISTICS
OF THE ULTRASTRUCTURE OF NEPHRON CELLS
IN SOME SPECIES OF PELAGIC, EPIBENTHIC, AND DEMERSAL FISH
(THE KARANTINNAYA BAY, THE BLACK SEA)**

E. A. Flerova¹ and G. M. Chuyko²

¹Yaroslavl Scientific Research Institute of Livestock Breeding and Forage Production – Federal Williams Research Center of Forage Production and Agroecology, Mikhailovsky, Russian Federation

²Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Russian Federation

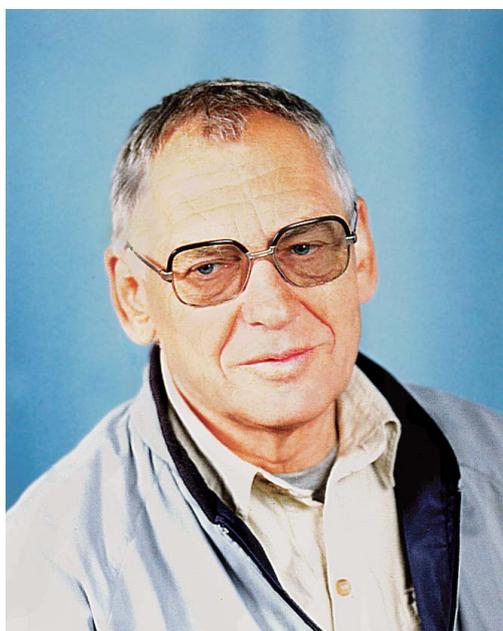
E-mail: katarinum@mail.ru

The ultrastructure of the main sections of the mesonephros nephron in Black Sea teleost fish is studied. The species investigated are as follows: pelagic *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) and *Chelon auratus* (Risso, 1810); epibenthic *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) and *Spicara flexuosa* Rafinesque, 1810; and demersal *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758, *Gobius niger* Linnaeus, 1758, and *Mullus barbatus ponticus* Essipov, 1927. It is shown that in Black Sea fish, which inhabit different depths and are under different conditions of environmental osmotic pressure, nephrons at the tissue level of organization have a single structure and form glomerular kidneys. Fish adaptability to the habitat at certain depths is primarily manifested in an increase in the number and size of mitochondria of all types of nephron epithelial cells. A decrease in the renal corpuscles area, the length of podocytes, and height of tubular epithelial cells, as well as the brush border length of type I proximal tubules is also recorded. Nephron cytological peculiarities of pelagic, epibenthic, and demersal fish characterize a high adaptive capacity of the mesonephros cellular structures.

Keywords: teleost fish, pelagic fish, epibenthic fish, demersal fish, kidney, nephron, ultrastructure, Black Sea

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

**К ЮБИЛЕЮ ДОКТОРА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК
ГЕРМАНА ВАСИЛЬЕВИЧА ЗУЕВА**



27 июня 2021 г. исполняется 85 лет Герману Васильевичу Зуеву, доктору биологических наук, профессору, одному из старейших сотрудников ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН».

Герман Васильевич родился 27 июня 1936 г. в городе Чите в семье военнослужащего. В 1954 г. он окончил среднюю школу г. Читы и поступил на ихтиологический факультет Московского технического института рыбной промышленности и хозяйства имени А. И. Микояна. В 1959 г., получив диплом ихтиолога-рыбовода, Г. В. Зуев был направлен на работу в Атлантическую научно-промысловую перспективную разведку (г. Калининград) в должности инженера-ихтиолога. За два года (с сентября 1959 г. по июнь 1961 г.) он принял участие в четырёх научно-поисковых рейсах в Северную Атлантику.

В 1961 г. Герман Васильевич переехал в г. Севастополь и поступил в очную аспирантуру Севастопольской биологической станции АН УССР. За годы обучения он стал участником двух экспедиций на НИС «Академик А. Ковалевский» — в Средиземное и Красное моря. В августе 1964 г. он представил учёному совету диссертационную работу на тему «Функциональные основы внешнего строения головоногих моллюсков», что послужило основанием для его зачисления в отдел нектона Института биологии южных морей АН УССР в должности младшего научного сотрудника. В феврале 1965 г. Г. В. Зуев успешно защитил кандидатскую диссертацию в диссертационном совете Зоологического института АН СССР по специальности «зоология беспозвоночных», и в июле 1965 г. ему была присуждена учёная степень кандидата биологических наук. В 1966 г. вышла его первая монография — «Функциональные основы внешнего строения цефалопод».

