



ISSN 2499-9768 print

МОРСКОЙ  
БИОЛОГИЧЕСКИЙ  
ЖУРНАЛ  
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 6 № 3  
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.,  
ННЦМБ 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 МГИ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

**Адрес учредителя, издателя и редакции:**

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

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

Тел.: +7 8692 54-41-10. E-mail: [mbj@imbr-ras.ru](mailto:mbj@imbr-ras.ru).

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

**Адрес соиздателя:**

Зоологический институт РАН.

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

**Editorial Board**

*Editor-in-Chief*

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

*Assistant Editor*

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

*Managing Editor*

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

**Adrianov A. V.**, Acad. of RAS, D. Sc., Prof.,  
NSCMB 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., MHI RAS, Russia

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

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

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

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

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

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

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

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

2 Nakhimov ave., Sevastopol, 299011, Russia.

Тел.: +7 8692 54-41-10. E-mail: [mbj@imbr-ras.ru](mailto:mbj@imbr-ras.ru).

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

**Co-publisher address:**

Zoological Institute Russian Academy of Sciences.

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

## МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

### MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2021 Том 6 № 3

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

### СОДЕРЖАНИЕ

#### Научные сообщения

*Балькин П. А., Куцын Д. Н., Старцев А. В.*

Рыболовство в условиях климатических изменений: динамика состава и структуры уловов в российской части Чёрного моря в XXI веке ..... 3–14

*Баранова С. С., Габьшев В. А., Иванова А. П., Габьшева О. И.*

Биоиндикация динамики солёности вод по сообществам водорослей в дельте реки Лена, море Лаптевых, Российская Арктика (in Eng.) ..... 15–28

*Бенсахла-Тале Л., Бенсахла-Тале А.*

О максимальной длине *Sardinella aurita* (Osteichthyes: Clupeidae) из Средиземного моря (in Eng.) ..... 29–34

*Воскобойников Г. М., Малавенда С. В., Метелькова Л. О.*

Роль водорослей-макрофитов в биоремедиации от нефтепродуктов Кольского залива Баренцева моря ..... 35–43

*Гирагосов В. Е., Бескаравайный М. М., Драпун И. Е.*

Новые сведения о малом веретеннике *Limosa lapponica* (Linnaeus, 1758) и краснозобой гагаре *Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763) на Крымском полуострове (Чёрное море) ..... 44–49

*Картавцев Ю. Ф.*

Краткий обзор изучения генетически модифицированных организмов и оценка потенциальных рисков их использования для природных видов ..... 50–59

*Козминский Е. В.*

Описание полиморфизма и классификация признаков окраски раковины у брюхоногих моллюсков на примере *Littorina obtusata* (Gastropoda: Littorinidae) ..... 60–77

*Колесникова Е. Э., Кирич М. П., Солдатов А. А., Головина И. В.*

Феномен полного подавления сердечной деятельности черноморской скорпены *Scorpaena porcus* (Scorpaenidae) при реакции настороженности ..... 78–86

*Рябушко Л. И., Бегун А. А., Широян А. Г., Лишаев Д. Н., Мирошниченко Е. С.*

Аутэкология бентосной диатомовой водоросли *Striatella unipunctata* (Lyngbye) С. А. Agardh, 1832 — индикатора органического загрязнения вод (Чёрное и Японское моря) ..... 87–102

*Ясакова О. Н.*

Состояние планктонного альгоценоза в акватории порта Туапсе и за его пределами в весенне-летний период 2019 г. .... 103–113

#### Хроника и информация

Памяти Юрия Владиславовича Слынько (09.10.1961 – 14.07.2021) ..... 114–115

# МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

## MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2021 Vol. 6 no. 3

---

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

---

### CONTENTS

#### Scientific communications

- Balykin P. A., Kutsyn D. N., and Startsev A. V.*  
Fishing under climate change: Dynamics of composition and structure of catches  
in the Russian Black Sea in the XXI century (in Russ.) ..... 3–14
- Barinova S. S., Gabyshev V. A., Ivanova A. P., and Gabysheva O. I.*  
Bioindication of the water salinity dynamics by the microalgae communities  
in the Lena River Delta, Laptev Sea, Russian Arctic ..... 15–28
- Bensahla-Talet L. and Bensahla-Talet A.*  
On the maximum length for *Sardinella aurita* (Osteichthyes: Clupeidae)  
from the Mediterranean Sea ..... 29–34
- Voskoboinikov G. M., Malavenda S. V., and Metelkova L. O.*  
The role of algae macrophyte in bioremediation of petroleum products  
of the Kola Bay of the Barents Sea (in Russ.) ..... 35–43
- Giragosov V. E., Beskaravayny M. M., and Drapun I. E.*  
New information on the bar-tailed godwit *Limosa lapponica* (Linnaeus, 1758)  
and red-throated diver *Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763)  
on the Crimean Peninsula (the Black Sea) (in Russ.) ..... 44–49
- Kartavtsev Yu. Ph.*  
Brief overview on study of genetically modified organisms  
and assessment of potential risks of their use for natural species (in Russ.) ..... 50–59
- Kozminsky E. V.*  
Specification of polymorphism and classification of shell coloration  
in gastropods by the example of *Littorina obtusata* (Gastropoda: Littorinidae) (in Russ.) ..... 60–77
- Kolesnikova E. E., Kirin M. P., Soldatov A. A., and Golovina I. V.*  
Phenomenon of the complete suppression of cardiac activity  
in the Black Sea scorpionfish *Scorpaena porcus* (Scorpaenidae)  
during an alertness reaction (in Russ.) ..... 78–86
- Ryabushko L. I., Begun A. A., Shiroyan A. G., Lishsaev D. N., and Miroshnichenko E. S.*  
Autecology of benthic diatom *Striatella unipunctata* (Lyngbye) C. A. Agardh, 1832 –  
indicator of organic water pollution (Black Sea and Sea of Japan) (in Russ.) ..... 87–102
- Yasakova O. N.*  
Status of plankton algalocenosis in the water area of the port of Tuapse and beyond it  
in the spring-summer period of 2019 (in Russ.) ..... 103–113
- #### Chronicle and information
- In memoriam: Yuriy Slynko (09.10.1961 – 14.07.2021) (in Russ.) ..... 114–115

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК [639.2.053.1:551.58](262.5)

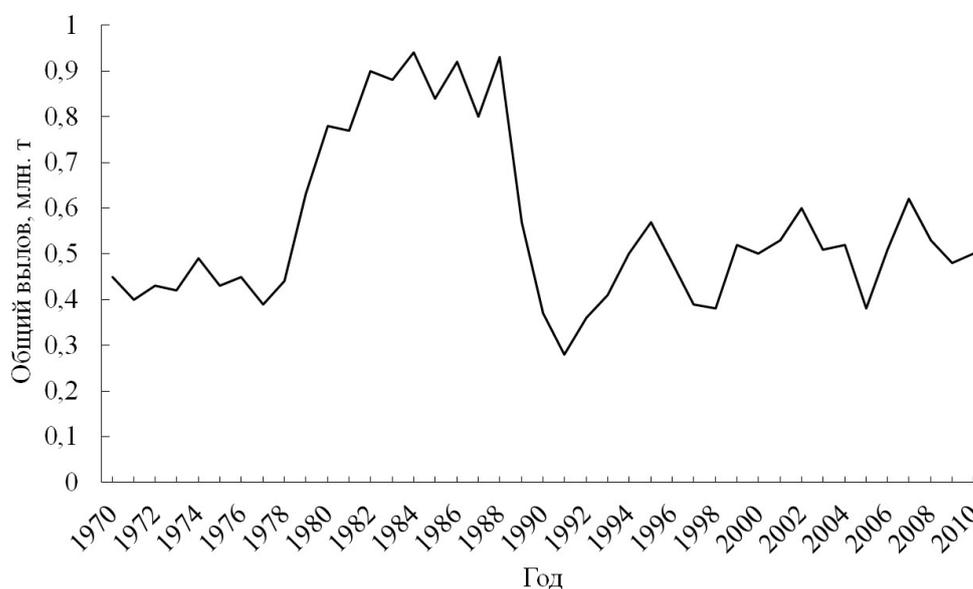
**РЫБОЛОВСТВО В УСЛОВИЯХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ:  
ДИНАМИКА СОСТАВА И СТРУКТУРЫ УЛОВОВ  
В РОССИЙСКОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ В XXI ВЕКЕ**© 2021 г. П. А. Балыкин<sup>1</sup>, Д. Н. Куцын<sup>2</sup>, А. В. Старцев<sup>1,3</sup><sup>1</sup>Южный научный центр Российской академии наук, Ростов-на-Дону, Российская Федерация<sup>2</sup>ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,  
Севастополь, Российская Федерация<sup>3</sup>Донской государственный технический университет, Ростов-на-Дону,  
Российская ФедерацияE-mail: [balykin.pa@rambler.ru](mailto:balykin.pa@rambler.ru)Поступила в редакцию 16.12.2019; после доработки 12.05.2020;  
принята к публикации 01.09.2021; опубликована онлайн 20.09.2021.

В настоящее время экосистема Чёрного моря претерпевает существенные изменения, что закономерно отражается на динамике элементов уловов рыб. Главными причинами изменения ихтиофауны Чёрного моря считаются: рыболовство, антропогенное загрязнение вод, вселение новых видов, влияние крупномасштабных климатических и связанных с ними океанологических и гидрологических процессов на показатели урожайности промысловых рыб. Без понимания закономерностей воздействия этих факторов на ихтиофауну невозможны рациональное использование биоресурсов и охрана природы. Целью работы было изучить влияние потепления климата на состав и структуру уловов в российской части Чёрного моря в XXI веке. Авторы использовали: результаты собственных ихтиологических наблюдений; опубликованные данные о составе черноморских уловов; информацию, доступную на официальных сайтах Минсельхоза РФ, Росрыболовства и его Азово-Черноморского территориального управления. Выполнен анализ влияния процессов глобального потепления на результаты рыболовства в российской части Чёрного моря. Показано, что в XXI веке возросла доля теплолюбивых рыб, нерест которых происходит летом: хамсы *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758), барабули *Mullus barbatus* Linnaeus, 1758 и ставриды *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868). Установлено, что динамика ихтиофауны в регионе определяется как минимум четырьмя процессами, сопряжёнными с потеплением вод: улучшением условий воспроизводства и роста выживаемости икры и молоди теплолюбивых видов; изменением внутривидовой структуры; вселением и натурализацией видов из Средиземного моря с последующим изменением характера пищевых взаимоотношений внутри экосистемы; концентрацией холодолюбивых видов на больших глубинах. Сделан вывод о необходимости тщательного изучения влияния потепления вод Чёрного моря в целях долгосрочного прогнозирования состояния сырьевой базы рыбной промышленности черноморского бассейна России.

**Ключевые слова:** глобальное потепление, рыболовство, Чёрное море, хамса, *Engraulis encrasicolus*, шпрот, *Sprattus sprattus*, барабуля, *Mullus barbatus*, ставрида, *Trachurus mediterraneus*

Территория Российской Федерации омывается 13 морями, из которых только арктические, кроме Баренцева и Белого, не являются районами рыбного промысла. Чёрное море не отличается высокой продуктивностью: в связи с наличием сероводородной зоны бентосные организмы обитают лишь на 20 % площади его дна. Биологическая продуктивность Чёрного моря невелика — около  $300 \text{ кг} \cdot \text{км}^{-2}$  (Куранова и Моисеев, 1973). Тем не менее рыболовство в Черноморском регионе известно с античных времен (Заика, 2008). Промысел в Чёрном море переживал периоды подъёма и спада. Во второй половине XX века суммарный улов всех причерноморских стран достиг 600 тыс. т, из него на СССР приходилось 200–250 тыс. т (Состояние биологических ресурсов Чёрного и Азовского морей, 1995).

Пик добычи водных биологических ресурсов в Чёрном море пришёлся на 1980-е гг.: в этот период их общий ежегодный вылов превышал 850 тыс. т (рис. 1). Затем происходило неуклонное снижение уловов, и к 1996 г. они составили 396 тыс. т. Таким образом, за десятилетие добыча в Чёрном море сократилась более чем вдвое.



**Рис. 1.** Суммарный улов водных биоресурсов в Чёрном море в 1970–2010 гг. (Шляхов и др., 2018)

**Fig. 1.** Total catch of aquatic biological resources in the Black Sea in 1970–2010 (Shlyakhov et al., 2018)

Изменился и видовой состав уловов. Если до 1950–1960-х гг. уловы большей частью состояли из ценных в пищевом отношении видов [скумбрия *Scomber scombrus* Linnaeus, 1758, пелагида *Sarda sarda* (Bloch, 1793), кефали *Mugilidae*, ставрида *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868), камбала-калкан *Scophthalmus maeoticus* (Pallas, 1814), сельди *Alosa* spp. и осетровые *Acipenseridae*], то позднее (до 1990-х гг., а также по настоящее время) — в основном из хамсы *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) и шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758). Вылов черноморских рыб в СССР был максимальным в 1970–1980-е гг., составляя в среднем 57 тыс. т; основная масса приходилась на хамсу и шпрот, доля которых в общем улове достигала 81 и 12 % соответственно (Балыкин, 2014).

За всю историю наблюдений в Чёрном море зарегистрировано 180 видов рыб; из них 110 имеют атлантическое происхождение, 2 — индо-тихоокеанское, 2 — тихоокеанское, 33 являются эндемиками Чёрного моря, 21 — эндемиками средиземноморского бассейна, 11 — космополитами, а 1 вид (стерлядь *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758) распространён в европейских пресных и солоноватых водах (Black Sea Fish Check List, 2020). Среди вселенцев, активно осваивающих в настоящее время акваторию Чёрного моря, следует отметить *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758),

*Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) и *Gobius xanthocephalus* Heymer & Zander, 1992 (Yankova et al., 2013). Из общего количества рыб около 20 % служат объектами промысла (Состояние биологических ресурсов Чёрного и Азовского морей, 1995). В настоящее время промысловыми объектами являются: шпрот; хамса; мерланг *Merlangius merlangus* (Linnaeus, 1758); камбала-калкан; кефали лобан *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758 и сингиль *Chelon auratus* (Risso, 1810); барабуля; ставрида; акула-катран *Squalus acanthias* Linnaeus, 1758; скаты морская лисица *Raja clavata* Linnaeus, 1758 и морской кот *Dasyatis pastinaca* (Linnaeus, 1758); сарган *Belone belone* (Linnaeus, 1758); луфарь *Pomatomus saltatrix* (Linnaeus, 1758); пеламида; смарида *Spicara maena* (Linnaeus, 1758); скумбрия; атерины *Atherina* spp. В последние десятилетия промысловая часть ихтиоценоза Чёрного моря пополнилась за счёт дальневосточной кефали — пиленгаса *Planiliza haematocheila* (Temminck & Schlegel, 1845), успешно акклиматизированной в Азово-Черноморском бассейне (Балькин и Старцев, 2017).

Средиземное и Чёрное моря относятся к регионам, в которых, на основании Конвенции ООН по морскому праву (2020), прибрежным государствам следует сотрудничать друг с другом в вопросах управления водными биоресурсами и проведения научных исследований. В Средиземноморском бассейне региональное управление рыболовством осуществляет Генеральная комиссия по рыболовству в Средиземном море (the General Fisheries Commission for the Mediterranean, GFCM). Её деятельность распространяется и на Чёрное море, однако в этой акватории региональное регулирование рыболовства не осуществляется: членство GFCM имеют лишь три прибрежных государства (Болгария, Румыния и Турция), а соглашения о рыболовстве между всеми странами Причерноморья нет. Лидирующее положение по объёму ежегодно добываемых водных биоресурсов удерживает Турция: на её долю приходится более 75 % улова. На втором и третьем местах — Россия (Шляхов и др., 2018) и Украина соответственно. Доля каждой из остальных стран региона — примерно 1 % (Дроздов, 2011).

Главными причинами изменения ихтиофауны Чёрного моря считаются: рыболовство, вселение новых видов, антропогенное загрязнение, а также влияние крупномасштабных климатических и связанных с ними океанологических и гидрологических процессов на показатели урожайности промысловых черноморских рыб (Дроздов, 2011 ; Tsikliras et al., 2015 ; Zaitsev et al., 2002). Из глобальных климатических процессов одним из самых известных и обсуждаемых является потепление, которое, по данным инструментальных наблюдений, наиболее ярко выражено в последние 35 лет (Торопов и др., 2018 ; Sakalli & Sakalli, 2018). Глобальное потепление проявляется и в Черноморском регионе (Рыбак и Рыбак, 2013). Установлено, что потепление поверхности Чёрного моря в 1982–2009 гг. происходило в среднем на 0,06 °C в год (Гинзбург и др., 2011). Изменение климата в Черноморском регионе проявляется в основном в летний сезон, в течение которого по всей его территории отмечается статистически значимый положительный тренд температуры, достигающий 1 °C за 10 лет (Торопов и др., 2018). Так, в районе Сухуми средняя температура черноморских вод в июле увеличилась за период с 1994 по 2016 г. на 2,2 °C (Дбар и др., 2018).

Целью работы было изучить возможное влияние потепления климата на состав и структуру уловов в российской части Чёрного моря в XXI веке.

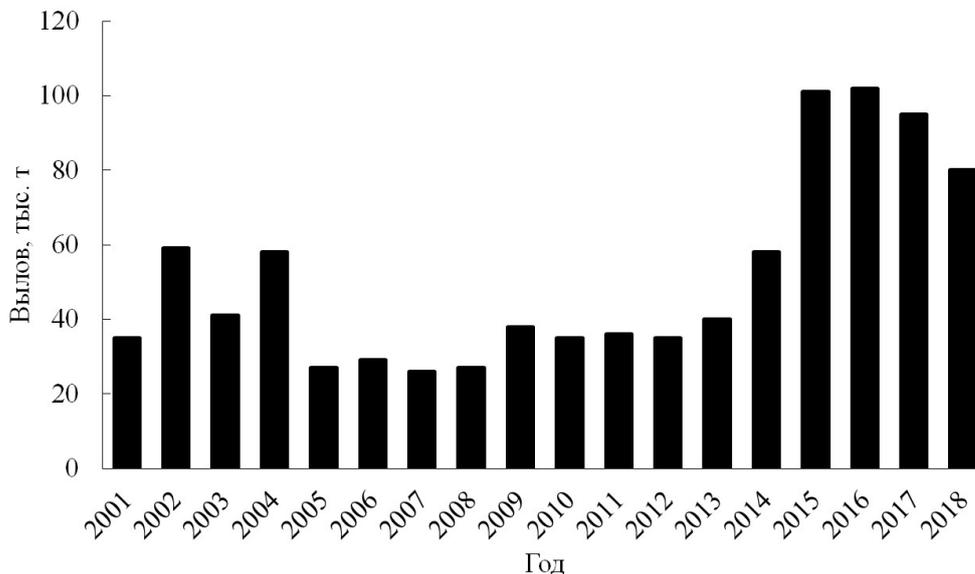
## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Авторы использовали опубликованные данные о составе черноморских уловов (Кожурин и др., 2018 ; Куманцов и др., 2012 ; Луц и др., 2004 ; Cardinale et al., 2017), а также информацию, доступную на официальных сайтах Министерства сельского хозяйства Российской Федерации (2020), Федерального агентства по рыболовству (2020) и его Азово-Черноморского территориального управления (2008).

Полученные результаты изучения возможных изменений элементов ихтиофауны на примере уловов не претендуют на полную достоверность, в первую очередь из-за неточности промысловой отчётности (Балыкин и Болтнев, 2014). В связи с этой проблемой дополнительно для анализа авторы использовали результаты ихтиологических наблюдений специалистов ФИЦ ИнБЮМ. Отлов рыб проводили в 2012 и 2018 гг. с апреля по октябрь донными ловушками БС-3 с ячейей 12 мм, установленными на песчаном грунте при входе в бухту Карантинная на глубине 10–12 м и в акватории Севастопольской бухты на таком же грунте.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Органами государственной власти России (Минсельхоз и Росрыболовство) сведения о вылове водных биоресурсов суммируются по рыбохозяйственным бассейнам (Макоедов, 2014). В 2001–2018 гг. добыча в Азово-Черноморском бассейне составляла 25–103,4 тыс. т (рис. 2). Суммарный российский вылов в 2018 г. превысил 5 млн т, поэтому можно заключить, что данный регион не играет существенной роли в отечественном рыболовстве. Тем не менее рыболовство в Азово-Черноморском бассейне вносит существенный вклад в развитие региональной экономики.



**Рис. 2.** Российские уловы в Азово-Черноморском бассейне

**Fig. 2.** Russian catches in the Sea of Azov – Black Sea basin

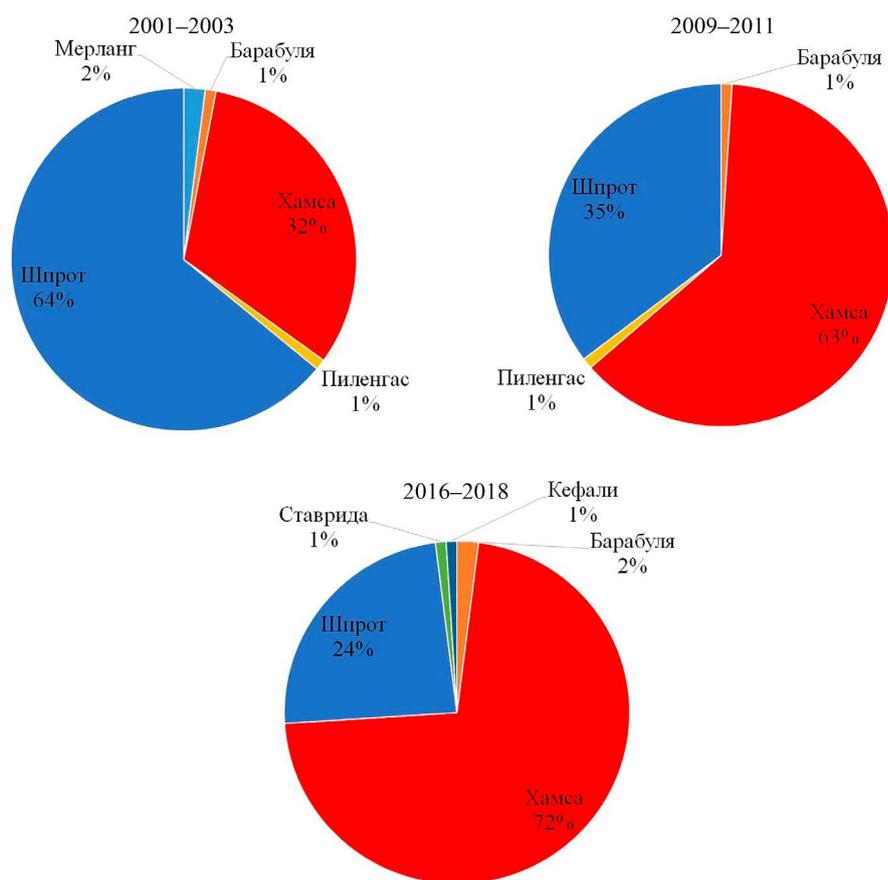
Исследуемую акваторию можно разделить на две части — на воды Кавказского побережья (северо-восточная часть) и воды полуострова Крым.

В 1993–2002 гг. в **северо-восточной части Чёрного моря** в уловах промысловых орудий лова зарегистрировано 102 вида рыб (Надолинский, 2004). Состояние запасов популяций промысловых видов рыб охарактеризовано как нестабильное. Промысел в этом регионе всеми орудиями лова является многовидовым, однако статистика учитывает только основной вид, а прилов в лучшем случае идёт под название основного вида, а в худшем — выбрасывается за борт. Применение сблокированных и сбалансированных квот может способствовать более полному освоению биоресурсов моря и сбалансированности промысла (Куманцов и др., 2012 ; Надолинский, 2004).

Основными объектами промысла в северо-восточной части Чёрного моря являются два вида, доля которых в общем вылове составляет около 90 %, — хамса (> 60 %) и шпрот (> 30 %). На долю остальных видов приходится менее 10 % (Балыкин, 2014). В общем запасе разведанных

биологических ресурсов (около 300 тыс. т) значительную часть (суммарно около 42 % всех запасов и более 53 % объёмов возможного вылова) формируют объекты, которых в настоящее время не используют из-за отсутствия необходимой технологической базы переработки, — мелкие ракообразные, моллюски, водоросли и морские травы (Дудкин и др., 2011).

Значимые изменения величины улова могут быть вызваны динамикой его состава. Для проверки этого предположения авторы использовали опубликованные данные о составе черноморских уловов в 2001–2003 (Луц и др., 2004) и 2009–2011 гг. (Куманцов и др., 2012), а также информацию за последние годы (2016–2018), доступную на официальных сайтах Росрыболовства и его Азово-Черноморского территориального управления. Видовой состав уловов, осреднённый по указанным периодам, показан на рис. 3.



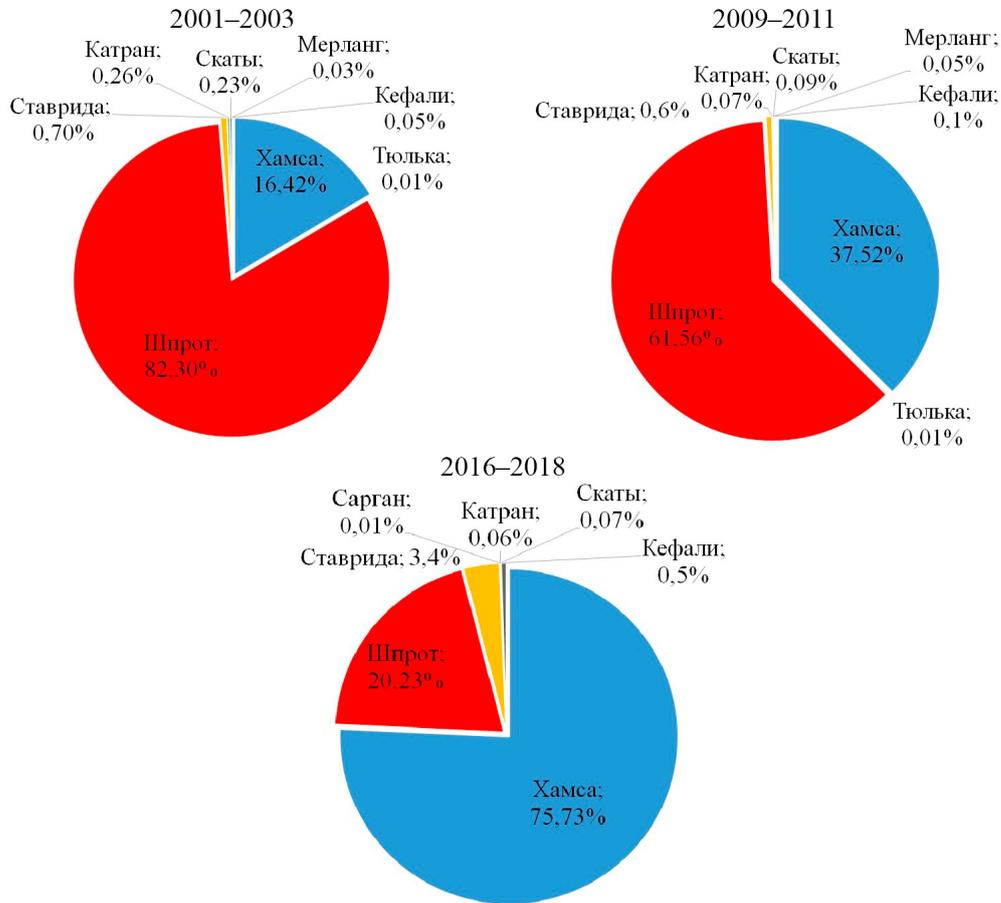
**Рис. 3.** Вклад наиболее массовых видов рыб в структуру российских уловов в северо-восточной части Чёрного моря в разные периоды XXI века

**Fig. 3.** Contribution of the most common fish species to the structure of Russian catches in the northeastern Black Sea in different periods of the XXI century

Главное явление, на котором следует акцентировать внимание, — смена доминирующих видов в составе уловов (рис. 3). Доля шпрота за исследуемый период уменьшилась более чем в 2,5 раза, а вклад хамсы возрос на столько же. Из других важных процессов стоит отметить двукратное возрастание уловов барабули (до 300–560 т в год), почти полное исчезновение мерланга и пиленгаса (менее 1 т), а также существенное увеличение уловов ставриды (130–330 т в год) и черноморских кефалей (90–270 т) в 2016–2018 гг. (рис. 3).

Динамика уловов в **водах Крыма** (Крымско-Черноморский промысловый район) приведена по опубликованным данным (Кожурин и др., 2018), дополненным сведениями за 2018 г. с сайта Росрыболовства. В 2001–2018 гг. в указанной акватории добывали от 18,9 тыс. т (2007)

до 72,9 тыс. т рыбы (2016). С целью изучения возможных изменений видового состава авторы выбрали те же временные отрезки, что и для северо-восточной части Чёрного моря, — 2001–2003, 2009–2011 и 2016–2018 гг. (рис. 4).

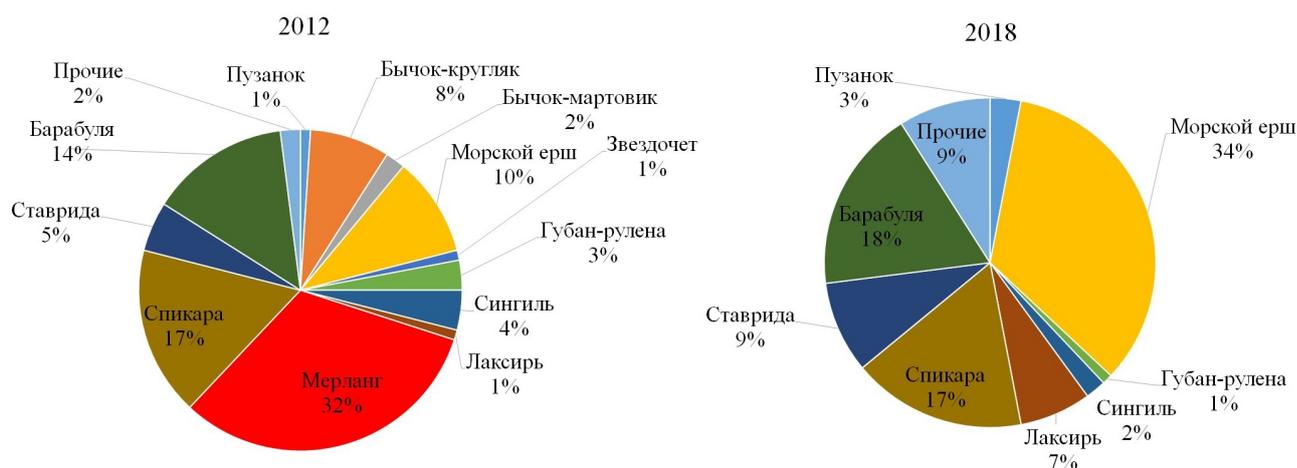


**Рис. 4.** Вклад наиболее массовых видов рыб в структуру российских уловов в Крымско-Черноморском районе в разные периоды XXI века

**Fig. 4.** Contribution of the most common fish species to the structure of Russian catches in Crimean – Black Sea area in different periods of the XXI century

Видовой состав уловов в водах Крыма изменялся сходным образом с составом в водах Кавказского побережья. Доля шпрота за исследуемый период уменьшилась в 4 раза (с 80 до 20 %), а доля хамсы увеличилась приблизительно в той же пропорции (с 16,5 до 75 %). Из других изменений следует назвать полное исчезновение пиленгаса (менее 0,3 т), а также более чем 10-кратное возрастание в уловах барабули (с 7 до 300–571 т в год), 10-кратное — черноморских кефалей (270–275 т в 2016–2018 гг.), 4-кратное — сельди (20–34 т в 2016–2018 гг.) и почти 4-кратное — относительных уловов ставриды (около 2 тыс. т в 2016–2018 гг.) (рис. 4).

Представленные выше опубликованные данные хорошо согласуются с результатами собственных ихтиологических наблюдений, осуществляемых в прибрежной акватории Юго-Западного Крыма при помощи донных ловушек. В 2012 г. исследовано 1258 экз. разных видов рыб, в 2018 — 861 экз. Доля теплолюбивых видов в уловах возросла: доля морского ерша увеличилась в рассматриваемый период более чем втрое, ставриды — почти вдвое, в то время как мерланг практически исчез из прибрежных уловов (рис. 5).



**Рис. 5.** Видовой состав рыб в прибрежных водах г. Севастополя в апреле — октябре 2012 и 2018 гг.

**Fig. 5.** Fish species composition in Sevastopol coastal waters in April – October 2012 and 2018

## ОБСУЖДЕНИЕ

К настоящему времени установлено, что потепление климата оказывает влияние на динамику ихтиофауны и рыболовство в глобальных масштабах (Cheung et al., 2013).

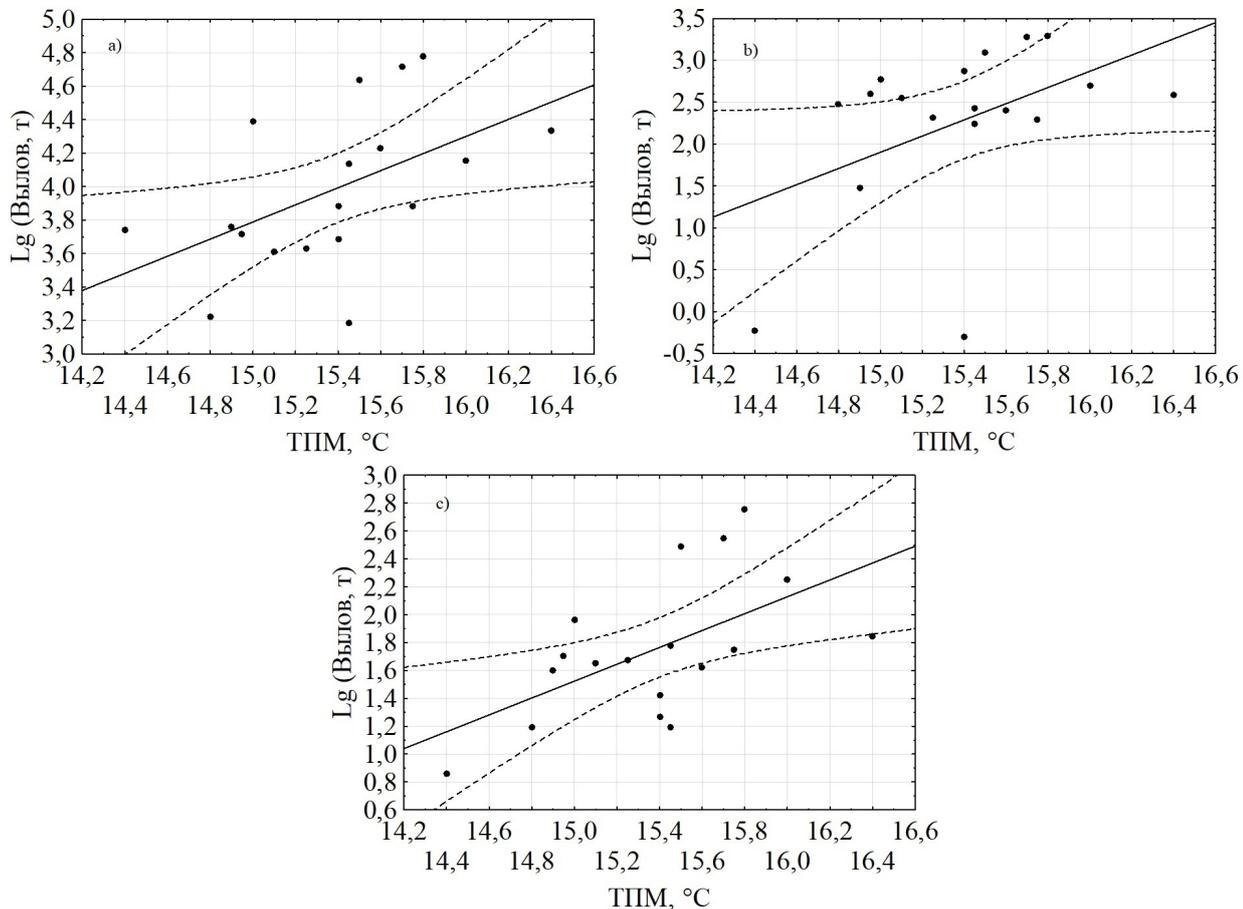
Наиболее очевидным является тренд увеличения вылова теплолюбивых видов, что хорошо видно на примере Крымско-Черноморского промыслового района. Для уловов хамсы (рис. 6a), ставриды (рис. 6b) и барабули (рис. 6c) установлена заметная связь логарифма показателя объема вылова со значениями температуры поверхности моря, смещёнными на два года (примерный возраст полового созревания): у хамсы коэффициент линейной корреляции  $r = 0,52$  при  $p = 0,027$ ; у ставриды  $r = 0,46$  при  $p = 0,057$ ; у барабули  $r = 0,57$  при  $p = 0,013$ . Таким образом, повышение доли теплолюбивых видов в уловах на фоне потепления климата может быть связано с улучшением условий воспроизводства и увеличением сроков нерестового и нагульного периода. Так, в настоящее время исследователи регистрируют изменение видового состава и численности ихтиопланктона, характеризующееся увеличением доли ранних стадий летненерестующих теплолюбивых рыб — барабули, ставриды и хамсы (Надолинский и Надолинский, 2018). Повышение урожайности хамсы в российской части Чёрного моря отмечают и другие авторы (Дудкин и др., 2011; Зуев, 2019).

Вместе с ростом численности различных видов рыб можно наблюдать изменение внутривидовой структуры ихтиоценоза, а именно увеличение доли азовской формы хамсы (Кожурин и др., 2018). Это может быть связано с расширением её ареала в условиях роста солёности Азовского моря, что также сопряжено с климатическими изменениями.

Другое проявление влияния потепления вод — расширение и смещение ареалов тропических видов в высокие широты. В пределах Чёрного моря результатом этих процессов является интенсивное вселение видов из Средиземного моря. Так, в настоящее время количество чужеродных видов и подвидов ихтиофауны составляет 21 (Yankova et al., 2013); с учётом климатических тенденций можно заключить, что список будет расширяться.

Очевидно, влияние климатических изменений распространяется на все компоненты экосистемы, что закономерным образом отражается на составе и структуре ихтиоценозов. Хорошим примером может служить вселение хищного гребневика *Beroe ovata* Bruguière, 1789 в Чёрное море. В результате его инвазии существенно снизилась численность гребневика

*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865, что повлекло восстановление численности зоопланктона и пелагофильных рыб (Шиганова и др., 2003). Вероятны и другие, менее заметные изменения в особенностях пищевых взаимоотношений, в том числе среди нативных видов.



**Рис. 6.** Связь логарифма показателей вылова хамсы (а), ставриды (b) и барабули (с) и температуры поверхности моря (ТПМ) (Федеральное агентство по рыболовству, 2020), смещённой на два года

**Fig. 6.** Correlation between the logarithm of catch values of European anchovy (a), horse mackerel (b), and red mullet (c) and sea surface temperature (ТПМ) (Federal'noe agentstvo po rybolovstvu, 2020) shifted by two years

Влияние потепления на динамику численности и распространение холодолюбивых видов можно наблюдать и на примере мерланга. При снижении уловов в прибрежной акватории увеличивается его промышленный вылов тралами на глубине 50 м и более (Кожурин и др., 2018), что может свидетельствовать о вертикальном перераспределении его популяции. Данное обстоятельство, по всей видимости, также связано с климатическими изменениями, что подтверждают гидрологические наблюдения. Так, установлен многолетний рост глубины верхнего квазиоднородного слоя в тёплый период года. До 2000-х гг. толщина этого слоя в летний период составляла 6–8 м; после 2010 г. значения в среднем превышали 10 м (Кубряков и др., 2019).

**Заключение.** Динамика ихтиофауны и промышленный вылов в российской части Чёрного моря в XXI веке определяются минимум четырьмя процессами, напрямую или опосредованно сопряжёнными с потеплением вод:

- 1) улучшением условий воспроизводства и роста выживаемости икры и молоди теплолюбивых видов, таких как хамса, ставрида и барабуля;

- 2) изменением внутривидовой структуры, что наблюдается на примере хамсы;
- 3) вселением и натурализацией видов из Средиземного моря с последующим изменением характера пищевых взаимоотношений внутри экосистемы;
- 4) концентрацией холодолюбивых видов на больших глубинах.

Чтобы оценить последствия климатических процессов для сырьевой базы Чёрного моря и ихтиофауны в целом, следует проанализировать весь имеющийся массив научных наблюдений (гидрологические, гидробиологические, ихтиологические).

*Работа выполнена в рамках государственного задания ЮНЦ РАН по теме 00-20-09 «Оценка современного состояния, анализ процессов формирования водных биоресурсов южных морей России в условиях антропогенного стресса и разработка научных основ технологии реставрации ихтиофауны, сохранения и восстановления хозяйственно-ценных видов рыб» (№ гос. регистрации 01201354245) и ФИЦ ИнБЮМ по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации 121030100028-0).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Азово-Черноморское территориальное управление Федерального агентства по рыболовству : официальный сайт. Ростов-на-Дону, 2008. [*Azovo-Chernomorskoe territorial'noe upravlenie Federal'nogo agentstva po rybolovstvu* : official site. Rostov-on-Don, 2008. (in Russ.)]. URL: <http://www.rostov-fishcom.ru/otdely/oorr/docs/> [accessed: 01.12.2019].
2. Балыкин П. А. Водные биоресурсы Азово-Черноморского бассейна, их использование и изучение // *Рыбоводство и рыбное хозяйство*. 2014. № 8. С. 16–25. [Balykin P. A. Vodnye bioresursy Azovo-Chernomorskogo basseina, ikh ispol'zovanie i izuchenie. *Rybovodstvo i rybnoe khozyaistvo*, 2014, no. 8, pp. 16–25. (in Russ.)]
3. Балыкин П. А., Болтнев А. И. Актуальные проблемы сохранения и использования водных биоресурсов // *Использование и охрана природных ресурсов России*. 2014. № 1. С. 35–39. [Balykin P. A., Boltnev A. I. Actual problems of conservation and use of marine biological resources. *Ispol'zovanie i okhrana prirodnykh resursov Rossii*, 2014, no. 1, pp. 35–39. (in Russ.)]
4. Балыкин П. А., Старцев А. В. Некоторые особенности биологии пиленгаса в Таганрогском заливе // *Труды ВНИРО*. 2017. Т. 166. С. 72–80. [Balykin P. A., Startsev A. V. Some biological parameters of haarder from the Taganrog Bay. *Trudy VNIRO*, 2017, vol. 166, pp. 72–80. (in Russ.)]
5. Гинзбург А. И., Костяной А. Г., Шеремет Н. А. Чёрное и Азовское моря: сравнительный анализ изменчивости температуры поверхности (1982–2009 гг., спутниковая информация) // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. 2011. Т. 8, № 4. С. 208–218. [Ginsburg A. I., Kostyanoi A. G., Sheremet N. A. The Black and Azov seas: Comparative analysis of surface temperature dynamics (1982–2009) according to satellite data. *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*, 2011, vol. 8, no. 4, pp. 208–218. (in Russ.)]
6. Дбар Р. С., Гицба Я. В., Экба Я. А. Термический режим поверхностного слоя вод и окислительные процессы в прибрежной зоне сухумской акватории Чёрного моря // *Наука Юга России*. 2018. Т. 14, № 4. С. 53–60. [Dbar R. S., Gitsba Ya. V., Ekba Ya. A. Thermal regime of the water surface layer and oxidative processes in the coastal zone of the Sukhum area of the Black Sea. *Nauka Yuga Rossii*, 2018, vol. 14, no. 4, pp. 53–60. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S25000640180407>
7. Дроздов В. В. Многолетняя изменчивость рыбопромысловых ресурсов Чёрного моря: тенденции, причины и перспективы // *Учёные записки Российского государственного гидрометеорологического университета*. 2011. № 21. С. 137–154. [Drozdov V. V. Mnogoletnyaya izmenchivost' rybopromyslovykh resursov Chernogo morya: tendentsii, prichiny i perspektivy. *Uchenye zapiski Rossiiskogo gosudarstvennogo gidrometeorologicheskogo universiteta*, 2011, no. 21, pp. 137–154. (in Russ.)]

8. Дудкин С. И., Реков Ю. И., Дахно В. Д., Саенко Е. М. Проблемы рационального использования промысловых ресурсов Азово-Черноморского бассейна // *Рыбохозяйственной науке России – 130 лет* : тез. докл. Всерос. конф., Сочи, 26–30 сентября 2011 г. Москва : Изд-во ВНИРО, 2011. С. 43–45. [Dudkin S. I., Rekov Yu. I., Dakhno V. D., Saenko E. M. Problemy ratsional'nogo ispol'zovaniya promyslovykh resursov Azovo-Chernomorskogo basseina. In: *Rybokhozyaistvennoi nauke Rossii – 130 let* : tez. dokl. Vseros. konf., Sochi, 26–30 September, 2011. Moscow : Izd-vo VNIRO, 2011, pp. 43–45. (in Russ.)]
9. Заика В. Е. *Черноморские рыбы и летопись их промысла*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. 118 с. [Zaika V. E. *Chernomorskije ryby i letopis' ikh promysla*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2008, 118 p. (in Russ.)]
10. Зуев Г. В. Современное состояние популяции хамсы *Engraulis encrasicolus* (L.) (Pisces: Engraulidae), зимующей у побережья Восточного Крыма и Северного Кавказа // *Морской биологический журнал*. 2019. Т. 4, № 3. С. 56–68. [Zuyev G. V. Modern state of the population of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* (L.) (Pisces: Engraulidae) wintering off the coast of the eastern Crimea and the North Caucasus. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2019, vol. 4, no. 3, pp. 56–68. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.3.06>
11. Кожурин Е. А., Шляхов В. А., Губанов Е. П. Динамика уловов промысловых рыб Крыма в Чёрном море // *Труды ВНИРО*. 2018. Т. 171. С. 157–169. [Kozhurin E. A., Shlyakhov V. A., Gubanov E. P. Dinamika ulovov promyslovykh ryb Kryma v Chernom more. *Trudy VNIRO*, 2018, vol. 171, pp. 157–169. (in Russ.)]
12. Конвенция ООН по морскому праву : [сайт]. [Konventsiya OON po morskomu pravu : [site]. (in Russ.)]. URL: [https://www.un.org/ru/documents/decl\\_conv/conventions/lawsea.shtml](https://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/lawsea.shtml) [accessed: 01.12.2019].
13. Кубряков А. А., Белокопытов В. Н., Зацепин А. Г., Станичный С. В., Пиотух В. Б. Изменчивость толщины перемешанного слоя в Чёрном море и её связь с динамикой вод и атмосферным воздействием // *Морской гидрофизический журнал*. 2019. Т. 35, № 5. С. 449–468. [Kubryakov A. A., Belokopytov V. N., Zatsëpin A. G., Stanichny S. V., Piotukh V. B. The Black Sea mixed layer depth variability and its relation to the basin dynamics and atmospheric forcing. *Morskoj gidrofizicheskij zhurnal*, 2019, vol. 35, no. 5, pp. 449–468. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2019-5-449-468>
14. Куманцов М. И., Кузнецова Е. Н., Лапшин О. М. Комплексный подход к организации российского рыболовства на Чёрном море // *Современные проблемы науки и образования*. 2012. № 5. С. 290–302. [Kumantsov M. I., Kuznetsova E. N., Lapshin O. M. Kompleksnyi podkhod k organizatsii rossiiskogo rybolovstva na Chernom more. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*, 2012, no. 5, pp. 290–302. (in Russ.)]
15. Куранова И. И., Моисеев П. А. *Промысловая ихтиология и сырьевая база рыбной промышленности*. Москва : Пищевая промышленность, 1973. 152 с. [Kuranova I. I., Moiseev P. A. *Promyslovaya ikhtiologiya i syr'evaya baza rybnoi promyshlennosti*. Moscow : Pishchevaya promyshlennost', 1973, 152 p. (in Russ.)]
16. Луц Г. И., Надолинский В. П., Дахно В. Д., Рогов С. Ф., Кузнецов С. А., Филатов О. В. Состояние ихтиофауны и сырьевая база промысла на черноморском шельфе России в современный период // *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна* : сб. науч. тр. (2002–2003 гг.). Ростов-на-Дону : Эверест, 2004. С. 86–102. [Luts G. I., Nadolinskii V. P., Dakhno V. D., Rogov S. F., Kuznetsov S. A., Filatov O. V. Sostoyanie ikhtiofauny i syr'evaya baza promysla na chernomorskom shel'fe Rossii v sovremennyy period. In: *Osnovnyye problemy rybnogo khozyaistva i okhrany rybokhozyaistvennykh vodoemov Azovo-Chernomorskogo basseina* : sb. nauch. tr. (2002–2003). Rostov-on-Don : Everest, 2004, pp. 86–102. (in Russ.)]
17. Макоедов А. Н. *Научные основы рыболовства* : учебное пособие. Москва : Медиа М, 2014. 464 с. [Makoedov A. N. *Nauchnye osnovy rybolovstva* : uchebnoe posobie. Moscow : Media M, 2014, 464 p. (in Russ.)]
18. Министерство сельского хозяйства Российской Федерации. [Аналитика] : [сайт]. [Ministry of Agriculture of the Russian

- Federation. [Analytics]* : [site]. (in Russ.). URL: <http://mcx.ru/analytics/> [accessed: 01.12.2019].
19. Надолинский В. П., Надолинский Р. В. Изменения в видовом составе и численности ихтиопланктона Азовского и северо-восточной части Чёрного морей за период 2006–2017 гг. под воздействием природных и антропогенных факторов // *Водные биоресурсы и среда обитания*. 2018. Т. 1, № 1. С. 51–66. [Nadolinskii V. P., Nadolinskii R. V. Changes in species composition and abundance of ichthyoplankton in the Azov Sea and north-eastern Black Sea during 2006–2017 under conditions of natural and anthropogenic factors. *Vodnye bioresursy i sreda obitaniya*, 2018, vol. 1, no. 1, pp. 51–66. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.47921/2619-1024\\_2018\\_1\\_1\\_51](https://doi.org/10.47921/2619-1024_2018_1_1_51)
  20. Надолинский В. П. *Структура и оценка запасов водных биоресурсов в северо-восточной части Чёрного моря* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.32. Краснодар, 2004. 28 с. [Nadolinskii V. P. *Struktura i otsenka zapasov vodnykh bioresursov v severo-vostochnoi chasti Chernogo morya* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.32. Krasnodar, 2004, 28 p. (in Russ.)]
  21. Рыбак О. О., Рыбак Е. А. Климатические изменения в Черноморском регионе и разработка стратегии его устойчивого развития // *Научный журнал КубГАУ*. 2013. № 90 (06). С. 1–36. [Rybak O. O., Rybak E. A. Climatic changes in the Black Sea region and elaboration of strategy for its sustainable development. *Nauchnyi zhurnal KubGAU*, 2013, no. 90 (06), pp. 1–36. (in Russ.)]. <http://ej.kubagro.ru/2013/06/pdf/16.pdf>
  22. *Состояние биологических ресурсов Чёрного и Азовского морей (справочное пособие)*. Керчь : Изд-во ЮГНИРО, 1995. 64 с. [*State of Biological Resources of the Black and Azov Seas (Reference Book)*. Kerch : Izd-vo YugNIRO, 1995, 64 p. (in Russ.)]
  23. Торопов П. А., Алешина М. А., Семенов В. А. Тенденции изменений климата Черноморско-Каспийского региона за последние 30 лет // *Вестник Московского университета. Серия 5 «География»*. 2018. № 2. С. 67–77. [Tropov P. A., Aleshina M. A., Semenov V. A. Trends of climate change in the Black Sea – Caspian Sea region during recent 30 years. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 5 "Geografiya"*, 2018, no. 2, pp. 67–77. (in Russ.)]
  24. Федеральное агентство по рыболовству [Освоение рекомендованных объёмов вылова] : [сайт]. [*Federal'noe agentstvo po rybolovstvu [Osvoenie rekomendovannykh ob'emov vylova]*] : [site]. (in Russ.). URL: <http://fish.gov.ru/otraslevaya-deyatelnost/organizatsiya-rybolovstva/osvoenie-rekomendovannykh-ob-emov-vylova> [accessed: 01.12.2019].
  25. Шиганова Т. А., Мусаева Э. И., Булгакова Ю. В., Мирзоян З. А., Мартынюк М. Л. Гребневики-вселенцы *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) и *Beroe ovata* Mayer, 1912 и их воздействие на пелагическую экосистему северо-восточной части Чёрного моря // *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*. 2003. № 2. С. 225–235. [Shiganova T. A., Musaeva E. I., Bulgakova Yu. V., Mirzoyan Z. A., Martynyuk M. L. Invaders ctenophores *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) and *Beroe ovata* Mayer, 1912, and their influence on the pelagic ecosystem of northeastern Black Sea. *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya biologicheskaya*, 2003, no. 2, pp. 225–235. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1023/A:1023249508158>
  26. Шляхов В. А., Шляхова О. В., Надолинский В. П., Перевалов О. А. Промысловые биологические показатели рыболовства для важнейших распределённых запасов водных биоресурсов Чёрного моря как основа их регионального оценивания // *Водные биоресурсы и среда обитания*. 2018. Т. 1, № 1. С. 86–103. [Shlyakhov V. A., Shlyakhova O. V., Nadolinskii V. P., Perevalov O. A. Fishery and biological parameters of the fisheries targeting the most important shared stocks of aquatic bioresources of the Black Sea as a basis for their regional assessment. *Vodnye bioresursy i sreda obitaniya*, 2018, vol. 1, no. 1, pp. 86–103. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.47921/2619-1024\\_2018\\_1\\_1\\_86](https://doi.org/10.47921/2619-1024_2018_1_1_86)
  27. *Black Sea Fish Check List [A Publication of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution]* / compl. M. Yankova : [site]. URL: [http://www.blacksea-commission.org/\\_publ-BSFishList.asp](http://www.blacksea-commission.org/_publ-BSFishList.asp) [accessed: 01.12.2019].
  28. Cardinale M., Aydin I., Chashchyn O., Colloca F., Dagtekin M., Daskalov G., Demirel N., Genc Y., Georgieva I., Leonchik Y., Mikeladze R.,

- Murenu M., Musumeci C., Panayotova M., Radu G., Shlyakhov V., Ustundag E., Yankova M., Zengin M. *Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries (STECF) – Stock Assessments in the Black Sea (STECF-17-14)*. Luxembourg : Publications Office of the European Union, 2017, 496 p.
29. Cheung W. W. L., Watson R., Pauly D. Signature of ocean warming in global fisheries catch. *Nature*, 2013, vol. 497, no. 7449, pp. 365–368. <https://doi.org/10.1038/nature12156>
30. Sakalli A., Başusta N. Sea surface temperature change in the 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>
31. Tsikliras A. C., Dinouli A., Tsiros V.-Z., Tsalkou E. The Mediterranean and Black Sea fisheries at risk from overexploitation. *PLoS ONE*, 2015, vol. 10, iss. 3, art. no. e0121188 (19 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121188>
32. Yankova M., Pavlov D., Ivanova P., Karpova E., Boltachev A., Bat L., Muammer O., Mgeladze M. Annotated check list of the non-native fish species (Pisces) of the Black Sea. *Journal of the Black Sea / Mediterranean Environment*, 2013, vol. 19, no. 2, pp. 247–255.
33. Zaitsev Yu. P., Alexandrov B. G., Berlinsky N. A., Zenetos A. *Seas Around Europe: The Black Sea: An Oxygen-poor Sea. Europe's Biodiversity: Biogeographical Regions and Seas*. Copenhagen : European Environment Agency, 2002, [23] p. (EEA Report no. 1/2002).

**FISHING UNDER CLIMATE CHANGE:  
DYNAMICS OF COMPOSITION AND STRUCTURE OF CATCHES  
IN THE RUSSIAN BLACK SEA IN THE XXI CENTURY**

**P. A. Balykin<sup>1</sup>, D. N. Kutsyn<sup>2</sup>, and A. V. Startsev<sup>1,3</sup>**

<sup>1</sup>Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, Russian Federation

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

<sup>3</sup>Don State Technical University, Rostov-on-Don, Russian Federation

E-mail: [balykin.pa@rambler.ru](mailto:balykin.pa@rambler.ru)

Currently, the Black Sea ecosystem is undergoing significant changes, and that affects the dynamics of the species composition of catches. The main reasons for the change in the Black Sea ichthyofauna are considered to be: fishing, anthropogenic water pollution, invasion of new species, and the effect of large-scale climatic and related oceanological and hydrological processes on the productivity characteristics of commercial Black Sea fish. With no understanding the patterns of the effect of these factors on ichthyofauna, it is impossible to rationally use bioresources and protect nature. The aim of the work was to study the effect of climate warming on the species composition and structure of catches in the Russian Black Sea in the XXI century. The authors had used: the results of own ichthyological observations; data published on the composition of the Black Sea catches; and the information available on the official websites of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation, the Federal Agency for Fishery, and its Sea of Azov – Black Sea Territorial Administration. The analysis of the possible effect of global warming on the results of fishing in the Russian Black Sea was carried out. It is shown that in the XXI century, the ratio of thermophilic fish, which spawn in the summer, increased; those species are European anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758), red mullet *Mullus barbatus* Linnaeus, 1758, and horse mackerel *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868). As established, the dynamics of the ichthyofauna in the area is determined by at least four processes related to water warming: improvement of reproduction conditions and increased survival of eggs and juveniles of thermophilic species; change in the intraspecific structure; invasion and naturalization of Mediterranean species with the subsequent change in the food relationships within the ecosystem; and concentration of psychrophilic species at greater depths. The need for a thorough study of this issue is concluded, aimed at long-term forecasting of the raw material base state of the fishing industry in the Russian Black Sea.

**Keywords:** global warming, fishery, Black Sea, European anchovy, *Engraulis encrasicolus*, European sprat, *Sprattus sprattus*, red mullet, *Mullus barbatus*, horse mackerel, *Trachurus mediterraneus*



UDC [556.114.5:[543.97:582.26/.27]](282.256.6.05+268.53)

**BIOINDICATION OF THE WATER SALINITY DYNAMICS  
BY THE MICROALGAE COMMUNITIES  
IN THE LENA RIVER DELTA, LAPTEV SEA, RUSSIAN ARCTIC**

© 2021 S. S. Barinova<sup>1</sup>, V. A. Gabyshev<sup>2</sup>, A. P. Ivanova<sup>2</sup>, and O. I. Gabysheva<sup>2</sup><sup>1</sup>Institute of Evolution, University of Haifa, Haifa, Israel<sup>2</sup>Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB of RAS, Yakutsk, Russian FederationE-mail: [sophia@evo.haifa.ac.il](mailto:sophia@evo.haifa.ac.il)

Received by the Editor 22.03.2021; after reviewing 02.04.2021;  
accepted for publication 01.09.2021; published online 20.09.2021.

The Lena River in the Laptev Sea forms a vast delta, one of the largest in the world. The Ust-Lensky State Nature Reserve saves biodiversity on the Lena Delta territory beyond the Arctic Circle, in the zone of continuous permafrost. In recent years, large-scale plans for the development of extractive industries are implemented in this Russian Arctic sector. In this regard, the study of biodiversity and bioindication properties of aquatic organisms in the Lena River estuary area is becoming more and more relevant. This study aims to identify the species composition of microalgae in lotic and lentic water bodies of the Lena River Delta and use their indicator property for water salinity. It was a trace indicator of species distribution over the delta and their dynamics along the delta main watercourses to assess the impact of river waters on the Laptev Sea coastal areas. For this, all previously published materials on algae and chemical composition of the region waters as well as data obtained in recent years for the waters of the lower Lena reach were involved. In total, 700 species considered to 10 phyla were analyzed: Cyanobacteria (83), Euglenozoa (13), Ochrophyta (Chrysophyta, Xanthophyta) (41), Eustigmatophyta (4), Bacillariophyta (297), Miozoa (20), Cryptophyta (3), Rhodophyta (1), Chlorophyta (125), and Charophyta (111). The available materials of the field and reference observations were analyzed using several statistical methods. The study results indicate that hydrological conditions are the main factor regulating the spatial structure of the species composition of the microalgae communities in the Lena River Delta. The distribution of groups of salinity indicators across flowing water bodies reflects the effect of water salinity, and this allows suggesting possible sources of this effect. The mechanism of tracking the distribution of environmental indicators itself is a sensitive method, that reveals even their subtle changes in them; therefore, as an integral method, it can be helpful for further monitoring.

**Keywords:** large river, delta, algae, bioindication, statistical mapping, Lena River, Russian Arctic

In terms of their role as natural “recorders” of global environmental changes (Bianchi & Allison, 2009), the ecosystems of the deltas of large rivers, such as the Lena, are recognized important for study. In the estuary, the Lena River forms a delta with an area of 30 thousand km<sup>2</sup>, the third among the most significant river deltas globally and the first on the territory of Russia (Bol’shiyanov et al., 2013). The Lena River lower reaches and the Laptev Sea coastal areas are protected by the Ust-Lensky State Nature Reserve and the most significant Russian biosphere reserve Lena Delta with more than 60 thousand km<sup>2</sup>. The regional water bodies are located beyond the Arctic Circle, north of 71°N, in the zone of continuous

occurrence of permafrost soils, where ephemeral water bodies are widespread in the absence of drainage: streams and hollows. The region is rich in marshes and lakes typical of the Arctic tundra. In the Lena River lower reaches, as in the lower reaches of other large Arctic rivers, large mixing of freshwater and salt water occurs, where so-called marginal zones can form. Recently, an increase in the activity of industrial development of the region has been noted. In 2017, “Rosneft” oil company started seismic exploration on the Laptev Sea shelf. Therefore, the anthropogenic load here increased. Under these conditions, the urgency of maintaining the biodiversity of aquatic ecosystems in the region rises, especially in the marginal zone, where the role of ecotones is very significant, as proven by several researchers (Schilthuizen, 2000 ; Smith et al., 1977). Large rivers, such as the Lena, flowing in the meridional direction, are natural channels for advancing southern species to the North. Such invasive species can thus replenish the flora of the Lena River Delta and coastal areas. Besides, estuarine areas of large rivers are not only biodiversity reserves but also areas of speciation processes (Popa et al., 2016).

Data on algae in water bodies in the Lena River estuary were published in several works. The deposited manuscript of I. Vasil'eva and P. Remigailo contains the first species list for the Lena River lower reaches, comparative floristic analysis of algae, and information on saprobiological state of water bodies in the region (Vasil'eva & Remigailo, 1986). Some data on the species composition of the region algae are presented in the reports of the Tiksin Territorial Administration for Hydrometeorology and Environmental Monitoring (Pavlyukova, 1993a, b), as well as in the references on algae of the Laptev Sea (Druzhkova & Makarevich, 2013 ; Gogorev, 1994 ; Okolodkov, 1998, 1992 ; Sukhanova et al., 2017 ; Timofeev, 1998 ; Zernova et al., 2000). The information available concerns mainly plankton and to a small extent moss pomace. Despite a long history of algological studies, there is no generalization and analysis of the material accumulated. The available data were summarized to analyze the taxonomic composition and spatial structure for the microalgae communities in the lower Lena (Gabyshev et al., 2019a). A species list of algae was published (Gabyshev et al., 2019b) as part of a regional analysis of the climatic gradient effect on algae communities (Barinova et al., 2015, 2014). Data on the physicochemical characteristics of the lakes in the Lena River lower reaches are given in the works of T. Trofimova (2013a ; 2013b).

The work is aimed at assessing the impact of river waters on the coastal sea areas of the Laptev Sea. For this, the species composition of the microalgae communities in lotic and lentic water bodies of the Lena River Delta was identified, in order to determine the species – indicators of water salinity, as well as to trace their spatial distribution over the delta flowing and standing waters and their dynamics along the delta main waterways.

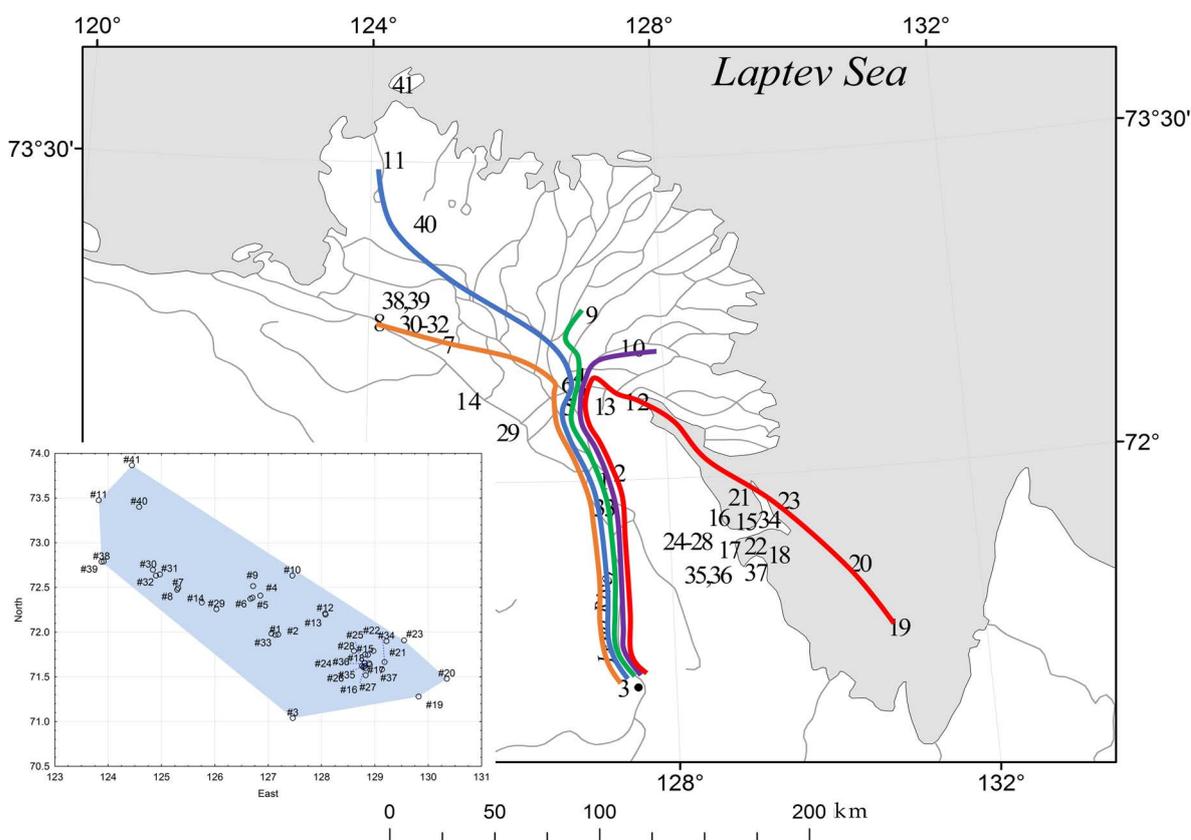
## MATERIAL AND METHODS

The material comes from phytoplankton samples collected in September 2009 in the Lena River (area of Tit-Ary Island) and in August – September 2014 in the Tiksi Bay and Neelova Gulf of the Laptev Sea, as well as in the lakes of the Tiksi Bay and Neelova Gulf and in the Olenyokskaya delta channel, at 41 stations in total. We also included floristic study data from recent references, where species of algae and cyanobacteria were revealed in the delta as mentioned above. Phytoplankton samples were taken using the Apstein plankton net (SEFAR NITEX gas, mesh size 30  $\mu\text{m}$ ) in the littoral and pelagic zones of water bodies from the surface water horizon (0–0.3 m). A total of 100 planktonic and 3 hydrochemical samples were collected; their processing was carried out at the Institute for Biological Problems of Cryolithozone of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences. For the identification of diatoms, 70 permanent preparations were made by calcining the valves and placing them in a Bio Mount synthetic resin. Microscopic examination of preparations was carried out under microscopes “Laboval” and “Olympus BH-2” according to standard methods. Water chemical analyses followed the methods set out in (Alekin et al., 1973 ; Rukovodstvo po khimicheskomu analizu, 1977).

**Ionic constituents.** Sulfate anions were determined by turbidimetry; chlorides, by mercurimetry; hydrocarbonates, by back titration; water hardness, by complexometric titration using eriochrome black; calcium, titrimetrically with trilon B; and potassium and sodium cations, by flame photometry.

**Other chemicals.** Water pH was evaluated electrometrically using a Multitest IPL-101 titrator; phenols, by fluorimetric method using a Flyuorat-02 fluorimeter.

The investigated territory was conditionally divided into five hydrologically homogeneous areas in accordance with their position on the land and hydrological and morphometric features of water bodies (Fig. 1). The Lena River lower reach (st. 1–6) (LowLenaRiv) included a stretch of the Lena River from Chekurovka settlement to Stolb Island. The Lena River Delta (st. 7–14) (LenaDelta) united the main distributary channels (Olenyokskaya, Bol'shaya Trofimovskaya, Saardakhskaya, Arangastakhskaya, Bykovskaya, and Gusinka), as well as the Lena River near the Tyllakh River estuary and near Chay-Tumus location. The near-shore zone (st. 15–23) represented the Laptev Sea coastal areas (Neelova Gulf, Tiksi Bay, and Buor-Khaya Gulf) and the freshened part adjacent to the delta. A separate group (Lakes, st. 24–32) included nine lakes of glacial, water-erosion, erosion-thermokarst, and river origin, located along the shores of the Tiksi Bay, Neelova Gulf, and Olenyokskaya distributary channel. Samples from moss pomace, tundra swamps, mountain streams, and hollows of the shores of the Tiksi Bay, Kosistyy Cape, Bykov Peninsula, spurs of the Kharaulakh Range, Tit-Ary Island, Danube (Danube Island), and Erga-Muora-Sise (Erge-Muora-Sise) were united in the swampy area group (st. 33–41) (SwampAreas). Five waterways were identified for the passage of the river along the Lena Delta, indicated by colored lines in Fig. 1.



**Fig. 1.** Location of sampling stations on the Lena River Delta. Waterways are marked with colored lines. Sampling points are shown on the statistical map below in coordinates

**Рис. 1.** Расположение станций отбора проб в дельте реки Лена. Водные пути отмечены цветными линиями. Точки отбора проб показаны на статистической карте ниже в координатах

The ecological preferences of the identified species based on the indication of water salinity (Barinova, 2017a) were determined using a database of algae indicators compiled at the Institute of Evolution, University of Haifa (Barinova et al., 2019, 2006).

Environmental mapping was carried out in the Statistica 12.0 program according to each site parameter values and geographic coordinates. Calculation of similarity was made as the network analysis in JASP (significant only) on the botnet package in R Statistica package of (Love et al., 2019). A similarity tree was constructed with the help of BioDiversity Pro 9.0 program.

## RESULTS

According to the results of our research for the period 2009–2014 at 41 stations and the reference data, 700 species and varieties of microalgae belonging to 10 taxonomic divisions were identified: Cyanobacteria (83), Euglenozoa (13), Ochrophyta (Chrysophyta, Xanthophyta) (41), Eustigmatophyta (4), Bacillariophyta (297), Miozoa (20), Cryptophyta (3), Rhodophyta (1), Chlorophyta (125), and Charophyta (111). All of them turned out to be salinity indicators belonging to five ecological groups (Table 1).

**Table 1.** Sampling stations on the Lena River Delta with their numbers, GPS coordinates, and the numbers of salinity indicators in ecological groups. Abbreviations: hb – halophobes; i – oligohalobes-indifferents; hl – oligohalobes-halophiles; mh – mesohalobes; eh – euhalobes (marine)

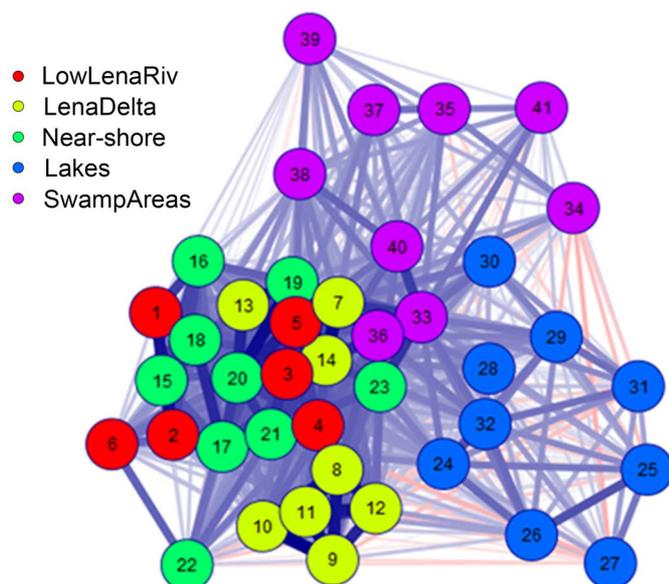
**Таблица 1.** Станции отбора проб в дельте реки Лена с указанием их номеров, GPS-координат и количества индикаторов солёности в экологических группах. Аббревиатуры: hb — галофобы; i — олигогалобы-индифференты; hl — олигогалобы-галофилы; mh — мезогалобы; eh — эвгалобы (морские)

Station	No.	North	East	hb	i	hl	mh	eh
Left bank of a river near Tit-Ary Island	1	71°58'8.2305"	127°8'8.0607"	0	39	7	0	0
Right bank of a river across Tit-Ary Island	2	71°58'27.8234"	127°11'23.6213"	2	41	5	2	0
Left bank of a river near Chekurovka settlement	3	71°02'20.36"	127°27'41.28"	0	10	2	0	0
Near Stolb Island	4	72°24'30.19"	126°51'15.45"	1	37	5	0	0
Near Khokhochu location	5	72°22'22.23"	126°40'09.45"	0	9	1	0	0
Near Stolb Station	6	72°23'6.1677"	126°42'30.0957"	9	128	20	3	0
Gusinka distributary channel	7	72°29'32.30"	125°18'43.96"	0	9	0	0	0
Olenyokskaya distributary channel	8	72°28'26.80"	125°17'44.05"	0	26	6	0	0
Bol'shaya Trofimovskaya distributary channel	9	72°30'51.21"	126°43'03.84"	1	42	9	0	0
Saardakhskaya distributary channel	10	72°37'56.57"	127°27'12.84"	1	37	9	1	0
Arangastakhskaya distributary channel	11	73°28'30.07"	123°49'30.61"	0	19	5	0	0
Bykovskaya distributary channel	12	72°12'33.89"	128°04'05.64"	2	46	11	0	0
Near Tyllakh River estuary	13	72°11'45.26"	128°04'32.04"	1	16	2	1	0
Chay-Tumus location	14	72°19'53.36"	125°45'25.84"	0	5	1	0	0
Neelova Gulf. Area of the abandoned water intake, 16–17 km from Tiksi-1	15	71°44'57.51"	128°49'6.89"	5	58	7	1	0
Neelova Gulf. Oil depot area, 16–17 km from Tiksi-1	16	71°44'48.0754"	128°52'12.1512"	2	47	5	1	0
Tiksi Bay. River port area	17	71°39'06.92"	128°53'34.82"	0	26	8	1	0
Tiksi Bay. District 400 m southwest of River port	18	71°38'15.23"	128°54'20.21"	2	22	5	0	0
Littoral part of Buor-Khaya Gulf	19	71°16'49.03"	129°49'13.20"	0	11	1	1	0
Seaward part of Buor-Khaya Gulf	20	71°28'40.08"	130°20'59.69"	1	20	4	1	0

Continue on the next page...

Station	No.	North	East	hb	i	hl	mh	eh
Neelova Gulf	21	71°47'26.36"	128°58'25.53"	0	31	5	1	0
Tiksi Bay	22	71°39'56.63"	129°11'01.62"	11	145	20	13	2
Fresh part of the Laptev Sea	23	71°54'27.78"	129°32'51.89"	0	2	1	0	0
Melkoye (in the vicinity of Tiksi Bay)	24	71°39'4.46"	128°48'27.57"	2	21	5	0	0
Dirin-Kyuyel (vicinity of Tiksi Bay)	25	71°36'23.43"	128°47'2.29"	0	15	5	0	0
Vtoroye (vicinity of Tiksi Bay)	26	71°37'10.75"	128°48'24.48"	0	9	2	1	0
Sevastyan (vicinity of Tiksi Bay)	27	71°31'3.03"	128°49'37.40"	1	8	1	0	0
Ladannakh (vicinity of Neelova Gulf)	28	71°47'21.09"	128°36'28.86"	2	28	0	0	0
Vulkan (Olenyokskaya distributary channel)	29	72°15'20.97"	126°1'51.73"	1	15	0	0	0
Lyglay (Olenyokskaya distributary channel)	30	72°41'50.23"	124°50'18.33"	1	15	1	0	0
Kuogastaah (Olenyokskaya distributary channel)	31	72°37'57.75"	124°53'49.93"	3	11	1	0	0
Batyayalaakh (Olenyokskaya distributary channel)	32	72°38'42.93"	124°58'15.08"	3	14	2	0	0
Tit-Ary Island	33	71°59'00.76"	127°03'43.15"	0	0	0	0	0
Bykov Peninsula	34	71°53'53.59"	129°13'06.90"	11	32	3	0	0
Kharaulakh Range	35	71°37'18.61"	128°45'33.75"	1	8	0	1	0
Depression of the tundra surface by a tracked vehicle	36	71°35'46.39"	128°49'34.14"	1	6	0	0	0
Kosistyy Cape	37	71°34'57.56"	129°08'06.93"	3	13	0	0	0
Flarks	38	72°47'14.33"	123°52'38.34"	3	17	1	3	0
Water from mosses	39	72°47'25.77"	123°55'04.31"	0	13	0	0	0
Erge-Muora-Sise Island	40	73°24'05.74"	124°34'53.14"	0	1	1	2	0
Danube Island	41	73°51'55.51"	124°26'50.24"	1	6	0	0	0

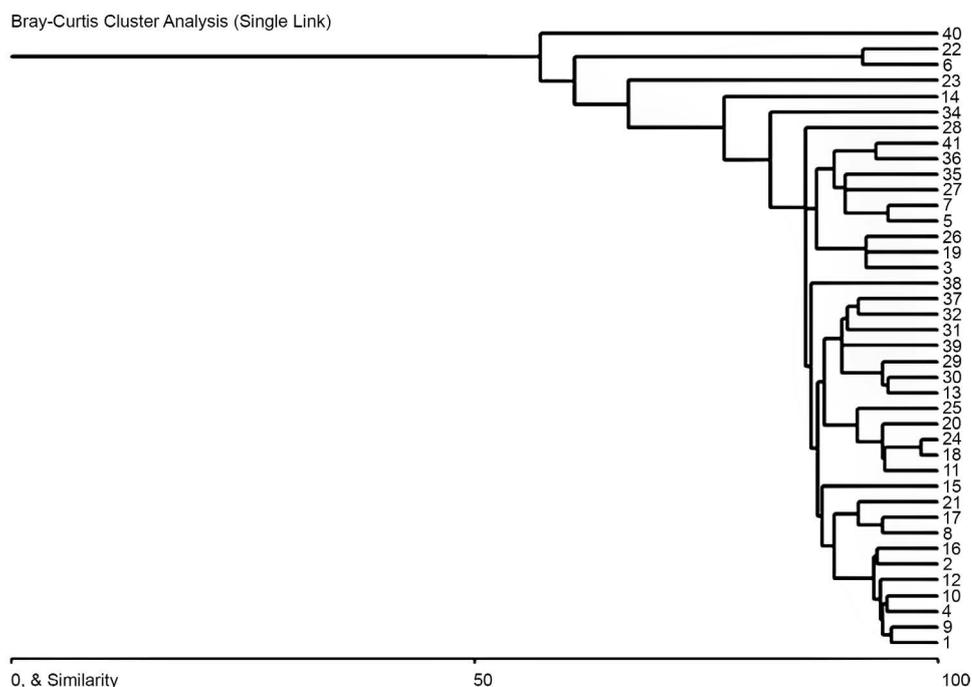
In order to reveal the internal connections in the microalgae communities studied, we applied a statistical approach to calculating the correlation in the analysis of JASP at a similarity level of more than 50 %. The network graph, for which we divided the communities by hydrological similarity into five groups, showed that the most similar were the communities of flowing waters in the river itself and its delta (Fig. 2). This group also included the community of the near-shore zone. The communities of lakes and swamps, on the other hand, formed two separate clusters, which had little resemblance both to flowing waters and to each other.



**Fig. 2.** Correlation graph of JASP for the species composition of communities at the stations of the Lena River Delta. Hydrologically homogeneous stations of five groups are marked with different colors in the legend

**Рис. 2.** График корреляции JASP для видового состава сообществ на станциях дельты реки Лена. Гидрологически однородные станции пяти групп выделены разными цветами в легенде

The similarity tree of the composition of salinity indicators, according to Bray – Curtis (Fig. 3), showed a high percentage of similarity for the entire dataset. However, the analysis made it possible to identify the communities of st. 40, where mesohalobes made up 50 %, as well as st. 6 and 22, where the species richness in general and, respectively, the number of indicator species were the highest since the communities of these stations were the most well studied. This result requires further expansion of the analysis of the indicator species composition.



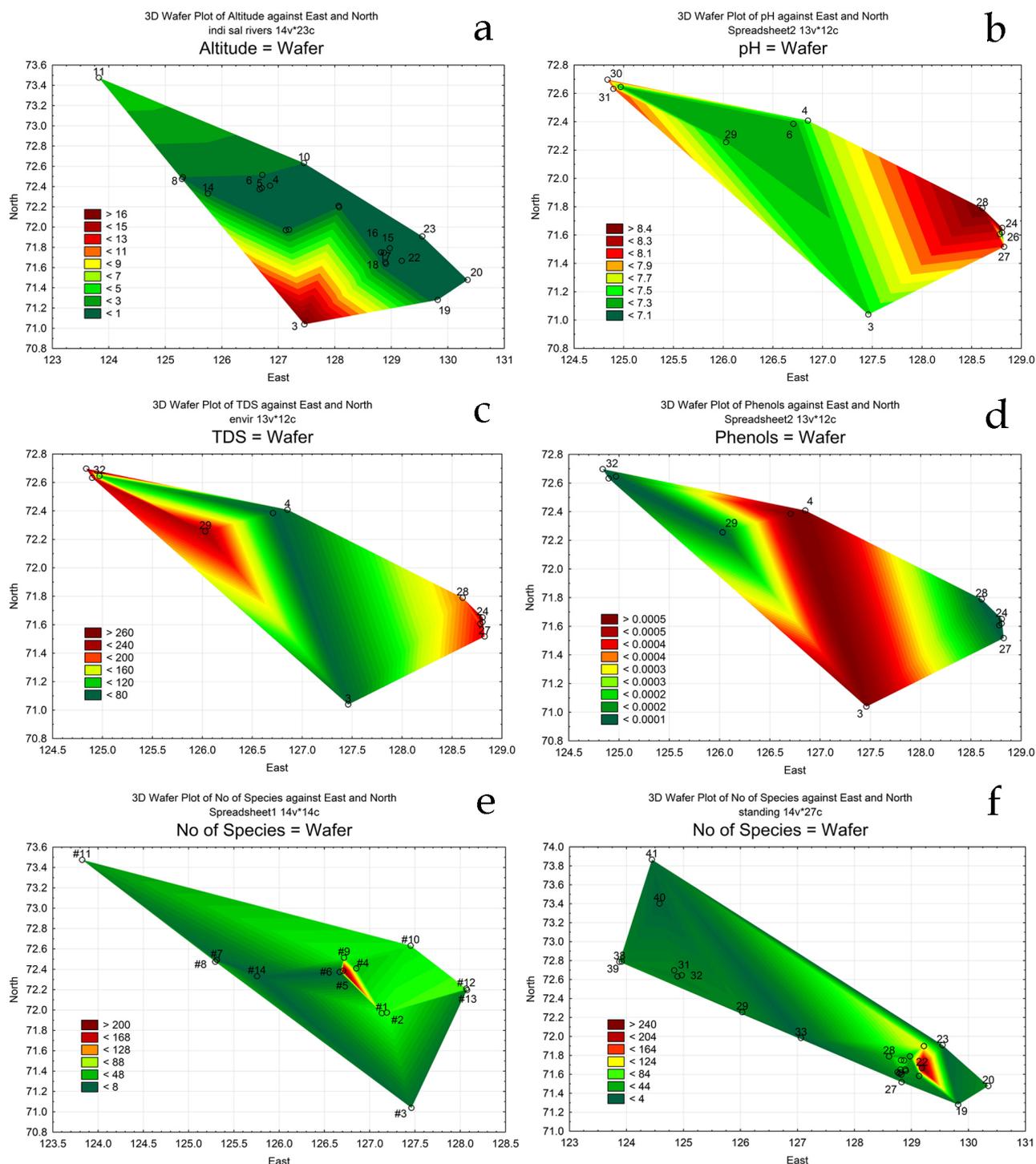
**Fig. 3.** Similarity tree of the composition of salinity indicators according to Bray – Curtis at the stations of the Lena River Delta

**Рис. 3.** Дерево подобию состава видов — индикаторов солёности по Брей — Кёртису на станциях в дельте реки Лена

Statistical maps were constructed to clarify the distribution of indicator species and environmental variables (Figs 4 and 5). Fig. 4a shows that the distribution of stations located in the flowing area of the delta only, which have a specific gradient in their altitude above the sea level, turned out to be adequate to the river relief in the investigated area and its delta. Statistical maps reflect the accurate distribution of variables on our material and can be used for further analysis. The distribution of pH values (Fig. 4b) shows increasing, when the stations are located near the coast or on the desalinated sea area in the Tiksi Bay vicinity. This distribution indicates a significant effect of the river water on the sea since seawater is always alkaline.

The distribution of total dissolved solids reveals increased concentrations in the delta lakes in the east and west, while the central part of the delta appears fresher on the map (Fig. 4c). Phenols are a natural component of freshwaters, and they are usually associated with the least saline waters (Barinova, 2017b). The distribution map of phenol concentrations turns out to be similar to the distribution map of the total mineralization, only in the opposite sense. The most phenol-saturated waters are located at the extension of the main river channel (Fig. 4d).

The distribution of taxonomic richness in the communities of the stations of lotic (Fig. 4e) and lentic waters (Fig. 4f) of the study area shows a significant homogeneity of distribution with protruding points of the most accessible and, accordingly, the most well studied st. 6 and 22.



**Fig. 4.** Statistical maps of the distribution of variables of the environment and microalgae communities over the area of the Lena River Delta: a – distribution of stations altitude only for watercourses in the delta; b – distribution of water pH; c – distribution of total dissolved solids; d – distribution of phenols; e – distribution of the number of algal species in the communities of lotic stations; f – distribution of the number of algal species in the communities of lentic and coastal areas of the sea stations

**Рис. 4.** Статистические карты распределения переменных среды и сообществ микроводорослей по территории дельты реки Лена: а — распределение высот станций только для водотоков в дельте; б — распределение pH воды; в — распределение общего количества растворённых частиц; д — распределение фенолов; е — распределение количества видов водорослей в сообществах лотических станций; ф — распределение количества видов водорослей в сообществах лентических станций и прибрежных участков морских станций

The distribution of the percentage composition of salinity indicators over the delta area is shown in Fig. 5. Since the importance of hydrology for the distribution of the microalgae communities in the study area was previously revealed, we divided the data on the composition of salinity indicators for 41 sites into groups related to rivers and channels (st. 1–22) and to lakes and swamps (st. 23–41).

Fig. 5 shows the pairwise distribution of the same groups of indicators in lotic and lentic waters. Thus, oligohalobes-indifferents in lotic waters were better represented in the river itself and its western channels (Fig. 5a). Simultaneously, this indicator taxa group was more noticeable in lakes and swamps along the delta margins but not near flowing waters (Fig. 5b). Halophiles in river waters were concentrated on the east coast (Fig. 5c). In contrast, two different points were noted for lentic waters in the west and east, where this group of salt-tolerant species predominated in the communities (Fig. 5e). Mesohalobes were concentrated in flowing waters in the Tiksi area (Fig. 5f). The distribution of these indicators of increased salinity for lentic waters coincided with the distribution of halophiles west of the delta (Fig. 5f).

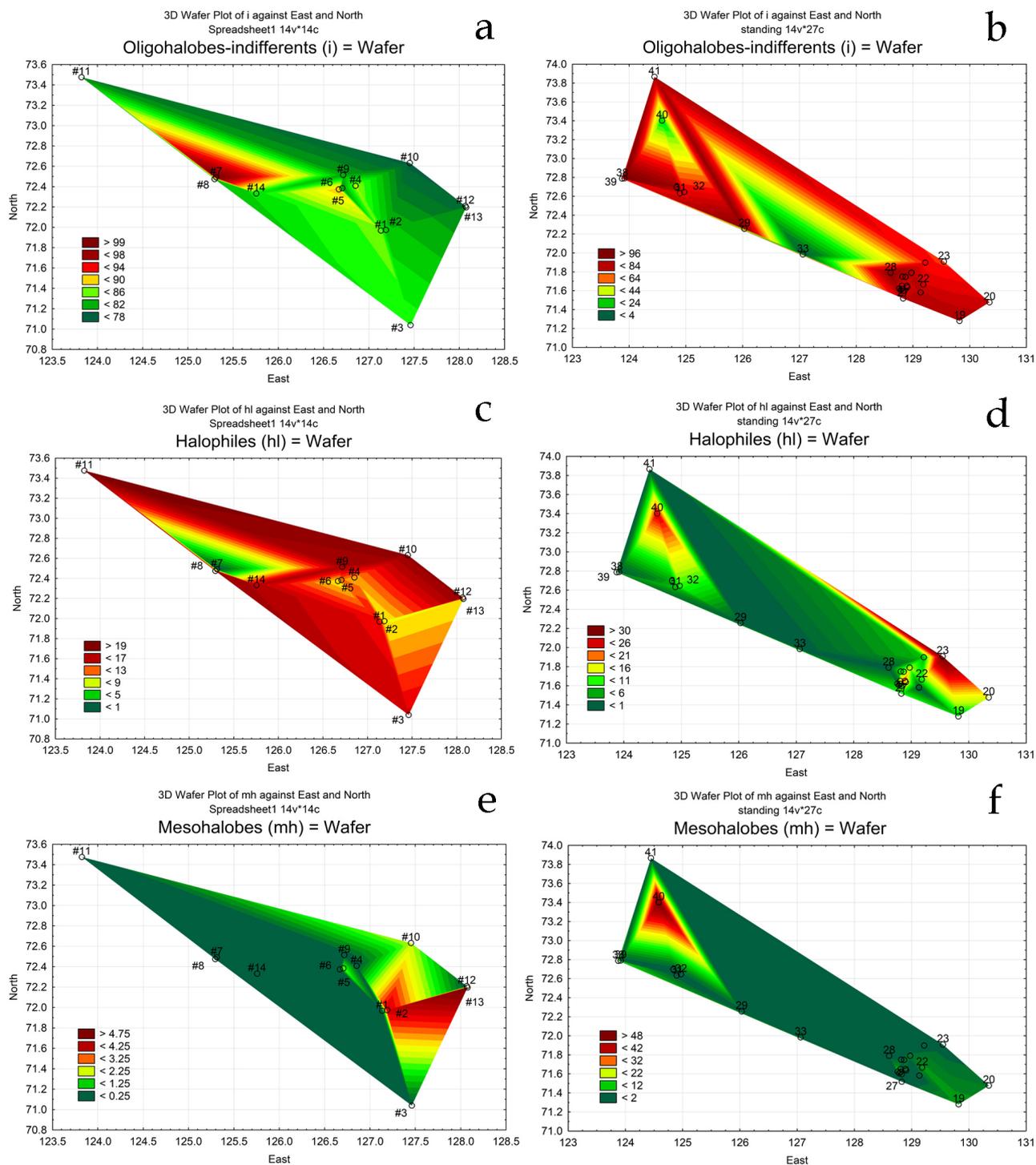
The distribution of groups of salinity indicators along waterways in the Lena River Delta was studied in the dynamics of indicator species of various ecological groups, as was done earlier for the Nile Delta (Salem et al., 2017). Thus, stations were located in the order of water flow, starting from st. 3 on the river itself, the southern point, then, on each of the paths along their channel, and further, continuing along the desalinated sea area as the stations move away if any (Fig. 6). The scale of salinity indicators on each graph is located as the indicated variable (salinity) increases. It includes all groups, regardless of whether indicators are present in waterway communities or not.

The waterway through the Bykovskaya channel is the most saturated with stations (17) and the most well studied (Fig. 6a). The number of species has two peaks – at st. 6 (Near Stolb Station) and st. 22 (Tiksi Bay) – where the microalgae communities are most explored due to sampling stations availability. The trend line shows first an increase in species richness along the river and then a decrease in the number of species as it approaches the coast and at sea. The trend in the number of species is maximum where the percentage of halophiles + mesohalobes decreases: at st. 15 and 16 in the Neelova Gulf. There is a poorly expressed participation of euhalobes and a noticeable increase in mesohalobes closer to the coast and in the desalinated sea area. The sum of the percentages of halophiles + mesohalobes in the community has a noticeable rise towards the coast reflecting the sea effect.

In the communities of waters flowing through the Bol'shaya Trofimovskaya channel, euhalobes, marine species, are not identified (Fig. 6b). Mesohalobes are weakly involved. There is a noticeable increase in the percentage of oligohalobes-halophiles towards the coast. The number of species has the same peak at st. 6, and the trend in the number of species shows a rise in species richness towards the coast.

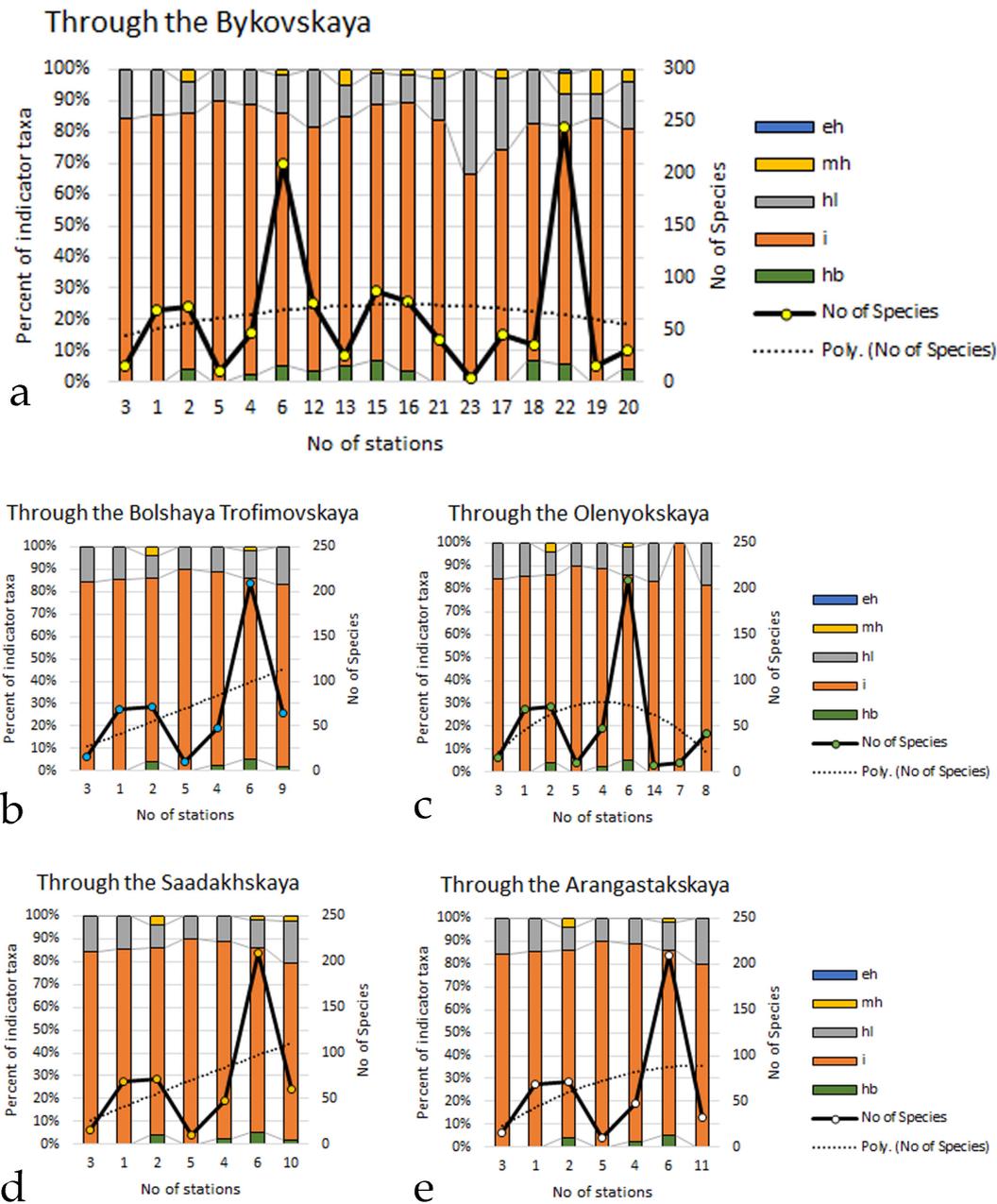
In the communities of waters flowing through the Olenyokskaya channel, euhalobes do not participate, mesohalobes are weakly involved, and an increase in the percentage of oligohalobes-halophiles is also weakly expressed (Fig. 6c). The number of species is the same as at Bykovskaya, the maximum is at st. 6, but it significantly decreases towards the coast and the sea. In the communities of waters flowing through the Saardakhskaya channel, euhalobes also do not participate, mesohalobes are weakly involved, and there is a noticeably stable increase in the percentage of oligohalobes-halophiles on approaching the coast (Fig. 6d). The number of species follows the distribution along the riverbed. The trend in the number of species shows an increase when approaching the coast.

There are no euhalobes in the waters flowing through the Arangastakhskaya channel, mesohalobes are weakly involved, and a noticeable increase in the percentage of oligohalobes-halophiles is recorded (Fig. 6e). In other waterways, most of which are represented by the riverbed, st. 6 has maximum species richness. However, the trend in the number of species indicates its increasing towards the coast.



**Fig. 5.** Statistical maps of the distribution of the number of salinity indicator species over the Lena River Delta area: a, c, e – for lotic waters; b, d, f – for lentic waters

**Рис. 5.** Статистические карты распределения количества видов — индикаторов солёности в районе дельты реки Лена: а, с, е — для проточных вод; б, д, f — для непроточных вод



**Fig. 6.** Histograms of the distribution of salinity indicator species along waterways of the Lena River Delta (see explanation in the text)

**Рис. 6.** Гистограммы распределения видов — индикаторов солёности вдоль водотоков дельты реки Лена (см. объяснение в тексте)

DISCUSSION

A statistical analysis of the similarities revealed hydrology as a regulating factor for the composition of the microalgae communities in the Lena River Delta habitats studied. The species composition of algae in the main channel of the Lena River has a high degree of similarity with the composition of the communities of the lower river delta and the coastal area of the sea into which the river flows. This result is understandable since, along with the river runoff, the river microflora is also carried to the coastal sea area, which significantly affects the formation of the microalgae communities in the Neelova Gulf, Tiksi Bay, and Buor-Khaya Gulf.

The identified low-mineralized area of the delta (see Fig. 4c) is a continuation of the river main channel. It can be assumed that the freshwater outflow shows the paleochannel of the river since the sea level fluctuation in this area reaches 1.5 meters, and the elevation gradient on the delta is 0–4 m. Simultaneously, salinity is higher in the west and northwest (10–14 and 8–10 ‰, respectively) (Bol'shiyanov et al., 2013).

Even though the concentrations of natural phenols in the delta waters have a gradient at the lowest level, practically at the boundary of determination, this gradient does exist (Fig. 4d). It can be suggested that, along with the distribution of total dissolved solids gradient, it may indicate the direction of river water outflow.

The statistical map, as a method tested on communities of continental and coastal marine ecosystems (Barinova, 2017c) and recommended for use in EU countries (Dedić et al., 2020), allows revealing hidden trends by the dynamics of the mapped indicators. Maps can reveal otherwise undetectable connections in ecosystems. Thus, statistical maps of the distribution of salinity indicator groups in the Lena River Delta allowed us to identify two trends. The communities of flowing waters react to approaching the coast by increasing the proportion of indicators of chloride increased concentrations (Barinova, 2017b). Salinity indicators in lakes and swamps show that they have local natural sources of chlorides in the west of the delta, on the one hand, and one can assume the effect of salt mists, on the other (Barinova & Stenina, 2013).

We identified waterways through the channels, which begin from the Lena River main channel, to trace salinity effect on the flowing water communities.

The different degree of floristic study, which reveals the maximum number of species on the sites most accessible for research, was the problem for calculation. There, severe climatic conditions, undeveloped landscape, and the lack of infrastructure affect the number of indicator taxa. We tried to remove this effect by calculating the percentage of participation of different group indicators for each community. It turned out that, despite the differences in the total number of species, the indicators show a rise in the proportion of groups of increased salinity as the river approaches the coast in each waterway, as it was revealed for the Nile River Delta waterways (Salem et al., 2017). The most well studied Bykovskaya channel and its surroundings have marine species in their communities since we continued the line of stations towards the sea.

Nevertheless, communities even in the desalinated coastal area contain most freshwater indicators found higher in this waterway. This result indicates the real effect of the channel water on the desalinated sea area. However, other waterways did not have marine species in the communities but showed an increase in the percentage of halophilic species, although their terminal stations (st. 9, 10, and 11) were at some distance from the seacoast. It can be attributed to both the effect of tides, which reach 1.5 meters in this area of the Laptev Sea (Bol'shiyanov et al., 2013), and extremely low delta elevation gradient. Possible influence of salt mists was revealed in another Arctic coastal reserve (Barinova & Stenina, 2013) by indicator species of algae.

**Conclusion.** The study shows that hydrology is a factor regulating the species composition of the microalgae communities in the Lena Delta. The distribution of groups of salinity indicators along flowing streams shows the effect of water salinity and suggests possible sources of this effect. The mechanism of tracking the dynamics of salinity by distributing algae-indicators became a sensitive method that reveals even subtle changes in environmental variables. Therefore, as an integral method, it can be helpful in further monitoring.

#### Highlights:

1. Correlations revealed hydrology as the primary regulator factor for the microalgae communities in the Lena River Delta area.
2. Indicators of water quality in the Lena Delta communities are represented by 700 taxa.

### 3. Gradient of salinity in the delta is revealed by statistical mapping and dynamics of salinity indicators across the main river flows.

The study was performed within the framework of state assignment “Vegetation of the permafrost taiga zone of Yakutia: Biodiversity, environment-forming functions, protection, and rational use” (theme No. 0297-2021-0023, reg. No. AAAA-A21-121012190038-0).

**Acknowledgement.** The work is partly supported by the Israeli Ministry of Aliyah and Integration.

## REFERENCES

- Alekin O. A., Semenov A. D., Skopin-tsev B. A. *Rukovodstvo po khimicheskomu analizu poverkhnostnykh vod sushi*. Leningrad : Gidrometeoizdat, 1973, 269 p. (in Russ.)
- Barinova S. Essential and practical bioindication methods and systems for the water quality assessment. *International Journal of Environmental Sciences & Natural Resources*, 2017a, vol. 2, iss. 3, art. ID 555588 (11 p.). <https://doi.org/10.19080/IJESNR.2017.02.555588>
- Barinova S. On the classification of water quality from an ecological point of view. *International Journal of Environmental Sciences & Natural Resources*, 2017b, vol. 2, iss. 2, art. ID 555581 (8 p.). <https://juniperpublishers.com/ijesnr/pdf/IJESNR.MS.ID.555581.pdf>
- Barinova S. Ecological mapping in application to aquatic ecosystems bioindication: Problems and methods. *International Journal of Environmental Sciences & Natural Resources*, 2017c, vol. 3, iss. 2, art. ID 555608 (7 p.). <https://doi.org/10.19080/IJESNR.2017.03.555608>
- Barinova S., Bilous O., Tsarenko P. M. *Al'goindikatsiya vodnykh ob'ektov Ukrainy: metody i perspektivy*. Haifa ; Kiev : Haifa University Publishing House, 2019, 367 p. (in Russ.)
- Barinova S., Gabyshev V., Boboev M., Kukhaleishvili L., Bilous O. Algal indication of climatic gradients. *American Journal of Environmental Protection. Special Issue: Applied Ecology: Problems, Innovations*, 2015, vol. 4, iss. 3-1, pp. 72–77. <https://doi.org/10.11648/j.ajep.s.2015040301.22>
- Barinova S., Gabyshev V., Gabysheva O. Climate impact of freshwater biodiversity: General patterns in extreme environments of North-Eastern Siberia (Russia). *British Journal of Environment and Climate Change*, 2014, vol. 4, iss. 4, pp. 423–443. <https://doi.org/10.9734/BJECC/2014/9530>
- Barinova S. S., Medvedeva L. A., Anisimova O. V. *Bioraznoobrazie vodoroslei-indikatorov okruzhayushchei sredy*. Tel Aviv : Pilies Studio, 2006, 498 p. (in Russ.)
- Barinova S., Stenina A. Ecological adaptation of diatoms in the Arctic lakes of the Kostyanoi Nos Cape (Nenezky Natural Reserve, Russian North). *Plant Biosystems*, 2013, vol. 147, iss. 2, pp. 397–410. <https://doi.org/10.1080/11263504.2012.749956>
- Bianchi T. S., Allison M. A. Large-river delta-front estuaries as natural “recorders” of global environmental change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, vol. 106, iss. 20, pp. 8085–8092. <https://doi.org/10.1073/pnas.0812878106>
- Bol'shiyanov D. Yu., Makarov A. S., Shnaider V., Shtof G. *Proiskhozhdenie i razvitie del'ty reki Leny*. Saint Petersburg : AANII, 2013, 268 p. (in Russ.)
- Dedić A., Gerhardt A., Kelly M. G., Stanić-Koštrovan S., Šiljeg M., Kalamujić Stroil B., Kamberović J., Mateljak Z., Pešić V., Vučković I., Snigirova A., Bogatova Y., Barinova S., Radulović S., Cvijanović D., Lasić A., Škobić D., Sudar A., Mrden D., Herceg N. Innovative methods and approaches for WFD: Ideas to fill knowledge gaps in science and policy. *Water Solutions*, 2020, vol. 3, pp. 30–42.
- Druzhkova E. I., Makarevich P. R. The Laptev Sea phytoplankton studies: Past and present. *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2013, iss. 1 (14), pp. 71–79. (in Russ.)
- Gabyshev V. A., Tsarenko P. M., Ivanova A. P. Diversity and features of the spatial structure of algal communities of water bodies and watercourses in the Lena River estuary. *Inland Water Biology*, 2019a, vol. 12, suppl. 1, pp. S1–S9. <https://doi.org/10.1134/S1995082919050067>
- Gabyshev V. A., Tsarenko P. M., Ivanova A. P. Vodorosli ust'evoi oblasti reki Lena. In: *Bioresursy Ust'-Lenskogo zapovednika: griby, vodorosli, rastitel'nost', ryby, ptitsy, ovtseyki*. Novosibirsk : Nauka, 2019b, pp. 14–35. (in Russ.)

16. Gogorev R. M. Nekotorye osobennosti gorizontal'nogo raspredeleniya fitoplanktona v more Laptevykh (avgust–sentyabr' 1993 g.). In: *Nauchnye rezul'taty ekspeditsii LAPEKS-93*. Saint Petersburg : Gidrometeoizdat, 1994, pp. 337–352. (in Russ.)
17. Love J., Selker R., Marsman M., Jamil T., Dropmann D., Verhagen A. J., Ly A., Gronau Q. F., Šmíra M., Epskamp S., Matzke D., Wild A., Rouder J. N., Morey R. D., Wagenmakers E. J. JASP: Graphical statistical software for common statistical designs. *Journal of Statistical Software*, 2019, vol. 88, iss. 2, pp. 1–17. <https://doi.org/10.18637/jss.v088.i02>
18. Okolodkov Yu. B. A checklist of dinoflagellates recorded from the Russian Arctic seas. *Sarsia*, 1998, vol. 83, iss. 4, pp. 267–292. <https://doi.org/10.1080/00364827.1998.10413687>
19. Okolodkov Yu. B. Vodorosli l'dov morya Laptevykh. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*, 1992, vol. 28, pp. 29–34. (in Russ.)
20. Pavlyukova T. I. Fitoplankton. In: *Ezhegodnik kachestva poverkhnostnykh vod po gidrobiologicheskim pokazatelyam na territorii deyatelnosti Tiksin'skogo UGMS za 1992 g.* Tiksi : Tiksin'skoe UGMS, 1993a, pp. 7–9, 23–31. (in Russ.)
21. Pavlyukova T. I. Fitoplankton. In: *Obzor sostoyaniya zagryazneniya morskoi sredy v zone deyatelnosti Tiksin'skogo UGMS po gidrobiologicheskim pokazatelyam za 1992 g.* Tiksi : Tiksin'skoe UGMS, 1993b, pp. 19–23, 56–68. (in Russ.)
22. Popa G.-O., Curtean-Bănăduc A., Bănăduc D., Florescu I. E., Burcea A., Dudu A., Georgescu S. E., Costache M. Molecular markers reveal reduced genetic diversity in Romanian populations of brown trout, *Salmo trutta* L., 1758 (Salmonidae). *Acta Zoologica Bulgarica*, 2016, vol. 68, iss. 3, pp. 399–406.
23. *Rukovodstvo po khimicheskomu analizu poverkhnostnykh vod sushi* / A. D. Semenov (Ed.). Leningrad : Gidrometeoizdat, 1977, 540 p. (in Russ.)
24. Salem Z., Ghobara M., El Nahrawy A. A. Spatio-temporal evaluation of the surface water quality in the middle Nile Delta using Palmer's algal pollution index. *Egyptian Journal of Basic and Applied Sciences*, 2017, vol. 4, iss. 3, pp. 219–226. <https://doi.org/10.1016/j.ejbas.2017.05.003>
25. Schilthuizen M. Ecotone: Speciation-prone. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, vol. 15, iss. 4, pp. 130–131. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01839-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01839-5)
26. Smith T. B., Wayne R. K., Girman D. J., Bruford M. W. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science*, 1997, vol. 276, no. 5320, pp. 1855–1857. <http://dx.doi.org/10.1126/science.276.5320.1855>
27. Sukhanova I. N., Flint M. V., Georgieva E. Yu., Lange E. K., Kravchishina M. D., Demidov A. B., Nedospasov A. A., Polukhin A. A. The structure of phytoplankton communities in the eastern part of the Laptev Sea. *Okeanologiya*, 2017, vol. 57, iss. 1, pp. 86–102. (in Russ.)
28. Timofeev S. F. Pelagicheskaya ekosistema morya Laptevykh. In: *Biologiya i okeanografiya Karskogo i Barentsova morei (po trasse Sevmorputi)*. Apatity : Izd-vo Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN, 1998, pp. 75–88. (in Russ.)
29. Trofimova T. P. Ekologo-gidrokhimicheskoe sostoyanie ozer Severa Yakutii. In: *Ekologiya Rossii: na puti k innovatsiyam : mezhvuzovskii sbornik nauchnykh trudov*. Astrakhan : Izd-vo Nizhnevolzhskogo ekotsentra, 2013a, iss. 7, pp. 172–176. (in Russ.)
30. Trofimova T. P. Sovremennoe sostoyanie ozer Severa Yakutii po gidrokhimicheskim pokazatelyam. In: *Geografiya: innovatsii v nauke i obrazovanii : materialy ezhegodnoi Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii LXVI Gertsenovskie chteniya*. Saint Petersburg : Asterion, 2013b, pp. 200–202. (in Russ.)
31. Vasil'eva I. I., Remigailo P. A. *Flora presnovodnykh vodoroslei Lenskoi del'ty*. Yakutsk, 1986, 24 p. Dep. v VINITI, No. 2414-V86. (in Russ.)
32. Zernova V. V., Nöthig E.-M., Shevchenko V. P. Vertical microalgae fluxes in the northern Laptev Sea. *Okeanologiya*, 2000, vol. 40, no. 6, pp. 850–858. (in Russ.)

## БИОИНДИКАЦИЯ ДИНАМИКИ СОЛЁНОСТИ ВОД ПО СООБЩЕСТВАМ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ДЕЛЬТЕ РЕКИ ЛЕНА, МОРЕ ЛАПТЕВЫХ, РОССИЙСКАЯ АРКТИКА

С. С. Баринова<sup>1</sup>, В. А. Габышев<sup>2</sup>, А. П. Иванова<sup>2</sup>, О. И. Габышева<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт эволюции Университета Хайфы, Хайфа, Израиль

<sup>2</sup>Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Российская Федерация  
E-mail: [sophia@evo.haifa.ac.il](mailto:sophia@evo.haifa.ac.il)

Река Лена, впадая в море Лаптевых, образует обширную дельту, одну из крупнейших в мире. Весь эстуарий, включая приморский участок, входит в состав Усть-Ленского государственного природного заповедника. Территория расположена за Полярным кругом, в зоне сплошной вечной мерзлоты. В дельте есть многочисленные русла и множество мелких водоемов — озёр, ручьёв, котловин, болот. Изучение экосистем дельт крупных рек имеет особое значение из-за их роли в качестве естественных «регистраторов» глобальных изменений окружающей среды. Когда большие реки впадают в море, в зоне смешения морской и пресной воды образуются особые экотонические сообщества водных организмов, которые могут играть важную роль в поддержании биоразнообразия регионов. Несколько лет назад в этом российском секторе Арктики началась реализация масштабных планов по развитию добывающих отраслей. В связи с этим всё более актуальными становятся исследование биоразнообразия и изучение биоиндикационных свойств водных организмов в районе устья реки Лена. Целью данной работы было определить видовой состав водорослей проточных и непроточных водоёмов дельты реки Лена и использовать их свойства как индикаторов солёности воды. Чтобы оценить влияние речных вод на прибрежные участки моря Лаптевых, необходимо проследить распространение видов-индикаторов по дельте и их динамику по основным её водотокам. Для этого были использованы все ранее опубликованные сведения по водорослям и химическому составу вод региона, а также данные, полученные для вод нижнего течения Лены за последние годы. Имеющиеся материалы натурных наблюдений проанализированы с применением нескольких статистических методов. Результаты исследования свидетельствуют о том, что гидрологические условия являются основным фактором, регулирующим пространственную структуру видового состава водорослевых сообществ дельты реки Лена. Распределение групп индикаторов солёности по проточным водоёмам отражает влияние солёности воды, что позволяет предположить, каковы возможные источники этого влияния. Сам механизм отслеживания распределения показателей среды — это чувствительный метод, который выявляет даже незначительные их изменения, поэтому он, как интегральный метод, может быть полезен для дальнейшего мониторинга.