В сентябре 1967 г. Герман Васильевич был переведён из отдела нектона в отдел ихтиологии, где продолжил изучение морфологии и экологии головоногих моллюсков, а также перспектив их промыслового использования.

Г. В. Зуев активно участвовал в экспедициях 1961–1968 гг. по северо-западной части Индийского океана, включая Красное и Аравийское моря, Персидский и Аденский заливы, где собрал большую коллекцию головоногих моллюсков. Полученные результаты легли в основу его монографии «Головоногие моллюски северо-западной части Индийского океана» (1972).

В 1972 г. Герман Васильевич прошёл по конкурсу на должность старшего научного сотрудника отдела ихтиологии ИнБЮМ. Он активно занимался исследованием внутривидовой структуры атлантического кальмара на основе морфофизиологической, экологической и генетической изменчивости; изучал основные биологические свойства популяций эпипелагических кальмаров (темпы роста, возраст, естественная смертность); разрабатывал методы визуальных наблюдений и количественного учёта эпипелагических кальмаров.



Г. В. Зуев с 1976 г. являлся научным руководителем и основным исполнителем ряда тем, разрабатываемых в отделе ихтиологии по заданию Государственного комитета СССР по науке и технике, а также хозяйственных тем с научно-исследовательскими институтами Министерства рыбного хозяйства СССР по изучению продуктивности пелагических океанических сообществ и по выявлению и рациональному использованию их ресурсов.

В 1981 г. Герман Васильевич прошёл по конкурсу на должность заведующего лабораторией продуктивности nektonных животных. В 1982 г. он защитил докторскую диссертацию по специальности «гидробиология» на тему «Структура вида, экология и продуктивность nektonных океанических кальмаров».

В 1983–1984 годах Г. В. Зуев находился в командировке в г. Конакри (Гвинейская республика), где заведовал лабораторией гидробиологии Научно-исследовательского центра МГИ АН УССР и проводил ихтиологические исследования. Полученные в тот период результаты легли в основу коллективной монографии, а также ряда научных статей и тезисов.



В 1996 г. Герман Васильевич был назначен заведующим отделом ихтиологии. С того времени и по сегодняшний день его научные интересы связаны с изучением промысловых рыб Чёрного моря, выявлением закономерностей формирования промысловых скоплений рыб и научным обоснованием оптимизации их промысла. Им разработан и успешно апробирован эколого-географический метод определения популяций различных массовых видов рыб Чёрного моря, имеющих промысловое значение. В последние годы он активно занимается вопросами оценки и прогнозирования состояния популяций массовых и промысловых видов рыб Азово-Черноморского бассейна в условиях антропогенного воздействия и климатических изменений.

Полученные им результаты внесли существенный вклад в современные представления о динамике внутривидовой структуры хамсы и шпрота: изучен репродуктивный потенциал массовых пелагических видов рыб Чёрного моря; дана оценка влиянию промысла и климатических изменений на их биологические особенности и динамику численности; разработаны ценнейшие рекомендации для организации рационального промысла и сохранения биоресурсов.

В 2001 г. Г. В. Зуеву присвоено звание профессора. За 60 лет работы в институте он прошёл путь от аспиранта до заведующего отделом, написал более 240 научных статей. Герман Васильевич — автор двух личных и соавтор пяти коллективных монографий, автор двух научно-популярных книг и редактор двух монографий. Он неоднократно принимал участие в рейсах на НИС «Михаил Ломоносов», «Академик Вернадский» и «Профессор Водяницкий» в Красное и Средиземное моря, Индийский и Атлантический океаны, работал в сложных экспедиционных условиях.



Г. В. Зуев имеет большой опыт научно-педагогической деятельности: в течение ряда лет он читал курсы лекций студентам севастопольских вузов, руководил практикой, курсовыми и дипломными работами студентов биологических факультетов разных вузов страны. Под его руководством защищены шесть кандидатских диссертаций.

Дорогой Герман Васильевич, мы искренне восхищаемся Вашей целеустремлённостью, инициативностью, высоким профессионализмом и преданностью науке! В день Вашего юбилея мы желаем Вам крепкого здоровья, активного долголетия, новых творческих успехов, семейного благополучия и исполнения желаний!

Коллектив отдела ихтиологии ФИЦ ИнБЮМ

TO THE JUBILEE OF D. SC. GERMAN ZUYEV

On 27 June, 2021, German Zuyev, D. Sc., Professor, and one of the oldest researchers at the A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, is celebrating his 85th birthday. G. Zuyev is the author of more than 240 scientific publications, *inter alia* two individual monographs.