**Ключевые слова:** большая река, дельта, водоросли, биоиндикация, статистическое картографирование, река Лена, Российская Арктика



UDC 597.541-13(262)

**ON THE MAXIMUM LENGTH  
FOR *SARDINELLA AURITA* (OSTEICHTHYES: CLUPEIDAE)  
FROM THE MEDITERRANEAN SEA**

© 2021 **L. Bensahla-Talet, A. Bensahla-Talet**

Université Oran 1 Ahmed Ben Bella, Oran, Algeria

E-mail: [btlotfi1977@gmail.com](mailto:btlotfi1977@gmail.com)

Received by the Editor 26.02.2021; after reviewing 01.05.2021;  
accepted for publication 01.09.2021; published online 20.09.2021.

Two specimens of round sardinella, *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847, with a total length of 39.1 and 36.6 cm and a weight of 359.01 and 293.48 g, respectively, were caught by a purse seine net in Bouzedjar Bay, Algeria, on 8 August, 2019. These sizes of both specimens are the maximum recorded for this species in the Mediterranean Sea.

**Keywords:** round sardinella, *Sardinella aurita*, maximum size, measurements, Bouzedjar Bay, Algeria, Mediterranean Sea

*Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 is a coastal, pelagic species preferring clear saline water with a maximum temperature below +24 °C (Bianchi et al., 1999). The species is distributed from in-shore and near surface to the shelf edge and down to 350 m in the Eastern Atlantic along African coast from Gibraltar to South Africa; in the Mediterranean Sea, but is rare in the Black Sea; and in Western Atlantic (Cape Cod to Argentina) including Bahamas, Antilles, Gulf of Mexico, and the Caribbean coast (Whitehead, 1985). It mainly feeds on zooplankton, especially copepods. Juveniles feed on phytoplankton (Bianchi et al., 1999). Gregarious; forms schools that migrate seasonally related to water temperature and richness in plankton. Growth is rapid, and young individuals can reach about 11 cm during their first year of life (Dahel et al., 2016). It breeds perhaps all year round; the breeding pattern is extremely complex, with two principal spawning periods in some areas linked to upwelling regimes off West Africa (Whitehead, 1985), while in Algerian waters one single period was noted June to October (Bouaziz, 2007). In the Black Sea, there is no spawning (Whitehead, 1984). Maturity occurs during the second year; batch fecundity is estimated at 9,397–176,712 eggs in Eastern Atlantic (Baali et al., 2021) and 11,680–40,348 eggs in central Algerian waters (Bouaziz, 2007). Maximum age of *S. aurita* is estimated in the range from 4.5 years in Congolese waters (Gheno, 1975) to 8 years on Brazilian coast (Richardson et al., 1960). It can be caught with purse and beach seines, lamparos, bottom gillnets, and bottom and pelagic trawls.

Herrings, sardines, and anchovies make up a major part of the total fish species landed in the Mediterranean Sea (44.3 %) and Black Sea (73.2 %) fisheries (FAO, 2020). For Algerian waters, *S. pilchardus* accounts for 59 %, and *S. aurita* accounts for 22 % of the total Algerian catch (DPRH, 2019). We have to mention that the third species, *Sardinella maderensis*, occurs in the fishing area and can easily be confused with two other sardines. Tous et al. (2015) noticed that landing statistics are not comprehensive due to inconsistent reporting of landings, and *S. aurita* catches are often mixed with *S. maderensis* ones.

## MATERIAL AND METHODS

On 8 August, 2019, two large Clupeidae specimens were caught by a seiner at 100-m depth in Bouzedjar Bay ( $35^{\circ}34'24.0''\text{N}$ ,  $1^{\circ}09'58.9''\text{W}$ ) on the western Algerian coast. FAO identification sheets (Whitehead, 1985) were used to identify the specimens as *Sardinella aurita* (Fig. 1). Counts and proportional measurements were carried out using a caliper to the nearest 0.01 mm. Twelve morphometric characteristics were measured (Table 1).



**Fig. 1.** General view of two *Sardinella aurita* specimens, total length of 39.10 cm and 36.57 cm, caught in Bouzedjar Bay (the Mediterranean Sea)

**Рис. 1.** Общий вид двух особей *Sardinella aurita*, общая длина 39,10 см и 36,57 см, пойманных в заливе Бузеджар (Средиземное море)

## RESULTS AND DISCUSSION

Data on morphometric measurements of the specimens studied are shown in Table 1.

The maximal length ever recorded for *S. aurita* was 41 cm for fish caught on the Mauritanian shelf of the Eastern Atlantic (Thuoc & Szypula, 1973) (Table 2). For the Mediterranean basin, it was stated as follows: this Clupeidae could attain 33 cm, with a common length between 15 and 25 cm (Fischer et al., 1987). The largest known *S. aurita* specimen in the Mediterranean Sea, measuring 36 cm, was caught in Greek waters (Moutopoulos et al., 2013). We found two *S. aurita* specimens in purse seine catches from Algerian waters, making this observation a new record for both Algerian and Mediterranean waters and the second one after reported from Eastern Atlantic.

Maximal length of *S. aurita* varied 19.7 to 27.0 cm in the Western Atlantic, 30 to 41 cm in the Eastern Atlantic, and 25.5 to 39.1 cm in the Mediterranean basin. The differences in the maximum length observed can be attributed to environmental conditions and fishing pressure. Helfman et al. (2009) stated that individuals from populations exposed to high fisheries mortality/pressure will respond by reproducing at reduced average sizes and ages. Our specimens demonstrated that this species can grow beyond maximum length data available in literature despite the fact that the specimens were caught in such an important fishing activity area as Bouzedjar Bay (Bensahla-Talet et al., 2019).

Environmental factors, such as temperature, food availability, nutrient availability, light regime, oxygen, salinity, pollutants, current speed, predator density, intraspecific social interactions, and genetics, are also known to affect growth rates and maximum size (Helfman et al., 2009), but in our case

two specimens sampled are insufficient to link these environmental factors to the largest length observed. Nevertheless, it is to be added that producing large specimens is due to the richness of Algerian waters generated by Algerian current which is considered to be the most energetic in the Mediterranean basin (Salas et al., 2001). The entrance of Atlantic waters through the Strait of Gibraltar generates important upwellings, enhancing the development of plankton first link of the aquatic food web (Bensahla-Talet et al., 2017), and primary production reveals a west–east decreasing trend (Bosc et al., 2004 ; Siokou-Frangou et al., 2010).

**Table 1.** Morphometric measurements of *Sardinella aurita* caught in Bouzedjar Bay (the Mediterranean Sea)

**Таблица 1.** Морфометрические измерения *Sardinella aurita*, выловленной в заливе Бузеджар (Средиземное море)

Morphometric characteristic, cm	Specimen 1	% of TL	Specimen 2	% of TL
Total length (TL)	39.10	100.00	36.57	100.00
Fork length	34.51	88.27	31.88	87.18
Standard length	33.68	86.13	31.13	85.12
Pre-orbital length	1.67	4.26	1.62	4.43
Eye diameter	1.53	3.92	1.42	3.88
Post-orbital length	3.99	10.20	3.45	9.43
Head length	7.16	18.31	6.45	17.64
Dorsal fin length	4.92	12.58	4.24	11.59
Anal fin length	3.77	9.65	3.66	10.01
Pectoral fin length	5.09	13.02	4.78	13.07
Minimum body height	2.27	5.81	2.20	6.01
Maximum body height	6.81	17.42	6.72	18.38
Total weight, g	359.01	–	293.48	–

**Table 2.** Maximum length of *Sardinella aurita* in the Western and Eastern Atlantic and Mediterranean Sea given by several authors

**Таблица 2.** Максимальная длина *Sardinella aurita* в Западной и Восточной Атлантике и в Средиземном море по данным нескольких авторов

Location		TL, cm	References	
Western Atlantic	USA	Gulf of Mexico	19.7	Johnson & Johnson, 1986
	Venezuela	Northeastern	26.6	Barrios et al., 2010
		–	27	Fréon & Mendoza, 2003
Eastern Atlantic	Morocco	Dakhla	35.5	Amenzoui & Baali, 2018
	Mauritania	Rio de Oro – Cap Verde	41	Thuoc & Szypula, 1973
	Senegal	Port Kafoutine – St Louis	37	Baldé, 2019
	Côte d'Ivoire	Côte d'Ivoire shelf	30	Marchal, 1993
Mediterranean Sea	Mediterranean	–	33	Fischer et al., 1987
	Egypt	Alexandria	26	Akel, 2009
	Turkey	Izmir Bay	28.5	Bayhan & Kara, 2012
	Greece	Corinthians Gulf	36	Moutopoulos et al., 2013
	Algeria	Bou Ismaïl Bay	31	Bouaziz, 2007
Eastern Algeria		25.5	Dahel et al., 2016	
Bouzedjar Bay		39.1	Present study	

Maximum length, weight, and age are the key indicators used in fisheries science. These data are applied in most models for stock assessment. Therefore, updating maximum length of an exploited species is important, and our results could constitute a starting point for further studies on factors that affect growth and/or longevity of other species.

**Acknowledgement.** This paper is dedicated to the memory of beloved and deeply regretted Father and Mentor Professor Ahmed Bensahla-Talet (Marine Biologist at Oran 1 University, Algeria) (1 December, 1946 – 31 July, 2020, Algeria). We thank the fishermen of the “Bouzedjar fishery” and in particular Mehdi Abderezzak Medebber and Hadj Adda Medebber for helping us to obtain specimens of *S. aurita*.

## REFERENCES

1. Akel E. K. Fisheries of experimental purse seine net using light and population dynamics of *Sardinella aurita* (family Clupeidae) east of Alexandria, Egypt. *Egyptian Journal of Aquatic Biology and Fisheries*, 2009, vol. 13, iss. 1, pp. 55–77. <https://doi.org/10.21608/ejabf.2009.2023>
2. Amenzoui K., Baali A. Biological parameters of *Sardinella aurita* (Valenciennes 1847) exploited in the Dakhla zone (South Atlantic Morocco). *International Journal of Scientific and Engineering Research*, 2018, vol. 9, iss. 8, pp. 85–90.
3. Baali A., Belhsen O. K., Ouazzani K. C., Amenzoui K., Yahyaoui A. Age, growth and ovarian histology of *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1847) in the south of Atlantic Moroccan coast. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2021, vol. 21, iss. 4, pp. 191–204. [http://doi.org/10.4194/1303-2712-v21\\_4\\_04](http://doi.org/10.4194/1303-2712-v21_4_04)
4. Baldé B. S. *Dynamique des petits poissons pélagiques (Sardinella aurita et Ethmalosa fimbriata) au Sénégal dans un contexte de changement climatique* : Diagnostic et synthèse bioécologiques. Thèse de Doctorat / Université Cheikh Anta Diop. Dakar, Sénégal, 2019, 174 p.
5. Barrios A., Guzmán R., Mendoza J., Gómez G., Vizcaino G. Growth parameters and total mortality of the sardine *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1810) in Northeastern Venezuela in the period 1990–2008. *Zootecnia Tropical*, 2010, vol. 28, iss. 4, pp. 457–466.
6. Bayhan B., Kara A. Length-length and length-weight relationships of the round sardinella *Sardinella aurita* Valenciensis, 1847 (Osteichthyes, Clupeidae) from the Aegean Sea. In: *3<sup>rd</sup> International Symposium on Sustainable Development*, 31 May – 01 June, 2012. Sarajevo : International Burch University, 2012, pp. 110–112.
7. Bensahla-Talet L., Allami M. N., Benaissa N. Statistiques de débarquement des principales ressources halieutiques du port de Bouzedjar (W. Ain temouchent). In: *9<sup>èmes</sup> Journées Nationales des Sciences de la Nature et de la Vie 'JNSNV 2019' 06 et 07 Novembre 2019*, Mostaganem, Algérie : Recueil des Résumés. [Mostaganem, Algérie, 2019], pp. 4.
8. Bensahla-Talet L., Gherram M., Dalouche F., Bensahla-Talet A., Boutiba Z. Reproductive biology of *Pagellus acarne* (Risso, 1927) (Teleostei: Sparidae) off western Algerian waters (Western Mediterranean). *Cahiers de Biologie Marine*, 2017, vol. 58, iss. 4, pp. 443–452. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.D5BB353B>
9. Bianchi G., Carpenter K. E., Roux J.-P., Molloy F. J., Boyer D., Boyer H. J. *The Living Marine Resources of Namibia*. Rome : FAO, 1999, 265 p. (FAO species identification field guide for fishery purposes).
10. Bosc E., Bricaud A., Antoine D. Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochemical Cycles*, 2004, vol. 18, iss. 1, art. no. GB1005 (17 p.). <https://doi.org/10.1029/2003GB002034>
11. Bouaziz A. *La sardinelle (Sardinella aurita Valenciennes, 1847) des côtes algériennes distribution, biologie et estimation des biomasses*. These de Doctorat d'Etat / Université des Sciences et de la Technologie, Houari Boumedienne-USTHB. [Bab Ezzouar, Algérie], 2007, 158 p.
12. Dahel A., Tahri M., Bensouilah M., Amara R., Djebbar B. Growth, age and reproduction of *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1847) and *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) in the Algerian eastern coasts. *Aquaculture, Aquarium, Conservation and Legislation*, 2016, vol. 9, iss. 5, pp. 1172–1181.

13. DPRH. *Annual Statistics Report of the Directorate of Fisheries and Fisheries Resources*. Document Direction de la Pêche et des Ressources Halieutiques. Oran, Algérie, 2019. (in French.)
14. FAO. *The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. Sustainability in action*. Rome : FAO, 2020, 224 p.
15. Fischer W., Bauchot M. L., Schneider M. (Eds). Fiches FAO d'identification pour les besoins de la pêche (rev. 1). *Méditerranée et mer Noire. Zone de pêche 37*. Rome : FAO, 1987, vol. 2, pp. 761–1530.
16. Fréon P, Mendoza J. *The Sardine (Sardinella aurita), Its Environment and Exploitation in Eastern Venezuela: A Synthesis* / Institut De Recherche Pour Le Développement Collection : Colloques et séminaires. Paris : IRD Éditions, 2003, pp. 25–165.
17. Ghéno Y. Détermination de l'âge et croissance de *Sardinella aurita* val. de la région de Pointe-Noire. *Cahiers ORSTOM. Série Océanographie*, 1975, vol. 13, no. 3, pp. 251–262.
18. Helfman G. S., Collatte B. B., Facey D. E., Bowen B. W. *The Diversity of Fishes: Biology, Evolution, and Ecology*. 2<sup>nd</sup> ed. Chichester, UK ; Hoboken, NJ : Blackwell, 2009, 720 p.
19. Johnson A. G., Vaught R. N. Species profile of Spanish sardine (*Sardinella aurita*). In: *NOAA Technical Memorandum, NMFS-SEFC(187) / US Department of Commerce*. Silver Spring : NOAA, National Marine Fisheries Service, 1986, 82 p.
20. Marchal E. Biologie et Écologie des Poissons Pélagiques Côtiers du Littoral Ivoirien. In: *Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire*. T. I. Le milieu marin / Le Lœuff P., Marchal É., Amon Kothias J.-B. (Eds). Paris : ORSTOM, 1993, pp. 237–270.
21. Moutopoulos D. K., Ramfos A., Mouka A., Katselis G. Length-weight relations of 34 fish species caught by small-scale fishery in Korinthiakos Gulf (Central Greece). *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 2013, vol. 43, no. 1, pp. 57–64. <https://doi.org/10.3750/AIP2013.43.1.08>
22. Richardson I. D., Vazzoler G., De Faria A., De Moraes M. N. Report on sardine investigations in Brazil. In: *Proceedings of the World Scientific Meeting on the Biology of Sardines and Related Species*, Rome, Italy, 14–21 September, 1959 / H. Rosa, Jr., G. Murphy (Eds). Rome : FAO, 1960, vol. 3, Experience Paper (13), pp. 1051–1079.
23. Salas J., Garcia-Ladona E., Font J. Statistical analysis of the surface circulation in the Algerian Current using Lagrangian buoys. *Journal of Marine Systems*, 2001, vol. 29, iss. 1–4, pp. 69–85. [http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963\(01\)00010-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963(01)00010-0)
24. Siokou-Frangou I., Christaki U., Mazzocchi M. G., Montresor M., Ribera d'Alcalá M., Vaqué D., Zingone A. Plankton in the open Mediterranean Sea: A review. *Biogeosciences*, 2010, vol. 7, iss. 5, pp. 1543–1586. <https://doi.org/10.5194/bg-7-1543-2010>
25. Thuoc P., Szypula J. Biological characteristics of gilt sardine, *Sardinella aurita* Cuv. et Val. 1847, from northwest African coast. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 1973, vol. 3, iss. 1, pp. 19–37. <https://doi.org/10.3750/AIP1973.03.1.03>
26. Tous P., Sidibé, A., Mbye E., de Morais L., Camara K., Munroe T., Adeofe T. A., Camara Y. H., Djiman R., Sagna A., Sylla M. *Sardinella maderensis*. In: *The IUCN Red List of Threatened Species* : [database] : site. 2015, e.T198582A15543624. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T198582A15543624.en>
27. Whitehead P. J. P. Clupeidae (incl. Dussumieridae) In: *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean* / P. J. P. Whitehead, M.-L. Bauchot, J.-C. Hureau, J. Nielsen, E. Tortonese (Eds). Paris : UNESCO, 1984, vol. 1, pp. 268–281.
28. Whitehead P. J. P. *FAO Species Catalogue*. Vol. 7. *Clupeoid Fishes of the World (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf herrings*. Part 1. *Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae*. Rome : FAO, 1985. 303 p. (Fisheries Synopsis, no. 125, vol. 7, pt. 1).

**О МАКСИМАЛЬНОЙ ДЛИНЕ  
*SARDINELLA AURITA* (OSTEICHTHYES: CLUPEIDAE)  
ИЗ СРЕДИЗЕМНОГО МОРЯ**

**Л. Бенсахла-Тале, А. Бенсахла-Тале**

Университет Орана 1 Ахмеда бен Белла, Оран, Алжир

E-mail: [btlotfi1977@gmail.com](mailto:btlotfi1977@gmail.com)

Два экземпляра круглой сардины *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847, общей длиной 39,1 и 36,6 см и весом 359,01 и 293,48 г соответственно, были пойманы кошельковой неводной сетью в заливе Бузеджар (Алжир) 08 августа 2019 г. Данные размеры обоих экземпляров являются максимальными для этого вида в Средиземном море.

**Ключевые слова:** круглая сардина, *Sardinella aurita*, максимальный размер, измерения, залив Бузеджар, Алжир, Средиземное море



УДК [[574.635:582.26/.27]:665.7](268.45.04)

## РОЛЬ ВОДОРΟΣЛЕЙ-МАКРОФИТОВ В БИОРЕМЕДИАЦИИ ОТ НЕФТЕПРОДУКТОВ КОЛЬСКОГО ЗАЛИВА БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2021 г. Г. М. Воскобойников<sup>1</sup>, С. В. Малавенда<sup>1</sup>, Л. О. Метелькова<sup>2</sup><sup>1</sup>Мурманский морской биологический институт Российской академии наук,  
Мурманск, Российская Федерация<sup>2</sup>Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук,  
Санкт-Петербург, Российская Федерация  
E-mail: [grvosk@mail.ru](mailto:grvosk@mail.ru)Поступила в редакцию 07.02.2021; после доработки 11.05.2021;  
принята к публикации 01.09.2021; опубликована онлайн 20.09.2021.

Выполнена оценка вклада макроводорослей в очистку от дизельного топлива Кольского залива Баренцева моря. В основу расчётов положены результаты: 1) экспедиционных наблюдений последних лет о запасах, распределении и биомассе водорослей-макрофитов отделов Chlorophyta и Rhodophyta и класса Phaeophyceae из отдела Ochrophyta, обитающих в трёх частях залива; 2) лабораторных исследований по способности макроводорослей *Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus*, *Saccharina latissima*, *Palmaria palmata* и *Ulvaria obscura* к нейтрализации токсического действия дизельного топлива. Показано, что общий вклад у исследованных водорослей в биоремедиацию от дизельного топлива в заливе составляет 312 кг в сутки. Выявлены различия в поглощающей способности у водорослей-макрофитов. Так, наиболее эффективно процесс осуществляет *S. latissima*, минимальная эффективность участия в биоремедиации определена у *U. obscura*. Сделан вывод о том, что имеющиеся литоральные и сублиторальные заросли морских макроводорослей Кольского залива являются важным элементом в процессе профилактической, повседневной очистки вод залива от нефтепродуктов. Включение в расчёты данных о способности к нейтрализации дизельного топлива у других представителей фитобентоса залива может увеличить роль водорослей-макрофитов в очистке прибрежных морских акваторий от нефтепродуктов. Сделан вывод, что заросли бурых водорослей — важная составляющая системы репарации и гомеостаза в прибрежных экосистемах. Уничтожение даже части природных сообществ водорослей может изменить баланс, существующий в экосистеме.

**Ключевые слова:** макрофиты, экосистема Кольского залива, устойчивость, дизельное топливо, биоремедиация

Кольский залив Баренцева моря имеет протяжённость 57 км и занимает одно из ведущих мест в Арктике по транспортировке и перегрузке нефтепродуктов (далее — НП). На побережье залива уже построено несколько комплексов по переработке углеводородного сырья и идёт строительство новых. Кольский залив считается одним из самых загрязнённых морских водоёмов на Кольском полуострове. Проблема загрязнения усугубляется тем, что большую часть года температура воды в заливе немногим превышает 0 °С; при данной температуре естественное разложение НП

сильно замедлено. Существенная роль в очистке воды от НП принадлежит микроорганизмам, в том числе микроводорослям (Ильинский, 1995 ; Перетрухина и др., 2006 ; Семенова и др., 2009 ; Atlas, 1978 ; Wrabel & Peckol, 2000), но в полярную ночь их вклад в биоремедиацию уменьшается.

В Кольском заливе содержание НП в воде (фоновое) варьирует от  $0,04 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$  (около 1 ПДК) до  $2,3 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$  (46 ПДК); при этом  $1 \text{ ПДК} = 0,05 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ . Фоновое содержание НП в губах Мурманского побережья в летне-осенний период колеблется от 3 до 8 ПДК. Губ, совершенно чистых от НП, обнаружено не было. В зимний и весенний периоды в ряде губ содержание НП снижалось до 1–2 ПДК в связи с тем, что движение судов, преимущественно рыболовецких, усиливается весной и затухает поздней осенью (Воскобойников и др., 2017 ; Кольский залив и нефть, 2018). Наиболее высокая концентрация НП в заливе отмечена в южном его колене в районе нефтебазы, торгового порта, причалов «Атомфлота», а также в районе перегрузочных комплексов в среднем колене, что объясняется имеющимися источниками загрязнения: функционирующими причалами, судоходством, происходящей заправкой судов, перегрузкой топлива из стоящих на рейде танкеров. В период разливов НП их концентрация в воде достигает  $25\text{--}50 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$  (500–1000 ПДК) и более высоких значений.

В последние годы нами предложено использовать водоросли-макрофиты в ремедиации воды Баренцева моря от НП. Показано, что многие виды макрофитов проявляют устойчивость к влиянию НП. Диапазон толерантности различается у видов, даже близких по систематике и строению, однако все исследованные нами и другими авторами в предшествующих работах макроводоросли (12 видов) демонстрировали способность к аккумуляции НП из морской воды на поверхности таллома, их деструкции с помощью эпифитных углеводородокисляющих бактерий, последующему поглощению и нейтрализации НП в тканях растений. Выявлено, что уменьшение содержания НП в воде идёт параллельно с его увеличением в талломах водорослей (Воскобойников и др., 2017, 2018).

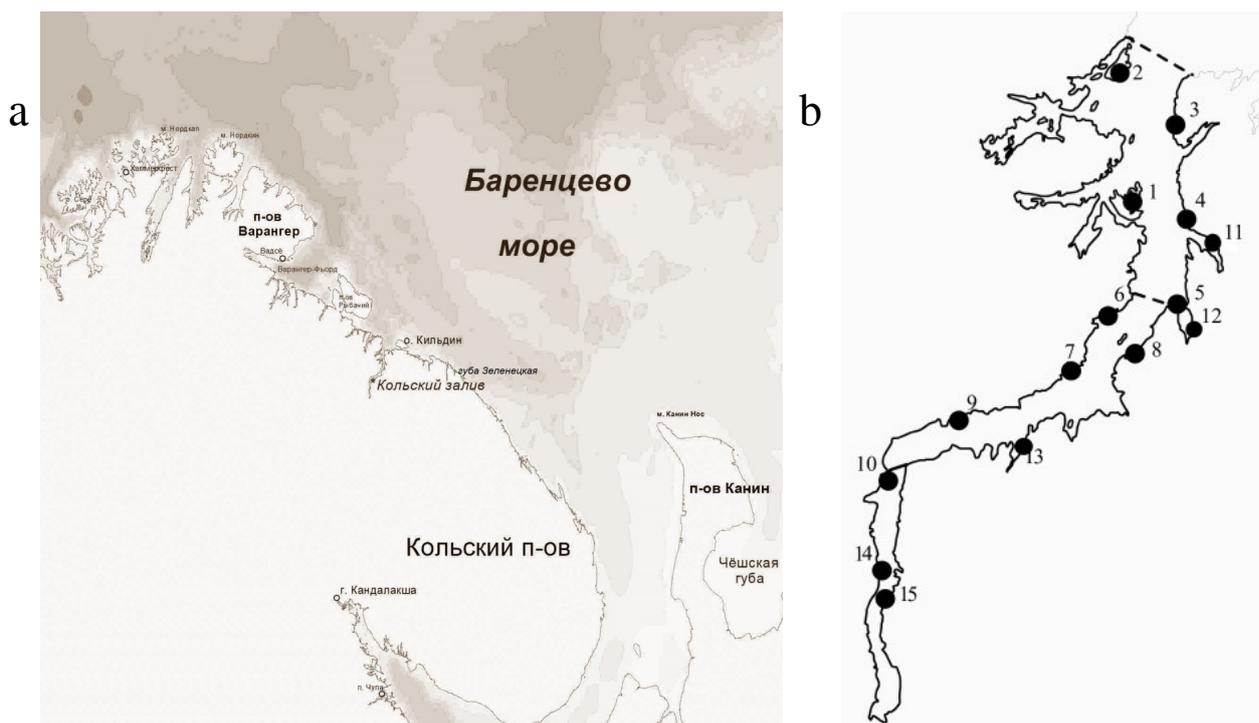
Проведённые исследования позволили создать доказательную базу, которая подтверждает способность макроводорослей, различающихся по строению и систематической принадлежности, к сорбции и деструкции НП (Воскобойников и др., 2017, 2018, 2020 ; Pilatti et al., 2016 ; Pugovkin et al., 2016 ; Ryzhik et al., 2019). На основе симбиотической ассоциации макроводорослей и углеводородокисляющих бактерий созданы биотехнологии плантаций-биофильтров для очистки прибрежных акваторий от НП. Неоднократно были выдвинуты предположения о роли прибрежных фитоценозов в биоремедиации морской воды от различных токсикантов (Миронов, 1985 ; Патин, 2017b), однако конкретных сведений и расчётов, основанных на натуральных или лабораторных экспериментах, приведено не было.

В большой мере это можно объяснить отсутствием работ по оценке запасов и видового разнообразия макроводорослей в описываемых акваториях. Так, исследования запасов водорослей Мурманского побережья, осуществлённые в 1980–1990-х гг. (Макаров, 1998 ; Пельтихина, 2005), в которых внимание было уделено и фитобентосу Кольского залива, касались только ламинариевых водорослей. Представленная работа является первой, где выполнены расчёты участия макрофитобентоса в биоремедиации от НП для залива. В основу расчётов положены результаты экспедиционных наблюдений последних лет о распределении и биомассе доминантных представителей фитобентоса: *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus*, *Ascophyllum nodosum*, *Saccharina latissima*, *Palmaria palmata* и *Ulvaria obscura* — в трёх районах Кольского залива. Предварительные исследования показали, что для анализируемых видов характерны достаточно широкий диапазон толерантности к НП и относительно высокий коэффициент поглощения токсиканта (Воскобойников и др., 2017, 2018, 2020 ; Ryzhik et al., 2019). Параллельно натурным наблюдениям проведены лабораторные анализы способности к нейтрализации дизельного топлива (далее — ДТ) у указанных выше видов водорослей, а также выполнена оценка их суммарной роли в биоремедиации от ДТ Кольского залива.

Авторы данной статьи надеются, что работа внесёт вклад в понимание роли прибрежных фитоценозов в биоремедиации морской воды от нефтепродуктов не только в Кольском заливе Баренцева моря, но и в других прибрежных акваториях Мирового океана.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Лабораторные эксперименты по влиянию нефтепродуктов на водоросли.** Объектами исследования были бурые водоросли (Phaeophyceae) (фукоиды *Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus*, *F. distichus* и *F. serratus*; ламинариевая водоросль *Saccharina latissima*), а также зелёная (Chlorophyta) *Ulvaria obscura* и красная (Rhodophyta) *Palmaria palmata*. Талломы, приблизительно равные по размеру и массе, отбирали в губе Зеленецкая (69°07'09"N, 36°05'35"E) Баренцева моря (рис. 1а). Образцы *S. latissima* собирали в сублиторали с глубины примерно 3 м, остальные виды — на литорали. Водоросли очищали от обрастателей и помещали в стеклянные ёмкости с морской водой объёмом 1,3 л, за исключением *S. latissima*, опыты с которой проводили в 3-литровых сосудах. Морскую воду солёностью 33 ‰ отбирали из мест обитания водорослей и фильтровали через ватно-марлевый фильтр; далее в неё добавляли летнее ДТ в количестве 6,5 мг·л<sup>-1</sup>, что составляет 130 ПДК для воды по валовому содержанию НП. Морскую воду и ДТ не стерилизовали. Опыт проводили в термостатируемом боксе при температуре +7...+8 °С, освещении 16–18 Вт·м<sup>-2</sup> и постоянной аэрации воды.



**Рис. 1.** Район работ: а — Кольский залив и губа Зеленецкая Баренцева моря; б — станции отбора проб (1–15) в Кольском заливе

**Fig. 1.** Work area: а – the Kola Bay and Zelenetskaya Bay of the Barents Sea; б – sampling stations (1–15) in the Kola Bay

Общая продолжительность опыта с определением морфофункционального состояния водорослей составила 10 суток. Валовое содержание НП в воде и водорослях определяли методом газовой хроматографии / масс-спектрометрии в начале эксперимента и через 5 суток. Пробоподготовку и инструментальный анализ выполняли по описанной ранее методике (Воскобойников и др., 2018). Для оценки фонового уровня НП анализировали пробы воды и водорослей

из губы Зеленецкая. Расчёты содержания ДТ в водорослях выполнены на сухую массу с учётом коэффициента соотношения сырой/сухой массы: у сахарины — 7/1; фукоидов — 5/1; пальмари и ульвари — 4/1. В течение опыта изменение состояния и морфологии таллома водорослей контролировали визуально и с помощью светооптических методов с использованием микроскопа Микмед-6.

**Оценка биомассы и запасов водорослей в Кольском заливе.** Оценку запасов макрофитов проводили по традиционной методике (Пельтихина, 2005). Материал отобран в экспедициях ММБИ РАН в 2009–2019 гг. (при частичной финансовой поддержке ВОО «Русское географическое общество»). Осмотр значительной части береговой линии залива позволил составить описание распределения макрофитобентоса и определить размеры пояса фукоидов для оценки их запасов.

Для расчёта биомассы макрофитобентоса и отдельных видов водорослей выполняли отбор количественных проб методом пробных площадей, закладываемых вдоль трансекты, перпендикулярной урезу воды. На всём протяжении залива было заложено 15 трансект, в южном и среднем коленах работы проводили раз в два года (рис. 1b). Площадь рамки при отборе проб на литорали — 0,25 м<sup>2</sup>, в сублиторали — 1,0 м<sup>2</sup>. На каждом разрезе выполняли станции в верхнем, среднем и нижнем горизонтах литорали (около 3,0; 1,5; 0,5 м над уровнем моря соответственно); в сублиторали — на глубинах 5, 10 и 15 м. На каждой станции отбирали по три пробы. Ширину пояса вида оценивали в среднем для участка сравнительно однородной растительности протяжённостью не менее 500 м. Доминирующие виды и проективное покрытие дна водорослями определяли визуально. Отбор проб в сублиторали осуществляли с помощью легководолазного снаряжения. Протяжённость участков литорали с определёнными типами сообществ оценивали в программе MapViewer 8.0. Топографическая основа — контур береговой линии навигационных карт для Кольского залива, оцифрованный специалистами ММБИ РАН.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Распределение, запасы и биомасса макрофитов в Кольском заливе.** Рассматриваемые четыре вида фукоидов распределены на литорали Кольского залива неравномерно.

*Fucus vesiculosus* встречается повсеместно от эстуария реки Тулома до устья залива; вид использует для прикрепления разных субстрат, в том числе гидротехнические сооружения. Максимальные запасы обнаружены на литорали среднего колена. В большей части литорали биомасса *F. vesiculosus* составляет около 1 кг·м<sup>-2</sup>, но данный вид занимает значительную площадь, поэтому его запасы очень велики (табл. 1). На ряде участков литорали среднего колена биомасса достигает (9,4 ± 0,3) кг·м<sup>-2</sup>. Общий запас в заливе составляет 2315,0 т сырой массы, что в пересчёте на сухую массу равняется 463,0 т.

*Fucus distichus* произрастает в среднем и нижнем горизонтах литорали всего Кольского залива. Наибольшая биомасса отмечена на валунных пляжах в среднем и северном коленах залива — до (6,9 ± 3,4) кг·м<sup>-2</sup>, однако запасы его сосредоточены в южном колене, где вид покрывает обширные песчаные пляжи. На отвесных скалах биомасса не превышает 1 кг·м<sup>-2</sup>. Общий запас в заливе — 2017,5 т сырой массы, что в пересчёте на сухую массу составляет 403,5 т.

*Ascophyllum nodosum* обитает преимущественно на защищённых или слабо защищённых от волнового воздействия валунных пляжах, значительного развития его заросли достигают на островах с подветренной стороны. В северном колене биомасса вида составляет до (4,2 ± 0,8) кг·м<sup>-2</sup>. Общий запас в заливе — 371,4 т сырой массы, что соответствует 74 т сухой массы.

*Fucus serratus* распространён главным образом в северном колене залива, высокая биомасса [(6,1 ± 1,5) кг·м<sup>-2</sup>] отмечена на острове Екатерининский. Общие запасы *F. serratus* — лишь 114 т сырой массы, что в пересчёте на сухую массу составляет 22,7 т.

*Saccharina latissima* образует заросли в сублиторали на глубине 4–6 м в северном колене залива и встречается в небольшом количестве в среднем колене. Запасы сахарины составляют 450 т сырой массы, что соответствует 64,3 т сухой массы.

*Palmaria palmata* приурочена к крупнокаменистому субстрату, встречается преимущественно в среднем и нижнем горизонтах литорали в среднем и южном коленах залива. Запасы — 155,3 т сырой массы, что в пересчёте на сухую массу составляет 38,8 т.

*Ulvaria obscura* присутствует фрагментарно на литорали в трёх коленах залива. Ульвария занимает разнообразные субстраты — от каменистых до деревянных сооружений, металлических бортов, брошенных на литорали судов. Запасы составляют 5,38 т сырой массы, что соответствует 1,35 т сухой массы.

**Таблица 1.** Удельная скорость поглощения дизельного топлива макрофитами и расчётные объёмы поглощения дизельного топлива водорослями в разных частях Кольского залива

**Table 1.** Specific rate of diesel fuel absorption by algae macrophyte and estimated volumes of diesel fuel absorption by algae in different areas of the Kola Bay

Вид	Удельная скорость поглощения ДТ, $\text{мкг}\cdot\text{г}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$	Объём поглощённых нефтепродуктов, $\text{кг}\cdot\text{сут}^{-1}$			
		Северное колено	Среднее колено	Южное колено	Весь залив
<i>F. vesiculosus</i>	202,0	12,4	64,2	17,2	93,8
<i>F. distichus</i>	169,0	13,8	22,8	31,6	68,2
<i>A. nodosum</i>	44,0	0,8	2,2	0,8	3,8
<i>F. serratus</i>	123,0	3,0	0	0	3,0
Фукусовые всего	538,0	30,0	89,2	49,6	168,8
<i>S. latissima</i>	1752,0	138,0			138,0
<i>P. palmata</i>	146,4		4,4		4,4
<i>U. obscura</i>	25,4		0,17		0,17
Всего		168,6	92	51,9	312,5

**Потенциальный вклад макрофитов в сорбцию нефтепродуктов: результаты экспериментов.** Содержание НП у макрофитов в месте обитания (при концентрации НП в воде  $0,2 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ , то есть 4 ПДК) было следующим: *F. vesiculosus* —  $25 \text{ мкг}\cdot\text{г}^{-1}$ , *F. distichus* — 24, *F. serratus* — 28, *A. nodosum* — 18, *S. latissima* — 1980, *P. palmata* — 124, *U. obscura* —  $1,4 \text{ мкг}\cdot\text{г}^{-1}$ . Визуальные и светооптические наблюдения не показали каких-либо изменений у талломов фукуса после 5 и 10 суток пребывания в морской воде с дизельным топливом в концентрации  $6,5 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$  (130 ПДК). Не наблюдали изменения цвета таллома, а в клетках — плазмолиза, изменения цвета пластид и вакуолизации, описанных ранее при изучении влияния на водоросли других повреждающих факторов (Ryzhik et al., 2019).

Через 5 суток эксперимента содержание ДТ у четырёх видов фукусовых водорослей, а также у сахарины, пальмари и ульварии составило: у *F. vesiculosus* —  $1036 \text{ мкг}\cdot\text{г}^{-1}$ , *F. distichus* — 870, *F. serratus* — 641, *A. nodosum* — 236, *S. latissima* — 10740, *P. palmata* — 856, *U. obscura* —  $128 \text{ мкг}\cdot\text{г}^{-1}$  в расчёте на сухую массу. В табл. 1 приведены усреднённые данные поглощения дизельного топлива исследованными видами водорослей за сутки и объём поглощённого ДТ в разных частях Кольского залива. Также показаны результаты расчётов суммарного суточного вклада изученных водорослей в ремедиацию залива от НП с учётом определённых их общих запасов.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В проведённых экспериментах у всех исследованных макрофитов выявлена устойчивость к дизельному топливу в концентрации  $6,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$  (130 ПДК). У водорослей не отмечены признаки повреждения после 10 суток нахождения в экспериментальных условиях.

Анализ содержания НП у макрофитов, отобранных для экспериментов (при концентрации НП в воде в месте обитания  $0,2 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ , то есть 4 ПДК), показал, что водоросли различаются по способности к поглощению НП. Если среди трёх видов рода *Fucus* отличия незначительны (значения от  $24 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$  у *F. distichus* до  $28 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$  у *F. serratus*), то *U. obscura* поглощала НП в 6 раз меньше ( $1,4 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ ), а пальмария, напротив, в 5 раз больше. Сахарина накапливала ДТ при данной концентрации в воде в 80 раз больше, чем фукусы. При более высоком содержании НП в воде уровень поглощения ДТ водорослями меняется. Максимальный уровень поглощения ( $1752 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$  в сутки) показывает сахарина; она поглощает в 3,3 раза больше, чем суммарно все фукусовые водоросли. Пальмария при относительно высоких концентрациях ДТ в воде уступает по уровню поглощения ДТ не только сахарине, но и двум видам фукуса (табл. 1).

Основные источники загрязнения в Кольском заливе сосредоточены в южном и среднем колене. Здесь идут перегрузочные работы углеводородного сырья, причём часть из них проводится в среднем колене с крупнотоннажных танкеров, стоящих на рейде. Также здесь работают судоремонтные предприятия, доки и нефтебазы. Нефтепродукты, попавшие в воду в результате разливов, преимущественно оказываются на литорали (Кольский залив и нефть, 2018 ; Патин, 2017b), то есть в месте произрастания фукусов и пальмарии, которые выполняют в данной ситуации роль природного биофильтра. Фукус наиболее устойчив к НП среди исследованных водорослей. Ранее нами отмечена способность у *F. vesiculosus* переживать длительное время в условиях постоянного загрязнения — на литорали на камнях в слое мазута («шоколадного мусса»), вблизи нефтяных баз и портов. Водоросли сохраняли жизненные функции, однако их показатели функциональной активности были на более низком уровне, чем показатели образцов фукуса пузырчатого из чистых мест обитания (Воскобойников и др., 2017). Остальные виды фукуса демонстрируют меньшую устойчивость к загрязнению, но тем не менее тоже выживают длительное время при покрытии поверхности плёнкой НП и участвуют в детоксикации (Степаньян и Воскобойников, 2006). Значительная способность к аккумуляции и нейтрализации НП зарегистрирована и у *P. palmata*.

Сравнивая объёмы потенциально поглощённого водорослями ДТ, отметим, что основную роль в биоремедиации играют фукусовые. *Ulvaria obscura* по запасам и способности к поглощению имеет наименьшие значения среди исследованных водорослей —  $5,38 \text{ т}$  сырой массы и  $25,4 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$  соответственно.

Таким образом, исследованные водоросли-макрофиты могут нейтрализовать  $312 \text{ кг}$  дизельного топлива за одни сутки. По современной классификации, данный объём НП соответствует среднему локальному разливу нефтепродуктов в морской воде (Патин, 2017a). На эффективность участия водорослей в биоремедиации оказывают влияние такие факторы, как: 1) температура, свет, гидродинамика, солёность, обуславливающие физиологическое состояние водорослей, количественный и качественный состав, углеводородокисляющую активность микроорганизмов — эпифитов водорослей; 2) состав нефтепродуктов. В своей работе мы не смогли учесть вклад в биоремедиацию Кольского залива большой группы водорослей — обитателей залива, представителей различных систематических групп, из-за отсутствия данных об их способности к нейтрализации НП. Включение этих сведений может увеличить значимость водорослей-макрофитов для биоремедиации прибрежных акваторий, хотя она несомненна и сейчас.

**Заключение.** Экосистема Кольского залива выдерживает хроническое нефтяное загрязнение на протяжении более чем ста лет благодаря стечению нескольких обстоятельств. Большая часть береговой линии в заливе занята валунными пляжами, на которых сформировались

сообщества фукусовых водорослей с очень высокой биомассой. Эти сообщества обеспечивают постоянную очистку вод от нефтепродуктов, берут на себя основную нагрузку по нейтрализации не только НП, растворённых в воде, но и «плёночных» форм токсикантов. В сублиторали ламинариевые водоросли, развиваясь на отдельных валунах, очищают воду от диспергированных НП. Эффективность участия ламинариевых водорослей в биоремедиации во многом обеспечена большой площадью поверхности соприкосновения с НП и, возможно, высокой численностью на поверхности таллома эпифитных углеводородокисляющих бактерий.

В водах Кольского залива постоянно присутствуют углеводородокисляющие микроорганизмы, которые перерабатывают НП. Можно считать установленным наличие в природных прибрежных экосистемах естественного механизма утилизации нефти и НП. Несомненно, существуют летальные для макрофитов дозы НП, которые делают эту систему чувствительной к крупным разливам нефти или к воздействию продуктов её переработки. С учётом длительного периода формирования нефтяных углеводородов в земной коре можно говорить о том, что использование бактериями в качестве источника энергии такого калорийного продукта, как нефтяные углеводороды, было очень вероятным событием. Удивительной является выявленная у бурых, красных и зелёных водорослей способность поглощать углеводороды, поскольку для них, в отличие от других автотрофов, использование в метаболизме альтернативных углекислому газу источников углерода необычно. В основе этого лежит способность макрофитов и углеводородокисляющих бактерий образовывать симбиотические ассоциации.

Представленное исследование показало, что роль водорослей-макрофитов не сводится исключительно к созданию первичной продукции и к регуляции содержания углекислого газа и кислорода. Заросли бурых водорослей — важная составляющая системы репарации и гомеостаза в прибрежных экосистемах, о существовании которой ранее не подозревали. При этом необходимо понимать, что уничтожение даже части природных сообществ водорослей может изменить баланс, существующий в экосистеме. В связи с этим следует предостерегать проектировщиков и строителей новых предприятий на побережье Кольского залива от засыпки грунтом литоральной зоны для расширения береговой части. Литораль — основная зона обитания фукусовых водорослей, которые являются природным биофильтром, во многом обеспечивающим чистоту вод Кольского залива.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 18-05-80058 «Новые технологии биоремедиации и роль фитоценозов в очистке прибрежных акваторий арктических морей при чрезвычайных ситуациях, связанных с хранением и транспортировкой углеводородов», программа «Опасные явления».*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Воскобойников Г. М., Ильинский В. В., Лопушанская Е. М., Макаров М. В., Пуговкин Д. В., Рыжик И. В., Ляймер А. В., Йенсен Д. Б. Санитарная водорослевая плантация для очистки прибрежных акваторий от нефтепродуктов: от теории к практике // *Вопросы современной альгологии*. 2017. № 3 (15). С. 160–186. [Voskoboinikov G. M., Il'inskiy V. V., Lopushanskaya E. M., Makarov M. V., Pugovkin D. V., Ryzhik I. V., Lyaimer A. V., Iensen D. B. Sanitary algae plantation for the bioremediation of coastal waters from oil: From theory to practice. *Voprosy sovremennoi al'gologii*, 2017, no. 3 (15), pp. 160–186. (in Russ.)]
2. Воскобойников Г. М., Матишов Г. Г., Метелькова Л. О., Жаковская З. А., Лопушанская Е. М. Об участии зелёной водоросли *Ulvaria obscura* в биоремедиации морской среды от нефтепродуктов // *Доклады РАН*. 2018. Т. 481, № 1. С. 111–113. [Voskoboinikov G. M., Matishov G. G., Metel'kova L. O., Zhakovskaya Z. A., Lopushanskaya E. M. The participating of the green algae *Ulvaria obscura* in the bioremediation of the sea water from oil product. *Doklady RAN*, 2018, vol. 481, no. 1, pp. 111–113. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S086956520000064-3>

3. Воскобойников Г. М., Рыжик И. В., Салахов Д. О., Метелькова Л. О., Жаковская З. А., Лопушанская Е. М. Поглощение и преобразование дизельного топлива водорослью *Palmaria palmata* (Linnaeus) F. Weber et D. Mohr, 1805 (Rhodophyta) и её возможная роль в биоремедиации морской воды // *Биология моря*. 2020. Т. 46, № 2. С. 135–141. [Voskoboinikov G. M., Ryzhik I. V., Salakhov D. O., Metelkova L. O., Zhakovskaya Z. A., Lopushanskaya E. M. Absorption and conversion of diesel fuel by the red alga *Palmaria palmata* (Linnaeus) F. Weber et D. Mohr, 1805 (Rhodophyta): The potential role of alga in bioremediation of sea water. *Biologiya morya*, 2020, vol. 46, no. 2, pp. 135–141. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S0134347520020102>
4. Ильинский В. В. Бактериопланктон поверхностных вод Центральной Арктики в период календарной весны // *Микробиология*. 1995. Т. 64, № 5. С. 696–704. [Il'inskii V. V. Bakterioplankton poverkhnostnykh vod Tsentral'noi Arktiki v period kalendarnoi vesny. *Mikrobiologiya*, 1995, vol. 64, no. 5, pp. 696–704. (in Russ.)]
5. *Кольский залив и нефть: биота, карты уязвимости, загрязнение* / под ред. А. А. Шавыкина; ММБИ КНЦ РАН. Санкт-Петербург: Реноме, 2018. 520 с. [*Kola Bay and Oil: Biota, Vulnerability Maps, Pollution* / A. A. Shavykin (Ed.); ММБИ КНЦ РАН. Saint Petersburg: Renome, 2018, 520 p. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.25990/renomespb.w0pj-zq52>
6. Макаров В. Н. Сырьевые ресурсы промысловых водорослей // *Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей*. Апатиты: Изд-во КНЦ, 1998. С. 257–272. [Makarov V. N. Seaweed resources. In: *Promyslovye i perspektivnye dlya ispol'zovaniya vodorosli i bespozvonochnye Baretseva i Belogo morei*. Apatity: Izd-vo KNTs, 1998, pp. 257–272. (in Russ.)]
7. Миронов О. Г. *Взаимодействие организмов с нефтяными углеводородами*. Ленинград: Гидрометеиздат, 1985. 127 с. [Mironov O. G. *Vzaimodeistvie organizmov s neftyanymi uglevodorodami*. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1985, 127 p. (in Russ.)]
8. Патин С. А. *Нефть и экология континентального шельфа*: в 2 т. 2-е изд., переработанное и дополненное. Т. 1: *Морской нефтегазовый комплекс: состояние, перспективы, факторы воздействия*. Москва: Изд-во ВНИРО, 2017а. 326 с. [Patin S. A. *Oil and Continental Shelf Ecology*: in 2 vols. 2<sup>nd</sup> ed., revised and extended. Vol. 1: *Offshore Oil and Gas Industry: Actual Situation, Prospects, Factors of Impact*. Moscow: VNIRO Publ., 2017a, 326 p. (in Russ.)]
9. Патин С. А. *Нефть и экология континентального шельфа*: в 2 т. 2-е изд., переработанное и дополненное. Т. 2: *Экологические последствия, мониторинг и регулирование при освоении углеводородных ресурсов шельфа*. Москва: Изд-во ВНИРО, 2017б. 284 с. [Patin S. A. *Oil and Continental Shelf Ecology*: in 2 vols. 2<sup>nd</sup> ed., revised and extended. Vol. 2: *Environmental Consequences, Monitoring and Regulation of the Offshore Oil and Gas Development*. Moscow: VNIRO Publ., 2017b, 284 p. (in Russ.)]
10. Пельтихина Т. С. *Ламинариевые водоросли Баренцева моря и их рациональное использование*. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2005. 122 с. [Peltikhina T. S. *Laminariyevye vodorosli Barentseva morya i ikh ratsional'noe ispol'zovanie*. Murmansk: Izd-vo PINRO, 2005, 122 p. (in Russ.)]
11. Перетрухина И. В., Ильинский В. В., Литвинова М. Ю. Определение скоростей биодеградации нефтяных углеводородов в воде литорали Кольского залива // *Труды Мурманского государственного технического университета «Вестник МГТУ»*. 2006. Т. 9, № 5. С. 830–835. [Peretruxhina I. V., Il'inskii V. V., Litvinova M. Yu. Opredelenie skorostei biodegradatsii neftyanykh uglevodorodov v vode litorali Kol'skogo zaliva. *Trudy Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta "Vestnik MGTU"*, 2006, vol. 9, no. 5, pp. 830–835. (in Russ.)]
12. Семенова Е. В., Шлыкова Д. С., Семенов А. М., Иванов М. Н., Шеляков О. В., Нетрусов А. И. Бактерии-эпифиты бурых водорослей в утилизации нефти в экосистемах северных морей // *Вестник Московского университета. Серия 16. Биология*. 2009. № 3. С. 18–22. [Semenova E. V., Shlykova D. S., Semenov A. M., Ivanov M. N., Shelyakov O. V., Netrusov A. I. Bacteria-epiphytes of brown macro alga in oil utilization in north sea ecosystems. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 2009, vol. 64, no. 3, pp. 107–110. (in Russ.)]

13. Степаньян О. В., Воскобойников Г. М. Влияние нефти и нефтепродуктов на морфофункциональные особенности морских макроводорослей // *Биология моря*. 2006. Т. 32, № 4. С. 241–248. [Stepanyan O. V., Voskoboinikov G. M. The effects of oil and oil products on the morphofunctional characteristics of marine macroalgae. *Biologiya morya*, 2006, vol. 32, no. 4, pp. 241–248. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2274.9607>
14. Atlas R. M. Microorganisms and petroleum pollutants. *BioScience*, 1978, vol. 28, iss. 6, pp. 387–391. <https://doi.org/10.2307/1307454>
15. Pilatti F., Ramlov F., Schmidt E., Kreuzsch M., Pereira D., Costa Ch., de Oliveira E., Bauer Cl., Rocha M., Bouzon Z., Maraschin M. *In vitro* exposure of *Ulva lactuca* Linnaeus (Chlorophyta) to gasoline – Biochemical and morphological alterations. *Chemosphere*, 2016, vol. 156, pp. 428–437. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.04.126>
16. Pugovkin D. V., Liaimer A., Jensen J. B. Epiphytic bacterial communities of the alga *Fucus vesiculosus* in oil-contaminated water areas of the Barents Sea. *Doklady Biological Science*, 2016, vol. 471, pp. 269–271. <https://doi.org/10.1134/S0012496616060053>
17. Ryzhik I., Pugovkin D., Makarov M., Roleda M. Y., Basova L., Voskoboinikov G. Tolerance of exposed to diesel water-accommodated fraction (WAF) and degradation of hydrocarbons by the associated bacteria. *Environmental Pollution*, 2019, vol. 254 (Pt. B), art. no. 113072. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.113072>
18. Wrabel M. L., Peckol P. Effects of bioremediation on toxicity and chemical composition of No. 2 fuel oil: Growth responses of the brown alga *Fucus vesiculosus*. *Marine Pollution Bulletin*, 2000, vol. 40, iss. 2, pp. 135–139. [http://dx.doi.org/10.1016/S0025-326X\(99\)00181-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0025-326X(99)00181-2)

## THE ROLE OF ALGAE MACROPHYTE IN BIOREMEDIATION OF PETROLEUM PRODUCTS OF THE KOLA BAY OF THE BARENTS SEA

G. M. Voskoboinikov<sup>1</sup>, S. V. Malavenda<sup>1</sup>, and L. O. Metelkova<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russian Federation

<sup>2</sup>Saint Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg,  
Russian Federation

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

The contribution of macroalgae to the removal process of diesel fuel from the Kola Bay of the Barents Sea was estimated. The calculations were based on the results of: 1) recent expeditionary observations of the reserves, spreading, and biomass of algae macrophyte of the phyla Chlorophyta and Rhodophyta, as well as the class Phaeophyceae of the phylum Ochrophyta, inhabiting three bay areas; 2) laboratory research of the ability of macroalgae *Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus*, *Saccharina latissima*, *Palmaria palmata*, and *Ulvaria obscura* to neutralize the toxic effect of diesel fuel. As shown, the total contribution of the algae studied into bioremediation of diesel fuel in the bay was of 312 kg·day<sup>-1</sup>. The differences in the absorption capacity of algae macrophyte were revealed. This process was most efficiently carried out by *S. latissima*; the minimum efficiency of participation in bioremediation was determined for *U. obscura*. It was concluded that the existing littoral and sublittoral thickets of marine macroalgae of the Kola Bay can be considered as the key element in the implementation of the preventive, daily cleaning of coastal water from the petroleum products. The inclusion in the calculations of data on the ability of other representatives of the bay phytobenthos to neutralize diesel fuel may increase the role of algae macrophyte in cleaning the coastal marine areas from the petroleum products. As concluded, the thickets of brown algae can be considered as the key component of repair and homeostasis in coastal ecosystems. The destruction of even a part of algae natural communities can change the ecosystem balance.

**Keywords:** macrophytes, ecosystem of the Kola Bay, sustainability, diesel fuel, bioremediation



УДК 598.23/.24(292.471)

**НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ**  
**О МАЛОМ ВЕРЕТЕННИКЕ *LIMOSA LAPPONICA* (LINNAEUS, 1758)**  
**И КРАСНОЗОБОЙ ГАГАРЕ *GAVIA STELLATA* (PONTORPIDAN, 1763)**  
**НА КРЫМСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ (ЧЁРНОЕ МОРЕ)**

© 2021 г. В. Е. Гирагосов<sup>1</sup>, М. М. Бескаравайный<sup>2</sup>, И. Е. Драпун<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского — природный заповедник РАН —  
филиал ФИЦ ИнБЮМ, Феодосия, Российская Федерация  
E-mail: [vitaly.giragosov@gmail.com](mailto:vitaly.giragosov@gmail.com)

Поступила в редакцию 26.12.2019; после доработки 13.03.2020;  
принята к публикации 01.09.2021; опубликована онлайн 20.09.2021.

Приведены новые данные о распространении малого веретенника *Limosa lapponica* (Linnaeus, 1758) и краснозобой гагары *Gavia stellata* (Pontorpidan, 1763) на Крымском полуострове. На фоне трансформации водных и береговых экосистем под воздействием природных и антропогенных факторов даже единичные находки представителей гидрофильной орнитофауны в нетипичных для них пространственно-временных условиях интересны для анализа формирующихся тенденций в фенологии миграций и численности как отдельных видов, так и таксономических и экологических групп птиц. Цель данного исследования — уточнить границы распространения и сроки пребывания на Крымском полуострове двух видов гидрофильных птиц: ооловодного вида — малого веретенника — и типичного водоплавающего вида — краснозобой гагары. Наблюдения за птицами проводили в ходе плановых учётов на Акмонайской перешейке (март 2012 г.) и в бухте Круглой (г. Севастополь) (июль 2019 г.). Малый веретенник встречается в Крыму в периоды весенней и осенней миграций. Впервые он обнаружен в северной части Крымского полуострова в 1972 г.; в дальнейшем численность его возрастала и область распространения расширялась. Последние находки особей этого вида в южных районах Крыма значительно расширили известные границы его распространения на полуострове в период миграций. Наблюдение малого веретенника на востоке Крыма 14.03.2012 уточнило дату начала его весеннего пролёта; наблюдение в Севастополе (западное предгорье) 27.07.2019 явилось первым в Горном Крыму. Краснозобая гагара у берегов Крыма — редкая зимующая и пролётная птица. Обнаружение особи краснозобой гагары в бухте Круглой 19.01.2020 стало третьей достоверной регистрацией этого вида на зимовке в Крыму и первой — в Севастопольском регионе. Наблюдение краснозобой гагары на значительном удалении от обычных для этого вида районов зимовки (у юго-западного побережья Чёрного моря) в совокупности с многочисленными фактами расширения гнездовых или зимних ареалов разных видов птиц в северном направлении является подтверждением происходящих климатических и экологических изменений. Отдельно следует заострить внимание на проблеме, которая связана с низкой экологической культурой использования и утилизации рыболовных снастей, оказывающих губительное воздействие на гидрофильных птиц. Необходима разработка мер, регламентирующих рыбную ловлю сетями и крючковой снастью в районах массовой зимовки и сезонных миграций птиц.

**Ключевые слова:** малый веретенник, краснозобая гагара, Крым, распространение, миграции, сроки пребывания

Коренные изменения гидрологического режима, связанные с функционированием Северо-Крымского канала с 1960-х гг. и его перекрытием в 2014 г., а также с изменением системы природопользования на значительной территории Крыма в последние десятилетия (Совга и др., 2018), существенно повлияли на условия обитания гидрофильных птиц. В связи с этим изучение динамики численности, границ распространения и особенностей экологии таких видов приобретает особую актуальность. Для выявления тенденций в изменении путей миграций и мест зимовки гидрофильных птиц на Крымском полуострове и в его прибрежной акватории представляют интерес находки даже единичных особей в нетипичных для видов районах.

Цель исследования — уточнить границы распространения и сроки пребывания на Крымском полуострове двух видов гидрофильных птиц: околотовного вида — малого веретенника *Limosa lapponica* (Linnaeus, 1758) — и типичного водоплавающего вида — краснозобой гагары *Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наблюдения за птицами проводили в ходе учётов на Акмонайском перешейке (март 2012 г.) и в бухте Круглой (июль 2019 г.), являющейся районом круглогодичных орнитологических исследований наряду с другими бухтами Гераклеийского полуострова (г. Севастополь). Наблюдения вели с помощью биноклей с 10-кратным увеличением, фотосъёмку — фотокамерами Canon PowerShot SX60 HS и Canon 400D.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Малый веретенник *Limosa lapponica* (Linnaeus, 1758).** Вид распространён на гнездовании в тундровой зоне Палеарктики; впервые в Крыму обнаружен на пролёте на севере полуострова, в окрестностях с. Портовое, в 1972 г. (Костин, 1983). В последующие годы имели место существенный рост его численности и расширение области распространения в миграционные периоды (Бюллетень РОМ, 2005 ; Черничко, 2010 ; Черничко и др., 2011).

Во время весеннего пролёта малый веретенник впервые встречен в Крыму 21.05.1974 (Костин, 1983). Известная до настоящего времени дата самого раннего наблюдения весной — 25.03.1999 (Черничко, 2010). Численность особей повышается в апреле и достигает максимума (до 1500 экз.) в мае. Основным местом миграционных скоплений является Восточный Сиваш (Черничко, 2010). Мы наблюдали одиночную птицу 14.03.2012 в центральной части Акмонайского перешейка — у южной окраины с. Владиславовка Кировского района. Птица держалась на степном участке недалеко от водоёма, в стае турухтанов *Philomachus pugnax* (Linnaeus, 1758) (рис. 1А). Данный пункт является самым южным в восточной части Крыма, но следует отметить, что подходящие для этого вида кормовые биотопы есть и южнее — в прибрежной зоне Акмонайского перешейка и Керченского полуострова (солёные озёра Аджиголь, Кучук-Аджиголь и Кояшское).

Самая ранняя дата встречи малого веретенника на осеннем пролёте — 27.07.1979 (Костин, 1983), самая поздняя — 06.11.1998 (Черничко, 2010). Пик численности приходится на август; основными районами концентрации птиц осенью являются Сиваш, побережье Каркинитского залива и солёные озера Керченского полуострова (Черничко, 2010). Нами осеннепролётная особь отмечена 27.07.2019 в вершинной части бухты Круглой (г. Севастополь) (рис. 1В). Птица кормилась на берегу и мелководье, подпуская наблюдателя на расстояние до 10–15 м. Это самый южный пункт регистрации данного вида на Крымском полуострове.



**Рис. 1.** Малый веретенник *Limosa lapponica*: А — степь у села Владиславовка, в группе турухтанов, 14.03.2012, фото М. М. Бескаравайного; В — г. Севастополь, бухта Круглая, 27.07.2019, фото В. Е. Гирагосова

**Fig. 1.** Bar-tailed godwit *Limosa lapponica*: А – steppe near the Vladislavovka village, in the flock of ruffs, 14 March, 2012, photo by M. Beskaravayny; В – Sevastopol, the Kruglaya Bay, 27 July, 2019, photo by V. Giragosov

**Краснозобая гагара *Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763).** У берегов Крыма — редкая, спорадически зимующая птица (Костин, 1983). Наиболее ранние наблюдения этого вида относятся к XIX в. (Никольский, 1891 ; Blakiston, 1857 ; Nordmann, 1840). Имеются также упоминания об обнаружении краснозобой гагары в Крыму [зимой, даты не указаны; статья опубликована в первой трети XX века (Pusanow, 1933)] и одной особи — в Степном Крыму [03.01.1907 (Костин, 1983)]. В последующие годы единичные особи гагары были отмечены: у Алушты — 09.04.1959 и 25.10.1961 (Костин, 1983); у Лебяжьих островов — 04.10.1964 и 16.11.1966 (Костин, 1983); в междуречье Качи и Бельбека, Севастопольский регион, период 1987–1994 гг. — в марте, год не указан (Клестов и Цвелых, 1999); в Феодосийском заливе — 26.01.2008 (Бескаравайный, 2008); у побережья Ялты — 08.05.2017 и 10.05.2017 (Кузиков, 2017).

Таким образом, большинство наблюдений краснозобой гагары приходится на весенний и осенний периоды года; зимние встречи единичны. В Севастопольском регионе достоверных регистраций этого вида на зимовке ранее не было; приводимые данные о добыче «в большом количестве» в XIX в. (Blakiston, 1857) относятся, вероятнее всего, к обычной на зимовке чернозобой гагаре *Gavia arctica* (Linnaeus, 1758). Нами особь краснозобой гагары обнаружена в вершинной части бухты Круглой 19.01.2020 (рис. 2).

Птица (общая длина — 59 см, длина крыла — 28,7, размах крыльев — 105, длина цевки — 7,6, длина клюва — 5,8 см; масса тела — 1,1 кг) запуталась клювом, крыльями и ногами в обрывках лесочной рыболовной сети, поэтому вела себя не типично: она вскоре выбралась на берег, не опасаясь присутствия людей. Освободить её от сети на месте не удалось, и это было сделано в домашних условиях. Очевидно, гагара была слишком ослабленной, поэтому попытка её передержки с целью обработки ран, нанесённых леской, на крыльях и последующего выпуска в природную среду оказалась неудачной; через несколько часов птица погибла.

Молодую весеннепролётную особь краснозобой гагары также наблюдали 13.05.2021 в вершинной части Камышовой бухты (г. Севастополь).



**Рис. 2.** Краснозобая гагара *Gavia stellata* в зимнем оперении, бухта Круглая, 19.01.2020, фото В. Е. Гирагосова

**Fig. 2.** Red-throated diver *Gavia stellata* in winter plumage, the Kruglaya Bay, 19 January, 2020, photo by V. Giragosov

**Закключение.** Наблюдения малого веретенника в южных районах Крыма, где он до настоящего времени не встречался (на Акмонайском перешейке и в бухте Круглой), значительно расширяют известные границы зоны распространения этого вида на полуострове и уточняют сроки начала весеннего пролёта. Январская встреча краснозобой гагары, ранее известной на Крымском полуострове лишь по нескольким наблюдениям, является третьей достоверной регистрацией этого вида на зимовке в Крыму и первой — в Севастопольском регионе.

На фоне трансформации водных и береговых экосистем под воздействием природных и антропогенных факторов даже единичные находки представителей гидрофильной орнитофауны в нетипичных для них пространственно-временных условиях интересны для анализа формирующихся тенденций в фенологии миграций и численности как отдельных видов, так и таксономических и экологических групп птиц.

Отдельно следует заострить внимание на проблеме, которая связана с низкой экологической культурой использования и утилизации рыболовных сетей, губительно воздействующих на гидрофильных птиц. Согласно нашим наблюдениям, значительное травмирующее (часто с летальным исходом) воздействие на птиц оказывает и рыболовная крючковая снасть. Необходима разработка мер, регламентирующих рыбную ловлю сетями и крючковой снастью в районах массовой зимовки и сезонных миграций птиц.

*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 КНС — ПЗ РАН — филиала ФИЦ ИнБЮМ по теме «Изучение особенностей структуры и динамики сухопутных экосистем в различных климатических зонах» (№ гос. регистрации 121032300023-7).*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бескаравайный М. М. *Птицы морских берегов Южного Крыма*. Симферополь : Н. Орианда, 2008. 160 с. [Beskaravaynyy M. M. *Ptitsy morskikh beregov Yuzhnogo Kryma*. Simferopol : N. Orianda, 2008, 160 p. (in Russ.)]
2. *Бюллетень РОМ: Итоги регионального орнитологического мониторинга. Август 2004 г. Азово-Черноморское побережье Украины* / ред. И. И. Черничко. Мелитополь : Бранта, 2005. Вып. 2. 28 с. [ROM Bulletin: Results of Regional Ornithological Monitoring. August 2004. Azov – Black Sea Coast of Ukraine / I. I. Chernichko (Ed.). Melitopol : Branta, 2005, iss. 2, 28 p. (in Russ.)]
3. Клестов Н. Л., Цвельх А. Н. Сезонная динамика орнитофауны междуречья Бельбека и Качи // *Проблемы изучения фауны Юга Украины*. Одесса : Астропринт ; Мелитополь : Бранта, 1999. С. 65–79. [Klestov N. L., Tsvelykh A. N. Seasonal dynamic of ornithofauna of the territory between the Bel'bek and Kacha Rivers. In: *Problemy izucheniya fauny Yuga Ukrainy*. Odessa : Astroprint ; Melitopol : Branta, 1999, pp. 65–79. (in Russ.)]
4. Костин Ю. В. *Птицы Крыма*. Москва : Наука, 1983. 240 с. [Kostin Yu. V. *Ptitsy Kryma*. Moscow : Nauka, 1983, 240 p. (in Russ.)]
5. Кузиков И. В. Заметки о некоторых видах птиц, встреченных в окрестностях Ялты в мае 2017 года // *Русский орнитологический журнал*. 2017. Т. 26, вып. 1472. С. 2953–2958. [Kuzikov I. V. Zametki o nekotorykh vidakh ptits, vstrechennykh v okrestnostyakh Yalty v mae 2017 goda. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2017, vol. 26, iss. 1472, pp. 2953–2958. (in Russ.)]
6. Никольский А. М. Позвоночные животные Крыма // *Записки Императорской академии наук*. Санкт-Петербург : Типография Имп. академии наук, 1891. 484 с. (Приложение к 68 т. Записок Имп. академии наук ; № 4). [Nikol'skii A. M. Pozvonochnye zhiivotnye Kryma. *Zapiski Imperatorskoi akademii nauk*. Saint Petersburg : Tipografiya Imp. akademii nauk, 1891, 484 p. (Prilozhenie k 68 t. Zapisok Imp. akademii nauk ; no. 4). (in Russ.)]
7. Совга Е. Е., Ерёмкина Е. С., Хмара Т. В. Водный баланс залива Сиваш в условиях изменчивости природно-климатических и антропогенных факторов // *Морской гидрофизический журнал*. 2018. Т. 34, № 1. С. 71–81. [Sovga E. E., Eremina E. S., Khmara T. V. Water balance in the Sivash Bay as a result of variability of the natural-climatic and anthropogenic factors. *Morskoy gidrofizicheskij zhurnal*, 2018, vol. 34, iss. 1, pp. 71–81. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2018-1-71-81>
8. Черничко И. И. Видовой состав и миграции куликов на Азово-Черноморском побережье Украины // *Збірник праць Зоологічного музею*. 2010. Вып. 41. С. 154–209. [Chernichko I. I. Waders species and migration at the Azov and Black Sea coasts of Ukraine. *Zbirnyk prats Zoolohichnoho muzeiu*, 2010, iss. 41, pp. 154–209. (in Russ.)]
9. Черничко Р. Н., Андриющенко Ю. А., Дядичева Е. А., Попенко В. М., Черничко И. И., Костюшин В. А., Бронсков А. И., Горлов П. И., Дзюбенко Н. В., Зимнухов Р. А., Кучеренко В. А., Листопадский М. А., Москаленко Ю. А., Панченко П. С., Радьков Д. В., Сиохин В. Д., Яковлев М. В. Размещение и численность куликов на Сиваше в августе 2010 г. // *Информационные материалы рабочей группы по куликам*. Москва, 2011. № 24. С. 54–58. [Chernichko R. N., Andryushchenko Yu. A., Dyadicheva E. A., Popenko V. M., Chernichko I. I., Kostyushin V. A., Bronskov A. I., Gorlov P. I., Dzyubenko N. V., Zimnukhov R. A., Kucherenko V. A., Listopadskii M. A., Moskalenko Yu. A., Panchenko P. S., Rad'kov D. V., Siokhin V. D., Yakovlev M. V. Distribution and abundance of waders on Syvash in August 2010. In: *Informatsionnye materialy rabochei gruppy po kulikam*. Moscow, 2011, iss. 24, pp. 54–58. (in Russ.)]
10. Blakiston T. Birds of the Crimea. *Zoologist*, 1857, vol. 15, pp. 5672–5680.
11. Nordmann A. Observations sur la Fauna Pontique. In: *Voyage dans la Russie méridionale et la Crimée, par la Hongrie, la Valachie et la Moldavie / exécuté en 1837, sous la direction de M. Anatole de Démidoff, par MM. de Sainson, Le Play, Huot, Léveillé, Raffet, Rousseau, de Nordmann et Du Ponteau*. Paris : Ernest Bourdin et comp., éditeurs, 1840, vol. 3, pp. 1–766.
12. Pusanow I. Versuch einer Revision der taurischen Ornithologie. *Bulletin de la Société des naturalistes de Moscou. Section biologique*, 1933, t. 42, livr. 1, pp. 3–41.

**NEW INFORMATION  
ON THE BAR-TAILED GODWIT *LIMOSA LAPPONICA* (LINNAEUS, 1758)  
AND RED-THROATED DIVER *GAVIA STELLATA* (PONTOPPIDAN, 1763)  
ON THE CRIMEAN PENINSULA (THE BLACK SEA)**

**V. E. Giragosov<sup>1</sup>, M. M. Beskaravayny<sup>2</sup>, and I. E. Drapun<sup>1</sup>**

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

<sup>2</sup>T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of RAS – Branch of IBSS, Feodosiya, Russian Federation

E-mail: [vitaly.giragosov@gmail.com](mailto:vitaly.giragosov@gmail.com)

New data on the distribution of the bar-tailed godwit *Limosa lapponica* (Linnaeus, 1758) and red-throated diver *Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763) on the Crimean Peninsula are presented. Against the backdrop of aquatic and coastal ecosystems' transformation under natural and anthropogenic impact, even single finds of hydrophilic avifauna representatives in atypical spatiotemporal conditions are of interest for the analysis of emerging trends in migration phenology and abundance of both separate species and taxonomic and ecological groups of birds. The aim of the study was to clarify the distribution boundaries and terms of stay on the Crimean Peninsula of two hydrophilic bird species: semiaquatic species, bar-tailed godwit, and true water bird, red-throated diver. Bird observations were carried out during scheduled accountings on the Isthmus of Ak-Monay (March 2012) and in the Kruglaya Bay (Sevastopol) (July 2019). The bar-tailed godwit is registered in Crimea during spring and autumn migration periods. For the first time, it was found in the north of the Crimean Peninsula in 1972; later, there were an increase in its abundance and expansion of a distribution area. Recent records of this species in southern Crimea significantly expanded the known boundaries of its distribution on the peninsula during the migration period. The observation of the bar-tailed godwit in eastern Crimea on 14 March, 2012, specified the date its spring migration begins; the observation in Sevastopol (western foothill) on 27 July, 2019, was the first one in Mountain Crimea. Off the Crimean coast, the red-throated diver is a rare overwintering and migratory bird. The find of the red-throated diver individual in the Kruglaya Bay on 19 January, 2020, was the third reliable record of this species overwintering in Crimea and the first one in Sevastopol area. The registration of the red-throated diver at a considerable distance from its usual overwintering areas (off the southwestern coast of the Black Sea), along with numerous facts of the expansion of nesting or winter ranges of different bird species northward, confirms the ongoing climatic and ecological changes. Particular attention should be focused on the problem, associated with low ecological culture of the use and disposal of fishing tackles, which have a detrimental effect on hydrophilic birds. Measures have to be developed to regulate fishing with nets, hooks, and line tackles in the areas of bird mass overwintering and seasonal migrations.

**Keywords:** bar-tailed godwit, red-throated diver, Crimea, distribution, migrations, terms of stay



УДК 606/608

**КРАТКИЙ ОБЗОР  
ИЗУЧЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИ МОДИФИЦИРОВАННЫХ ОРГАНИЗМОВ  
И ОЦЕНКА ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ РИСКОВ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ  
ДЛЯ ПРИРОДНЫХ ВИДОВ**

© 2021 г. Ю. Ф. Картавец

Национальный научный центр морской биологии имени А. В. Жирмунского ДВО РАН,  
Владивосток, Российская Федерация  
E-mail: [yuri.kartavtsev48@hotmail.com](mailto:yuri.kartavtsev48@hotmail.com)

Поступила в редакцию 09.03.2021; после доработки 21.04.2021;  
принята к публикации 01.09.2021; опубликована онлайн 20.09.2021.

Представлены краткие сведения о генетически модифицированных организмах (ГМО), методах их создания, областях использования, потенциальных рисках применения, а также необходимости и сферах контроля их использования, в том числе применительно к водным организмам. Приведённые материалы позволяют заключить, что экспертное сообщество в настоящее время не имеет точного ответа на вопрос о масштабах использования ГМО в стране, а также о степени генетической безопасности их применения в некоторых сферах производства, особенно в замкнутых системах воспроизводства растений, животных и других объектов в Российской Федерации и за рубежом. Использование молекулярных маркеров генов и новая нормативная база позволят осуществить более точный мониторинг применения ГМО в сельском хозяйстве и других отраслях промышленности в РФ, ответить на запросы Правительства России и общества, а также на ряд других важных вызовов относительно генетической безопасности.

**Ключевые слова:** генетически модифицированный организм, ГМО, создание, применение, потенциальные риски, аквакультура, сельское хозяйство

*Генетически модифицированный организм* — организм, генотип которого был искусственно изменён при помощи методов геной инженерии ([Генетически модифицированный организм, 2021](#)). Далее по тексту статьи сокращение «ГМО» употребляется в определённом выше значении. Иногда используются также сочетание «ГМ-организм» и аббревиатура «ГМО» как «генно-модифицированный объект» ([Ганжа и др., 2011](#)).

Данный краткий обзор даёт только общие представления о ГМО и о некоторых недавних наработках в этой сфере. Более детальную информацию можно найти в цитируемых источниках. Сейчас ГМО имеются практически во всех пищевых продуктах, предлагаемых в магазинах ([Захарова и др., 2015](#)). Способы получения ГМО разнообразны и базируются на методах трансфекции и трансдукции, которые добавляют к нормальному геному организмов набор фрагментов ДНК других организмов, модифицирующий его генотип и фенотип (свойства) в нужном направлении, конструируя новый трансгенный организм. ГМО получает новые генетические компоненты посредством специальных молекулярных конструкций — векторов. При трансфекции в качестве вектора для переноса новых генов (гена), которые специально адаптируются для переноса, используется бактериальная плаزمиды. При трансдукции в качестве вектора

обычно выступают модифицированные ретровирусы или их специальные части, способные ферментативно встраиваться в ДНК выбранного организма. Недостаток обоих процессов — случайное место встраивания в чужую ДНК. Последствием этого является утрата функциональности самих внедрённых генов или активация/деактивация соседних генов клеток организма-хозяина, чреватая вредными эффектами, включая их злокачественное перерождение. В последние годы методика переноса генетического материала получила значительное усовершенствование, что позволяет более точно внедрять векторы посредством технологии редактирования генома CRISPR/Cas (Mojica et al., 2005).

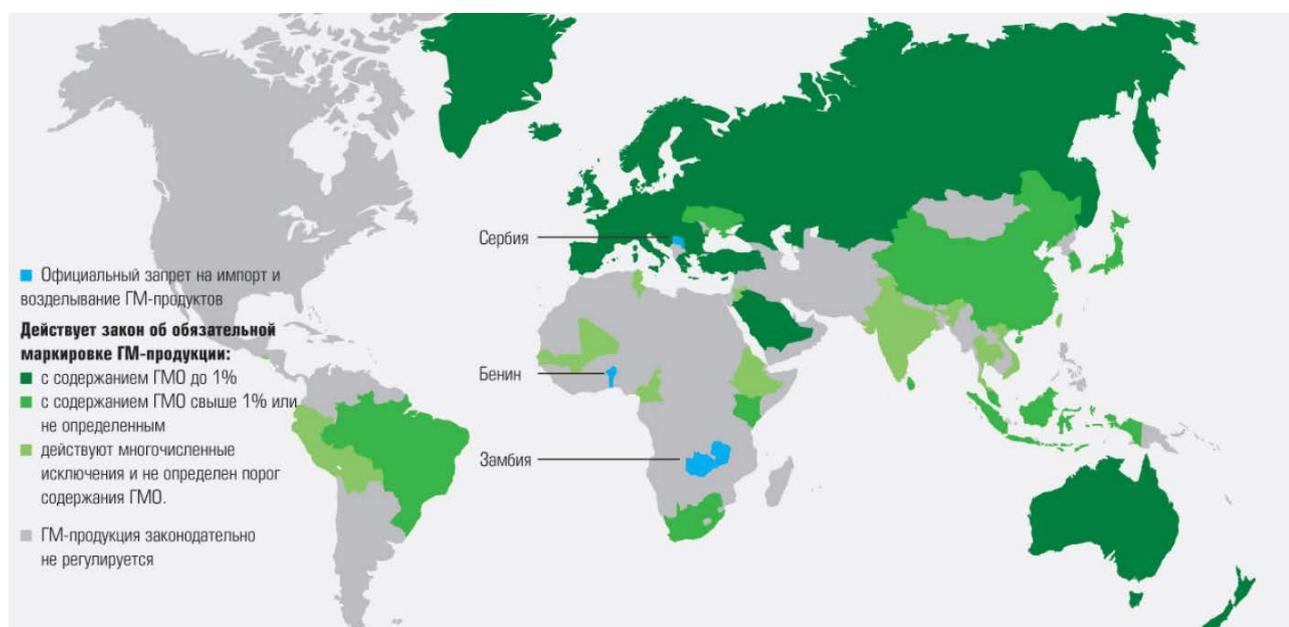
ГМ-организмы могут быть более эффективны и безопасны при выращивании, разведении и культивировании в замкнутых системах, а также применимы для использования в пищевых и медицинских целях при надлежащем контроле. Генетические изменения осуществляются, как правило, в согласии с изложенными выше подходами в хозяйственных целях, но могут быть обусловлены и исключительно научными задачами. В данном сообщении рассмотрен только круг вопросов, касающихся применения ГМО в хозяйственной деятельности человека. В сельском хозяйстве и пищевой промышленности под ГМО подразумеваются лишь организмы, модифицированные внесением в их геном одного или нескольких трансгенов (Кузнецов, 2005). Это же относится и к другим организмам, например к водным, разводимым в замкнутых и полужамкнутых системах, то есть применимо и к хозяйствам аквакультуры при полном или частичном контроле воспроизводства со стороны человека.

В основном озабоченность применением ГМО затрагивает сферы их правовой, экологической, агротехнической и пищевой безопасности (Ганжа и Банникова, 2010 ; Ганжа и др., 2011 ; Кузнецов, 2005 ; Чуйко, 2011), а также гарантий защищённости генома человека при молекулярной терапии с применением технологии CRISPR/Cas (см. <https://ru.wikipedia.org/wiki/CRISPR>), которая уже входит в медицинскую практику в ряде стран.

Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН (Food and Agriculture Organization, FAO) рассматривает использование методов генетической инженерии для создания трансгенных сортов растений либо других организмов как неотъемлемую часть сельскохозяйственной биотехнологии. Перенос генов, отвечающих за полезные признаки, является естественным следствием развития работ по селекции животных и растений. Новые методики расширили возможности селекционеров в части управляемости процесса создания новых сортов и увеличения его эффективности, в частности для передачи полезных признаков между нескрещиваемыми видами (Журавлева, 2016 ; FAO, 2004). В современной аграрной практике есть множество примеров успешного применения трансгенных растений, значительно повышающих урожайность. В начале 1980-х гг. в США были получены первые линии ГМО, предназначенные для коммерческого использования. Правительственными организациями — Национальными институтами здравоохранения США (National Institutes of Health, NIH) и Управлением по санитарному надзору за качеством пищевых продуктов и медикаментов (Food and Drug Administration, FDA) — была проведена всесторонняя проверка этих линий. организмов получили допуск на рынок после оценки доказательств безопасности их применения.

В ряде стран, в том числе в России, создание, производство и применение продукции с использованием ГМО подлежит государственному регулированию. Для этого правительством и другими органами принято более 150 нормативно-законодательных актов (Вершкова и др., 2008). В РФ исследовано и одобрено к применению несколько видов трансгенных объектов. Наиболее известные из них: соя — линия 40-3-2, линия A 2704-12, линия A 5547-127; картофель — сорт Russet Burbank Newleaf, сорт Superior Newleaf, «Елизавета 2904/1 kgs», «Луговской 1210 amk»; кукуруза — линия GA 21, линия T-25, линия NK-603, линия MON 863, линия MON 88017, линия MIR 604, линия Bt 11; рис — линия LL 62; сахарная свёкла — линия H7-1 (Genetically Engineered Mice, 2012 ; Lidder & Sonnino, 2011).

По данным Международной службы наблюдения за применением агробiotехнологий (International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications, ISAAA), к 2004 г. сельскохозяйственные культуры с биотехнологическими изменениями производились в 14 государствах, а к 2009 г. — в 25 (James, 2009). По объёмам производства ГМО в растениеводстве лидируют США, Бразилия, Аргентина, Индия, Канада и Китай. Между тем многие страны, такие как Австрия, Франция, Люксембург, Греция, Швейцария и Новая Зеландия, запретили выращивание ГМ-растений. Использование ГМО в настоящее время ограничено лишь в небольшом числе государств (рис. 1). Распространение ГМО растительного происхождения для 25 стран со спецификацией объектов разведения представлено в обзоре (Ганжа и др., 2011). Важно отметить, что внедрение ГМО в выращивание растений с высокой вероятностью означает их включение в рацион человека либо прямо, либо через пищевые цепи при использовании в виде кормов и кормовых добавок в животноводстве. При этом контроль за их влиянием на потребителя незначителен или отсутствует.



**Рис. 1.** Распространённость ГМО в мире. Цветами показаны области континентов с ограничениями по распространению; оттенками серого обозначены зоны, где использование ГМО не регулируется на законодательном уровне (источник: <https://www.9111.ru>)

**Fig. 1.** Prevalence of GMOs in the world. The colors indicate areas of continents with distribution restrictions; the shades of gray indicate areas where GMOs usage is not regulated by law (source: <https://www.9111.ru>)

В России с 01.01.2011 рыбная и другая продукция, произведённая из выловленных биоресурсов, в том числе полученная при выращивании и подращивании рыб и других объектов аквакультуры и марикультуры, приравнивается к сельскохозяйственной. По Постановлению Правительства РФ от 30.11.2010 № 953, соответствующие изменения внесены в существующую норму «Об отнесении видов продукции к сельскохозяйственной продукции и к продукции первичной переработки, произведённой из сельскохозяйственного сырья собственного производства».

В рыбном хозяйстве ГМО апробируют как на модельных организмах, так и на объектах товарного выращивания (Исаева и Морозов-Леонов, 2005 ; Микодина, 2008). Так, описаны ГМО сёмги *Salmo salar*, кижуча *Oncorhynchus kisutch*, чавычи *O. tshawytscha*, лосося Кларка *O. clarkii clarkii*, тилапии нильской *Oreochromis niloticus*, тилапии мозамбикской

*O. mossambicus*, медаки *Oryzias latipes*, карпа *Cyprinus carpio*, канального сомика *Ictalurus punctatus*, африканского сома *Clarias gariepinus*, мешкожаберного сома *Heteropneustes fossilis*, карасей *Carassius auratus grandoculis* и *C. carassius*, светлопёрого судака *Sander vitreus*, обыкновенной щуки *Esox lucius*, амурского сома *Parasilurus asotus*, вьюнов *Misgurnus fossilis* и *M. anguillicaudatus*, дорады *Sparus aurata*, красного пагра *Pagrus major*, леща чёрного *Megalobrama amblycephala* и даanio *Brachydanio rerio* (Ганжа и др., 2011). В РФ исследования по ГМО в аквакультуре выполняют, изучая представителей наиболее разводимых видов — радужной форели, тилапии, карпа и др. (Ганжа и др., 2011).

Между тем имеются противоречивые позиции относительно применимости геномных технологий, включая широкое использование ГМО, заслуживающие серьёзного внимания экспертного сообщества, профильных ведомств и государственных органов. Сторонники использования ГМО-технологий доказывают, что только они при нынешней численности населения могут избавить мир от угрозы голода. Противники этого подхода считают, что при современном уровне агротехники и механизации сельскохозяйственного производства уже существующие, полученные классическим путём сорта растений и породы животных способны обеспечить население планеты высококачественным продовольствием (Обзор первого дня конференции, 2019 ; Обзор докладов за 23 июня, 2019) (Материалы конгресса Вавиловского общества генетиков и селекционеров).

В 2019 г. на Международном генетическом конгрессе (VII Съезд ВОГиС) был рассмотрен комплекс этических, социальных, юридических и научных норм при применении генетических технологий, включая создание ГМО и контроль за их использованием (Обзор докладов за 20 июня, 2019). Несмотря на множество документов, как уже упомянутых, так и новых (Агапов и Ганюхина, 2016 ; Ганжа и Банникова, 2010 ; Чуйко, 2011), единый свод законодательных актов по данной проблематике в РФ не принят. В этой связи крайне своевременным является запрос Правительства России от 17.03.2020 № МН-7/435-АМ по теме «Совершенствование механизма контроля за выпуском в окружающую среду генно-инженерно-модифицированных организмов и продукции, полученной с применением таких организмов или полученной из таких организмов, а также мониторинга их воздействия на человека и окружающую среду с использованием современных технологий». Литература по данным вопросам частично аннотирована и включает 42 статьи только по разделу «Методы определения ГМО и контроль качества биопродуктов» (Генетически модифицированные организмы, 2017). В следующем разделе автор предлагает свое видение вопросов для их рассмотрения экспертным сообществом, а также в ведомствах и других государственных органах.

**Идентификация ГМО, мониторинг биоразнообразия и молекулярные маркеры. Проблемы генетической безопасности.** Идентификация ГМО является важнейшей составляющей контроля распространённости их практического применения. Однако в число важнейших задач биологии входит не только мониторинг ГМО и безопасности применения генетических технологий, но и изучение экологических аспектов при их контакте с природными сообществами, как это возможно при полужамкнутых системах воспроизводства. В этой связи наиболее пристального внимания заслуживают не полноциклические аграрные и другие хозяйства, в которых воспроизводство организмов находится под полным управлением человека, а полужамкнутые системы разведения (как, например, ранчирование, применяемое на большинстве лососевых рыбободных заводов), с неполным контролем жизненного цикла со стороны персонала. При этом векторы ГМ-организмов способны попадать за счёт горизонтального переноса в естественную среду, где могут передавать видам нежелательные и даже вредные в природе свойства трансгенных организмов, такие как нестабильность локализации в геноме и провоцирование при транслокациях альтераций клеточных функций с непредсказуемыми последствиями. Важнейшей задачей является мониторинг всего биологического разнообразия и принятие мер по его сохранению для поддержания комфортной среды обитания нынешних и будущих поколений граждан РФ.

Проблемы ускоренной технологизации общества и глобализации торговли продуктами питания обуславливают также необходимость контроля качества пищевых продуктов, источников лекарственных средств и их состава. Всё это невозможно без отлаженной системы идентификации организмов на основе биологических молекулярных маркеров.

Истоки приложения изменчивости биологических макромолекул, например в биологии, имеют давние корни. В целом биологические молекулярные маркеры нашли применение в многочисленных сферах с учётом потребностей современного общества. Обозначим, что такое биологический молекулярный маркер. *Биологический молекулярный маркер* (далее — ММ) — это любая макромолекула живого организма, способная быть идентификатором определённой функции, результатом биохимического, популяционного или эволюционного процесса (Картавец и Редин, 2019). Изучение и использование ММ уже стало новой ветвью биомедицинской науки, о чём свидетельствует наличие специальных журналов (Biomarkers, Current Biomarker Findings, Biomarker Insights, Barcode Bulletin и др.). Молекулярные маркеры используют в биологии и медицине во многих областях.

Можно выделить три наиболее значимые области:

1. **ДНК-штрихкодирование (DNA barcoding)**. Молекулярные маркеры нашли применение в глобальной программе переописания биологического разнообразия на современной молекулярной и биоинформационной основе iBOL (см. <https://ibol.org/>). В качестве стандартного маркера, или ДНК-штрихкода, для большинства беспозвоночных и позвоночных животных используют последовательность нуклеотидов гена *Co-1*, кодирующего субъединицу I цитохромоксидазы с митохондриальной ДНК (мтДНК). Для простоты работы в качестве штрихкода используют первую половину гена длиной порядка 650 пар нуклеотидов (пн). Для растений больше подходят другие ММ, или штрихкоды, такие как *matK* (матураза), *rbcL* (большая субъединица фермента рибулозобисфосфаткарбоксилаза) и участки внутренних транскрибируемых спейсеров рРНК, ITS1, ITS2 и др. (Жохова и др., 2018 ; Шнеер и Родионов, 2018). Основой успешной идентификации на этом уровне является низкая внутривидовая изменчивость (слабые различия последовательностей нуклеотидов между особями одного вида), но на порядок бóльшая межвидовая дивергенция образцов (между особями разных видов) — в среднем примерно 0,5–1,0 % и 10 % дивергенции для животных соответственно (Kartavtsev, 2011).

Одно из прикладных применений ММ — идентификация гибридов и инвазивных видов. В связи с глобализацией и интенсификацией международной торговли продуктами питания огромное значение приобретает идентификация образцов при экспортно-импортных операциях. Фальсификация брендов, например товарных марок, под которыми продают филе рыбы, икру и другие продукты, может быть точно установлена по ММ, что помогает государственным и частным предприятиям избежать значительных экономических и репутационных потерь (Nedunoori et al., 2017).

2. **Молекулярные маркеры для идентификации стад, линий и пород животных.** Для этого уровня *Co-1* и другие молекулярные маркеры мтДНК не вполне подходят, поскольку они относительно мало изменчивы внутри вида (хотя имеются исключения). Обычно более консервативные у животных молекулярные маркеры ядерной ДНК (ядДНК) ещё менее применимы на этом уровне. Наибольшую результативность для выявления различий между популяциями, породами, линиями животных и для их паспортизации у высших организмов проявляют локусы микросателлитных ДНК и однонуклеотидные полиморфизмы.

3. **Молекулярные маркеры в сфере медицины** приобрели наибольшее значение, особенно при диагностике заболеваний (в частности, рака молочной железы, предстательной железы, толстой кишки и др.). Используются они и в криминалистике — с целью исключения из подозреваемых тех или иных индивидуумов. В сферу применения ММ входит также мониторинг генетической безопасности для оценки рисков использования рекомбинантных ДНК

и генетически модифицированных продуктов/объектов в пищевой и медицинской промышленности. По биомедицинской проблематике ДНК-штрихкодирования написан специальный обзор (Жохова и др., 2018).

Вышеперечисленные направления работ, кроме очевидного прикладного значения в медицине и при описании биоразнообразия, имеют важное значение для парадигм общей биологии, эволюционной генетики, а также для научной составляющей программы iBOL, хорошо работая при идентификации видов путём ДНК-штрихкодирования. В базе данных iBOL на 07.08.2020 аккумулированы следующие результаты исследования: образцов живых организмов — 11 429 832; образцов со штрихкодами — 8 466 913; идентифицированных по штрихкодам видов — 314 777 ([The Barcode of Life Data System, 2021](#), см. Taxonomy Browser). Все эти данные сопровождаются унифицированной документацией по стандартам iBOL и доступны любому пользователю через Интернет. В централизованной базе данных BOLD отражён вклад РФ и RUS-BOL ([Штрихкодирование живых организмов на основе ДНК, 2021](#)) в исследования по ДНК-штрихкодированию — 42 174 опубликованных в базе записи, образующие 7972 кластера штрихкодов, которые представлены 263 организациями (лабораториями и творческими группами). Сделанные в BOLD записи относятся к 27 320 видовым именам, в целом они представляют 6099 видов. РФ по активности находится в середине списка участников программы, на уровне таких стран, как Бразилия и Франция.

Таким образом, по существу упомянутого выше запроса Правительства РФ можно констатировать, что **экспертное сообщество в настоящее время не имеет точного ответа на вопрос о масштабах использования ГМО в стране и о степени генетической безопасности их применения в некоторых сферах производства и особенно в полузамкнутых системах воспроизводства растений, животных и других объектов в РФ**, а также за рубежом. Использование ММ и новая нормативная база позволят осуществить более точный мониторинг применения ГМО в сельском хозяйстве и других отраслях промышленности в РФ и ответить на поставленные правительством вопросы, а также на ряд других важных запросов общества относительно генетической безопасности.

#### **Перечень мер генетической безопасности:**

- Генетическая безопасность продуктов питания. Проведение НИР и НИОКР для разработки методических рекомендаций по контролю экспортно-импортных продовольственных потоков. Разработка специализированных ММ для осуществления контроля за генетической и экологической безопасностью применения ГМ-организмов. Разработка рекомендаций по контролю за использованием ГМО-продуктов как объектов питания, пищевых добавок и лекарственных средств.
- Мониторинг инвазий и гибридизации. Эколого-генетический мониторинг.
- Мониторинг генофондов основных сельскохозяйственных культур, хозяйственно важных животных и рыб. Мониторинг сортового (породного) разнообразия на основе ММ.
- Мониторинг генофондов популяций человека на основе ММ и омикс-технологий, включая использование новейшей приборной базы для полногеномного секвенирования, редактирования геномов, транскриптомного, протеомного и других видов анализа для поддержания здоровья нации.
- Финансирование в объёме 150 млн рублей в год на 5 лет целевой федеральной программы по изучению и поддержанию биоразнообразия по тематике «ДНК-штрихкодирование как основа программы молекулярно-генетического и биоинформационного описания биологического разнообразия живых организмов России. Генетическая паспортизация особо ценных популяций и видов на основе новых методов описания биологического разнообразия: биобанкинг, средовые ДНК, транскриптомный анализ и другие подходы».

- Пролонгирование финансирования соответствующих тематик РФ и РФФИ по оценке биоразнообразия живых организмов и по проработке конкретных НИР и НИОКР.
- Организация системы мониторинга Роспотребнадзором — ГМО-продуктов как объектов питания, пищевых добавок и лекарственных средств, а также производителей пищевых продуктов и торговых сетей РФ — на основе молекулярных маркеров.

*Работа выполнена как часть плановой темы ННЦМБ «Биоразнообразие Мирового океана: таксономия, штрихкодирование, филогенетика, репродуктивная и эволюционная биология, биогеография» (FWFE-2021-0003; 1021051202207-7).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Агапов Д. А., Ганюхина О. Ю. О некоторых аспектах современного правового регулирования генетически модифицированных организмов в России // *Вестник Саратовской государственной юридической академии*. 2016. № 5 (112). С. 197–200. [Agapov D. A., Ganyuhina G. Yu. Some aspects of the modern legal regulation of genetically modified organisms of Russia. *Vestnik Saratovskoi gosudarstvennoi yuridicheskoi akademii*, 2016, no. 5 (112), pp. 197–200. (in Russ.)]
2. Вершкова Т. И., Просяникова М. Н., Мазур М. Е. Оценка пищевой продукции, полученной с использованием ГМО, на территории Приморского края // *Здоровье населения и среда обитания*. 2008. № 9 (186). С. 33–35. [Verzhkova T. I., Prosyannikova M. N., Mazur M. E. Otsenka pishchevoi produktsii, poluchennoi s ispol'zovaniem GMO, na territorii Primorskogo kraia. *Zdorov'e naseleniya i sreda obitaniya*, 2008, no. 9 (186), pp. 33–35. (in Russ.)]
3. Ганжа Е. В., Банникова М. А. Генетически модифицированные организмы (ГМО): новый глобальный вызов для аквакультуры // *Труды ВНИРО*. 2010. Т. 148. С. 86–104. [Ganzha E. V., Bannikova M. A. Genetically modified organisms (GMO): The new global challenge for aquaculture. *Trudy VNIRO*, 2010, vol. 148, pp. 86–104. (in Russ.)]
4. Ганжа Е. В., Банникова М. А., Федорова Л. М., Микодина Е. В. Аквакультура и трансгенные технологии: области применения и проблемы безопасности (обзор) // *Сельскохозяйственная биология*. 2011. № 4. С. 16–29. [Ganzha E. V., Bannikova M. A., Fedorova L. M., Mikodina E. V. Aquaculture and transgenic technologies: Range of application and safety (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya*, 2011, no. 4, pp. 16–29. (in Russ.)]
5. *Генетически модифицированные организмы: создание, оценка безопасности и контроль* : библиографический указатель литературы для студентов и преподавателей РГАУ-МСХА имени К. А. Тимирязева / сост.: Н. В. Кузнецова, А. Г. Цырульник ; отв. исполн. Р. М. Лизакова. Москва : Российский государственный аграрный университет МСХА имени К. А. Тимирязева, 2017. 14 с. [*Geneticheski modifitsirovannye organizmy: sozдание, otsenka bezopasnosti i kontrol'* : bibliograficheskii ukazatel' literatury dlya studentov i преподавателей RGAU-MSKhA imeni K. M. Timiryazeva / N. V. Kuznetsova, A. G. Tsirulnik (Contrs) ; R. M. Lizakova (Exec.). Moscow : Rossiiskii gosudarstvennyi agrarnyi universitet MSKhA imeni K. M. Timiryazeva, 2017, 14 p. (in Russ.)]
6. *Генетически модифицированный организм*. [Geneticheski modifitsirovannyi organizm. (in Russ.)]. URL: <https://dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/178325> [accessed: 14.02.2021].
7. Жохова Е. В., Родионов А. В., Повыдыш М. Н., Гончаров М. Ю., Протасова Я. А., Яковлев Г. П. Современное состояние и перспективы использования ДНК-штрихкодирования и ДНК-фингерпринтинга для анализа качества лекарственного растительного сырья и лекарственных растительных препаратов // *Успехи современной биологии*. 2018. Т. 139, № 1. С. 25–40. [Zhokhova E. V., Rodionov A. V., Povydysh M. N., Goncharov M. Yu., Protasova Ya. A., Yakovlev G. P. Current state and prospects of using DNA-barcoding and DNA-fingerprinting for analysis of plant raw material and drugs of plant origin. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2018, vol. 139, no. 1, pp. 25–40. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0042132419010095>
8. Журавлева Г. А. *Генная инженерия в биотехнологии* : учебник / под ред. С. Г. Инге-Вечтомова.

- Санкт-Петербург : Эко-Вектор, 2016. 328 с. [Zhuravleva G. A. *Gennaya inzheneriya v biotekhnologii* : uchebnik / S. G. Inge-Vechtomov (Ed.). Saint Petersburg : Eko-Vektor, 2016, 328 p. (in Russ.)]
9. Захарова А. В., Козлова Л. Г., Корчашкина С. Р. Генетически модифицированные организмы и их влияние на организм человека // *Экономика и управление: новые вызовы и перспективы* : сборник статей IX международной научно-практической конференции / Поволжский гос. ун-т сервиса. Тольятти : ПВГУС, 2015. С. 87–90. [Zakharova A. V., Kozlova L. G., Korchashkina S. R. Geneticheski modifitsirovannye organizmy i ikh vliyanie na organizm cheloveka. In: *Ekonomika i upravlenie: novye vyzovy i perspektivy* : sbornik statei IX mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii / Povolzhskii gos. un-t servisa. Tolyatti : PVGUS, 2015, pp. 87–90. (in Russ.)]
10. Информационный центр VII Съезда Вавиловского общества генетиков и селекционеров. Конференция: «Хлеба будущего: геномика, генетика, селекция» : [обзор первого дня конференции, 20 июня 2019 г.]. [*Informatsionnyi tsentr VII S"ezda Vavilovskogo obshchestva genetikov i selektsionerov. Konferentsiya "Khleva budushchego: genomika, genetika, selektsiya"* : [obzor pervogo dnya konferentsii, 20 iyunya 2019 g.] (in Russ.). [https://events.spbu.ru/eventsContent/events/2018/vogis/news\\_21.pdf](https://events.spbu.ru/eventsContent/events/2018/vogis/news_21.pdf) [accessed: 14.02.2021].
11. Информационный центр VII Съезда Вавиловского общества генетиков и селекционеров. Круглый стол: «Этические, правовые и социальные аспекты генетических и геномных исследований» : [обзор докладов за 20 июня 2019 г.]. [*Informatsionnyi tsentr VII S"ezda Vavilovskogo obshchestva genetikov i selektsionerov. Kruglyi stol: "Eticheskie, pravovye i sotsial'nye aspekty geneticheskikh i genomnykh issledovaniy"* : [obzor dokladov za 20 iyunya 2019 g.] (in Russ.). [https://events.spbu.ru/eventsContent/events/2018/vogis/news\\_20.pdf](https://events.spbu.ru/eventsContent/events/2018/vogis/news_20.pdf) [accessed: 14.02.2021].
12. Информационный центр VII Съезда Вавиловского общества генетиков и селекционеров. Симпозиум: «Селекция и биотехнология животных» : [обзор докладов за 23 июня 2019 г.]. [*Informatsionnyi tsentr VII S"ezda Vavilovskogo obshchestva genetikov i selektsionerov. Simpozium: "Selektsiya i biotekhnologiya zhivotnykh"* : [obzor dokladov za 23 iyunya 2019 g.] (in Russ.). [https://events.spbu.ru/eventsContent/events/2018/vogis/news\\_31.pdf](https://events.spbu.ru/eventsContent/events/2018/vogis/news_31.pdf) [accessed: 14.02.2021].
13. Исаева Н. М., Морозов-Леонов С. Ю. Генетически модифицированные рыбы: цели и методы получения // *Актуальні проблеми аквакультури та раціонального використання водних біоресурсів* : матеріали міжнародної науково-практичної конференції, 26–30 вересня 2005 р. Київ, 2005. С. 97–99. [Isaeva N. M., Morozov-Leonov S. Yu. Geneticheski modifitsirovannye ryby: tseli i metody polucheniya. In: *Aktualni problemy akvakultury ta ratsionalnoho vykorystannia vodnykh bioresursiv* : materialy mizhnarodnoi nauково-praktychnoi konferentsii, 26–30 veresnya 2005 r. Kyiv, 2005, pp. 97–99. (in Ukr.)]
14. Картавцев Ю. Ф., Редин А. Д. Оценки генетической интрогрессии, дивергенции таксонов, ретикуляции генных деревьев и состоятельности ДНК-штрихкодирования по молекулярным маркерам генов // *Успехи современной биологии*. 2019. Т. 139, № 1. С. 3–24. [Kartavtsev Yu. Ph., Redin A. D. Estimates of genetic introgression, reticulation of gene trees, taxon divergence and sustainability of DNA-barcoding based on molecular markers of genes. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2019, vol. 139, no. 1, pp. 3–24. (in Russ.). <https://doi.org/10.1134/S004213241901006X>
15. Кузнецов В. В. Генетически модифицированные организмы и полученные из них продукты: реальные и потенциальные риски // *Российский химический журнал*. 2005а. Т. 69, № 4. С. 70–83. [Kuznetsov V. V. Geneticheski modifitsirovannye organizmy i poluchennye iz nikh produkty: real'nye i potentsial'nye riski. *Russkii khimicheskii zhurnal*, 2005a, vol. 69, no. 4, pp. 70–83. (in Russ.)]
16. Кузнецов В. В. Возможные биологически риски при использовании генетически модифицированных сельскохозяйственных культур // *Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук*. 2005b. № 3 (121). С. 40–54. [Kuznetsov V. V. Potential biological risk posed by genetically modified crops. *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossiiskoi akademii nauk*, 2005b, no. 3 (121), pp. 40–54. (in Russ.)]
17. Микодина Е. В. Генетически модифицированные организмы (ГМО) и биологическая безопасность рыб в аквакультуре // *Повышение эффективности использования водных биологических ресурсов* : материалы

- II международной научно-практической конференции. Москва : Изд-во ВНИРО, 2008. С. 167–170. [Mikodina E. V. Geneticheski modifitsirovannye organizmy (GMO) i biologicheskaya bezopasnost' ryb v akvakul'ture. In: *Povyshenie effektivnosti ispol'zovaniya vodnykh biologicheskikh resursov : materialy II mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii*. Moscow : Izd-vo VNIRO, 2008, pp. 167–170. (in Russ.)]
18. *Об отнесении видов продукции к сельскохозяйственной продукции и к продукции первичной переработки, произведённой из сельскохозяйственного сырья собственного производства* : Постановление Правительства Российской Федерации от 25.07.2006 № 458 (ред. от 11.11.2020) // Консультант-Плюс : официальный сайт. [Ob otneseni vidov produktii k sel'skokhozyaistvennoi produktii i k produktii pervichnoi pererabotki, proizvedennoi iz sel'skokhozyaistvennogo syr'ya sobstvennogo proizvodstva : Postanovlenie Pravitel'stva Rossiiskoi Federatsii ot 25.07.2006 no. 458 (red. ot 11.11.2020) // Konsul'tantPlyus : official site. (in Russ.)]. URL: [http://www.consultant.ru/document/cons\\_doc\\_LAW\\_61854/](http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_61854/) [accessed: 14.02.2021].
  19. Чуйко Н. А. Основные подходы к регулированию генетически модифицированных организмов в международной практике // *Сибирский юридический вестник*. 2011. № 1 (52). С. 160–165. [Chuyko N. A. Main approaches of the regulation of genetically modified organisms in the international practice. *Sibirskii yuridicheskii vestnik*, 2011, no. 1 (52), pp. 160–165. (in Russ.)]
  20. Шнейер В. С., Родионов А. В. ДНК-штрихкоды растений // *Успехи современной биологии*. 2018. Т. 138, № 6. С. 531–537. [Shneyer V. S., Rodionov A. V. Plant DNA barcodes. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2018, vol. 138, no. 6, pp. 531–537. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/s0042132418060017>
  21. RUS-BOL и Российская программа «Штрихкодирование живых организмов на основе ДНК» / ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток, 2021 : [сайт]. [RUS-BOL i Rossiiskaya programma "Shtrikhkodirovanie zhivykh organizmov na osnove DNK" / NNTsMB DVO RAN, Vladivostok, 2021 : [site]. (in Russ.)]. <http://www.wimb.dvo.ru/misc/barcoding/index.htm> [accessed: 14.02.2021].
  22. James C. *Global Status of Commercialized Biotech. GM Crops: 2009*. Ithaca, NY : ISAAA, 2009, 304 p. (ISAAA Brief ; no. 41.)
  23. FAO. *The State of Food and Agriculture 2003–04 : Agricultural Biotechnology: Meeting the Needs of the Poor?* Rome : FAO, 2004. (FAO Agriculture Series ; no. 35.)
  24. *Genetically Engineered Mice for Cancer Research: Design, Analysis, Pathways, Validation and Pre-clinical Testing* / J. Green, T. Ried (Eds). New York ; Dordrecht ; Heidelberg ; London : Springer, 2012, 111 p. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-69805-2>
  25. Kartavtsev Y. Ph. Sequence divergence at mitochondrial genes in animals: Applicability of DNA data in genetics of speciation and molecular phylogenetics. *Marine Genomics*, 2011, vol. 4, iss. 2, pp. 71–81. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2011.02.002>
  26. Lidder P., Sonnino A. *Biotechnologies for the Management of Genetic Resources for Food and Agriculture* / FAO Commission on genetic resources for food and agriculture. Rome : FAO, 2011, 153 p. (FAO Background study paper ; no. 52). URL: <http://www.fao.org/3/mb387e/mb387e.pdf>
  27. Mojica F. J., Díez-Villaseñor C., García-Martínez J., Soria E. Intervening sequences of regularly spaced prokaryotic repeats derive from foreign genetic elements. *Journal of Molecular Evolution*, 2005, vol. 60, no. 2, pp. 174–182. <https://doi.org/10.1007/s00239-004-0046-3>
  28. Nedunoori A., Turanov S. V., Kartavtsev Y. Ph. Fish product mislabeling in the Russian Far East using DNA barcoding. *Gene Reports*, 2017, vol. 8, pp. 144–149. <https://doi.org/10.1016/j.genrep.2017.07.006>
  29. The Barcode of Life Data System (BOLD) v4 : Database : [site]. <http://boldsystems.org> [accessed: 14.02.2021].

**BRIEF OVERVIEW  
ON STUDY OF GENETICALLY MODIFIED ORGANISMS  
AND ASSESSMENT OF POTENTIAL RISKS OF THEIR USAGE  
FOR NATURAL SPECIES**

**Yu. Ph. Kartavtsev**

A. V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation  
E-mail: [yuri.kartavtsev48@hotmail.com](mailto:yuri.kartavtsev48@hotmail.com)

Brief information is summarized on the genetically modified organisms (GMOs), methods of their construction, spheres of usage, potential risks of GMOs propagation, necessity, and ranges of control of their usage, *inter alia* their application to aquatic organisms. The data available allow concluding that the expert community currently has no exact answer concerning the scale of GMOs usage in the country, as well as about the degree of genetic safety of their usage in several fields of industry, especially in semi-closed systems for growing plants and rearing of animals and other living beings in the Russian Federation and other countries. Application of molecular genetic markers and new law regulations will help in monitoring GMOs usage in agriculture and other industries in Russia and responding to requests from the Russian Government and social institutions, as well as many challenges on genetic safety.

**Keywords:** genetically modified organism, GMO, construction, usage, potential risks, aquaculture, agriculture



УДК 594.3:591.157

**ОПИСАНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА И КЛАССИФИКАЦИЯ  
ПРИЗНАКОВ ОКРАСКИ РАКОВИНЫ  
У БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ  
НА ПРИМЕРЕ *LITTORINA OBTUSATA*  
(GASTROPODA: LITTORINIDAE)**

© 2021 г. **Е. В. Козминский**

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация

E-mail: [ekozminsky@gmail.com](mailto:ekozminsky@gmail.com)

Поступила в редакцию 06.04.2021; после доработки 20.06.2021;  
принята к публикации 01.09.2021; опубликована онлайн 20.09.2021.

Понимание закономерностей микроэволюционных процессов предполагает проведение широкого спектра популяционно-генетических исследований на разных видах. Однако количество видов, изученных в генетическом отношении, ограничено вследствие значительных методических трудностей при проверке генетической обусловленности различных признаков. Выход из этого положения заключается в развитии фенетики популяций, которая позволяет включить в рассмотрение большое количество новых видов при условии разработки обоснованных систем описания изменчивости и классификации фенотипических признаков. Классическим объектом для проведения популяционно-генетических исследований, связанных с полиморфизмом по окраске раковины, служат брюхоногие моллюски. В качестве основы для разработки универсальной для этой группы системы описания и классификации признаков окраски может быть использована параметрическая система классификации, предложенная С. О. Сергиевским с соавторами для моллюсков рода *Littorina*. В связи с появлением в последние годы большого количества новых данных, эта система нуждается в коррекции и пересмотре. Целью нашего исследования было провести ревизию этой системы с учётом новых данных о составе пигментов, особенностях формирования и наследования признаков окраски, их совместной встречаемости и т. д. В настоящей работе на примере беломорских моллюсков *L. obtusata* представлена переработанная система классификации признаков окраски раковины, в основу которой положено представление о формировании фенотипа как совокупности ряда элементарных признаков. К их числу отнесены признаки, связанные с формированием: 1) фоновой окраски раковины (способность к включению в остракум разных пигментов и окраска гипостракума); 2) рисунка из пятен (наличие включений белого и/или коричневого пигмента); 3) широких продольных полос (коричневых, белых и оранжевых). Элементарные признаки выделены с учётом задействованных пигментов, механизмов их формирования и наследования. При описании окраски раковины элементарные признаки сначала используются для описания относительно простых признаков (группы фенотипов «Фоновая окраска раковины», «Окраска гипостракума», «Рисунок из пятен», «Широкие продольные полосы»), которые в последующем комбинируются для описания фенотипа в целом. В работе приведён обзор данных по качественному составу пигментов раковины у литторин и закономерностям формирования и наследования признаков окраски, описаны их возможные варианты и комбинации. Приведены описания выделенных фенотипов с указанием их встречаемости, количественной характеристики цвета в системе МКО RGB, особенностей их формирования с учётом распределения пигментов в толще раковины. Указаны видимые признаки, которые могут быть использованы при оценке распределения пигментов в раковине; описаны особенности изменения признаков в онтогенезе. Несмотря на то, что предложенная система классификации

описана на примере *L. obtusata*, она может быть также использована при описании изменчивости у других видов литторин, а с некоторыми доработками — у самого широкого спектра брюхоногих моллюсков.