ПАМЯТИ ПРОФЕССОРА ВИКТОРА ЕВГЕНЬЕВИЧА ЗАИКИ

Don't leave a stone unturned.
It's always something,
to know you have done the most you could.

*Charles Dickens**



В 2021 г. исполнилось 85 лет Виктору Евгеньевичу Заике, члену-корреспонденту НАН Украины и лауреату Государственной премии Украины в области науки и техники. Уже семь лет его нет с нами. Виктор Евгеньевич прожил долгую и очень интенсивную жизнь в науке. Его ум не знал покоя в изучении различных проявлений жизни, которую он любил и пульс которой чутко чувствовал. Во всём добиваясь возможного совершенства, В. Е. Заика обогатил науку своими идеями и трудами. Щедро одарённый от природы, обаятельный, собственным примером воодушевляющий коллег, он непрерывно находился в состоянии поиска. И те, кому посчастливилось с ним работать, бесконечно благодарны за это судьбе.

Аналитический ум исследователя проявился у него с ранних лет. Виктор Евгеньевич сопровождал в ветеринарных экспедициях свою маму, слушал лекции, которые она читала студентам, и помогал ей в работе, что впоследствии определило его интерес к изучению различных биологических процессов. В. Е. Заика с медалью окончил школу в г. Улан-Удэ и поступил в Ленинградский государственный университет (ныне — Санкт-Петербургский государственный университет), став впоследствии ярким представителем классического поколения зоологической школы профессора Валентина Александровича Догеля.

В 26 лет Виктор Евгеньевич защитил кандидатскую диссертацию на тему «Паразиты рыб озера Байкал» в Зоологическом институте АН СССР (г. Ленинград). В 1962 г. он начал исследовательскую деятельность в Институте биологии южных морей, и более 50 лет его жизнь была связана с Чёрным морем. В этот период получила развитие теория продуктивности водных беспозвоночных. Впоследствии профессор В. Е. Заика предложил теорию, описывающую основные процессы энергетического баланса, и продолжил исследования уравнений роста животных, инициированные в науке Людвигом фон Бергаланфи. Им впервые в стране были начаты исследования морского микрозоопланктона и фототрофного пикопланктона, получившие в дальнейшем широкое развитие.

В 26 лет Виктор Евгеньевич защитил кандидатскую диссертацию на тему «Паразиты рыб озера Байкал» в Зоологическом институте АН СССР (г. Ленинград). В 1962 г. он начал исследовательскую деятельность в Институте биологии южных морей, и более 50 лет его жизнь была связана с Чёрным морем. В этот период получила развитие теория продуктивности водных беспозвоночных. Впоследствии профессор В. Е. Заика предложил теорию, описывающую основные процессы энергетического баланса, и продолжил исследования уравнений роста животных, инициированные в науке Людвигом фон Бергаланфи. Им впервые в стране были начаты исследования морского микрозоопланктона и фототрофного пикопланктона, получившие в дальнейшем широкое развитие.

* Не останавливайтесь в поиске. Всегда важно знать, что вы сделали всё, что могли. *Чарльз Диккенс.*

Виктор Евгеньевич создал свою научную школу. В числе его учеников 4 доктора и более 20 кандидатов наук. Исследования закономерностей структуры и биоразнообразия сообществ в настоящее время продолжают Е. А. Колесникова, Н. А. Болтачева, Н. Н. Шаловенков, С. А. Мазлумян, А. Н. Петров, Е. Л. Неврова, И. П. Бондарев, а также ученики его учеников М. В. Макаров и В. Г. Копий. Наша благодарная память бережно сохраняет бесценный опыт, полученный в годы научного становления. В. Е. Заике было чуждо менторство; работая в экспедициях рядом с коллегами, он воспитывал личным примером трудолюбия и неуспокоенности в научном поиске.

За время работы в ИнБЮМ были выполнены многолетние полевые исследования зообентоса и проведены экспериментальные работы по темпам деления одноклеточных организмов разной природы и по росту гидробионтов. Полученные результаты существенно обогатили наши знания о экосистеме Чёрного моря во второй половине XX в.

Профессор В. Е. Заика долгое время возглавлял Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского НАН Украины и определял стратегию в изучении морских и океанических экосистем. Значительную часть своей творческой энергии он направил на организационную деятельность и реорганизацию научных отделов ИнБЮМ, а также на расширение международного научного сотрудничества.