**Ключевые слова:** полиморфизм, окраска раковины, система классификации, брюхоногие моллюски, *Littorina*

Понимание закономерностей микроэволюционных процессов предполагает проведение широкого спектра популяционно-генетических исследований на разных видах. В то же время число видов, изученных в генетическом отношении, ограничено из-за значительных трудностей при проверке генетической обусловленности различных признаков (проблем при содержании и разведении животных, длительной смены поколений и т. п.). Именно поэтому выявленные закономерности могут оказаться недостаточно характерными для всей живой природы. Выход из этого положения — развитие фенетики популяций, что позволяет распространить популяционно-генетические методы на виды, непосредственное генетическое изучение которых затруднено или невозможно (Яблоков, 1987; Яблоков и Ларина, 1985). В основе такого подхода должна лежать разработка обоснованных систем описания изменчивости и классификации фенотипических признаков.

Брюхоногие моллюски служат классическим объектом для проведения популяционно-генетических исследований, связанных с полиморфизмом по окраске раковины (Ito & Konuma, 2020; Miura et al., 2007; Scheil et al., 2014). Появление достаточно гибкой и обоснованной системы классификации формирования и наследования признаков окраски раковины позволит включить в рассмотрение большое количество новых видов. Несмотря на лучшую изученность в генетическом отношении лёгочных моллюсков (Козминский, 2014; Backeljau et al., 2001), модельные объекты для разработки такой системы классификации следует искать среди более многочисленных и значительно более разнообразных с точки зрения окраски переднежаберных моллюсков. Перспективным модельным объектом, на основе которого может быть предпринята попытка создания универсальной для гастропод системы классификации, являются моллюски рода *Littorina*, для которых характерен высокий полиморфизм (Reid, 1996) по окраске раковины.

Моллюски этого рода — популярный объект для проведения многочисленных исследований, связанных с изменчивостью окраски раковины (Estévez et al., 2020; Rolán-Alvarez et al., 2015; Sokolova & Berger, 2000). В разное время было предложено несколько систем для её описания. Первой из них, сформулированной ещё в начале XX в., была система описания изменчивости у *Littorina obtusata*, в которой каждому устойчивому сочетанию признаков окраски (варьетету) соответствовало своё название (Dautzenberg & Fischer, 1915, цит. по: Reid, 1996). С некоторыми модификациями этот подход длительное время использовался при популяционно-генетических исследованиях литторин (Reimchen, 1979; Sacchi, 1974). Существенным его недостатком являются проблемы с изучением изменчивости элементарных признаков, входящих в состав варьетета. Попытка решить эти проблемы путём выделения дополнительных варьететов приводит к тому, что система описания изменчивости становится слишком громоздкой (Reid, 1996). По этой причине Петтитом (Pettitt, 1973) была предложена система классификации признаков окраски у литторин, основанная на воображаемой системе генетического контроля, с шестью «локусами» для описания элементарных признаков окраски — фона, числа и окраски полос, рисунка из пятен и т. д. Сходный подход применён при описании изменчивости у *L. obtusata* и положен в основу параметрической системы классификации признаков окраски у *L. saxatilis* (Сергиевский и др., 1995). Из-за отсутствия на тот момент каких-либо данных о механизмах наследования признаков окраски раковины у переднежаберных моллюсков Сергиевский с соавторами (1995) использовали моногенную полиаллельную схему наследования, характерную для лёгочных моллюсков. К сожалению, проведённые позднее исследования (Козминский, 2014) показали, что это предположение не соответствует действительности. К числу преимуществ такого

подхода, благодаря которым он может быть использован как основа для разработки универсальной для брюхоногих моллюсков системы классификации, относятся описание вариантов окраски как комбинации независимых элементарных признаков и попытка учёта механизмов их наследования. Кроме того, были отчасти учтены особенности формирования признаков окраски (Сергиевский и др., 1995).

С момента появления параметрической системы описания изменчивости у литторин прошло значительное время и появилось большое количество новых данных. На примере *L. obtusata* показано, что фоновая окраска у литторин возникает как результат совместной активности нескольких генетических систем, каждая из которых отвечает за включение в раковину определённого пигмента (Козминский, 2014). Изучено наследование широких продольных полос и рисунка из пятен на раковине литторин (Козминский, 2011, 2016 ; Козминский и др., 2010). Существенно дополнены представления о распределении пигментов в раковине и о формировании элементарных признаков окраски у литторин, уточнён состав задействованных пигментов (Козминский и Лезин, 2007). Наконец, проведена оценка эффективности использования признаков окраски раковины при идентификации фенотипов литторин, а также показано, что для точной идентификации необходимо учитывать особенности распределения пигментов в толще раковины (Лезин и Козминский, 2008).

Цель настоящей работы — провести ревизию предложенной ранее системы классификации признаков окраски раковины (Сергиевский и др., 1995) для моллюсков рода *Littorina* с учётом новых данных по составу пигментов, особенностям их распределения в раковине и наследованию признаков окраски.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В основу работы положены данные, полученные при изучении беломорских моллюсков *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758) и в отдельных случаях *Littorina saxatilis* (Olivé, 1792). Развёрнутое изложение использованных методов и результатов исследований приведено в публикациях Козминского с соавторами (Козминский, 2011, 2014, 2016 ; Козминский и Лезин, 2006, 2007 ; Козминский и др., 2008, 2010 ; Лезин и Козминский, 2008).

**Пигменты и окраска участков раковины.** Окраска раковины брюхоногих моллюсков складывается из фоновой окраски и рисунка в виде полос или пятен (Сергиевский и др., 1995).

Участки раковины *L. obtusata* могут быть окрашены в пурпурный<sup>1</sup>, оранжевый, жёлтый, белый цвет и быть депигментированными. За пурпурную, оранжевую и жёлтую окраску отвечают различные пигменты. Пурпурный пигмент нерастворим в воде и органических растворителях. При растворении раковины с помощью слабых кислот он остаётся в осадке в виде коричневатых хлопьев. Химическая стабильность и окраска говорят о том, что пурпурным пигментом является, вероятно, меланин. Этот пигмент широко распространён у животных (Бриттон, 1986) и обнаружен в раковинах моллюсков (Lucas, 1974 ; Williams, 2017 ; Williams et al., 2016). Жёлтую и оранжевую окраску обуславливают пигменты, нерастворимые в воде, но экстрагирующиеся органическими растворителями: этанолом, хлороформом, гексаном, толуолом, диэтиловым и петролейным эфирами (Козминский и Лезин, 2007 ; Сергиевский и др., 1995). При проведении бумажной хроматографии эти пигменты ведут себя аналогично каротиноидам (Забеленский, Козминский, неопубликованные данные). По видимой окраске они могут относиться как к каротиноидам, так и к полиенам, также обнаруженным в раковинах моллюсков (Délé-Dubois & Merlin, 1981 ; Hedegaard et al., 2006 ; Williams, 2017). За белую окраску отвечает, по-видимому, гуанин,

<sup>1</sup>Более правильно было бы говорить о коричневом цвете. Последний при высокой интенсивности пигментации выглядит красно-коричневым и даже почти чёрным и был обозначен Сергиевским с соавторами (1995) как пурпурный. В настоящей работе используется исходное обозначение.

который, строго говоря, не является пигментом. Обусловленная его наличием белая окраска является структурной и связана с отражением света упорядоченными микрокристаллами гуанина (Бриттон, 1986). Известно, что гуанин отвечает за формирование белой окраски у многих животных, в том числе у моллюсков (Бриттон, 1986 ; Lucas, 1974). Включением гуанина в раковину литторин можно также объяснить образование более плотной, чем обычно, микроструктуры белых участков (Козминский и Лезин, 2007 ; Сергиевский и др., 1995). Обесцвеченные участки раковины с нормальной микроструктурой являются результатом истинной депигментации.

**Формирование окраски раковины.** Основной вклад в формирование окраски раковины литторин вносит неправильно-призматический слой (остракум) (Козминский и Лезин, 2007). Фоновая окраска может формироваться за счёт включения в раковину одного, двух и трёх пигментов. Элементарными признаками, связанными с формированием фоновой окраски, являются способность к включению в раковину разных пигментов (меланина, двух каротиноидов) и способность к включению в раковину гуанина. В зависимости от того, какие пигменты включаются в раковину, формируются разные варианты фоновой окраски (рис. 1А–М): монохроматические (чисто жёлтая, оранжевая, пурпурная), дихроматические (двухслойные жёлто-пурпурная, жёлто-оранжевая, оранжево-пурпурная, бело-пурпурная) и трихроматические (трёхслойные жёлто-оранжево-пурпурная, жёлто-бело-пурпурная, оранжево-бело-пурпурная). У жёлто-пурпурных моллюсков окраска фона раковины зависит от соотношения жёлтого и пурпурного пигментов во внешней части остракума (рис. 1Н–J). При высокой концентрации жёлтого пигмента видимая окраска раковины практически жёлтая; при его низкой концентрации раковина выглядит коричневой. При промежуточной концентрации пигмента раковина имеет оливковую (зеленоватую) окраску. Следует отметить, что правильное (последовательное) распределение пигментов, характерное для *L. obtusata*, не является обязательным. У *L. saxatilis* при наличии тех же элементарных признаков распределение пигментов в раковине нередко является хаотическим. Рисунок из пятен формируется на основе белого или пурпурного пигментов (рис. 1О–R). Отдельные элементы рисунка представляют собой включения пигмента эллипсоидальной формы, расположенные в верхней части остракума. Взаимное расположение элементов рисунка и степень их слияния варьируют. Элементарными признаками, выделенными на данном этапе, являются наличие рисунка из белых или пурпурных пятен или их отсутствие. Принимая во внимание высокую изменчивость рисунка из пятен, необходимы дальнейшее изучение формирования этого признака окраски и выделение дополнительных элементарных признаков, например способности к формированию зигзагообразного рисунка. Широкие продольные полосы формируются как прослойки коричневого, белого и оранжевого пигментов (рис. 1S–U). Как и в предыдущем случае, элементарным признаком является наличие полос разного цвета или их отсутствие. Пластинчатый слой раковины литторин может быть пурпурным или депигментированным (рис. 1N); элементарные признаки — окрашенный или депигментированный гипостракум.

Формирование окраски раковины моллюсков на гистологическом и биохимическом уровнях никем не было изучено. Известно, что в формировании раковины литторин участвуют дорсальная и вентральная железы, а также клетки дорсального эпителия края мантии (Bevelander & Nakahara, 1970). Вентральная и дорсальная железы отвечают за формирование периостракума. В формировании остракума и гипостракума участвуют клетки дорсального эпителия, которые образуются в зоне пролиферации, расположенной на краю мантии, и постепенно смещаются в дорсальном направлении. Логично предположить, что в процессе этого смещения клетки дорсального эпителия в определённые моменты времени обеспечивают синтез разных пигментов и их включение в раковину. Моменты переключения режимов функциональной активности пигментобразующих клеток, очевидно, генетически детерминированы. Как следствие, происходят упорядоченное включение пигментов в раковину и формирование различных элементов окраски.

При формировании монохроматической фоновой окраски клетки дорсального эпителия края мантии синтезируют один и тот же пигмент. По мере смещения от зоны пролиферации функциональная активность этих клеток может снижаться. В таком случае формируется градиент пигментации с падением интенсивности от внешней к внутренней части остракума. Если этого не происходит, призматический слой окрашен равномерно. При формировании ди- и трихроматических вариантов фоновой окраски клетки дорсального эпителия синтезируют один какой-то пигмент. Затем происходит синхронное переключение их функциональной активности с формирования одного пигмента на формирование другого. Поскольку границы между зонами различной пигментации размыты, можно сделать вывод, что функциональная активность пигментобразующих клеток изменяется плавно. По-видимому, можно говорить об определённой закономерности в смене режимов функциональной активности пигментобразующих клеток: сначала синтезируются жёлтый и оранжевый пигменты и гуанин, и только потом — пурпурный пигмент.

При формировании широких продольных полос коричневого (= пурпурного), белого и оранжевого цвета клетки дорсального эпителия, расположенные на определённых участках края мантии, в соответствующий момент времени переключаются на формирование пигмента полос. Интересно отметить, что иногда система даёт сбой: формирование фоновой окраски прекращается, но синтеза пигмента полос не происходит. В таком случае формируются депигментированные полосы, отмеченные нами у жёлтых *L. obtusata* и гомологичные фенотипу *hyalozonata* других моллюсков (Cook, 1967 ; Cook & King, 1966). При формировании рисунка из пятен изменение функциональной активности пигментобразующих клеток на определённых участках края мантии происходит периодически. Линейные размеры таких участков существенно меньше, а их количество значительно больше, чем в случае полос. В результате формируется рисунок из пятен пигмента, форма и взаимное расположение которых варьируют (рис. 1O–R).

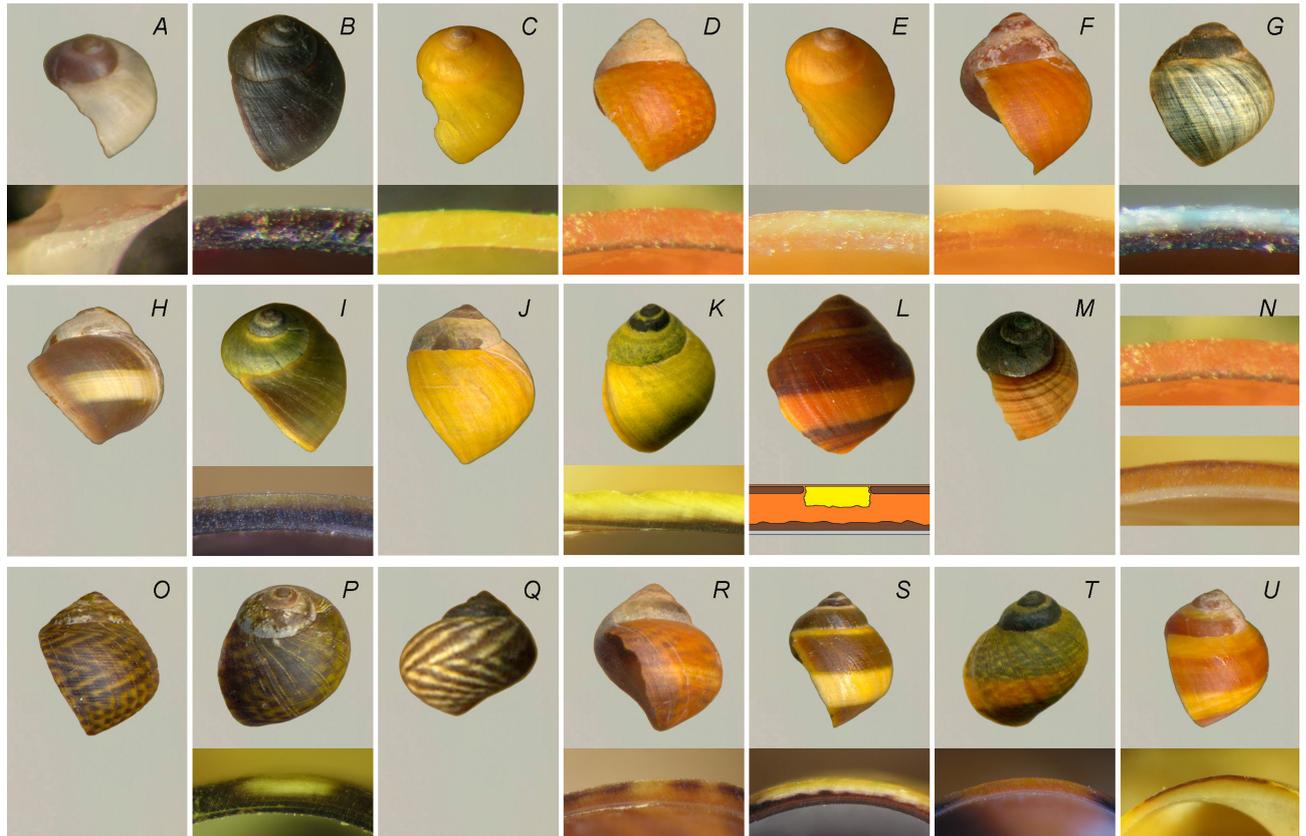
Переключение клеток края мантии с формирования неправильно-призматического на формирование пластинчатого слоя сопряжено, по-видимому, с сужением спектра возможных вариантов функциональной активности пигментобразующих клеток. В зоне формирования остракума клетки могут синтезировать пурпурный, оранжевый, жёлтый пигменты и гуанин, а зоне формирования гипостракума — только пурпурный пигмент (рис. 1N).

**Возможные варианты и комбинации признаков окраски.** В процессе наших исследований выявлено большинство теоретически возможных вариантов фоновой окраски, которые могут формироваться на основе трёх пигментов и гуанина. Особи с депигментированной раковиной получены в условиях эксперимента. В естественных условиях обнаружены три из четырёх возможных монохроматических вариантов окраски (пурпурный, жёлтый и оранжевый), все возможные дихроматические варианты окраски с участием пурпурного, жёлтого, оранжевого пигментов и гуанина, а также три из четырёх возможных трихроматических вариантов окраски. В то же время не выявлены моллюски с монохроматической белой, дихроматической жёлто- или оранжево-белой и трихроматической жёлто-бело-оранжевой фоновой окраской; очевидно, белый пигмент встречается только совместно с пурпурным.

Белые продольные полосы обнаружены у литторин с самой разнообразной фоновой окраской. Коричневые полосы характерны для моллюсков, имеющих фоновую окраску с участием оранжевого пигмента. Реже их можно встретить у литторин с фоновой окраской, образующейся с участием жёлтого пигмента (жёлтых и жёлто-пурпурных), или — только в условиях эксперимента — у депигментированных особей. У *L. saxatilis* коричневые полосы встречаются лишь у бело-пурпурных особей. Оранжевые полосы встречаются в основном у моллюсков с жёлто-пурпурной, изредка с чисто пурпурной фоновой окраской. Полосы разного типа могут встречаться одновременно. Довольно обычны особи с коричневыми и белыми полосами

на раковине. Обнаружены также литторины, несущие одновременно белую и оранжевую полосы. Такой вариант окраски, однако, очень редок. Вероятно, это связано с тем, что белая и оранжевая полосы формируются на одном и том же участке раковины и «мешают» друг другу.

Рисунок из белых пятен свободно сочетается со всеми вариантами фоновой окраски и полос. В то же время рисунок из пурпурных пятен ассоциирован с наличием в фоновой окраске оранжевого пигмента и часто — с наличием продольных коричневых полос. Оба варианта рисунка могут встречаться одновременно.



**Рис. 1.** Варианты фоновой окраски раковины и рисунка из пятен и полос у *Littorina obtusata*. Фоновая окраска раковины: А — депигментированная; В — пурпурная; С — жёлтая; D — оранжевая; E — жёлто-оранжевая; F — оранжево-пурпурная; G — бело-пурпурная; H–J — варианты жёлто-пурпурной окраски; K — жёлто-бело-пурпурная; L — жёлто-оранжево-пурпурная; M — оранжево-бело-пурпурная (на примере *L. saxatilis*). Гипостракум: N — пурпурный и бесцветный. Рисунок: из белых (O–Q) и пурпурных (R) пятен. Широкие продольные полосы: S — белые; T — оранжевые; U — коричневые (пурпурные). Показаны общий вид раковин (вверху) и распределение пигментов в толще раковины (внизу). Представленный иллюстративный материал размещён на сайте Зоологического института РАН, г. Санкт-Петербург: <http://www.zin.ru/projects/litphen/index.html>

**Fig. 1.** Variants of the shell background color and the pattern of spots and bands in *Littorina obtusata*. Shell background color: A – depigmented; B – purple; C – yellow; D – orange; E – yellow-orange; F – orange-purple; G – white-purple; H–J – variants of yellow-purple shell background color; K – yellow-white-purple; L – yellow-orange-purple; M – orange-white-purple (by the example of *L. saxatilis*). Hypostracum: N – purple and depigmented. Pattern: of white (O–Q) and purple (R) spots. Wide longitudinal bands: S – white; T – orange; U – brown. The general view of the shells (top panel) and the distribution of pigments in the shell (bottom panel) are presented. This illustrative material is freely available on the website of the Zoological Institute RAS, Saint Petersburg: <http://www.zin.ru/projects/litphen/index.html>

**Наследование признаков окраски раковины.** Сведения по наследованию признаков окраски раковины у литторин ограничены. О наследственной обусловленности некоторых вариантов окраски свидетельствуют данные Раймхена (Reimchen, 1974, цит. по: Reid, 1996). В работе (Козминский и др., 1995) предпринята попытка объяснить наследование фоновой окраски раковины у литторин на основе однолокусной полиаллельной схемы наследования, характерной для лёгочных моллюсков (Murray, 1975). К сожалению, в указанной работе не было придано должного значения тому факту, что в формировании окраски раковины литторин участвуют несколько различных пигментов, и не учитывалась возможность множественного отцовства, что ставит под сомнение сделанные в ней выводы. В более поздних публикациях (Козминский, 2011, 2014, 2016 ; Козминский и др., 2010) эти недостатки устранены; полученные в них результаты положены в основу приведённой ниже схемы наследования признаков окраски раковины у литторин (табл. 1).

При формировании фоновой окраски у *L. obtusata* за включение в раковину пурпурного, жёлтого и оранжевого пигментов отвечают три разные группы генов (Козминский, 2014). Включение пигментов в раковину доминантно. В случае пурпурного и жёлтого пигментов в каждую из групп входит не менее двух комплементарно взаимодействующих генов. Наследование белой окраски у *L. obtusata*, ввиду редкости соответствующих фенотипов в беломорских популяциях, нами не изучалось<sup>2</sup>. Проведя аналогию с пигментами, логично предположить, что за включение в раковину гуанина также отвечает отдельная генетическая система (показана в таблице как отдельный двухаллельный ген). В целом фоновая окраска раковины литторин формируется как результат взаимодействия нескольких групп генов, каждая из которых отвечает за определённый пигмент (синтез, транспорт, включение в раковину).

За формирование коричневых продольных полос у литторин отвечает один ген с двумя аллелями (Козминский, 2011). Наследование белых (Козминский, 2016) и оранжевых (Козминский, неопубликованные данные) полос также согласуется с гипотезой о моногенной схеме наследования. В то время как наличие коричневых и белых продольных полос доминантно, наличие оранжевых полос, скорее всего, рецессивный признак.

За наличие на раковине рисунка из пятен белого пигмента отвечают не менее двух комплементарных генов (Козминский и др., 2010). Высокая изменчивость формы, взаимного расположения и степени слияния элементов рисунка (рис. 1O–Q) позволяет предположить, что количество генов, связанных с его формированием, может быть значительно бóльшим. Не исключено также, что проявление этого признака зависит от факторов внешней среды.

Анализ имеющихся данных свидетельствует о сцеплении локусов, отвечающих за включение в раковину оранжевого пигмента (*O*) и формирование коричневых продольных полос (*B<sup>P</sup>*). В рамках соответствующей гипотезы возможно образование четырёх типов гамет (*OB<sup>P+</sup>*, *OB<sup>P-</sup>*, *oB<sup>P+</sup>*, *oB<sup>P-</sup>*), на основе которых может формироваться 10 уникальных генотипов. Соответствующие им фенотипы особей могут быть объединены в четыре группы («оранжевые полосатые», «не оранжевые полосатые», «оранжевые бесполосые» и «не оранжевые бесполосые»), для каждой из которых должны быть характерны собственные особенности совместного наследования фоновой окраски и полос. В эксперименте в потомстве оранжевых полосатых самок выщеплялись полосатые особи только с оранжевой фоновой окраской. В потомстве жёлтых полосатых самок полосатые особи также имели жёлтую фоновую окраску. В потомстве оранжевых бесполосых самок отмечены только оранжевые бесполосые особи. В потомстве самок, относящихся к четвёртой группе, полосатые особи (если они присутствовали) всегда имели оранжевую фоновую окраску; соответствующие аллели получены, очевидно, от отцов.

<sup>2</sup>Соответствующее исследование проведено на примере *L. saxatilis*.

**Таблица 1.** Наследование признаков окраски раковины у *Littorina obtusata*  
**Table 1.** Inheritance of the shell coloration traits in *Littorina obtusata*

Признак	Ген	Аллели	Соответствие генотип / фенотип
<b>Фоновая окраска (см. Козминский, 2014)</b>			
Пурпурный пигмент участвует / не участвует в формировании окраски	$P_1$	$P_1$ $p_1$	$P_1P_2$ — пигмент включается в раковину ( $C^P, C^{YP}, C^{WP}, C^{OP}, C^{YOP}, C^{OWP}$ )
	$P_2$	$P_2$ $p_2$	$P_1P_1P_2$ ; $P_1P_2P_2$ — нет включения пигмента в раковину
Белый пигмент участвует / не участвует в формировании окраски	$W$	$W$ $w$	$W-$ — пигмент включается в раковину ( $C^{WP}, C^{YWP}, C^{OWP}$ ) $ww$ — нет включения пигмента в раковину
	$Y_1$	$Y_1$ $y_1$	$Y_1Y_2$ — пигмент включается в раковину ( $C^Y, C^{YP}, C^{YO}, C^{YOP}, C^{YWP}$ )
Жёлтый пигмент участвует / не участвует в формировании окраски	$Y_2$	$Y_2$ $y_2$	$y_1y_1Y_2$ ; $Y_1Y_2y_2$ ; $y_1y_1y_2$ — нет включения пигмента в раковину
	$O$	$O$ $o$	$O-$ — пигмент включается в раковину ( $C^O, C^{YO}, C^{OP}, C^{YOP}, C^{OWP}$ ) $oo$ — нет включения пигмента в раковину
<b>Широкие продольные полосы (см. Козминский, 2011, 2016 ; Козминский, неопубликованные данные)</b>			
Наличие/отсутствие коричневых полос	$B^P$	$B^P$ $b^P$	$B^P-$ — коричневые полосы формируются ( $B^P$ ) $b^Pb^P$ — коричневые полосы отсутствуют
	$B^W$	$B^W$ $b^W$	$B^W-$ — белые полосы формируются ( $B^W$ ) $b^Wb^W$ — белые полосы отсутствуют
Наличие/отсутствие оранжевой полосы	$B^O$	$B^O$ $b^O$	$B^O$ — оранжевая полоса отсутствует ( $B^O$ ) $b^Ob^O$ — оранжевая полоса формируется
	<b>Рисунок из белых пятен (см. Козминский и др., 2010)</b>		
Наличие/отсутствие рисунка	$S_1^W$	$S_1^W$ $s_1^W$	$S_1^W - S_2^W$ — рисунок из пятен формируется ( $S^W$ )
	$S_2^W$	$S_2^W$ $s_2^W$	$s_1^W s_1^W S_2^W$ ; $S_1^W - S_2^W$ ; $s_1^W s_1^W s_2^W s_2^W$ — рисунок отсутствует

**Примечание:** обозначения фенотипов и пояснения приведены в тексте; синим цветом показаны пары комплементарных генов, красным — сцепленные гены.

**Notes:** designations of phenotypes and further explanations are given in the text; pairs of complementary genes are shown in blue color, and pairs of linked genes, in red color.

Следует отметить, что в изученных нами случаях в потомстве жёлтых полосатых самок полосатые особи имели только жёлтую фоновую окраску. На первый взгляд, это свидетельствует о появлении в результате кроссинговера новой пары сцепления и указывает на то, что за формирование жёлтой и оранжевой окраски отвечают аллели одного гена, что противоречит данным по наследованию фоновой окраски. Тем не менее это не так. Пусть гены, отвечающие за наследование оранжевого пигмента и полос, и гены, отвечающие за формирование жёлтой и пурпурной фоновой окраски, находятся в разных хромосомах. Тогда кроссоверные гаметы  $oB^{P+}$  могут свободно сочетаться со всевозможными вариантами гамет, дающими разные варианты фоновой окраски с участием жёлтого и пурпурного пигментов (жёлтую, пурпурную, жёлто-пурпурную и депигментированную; гаметами, дающими бело-пурпурную фоновую окраску, можно пренебречь, так как у *L. obtusata* она редка). У пурпурных моллюсков полосы будут незаметны. Депигментированные особи с коричневыми полосами обнаружены нами в эксперименте (в естественных условиях депигментированные особи, скорее всего, не выживают). Реально будут наблюдаться только сочетания гамет  $oB^{P+}$  с вариантами жёлтой фоновой окраски (жёлто-пурпурной и жёлтой), так как они являются самыми распространёнными в популяции, благодаря чему и возникает ощущение кажущегося сцепления жёлтой окраски с коричневыми полосами.

Данные по наследованию рисунка из пятен пурпурного пигмента и окраски гипостракума отсутствуют. Рисунок из пятен пурпурного пигмента встречается только у особей, имеющих фоновую окраску с участием оранжевого пигмента, как полосатых, так и бесполосых. Он может быть как результатом действия отдельного гена, тесно сцепленного с геном коричневых полос, так и побочным результатом активности гена «полосатости». Формирование гипостракума связано со сменой режима функциональной активности клеток края мантии; одновременно может происходить смена программ синтеза и включения пигментов в раковину (рис. 1N). Поэтому логично предположить, что за окраску гипостракума отвечает отдельный ген (или группа генов). Заметим, что за эмбриональную окраску раковины также, вероятно, отвечает отдельная генетическая система, поскольку эмбриональная раковина у литторин всегда пурпурная, даже у депигментированных особей.

### Система описания изменчивости признаков окраски раковины у *Littorina obtusata*

Группа фенотипов «Фоновая окраска раковины» — С.

$C^D$  — «Депигментированные» (рис. 1A). Редкий вариант окраски: два изученных экземпляра получены в лабораторных условиях при анализе наследования признаков окраски раковины. Раковина депигментированная, частично просвечивающая, имеет тускло-белую, роговую окраску (RGB<sup>3</sup>: 197<sub>±13</sub>: 180<sub>±12</sub>: 146<sub>±14</sub>). Кайма и испод не выражены; микроструктура раковины обычная. Гипостракум депигментирован. Эмбриональная раковина содержит небольшое количество пурпурного пигмента. Этот фенотип можно спутать с очень старыми жёлтыми литторинами, у которых, возможно, прекращается включение пигмента в раковину.

$C^P$  — «Пурпурные» (рис. 1B). Один из наиболее часто встречающихся в беломорских популяциях фенотипов (порядка 40 %). Видимая окраска раковины тёмно-коричневая, почти чёрная (77<sub>±19</sub>: 62<sub>±15</sub>: 56<sub>±18</sub>), кайма и испод не выражены. Интенсивность окраски варьирует слабо. Призматический слой окрашен пурпурным пигментом. У одной части особей окраска остракума равномерная, у другой наблюдается градиент с падением интенсивности пигментации от внешней

<sup>3</sup>Цветовые координаты, характеризующие цвет элементов окраски раковины, в международной колориметрической системе МКО RGB (Козминский и Лезин, 2006).

к внутренней части раковины (в некоторых случаях внутренняя часть остракума практически депигментирована). Микроструктура раковины обычная. Гипостракум может быть пурпурным или депигментированным.

$C^Y$  — «Жёлтые» (рис. 1С). Довольно редкий фенотип (0,3 %). Видимая окраска жёлтая ( $195_{\pm 32}$ :  $155_{\pm 31}$ :  $22_{\pm 23}$ ), интенсивность варьирует относительно слабо. Кайма и испод не выражены. Остракум окрашен жёлтым пигментом и имеет обычную микроструктуру. Окраска призматического слоя может быть равномерной, или же может иметь место градиент с падением интенсивности пигментации от внешней к внутренней части раковины. Гипостракум, как правило, депигментирован; изредка бывает пурпурным.

$C^O$  — «Оранжевые» (рис. 1D). Обычный фенотип (2 %). Видимая окраска оранжевая различной интенсивности ( $179_{\pm 27}$ :  $96_{\pm 12}$ :  $21_{\pm 13}$ ); кайма и испод не выражены. Неправильно-призматический слой окрашен оранжевым пигментом, имеет обычную микроструктуру. Возможен градиент с падением интенсивности пигментации от внешней к внутренней части раковины. Гипостракум может быть депигментирован или окрашен пурпурным пигментом (последний вариант обычен у *L. saxatilis*). На раковине может присутствовать рисунок из пурпурных пятен, что делает видимую окраску более тёмной. Напротив, наличие рисунка из белых пятен делает окраску светлее.

$C^{YO}$  — «Жёлто-оранжевые» (рис. 1E). Довольно редкий фенотип (0,3 %). Видимая окраска раковины жёлто-оранжевая ( $176_{\pm 31}$ :  $119_{\pm 28}$ :  $9_{\pm 7}$ ). Выраженная кайма отсутствует, испод имеет ту же окраску, что и другие части раковины. Микроструктура раковины обычная. У некоторых особей внешняя часть призматического слоя окрашена преимущественно жёлтым пигментом, внутренняя — преимущественно оранжевым, но у большинства особей пигменты смешиваются. Окраска жёлто-оранжевых моллюсков варьирует от почти оранжевой до почти жёлтой, что может приводить к проблемам в определении фенотипа (Лезин и Козминский, 2008). Наличие белой шапки осветляет окраску и также может быть причиной затруднения идентификации. Гипостракум обычно бесцветный.

$C^{OP}$  — «Оранжево-пурпурные» (рис. 1F). Довольно редкий фенотип (0,5 %). Видимая окраска раковины оранжевая ( $176_{\pm 16}$ :  $93_{\pm 16}$ :  $38_{\pm 18}$ ); она кажется более тёмной из-за пурпурной окраски внутренней части остракума и нередко включений пурпурного пигмента в виде пятен. По краю устья оранжевая кайма. Испод раковины более тёмный, может иметь отчётливый пурпурный оттенок. Внешняя часть призматического слоя окрашена оранжевым пигментом, внутренняя — пурпурным. Как правило, пурпурный подслой очень тонкий. Идентификация фенотипа затруднена, так как включение в раковину оранжевого пигмента, по-видимому, подавляет включение пурпурного, и сохраняется только тонкий малозаметный пурпурный подслой на границе с гипостракумом. Последний бесцветный или окрашен пурпурным пигментом.

$C^{WP}$  — «Бело-пурпурные» (рис. 1G). Относительно редкий у беломорских *L. obtusata* вариант окраски (0,5 %). В отличие от цвета депигментированных особей, белый цвет насыщенный, блестящий ( $206_{\pm 17}$ :  $181_{\pm 16}$ :  $111_{\pm 24}$ ). Раковина плотная, непрозрачная. Кайма по краю устья белая, испод раковины пурпурный. Внешняя часть призматического слоя окрашена в белый цвет, внутренняя часть пурпурная. Толщина белого подслоя варьирует; соответственно, можно выделить несколько различающихся интенсивностью вариантов бело-пурпурной фоновой окраски. На шлифах и сколах раковина в зоне белого подслоя имеет более плотную, чем обычно, микроструктуру с голубоватым отливом. Гипостракум всегда окрашен пурпурным пигментом.

$C^{YP}$  — «Жёлто-пурпурные» (рис. 1H–J). Самый распространённый в беломорских популяциях вариант фоновой окраски (55 %). Видимая окраска варьирует от коричневой ( $116_{\pm 8}$ :  $88_{\pm 9}$ :  $60_{\pm 8}$ ) до насыщенно-жёлтой ( $219_{\pm 28}$ :  $181_{\pm 17}$ :  $61_{\pm 12}$ ), но для большинства особей характерна оливковая

окраска раковины ( $123_{\pm 25}$ ;  $101_{\pm 23}$ ;  $51_{\pm 23}$ ) с жёлтой каймой по краю устья и с пурпурным исподом. Внешняя часть остракума окрашена жёлтым пигментом, внутренняя — пурпурным. Микроструктура раковины обычная. Окраска зависит от толщины подслоя жёлтого пигмента и интенсивности его пигментации. У коричневых особей жёлтый пигмент включается в раковину в следовых количествах, внешняя часть остракума содержит следы пурпурного пигмента и кажется обесцвеченной<sup>4</sup>. У оливковых особей жёлтого пигмента относительно много, и при его наложении на следы пурпурного пигмента во внешней части остракума формируется видимая зеленоватая окраска. У особей с насыщенно-жёлтой окраской интенсивность пигментации и толщина жёлтого подслоя очень велики, пурпурный пигмент заметен только в нижней части призматического слоя и гипостракуме. Коричневые моллюски имеют бесцветную, а оливковые и жёлтые — жёлтую кайму по краю устья. Гипостракум, как правило, пурпурный.

$C^{YWP}$  — «Жёлто-бело-пурпурные» (рис. 1К). Очень редкий вариант фоновой окраски (0,01 %). Видимая окраска варьирует от бело-пурпурной со слабой примесью жёлтого пигмента до лимонной ( $209_{\pm 34}$ ;  $179_{\pm 28}$ ;  $33_{\pm 14}$ ). Кайма по краю устья белая или желтоватая, испод пурпурный. Распределение белого и пурпурного пигментов соответствует таковому у бело-пурпурных особей. Белый подслой имеет более плотную микроструктуру. Во внешней части остракума заметна отчётливая примесь жёлтого пигмента. Гипостракум пурпурный.

$C^{YOP}$  — «Жёлто-оранжево-пурпурные» (рис. 1Л). По-видимому, довольно редкий фенотип (0,5 %), но его идентификация затруднена, так как пурпурный подслой обычно очень плохо выражен. Видимая окраска раковины ( $173_{\pm 30}$ ;  $116_{\pm 29}$ ;  $16_{\pm 10}$ ) соответствует таковой у жёлто-оранжевых моллюсков (если пурпурный подслой слабо выражен) или несколько более тёмная (если пурпурный подслой достаточно мощный). В последнем случае становятся заметны жёлто-оранжевая кайма по краю устья и тёмный испод раковины. Микроструктура раковины обычная. Этот вариант фоновой окраски характерен для литторин с коричневыми продольными полосами. Интересно, что в данном случае также наблюдается достаточно чёткое разделение жёлтого и оранжевого пигментов: внешняя часть призматического слоя на участках вне коричневых полос отчётливо жёлтая, средняя часть призматического слоя оранжевая и на границе с гипостракумом пурпурная. Гипостракум может быть бесцветным или окрашенным пурпурным пигментом.

$C^{OWP}$  — «Оранжево-бело-пурпурные» (рис. 1М). Этот вариант фоновой окраски выявлен только у *L. saxatilis* (0,01 %). Обнаружение подобных *L. obtusata* также возможно, но их встречаемость должна быть очень низкой, так как бело-пурпурные обтузаты крайне редки. Видимая окраска ( $220_{\pm 21}$ ;  $148_{\pm 25}$ ;  $40_{\pm 36}$ ) варьирует от бело-пурпурной с разводами оранжевого пигмента до красновато-кремовой. Кайма белая, испод раковины пурпурный. Распределение гуанина и пурпурного пигмента соответствует таковому у бело-пурпурных особей; во внешней части остракума присутствует примесь оранжевого пигмента. Призматический слой в месте расположения белого подслоя имеет более плотную, чем обычно, микроструктуру с голубоватым отливом. Гипостракум пурпурный.

*Группа фенотипов «Окраска гипостракума»* — Н.

Пластинчатый слой раковины литторин (рис. 1N) может быть пурпурным ( $H^P$ ; 66 %) или бесцветным ( $H^D$ ; 34 %). Обесцвечивание гипостракума не связано с формированием более плотной микроструктуры, которая характерна для участков раковины, окрашенных в белый цвет. На видимую окраску гипостракума влияет окраска неправильно-призматического слоя: например, у моллюсков с жёлтой и оранжевой окраской остракума бесцветный пластинчатый слой кажется желтоватым и оранжеватым. Влияние окраски гипостракума на фоновую окраску раковины невелико: у жёлтых и оранжевых литторин он делает видимую окраску раковины более тёмной.

<sup>4</sup>По-видимому, это связано с тем, что активность гена (или генов), обеспечивающего включение в раковину жёлтого пигмента, одновременно ингибирует включение в раковину пурпурного пигмента.

Однозначной связи окраски пластинчатого слоя с окраской остракума не обнаружено. Если окраска призматического слоя жёлтая или оранжевая, гипостракум, как правило, бесцветный; если она пурпурная, пластинчатый слой окрашен в пурпурный цвет.

*Группа фенотипов «Рисунок из пятен» — S.*

$S^W$  — «Рисунок из белых пятен» (рис. 1O–Q). Для большинства литторин (55 %) характерно наличие на раковине рисунка из белых пятен ( $198_{\pm 31}$ ;  $158_{\pm 32}$ ;  $90_{\pm 31}$ ). Отдельные элементы пятнистого рисунка представляют собой включения белого пигмента эллипсоидальной формы, соединённые между собой тонкими прослойками-анастомозами. Элементы рисунка расположены в верхней части призматического слоя раковины. В месте расположения элементов рисунка раковина имеет более плотную, чем на иных участках, микроструктуру. Форма, взаимное расположение и степень слияния элементов пятнистого рисунка очень изменчивы. Признаки встречаются у моллюсков, имеющих самые разнообразные фенотипы. Связи между наличием рисунка из белых пятен, полос и фоновой окраской раковины не обнаружено. У литторин с жёлтой и оранжевой фоновой окраской раковины пятна приобретают желтоватую окраску. Рисунок из белых пятен не формируется в месте расположения коричневых полос, но может формироваться в месте расположения оранжевой полосы.

$S^P$  — «Рисунок из пурпурных пятен» (рис. 1R). Как и в случае рисунка из белых пятен, отдельные элементы представляют собой включения пурпурного пигмента эллипсоидальной формы, соединённые между собой тонкими прослойками-анастомозами ( $125_{\pm 43}$ ;  $66_{\pm 27}$ ;  $22_{\pm 29}$ ). Элементы рисунка расположены в верхней части остракума. Микроструктура неправильно-призматического слоя в месте расположения элементов рисунка обычная. Признак характерен для литторин, имеющих фоновую окраску с участием оранжевого пигмента и коричневые продольные полосы на раковине. Встречается также у оранжевых и оранжево-пурпурных бесполовых моллюсков (0,4 %). Проявляется значительно позже коричневых полос и заметен только на последних оборотах раковины.

$S_0$  — «Рисунок из пятен отсутствует».

*Группа фенотипов «Широкие продольные полосы» — В.*

$V^W$  — «Белые полосы» (рис. 1S). Обычный вариант окраски (2 %). На раковине присутствует одна или две широкие полосы белого цвета ( $232_{\pm 20}$ ;  $203_{\pm 21}$ ;  $110_{\pm 42}$ ). Основная полоса расположена по периферии оборота, более узкая — в пришовной части раковины. Полосы представляют собой прослойки дополнительного пигмента, расположенные во внешней части неправильно-призматического слоя. В месте расположения полос раковина имеет более плотную, чем на других участках, микроструктуру. Признак встречается у литторин с жёлтой, оранжевой, пурпурной и жёлто-пурпурной фоновой окраской. Благодаря тому, что полосы погружены в остракум, их видимая окраска может отличаться от чисто-белой: у литторин с жёлто-пурпурным и жёлтым остракумом она желтоватая, а у оранжевых и оранжево-пурпурных моллюсков она оранжеватая. Изменчивость признака проявляется в изменении интенсивности пигментации полос (вплоть до полной депигментации) и в сужении или полном исчезновении добавочной полосы. В случае полной депигментации у моллюсков с жёлтой фоновой окраской раковины на просвет заметны силуэты полос в местах их обычного расположения.

$V^O$  — «Оранжевые полосы» (рис. 1T). Относительно редкий вариант окраски (0,8 %). На раковине присутствует одна широкая оранжевая полоса ( $155_{\pm 44}$ ;  $95_{\pm 30}$ ;  $29_{\pm 24}$ ), расположенная на периферии оборота. Полосы представляют собой прослойки оранжевого пигмента с чётко очерченными краями. Расположение полос в толще раковины характеризуется выраженной онтогенетической изменчивостью. В момент появления (на первом году жизни моллюска) они расположены во внутренней части остракума, в последующем распространяются практически на весь остракум и исчезают на четвёртом-пятом году жизни, смещаясь в гипостракум.

В месте расположения полос раковина имеет обычную микроструктуру. Оранжевые полосы характерны для моллюсков с жёлто-пурпурной раковиной, иногда признак наблюдался у особей с пурпурной фоновой окраской.

$V^P$  — «Коричневые (пурпурные) полосы» (рис. 1U). Редкий вариант окраски (0,2 %). На раковине присутствуют две широкие полосы различных оттенков коричневого, иногда почти чёрного цвета ( $81_{\pm 35}$ :  $50_{\pm 23}$ :  $23_{\pm 20}$ ), расположенные в верхней и нижней части оборота. Полосы могут либо быть организованы как прослойки пурпурного пигмента в верхней части остракума, ниже которых тянется в той или иной степени выраженный пигментный «шлейф», либо занимать всю толщу раковины. В месте расположения полос раковина имеет обычную микроструктуру. Коричневые полосы зачастую встречаются у *L. obtusata*, имеющих фоновую окраску с участием оранжевого пигмента. Реже этот признак наблюдается у жёлтых и жёлто-пурпурных моллюсков, в редких случаях — у литторин с депигментированной раковиной<sup>5</sup>. Изменчивость признака проявляется в изменении интенсивности окраски полос (вплоть до полной депигментации) и их ширины, в редукции отдельных полос, слиянии и распространении полос на всю или часть поверхности раковины. У жёлто-оранжевых моллюсков депигментация полос приводит к появлению варианта окраски, при котором особи внешне выглядят как жёлтые моллюски с двумя продольными оранжевыми полосами. Рисунок из пятен белого или пурпурного пигмента, если он присутствует, всегда формируется вне зоны расположения полос.

$V_0$  — «Широкие продольные полосы отсутствуют».

**Отличия двух систем классификации.** Основным отличием от предыдущей версии системы классификации признаков окраски (Сергиевский и др., 1995) является соответствие между выделенными фенотипами и реально существующими группами генов, отвечающих за формирование разных элементарных признаков. Ранее существовавшие группы фенов «белая окраска» и «пигментная окраска остракума» объединены в одну группу «фоновая окраска раковины», так как фоновая окраска возникает как результат взаимодействия ряда веществ, часть из которых (меланин и каротиноиды) является пигментами, а часть (гуанин) служит основой для формирования структурной окраски. Количественные градации признаков — аналогичные ранее выделенным вариантам  $W_1$ – $W_3$  — в предложенной нами системе классификации специально не выделяются. Тем не менее они могут быть полезны, и при необходимости соответствующие числовые индексы могут быть без труда введены в модель.

В группе фенов «широкие полосы» выделен ряд новых фенов, так как результаты морфологических и генетических исследований показали, что коричневые, белые и оранжевые полосы — самостоятельные структуры, различающиеся с точки зрения организации, онтогенеза и наследования. Фенотип «бесполосые особи» теперь является общим для всех вариантов полосатости и означает, что генетические системы, ответственные за формирование трёх типов полос, не активны.

Относительно небольшие изменения претерпела группа фенов, связанных с формированием пятнистого рисунка. Однако данные по генетике (Козминский и др., 2010) показывают, что механизм наследования признака сложнее, чем предполагалось ранее: за наличие/отсутствие рисунка из белых пятен отвечают по крайней мере два гена. Чрезвычайно высокая изменчивость признака позволяет предположить, что его формирование подвержено влиянию со стороны значительно большего числа генов. Появление новых генетических данных потребует уточнения или даже существенного пересмотра этой группы фенов с привлечением новых элементарных признаков. Кроме того, в данную группу введён ранее не описанный фенотип «рисунок из пурпурных пятен». Следует подчеркнуть следующее: хотя механизмы формирования двух вариантов рисунка аналогичны, за их наследование отвечают, скорее всего, разные гены.

<sup>5</sup>У *L. saxatilis* признак всегда ассоциирован с бело-пурпурной фоновой окраской.

**Заключение.** Несмотря на широкое распространение молекулярно-биологических методов, популяционно-фенетические исследования сохраняют свою актуальность, в частности в случаях, когда речь идёт об изучении микроэволюционных процессов, непосредственно связанных с окраской (например, когда последняя выполняет защитную или терморегуляторную функцию). Необходимым условием для проведения подобных исследований является знание механизмов формирования и наследования признаков окраски. Включение в анализ новых видов, изучение которых в генетическом отношении по тем или иным причинам затруднено, возможно только на основе обобщения имеющейся информации по видам, исследованным в морфологическом и генетическом отношении, то есть с использованием методов популяционной фенетики. Молекулярно-биологические маркеры при проведении такого рода анализа выполняют, скорее, вспомогательную функцию, так как наши представления о молекулярно-генетических механизмах, лежащих в основе формирования и наследования сложных признаков, таких как окраска, пока недостаточны для полноценной замены популяционно-генетических и фенетических методов молекулярно-биологическими. Кроме того, принимая во внимание высокое разнообразие пигментов, участвующих в формировании окраски раковины (Comfort, 1950, 1951 ; Hedegaard et al., 2006 ; Lucas, 1974 ; Williams, 2017), едва ли можно говорить о существовании какой-то единственной «модели» её формирования и наследования. Для выявления общих закономерностей также необходимы использование методов популяционной фенетики и их совместный анализ с молекулярно-биологическими данными.

Важным условием для развития популяционно-фенетического направления исследований является разработка обоснованных систем описания и классификации признаков окраски. Предложенная нами система классификации признаков окраски у моллюсков рода *Littorina* может служить хорошей основой для разработки таких систем.

Как отмечено выше, разнообразие пигментов, задействованных при формировании окраски раковины у моллюсков, велико (Comfort, 1950, 1951 ; Hedegaard et al., 2006 ; Lucas, 1974 ; Williams, 2017). Как и у литторин, у многих переднежаберных моллюсков фоновая окраска раковины формируется с участием нескольких пигментов. Сомнительно, чтобы включение в раковину разных пигментов контролировалось единственным геном. Значительно более вероятной представляется реализация полигенной схемы наследования (Козминский, 2014), при которой за включение в раковину каждого пигмента отвечает отдельный (и, возможно, полиаллельный) ген. Характерная для лёгочных моллюсков моногенная полиаллельная схема наследования (Backeljau et al., 2001) является, очевидно, частным случаем этой более общей и универсальной схемы наследования. Именно поэтому в основе любой системы классификации признаков окраски, претендующей на универсальность, должна лежать полигенная схема формирования и наследования фоновой окраски.

Окраску раковины брюхоногих моллюсков можно представить как совокупность ряда элементарных признаков. Элементарные признаки, выделенные у литторин, обычны для моллюсков. Каждому признаку окраски соответствует определённое распределение пигментов в раковине, являющееся следствием закономерного изменения функциональной активности пигментобразующих клеток края мантии (Сергиевский и др., 1995). Обнаруженные у литторин особенности распределения пигментов при формировании фоновой окраски, полос и рисунка из пятен достаточно обычны для моллюсков.

С учётом разнообразия окраски раковины гастропод очевидно, что выделенные у литторин элементарные признаки окраски и соответствующие им варианты функциональной активности хроматофоров не исчерпывают всего возможного разнообразия. В частности, для описания высокого разнообразия вариантов рисунка из пятен на раковине необходимы выделение дополнительных элементарных признаков и соответствующих им режимов функциональной активности пигментобразующих клеток, а также изучение механизмов их наследования. Другими возможными

направлениями исследований являются изучение онтогенетических изменений признаков окраски и анализ связи между возможными режимами функциональной активности пигментобразующих клеток и формированием разных кальциевых слоёв раковины. Ввод в рассмотрение новых элементарных признаков окраски позволит в перспективе существенно расширить возможности предложенной нами системы классификации.

Описанная выше система классификации признаков окраски успешно опробована при изучении наследования признаков окраски раковины у литторин (Козминский, 2011, 2014, 2016 ; Козминский и др., 2010) и распределения пигментов в раковине моллюсков (Козминский и Лезин, 2007 ; Лезин и Козминский, 2008), а также при проведении популяционно-биологического мониторинга в Кандалакшском государственном природном заповеднике в 2005–2019 гг. (Козминский, 2006, 2020). Благодаря использованию универсальных принципов классификации элементов окраски (анализ разнообразия пигментов, выделение элементарных признаков, изучение механизмов их формирования и наследования), разработанная система может быть использована при описании окраски раковины не только у литторин, но и у самого широкого круга брюхоногих моллюсков.

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 05-04-48056), Программ фундаментальных исследований РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека» и «Биологическое разнообразие: инвентаризация, функции, сохранение» и государственного задания ЗИН РАН № АААА-А19-119022690122-5.*

**Благодарности.** Я выражаю глубокую признательность П. А. Лезину и М. В. Фокину за помощь, оказанную при изучении наследования признаков окраски раковины, и П. А. Лезину — за помощь при изучении формирования признаков окраски и проведении цветковых измерений. Я искренне признателен С. А. Забеленскому за помощь в идентификации пигментов раковины литторин. Я глубоко благодарен администрации Беломорской биологической станции Зоологического института РАН, и в частности В. Я. Бергеру и А. А. Сухотину, за поддержку при проведении исследований. Я благодарю Ю. Н. Курзикова за бесценную техническую помощь, а также других лиц, оказавших ту или иную помощь и поддержку при проведении исследований.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бриттон Г. *Биохимия природных пигментов*. Москва : Мир, 1986. 422 с. [Britton G. *The Biochemistry of Natural Pigments*. Moscow : Mir, 1986, 422 p. (in Russ.)]
2. Козминский Е. В. Состояние популяций и зараженность *Littorina saxatilis* (Oliv, 1792) и *L. obtusata* (Linnaeus, 1758) в Южной губе о. Рязков в 2005 г. / *Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2005 год*. Т. 2 / ред. А. С. Корякин. Кандалакша, 2006. С. 100–114. [Kozminskii E. V. Conditions of *Littorina saxatilis* (Oliv, 1792) and *L. obtusata* (Linnaeus, 1758) populations and structure of parasite invasions in these species in Yuznaya inlet of Ryashkov Island in 2006. In: *The Chronicle of Nature by the Kandalaksha Reserve for 2005*. Vol. 2 / A. S. Koryakin (Ed.). Kandalaksha, 2006, pp. 100–114. (in Russ.)]
3. Козминский Е. В. Изучение наследования продольных полос на раковине у моллюсков *Littorina obtusata* и *Littorina saxatilis* (Gastropoda, Prosobranchia) // *Генетика*. 2011. Т. 47, № 8. С. 1112–1119. [Kozminsky E. V. Inheritance of longitudinal shell bands in the snails *Littorina obtusata* and *Littorina saxatilis* (Gastropoda, Prosobranchia). *Russian Journal of Genetics*, 2011, vol. 47, no. 8, pp. 987–993. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1022795416080068>
4. Козминский Е. В. Особенности наследования фоновой окраски раковины у моллюсков *Littorina obtusata* (Gastropoda, Littorinidae) // *Генетика*. 2014. Т. 50, № 10. С. 1177–1187. [Kozminsky E. V. Inheritance of the background shell color in the snails *Littorina obtusata* (Gastropoda, Littorinidae). *Russian Journal of Genetics*, 2014, vol. 50, no. 10, pp. 1038–1047. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0016675814100051>

5. Козминский Е. В. Наследование продольных белых полос на раковине у моллюсков *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia) // *Генетика*. 2016. Т. 52, № 8. С. 991–995. [Kozminsky E. V. Inheritance of longitudinal white stripes on the shell of mollusks *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia). *Russian Journal of Genetics*, 2016, vol. 52, no. 8, pp. 882–886. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0016675816080063>
6. Козминский Е. В. Состояние популяций и зараженность *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) и *L. obtusata* (Linnaeus, 1758) в Южной губе о. Рязжков в 2017 и 2018 гг. // *Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2019 год*. Т. 2 / ред. Е. Л. Толмачева. Кандалакша, 2020. С. 62–79. [Kozminsky E. V. Conditions of *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) and *L. obtusata* (Linnaeus, 1758) populations and structure of parasite invasions in these species in Yuznaya inlet of Ryashkov Island in 2017 and 2018. In: *The Chronicle of Nature by the Kandalaksha Reserve for 2019*. Vol 2 / E. L. Tolmacheva (Ed.). Kandalaksha, 2020, pp. 62–79. (in Russ.)]
7. Козминский Е. В., Лезин П. А. Методика цветных измерений элементов окраски раковины у брюхоногих моллюсков // *Биология моря*. 2006. Т. 32, № 5. С. 371–373. [Kozminskii E. V., Lezin P. A. Method of color measurements of the elements of color in gastropod shell. *Russian Journal of Marine Biology*, 2006, vol. 32, no. 5, pp. 316–318. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1063074006050105>
8. Козминский Е. В., Лезин П. А. Распределение пигментов в раковине брюхоногого моллюска *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758) // *Биология моря*. 2007. Т. 33, № 4. С. 284–290. [Kozminsky E. V., Lezin P. A. Distribution of pigments in the shell of the gastropod *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758). *Russian Journal of Marine Biology*, 2007, vol. 33, no. 4, pp. 238–244. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1063074007040062>
9. Козминский Е. В., Гранович А. И., Сергиевский С. О. Наследование признаков окраски раковины у *Littorina saxatilis* (Olivi) (Gastropoda: Prosobranchia) // *Труды Зоологического института*. 1995. Т. 264. С. 19–34. [Kozminsky E. V., Granovitch A. I., Sergievsky S. O. Inheritance of shell colour morphs of *Littorina saxatilis* (Olivi) (Gastropoda: Prosobranchia). *Trudy Zoologicheskogo instituta*, 1995, vol. 264, pp. 19–34. (in Russ.)]
10. Козминский Е. В., Лезин П. А., Фокин М. В. Методика изучения наследования признаков окраски раковины у моллюсков рода *Littorina* (Gastropoda, Prosobranchia) // *Зоологический журнал*. 2008. Т. 87, № 5. С. 614–619. [Kozminsky E. V., Lezin P. A., Fokin M. V. A methodology of studying the inheritance of shell color in mollusks of the genus *Littorina* (Gastropoda, Prosobranchia). *Zoologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 87, no. 5, pp. 614–619. (in Russ.)]
11. Козминский Е. В., Лезин П. А., Фокин М. В. Изучение наследования рисунка из белых пятен на раковине у *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia) // *Генетика*. 2010. Т. 46, № 12. С. 1652–1659. [Kozminskii E. V., Lezin P. A., Fokin M. V. A study of inheritance of white spots on the shell of *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia). *Russian Journal of Genetics*, 2010, vol. 46, no. 12, pp. 1455–1461. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1022795410120082>
12. Лезин П. А., Козминский Е. В. Цветовые характеристики элементов окраски раковины *Littorina obtusata* (Gastropoda: Prosobranchia) и эффективность их использования при выделении фенотипических групп // *Зоологический журнал*. 2008. Т. 87, № 1. С. 29–35. [Lezin P. A., Kozminskii E. V. Color characteristics of *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia) shells and their use for distinguishing its phenotypic groups. *Zoologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 87, no. 1, pp. 29–35. (in Russ.)]
13. Сергиевский С. О., Гранович А. И., Козминский Е. В. Полиморфизм окраски раковины *Littorina saxatilis* (Olivi): принципы классификации // *Труды Зоологического института*. 1995. Т. 264. С. 3–18. [Sergievsky S. O., Granovitch A. I., Kozminsky E. V. Shell colour polymorphism of *Littorina saxatilis* (Olivi): Classification principles. *Trudy Zoologicheskogo instituta*, 1995, vol. 264, pp. 3–18. (in Russ.)]
14. Яблоков А. В. *Популяционная биология*. Москва : Высшая школа, 1987. 303 с. [Yablokov A. V. *Populyatsionnaya biologiya*. Moscow : Vysshaya shkola, 1987, 303 p. (in Russ.)]
15. Яблоков А. В., Ларина Н. И. *Введение в фенетику популяций*. Москва : Высшая школа, 1985. 159 с. [Yablokov A. V., Larina N. I. *Vvedenie v fenetiku populyatsii*. Moscow : Vysshaya shkola, 1985, 159 p. (in Russ.)]

16. Backeljau T., Baur A., Baur B. Population and conservation genetics. In: *The Biology of Terrestrial Molluscs* / G. M. Barker (Ed.). Wallingford, UK : CAB International Publishing, 2001, pp. 383–412.
17. Bevelander G., Nakahara H. An electron microscope study of the formation and structure of the periostracum of a gastropod, *Littorina littorea*. *Calcified Tissue Research*, 1970, vol. 5, no. 1, pp. 1–12. <https://doi.org/10.1007/BF02017528>
18. Comfort A. Biochemistry of molluscan shell pigments. *Journal of Molluscan Studies*, 1950, vol. 28, iss. 2-3, pp. 79–85. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.mollus.a064570>
19. Comfort A. Observations on the shell pigments of land pulmonates. *Journal of Molluscan Studies*, 1951, vol. 29, pp. 35–44. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.mollus.a064598>
20. Cook L. M. The genetics of *Cepaea nemoralis*. *Heredity*, 1967, vol. 22, no. 3, pp. 397–410. <https://doi.org/10.1038/hdy.1967.49>
21. Cook L. M., King J. M. B. Some data on the genetics of shell-character polymorphism in the snail *Arianta arbustorum*. *Genetics*, 1966, vol. 53, iss. 3, pp. 415–425. <https://doi.org/10.1093/genetics/53.3.415>
22. Délé-Dubois M.-L., Merlin J.-C. Étude par spectroscopie Raman de la pigmentation du squelette calcaire du corail. *Revue de Gemmologie*, 1981, vol. 68, pp. 10–13.
23. Estévez D., Kozminsky E., Carvajal-Rodríguez A., Caballero A., Faria R., Galindo J., Rolán-Alvarez E. Mate choice contributes to the maintenance of shell color polymorphism in a marine snail via frequency-dependent sexual selection. *Frontiers in Marine Science*, 2020, vol. 7, art. no. 614237 (15 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.614237>
24. Hedegaard G., Bardeau J.-F., Ghatignier D. Molluscan shell pigments: An *in situ* resonance raman study. *Journal of Molluscan Studies*, 2006, vol. 72, no. 2, pp. 157–162. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyi062>
25. Ito S., Konuma J. Disruptive selection of shell colour in land snails: A mark–recapture study of *Euhadra peliomphala simodae*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2020, vol. 129, no. 2, pp. 323–333. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz168>
26. Lucas M. Pigments in Mollusca. *Conchiglia*, 1974, vol. 6, pp. 5–10.
27. Miura O., Nishi S., Chiba S. Temperature-related diversity of shell colour in the intertidal gastropod *Batillaria*. *Journal of Molluscan Studies*, 2007, vol. 73, no. 3, pp. 235–240. <https://doi.org/10.1093/mollus/eym019>
28. Murray J. The genetics of the Mollusca. In: *Handbook of Genetics*. Vol. 3. *Invertebrates of Genetic Interest* / R. C. King (Ed.). New York : Plenum Press, 1975, pp. 3–31.
29. Pettitt C. W. A proposed new method of scoring the colour morphs of *Littorina saxatilis* (Olivi, 1772) (Gastropoda: Prosobranchia). *Journal of Molluscan Studies*, 1973, vol. 40, no. 6, pp. 531–538. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.mollus.a065247>
30. Reid D. G. *Systematics and Evolution of Littorina*. Dorchester, England, UK : Dorset Press, 1996, 463 p.
31. Reimchen T. E. Substratum heterogeneity, cryptic, and colour polymorphism in an intertidal snail (*Littorina mariae*). *Canadian Journal of Zoology*, 1979, vol. 57, no. 5, pp. 1070–1085. <https://doi.org/10.1139/z79-135>
32. Rolán-Alvarez E., Austin C. J., Boulding E. G. The contribution of the genus *Littorina* to the field of evolutionary ecology. In: *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* / D. J. Hughes, A. C. Dale, R. N. Hughes, I. P. Smith (Eds.). Boca Raton : CRC Press, 2015, vol. 53, pp. 157–214. <https://doi.org/10.1201/b18733>
33. Sacchi C. F. Le polychromatisme des littorines (Gasteropodes, Prosobranches) d'Europe: points de vue d'un ecologiste. *Mémoires de la Société zoologique de France*, 1974, vol. 37, pp. 75–84.
34. Scheil A. E., Hilsmann S., Triebkorn R., Köhler H.-R. Shell colouration and parasite tolerance in two helicoid snail species. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2014, vol. 117, pp. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2014.01.003>
35. Sokolova I. M., Berger V. Ja. Physiological variation related to shell colour polymorphism in White Sea *Littorina saxatilis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2000, vol. 245, iss. 1, pp. 1–23. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00132-X](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00132-X)
36. Williams S. T. Molluscan shell colour. *Biological Reviews*, 2017, vol. 92, iss. 2, pp. 1039–1058. <https://doi.org/10.1111/brv.12268>

37. Williams S. T., Ito S., Wakamatsu K., Goral T., Edwards N. P., Wogelius R. A., Henkel T., de Oliveira L. F. C., Maia L. F., Strekopytov S., Jeffries T., Speiser D. I., Marsden J. T. Identification of shell colour pigments in marine snails *Clanculus pharaonius* and *C. margaritarius* (Trochoidea; Gastropoda). *PLoS ONE*, 2016, vol. 11, no. 7, art. no. e0156664 (25 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156664>

**SPECIFICATION OF POLYMORPHISM  
AND CLASSIFICATION OF SHELL COLORATION IN GASTROPODS  
BY THE EXAMPLE OF *LITTORINA OBTUSATA* (GASTROPODA: LITTORINIDAE)**

**E. V. Kozminsky**

Zoological Institute RAS, Saint Petersburg, Russian Federation

E-mail: [ekozminsky@gmail.com](mailto:ekozminsky@gmail.com)

Understanding the patterns of microevolutionary processes involves a wide range of population genetic studies on different species. However, the number of genetically studied species is limited due to significant methodological difficulties in testing the genetic conditionality of various traits. Developing population phenetics may become an alternative, which allows considering a large number of new species subject to development of morphologically and genetically-based system to describe the variability and classification of phenotypic traits. Gastropods are a classic object for carrying out population genetic studies based on the analysis of polymorphism of shell coloration. The parametric classification system proposed by S. Sergievsky *et al.* (1995) for periwinkles of the genus *Littorina* may serve as a basis for the developing of a universal system for classifying color traits for that taxonomic group. Since a large amount of new data has been published in recent years, this system requires correction and revision. The study aims to revise the system, taking into account new material on the pigment composition, as well as on the peculiarities of the formation and inheritance of color traits, their joint occurrence, *etc.* A revised and modified classification system for shell coloration traits is presented by the example of the White Sea gastropods *L. obtusata*; this system considers the idea of the formation of a phenotype as a combination of several elementary traits. These are traits associated with the formation of: 1) a shell background color (the ability to include different pigments in the ostracum and the hypostracum color); 2) a pattern of spots (the presence of inclusions of white and/or brown pigment); and 3) wide longitudinal bands (brown, white, and orange). Elementary traits are highlighted taking into account the pigments involved, as well as the mechanisms of their formation and inheritance. When describing the shell coloration, elementary traits are first used to describe relatively simple traits (groups of phenes “Shell background color”, “Hypostracum color”, “Pattern of spots”, and “Wide longitudinal bands”), which are subsequently combined to describe the phenotype as a whole. Our study provides an overview of the available data on the qualitative composition of shell pigments in periwinkles and patterns of formation and inheritance of color traits; their possible combinations are described. The phenes isolated by us are described together with their occurrence, color specification in the RGB system, and the peculiarities of the formation, taking into account the distribution of pigments in the shell. Visible traits, that may be used to assess the distribution of pigments in the shell, are indicated. The ontogenetic changes in traits are described. Despite the fact that the proposed classification system is developed by the example of *L. obtusata*, it can be used for same purposes for other periwinkle species and, with some modifications, for a wide range of gastropod species.

**Keywords:** polymorphism, shell coloration, classification system, gastropods, *Littorina*



УДК 612.171.019-048.66:597.556.31

## ФЕНОМЕН ПОЛНОГО ПОДАВЛЕНИЯ СЕРДЕЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕРНОМОРСКОЙ СКОРПЕНЫ *SCORPAENA PORCUS* (SCORPAENIDAE) ПРИ РЕАКЦИИ НАСТОРОЖЕННОСТИ

© 2021 г. **Е. Э. Колесникова, М. П. Кирин, А. А. Солдатов, И. В. Головина**

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,  
Севастополь, Российская Федерация  
E-mail: [dr-kolesnikova@mail.ru](mailto:dr-kolesnikova@mail.ru)

Поступила в редакцию 04.03.2021; после доработки 14.05.2021;  
принята к публикации 01.09.2021; опубликована онлайн 20.09.2021.

Костистые рыбы известны как экспериментальные модели для изучения физиологических и патофизиологических процессов, в частности связанных с работой сердца. Методы, позволяющие производить анализ частотных характеристик сердечного ритма в течение длительного периода времени, нуждаются в учёте особенностей поведенческих реакций рыб, способных повлиять на результаты эксперимента. Целью работы было изучить воздействие простейшей тестовой нагрузки (звуковой раздражитель) на частотные параметры сердечной деятельности, фиксируемые волоконно-оптическим методом. Объект исследования — взрослые особи *Scorpaena porcus* длиной 12–15 см, массой 80–120 г. В ходе экспериментов каждую скорпену содержали в отдельном аквариуме с морской водой размером 400×400×350 мм с постоянной температурой ( $21 \pm 0,5$ ) °C и регулируемым содержанием кислорода (5,5–6,7 мг·л<sup>-1</sup>, нормоксия). Регистрацию частоты сердечных сокращений (ЧСС) производили инвазивным волоконно-оптическим методом, суть которого состоит в передаче излучения инфракрасного полупроводникового лазера фотоплетизмографа по тонкому волоконно-оптическому кабелю к перикардиальной мембране сердца и в последующей фиксации отражённого от сокращающегося миокарда сигнала в фотоприёмнике. При имплантации световодов фотоплетизмографа рыбу наркотизировали путём помещения в раствор анестетика (уретан, 2,4 г·л<sup>-1</sup> морской воды). В своде оперкулярной полости над областью условной проекции сердца производили минимальное рассечение выстилающего эпителия, через которое подлежащие ткани последовательно разъединяли тупым методом до достижения перикардиальной мембраны, не прорывая её. Через образовавшийся в тканях просвет к поверхности перикардиальной мембраны вводили два датчика световодов. В дальнейшем свободно плавающие скорпены принимали участие в эксперименте спустя одни сутки после хирургического вмешательства. Дополнительно нами было оценено функциональное состояние животных путём визуальной фиксации дыхательной активности по количеству движений оперкулярных крышек в минуту. При изучении влияния тестовых нагрузок на корректность регистрации ЧСС у скорпены был выявлен феномен кратковременного полного подавления сердечной деятельности, проявлявшийся при предъявлении звуковых стимулов (реакция настороженности, «замирание»). Длительность остановки сердечных сокращений составляла 31–50 с., она сопровождалась прекращением движения оперкулярных крышек (остановка дыхания, апноэ). При восстановлении сердечной деятельности отмечали два типа физиологических реакций. Для восстановительной реакции первого типа характерно одновременное увеличение ЧСС в 1,5 раза и амплитуды сигнала фотоплетизмографа в 2 раза. Второй тип восстановительной реакции сопровождался увеличением ЧСС на 22 % ( $p < 0,05$ ) на фоне снижения амплитуды сигнала датчиков фотоплетизмографа на 28 % ( $p < 0,05$ ); в пределах ~ 120 с. ЧСС скорпены возвращалась к исходным показателям. Предполагается, что в основе кратковременной

задержки сердечной деятельности скорпены лежит явление кардиореспираторного сопряжения и синхронизации. Поведенческая реакция в виде подавления генерации сердечной и одновременно дыхательной активности обеспечивает отсутствие акустических и электрических сигналов, демаскирующих местоположение хищника-засадчика, и способствует выживанию скорпен.

**Ключевые слова:** рыбы, *Scorpaena porcus*, сердце, кардиореспираторное сопряжение, реакция настороженности

Костистые рыбы в значительной степени сохраняют сходство ряда анатомических и физиологических черт с млекопитающими, что превращает их в удобную и надёжную экспериментальную модель для изучения фундаментальных / «законсервированных», проявляющихся в разных классах животных, физиологических и патофизиологических процессов (Gut et al., 2017). Двухкамерное сердце рыб подобно сердцу человека в особенностях своего развития, регенерации, электрических свойств миокарда и наличия ряда синдромов, в частности синдрома удлинённого интервала QT (long QT syndrome) (Sun et al., 2009). Существуют различные подходы к оценке сердечной деятельности костистых рыб, которые подразумевают использование разнообразных приборных «инструментов», обеспечивающих решение конкретных экспериментальных задач. В любом случае метод, который позволил бы производить анализ частотных характеристик сердечного ритма в течение длительного периода времени (до нескольких дней), нуждается в учёте особенностей поведенческих реакций рыб, способных повлиять на результаты эксперимента. В качестве объекта исследований нами была выбрана устойчивая к действию ряда стрессорных факторов (Kolesnikova & Golovina, 2020 ; Soldatov et al., 2020) черноморская скорпена (морской ёрш) *Scorpaena porcus*.

Цель работы — изучить влияние простейшей тестовой нагрузки (звуковой раздражитель) на частотные параметры сердечной деятельности скорпены, фиксируемые волоконно-оптическим методом. В задачи работы входило исследовать влияние случайных средовых факторов на результаты регистрации ритма сердца скорпены.

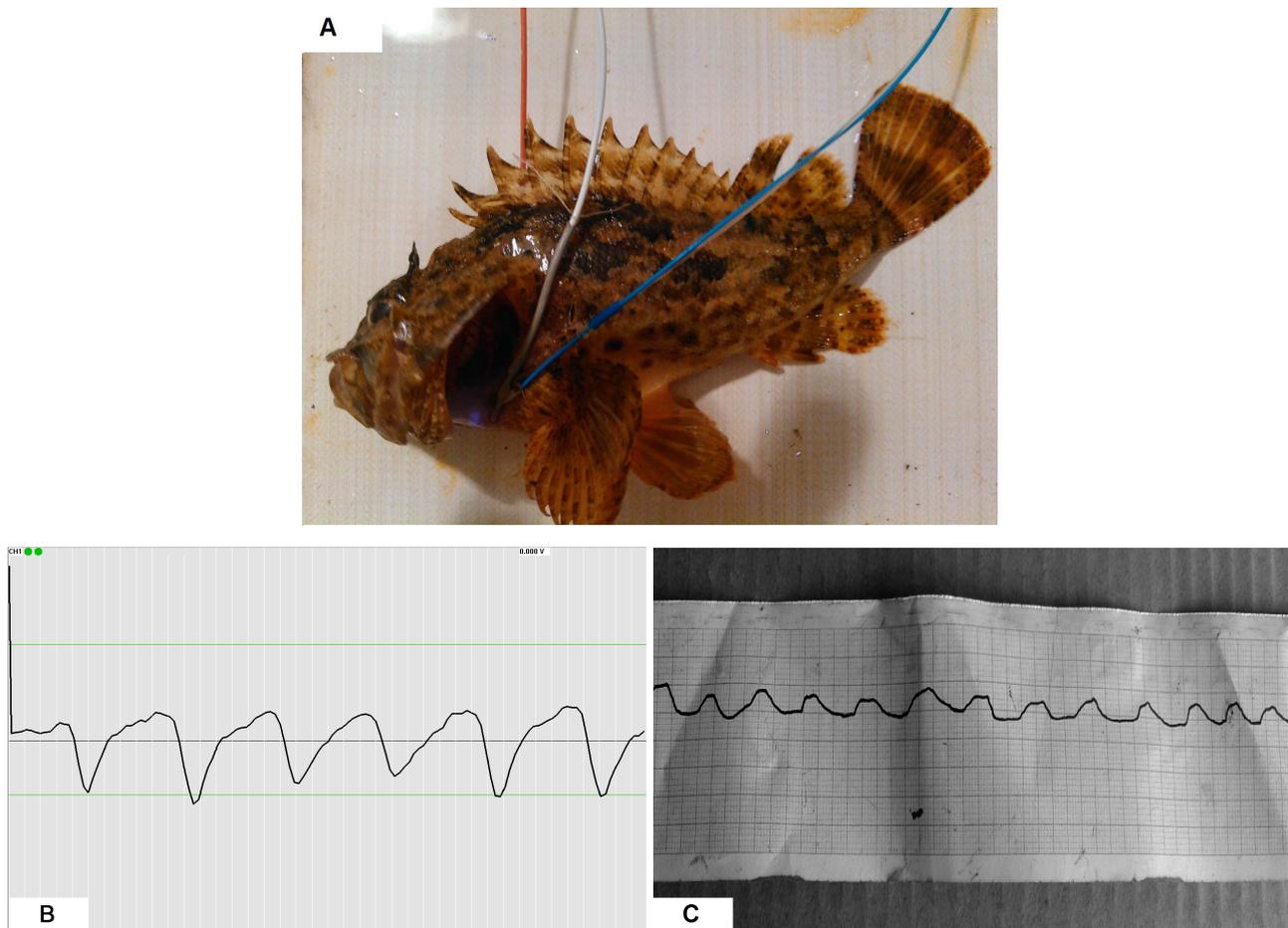
## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служили 7 взрослых особей *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 длиной 12–15 см, массой 80–120 г. Рыбу отловили в августе — сентябре ставным неводом в акватории г. Севастополя и доставили в лабораторию в пластиковых баках объёмом 60 л, с аэрацией. Для снятия стресса после транспортировки рыбу содержали в течение 7 сут в проточном аквариуме; использовали только подвижных и активно питающихся особей. В ходе проводимых экспериментов каждую скорпену содержали в отдельном аквариуме-стенде размером 400×400×350 мм с морской водой при контролируемой температуре ( $21 \pm 0,5$ ) °С и содержании кислорода ( $5,5\text{--}6,7$  мг·л<sup>-1</sup>, нормоксия) (Soldatov et al., 2020).

Регистрацию частоты сердечных сокращений (далее — ЧСС) производили инвазивным волоконно-оптическим методом впервые на представителе костистых рыб; ранее подобный метод использовали на ракообразных (Сладкова и др., 2016). Суть волоконно-оптического метода состоит в передаче излучения инфракрасного полупроводникового лазера фотоплетизмографа (ЛВОФ-3, производитель ООО «НИЦ Экоконтур», Россия) по тонкому волоконно-оптическому кабелю к перикардиальной мембране сердца (рис. 1А) и в последующей регистрации отражённого от сокращающегося миокарда сигнала в фотоприёмнике.

После соответствующего усиления, фильтрации и преобразования в цифровую форму кардиосигнал анализировали на компьютере и записывали в виде фотоплетизмограммы (рис. 1В), позволяющей судить о динамике ЧСС. Волоконно-оптический метод даёт возможность длительное время исследовать функциональное состояние рыб, не оказывая влияния на их поведение и не вызывая состояния стресса. При имплантации световодов фотоплетизмографа адаптированную

к лабораторным условиям рыбу наркотизировали путём помещения в раствор анестетика (уретан,  $2,4 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$  воды) (Soldatov, 2005). Затем в своде оперкулярной полости над областью условной проекции сердца производили минимальное рассечение выступающего эпителия, через которое подлежащие ткани последовательно разъединяли так, чтобы избежать их повреждения, до достижения перикардиальной мембраны, не прорывая её. Через образовавшийся в тканях просвет к поверхности перикардиальной мембраны вводили два датчика световодов.



**Рис. 1.** *Scorpaena porcus* с прикреплёнными регистрирующими датчиками (А): 1 и 2 — электроды портативного электрокардиографа; 3 и 4 — световоды оптических датчиков фотоплетизмографа. Фоновая сердечная активность скорпены в состоянии покоя: при регистрации фотоплетизмографом (В); при регистрации портативным электрокардиографом (С)

**Fig. 1.** *Scorpaena porcus* with attached recording sensors (А): 1 and 2 – electrodes of a portable electrocardiograph; 3 and 4 – light guides of photoplethysmograph optical sensors. Steady state cardiac activity of *Scorpaena porcus*: photoplethysmograph registration (В); portable electrocardiograph registration (С)

Устойчивую позицию датчиков обеспечивали путём подшивания шёлковой нитью кабелей световодов к кожным покровам над клейтрумом и в области спинного плавника, что позволяет фиксировать кабели в вертикальном положении, перпендикулярно относительно продольной оси тела скорпены. В дальнейшем свободно плавающие скорпены принимали участие в эксперименте спустя одни сутки реабилитации после хирургического вмешательства. У рыб учитывали реакции только на первые два предъявления раздражителя в связи с частичным угасанием последующих реакций на стимул в виде укорочения времени проявления настороженности, не отмечавших установленного физиологического феномена. Фотоплетизмограммы были сопоставлены

с ЭКГ (рис. 1В), полученными с помощью портативного электрокардиографа (ЭК1Т-03М); при регистрации ЭКГ модифицированные электроды выставляли в основание спинного и левого грудного плавников скорпены (рис. 1А). Дополнительно оценивали функциональное состояние животных путём визуальной фиксации дыхательной активности по количеству движений оперкулярных крышек в минуту. Для изучения влияния тестовых нагрузок на сердечную деятельность нами выбран простейший звуковой раздражитель, постукивание по стеклу аквариума, который мог оказать воздействие на физиологические реакции скорпены.

Статистические сравнения выполнены на основе двустороннего *t*-критерия Стьюдента, результаты представлены как ( $M \pm m$ ).

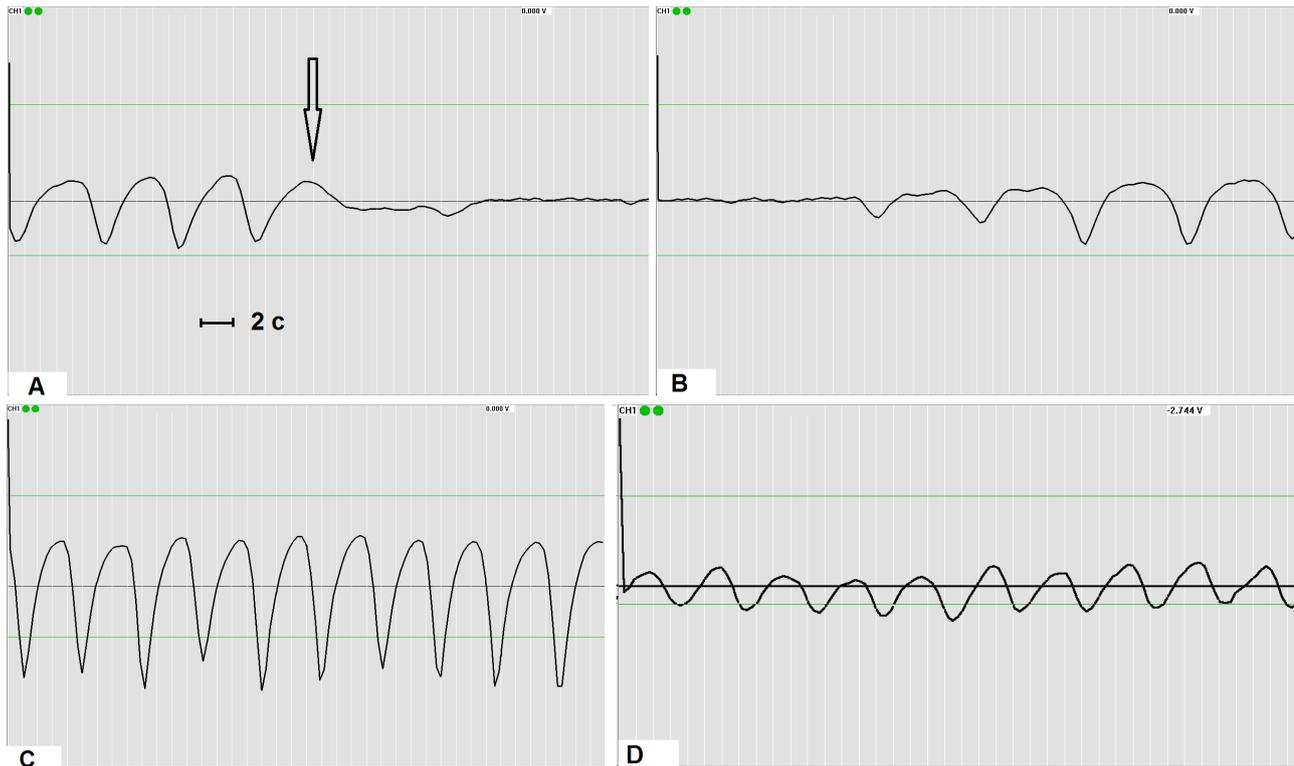
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные фотоплетизмограммы позволили определить средние показатели ЧСС скорпены в состоянии покоя, ( $11,22 \pm 1,07$ ) уд·мин<sup>-1</sup>, которые соответствовали аналогичному количеству дыхательных движений (рис. 2). При изучении влияния тестовой нагрузки на регистрируемые параметры работы миокарда нами выявлен феномен полного подавления сердечной деятельности. Так, простое постукивание по стеклу аквариума, наряду со взмахом руки, сопровождалось возникновением у рыб реакции настороженности («замирания») с сопутствующим практически полным исчезновением сердечных сокращений (рис. 2А).

Необходимо отметить, что реакция настороженности также сопряжена с прекращением движения оперкулярных крышек (остановка дыхания, апноэ). Спустя несколько десятков секунд (от 31 до 50 с.;  $39,0 \pm 7,6$  с.) после действия звукового раздражителя сокращение сердца скорпены возобновлялось (рис. 2В). При восстановлении сердечной деятельности отмечены два типа физиологических реакций. Для первого типа восстановительной реакции ( $n = 2$ ) характерно одновременное увеличение в 1,5 раза ЧСС (тахикардия) и в 2 раза амплитуды сигнала фотоплетизмографа (рис. 2С). Второй тип восстановительной реакции ( $n = 5$ ) сопровождался увеличением ЧСС на 22 % ( $p < 0,05$ ) на фоне снижения амплитуды сигнала датчиков фотоплетизмографа на 28 % ( $p < 0,05$ ) (рис. 2D). В пределах приблизительно 120 с. ЧСС скорпены возвращалась к исходным показателям. Подобная реакция сердечной мышцы костистых рыб ранее не была описана в литературе.

Известно, что сокращения сердца позвоночных инициируются встроенным в него миогенным генератором сердечного ритма; кроме того, фоновые значения ЧСС могут регулироваться механизмами ЦНС, которые, используя эфферентные пути вегетативной нервной системы, оказывают как тормозное парасимпатическое, так и возбуждающее симпатическое воздействие на работу сердца (Taylor et al., 2014).

Между сокращениями сердца и дыхательной активностью рыб существуют тесные временные взаимоотношения в виде кардиореспираторного сопряжения (cardiorespiratory coupling, CRC) и синхронизации (cardiorespiratory synchronization, CRS), достигающие соотношения 1:1 (Satchell, 1959; Taylor, 1992; Taylor et al., 2009); они определяются спецификой движения потока воды через жаберный аппарат и его перфузией циркулирующей кровью. Подобное тесное согласование пропорций вентиляции и перфузии способствует оптимизации газообмена относительно циркуляторного противотока в жаберной ткани (Taylor, 1992). CRS, очевидно, зависит от комбинации «прямого» центрального и рефлекторного, связанного с различными рецепторами, контролирующими механизмов (Taylor, 1992; Taylor et al., 1999). Анатомической основой проявления CRS является тесное соседство кардио- и респираторного центров в стволе мозга, включающих элементы моторных ядер тройничного (V), лицевого (VII), языкоглоточного (IX) и блуждающего (X) черепно-мозговых нервов (далее — ЧМН); двигательные ядра ЧМН связаны между собой и с ретикулярной формацией.



**Рис. 2.** Фотоплетизмограммы скорпены *Scorpaena porcus*. А — задержка сердечной деятельности скорпены при реакции настороженности, возникавшей при постукивании по стенке аквариума (момент предъявления стимула отмечен стрелкой); В — восстановление сердечной деятельности скорпены после прекращения действия раздражителя и отмены реакции настороженности; С — увеличение количества сердечных сокращений и их амплитуды в период, следующий за отменой реакции настороженности (первый тип восстановительной физиологической реакции); D — увеличение количества сердечных сокращений при низкой амплитуде в период, следующий за отменой реакции настороженности (второй тип восстановительной физиологической реакции)

**Fig. 2.** Photoplethysmograms of the scorpionfish *Scorpaena porcus*: A – delayed cardiac activity of the scorpionfish during the alertness reaction under the tapping on the aquarium wall (the moment of stimulus presentation is marked by an arrow); B – restoration of the scorpionfish cardiac activity after the stimulus and the cancellation of alertness reaction; C – an increase in the heart rate and its amplitude in the period following the cancellation of the alertness reaction (first type of restorative physiological reaction); D – an increase in the heart rate at low amplitude in the period following the cancellation of the alertness reaction (second type of restorative physiological reaction)

Определённые элементы CRS также присутствуют у млекопитающих в виде увеличения ЧСС во время вдоха, определяемого как дыхательная синусовая аритмия (respiratory sinus arrhythmia, RSA) (Jordan & Spyer, 1987). Причиной RSA считают связанные с дыханием флуктуации тормозного действия блуждающего нерва (*n. vagus*, X ЧМН) на сократительную активность миокарда, закладывающиеся под депрессорным влиянием локализованных в двойном ядре (*nucleus ambiguus*) инспираторных нейронов вентральной респираторной группы на преганглионарные нейроны *n. vagus*. У костистых рыб «варьирующий» сердечный ритм также включает «респираторные компоненты». Активность *n. vagus* может обеспечивать преобладающий режим регуляции сердечной функции рыб (Taylor et al., 1999), устраняемый при ваготомии (перерезке *n. vagus*) (Cambell et al., 2004). Считают, что тормозной эффект *n. vagus* реализуется через непосредственно связанные с миогенным механизмом генерации сердечного ритма м-холинорецепторы (Taylor et al., 1999).

У морских рыб тоническая активность сердечных ветвей *n. vagus* регулируется относительно притока афферентных импульсов от хемо- (Cambell et al., 2004) и механорецепторов жаберного аппарата (Young et al., 1993). В частности, в эксперименте со стимуляцией жаберных

ветвей *n. vagus* установлено наличие афферентной обратной связи, которая, вероятно, «берёт начало» от жаберных механорецепторов и управляет ритмической активностью сердечных ветвей *n. vagus* (Young et al., 1993); при этом отдельные преганглионарные нейроны *n. vagus* выказывают отчётливую реакцию на механическую стимуляцию жаберных перегородок в виде такого всплеска их активности, вследствие которого может развиваться преходящая брадикардия (Barrett & Taylor, 1985). Выраженное подавление сердечных сокращений при стимуляции *n. vagus* показано у камбалы *Pleuronectes platessa* (Cobb & Santer, 1972) и карпа *Cyprinus carpio* (Saito, 1973). Кроме того, установлено, что развивающееся после ваготомии увеличение ЧСС также сопровождалось отменой так называемого рефлекса приближения (approach reflex) с характерными, наблюдаемыми при беспокойстве, периодами брадикардии у интактной форели *Oncorhynchus mykiss* (Priede, 1974).

Как упоминалось выше, у скорпены подавление сокращений сердечной мышцы отмечено одновременно с прекращением движений оперкулярных крышек (остановка дыхания). Рыбы сохраняют черты более примитивной метамерной организации дыхательной системы по сравнению с млекопитающими (Satchell, 1959), когда многочисленные механорецепторы жабр обеспечиваются тормозными афферентными волокнами в составе жаберных ветвей VII, IX ЧМН, включая *n. vagus* (Sutterlin & Saunders, 1969). Иницируемый при вдохе поток афферентных импульсов от механорецепторов жабр переносится волокнами *n. vagus* и участвует в регуляции жаберного дыхания рыб (Satchell, 1959); вероятно, упомянутый механизм в определённом приближении является аналогом рефлекса Геринга — Брейера млекопитающих, так как у рыб, помимо эпизодов брадикардии, стимуляция *n. vagus* сопровождается задержками дыхания (Satchell, 1959). Вместе с тем у млекопитающих задержки дыхания в виде преходящего апноэ возникают при фармакологической блокаде *n. vagus* (Harris & Milsom, 2001). Вопрос о том, возможно ли у рыб ситуационно устранять/модифицировать афферентную импульсацию *n. vagus* до развития апноэ (Harris & Milsom, 2001) либо задействовать обратную связь между рефлекторной остановкой дыхания и активностью *n. vagus*, обеспечивающего подавление сердечной деятельности, требует дальнейшего изучения.

В формирование дыхательных движений рыб также вовлекается задний мозг (Ballintijn & Roberts, 1982), который содержит мостовую часть и мозжечок. Подобное заключение базируется на результатах перерезки ромбовидного мозга рыб по каудальной и ростральной границам, что не сопровождалось отменой дыхательной активности, обеспечиваемой соматическими мышцами жаберного аппарата. Участие координирующего двигательного центра (в том числе в качестве универсального регулятора соматических и вегетативных функций) в механизмах генерации дыхательной активности рыб может облегчать рефлекторную остановку вентиляторных движений жаберного аппарата, которые опосредованно сопряжены с механизмами формирования сердечного ритма.

Можно предположить, что основным триггером «консервативного» механизма CRS является респираторная модуляция сердечных сокращений (Taylor et al., 2014), которая задействует «пути» *n. vagus*. Установленное нами полное подавление сердечной деятельности при реакции настороженности скорпены является частным случаем CRS, так как остановка ритмических сокращений сердечной мышцы была отмечена одновременно с прекращением движений оперкулярных крышек, обеспечивающих дыхательный процесс. Очевидно, что в организме скорпены степень CRS приобретает такой уровень выраженности, при котором рефлекторное прекращение дыхательных движений влечёт за собой полное подавление работы сердца.

Известно, что жизнь рыб протекает в разнообразных физических (световых, акустических и электрических) полях (Баринава и Асылбекова, 2019). Вместе с тем дальность видимости объектов в воде очень мала и колеблется в ограниченных пределах (один-два десятка метров).

В плотной водной среде механические, звуковые колебания очень быстро распространяются на значительные расстояния, что может либо способствовать демаскировке животных, либо заблаговременно предупреждать о приближении потенциальной опасности (Протасов, 1965). Кроме акустических сигналов (включая звуки работающих крышек жаберного аппарата и сокращений камер сердца, хруст сочленений скелета, гидродинамические звуки), очень слабые электрические разряды, возникающие в результате сокращения мышц, исходят практически от всех морских животных (Протасов, 1972), что привлекает к ним хищных рыб, обладающих способностью обнаруживать электрические поля других живых существ. Скорпена является признанным хищником-засадчиком, которому важно не проявлять своё присутствие при приближении потенциальной жертвы. По-видимому, аналогичная поведенческая реакция скорпены в виде полного «замирания» должна проявляться и в том случае, когда она сама выступает в качестве потенциальной жертвы для более крупных хищников. В обеих ситуациях прерывание генерации и полное отсутствие акустических и электрических сигналов, указывающих на местоположение маскирующейся скорпены, способствуют её выживанию как вида. Очевидно, установленный нами феномен соответствует максиме, согласно которой физиологическая трансформация предполагает акцент на роли собственной активности организма в эволюционном процессе, подчёркивая, что «жить — значит реагировать, а отнюдь не быть жертвой» (Чайковский, 1990).

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации 121041400077-1) и при поддержке проекта РФФИ № 20-44-920001.*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Барина Г. К., Асылбекова А. С. *Этология рыб*. Астана : Казахский агротехнический университет им. С. Сейфуллина, 2019. 300 с. [Barinova G. K., Asylbekova A. S. *Etologiya ryb*. Astana : Kazakhskii agrotekhnicheskii universitet im. S. Seifullina, 2019, 300 p. (in Russ.)]. <http://repository.kazatu.kz/jspui/handle/123456789/389>
2. Протасов В. Р. *Биоакустика рыб*. Москва : Наука, 1965. 208 с. [Protasov V. R. *Bioakustika ryb*. Moscow : Nauka, 1965, 208 p. (in Russ.)]
3. Протасов В. Р. *Биоэлектрические поля в жизни рыб*. Москва : Наука, 1972. 228 с. [Protasov V. R. *Bioelektricheskie polya v zhizni ryb*. Moscow : Nauka, 1972, 228 p. (in Russ.)]
4. Сладкова С. В., Сафронова Д. В., Холодкевич С. В. Изучение влияния изменений режимов освещённости, температуры и процесса кормления на кардиоактивность раков – биоиндикаторов в биоэлектронных системах мониторинга качества поверхностных вод // *Вестник СПбГУ. Серия 3*. 2016. № 1. С. 137–149. [Sladkova S. V., Safronova D. V., Kholodkevich S. V. The study of the effect of light intensity, temperature and feeding conditions changes on the cardiac activity of crayfish-bioindicators in bioelectronic systems for surface water quality monitoring. *Vestnik SPbGU, Seriya 3*, 2016, no. 1, pp. 137–149. (in Russ.)]
5. Чайковский Ю. В. *Элементы эволюционной диатропники*. Москва : Наука, 1990. 272 с. [Chaikovskii Yu. V. *Elementy evolyutsionnoi diatropiki*. Moscow : Nauka, 1990, 272 p. (in Russ.)]
6. Ballintijn C. M., Roberts B. L. A Hering–Breuer-type reflex from the gill arches of teleost fish. In: *Exogenous and Endogenous Influences on Metabolic and Neural Control* : proceedings of the third congress of the European Society for Comparative Physiology and Biochemistry, 1982, vol. 2, pp. 55–56. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-028845-1.50036-6>
7. Barrett D. J., Taylor E. W. The location of cardiac vagal preganglionic neurones in the brainstem of the dogfish. *Journal of Experimental Biology*, 1985, vol. 117, iss. 1, pp. 449–458. <https://doi.org/10.1242/jeb.117.1.449>
8. Cambell H. A., Taylor E. W., Egginton S. The use of power spectral analysis to determine cardiorespiratory control in the short-horned

- sculpin *Myoxocephalus scorpius*. *Journal of Experimental Biology*, 2004, vol. 207, pp. 1969–1976. <https://doi.org/10.1242/jeb.00972>
9. Cobb J. L., Santer R. M. Excitatory and inhibitory innervation of the heart of plaice (*Pleuronectes platessa*); anatomical and electrophysiological studies. *Journal of Physiology*, 1972, vol. 222, iss. suppl., pp. 42–43.
  10. Gut P., Reischauer S., Stainier D. Y. R., Arnaud R. Little fish, big data: Zebrafish as a model for cardiovascular and metabolic disease. *Physiological Reviews*, 2017, vol. 97, no. 3, pp. 889–938. <https://doi.org/10.1152/physrev.00038.2016>
  11. Harris M. B., Milsom W. K. Vagal feedback is essential for breathing in unanesthetized ground squirrels. *Respiration Physiology*, 2001, vol. 125, iss. 3, pp. 199–212. [https://doi.org/10.1016/S0034-5687\(00\)00220-6](https://doi.org/10.1016/S0034-5687(00)00220-6)
  12. Jordan D., Spyer K. M. Central neural mechanisms mediating respiratory-cardiovascular interactions. In: *Neurobiology of the Cardiorespiratory System*. Manchester : Manchester University Press, 1987, pp. 322–341.
  13. Kolesnikova E. E., Golovina I. V. Oxidoreductase activities in oxyphilic tissues of the Black Sea ruff *Scorpaena porcus* under short-term hydrogen sulfide loading. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 2020, vol. 56, no. 5, pp. 459–470. <https://doi.org/10.1134/S0022093020050099>
  14. Priede I. G. The effect of swimming activity and section of the vagus nerves on heart rate in rainbow trout. *Journal of Experimental Biology*, 1974, vol. 60, iss. 2, pp. 305–319. <https://doi.org/10.1242/jeb.60.2.305>
  15. Saito T. Effects of vagal stimulation on the pacemaker action potentials of carp heart. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 1973, vol. 44, iss. 1, pp. 191–199. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(73\)90381-2](https://doi.org/10.1016/0300-9629(73)90381-2)
  16. Satchell G. H. Respiratory reflexes in the dogfish. *Journal of Experimental Biology*, 1959, vol. 36, iss. 1, pp. 62–71. <https://doi.org/10.1242/jeb.36.1.62>
  17. Soldatov A. A. Physiological aspects of effects of urethane anesthesia on the organism of marine fishes. *Hydrobiological Journal*, 2005, vol. 41, no. 1, pp. 113–126. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v41.i1.130>
  18. Soldatov A. A., Golovina I. V., Kolesnikova E. E., Sysoeva I. V., Sysoev A. A., Kukhareva T. A., Kladchenko E. S. Activity of energy metabolism enzymes and ATP content in the brain and gills of the Black Sea scorpionfish *Scorpaena porcus* under short-term hypoxia. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 2020, vol. 56, iss. 3, pp. 224–234. <https://doi.org/10.1134/S0022093020030059>
  19. Sun P., Zhang Y., Yu F., Parks E., Lyman A., Wu Q., Ai L., Hu C. H., Zhou Q., Shung K., Lien C. L., Hsiai T. K. Micro-electrocardiograms to study post-ventricular amputation of zebrafish heart. *Annals of Biomedical Engineering*, 2009, vol. 37, no. 5, pp. 890–901. <https://doi.org/10.1007/s10439-009-9668-3>
  20. Sutterlin A. M., Saunders R. L. Proprioceptors in the gills of teleosts. *Canadian Journal of Zoology*, 1969, vol. 47, no. 6, pp. 1209–1212. <https://doi.org/10.1139/z69-188>
  21. Taylor E. W. Nervous control of the heart and cardiorespiratory interactions. In: *Fish Physiology*. New York : Academic Press, 1992, pp. 343–387.
  22. Taylor E. W., Jordan D., Coote J. H. Central control of the cardiovascular and respiratory systems and their interactions in vertebrates. *Physiological Reviews*, 1999, vol. 79, iss. 3, pp. 855–916. <https://doi.org/10.1152/physrev.1999.79.3.855>
  23. Taylor E. W., Leite C. A. C., Levings J. J. Central control of cardiorespiratory interactions in fish. *Acta Histochemica*, 2009, vol. 111, iss. 3, pp. 257–267. <https://doi.org/10.1016/j.acthis.2008.11.006>
  24. Taylor E. W., Leite C. A., Sartori M. R., Wang T., Abe A. S., Crossley D. A. The phylogeny and ontogeny of autonomic control of the heart and cardiorespiratory interactions in vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 2014, vol. 217, iss. 5, pp. 690–703. <https://doi.org/10.1242/jeb.086199>
  25. Young M. J., Taylor E. W., Butler P. J. Central electrical stimulation of the respiratory nerves of the anaesthetized, decerebrate dogfish, *Scyliorhinus*, and its effect on fictive respiration. *Journal of Physiology*, 1993, vol. 459, iss. suppl., pp. 104.

## PHENOMENON OF THE COMPLETE SUPPRESSION OF CARDIAC ACTIVITY IN THE BLACK SEA SCORPIONFISH *SCORPAENA PORCUS* (SCORPAENIDAE) DURING AN ALERTNESS REACTION

E. E. Kolesnikova, M. P. Kirin, A. A. Soldatov, and I. V. Golovina

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

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

Teleosts serve as experimental models for the physiological and pathophysiological processes investigation, in particular those related to the heart work. Methods allowing to analyze the frequency parameters of the heart functioning over a long period of time require taking into account the peculiarities of fish behavioral reactions, that can affect the results of the experiment. The aim of this study was to examine the effect of the simplest test loading (sound stimulus) on the frequency parameters of the heart activity recorded by the fiber-optic method. The objects of the study were adults of *Scorpaena porcus* (12–15 cm long, 80–120 g in weight). In the course of experiments, each scorpionfish was kept in a separate aquarium with seawater (400×400×350 mm), with constant temperature ( $21 \pm 0.5$ ) °C and given oxygen content (5.5–6.7 mg·L<sup>-1</sup>, normoxia). The heart rate (HR) recording was carried out by an invasive fiber-optic method, the essence of which is to transmit the radiation of the infrared semiconductor laser of the photoplethysmograph through a thin fiber-optic cable to the pericardial membrane of the heart and then to fix the signal reflected from the contracting myocardium in the photodetector. During implantation of the photoplethysmograph light guides, the fish were anesthetized by placing them in an anesthetic solution (urethane, 2.4 g·L<sup>-1</sup> of seawater). In the fornix of the opercular cavity above the area of the conditional heart projection, a minimal dissection of the lining epithelium was performed, through which the underlying tissues were sequentially separated by a blunt method until the pericardial membrane was reached without breaking it. Through the lumen formed in the tissues, two optical light guide sensors were introduced to the surface of the pericardial membrane. Further, free-swimming scorpionfish participated in the experiment after a day of rehabilitation after the surgery. Additionally, we assessed the functional state of the animals by visual fixation of respiratory activity by the quantity of movements of the opercular covers *per minute*. During studying the test loading effect on the correct registration of the scorpionfish HR, the phenomenon of temporary complete suppression of cardiac activity was revealed, which manifested itself upon presentation of sound stimuli (alertness, “freezing” reaction). The duration of cardiac arrest was 31 to 50 seconds; it was accompanied by the cessation of movement of the opercular covers (respiratory arrest, apnea). During the restoration of cardiac activity, two types of physiological reactions were noted. The first type of recovery reaction was characterized by a simultaneous 1.5-fold increase in the HR and a 2-fold enhancement in the photoplethysmograph signal amplitude. The second type of reaction was accompanied by a rise in the HR by 22 % ( $p < 0.05$ ) against the backdrop of a decrement in the signal amplitude of the photoplethysmograph sensors by 28 % ( $p < 0.05$ ); within ~ 120 seconds, the scorpionfish HR returned to baseline. It is assumed that the short-term delay in the scorpionfish cardiac activity is based on the phenomenon of cardiorespiratory coupling and synchronization. The behavioral reaction in the form of suppression for the cardiac and simultaneously respiratory activity generation ensures the complete absence of acoustic and electrical signals, which unmask an ambush predator location, and contributes to the scorpionfish survival.

**Keywords:** fish, *Scorpaena porcus*, heart, cardiorespiratory coupling, alertness reaction



УДК [582.261.1:574.2](262.5+265.54)

**АУТЭКОЛОГИЯ БЕНТОСНОЙ ДИАТОМОВОЙ ВОДОРΟΣЛИ  
*STRIATELLA UNIPUNCTATA* (LYNGBYE) С. А. AGARDH, 1832 —  
ИНДИКАТОРА ОРГАНИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВОД  
(ЧЁРНОЕ И ЯПОНСКОЕ МОРЯ)**

© 2021 г. Л. И. Рябушко<sup>1</sup>, А. А. Бегун<sup>2</sup>, А. Г. Широян<sup>1</sup>,  
Д. Н. Лишаев<sup>1</sup>, Е. С. Мирошниченко<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Национальный научный центр морской биологии имени А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток,  
Российская Федерация

E-mail: [larisa.ryabushko@yandex.ru](mailto:larisa.ryabushko@yandex.ru)

Поступила в редакцию 03.02.2020; после доработки 17.06.2020;  
принята к публикации 01.09.2021; опубликована онлайн 20.09.2021.

Впервые проведён анализ многолетних данных (1987–2019) изучения морфологии и аутэкологии бентосной колониальной диатомовой водоросли *Striatella unipunctata* (Lyngbye) С. А. Agardh, 1832, обитающей в микрофитобентосе Чёрного и Японского морей, включая акватории заповедных и особо охраняемых природных территорий России. Вид широко встречается на природных и искусственных субстратах в Чёрном море круглогодично, в Японском море зарегистрирован при температуре воды до  $-1,5$  °С. Количественные данные *St. unipunctata* определяли прямым подсчётом клеток в камере Горяева, используя световые микроскопы (СМ) типа Биолам Л-212, Axioskop 40 и Olympus BX41. Морфология ультраструктуры панциря *St. unipunctata* изучена в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) Hitachi SU3500 в образцах с золотопалладиевым напылением Leica EM ACE200. Представлен размерный диапазон клеток популяций: для Чёрного моря — створки 25–148 мкм длины, 8–22 мкм ширины, панцири 36,3–50,4 мкм шир., 18–24 штрихов в 10 мкм, 7–8 вставочных ободков в 10 мкм; для Японского моря — створки 85–125 мкм дл., 12–21 мкм шир., 7–8 вставочных ободков в 10 мкм, 20–25 штр. в 10 мкм, панцири 32,0–34,3 мкм дл., 10–11 мкм шир., 25 штр. в 10 мкм. Впервые изучены створки и панцири *St. unipunctata* в прижизненном состоянии в СМ и ультраструктура панцирей в СЭМ. Приведено описание морфологии, фитогеографии и экологии вида. Впервые проведено сравнение количественных показателей черноморской и япономорской популяций вида. В Казачьей бухте Чёрного моря вблизи океанариума зарегистрирована абсолютная максимальная численность клеток —  $41,6 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> при биомассе  $1,73$  мг·см<sup>-2</sup> в эпизооне культивируемой мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 в январе ( $t = +6,9$  °С) на глубине 0,5 м при избыточном органическом загрязнении вод. Минимальные значения показателей составляли  $0,26 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и  $0,011$  мг·см<sup>-2</sup> соответственно в июле ( $t = +23,5$  °С) на глубине 2,5 м. В бухте Парис (остров Русский) Японского моря в акватории Базы исследования морских млекопитающих Приморского океанариума (г. Владивосток) максимальная численность в перифитоне достигала  $207 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>. Впервые представлены снимки видов в прижизненном состоянии в СМ и очищенные панцири в СЭМ.

**Ключевые слова:** диатомовая водоросль *Striatella unipunctata*, морфология, экология, Чёрное море, Японское море

Крупноклеточные формы диатомовых водорослей, имеющие большую биомассу, формируют массовые скопления реже, чем мелкоклеточные виды, которые при определённых условиях окружающей среды чаще достигают высокой численности. К первым принадлежит бентосный вид *Striatella unipunctata*, который образует лентовидные колонии, легко распознаваемые в световом микроскопе в прижизненном состоянии по розеткам хлоропластов, похожим на цветок. Данная публикация является вторым сообщением, после статьи о популяциях *Cylindrotheca closterium* из Чёрного и Японского морей (Ryabushko et al., 2019b), посвящённым обобщению сведений о некоторых пеннатных видах диатомей, которые играют заметную роль в прибрежных экосистемах. Эти работы основаны на изучении морфологических, экологических и фитогеографических характеристик видов, слагающих сообщества микрофитобентоса, и важны при анализе сезонной динамики структуры их природных популяций.

В публикациях о микрофитобентосе обычно используют обобщённые сведения о видовом составе, численности и биомассе сообществ водорослей; данные о конкретных видах и их популяционных показателях практически отсутствуют. Индивидуальные свойства видов зачастую изучают в культурах. Так, для *St. unipunctata* в лабораторных условиях установлена двудомность, обнаружен половой процесс и аукоспоробразование; последнее является типичным только для диатомовых водорослей (Давидович и Чепурнов, 1993). Таким образом, сочетание изучения вида как из природы, так и при культивировании в лаборатории расширяет наши представления о его морфологических и экологических характеристиках.

Цель настоящего исследования — обобщить многолетние данные о морфологии, аутэкологии и фитогеографии диатомовой водоросли *Striatella unipunctata* (Lyngbye) C. A. Agardh, 1832, обитающей в микрофитобентосе Чёрного и Японского морей.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы микрофитобентоса собирали в разных экотопах Чёрного и Японского морей с 1987 по 2019 г. на глубинах от 0,5 до 12 м (рис. 1). Материал с больших глубин отбирали с помощью водолазов. Численность и размеры клеток *St. unipunctata* определяли в камере Горяева объёмом 0,9 мм<sup>3</sup> в трёх повторностях в световых микроскопах (далее — СМ) Биолам Л-212 при увеличениях 10×40×2,5 и 10×90×2,5, а также С. Zeiss Axioskop 40 (с программой AxioVision Rel. 4.6) и Olympus BX41 UPLanF1 при увеличении 10×40.

Морфологию ультраструктуры панциря *St. unipunctata* изучали в сканирующем электронном микроскопе (далее — СЭМ) Hitachi SU3500; очистку панцирей диатомей от органических веществ проводили «холодным» способом — обработкой концентрированной серной кислотой с последующей отмывкой в дистиллированной воде (Рябушко, 2013 ; Рябушко и Бегун, 2015). Микрофотографии выполнены в прижизненном состоянии вида в СМ.