В составе исследовательских групп Виктор Евгеньевич руководил выполнением комплексных международных проектов по изучению экосистемы Чёрного моря. Его творческие усилия всегда находили понимание, а научные инициативы получали высокую оценку на международном уровне. Исследования, проводимые на НИС «Михаил Ломоносов», «Академик А. Ковалевский», «Витязь» и «Профессор Водяницкий», охватывали районы от северо-западной части Чёрного моря до Босфора, от Средиземного моря до Индийского океана и Атлантики. Материалы, которые были получены в ходе комплекса экспедиций, проведённых под руководством Виктора Евгеньевича, стали основой для дальнейших исследований.



В. Е. Заика и В. Г. Тыниника, капитан НИС «Профессор Водяницкий», капитан дальнего плавания



Отдел бентоса (1986)



Отдел экосистем шельфа (2006)

Его научные интересы пересекались с интересами таких известных океанографов, как академик Жан-Мари Перес (директор биологической станции Андум), профессор Григорий Семёнович Трегубов (директор биологической станции в Вильфранш-сюр-Мер), исследователь Жак-Ив Кусто и многие другие. Он плодотворно работал в Комиссии по научному исследованию Чёрного и Средиземного морей. Особой вехой стала совместная работа с турецкими учёными Института морских наук в Эрдемли (1975) и его творческая дружба с профессором Умит Унлуата (глава секции Международной океанографической комиссии ЮНЕСКО).



В. Е. Заика и Жан-Мари Перес



Научная деятельность В. Е. Заики отражена более чем в 300 статьях и 18 монографиях. Он являлся членом редакционных коллегий ряда международных журналов и председателем специализированных учёных советов по гидробиологии и ихтиологии. Он был человеком энциклопедических знаний, выдающимся естествоиспытателем и автором увлекательных научных очерков. Свой богатый жизненный опыт он реализовал в научных трудах и эссе, в том числе в популярных книгах об обитателях Чёрного моря, о Севастопольской биологической станции и «наших ближайших заморских соседях»*, в которых выразил всю силу своего жизнелюбия. Коллеги-зоологи отметили вклад Виктора Евгеньевича в таксономию, назвав в его честь три новых вида.

Если каждого, кто «предан науке»**, сравнивать со звездой, то В. Е. Заика будет смотреться в этом гипотетическом созвездии наиболее органично. К сожалению, никакое сознание не способно до конца восстановить человеческую жизнь, с её подробностями, которые всегда скрыты от внешнего взора. Жизнь — это тайна, похожая на волну. Разбиваясь о берег памяти, она может воспроизвести лишь запечатлённые брызги, а вся необозримая волна жизни останется неразгаданной навсегда.

TRIBUTE TO PROFESSOR VICTOR ZAIKA

In 2021, Victor Zaika, Corresponding Member of the National Academy of Sciences of Ukraine and Winner of the State Prize of Ukraine in Science and Technology, turned 85. He's been gone for seven years. V. Zaika has lived a long and very intensive life in science. His mind had no peace in studying the various manifestations of life that he loved. Striving for possible perfection in everything he did, Victor Zaika has enriched science with his ideas and works. Generously gifted by nature, charming, and inspiring colleagues by his own example, he was constantly in a state of scientific inquiry. And those, who were fortunate enough to work with him, are infinitely grateful to fate for that.

* Из книги В. Е. Заики «Гравитационное поле Севастопольской биостанции» (2013).

** По определению В. Е. Заики. Очень редкая и единственная похвала, которую он себе позволял.

ПАМЯТИ АЛЕКСАНДРЫ АЛЕКСАНДРОВНЫ ШМЕЛЁВОЙ
(17.05.1926 – 04.01.2021)



4 января 2021 г. на 95-м году ушла из жизни Александра Александровна Шмелёва — один из наиболее известных специалистов по систематике копепод в мире, к. б. н., старейший научный сотрудник Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского.

Научная деятельность Александры Александровны Шмелёвой на протяжении почти полувека (с 1957 г.) была неразрывно связана с Институтом биологии южных морей. Главная тема её исследований — веслоногие раки Мирового океана, в частности родов *Calocalanus* (Calanoida) и *Oncaea* (Cyclopoidea). Исследование копепод было смыслом и целью её жизни, и эта преданность науке вызывала огромное уважение.