Численность ( $N$ , кл.·см<sup>-2</sup>) и биомассу ( $B$ , мг·см<sup>-2</sup>) диатомовой водоросли определяли по формулам В. И. Рябушко (Рябушко, 2013):

$$N = n \cdot V / S \cdot V_k ,$$

где  $n$  — число клеток в камере Горяева;

$V$  — объём пробы, мл;

$S$  — площадь поверхности субстрата, см<sup>2</sup>;

$V_k$  — объём камеры Горяева, равный 0,9 мм<sup>3</sup>;

$$B = h \cdot V \cdot b / S \cdot V_k ,$$

где  $b$  — сумма биообъёмов клеток в камере;

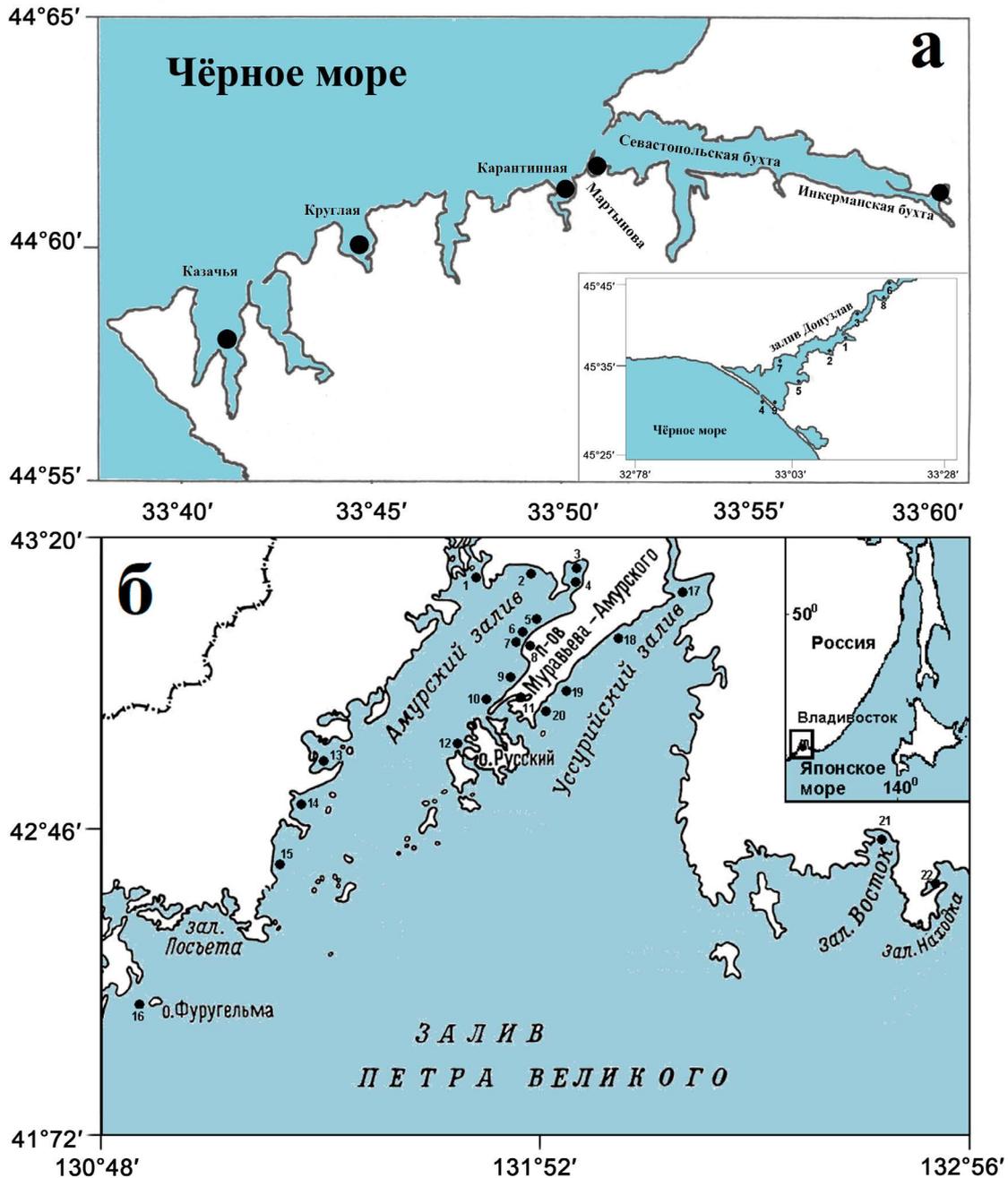
$h$  — удельный вес водоросли, равный для бентосных диатомовых  $1,2 \cdot 10^{-9}$  мг·мкм<sup>-3</sup> (Оксиюк и Юрченко, 1971).

Площадь поверхности камней ( $y$ , см<sup>2</sup>) вычисляли по формуле Р. Кэлоу (Calow, 1972):

$$y = 2,22 + 0,26(d \cdot n),$$

где  $d$  — наибольшая длина камня, см;

$n$  — наибольший периметр камня, см.



**Рис. 1.** Станции отбора проб (●) микрофитобентоса в бухтах Крымского полуострова, Чёрное море (а) и в заливе Петра Великого, Японское море (б)

**Fig. 1.** Stations (●) of microphytobenthos sampling in the bays of the Crimean Peninsula, the Black Sea (a), and in Peter the Great Bay, the Sea of Japan (б)

Площадь поверхности раковин мидии ( $S$ , см<sup>2</sup>) определяли по формуле (Михайлова и др., 1987):

$$S = 0,956 \cdot L^{2,085},$$

где  $L$  — расстояние от макушки до заднего края раковины, см.

Площадь поверхности макрофита вычисляли по формуле аллометрической зависимости площади удельной поверхности макрофита-базифита от диаметра его слоевищ (Миничева, 1989):

$$S/W = 3334/d^{0,916},$$

где  $S/W$  — удельная поверхность макрофита, см<sup>2</sup>·г<sup>-1</sup>;

$S$  — площадь поверхности макрофита, см<sup>2</sup>;

$W$  — сырая масса макрофита, г;

$d$  — диаметр слоевища макрофита, см.

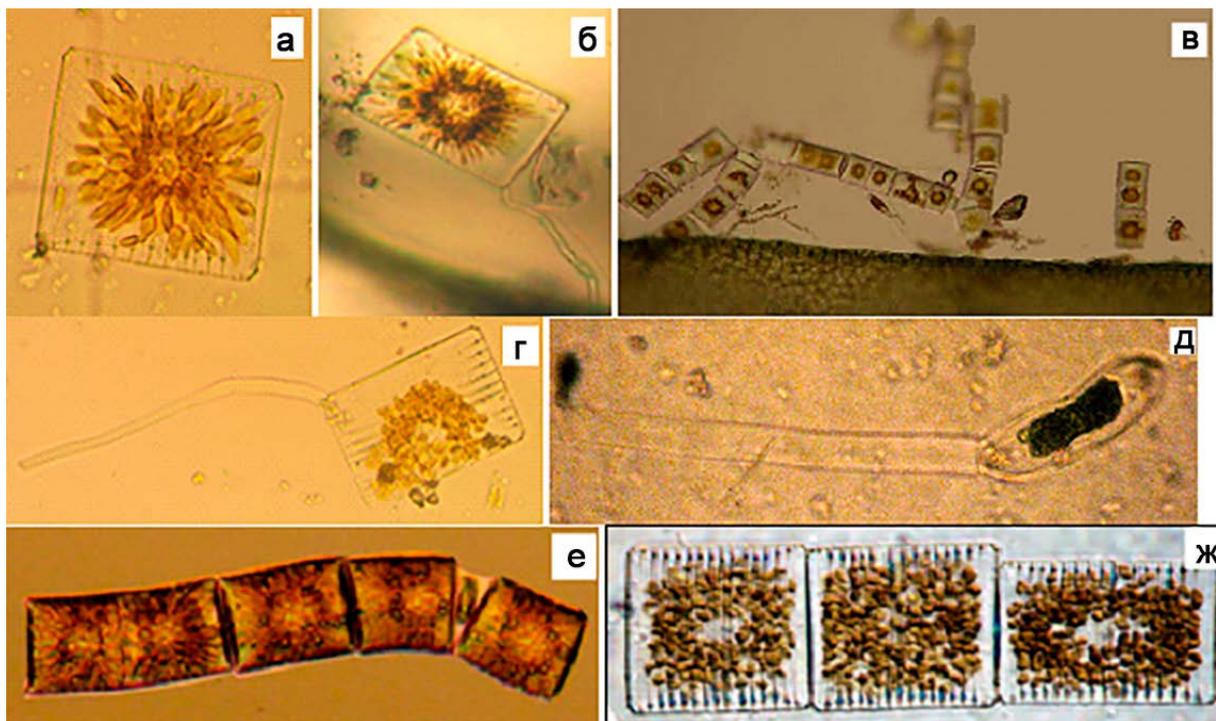
## РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследовали морфологию, экологию и фитогеографию крупноклеточной прикреплённой колониальной бесшовной пеннатной диатомовой водоросли *Striatella unipunctata* (Lyngbye) C. A. Agardh, 1832.

**Таксономия.** По классификации (Round et al., 1990), вид принадлежит классу Fragilariophyceae, порядку Striatellales Round, 1990, семейству Striatellaceae Kützing, 1844, роду *Striatella* C. A. Agardh, 1832. Вид имеет большую синонимику, его таксономическое становление относится к XIX столетию (базионим: *Fragilaria unipunctata* Lyngbye, 1819; синонимы: *Diatoma unipunctata* (Lyngbye) C. A. Agardh, 1824; *Achnanthes unipunctata* (Lyngbye) Carmichael ex Greville, 1827; *Achnanthes unipunctata* Greville, 1828; *Candollella unipunctata* (Lyngbye) Gaillon, 1833; *Tessella pedicellata* Dujardin, 1841; *Tabellaria unipunctata* (Lyngbye) Schütt, 1896) (Guiry & Guiry, 2020).

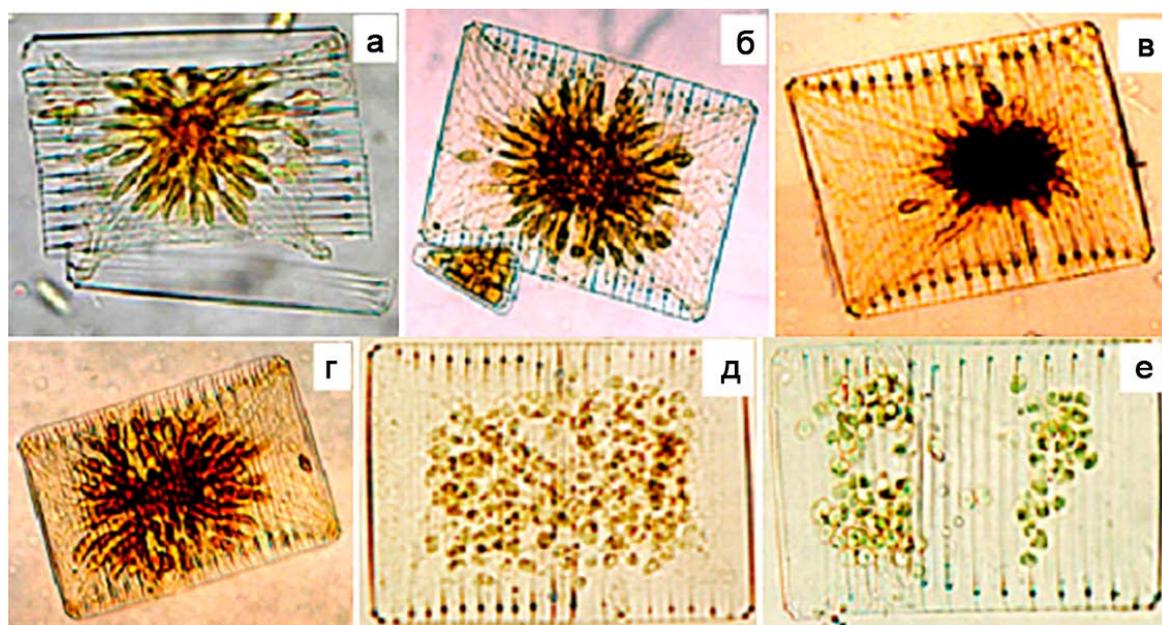
**Морфология.** Описание приведено по (Прошкина-Лавренко, 1955; Hendey, 1964) с нашими дополнениями. Клетки *St. unipunctata* с пояска четырёхугольно-таблитчатые (рис. 2, 3) со срезанными углами, соединённые в зигзаговидные или линейные цепочки, сидящие на длинной, толстой, студенистой ножке, с помощью которой вид прикрепляется к субстрату (рис. 2б, в, д). Панцирь довольно грубый, с многочисленными вставочными ободками, около 8 в 10 мкм, с нежной поперечной штриховкой вдоль краёв. Септы короткие, плоские, около 4 в 10 мкм, их свободный край утолщённый. Створки линейно-ланцетные с широко закруглёнными концами (рис. 5а), длина 38–115 мкм, ширина 8–18 мкм. Штрихи очень нежные, в косых, взаимно пересекающихся рядах, 18–22 в 10 мкм (рис. 5б). Осевое поле линейное с осевым ребром (рис. 5в, г), на концах которого по одной крупной слизевой поре с римопортулами [трубками, пронизывающими створку насквозь и открывающимися внутри щелью; обозначены стрелками (рис. 4)], что позволяет поддерживать связь клетки с окружающей средой и осуществлять с помощью слизиной ножки (римопортулы) прикрепление к субстрату. Хлоропласты многочисленные, радиально расположенные в виде розетки «цветка» (рис. 2).

Ниже приведены микрофотоснимки (СМ) клеток и колоний *St. unipunctata*, обнаруженных в Чёрном и Японском морях в прижизненном состоянии (рис. 2, 3). Клетки представлены со слизиной ножкой-стеблем для прикрепления к субстрату (рис. 2б, г), что ранее было отмечено нами и в перифитоне стеклянных пластин в бухте Карантинной для другого вида бентосной диатомеи — *Achnanthes armillaris* (O. F. Müller) Guiry, 2019 (= *Achnanthes longipes* C. Agardh) (рис. 2д). Также приведены фотографии ультраструктуры панцирей и створок черноморской популяции в СЭМ (рис. 4, 5).



**Рис. 2.** Панцири *Striatella unipunctata* с хлоропластами (а–ж), клетки на слизистой ножке (б, г), колонии диатомеи в обрастании макрофита (в), клетка *Achnanthes armillaris* на слизистой ножке (д), колонии (е, ж). Световой микроскоп. Автор фото (б, в, д, е) — (Рябушко, 2013)

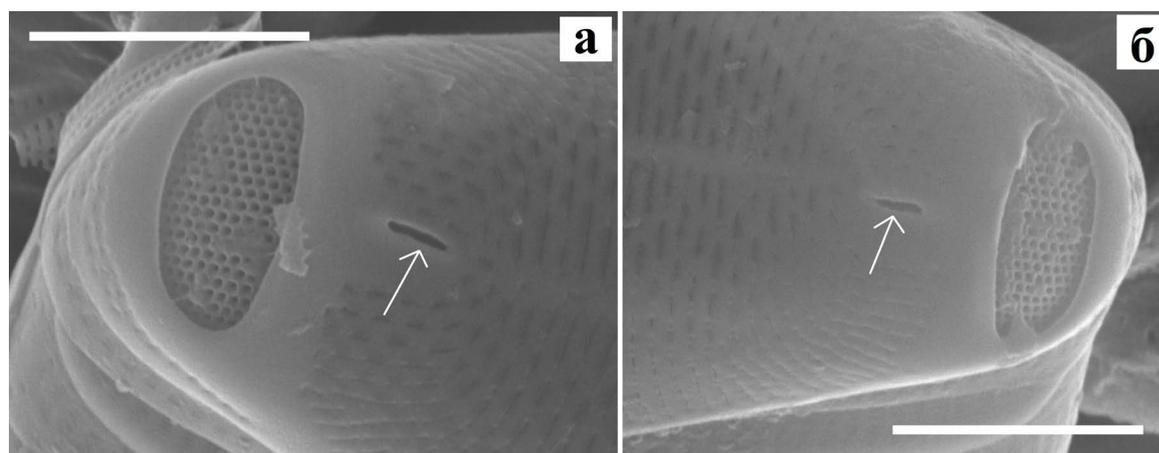
**Fig. 2.** Frustules of *Striatella unipunctata* with chloroplasts (a–ж), cells on a mucilage stalk (б, г), diatom colonies in fouling of macrophyte (в), *Achnanthes armillaris* cell on a mucilage stalk (д), and colonies (е, ж). Light microscope. The photos (б, в, д, е) by (Ryabushko, 2013)



**Рис. 3.** Клетки *Striatella unipunctata* в прижизненном (а–г) и отмирающем (д, е) состояниях с хлоропластами, Японское море. Световой микроскоп (Рябушко и Бегун, 2016)

**Fig. 3.** *Striatella unipunctata* cells *in vivo* (a–г) and in dying state (д, е) with chloroplasts, the Sea of Japan. Light microscope (Ryabushko & Begun, 2016)

Размерный диапазон клеток стриателлы из разных морей варьирует следующим образом. Для Чёрного моря — створки 25–148 мкм дл., 8–22 мкм шир.; панцири 36,3–50,4 мкм шир., 18–24 штрихов в 10 мкм (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963); 40–80 мкм дл., 10–20 мкм шир., 20–24 штр. в 10 мкм (Cleve-Euler, 1953); 60–130 мкм дл., 20–36 мкм шир. (Hendey, 1964); 70–81 мкм дл., 18–19 мкм шир., 20–22 штр. в 10 мкм (Al-Yamani & Saburova, 2011). Для Японского моря — створки 85–125 мкм дл., 12–21 мкм шир., 7–8 ободков в 10 мкм, 20–25 штр. в 10 мкм; панцири 32–34,3 мкм дл., 10–11 мкм шир., 25 штр. в 10 мкм (Рябушко и Бегун, 2016). Многие детали тонкой ультраструктуры панциря *St. unipunctata* не видны даже при большом увеличении в СМ (рис. 3а–е), однако в СЭМ эти детали видны очень хорошо. Размеры панцирей из Чёрного моря — 63–66,2 мкм дл. (рис. 4, 5).

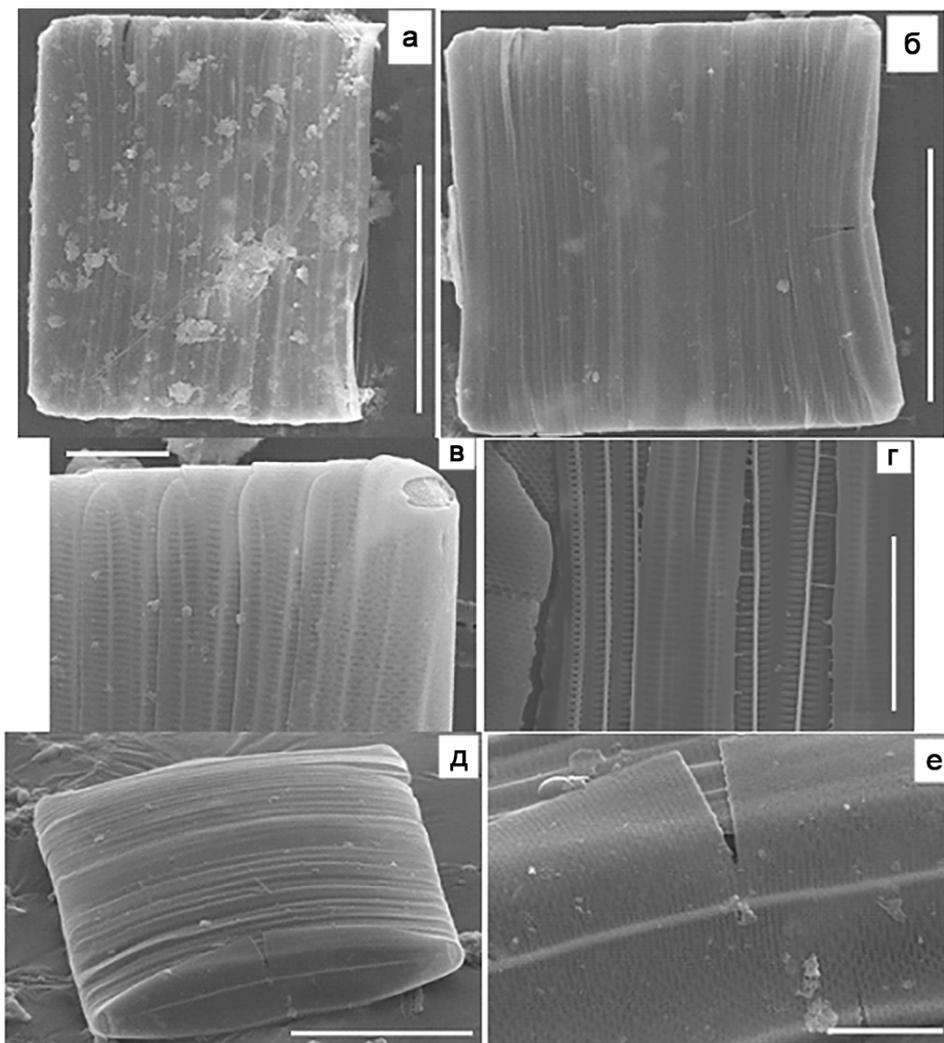


**Рис. 4.** Увеличенные фрагменты внешней стороны створки *Striatella unipunctata* со слизевыми порами на обоих концах (а, б) и римопортулами, указанными стрелками. Световой электронный микроскоп. Шкала: 4 мкм

**Fig. 4.** Fragments of *Striatella unipunctata* external valve view (а, б) with rimoportulas indicated by arrows. SEM. Scale bar: 4  $\mu$ m

**Фитогеография.** Вид является космополитом. Известен у берегов европейских морей Северного полушария и указан у берегов Южного полушария. Встречается в Балтийском, Баренцевом, Северном, Японском, Карибском, Средиземном, Мраморном, Эгейском, Чёрном и Азовском морях, Сиваше, проливе Босфор, у берегов Великобритании, Ирландии, Мексики, Швеции, Финляндии, Нидерландов, Дании, Германии, Латвии, Франции, Кувейта, Индии, Австралии и Новой Зеландии, на Атлантическом побережье Северной Америки и Багамских островов (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963 ; Рябушко, 2013 ; Рябушко и Бегун, 2016 ; Al-Yamani & Saburova, 2011 ; Guiry & Guiry, 2020 ; Hendey, 1964).

**Экология.** Вид *St. unipunctata* является морским, бентосным, эвритермным, эвригалинным, сублиторальным. Встречается при солёности выше 10 ‰ в бухтах и у берегов открытого моря, редко в северо-западном районе Чёрного моря; в крымском побережье встречается круглогодично (Кучерова, 1957 ; Рябушко, 1994, 2013). В бентосе залива Восток северо-западной части Японского моря отмечен в эпилитоне каменистых грунтов зимой и летом на глубине 0,5 м, а также в перифитоне антропогенных субстратов (Бегун, 2012 ; Рябушко, 1984). У берегов острова Родос Эгейского моря впервые зарегистрирован в эпифитоне зелёной водоросли *Bryopsis plumosa* (Hudson) C. Agardh, 1823 (Ryabushko et al., 2019a). Указан в планктоне, эпилитоне камней и эпифитоне макрофитов у берегов Великобритании (Hendey, 1964), Швеции и Кувейта (Al-Yamani & Saburova, 2011 ; Kuylenstierna, 1989).



**Рис. 5.** Внешний вид панцирей *Striatella unipunctata* с многочисленными вставочными ободками и структурой (а–д), а также продольное осевое ребро в центральной части панциря и створки (д, е). Световой электронный микроскоп. Шкалы: 40 мкм (а, б), 30 мкм (д), 5 мкм (в, г, е)

**Fig. 5.** *Striatella unipunctata* external frustules view with numerous girdle bands with a structure (а–д) and longitudinal axial of rib in the central area (д, е). SEM. Scale bars: 40 μm (а, б), 30 μm (д), 5 μm (в, г, е)

Исследования *St. unipunctata* в микрофитобентосе крымского побережья Чёрного моря были начаты в 1987 г. и носили эпизодический характер (Рябушко, 2013). В августе 1988 г. во время аварийного выброса бытовых сточных вод в Каламитском заливе в районе городского пляжа, прилегающего к Сакскому озеру, при изучении диатомей в эпифитоне красных, бурых и зелёных водорослей-макрофитов на глубине от 1,5 до 12 м при температуре воды +23 °С впервые зарегистрировано цветение воды, вызванное обилием колоний *St. unipunctata* (Ryabushko, 1997). Также были обнаружены другие виды пеннатных диатомовых водорослей из родов *Amphora* Ehrenberg ex Kützing, 1844, *Cylindrotheca* L. Rabenhorst, 1859, *Licmophora* C. A. Agardh, 1827, *Navicula* Bory, 1822, *Nitzschia* A. N. Hassall, 1845 и *Pleurosigma* W. Smith, 1852. Состав микроводорослей на всех глубинах не отличался большим разнообразием и численностью. Колонии *St. unipunctata* были самыми многочисленными из колоний всех видов, но наибольшее количество их отмечено на глубине от 2 до 10 м в эпифитоне зелёной водоросли *Cladophora albida* (Nees) Kützing, 1843 и бурой водоросли *Feldmannia lebelii* (Areschoug) Hamel, 1939. Размеры панциря стриателлы на глубине 10 м варьировали от 44,8 до 128,8 мкм дл. и от 36,3 до 50,4 мкм шир.

В относительно чистых открытых акваториях крымского побережья Чёрного моря *St. unipunctata* встречалась реже. В бухте Тебенькова, одной из бухт Севастополя, в феврале и ноябре 1990 г. на глубине 0,5 м при  $t = +6$  °С вид отмечен на талломах *Ericaria crinita* (Duby) Molinari & Guiry, 2020 (= *Cystoseira crinita* Duby 1830). В апреле 1998 г. в Казачьей бухте на 4,5 м при  $t = +15$  °С вид зарегистрирован на талломах красной водоросли *Ceramium rubrum* (Hudson) C. Agardh, 1811 (Рябушко, 2013).

При исследовании эпифитона 15 видов красных, бурых и зелёных водорослей-макрофитов в мае и августе 1990 г. в открытой прибрежной части моря у мыса Омега и в районе санаторного пляжа на выходе из бухты Круглой, не подверженной сильному антропогенному влиянию, не было отмечено массового развития этой водоросли (Рябушко, 1996). *St. unipunctata* встречалась в небольших количествах лишь на пяти из них. Впервые были получены количественные оценки её обилия в эпифитоне: красных водорослей *Laurencia papillosa* (Forsskål) Greville, 1830 с глубины 10 м — численность 200 кл.·см<sup>-2</sup>, *Phyllophora crista* (Hudson) P. S. Dixon, 1964 на 20 м — 280 кл.·см<sup>-2</sup>; бурых водорослей *E. crinita* на 5 м — 30 кл.·см<sup>-2</sup>, *Stilophora rhizodes* (C. Agardh) J. Agardh, 1841 — 110 кл.·см<sup>-2</sup>; зелёной водоросли *Ulva rigida* C. Agardh, 1823 у уреза воды — 20 кл.·см<sup>-2</sup>.

Ниже приведены количественные данные по численности и биомассе популяций стриателлы в разных экотопах крымского побережья Чёрного моря (табл. 1–3).

В Казачьей бухте с апреля по июнь 1995 г. на глубине 0,5 м *St. unipunctata* встречена на талломах различных видов водорослей-макрофитов: *Ulva rigida*, *Enteromorpha prolifera* (O. F. Müller) J. Agardh, 1883, *Chaetomorpha linum* (O. F. Müller) Kützing, 1845, *Sphacelaria cirrosa* (Roth) C. Agardh, 1824, *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye, 1819, *E. crinita*, *C. rubrum* и *Laurencia coronopus* J. Agardh, 1852 — и на листьях морской травы *Zostera marina* Linnaeus, 1753. Кроме того, в течение 1995–1996 гг. на глубинах 0,5–4,5 м в той же бухте изучена годовая и сезонная динамика количественного распределения популяций *St. unipunctata* в эпифитоне макрофитов и эпизооне раковин живой мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 (табл. 1) в местах повышенного содержания биогенных элементов (Рябушко, 2013). Численность и биомасса клеток колебались от  $0,26 \cdot 10^3$  до  $41,6 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и от 0,011 до 1,73 мг·см<sup>-2</sup>. Абсолютные максимальные значения отмечены 29.01.1996 при температуре воды +6,9 °С при средних значениях  $5,08 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и 0,21 мг·см<sup>-2</sup>. Минимальная численность ( $0,63 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) и биомасса (0,093 мг·см<sup>-2</sup>) стриателлы зарегистрированы в эпизооне мидии 28.11.1995 на глубине 0,5 м при +12 °С (табл. 1).

**Таблица 1.** Численность (N) и биомасса (B) популяций *Striatella unipunctata* в разных экотопах Казачьей бухты крымского побережья Чёрного моря

**Table 1.** Abundance (N) and biomass (B) of *Striatella unipunctata* populations in different ecotopes of the Kazachya Bay of the Crimean coastal waters of the Black Sea

Дата отбора проб	Экотоп	Глубина, м	Температура, °С	N, ×10 <sup>3</sup> кл.·см <sup>-2</sup>	B, мг·см <sup>-2</sup>
17.11.1987	Эпифитон <i>Gracilaria verrucosa</i>	1,0	13,1	часто	
17.12.1987	—	4,0	10,3	ед.	
21.01.1988	—	4–5	8,2	—	
26.01.1988	Эпифитон <i>Zostera marina</i>	1–3	8,2	—	
24.02.1988	—	—	6,0	—	
02.03.1988	—	—	8,0	1,25	0,052
16.03.1988	Эпифитон <i>Gr. verrucosa</i>	—	8,0	0,90	0,037
13.04.1988	—	5–7	13,0	ед.	

Продолжение на следующей странице...

Дата отбора проб	Экотоп	Глубина, м	Температура, °С	N, ×10 <sup>3</sup> кл.·см <sup>-2</sup>	B, мг·см <sup>-2</sup>
04.07.1988	—	—	17,0	—	—
18.04.1995	Эпизоон мидии	0,5	9,6	—	—
26.04.1995	—	—	10,5	9,14	0,38
—	Эпилитон камней	—	16,0	ед.	—
12.05.1995	Эпизоон мидии	—	17,5	1,78	0,074
—	Эпифитон <i>Ulva rigida</i>	—	—	ед.	—
—	Эпифитон <i>Ceramium rubrum</i>	—	—	ед.	—
—	Эпилитон камней	—	—	ед.	—
—	Эпизоон мидии	—	—	1,65	0,070
05.06.1995	—	—	21,0	3,26	0,14
—	—	—	—	1,51	0,063
—	Эпифитон <i>C. rubrum</i>	—	—	ед.	—
—	Эпифитон <i>Chaetomorpha linum</i>	—	—	—	—
—	Эпифитон <i>Ericaria crinita</i>	—	—	—	—
—	Эпифитон <i>Ectocarpus confervoides</i>	—	—	—	—
—	Эпифитон <i>Enteromorpha prolifera</i>	—	—	—	—
—	Эпифитон <i>U. rigida</i>	—	—	—	—
29.06.1995	Эпизоон мидии	—	22,8	0,91	0,038
—	Эпифитон <i>Ch. linum</i>	—	—	ед.	—
—	Эпифитон <i>E. prolifera</i>	—	—	1,50	0,062
27.07.1995	Эпизоон мидии	2,5	23,5	0,96	0,040
—	—	—	—	0,33	0,014
—	—	—	—	0,26	0,011
01.08.1995	—	2,0	24,0	ед.	—
29.08.1995	—	0,5	23,5	1,22	0,050
—	—	—	—	1,10	0,046
—	—	—	—	ед.	—
—	Эпифитон <i>Ericaria crinita</i>	—	—	—	—
27.09.1995	Эпизоон мидии	—	19,0	1,19	0,049
—	—	2,5	—	0,76	0,032
25.10.1995	—	0,5	15,0	7,74	0,052
—	—	2,5	—	1,0	0,042
—	Эпифитон <i>Sphacelaria cirrosa</i>	0,5; 4,5	—	ед.	—
28.11.1995	Эпизоон мидии	0,5	12,0	2,23	0,093
—	—	—	—	0,63	0,026
26.12.1995	—	—	9,2	1,60	0,066
29.01.1996	—	—	6,9	41,6	1,730
—	—	—	—	0,96	0,040
—	—	2,5	—	2,43	0,100
05.03.1996	—	0,5	6,8	1,73	0,072
—	—	—	—	2,06	0,086
—	—	2,5	—	4,32	0,180
—	—	—	—	3,40	0,141
25.03.1996	—	0,5	7,7	6,25	0,259
—	—	—	—	1,14	0,047
—	—	2,5	—	1,87	0,050
—	—	—	—	3,50	0,150

Продолжение на следующей странице...

Дата отбора проб	Экотоп	Глубина, м	Температура, °С	N, $\times 10^3$ кл.·см <sup>-2</sup>	B, мг·см <sup>-2</sup>
–”–	–”–	–”–	–”–	2,87	0,120
–”–	–”–	4,5	–”–	2,07	0,086
–”–	–”–	–”–	–”–	1,39	0,057
–”–	–”–	–”–	–”–	2,73	0,113
25.04.1996	–”–	2,5	10,5	6,64	0,276
–”–	–”–	–”–	–”–	4,51	1,187
–”–	–”–	–”–	–”–	6,64	0,28
27.05.1996	–”–	–”–	18,7	4,64	0,192
–”–	–”–	–”–	–”–	2,73	0,113
–”–	–”–	–”–	–”–	1,22	0,051
–”–	–”–	2,5	–”–	2,89	0,120
–”–	–”–	–”–	–”–	1,56	0,064
–”–	–”–	4,5	–”–	1,98	0,082
–”–	–”–	–”–	–”–	1,67	0,069
26.09.2003	–”–	–”–	20,0	ед.	
23.01.2004	–”–	–”–	7,1	колонии	

Изучение продолжено в 2018–2019 гг. при исследовании эпилимона каменистых грунтов и эпифитона макрофитов в заливе Донузлав, а также в Инкерманской бухте и бухте Карантинной в черте г. Севастополя (табл. 2, 3). В эпилимоне залива в течение годового цикла на глубинах от 0,1 до 1,0 м и в диапазоне температуры воды от +9,0 °С (декабрь) до +26,4 °С (июль) максимальная численность стриателлы отмечена в июле в местах загрязнения бытовыми сточными водами, в которых наблюдались высокие значения БПК<sub>5</sub>, окисляемости воды, нитратов и фосфатов (Ryabushko et al., 2019c). В Инкерманской бухте зарегистрированы близкие величины численности и биомассы в апреле и июле.

**Таблица 2.** Зависимость численности (N) и биомассы (B) *Striatella unipunctata* в эпилимоне залива Донузлав и Инкерманской бухты от факторов среды (Крым, Чёрное море)

**Table 2.** Dependence of abundance (N) and biomass (B) of *Striatella unipunctata* in the epilithon of Donuzlav Gulf and Inkerman Bay on environmental factors (Crimea, the Black Sea)

Дата отбора проб	Глубина, м	Температура, °С	Солёность, ‰	N, $\times 10^3$ кл.·см <sup>-2</sup>	B, мг·см <sup>-2</sup>
Залив Донузлав					
13.04.2018	0,5	11,0	17,81	2,54	0,01
21.06.2018	1,0	24,4	18,54	1,65	0,011
12.07.2018	0,5	26,4	18,62	5,47	0,065
05.10.2018	0,2	19,8	16,58	2,33	0,02
08.04.2019	–”–	10,6	17,97	2,74	0,02
21.06.2019	0,5	25,3	13,86	1,71	0,046
11.07.2019	–”–	24,6	15,67	0,43	0,001
09.10.2019	1,0	15,9	17,71	2,27	0,016
Инкерманская бухта					
24.12.2018	0,3	9,0	16,76	1,34	0,005
25.04.2019	0,1	10,0	16,50	3,58	0,025
25.05.2019	–”–	20,0	13,31	2,05	0,017
08.07.2019	–”–	26,0	12,86	3,88	0,008

Для сравнения с данными эпилимниона представлены результаты изучения морфологии и количественных характеристик стриаеллы в эпифитоне 15 видов красных, бурых, зелёных водорослей-макрофитов и цветковой морской травы *Zostera marina* из залива Донузлав и бухты Карантинной за период 2018–2019 гг. на глубинах от 0,1 до 12,0 м (табл. 3).

**Таблица 3.** Зависимость численности (N) и биомассы (B) *Striatella unipunctata* в эпифитоне макрофитов залива Донузлав и бухты Карантинной от факторов среды (Крым, Чёрное море)

**Table 3.** Dependence of abundance (N) and biomass (B) of *Striatella unipunctata* in the epiphyton of Donuzlav Gulf and Karantinnaya Bay on environmental factors (Crimea, the Black Sea)

Дата отбора проб	Макрофит-базифит	Глубина, м	Температура, °С	Солёность, ‰	N, ×10 <sup>3</sup> кл.·см <sup>-2</sup>	B, мг·см <sup>-2</sup>
Залив Донузлав						
13.04.2018	<i>Ericaria crinita</i>	0,5	11,0	17,81	4,06	0,01
19.06.2018	—	0,3	23,4	18,66	1,53	0,05
20.06.2018	—	0,5	25,0	18,52	2,62	0,005
—	<i>Zostera marina</i>	—	—	—	ед.	—
12.07.2018	—	4,0	26,0	18,62	ед.	—
05.10.2018	—	0,2	19,8	16,58	1,63	0,06
—	<i>E. crinita</i>	—	—	—	2,87	0,003
27.05.2018	<i>Gongolaria barbata</i>	—	20,7	15,56	0,34	0,004
Бухта Карантинная						
18.05.2018	<i>Chaetomorpha chlorotica</i>	0,1	18,0	17,70	2,32	0,01
08.06.2018	<i>Cladophora liniformis</i>	—	22,6	18,0	0,46	0,014
11.09.2018	<i>G. barbata</i>	0,1	22,6	18,0	0,99	0,003
28.02.2019	—	0,2	3,4	17,10	0,91	0,001
04.03.2019	<i>Cl. liniformis</i>	4,5	10,0	17,24	0,1	0,002
—	<i>Ulva linza</i>	—	—	—	1,1	0,03
—	<i>Polysiphonia denudata</i>	—	—	—	0,06	0,001
05.04.2019	<i>Cl. liniformis</i>	1,5	10,6	17,70	14,2	0,10
—	<i>Ceramium arborescens</i>	—	—	—	14,0	0,08
Мидийно-устричная ферма в бухте Карантинной						
20.07.2018	<i>Nereia filiformis</i>	12,0	25,0	18,03	3,1	0,014
08.02.2019	<i>Laurensia coronopus</i>	4,0	3,4	16,88	4,2	0,10
04.03.2019	<i>Callithamnion corymbosum</i>	6,0	10,0	18,0	0,90	0,01
—	<i>Bryopsis plumosa</i>	—	—	—	17,7	0,10
—	<i>Pyaiella littoralis</i>	—	—	—	0,6	0,008
04.04.2019	<i>Ulva clathrata</i>	3,0	9,8	17,70	1,0	0,006
—	<i>C. arborescens</i>	—	—	—	1,6	0,03
—	<i>Ulva compressa</i>	—	—	—	13,3	0,20
—	<i>P. littoralis</i>	—	—	—	4,0	0,10
14.05.2019	<i>Feldmannia paradoxa</i>	2,0	15,2	18,07	7,2	0,27

Наибольших значений численности —  $13,3 \cdot 10^3$  и  $14 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> — стриаелла достигала в бухте Карантинной в апреле в эпифитоне *Ulva compressa*, *Cladophora liniformis* и *Ceramium arborescens* с максимальной величиной  $17,7 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> в марте на талломах зелёной водоросли *Bryopsis plumosa*.

Кроме того, получены данные последних отборов проб из сообществ диатомовых водорослей и цианобактерий в эпилитоне каменистых грунтов в районе пляжа бухты Карантинной 12.11.2019, собранных при  $t = +15\text{ }^{\circ}\text{C}$  и солёности 18,5‰ на глубине 0,3 м, а также на мидийно-устричной ферме в этой же бухте 19.12.2019 на 0,1 м при  $+11,2\text{ }^{\circ}\text{C}$  и 17,2‰. В пробах зарегистрировано обильное зимнее развитие колоний стриаеллы вместе с цианобактериями. В количественном распределении вида наблюдалась мозаичность, численность изменялась от 629 до  $3383,4\text{ кл.}\cdot\text{см}^{-2}$ , биомасса — от 0,013 до  $0,077\text{ мг}\cdot\text{см}^{-2}$ . При этом численность вида в декабре была в 5,4 раза выше, чем в ноябре.

Для сравнения с данными Чёрного моря представлены аналогичные результаты исследования *St. unipunctata* в микрофитобентосе северо-западной части Японского моря. Вид указан в разных экотопах: 10.11.1983 в эпилитоне каменистых грунтов в бухтах Витязь и Астафьева залива Посьета на глубине 0,2 м (Николаев, 1970, 1976); летом в заливе Восток и зимой в бухте Витязь на глубине 0,5 м (Рябушко, 1984, 2014 ; Рябушко и Бегун, 2016), в перифитоне, эпифитоне макрофитов и эпизооне моллюсков в заливах Амурский, Уссурийский, Восток и Славянка, бухтах Золотой Рог, Рында и Баклан, а также эпифитоне красной водоросли *Mastocarpus stellatus* (Stackhouse) Guiry, 1984 в марте 2014 г. в бухте Троица залива Посьета на глубинах 3–6 м при температуре воды  $-1,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ . В перифитоне навигационных буёв в бухте Троица (район морского порта, загрязнённого нефтепродуктами) 22.11.2011 на глубине от 0 до 8 м численность составляла  $2,33\cdot 10^3$  и  $31,8\cdot 10^3\text{ кл.}\cdot\text{г}^{-1}$  соответственно (Рябушко и Бегун, 2016).

Кроме того, получены результаты по численности вида при 15-суточной экспозиции в перифитоне бухты Рында 02.08.2000 на субстратах, выполненных из оргстекла ( $0,6\cdot 10^3\text{ кл.}\cdot\text{см}^{-2}$ ), древесины ( $20\cdot 10^3\text{ кл.}\cdot\text{см}^{-2}$ ), высоколегированной стали ( $0,15\cdot 10^3\text{ кл.}\cdot\text{см}^{-2}$ ) и асбоцемента ( $0,3\cdot 10^3\text{ кл.}\cdot\text{см}^{-2}$ ), а также в эпизооне усонного рака *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854), раковин мидии *Mytilus trossulus* Gould, 1850, асцидий *Aplidium tenuicaudum* (Beniaminson, 1974) и *Styela clava* Herdman, 1881 ( $0,84\cdot 10^3\text{ кл.}\cdot\text{см}^{-2}$ ), эпифитоне зелёных и бурых водорослей ( $1,45\cdot 10^3$  и  $1,01\cdot 10^3\text{ кл.}\cdot\text{г}^{-1}$  сырой массы макрофитов) (Бегун, 2012 ; Рябушко и Бегун, 2015, 2016). В перифитоне пластин из асбоцемента, экспонированных с 02.07.2013 по 06.08.2013 в бухте Парис (остров Русский) в акватории Базы исследования морских млекопитающих Приморского океанариума НИЦМБ ДВО РАН на глубине от 0,5 до 5 м, получены высокие значения численности стриаеллы — от  $177,3\cdot 10^3$  до  $207\cdot 10^3\text{ кл.}\cdot\text{см}^{-2}$ .

## ОБСУЖДЕНИЕ

В литературных источниках *St. unipunctata* указана в фитопланктоне морей (Коновалова, 1984 ; Морозова-Водяницкая, 1948 ; Орлова, 1984 ; Паутова, 1984 ; Пицьк, 1963 ; Прошкина-Лавренко, 1955 ; Рябушко и др., 2004), Восточного Сиваша и Молочного лимана (Иванов, 1960). Это объясняется тем, что клетки после отрыва от субстрата под действием шторма и других возмущений в море либо после гибели могут всплывать в толщу воды. Именно поэтому на морском мелководье при отборе проб батометром вид часто отмечают в фитопланктоне. З. С. Кучерова (1957) отнесла стриаеллу к круглогодичным видам бентоса Чёрного моря. Наши исследования подтвердили эти данные. Ею отмечены единичные клетки на поверхности раковин мидии *Mytilus galloprovincialis* в Севастопольской бухте на глубине 1 м и в районе Аю-Дага на 45 м, а также на глубине 4 м на панцире травяного краба, живущего среди зарослей макрофитов (Кучерова, 1960).

Первые сведения о численности *St. unipunctata* в эпифитоне *Gongolaria barbata* (= *Cystoseira barbata*) в Казачьей бухте принадлежат Е. Б. Маккавеевой (1960). В августе 1955 г. численность стриаеллы составляла  $11,9\cdot 10^3\text{ кл.}\cdot\text{см}^{-2}$  при  $+22,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ; в сентябре —  $1,8\cdot 10^3\text{ кл.}\cdot\text{см}^{-2}$  при  $+19,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ; в октябре —  $55,4\cdot 10^3\text{ кл.}\cdot\text{см}^{-2}$  при  $+17,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Полученные сведения были значительно дополнены

нашими данными о заселении разнообразных экотопов в разные сезоны года и на глубинах от 0,1 до 12 м. Размерный диапазон у стриателлы зависит от жизненного цикла водоросли, типа субстрата, сезона года, температуры воды и обилия биогенных элементов в местах обитания. Весной вид играет заметную роль на антропогенных субстратах — стеклянных пластинах, экспонированных в море (Рябушко, 2013). Также большой численности стриателла достигала в бухте Карантинной в апреле в эпифитоне *Ulva compressa*, *Cladophora liniformis* и *Ceramium arborescens*, а максимальной величины,  $17,7 \cdot 10^3$  кл.  $\cdot$  см<sup>-2</sup>, — в марте на талломах зелёной водоросли *Bryopsis plumosa*. Минимальные значения численности и биомассы в Чёрном море отмечены и зимой, и летом. Летом в эпифитоне макрофитов и эпизооне мидии эти показатели снижались, популяции вида находились в угнетённом состоянии, клетки встречались единично.

В микрофитобентосе Чёрного и Японского морей вид широко встречается на природных и искусственных субстратах (Рябушко и др., 2018). В Японском море в перифитоне антропогенных субстратов различных типов наибольшая численность зарегистрирована на древесине (Бегун, 2012), что отмечено и другими авторами (Bangqin et al., 1989). По нашим данным, стриателла предпочтительнее заселяет поверхность разнообразных макрофитов, а колонии встречаются в массе в местах выпуска бытовых сточных вод и повышенного биогенного загрязнения. Именно поэтому *St. unipunctata* отнесена к видам — индикаторам сапробности органического загрязнения вод в Чёрном море (Рябушко, 2013 ; Ryabushko, 1997).

**Заключение.** Выполнен ретроспективный анализ многолетних собственных и литературных данных по разным аспектам изучения бентосной морской бесшовной прикрепленной пеннатовой диатомовой водоросли *St. unipunctata*, обитающей в разнообразных экотопах Чёрного и Японского морей. По фитогеографической принадлежности вид является космополитом. В Японском море вид также зарегистрирован при температуре воды  $-1,5$  °С. Размерные диапазоны клеток у стриателлы в двух морях перекрываются. В целом, независимо от глубины, сезона и экотопа обитания, численность вида выше в водах с избыточным органическим загрязнением, в том числе в местах выращивания моллюсков и содержания млекопитающих животных в океанариумах. Стриателла предпочтительнее заселяет поверхность донной растительности, каменистые грунты, раковины моллюсков, что позволяет ей образовывать обширные колонии, которые в результате волнений в море могут отрываться от субстрата и попадать в фитопланктон.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации 121030300149-0) и при частичной поддержке программы ДВО РАН «Дальний Восток» (№ 18-4-050).*

**Благодарность.** Выражаем свою признательность В. Н. Лишаеву за помощь при работе на СЭМ.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бегун А. А. Биоиндикационное состояние морской среды по диатомовым водорослям эпифитона макрофитов (залив Петра Великого, Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2012. Т. 169. С. 77–93. [Begun A. A. Bioindication of marine environment condition by epiphytic diatoms on macrophytes (Peter the Great Bay, Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2012, vol. 169, pp. 77–93. (in Russ.)]
2. Давидович Н. А., Чепурнов В. А. Интенсивность аукопорообразования у двух видов Bacillariophyta в зависимости от освещённости и продолжительности фотопериода // *Альгология*. 1993. Т. 3, № 3. С. 34–41. [Davidovich N. A., Chepurnov V. A. Intensity of auxospores formation by two Bacillariophyta species depending on illumination and photoperiod duration. *Algologiya*, 1993, vol. 3, no. 3, pp. 34–41. (in Russ.)]

3. Иванов О. И. Фитопланктон Схидного Сиваша // *Біологічне обґрунтування розвитку кефального господарства Схидного Сиваша і Молочно-го лиману*. Київ, 1960. С. 19–30. (Праці Інституту гідробіології АН УРСР ; № 35). [Ivanov O. I. Fytoplankton Skhydnoho Syvasha. In: *Biologichne obgruntuvannia rozvytku kefalnoho hospodarstva Skhidnoho Syvasha i Molochnoho lymanu*. Kyiv, 1960, pp. 19–30. (Pratsi Instytutu hidrobiologii AN URSSR ; no. 35) (in Ukr.)]
4. Коновалова Г. В. Видовой состав фитопланктона залива Восток // *Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья*. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 93–98. [Konovalova G. V. Vidovoi sostav fitoplanktona zaliva Vostok. In: *Gidrobiologicheskie issledovaniya zalivov i bukht Primor'ya*. Vladivostok : DVNTs AN SSSR, 1984, pp. 93–98. (in Russ.)]
5. Кучерова З. С. Видовой состав и сезонная смена диатомовых морских обрастаний // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1957. Т. 9. С. 22–29. [Kucherova Z. S. Vidovoi sostav i sezonnaya smena diatomovykh morskikh obrastanii. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1957, vol. 9, pp. 22–29. (in Russ.)]
6. Кучерова З. С. Диатомовые обрастания некоторых моллюсков и крабов // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1960. Т. 13. С. 39–48. [Kucherova Z. S. Diatomovye obrastaniya nekotorykh mollyuskov i krabov. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1960, vol. 13, pp. 39–48. (in Russ.)]
7. Маккавеева Е. Б. К экологии и сезонным изменениям диатомовых обрастаний на цистозире // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1960. Т. 13. С. 27–38. [Makkaveeva E. B. K ekologii i sezonnym izmeneniyam diatomovykh obrastanii na tsistozire. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1960, vol. 13, pp. 27–38. (in Russ.)]
8. Миничева Г. Г. Показатели поверхности водорослей в структурно-функциональной оценке макрофитобентоса (на примере северо-западной части Чёрного моря) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.18. Севастополь, 1989. 19 с. [Minicheva G. G. *Pokazateli poverkhnosti vodoroslei v strukturno-funktsional'noi otsenke makrofitobentosa (na primere severo-zapadnoi chasti Chernogo morya)* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.18. Sevastopol, 1989, 19 p. (in Russ.)]
9. Михайлова Т. В., Петров А. Н., Повчун А. С. Расчёт площади поверхности раковин некоторых видов черноморских двустворчатых моллюсков / ИнБЮМ АН УССР. Деп. в ВИНТИ 20.11.87, № 8730В87, Севастополь, 1987. 6 с. [Mikhailova T. V., Petrov A. N., Povchun A. S. *Raschet ploshchadi poverkhnosti rakovin nekotorykh vidov chernomorskikh dvustvorchatykh mollyuskov* / InBYuM AN USSR. Dep. v VINITI 20.11.87, no. 8730B87, Sevastopol, 1987, 6 p. (in Russ.)]
10. Морозова-Водяницкая Н. В. Фитопланктон Чёрного моря. Ч. 1. Фитопланктон в районе Севастополя и общий обзор фитопланктона Чёрного моря // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1948. Т. 6. С. 39–172. [Morozova-Vodyanitskaya N. V. Fitoplankton Chernogo morya. Pt. 1. Fitoplankton v raione Sevastopolya i obshchii obzor fitoplanktona Chernogo morya. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1948, vol. 6, pp. 39–172. (in Russ.)]
11. Николаев В. А. Сообщества диатомовых водорослей бентоса бухты Троицкой Японского моря // *Ботанический журнал*. 1970. Т. 55, № 6. С. 859–864. [Nikolaev V. A. Soobshchestva diatomovykh vodoroslei bentosa bukhty Troitskoi Yaponskogo morya. *Botanicheskii zhurnal*, 1970, vol. 55, no. 6, pp. 859–864. (in Russ.)]
12. Николаев В. А. Вертикальное распределение бентосных диатомовых водорослей в заливе Посьета // *Прибрежные сообщества дальневосточных морей*. 1976. № 6. С. 94–98. [Nikolaev V. A. Vertikal'noe raspredelenie bentosnykh diatomovykh vodoroslei v zalive Pos'eta. *Pribrezhnye soobshchestva dal'nevostochnykh morei*, 1976, no. 6, pp. 94–98. (in Russ.)]
13. Оксийук О. П., Юрченко В. В. О весе диатомовых водорослей // *Гидробиологический журнал*. 1971. Т. 7, № 3. С. 116–119. [Oksiyuk O. P., Yurchenko V. V. O vese diatomovykh vodoroslei. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1971, vol. 7, no. 3, pp. 116–119. (in Russ.)]
14. Орлова Т. Ю. Видовой состав и динамика плотности планктонных диатомей бухты Витязь // *Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья*. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 109–114. [Orlova T. Yu. Vidovoi sostav i dinamika plotnosti planktonnykh diatomei bukhty Vityaz'. *Gidrobiologicheskie issledovaniya zalivov i bukht Primor'ya*. Vladivostok : DVNTs AN SSSR, 1984. С. 109–114. (in Russ.)]

- In: *Gidrobiologicheskie issledovaniya zalivov i bukht Primor'ya*. Vladivostok : DVNTs AN SSSR, 1984, pp. 109–114. (in Russ.)]
15. Паутова Л. А. Видовой состав фитопланктона пролива Старка (залив Петра Великого) // *Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья*. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 99–103. [Pautova L. A. Vidovoi sostav fitoplanktona proliva Starka (zaliv Petra Velikogo). In: *Gidrobiologicheskie issledovaniya zalivov i bukht Primor'ya*. Vladivostok : DVNTs AN SSSR, 1984, pp. 99–103. (in Russ.)]
  16. Пицык Л. К. О качественном составе фитопланктона Азовского моря // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1963. Т. 14. С. 71–89. [Pitsyk L. K. O kachestvennom sostave fitoplanktona Azovskogo morya. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1963, vol. 14, pp. 71–89. (in Russ.)]
  17. Прошкина-Лавренко А. И. *Диатомовые водоросли планктона Чёрного моря*. Москва ; Ленинград : АН СССР, 1955. 222 с. [Proshkina-Lavrenko A. I. *Diatomovye vodorosli planktona Chernogo morya*. Moscow ; Leningrad : Nauka, 1955, 222 p. (in Russ.)]
  18. Прошкина-Лавренко А. И. *Диатомовые водоросли бентоса Чёрного моря*. Москва ; Ленинград : Наука, 1963. 243 с. [Proshkina-Lavrenko A. I. *Diatomovye vodorosli bentosa Chernogo morya*. Moscow ; Leningrad : Nauka, 1963, 243 p. (in Russ.)]
  19. Рябушко Л. И. Пеннатные диатомовые водоросли верхней сублиторали залива Восток // *Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья*. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 104–108. [Ryabushko L. I. Pennatnye diatomovye vodorosli verkhnei sublitorali zaliva Vostok. In: *Gidrobiologicheskie issledovaniya zalivov i bukht Primor'ya*. Vladivostok : DVNTs AN SSSR, 1984, pp. 104–108. (in Russ.)]
  20. Рябушко Л. И. Структура микрофитобентоса твёрдых грунтов прибрежных районов Севастопольской бухты (Чёрное море) // *Альгология*. 1994. Т. 4, № 2. С. 15–21. [Ryabushko L. I. Microphytobenthic diatoms from the hard grounds in littoral of the Sevastopol Bay (the Black Sea). *Al'gologiya*, 1994, vol. 4, no. 2, pp. 15–21. (in Russ.)]
  21. Рябушко Л. И., Бабич И. И., Рябушко В. И., Смирнова Л. Л. Седиментация фитопланктона в бухте Казачья Чёрного моря (Украина) // *Альгология*. 2004. Т. 14, № 1. С. 48–61. [Ryabushko L. I., Babich I. I., Ryabushko V. I., Smirnova L. L. Sedimentation of phytoplankton in Kazachya Bay of the Black Sea (Ukraine). *Al'gologiya*, 2004, vol. 14, no. 1, pp. 48–61. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v5.i4.20>
  22. Рябушко Л. И. *Микрофитобентос Чёрного моря*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. 416 с. [Ryabushko L. I. *Microphytobenthos of the Black Sea*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2013, 416 p. (in Russ.)]
  23. Рябушко Л. И. Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) залива Восток Японского моря // *Биота заповедников Дальнего Востока*. 2014. Т. 2. С. 4–17. [Ryabushko L. I. Diatoms (Bacillariophyta) of the Vostok Bay, Sea of Japan. *Biodiversity Environment of Far East Reserves*, 2014, vol. 2, pp. 4–17. (in Russ.)]
  24. Рябушко Л. И., Бегун А. А. *Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря*. Севастополь ; Симферополь : Н. Орианда, 2015. Т. 1. 288 с. [Ryabushko L. I., Begun A. A. *Diatoms of Microphytobenthos of the Sea of Japan*. Sevastopol ; Simferopol : N. Orianda, 2015, vol. 1, 288 p. (in Russ.)]
  25. Рябушко Л. И., Бегун А. А. *Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря (сипнопис и атлас)* : в 2 т. Севастополь : КИА, 2016. Т. 2. 324 с. [Ryabushko L. I., Begun A. A. *Diatoms of Microphytobenthos of the Sea of Japan (Synopsis and Atlas)* : in 2 vols. Sevastopol : KIA, 2016, vol. 2, 324 p. (in Russ.)]
  26. Рябушко Л. И., Балычева Д. С., Поспелова Н. В., Бегун А. А. Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) микрофитобентоса и фитопланктона заповедных акваторий в прибрежье Чёрного и Японского морей // *Биота и среда заповедных территорий*. 2018. № 4. С. 5–24. [Ryabushko L. I., Balycheva D. S., Pospelova N. V., Begun A. A. Diatoms (Bacillariophyta) of microphytobenthos and phytoplankton of the protected areas of the coastal waters of the Black Sea and the Sea of Japan. *Biota i sreda zapovednykh territorii*, 2018, no. 4, pp. 5–14. (in Russ.)]
  27. Al-Yamani F. Y., Saburova M. A. *Illustrated Guide on the Benthic Diatoms of Kuwait's Marine Environment*. Kuwait : Kuwait Institute for Scientific Research, 2011, 352 p.