В 1960–1970 гг. А. А. Шмелёва обрабатывала материалы рейсов НИС «Академик Ковалевский», «Михаил Ломоносов» и «Академик Вернадский», а также Международной индоокеанской экспедиции (ЮНЕСКО) и многих других научных рейсов. Именно в это время она стала известна как систематик

мирового уровня. Она описала 43 новых для науки вида копепод из Индийского океана, Антарктики, Атлантики, Средиземного моря, а также уточнила весовые характеристики копепод из Адриатического моря. Благодаря этим исследованиям количество известных видов *Sopropoda* только в Средиземном море увеличилось с 200 в 1957 г. до 425 в 1980 г. У берегов Турции ею было найдено более 30 новых видов *Sopropoda*, и некоторые из них, предположительно, являются массовыми мигрантами, вселившимися в Средиземное море через Суэцкий канал. Более 150 средиземноморских видов копепод обнаружено вдали от Прибосфорского района, на судоходных путях вплоть до Крыма и Новороссийской бухты; они, вероятно, попали в Чёрное море с балластными водами торговых судов.

Александра Александровна — автор и соавтор более чем 80 научных публикаций, в том числе четырёх монографий. Определитель фауны Пиренейского полуострова (Иберика) в двух томах *Crustacea, Sopropodos marinos. Calanoida*, написанный профессором Франциско Вивесом и А. А. Шмелёвой, — успешный компендиум всей жизни, посвящённой науке и копеподам в частности. Это фундаментальное издание является полезным инструментом для нынешних и будущих копеподологов.

В стенах ИнБЮМ Александра Александровна вырастила не одно поколение высококвалифицированных специалистов. Систематика в её изложении из рутинной науки превращалась в увлекательное занятие. Её гордостью была коллекция копепод Мирового океана, многих из которых

она так и не успела описать. Она щедро делилась знаниями, опытом и уникальными научными материалами с испанскими, греческими и турецкими коллегами, а также со специалистами из многих других стран. С особой теплотой и любовью она вспоминала французского профессора Григория Семёновича Трегубова (1886–1969), известного специалиста по зоопланктону Средиземного моря. Написанный им в соавторстве с Маурисом Розом определитель копепод Средиземного моря по настоящий день не утратил своей актуальности. В одном из писем Г. С. Трегубов писал: «...Очень Вам благодарен за Ваше намерение посвятить мне один из новых видов Copepoda, обнаруженных вами, *Oncaea tregoubovi* Shmeleva, 1968». В знак особой благодарности и глубокого уважения к Владимиру Алексеевичу Водяницкому, выдающемуся учёному, члену-корреспонденту АН УССР и директору СБС и ИнБИОМ, она назвала одну из открытых ею циклопоидных копепод *Oncaea vodjanitskii* Shmeleva & Delalo, 1965.

А. А. Шмелёва была оптимистичным и эрудированным человеком, обладающим огромной жизненной энергией. Её рассказы о путешествиях, истории и книгах были не менее увлекательными и содержательными, чем разговоры о науке и исследованиях копепод. Одно время Александра Александровна жила в районе Севастополя Голландия, куда добиралась катером с Графской пристани. Из окон её дома было видно голубые просторы Севастопольской бухты — таинственного и всегда зовущего к себе маленького кусочка моря, без которого она не могла жить...

Мы должны помнить и чтить своих учителей, на идеях и исследованиях которых держится сегодняшняя наука. Светлая память об Александре Александровне Шмелёвой навсегда останется в наших сердцах.

Ж. П. Селифонова,

*Государственный морской университет имени адмирала Ф. Ф. Ушакова, Новороссийск;
ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь*

**IN MEMORIAM: ALEXANDRA SHMELEVA
(17.05.1926 – 04.01.2021)**

On 4 January, 2021, Alexandra Shmeleva, one of the world's most famous copepodologists, PhD, the oldest researcher at the A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, passed away at the age of 95.

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 № 6 от 04.06.2021).

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.

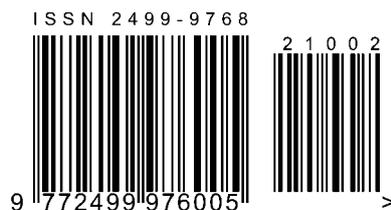
Оригинал-макет подготовлен в пакете \LaTeX (TeX Live 2015 / Debian Linux)
с использованием свободных шрифтов FreeSerif и FreeSans.

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



Подп. к печати 04.06.2021	Дата выхода в свет 16.06.2021	Заказ № 2102639	Тираж 100 экз.
Формат 60 × 84/8	Уч.-изд. листов 9,3	Усл. печ. листов 13,72	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.

*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.