28. Bangqin H., Zhaodi Ch., De Xiang J. J. Ekologicheskie issledovaniya prikreplennykh diatomovykh vodoroslei na iskusstvennykh substratakh v Ksiamene, Kitai. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 1989, vol. 28, no. 5, pp. 549–553.
29. Calow R. A method for determining the surface areas of stones to enable quantitative density estimates of littoral stonedwelling organisms to be made. *Hydrobiologia*, 1972, vol. 40, no. 1, pp. 37–50.
30. Cleve-Euler A. *Die Diatomeen von Schweden und Finnland*. Stockholm : Almqvist & Wiksells Boktryckeri AB, 1953, Teil II, Bd. 4, No. 1, 158 S.
31. Guiry M. D., Guiry G. M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication. Galway : National University of Ireland, 2020. URL: <https://www.algaebase.org> [accessed: 01.02.2020].
32. Hendey N. I. *An Introductory Account of the Smaller Algae of British Coastal Waters*. Pt. 5. *Bacillariophyceae (Diatoms)*. London, 1964, 740 p.
33. Kuylenstierna M. *Benthic Algal Vegetation in the Nordre Älv Estuary (Swedish West Coast)* / Göteborgs Universitet. [dissertation]. Göteborg, Sweden, 1989, vol. 1, 244 p.
34. Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. *The Diatoms. Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge : Cambridge University, 1990, 747 p.
35. Ryabushko L. I. Fouling diatoms on the benthic plants of the Black Sea by cape Omega. *Hydrobiologia*, 1996, vol. 2, no. 2, pp. 15–22.
36. Ryabushko L. I. Demography of the diatom populations *Striatella unipunctata* from different biotopes. *Phycologia*, 1997, vol. 36, iss. sup4, pp. 364.
37. Ryabushko L. I., Bondarenko A. V., Shiroyan A. G. Diatoms of *Bryopsis plumosa* (Hudson) C. A. Agardh (Chlorophyta, Bryopsidales) epiphyton from the Black and Aegean seas. *International Journal on Algae*, 2019a, vol. 21, no. 4, pp. 321–334. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v21.i4.30>
38. Ryabushko L. I., Balycheva D. S., Bondarenko A. V., Zheleznova S. N., Begun A. A., Stonik I. V. Different aspects of studying a diatom *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann et Lewin 1964 in natural and laboratory conditions. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2019b, vol. 4, no. 2, pp. 52–62. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.2.06>
39. Ryabushko L. I., Lishaev D. N., Kovrigina N. P. Species diversity of epilithon diatoms and the quality of the waters of the Donuzlav Gulf ecosystem (Crimea, the Black Sea). *Diversity*, 2019c, vol. 11, iss. 7, pp. 1–112. <https://doi.org/10.3390/d11070114>

**AUTECOLOGY OF BENTHIC DIATOM  
STRIAELLA UNIPUNCTATA (LYNGBYE) C. A. AGARDH, 1832 –  
INDICATOR OF ORGANIC WATER POLLUTION  
(BLACK SEA AND SEA OF JAPAN)**

**L. I. Ryabushko<sup>1</sup>, A. A. Begun<sup>2</sup>, A. G. Shiroyan<sup>1</sup>, D. N. Lishaev<sup>1</sup>, and E. S. Miroshnichenko<sup>1</sup>**

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

<sup>2</sup>A. V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation  
E-mail: [larisa.ryabushko@yandex.ru](mailto:larisa.ryabushko@yandex.ru)

Analysis of long-term data (1987–2019) was carried out on the morphology and autecology of the benthic colonial large-cell species *Striatella unipunctata* (Lyngbye) C. A. Agardh, 1832 in the microphytobenthos of the Black Sea and Sea of Japan, including water areas of specially protected natural areas of Russia. The species is widely found on natural and artificial substrates in the Black Sea year-round, and in the Sea of Japan, at a water temperature down to –1.5 °C. *St. unipunctata* quantitative data were determined by direct cell counting in the Goryaev camera under light microscopes (LMs) Biolam L-212, Axioskop 40, and Olympus BX41. Species morphology, phytogeography, and ecology are described. The cell size range of populations is presented: for the Black Sea, valves 25–148 µm long, 8–22 µm wide, frustules 36.3–50.4 µm wide, 18–24 fibulae in 10 µm, and 7–8 girdle bands in 10 µm; for the Sea of Japan, valves 85–125 µm long, 12–21 µm wide, 7–8 girdle bands in 10 µm, 20–25 fibulae in 10 µm, frustules 32.0–34.3 µm long, 10–11 µm wide, and 25 fibulae in 10 µm. For the first time,

*St. unipunctata* valves and frustules were studied *in vivo* under LMs, and frustule ultrastructure, under a scanning electron microscope (SEM). For the first time, quantitative indicators of the species populations from the Black Sea and Sea of Japan were compared. The morphology of the frustule ultrastructure of *St. unipunctata* was studied under a Hitachi SEM, model SU3500 (Japan), in Leica EM ACE200 gold-palladium-coated samples. In the Kazachya Bay of the Black Sea near the Oceanarium, the absolute maximum abundance was recorded –  $41.6 \cdot 10^3$  cells·cm<sup>-2</sup> with a biomass of 1.73 mg·cm<sup>-2</sup> in January (t = +6.9 °C) in the epizoon of the cultured mussel *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 at a depth of 0.5 m at excessive organic pollution of water. The minimum values were of  $0.26 \cdot 10^3$  cells·cm<sup>-2</sup> and 0.011 mg·cm<sup>-2</sup>, respectively, in July (t = +23.5 °C) at a depth of 2.5 m. In the Paris Bay (Russky Island) of the Sea of Japan in the water area of the Marine Mammal Research Base of the Primorsky Oceanarium (Vladivostok), the abundance in the asbestos plates periphyton was of  $207 \cdot 10^3$  cells·cm<sup>-2</sup> in the summer. For the first time, unique micrographs of the species *in vivo* were obtained under a LM, and of purified frustules – under a SEM.

**Keywords:** benthic diatom *Striatella unipunctata*, morphology, ecology, Black Sea, Sea of Japan



УДК 581.526.325(262.5)

## СОСТОЯНИЕ ПЛАНКТОННОГО АЛЬГОЦЕНОЗА В АКВАТОРИИ ПОРТА ТУАПСЕ И ЗА ЕГО ПРЕДЕЛАМИ В ВЕСЕННЕ-ЛЕТНИЙ ПЕРИОД 2019 Г.

© 2021 г. **О. Н. Ясакова**

Южный научный центр Российской академии наук, Ростов-на-Дону, Российская Федерация

E-mail: [yasak71@mail.ru](mailto:yasak71@mail.ru)Поступила в редакцию 27.05.2020; после доработки 16.04.2021;  
принята к публикации 01.09.2021; опубликована онлайн 20.09.2021.

В статье представлены результаты исследования таксономического состава и количества фитопланктона в акватории порта Туапсе и за его пределами в весенне-летний период 2019 г. В апреле 2019 г. обнаружено 43 вида фитопланктона, относящихся к 5 отделам. Средние по акватории порта величины численности и биомассы составили 568 тыс. кл. $\cdot$ л<sup>-1</sup> и 206 мг $\cdot$ м<sup>-3</sup> соответственно, что в 1,5 раза ниже, чем в районе открытого моря. Повсеместно в массе (98–99 % общей численности и 62–65 % биомассы фитопланктона) присутствовали диатомовые водоросли. Основу численности составили мелкоклеточные виды *Pseudo-nitzschia* spp. и *Skeletonema costatum* s. l. Кроме них, основу биомассы формировали *Pseudosolenia calcar-avis*, *Dactyliosolen fragilissimus* и *Chaetoceros affinis*. В июне 2019 г. наблюдали снижение качественных (13 видов из 4 отделов) и количественных величин фитопланктона. Средние значения численности и биомассы планктонных водорослей в порту — 59 тыс. кл. $\cdot$ л<sup>-1</sup> и 81 мг $\cdot$ м<sup>-3</sup> соответственно; они в 2 раза превышали величины, отмеченные в открытой части моря. В акватории порта обильно развивались эвгленовые водоросли (94 % численности и 83 % биомассы фитопланктона), представленные мезосапробным видом *Eutreptia lanowii*. За пределами порта Туапсе эвгленовые водоросли отсутствовали, по численности (95 %) доминировали диатомеи — *Skeletonema costatum* s. l. и *Thalassionema nitzschioides*. Основу биомассы (82 %) фитопланктона формировали следующие виды динофитовых водорослей: *Ceratium tripos*, *C. furca*, *Ensiculifera carinata*, *Glenodinium paululum*, *Prorocentrum micans* и *Protoperidinium crassipes*.

**Ключевые слова:** фитопланктон, таксономический состав, численность, биомасса, акватория порта Туапсе, северо-восточное побережье Чёрного моря

В последние десятилетия многие исследователи отмечают изменения, происходящие в структуре и функционировании морских планктонных сообществ в шельфовых водах российской части Чёрного моря (Корпакова и др., 2014 ; Сафронова и др., 2015 ; Сафронова и Налетова, 2017 ; Селифонова и Ясакова, 2012). Зонами экологического напряжения в первую очередь являются акватории крупных морских портов, таких как порт Туапсе, грузооборот которого постоянно растёт. Исследования фитопланктона в акватории порта Туапсе и за его пределами в условиях прогрессирующего загрязнения морской среды были проведены в разные сезоны 2009–2011 гг. (Селифонова и Ясакова, 2012 ; Ясакова и Макаревич, 2017). Изучение качественных и количественных характеристик фитопланктона как наиболее уязвимого звена морских экосистем в условиях антропогенного эвтрофирования портовых вод в современный период представляется весьма актуальной задачей. Именно поэтому цель данной работы — провести исследования видового состава и количества планктонных водорослей в акватории порта Туапсе и за его пределами весной и летом 2019 г. и сравнить эти показатели с соответствующими данными за 2009–2011 гг.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом исследования послужили пробы фитопланктона, которые были собраны на 15 станциях, расположенных в акватории Туапсинского порта (ст. 1–14) и за его пределами (ст. 15) в апреле 2019 г. (рис. 1 и 2). Пробы планктонных водорослей в июне 2019 г. отобраны на 5 станциях (ст. 1–4 находились внутри акватории порта, а ст. 5 — за его пределами) (рис. 3 и 4). Расположение точек отбора проб обусловлено разным уровнем техногенной нагрузки на эти акватории. В период исследований температура воды на поверхности моря изменялась от +11,1 °С (23.04.2019) до +24 °С (12.06.2019); скорость ветра составляла 5–10 м·с<sup>-1</sup>, волнение — 1–2 балла. Пробы объёмом 1–1,5 л отбирали с поверхности моря с помощью 5-литрового батометра Нискина в дневное время суток с борта судна и фиксировали формалином до конечной концентрации 1–2 %, а затем отстаивали в тёмном прохладном месте не менее 15 сут. Далее пробы концентрировали с помощью трубки-сифона с загнутым на 2 см вверх концом, затянутым кусочком мельничного сита № 77. Подсчёт численности и определение объёма клеток фитопланктона производили с помощью камер объёмом 0,05 и 0,1 мл под микроскопом Микмед-2 при объективах 10×/0,30 и 40×/0,65 (Кольцова и др., 1979; Руководство, 1980; Фёдоров, 1979). Клетки замеряли при помощи окуляр-микрометра, минимальный размер учитываемых клеток — 3–5 мкм. Расчёт биомассы проводили счётно-объёмным методом. Объём клеток вычисляли, приравнивая их форму к соответствующей геометрической фигуре (Кольцова, 1970). Для идентификации видов использовали общепринятые руководства (Киселев, 1950; Коновалова и др., 1989; Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Dodge, 1982; Identifying Marine Phytoplankton, 1997). Видовой состав фитопланктона классифицировали в соответствии с системой С. П. Вассера (Водоросли: справочник, 1989). Массовыми считали те виды, которые формировали более 10 % общей численности или биомассы, обычными — 1–10 %, редкими — меньше 1 %. Средние арифметические величины численности (или биомассы) определяли как число, равное сумме численности (или биомассы) на каждой станции, делённой на количество исследуемых станций.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Качественный состав фитопланктона.** В акватории порта Туапсе и за его пределами в апреле 2019 г. обнаружено 43 вида фитопланктона, относящихся к 5 отделам (Bacillariophyta, Dinophyta, Euglenophyta, Cyanophyta и Cryptophyta), а также 5 таксономических единиц, не идентифицированных до вида (табл. 1). Максимальное видовое разнообразие отмечено среди диатомовых (20 видов) и динофитовых водорослей (20 видов). В других отделах зарегистрировано по 1 виду. Таксономический состав фитопланктона в июне 2019 г. насчитывал 13 видов из 4 отделов: Bacillariophyta (2 вида), Dinophyta (9 видов), Euglenophyta (1 вид) и Chlorophyta (1 вид).

**Таблица 1.** Таксономический состав фитопланктона в районе исследований в апреле и июне 2019 г.

**Table 1.** Phytoplankton taxonomic composition in the research area in April and June 2019

Отделы и виды водорослей	23.04.2019				12.06.2019			
	Порт Туапсе		Открытая часть моря		Порт Туапсе		Открытая часть моря	
	N	B	N	B	N	B	N	B
<b>Bacillariophyta</b>								
<i>Amphora</i> sp.	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Bacillaria paradoxa</i> J. F. Gmelin	R	R	–	–	–	–	–	–

Продолжение на следующей странице...

Отделы и виды водорослей	23.04.2019				12.06.2019			
	Порт Туапсе		Открытая часть моря		Порт Туапсе		Открытая часть моря	
	N	B	N	B	N	B	N	B
<i>Cerataulina pelagica</i> (Cleve) Hendey	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Chaetoceros affinis</i> Lauder	O	O	O	O	–	–	–	–
<i>Chaetoceros compressus</i> Lauder	R	R	O	R	–	–	–	–
<i>Chaetoceros curvisetus</i> Cleve	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Chaetoceros insignis</i> Proschkina-Lavrenko	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Chaetoceros scabrosus</i> Proschkina-Lavrenko	R	R	R	O	–	–	–	–
<i>Chaetoceros simplex</i> Ostefeld	R	R	R	R	–	–	–	–
<i>Chaetoceros</i> sp.	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Coscinodiscus</i> sp.	R	O	–	–	–	–	–	–
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i> (Bergon) Hasle	R	O	R	O	–	–	–	–
<i>Gyrosigma</i> sp.	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Licmophora gracilis</i> (Ehrenberg) Grunow	R	R	R	R	–	–	–	–
<i>Licmophora flabellata</i> (Greville) C. Agardh	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Melosira moniliformis</i> (O. F. Müller) C. Agardh	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Navicula viridula</i> (Kützing) Ehrenberg	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Nitzschia tenuirostris</i> Mereschkowsky	O	R	R	R	–	–	–	–
<i>Pleurosigma elongatum</i> W. Smith	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (Cleve) Heiden; <i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> (Hasle) Hasle (complex)	M	M	M	M	–	–	–	–
<i>Pseudo-nitzschia seriata</i> (Cleve) H. Peragallo	O	O	–	–	–	–	–	–
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> (Schultze) B. G. Sundström	R	M	R	M	–	–	–	–
<i>Skeletonema costatum</i> (Greville) Cleve s. l.	M	O	M	O	–	–	M	O
<i>Synedra</i> sp.	R	R	–	–				
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Mereschkowsky	R	O	R	R	O	O	M	M
<b>Dinophyta</b>								
<i>Akashiwo sanguinea</i> (K. Hirasaka) Gert Hansen & Moestrup	–	–	–	–	R	R	R	O
<i>Ceratium furca</i> (Ehrenberg) Claparède et Lachmann	R	O	–	–	R	O	R	M
<i>Ceratium tripos</i> (O. F. Müller) Nitzsch	R	O	–	–	R	O	R	M
<i>Cochlodinium citron</i> Kofoid & Swezy	R	R	R	O	–	–	–	–
<i>Diplopsalis lenticula</i> Bergh	R	R	R	O	–	–	–	–
<i>Dinophysis rotundata</i> Claparède & Lachmann	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Eniscalifera carinata</i> Matsuoka, Kobayashi & Gains	R	O	–	–	R	R	R	O
<i>Glenodinium</i> sp.	–	–	–	–	R	R	–	–
<i>Glenodinium paululum</i> Lindernann	–	–	–	–	R	R	O	O

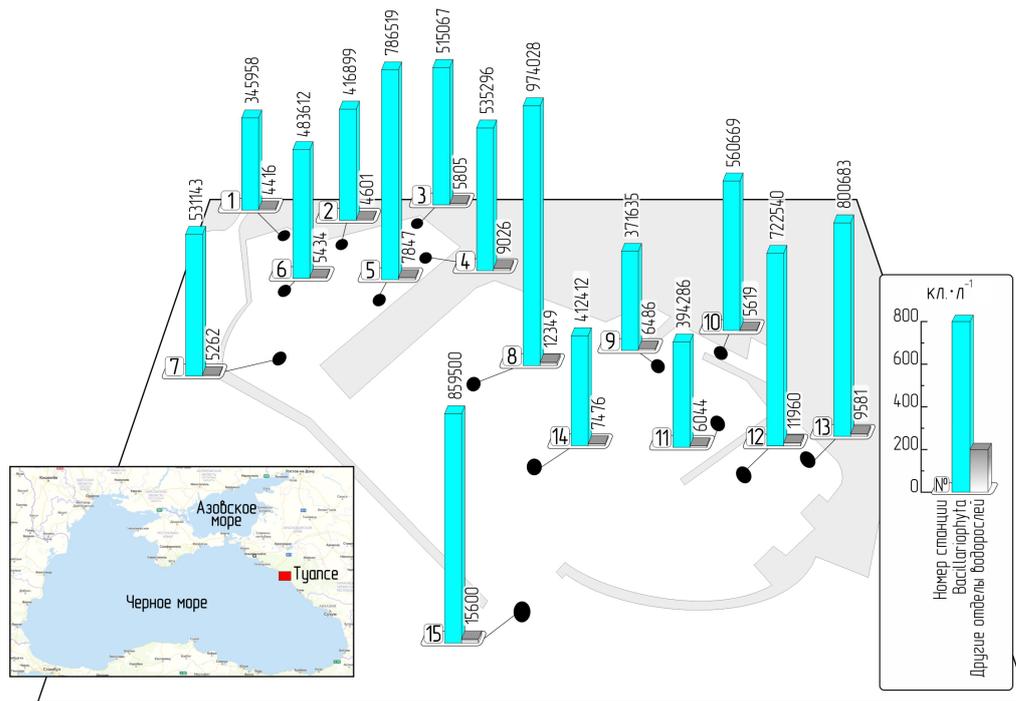
Продолжение на следующей странице...

Отделы и виды водорослей	23.04.2019				12.06.2019			
	Порт Туапсе		Открытая часть моря		Порт Туапсе		Открытая часть моря	
	N	B	N	B	N	B	N	B
<i>Gymnodinium simplex</i> (Lohmann) Kofoid & Swezy	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Gymnodinium wulfii</i> J. Schiller	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Gyrodinium spirale</i> (Bergh) Kofoid & Swezy	R	O	–	–	–	–	–	–
<i>Katodinium glaucum</i> (Lebour) Loeblich III	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Lessardia elongata</i> Saldarriaga & F. J. R. Taylor	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Oblea baculifera</i> Balech ex Loeblich Jr. & Loeblich III	R	O	R	O	–	–	–	–
<i>Prorocentrum compressum</i> (Bailey) T. H. Abé ex J. D. Dodge	R	R	R	R	–	–	–	–
<i>Prorocentrum cordatum</i> (Ostenfeld) J. D. Dodge	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Prorocentrum lima</i> (Ehrenberg) F. Stein	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Prorocentrum micans</i> Ehrenberg	R	R	–	–	R	O	R	O
<i>Protoperidinium brevipes</i> (Paulsen) Balech	–	–	–	–	R	O	–	–
<i>Protoperidinium crassipes</i> (Kofoid) Balech	–	–	–	–	R	O	R	M
<i>Protoperidinium pallidum</i> (Ostenfeld) Balech	R	O	–	–	–	–	–	–
<i>Polykrikos kofoidii</i> Chatton	R	M	R	M	–	–	–	–
<i>Pronoctiluca pelagica</i> Fabre-Domergue	R	R	–	–	–	–	–	–
<i>Scrippsiella trochoidea</i> (F. Stein) A. R. Loeblich III	R	R	–	–	R	R	R	O
Dinophyta, cysts	R	R	–	–	–	–	–	–
<b>Cyanophyta</b>								
<i>Planktolyngbya limnetica</i> (Lemmermann) Komárková-Legnerová & Cronberg	–	–	R	R	–	–	–	–
<b>Cryptophyta</b>								
<i>Plagioselmis prolunga</i> Butcher ex G. Novarino, I. A. N. Lucas & S. Morrall	R	R	O	R	–	–	–	–
<b>Euglenophyta</b>								
<i>Eutreptia lanowii</i> Steuer	–	–	R	R	M	M	–	–
<b>Chlorophyta</b>								
<i>Pterosperma undulatum</i> Ostenfeld	–	–	–	–	R	R	–	–

**Примечание.** Статус вида по численности (N) и по биомассе (B): R — редкий вид; O — обычный; M — массовый.

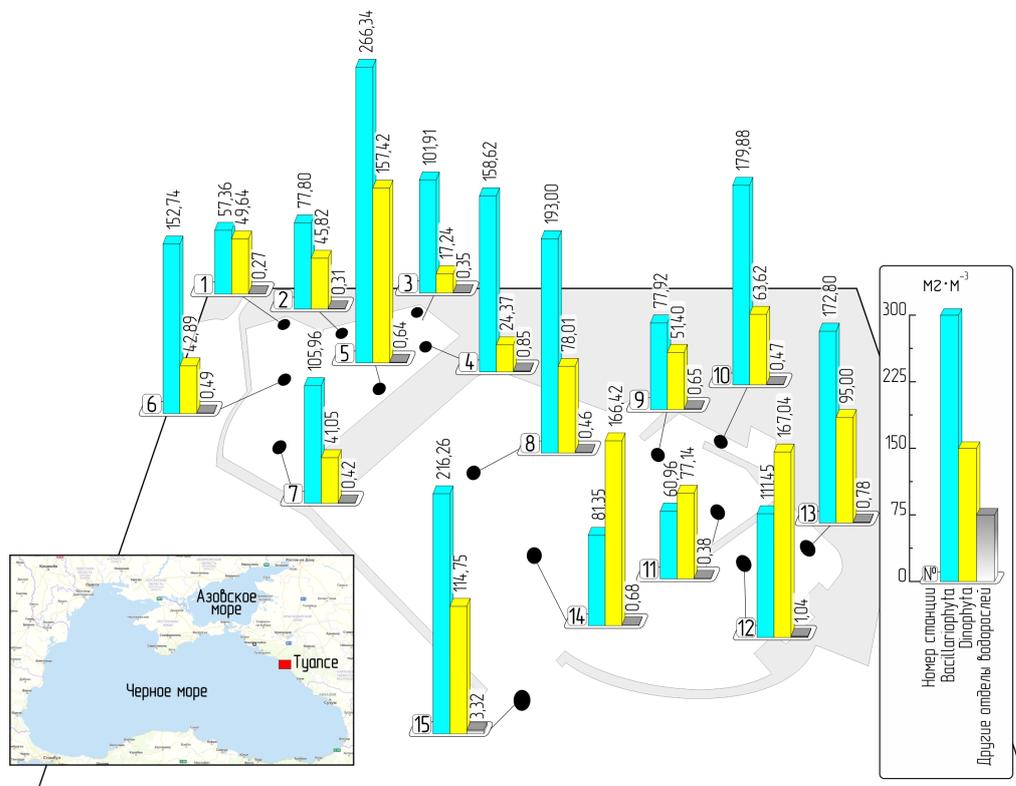
**Note.** Species status in terms of abundance (N) and biomass (B): R – rare species; O – ordinary; M – mass.

**Количественные величины фитопланктона.** В апреле 2019 г. средние по акватории порта величины численности и биомассы составили 568 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$  и 206 мг $\cdot$ м $^{-3}$  соответственно. За пределами порта эти значения были в 1,5 раза выше — 875 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$  и 334 мг $\cdot$ м $^{-3}$  (рис. 1 и 2). Особенно высокие величины численности в порту наблюдали на ст. 5, 8, 12 и 13 (734–986 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$ ), минимальные — на ст. 1 и 9 (350–378 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$ ). Наибольшие величины биомассы в этот период зарегистрированы на ст. 5 (424 мг $\cdot$ м $^{-3}$ ); они более чем в 3 раза превышали минимальные значения, отмеченные на ст. 1–3 (107–124 мг $\cdot$ м $^{-3}$ ).



**Рис. 1.** Распределение численности (кл.·л<sup>-1</sup>) фитопланктона в акватории порта Туапсе и за его пределами в апреле 2019 г.

**Fig. 1.** Distribution of the phytoplankton abundance (cells·L<sup>-1</sup>) in the water area of the port of Tuapse and beyond it in April 2019



**Рис. 2.** Распределение биомассы (мг·м<sup>-3</sup>) фитопланктона в акватории порта Туапсе и за его пределами в апреле 2019 г.

**Fig. 2.** Distribution of the phytoplankton biomass (mg·m<sup>-3</sup>) in the water area of the port of Tuapse and beyond it in April 2019

В этот период повсеместно отмечены диатомовые водоросли, которые в целом формировали 98–99 % общей численности и 62–65 % биомассы фитопланктона. Среди них доминировали мелкоклеточные виды *Pseudo-nitzschia* spp. и *Skeletonema costatum* s. l. (72–74 и 21–22 % численности соответственно), обильное развитие которых характерно для весеннего времени года. В незначительном количестве в акватории порта встречены *Chaetoceros affinis*, *Pseudo-nitzschia seriata* и *Nitzschia tenuirostris*, составившие в сумме не более 5 % численности диатомей. В открытой части моря 4 % численности диатомовых водорослей сформировано комплексом видов: *Ch. affinis*, *Ch. compressus*, *Ch. scabrosus*, *N. tenuirostris* и *Thalassionema nitzschioides*.

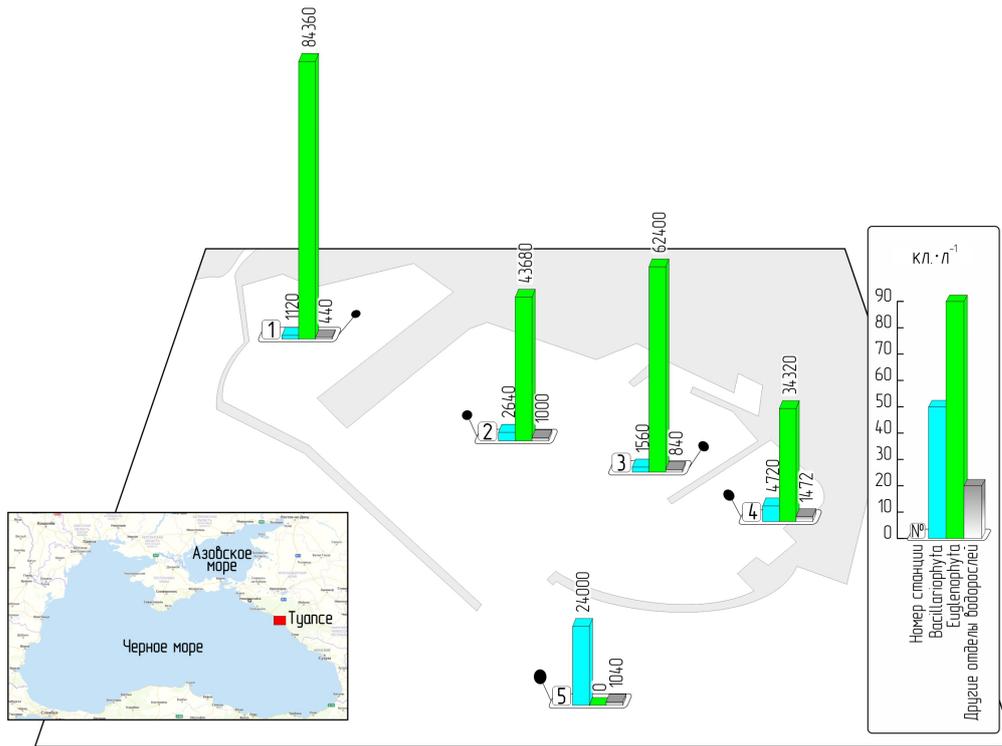
Основу биомассы диатомовых водорослей (86 и 91 % в порту и за его пределами соответственно) формировали следующие виды водорослей: *Pseudo-nitzschia* spp., *Pseudosolenia calcaravis*, *Dactyliosolen fragilissimus*, *Skeletonema costatum* s. l. и *Ch. affinis*. В акватории порта виды *P. seriata*, *Th. nitzschioides* и *Coscinodiscus* sp. составили 11 % биомассы диатомовых; в открытой части моря *Ch. scabrosus* формировал более 5 % биомассы. Для большинства массовых видов наблюдали относительно равномерное распределение в акватории порта. Численность и биомасса *Ch. affinis* на ст. 5 (100 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$  и 112 мг $\cdot$ м $^{-3}$  соответственно) более чем на порядок превышали эти значения на остальных станциях.

Другие отделы водорослей в сумме формировали не более 1–2 % общей численности фитопланктона. На долю динофитовых приходилось 0,5 % общей численности и 34–37 % биомассы. По численности преобладала *Oblea baculifera* (31–36 % численности и 6 % биомассы). В значительном количестве присутствовал *Polykrikos kofoidii* — 14–18 % численности и 55–74 % биомассы динофитовых. В районе порта существенную часть численности (37 %) формировали *Scrippsiella trochoidea*, *Gyrodinium spirale*, *Ensiculifera carinata*, *Gymnodinium simplex* и *Lessardia elongata*; на долю крупных видов *Ceratium furca* и *C. tripos* приходилось 22 % биомассы. В открытой части моря в это время зафиксировано обилие *Diplopsalis lenticula* и *Cochlodinium citron* — в сумме 34 % численности и 17 % биомассы динофитовых.

Криптофитовая водоросль *Plagioselmis prolunga* повсеместно присутствовала в количестве от 2 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$  (ст. 1) до 10,8 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$  (ст. 15), в среднем 5 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$ . При этом вид формировал 1 % численности и 0,3–0,5 % биомассы фитопланктона. Синезелёные и эвгленовые водоросли отмечены в небольшом количестве (в сумме 2 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$ ) только на ст. 15; это менее 1 % общей численности фитопланктона.

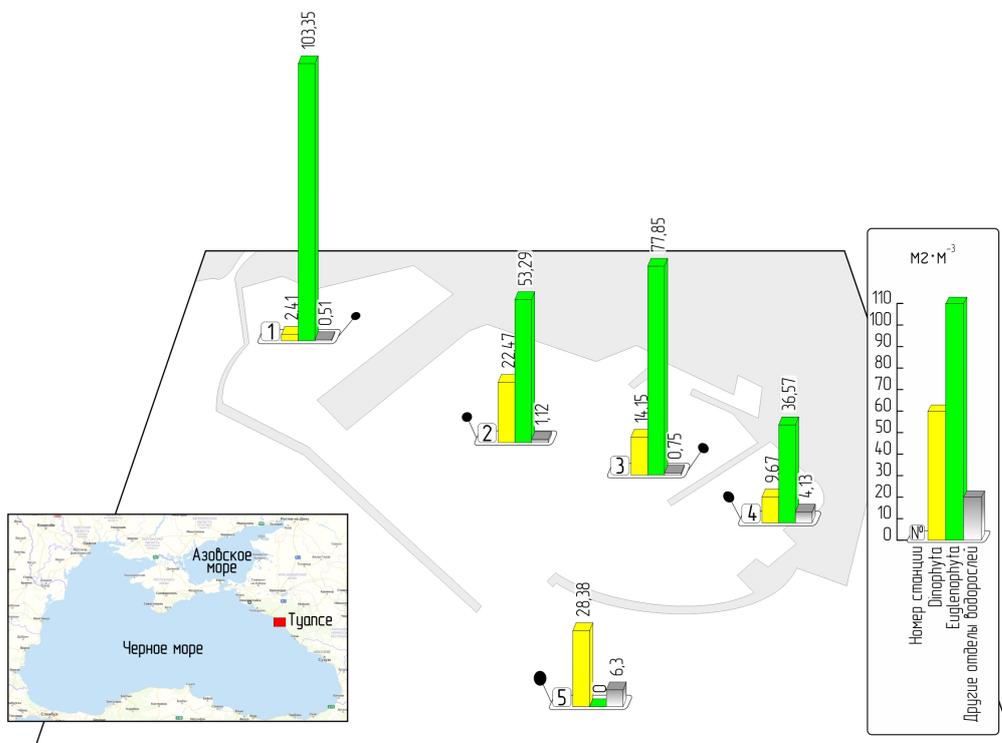
В июне 2019 г. средние значения численности и биомассы планктонных водорослей в порту составили 59 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$  и 81 мг $\cdot$ м $^{-3}$  соответственно (рис. 3 и 4). За пределами порта величины были более чем в 2 раза ниже — 25 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$  и 34 мг $\cdot$ м $^{-3}$ . В акватории порта в этот период отмечали обилие эвгленовых водорослей, представленных мезосапробным видом *Eutreptia lanowii*, который формировал 94 % численности и 83 % биомассы фитопланктона. Повсеместно в порту в небольшом количестве (5 % численности и 16 % биомассы) встречались представители диатомовых (*Th. nitzschioides*) и динофитовых водорослей (*C. tripos*, *C. furca*, *Prorocentrum micans*, *Protoperdinium brevipes* и *P. crassipes*). Представитель зелёных водорослей *Pterosperma undulatum* зарегистрирован только на ст. 4.

Следует отметить, что в акватории порта Туапсе в весенне-летний период 2010 и 2011 гг. синезелёные и эвгленовые водоросли также формировали значительную часть фитопланктона (35–47 % общей численности). Интенсивному развитию этих мезосапробных водорослей способствовала, вероятно, повышенная концентрация питательных веществ, приходящих со сточными водами ливневой канализации (Ясакова и Макаревич, 2017). За пределами порта регистрировали полное отсутствие эвгленовых водорослей, по численности доминировали (95 %) диатомей *Skeletonema costatum* s. l. и *Th. nitzschioides*. Основу биомассы фитопланктона (82 %) формировали динофитовые водоросли, в основном *Ceratium tripos*, *C. furca*, *Ensiculifera carinata*, *Glenodinium paululum*, *P. micans* и *Protoperdinium crassipes*.



**Рис. 3.** Распределение численности (кл.·л<sup>-1</sup>) фитопланктона в акватории порта Туапсе и за его пределами в июне 2019 г.

**Fig. 3.** Distribution of the phytoplankton abundance (cells·L<sup>-1</sup>) in the water area of the port of Tuapse and beyond it in June 2019



**Рис. 4.** Распределение биомассы (мг·м<sup>-3</sup>) фитопланктона в акватории порта Туапсе и за его пределами в июне 2019 г.

**Fig. 4.** Distribution of the phytoplankton biomass (mg·m<sup>-3</sup>) in the water area of the port of Tuapse and beyond it in June 2019

## ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее (2009–2011) в порту было обнаружено 95 видов планктонных водорослей, в то время как в открытой части моря видовое разнообразие оказалось существенно ниже (62 вида) (Селифонова и Ясакова, 2012; Ясакова и Макаревич, 2017). Средняя численность фитопланктона в акватории порта за исследованный период составила 105 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$ , биомасса — 0,228 г $\cdot$ м $^{-3}$ . В открытой части, подверженной меньшей антропогенной нагрузке, при сходных значениях численности (120 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$ ) биомасса в 2 раза выше, чем в акватории порта (0,505 г $\cdot$ м $^{-3}$ ), что указывало на присутствие в этом районе крупноклеточного фитопланктона. Пики численности фитопланктона (115–245 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$ ) отмечали в марте и мае 2009 и 2011 гг. и в июне 2010 г. Значительный вклад в численность (35–38 %) и биомассу (66–70 %) вносили диатомовые водоросли, причём это соотношение мало менялось в открытых и портовых водах. Вклад динофитовых был существенным лишь в суммарную биомассу фитопланктона (26–28 %), при этом они формировали 6–7 % общей численности. Наряду с ролью диатомовых водорослей, велика роль примнезиевых, в частности *Emiliania huxleyi*; её количество было максимальным (56 %) в открытой части, что вдвое превышало значения, отмеченные в порту (27 %). В то же время синезелёные водоросли родов *Oscillatoria* и *Lyngbya* и эвгленовые *Eutreptia lanowii* и *Euglena* sp., которые могут служить одним из показателей неблагоприятной экологической ситуации прибрежных вод, были компонентом фитопланктона акватории порта (11 и 8 % общей численности соответственно). В июне 2010 г. и мае 2011 г. зафиксировано их рекордное количество: в акватории порта они формировали до 35–47 % общей численности фитопланктона. За пределами порта эти водоросли почти полностью отсутствовали (не более 0,02 %).

Средние значения численности планктонных водорослей в порту и за его пределами в 2019 г. составили 313 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$  в апреле и 450 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$  в июне. Они почти в 2–2,5 раза превышали значения, отмеченные в акватории порта (145–223 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$ ; в среднем 184 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$ ) и в открытом море (108–207 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$ ; в среднем 172 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$ ) в мае — июне 2009–2011 гг. Проведённые исследования показали, что в апреле 2019 г. количество фитопланктона (568 и 875 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$ ) на порядок выше, чем в июне 2019 г. (59 и 25 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$ ). Биомасса фитопланктона в акватории порта и в открытом море в апреле 2019 г. (в среднем 206 и 334 мг $\cdot$ м $^{-3}$  соответственно) также существенно выше (в 2,5–10 раз), чем в июне 2019 г. (81 и 34 мг $\cdot$ м $^{-3}$  соответственно). Между тем значения были близки к значениям биомассы, отмеченным в порту (80–242 мг $\cdot$ м $^{-3}$ ; в среднем 175 мг $\cdot$ м $^{-3}$ ) и за его пределами (165–400 мг $\cdot$ м $^{-3}$ ; в среднем 293 мг $\cdot$ м $^{-3}$ ) в мае и июне 2009–2011 гг.

Максимальная численность и биомасса планктонных водорослей зарегистрированы в апреле 2019 г. за пределами порта (875 тыс. кл. $\cdot$ л $^{-1}$  и 334 мг $\cdot$ м $^{-3}$  соответственно), что в 1,5 раза выше значений, зафиксированных в акватории порта. Это обусловлено интенсивным развитием преимущественно мелкоклеточных видов диатомей. Необходимо отметить, что апвеллинги, наблюдающиеся в весенний период вдоль всего побережья Северного Кавказа, в значительной мере способствуют насыщению прибрежных вод питательными веществами и, как следствие, цветению воды мелкими видами диатомовых водорослей (Корпакова и др., 2014; Прошкина-Лавренко, 1955). По составу доминантов и уровню обилия состояние фитопланктона соответствовало началу ранневесенней фазы сукцессионного цикла (Макаревич и Олейник, 2017). Самая низкая численность фитопланктона в этот период обнаружена в крайней точке акватории порта (ст. 1). Вероятно, в результате затруднённого водообмена с открытым морем здесь сложились неблагоприятные условия для развития планктонных водорослей.

В июне 2019 г. в открытом море наблюдали повышение доли динофитовых водорослей (82 % общей биомассы), что соответствует летней фазе сезонной сукцессии фитопланктона. По численности вновь доминировали диатомеи (95 %). Сезонная перестройка растительного планктона

зарегистрирована и в акватории порта: доминирующим компонентом планктона здесь стал мезосапробный вид эвгленовых водорослей *E. lanowii*, который формировал основу численности (94 %) и биомассы (83 %). Интенсивное развитие эвгленовых водорослей в целом нехарактерно для северо-восточной части Чёрного моря и может быть свидетельством изменения гидролого-гидрохимических условий среды — повышения уровня эвтрофикации, опреснения и снижения гидродинамической активности вод. На повышенный уровень питательных веществ в акватории порта указывает также в два раза большее обилие планктонных водорослей, наблюдавшееся в летний период, по сравнению с таковым вод открытого моря (ст. 5). Минимальное обилие фитопланктона в акватории порта вновь регистрировали в кутовой зоне (ст. 4), характеризующейся затруднённым водообменном с открытым морем.

По результатам ранее проведённых исследований, значительную часть численности фитопланктона (до 75 %) в это время года формировали кокколитофориды; в 2019 г. доминирующим компонентом планктона были диатомовые и эвгленовые водоросли. Развитие диатомей и эвгленовых водорослей может стимулировать высокая концентрация в воде минерального азота и растворённого органического вещества, в то время как вегетацию кокколитофорид лимитирует минеральный фосфор (Mikaelyan et al., 2013).

**Заключение.** Результаты исследования фитопланктона, выполненные в весенне-летний период 2019 г. в акватории порта Туапсе и за его пределами, существенно дополнили данные о качественных и количественных показателях планктонных микроводорослей, которые были получены в предыдущем десятилетии (2009–2011). Состояние планктонного сообщества в апреле 2019 г. соответствовало ранневесенней фазе сукцессионного цикла фитопланктона. Между тем доминирование в планктоне мезосапробного вида эвгленовых водорослей в июне 2019 г. может служить показателем ухудшения экологической ситуации в районе порта. Вероятно, этому способствовали повышение уровня эвтрофирования, значительное опреснение и стратификация вод, имевшие место в результате установления штилевой погоды и увеличения объёма материкового стока, включая сточные воды ливневой канализации.

*Публикация подготовлена в рамках государственного задания ЮНЦ РАН № АААА-А18-118122790121-5.*

**Благодарность.** Выражаю глубокую признательность академику РАН Г. Г. Матишову и капитану морского порта Туапсе ФГБУ «АМП Чёрного моря» И. Б. Хочолава за организацию и проведение комплексных гидробиологических работ в акватории порта.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. *Водоросли : справочник* / Акад. наук УССР, Ин-т ботаники им. Н. Г. Холодного. Киев : Наукова думка, 1989. 608 с. [*Vodorosli : spravochnik* / Akad. nauk USSR, In-t botaniki im. N. G. Kholodnogo. Kyiv : Naukova dumka, 1989, 608 p. (in Russ.)]
2. Киселев Н. А. *Панцирные жгутиконосоцы*. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1950. 280 с. [Kiselev N. A. *Pantsirnye zhgutikonostsy*. Moscow ; Leningrad : Izd-vo AN SSSR, 1950, 280 p. (in Russ.)]
3. Кольцова Т. Н. Определение объёма и поверхности клеток фитопланктона // *Биологические науки*. 1970. № 6. С. 114–119. [Kol'tsova T. N. Determination of volume and surface of phytoplankton cells. *Biologicheskie nauki*, 1970, no. 6, pp. 114–119. (in Russ.)]
4. Кольцова Т. Н., Лихачева Н. Е., Федоров В. Д. О количественной обработке проб фитопланктона. I. Сравнение объёмов выборок при исследовании различных структурных характеристик морского фитопланктона // *Биологические науки*. 1979. № 6. С. 96–100. [Kol'tsova T. N., Likhacheva N. E., Fedorov V. D. On the quantitative treatment of phytoplankton tests. I. The comparison of the tests volume at investigation of different structure characteristics

- of sea phytoplankton. *Biologicheskie nauki*, 1979, no. 6, pp. 96–100. (in Russ.)]
5. Коновалова Т. В., Орлова Т. Ю., Паутова Л. А. *Атлас фитопланктона Японского моря*. Ленинград : Наука, 1989. 160 с. [Konovalova T. V., Orlova T. Yu., Pautova L. A. *Atlas fitoplanktona Yaponskogo morya*. Leningrad : Nauka, 1989, 160 p. (in Russ.)]
  6. Корпакова И. Г., Цыбульский И. Е., Афанасьев Д. Ф., Барабашин Т. О., Белова Л. В., Налетова Л. Ю., Бычкова М. В., Виноградов А. Ю., Чередников С. Ю. Биоценозы прибрежной зоны шельфа северо-восточной части Чёрного моря // *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна* : сборник научных трудов АЗНИИРХ (2012–2013 гг.). Ростов-на-Дону : Изд-во АЗНИИРХ, 2014. С. 109–129. [Korpakova I. G., Tsybul'skii I. E., Afanas'ev D. F., Barabashin T. O., Belova L. V., Naletova L. Yu., Bychkova M. V., Vinogradov A. Yu., Cherednikov S. Yu. Biotsenozy pribrezhnoi zony shelf'a severo-vostochnoi chasti Chernogo morya. In: *Osnovnye problemy rybnogo khozyaistva i okhrany rybokhozyaistvennykh vodoemov Azovo-Chernomorskogo basseina* : sbornik nauchnykh trudov AzNIIRKh (2012–2013 gg.). Rostov-on-Don : Izd-vo AzNIIRKH, 2014, pp. 109–129. (in Russ.)]
  7. Макаревич П. Р., Олейник А. А. Фитопланктон Баренцева моря в весенний период: состав и структура в районе ледовой кромки // *Труды КНЦ РАН. Океанология*. 2017. Вып. 4. С. 50–58. [Makarevich P. R., Oleinik A. A. Fitoplankton Barentseva morya v vesennii period: sostav i struktura v raione ledovoi kromki. *Trudy KNTs RAN. Okeanologiya*, 2017, iss. 4, pp. 50–58. (in Russ.)]
  8. Прошкина-Лавренко А. И. *Диатомовые водоросли планктона Чёрного моря*. Москва : Изд-во АН СССР, 1955. 216 с. [Proshkina-Lavrenko A. I. *Diatomovye vodorosli planktona Chernogo morya*. Moscow : Izd-vo AN SSSR, 1955, 216 p. (in Russ.)]
  9. Прошкина-Лавренко А. И. *Диатомовые водоросли бентоса Чёрного моря*. Москва : Изд-во АН СССР, 1963. 227 с. [Proshkina-Lavrenko A. I. *Diatomovye vodorosli bentosa Chernogo morya*. Moscow : Izd-vo AN SSSR, 1963, 227 p. (in Russ.)]
  10. *Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений* / под ред. А. В. Цыбань. Ленинград : Гидрометеиздат, 1980. 192 с. [*Rukovodstvo po metodam biologicheskogo analiza morskoi vody i donnykh otlozhenii* / A. V. Tsyban (Ed.). Leningrad : Gidrometeoizdat, 1980, 192 p. (in Russ.)]
  11. Сафронова Л. М., Мартынюк М. Л., Фроленко Л. Н., Афанасьев Д. Ф., Мирзоян З. А. Оценка развития биологических сообществ в северо-восточной части Черного моря и трофическая обеспеченность промысловых рыб в современный период // *Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов* : материалы международной научной конференции. Ростов-на-Дону : ФГБНУ «АЗНИИРХ», 2015. С. 283–289. [Safronova L. M., Martynyuk M. L., Frolenko L. N., Afanas'ev D. F., Mirzoyan Z. A. Otsenka razvitiya biologicheskikh soobshchestv v severo-vostochnoi chasti Chernogo morya i troficheskaya obespechennost' promyslovykh ryb v sovremennyi period. In: *Voprosy sokhraneniya bioraznoobraziya vodnykh ob"ektov* : materialy mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii. Rostov-on-Don : FGBNU "AzNIIRKh", 2015, pp. 283–289. (in Russ.)]
  12. Сафронова Л. М., Налетова Л. Ю. Фитопланктон прибрежной зоны северо-восточной части Чёрного моря // *Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона* : материалы IX Международной научно-практической конференции. Керчь : КФ («ЮгНИРО»), 2017. С. 120–123. [Safronova L. M., Naletova L. Yu. Phytoplankton of the coastal waters of the North-Eastern Black Sea. In: *Current Fishery and Environmental Problems of the Azov and Black Seas Region* : materials of IX International Scientific and Practical Conference. Kerch : KB ("YugNIRO"), 2017, pp. 120–123. (in Russ.)]
  13. Селифонова Ж. П., Ясакова О. Н. Фитопланктон акваторий портовых городов северо-восточного шельфа Чёрного моря // *Морской экологический журнал*. 2012. Т. 11, № 4. С. 67–77. [Selifonova Zh. P., Yasakova O. N. Phytoplankton of areas of the seaports of the northeastern the Black Sea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2012, vol. 11, no. 4, pp. 67–77. (in Russ.)]
  14. Фёдоров В. Д. *О методах изучения фитопланктона и его активности*. Москва : Изд-во МГУ,

1979. С. 106–108. [Fedorov V. D. *O metodakh izucheniya fitoplanktona i ego aktivnosti*. Moscow : Izd-vo MGU, 1979, pp. 106–108. (in Russ.)]
15. Ясакова О. Н., Макаревич П. Р. *Фитопланктон северо-восточной части Чёрного моря*. Ростов-на-Дону : Изд-во ЮНЦ РАН, 2017. 176 с. [Yasakova O. N., Makarevich P. R. *Fitoplankton severo-vostochnoi chasti Chernogo morya*. Rostov-on-Don : Izd-vo YuNTs RAN, 2017, 176 p. (in Russ.)]
16. Dodge J. D. *Marine Dinoflagellates of the British Isles*. London : H. M. S. O., 1982, 301 p.
17. *Identifying Marine Phytoplankton* / C. Tomas (Ed.). San Diego, CA : Academic Press, 1997, 821 p.
18. Mikaelyan A. S., Zatsepin A. G., Chasovnikov V. K. Long-term changes in nutrient supply of phytoplankton growth in the Black Sea. *Journal of Marine Systems*, 2013, vols 117–118, pp. 53–64. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.02.012>

## STATUS OF PLANKTON ALGOCENOSIS IN THE WATER AREA OF THE PORT OF TUAPSE AND BEYOND IT IN THE SPRING-SUMMER PERIOD OF 2019

O. N. Yasakova

Southern Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, Russian Federation  
E-mail: [yasak71@mail.ru](mailto:yasak71@mail.ru)

The article presents the research of qualitative structure and quantitative development of phytoplankton in the water area of the port of Tuapse and beyond it in the spring-summer period of 2019. In April 2019, 43 phytoplankton species of 5 divisions were found. In the port area, the mean values of abundance and biomass were of 568 thousand cells·L<sup>-1</sup> and 206 mg·m<sup>-3</sup>, respectively; in the open sea area, the values were 1.5 times lower. In the port area and beyond it, diatoms developed abundantly: 98–99 % of the total phytoplankton abundance and 62–65 % of the biomass. Small-cell species *Pseudo-nitzschia* spp. and *Skeletonema costatum* s. l. formed the basis of the abundance; *Pseudosolenia calcar-avis*, *Dactyliosolen fragilissimus*, and *Chaetoceros affinis* formed the basis of the biomass as well. In June 2019, a decrease was recorded in qualitative (13 species from 4 divisions) and quantitative values of phytoplankton development. In the port area, the mean values of planktonic algae abundance and biomass were of 59 thousand cells·L<sup>-1</sup> and 81 mg·m<sup>-3</sup>, respectively; in the open sea area, these values were more than 2 times lower. In the water area of the port, euglenids developed abundantly: 94 % of the phytoplankton abundance and 83 % of the biomass; those were represented by a mesoaprobic species *Eutreptia lanowii*. Beyond the port of Tuapse, euglenids were not found; in terms of abundance, diatoms predominated (95 %): *Skeletonema costatum* s. l. and *Thalassionema nitzschioides*. The following Dinophyta species formed the basis of the phytoplankton biomass (82 %): *Ceratium tripos*, *C. furca*, *Ensiculifera carinata*, *Glenodinium paululum*, *Prorocentrum micans*, and *Protoperidinium crassipes*.

**Keywords:** phytoplankton, taxonomic composition, abundance, biomass, water area of the port of Tuapse, northeastern Black Sea coast

## ПАМЯТИ ЮРИЯ ВЛАДИСЛАВОВИЧА СЛЫНЬКО (09.10.1961 – 14.07.2021)



14 июля 2021 г. ушёл из жизни незаурядный и целеустремлённый человек, талантливый учёный-ихтиолог Юрий Владиславович Слынько.

Юрий Владиславович родился в посёлке Нововоронцовка Херсонской области УССР в семье учёных-генетиков. После смерти матери с пяти лет воспитывался в семье деда — видного филолога, заведующего кафедрой украинского языка Черновицкого государственного университета. В 1983 г., успешно завершив обучение на биологическом факультете этого университета, Юрий Владиславович поступил в очную аспирантуру Института биологии внутренних вод (ИБВВ) АН СССР в посёлке Борок Ярославской области по специальности «ихтиология». По окончании аспирантуры в 1986 г. он был зачислен в ИБВВ на должность младшего научного сотрудника лаборатории физиологии, а с 1989 г. работал научным сотрудником лаборатории ихтиологии.

В 2000 г. Юрий Владиславович успешно защитил кандидатскую диссертацию «Система размножения межродовых гибридов плотвы (*Rutilus rutilus* L.), леща (*Abramis brama* L.) и синца (*Abramis ballerus* L.) (Leuciscinae: Cyprinidae)» по специальности «ихтиология» в Зоологическом институте РАН (г. Санкт-Петербург), а через два года создал группу фауногенеза, впоследствии получившую статус лаборатории эволюционной экологии ИБВВ РАН. С 2017 г. Юрий Владиславович работал в Институте биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН (г. Севастополь).

Широкий спектр его научных интересов включает вопросы видообразования и генетического разнообразия гидробионтов, отдалённой гибридизации и вселения чужеродных видов в водные экосистемы. В поисках научных материалов Ю. В. Слынько участвовал в масштабных экспедициях по рекам Амур, Волга и Днепр, а также по водоёмам Уссурийского края, Алтая, Белоруссии, Украины, Казахстана, Монголии и Литвы. Он был руководителем и участником 10 грантов РФФИ, 4 программ Президиума РАН, 2 грантов программ Отделения биологических наук РАН, а также Федеральной целевой научно-технической программы. Кроме того, он участвовал в международных проектах с Финляндией и Монголией, выполнял множество хозяйственных договоров и организовывал международные научные симпозиумы «Инвазии вселенцев в Голарктике».

Юрий Владиславович — автор более чем 250 научных публикаций и 7 коллективных монографий. Он выполнил масштабную работу по оценке генетического разнообразия пресноводной ихтиофауны Евразии, описал новый для науки вид рыб из рода *Oreoleuciscus*, сформулировал

гипотезу быстрого аллопатрического видообразования алтайских османов и их происхождения от гольяноподобных предков на рубеже плиоцена и плейстоцена, расширил представления о механизмах эволюции эндемичных видов, а также оценил масштабы, темпы и направленность биологических инвазий рыб в крупнейших реках Понто-Каспийского бассейна. Итогом изучения межродовых гибридов карповых рыб стали сформулированные им совместно с Владимиром Николаевичем Яковлевым закономерности наследования морфологических и генетических признаков рыб и открытие новой, неизвестной ранее системы размножения у позвоночных — бисексуального апомиксиса. Наряду с решением фундаментальных задач, он занимался природоохранной деятельностью: участвовал в работе комиссии Департамента природных ресурсов и экологии г. Севастополя по мониторингу состояния популяций редких и исчезающих видов растений и животных.

Под руководством Юрия Владиславовича успешно защищены четыре кандидатские диссертации. Сам он успел завершить многолетний труд «Эволюционно-экологическая адаптация чужеродных видов гидробионтов», представленный на соискание учёной степени доктора биологических наук, и пройти его предзащиту 10 июня 2021 г.

Жизнь Юрия Владиславовича Слынько оборвалась на пике творческих достижений: осенью 2021 г. ему бы исполнилось всего 60 лет. Светлая память о его яркой личности всегда будет жить в наших сердцах.

*Ученики, коллеги, друзья*

**IN MEMORIAM: YURIY SLYNKO**  
**(09.10.1961 – 14.07.2021)**

On July 14, 2021, a talented, extraordinary, and purposeful ichthyologist Yuriy Vladislavovich Slynko passed away. Yu. Slynko left more than 250 scientific publications and 7 collective monographs.

**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 № 10 от 01.09.2021).

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. Рябушко В. И.

**Корректор:**

Копытова О. Ю.

**Перевод:**

Тренкеншу Т. А., Надточенко И. А.

**Компьютерная вёрстка:**

Баяндин А. С.

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

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

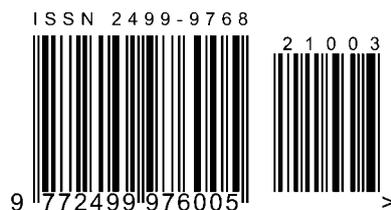


---

Подп. к печати 01.09.2021	Дата выхода в свет 20.09.2021	Заказ № 2103747	Тираж 100 экз.
Формат 60 × 84/8	Уч.-изд. листов 9,3	Усл. печ. листов 13,49	Печать цифровая

---

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



## *Вниманию читателей!*

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

*издают  
научный журнал*

*Морской биологический журнал  
Marine Biological Journal*

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

### *Заказать журнал*

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

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

*publish  
scientific journal*

*Морской биологический журнал  
Marine Biological Journal*

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

### *You may order the journal*

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