

ISSN 2499-9768 print

МОРСКОЙ  
БИОЛОГИЧЕСКИЙ  
ЖУРНАЛ  
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 7 № 1  
2022

**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

**Стельмах Л. В.**, д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

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

**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://marine-biology.ru>.

**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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

**Stelmakh L. V.**, D. Sc., IBSS

**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://marine-biology.ru>.

**Co-publisher address:**

Zoological Institute Russian Academy of Sciences.

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

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

## МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2022 Том 7 № 1

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

### СОДЕРЖАНИЕ

#### Научные сообщения

- Боровков А. Б., Гудвилевич И. Н., Новикова Т. М., Климова Е. В.*  
Продукционные характеристики полупроточной культуры  
*Porphyridium purpureum* (Bory) Drew et Ross при низкой освещённости ..... 3–13
- Гаврюшева Т. В., Сигаичева Т. Б., Чеснокова И. И.*  
Патоморфологические и биохимические исследования кефали сингиля  
*Chelon auratus* (Risso, 1810) в акватории Юго-Западного Крыма (Чёрное море) ..... 14–33
- Гринцов В. А.*  
Таксономическое разнообразие Amphipoda (Crustacea) Чёрного и Азовского морей ..... 34–45
- Гювен А., Озтюрк Т.*  
Морфологические особенности трёх видов *Phyllodistomum* (Trematoda: Gorgoderidae)  
от некоторых морских рыб в южной части Чёрного моря (in Eng.) ..... 46–54
- Кузьмина В. В., Слынько Е. Е., Куливацкая Е. А., Карпова Е. П., Ку Нгуен Динь*  
Активность пептидаз и гликозидаз пищеварительного тракта  
у некоторых видов костистых рыб Вьетнама ..... 55–64
- Полин А. А., Пашков А. Н., Денисова Т. В.*  
Изменчивость числа лучей и уточнение формулы спинного плавника  
морского ерша *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 (Pisces: Scorpaenidae),  
обитающего в Чёрном море ..... 65–77
- Полунина Ю. Ю., Стонт Ж. И.*  
Влияние ветровых условий на распределение зоопланктона  
устьевой области реки Преголи (бассейн Балтийского моря)  
после техногенной трансформации её русла ..... 78–92
- Финенко Г. А., Дацьк Н. А., Аннинский Б. Е., Загородняя Ю. А.*  
Трофические отношения в пищевой цепи зоопланктон — желетелые  
в шельфовых районах Крымского побережья Чёрного моря ..... 93–106
- Заметки**
- Медведева А. В., Станичный С. В.*  
Экстремальное проявление морской слизи в Мраморном море в 2021 году ..... 107–109
- Хроника и информация**
- Памяти Николая Сидоровича Рисика (07.08.1937 – 11.12.2021) ..... 110–112

# МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

## MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2022 Vol. 7 no. 1

---

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

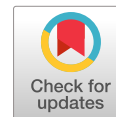
4 issues per year

---

### CONTENTS

#### Scientific communications

- Borovkov A. B., Gudvilovich I. N., Novikova T. M., and Klimova E. V.*  
Production characteristics of *Porphyridium purpureum* (Bory) Drew et Ross  
semi-continuous culture at low irradiance (in Russ.) ..... 3–13
- Gavruseva T. V., Sigacheva T. B., and Chesnokova I. I.*  
Pathomorphological and biochemical study of the golden grey mullet  
*Chelon auratus* (Risso, 1810) in the waters of the southwestern Crimea (the Black Sea) (in Russ.) .... 14–33
- Grintsov V. A.*  
Taxonomic diversity of Amphipoda (Crustacea) from the Black Sea and the Sea of Azov (in Russ.) .. 34–45
- Güven A. and Öztürk T.*  
Morphological features of three species of *Phyllodistomum* (Trematoda: Gorgoderidae)  
from some marine fishes in the southern Black Sea ..... 46–54
- Kuz'mina V. V., Slynko E. E., Kulivatskaya E. A., Karpova E. P., and Cu Nguyen Dinh*  
Activity of peptidases and glycosidases of the digestive tract  
in some species of bony fish of Vietnam (in Russ.) ..... 55–64
- Polin A. A., Pashkov A. N., and Denisova T. V.*  
Variability in the number of rays and specification of the dorsal fin formula  
of the black scorpionfish *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 (Pisces: Scorpaenidae)  
from the Black Sea (in Russ.) ..... 65–77
- Polunina Ju. Ju. and Stont Zh. I.*  
Wind effect on zooplankton distribution in the estuary of the Pregolya River (the Baltic Sea basin)  
after technogenic transformation of its riverbed (in Russ.) ..... 78–92
- Finenko G. A., Datsyk N. A., Anninsky B. E., and Zagorodnyaya Yu. A.*  
Trophic relationships in the zooplankton – gelatinous zooplankton food chain  
in the shelf areas of the Crimean coast of the Black Sea (in Russ.) ..... 93–106
- #### Notes
- Medvedeva A. V. and Stanichny S. V.*  
Outbreak of marine mucilage in the Sea of Marmara in 2021 (in Russ.) ..... 107–109
- #### Chronicle and information
- In memoriam: Nikolai Risik (07.08.1937 – 11.12.2021) (in Russ.) ..... 110–112

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 582.273-113.2

**ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ  
ПОЛУПРОТОЧНОЙ КУЛЬТУРЫ  
*PORPHYRIDIUM PURPUREUM* (BORY) DREW ET ROSS  
ПРИ НИЗКОЙ ОСВЕЩЁННОСТИ**

© 2022 г. **А. Б. Боровков<sup>1</sup>, И. Н. Гудвилевич<sup>1</sup>,  
Т. М. Новикова<sup>1</sup>, Е. В. Климова<sup>2</sup>**

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

<sup>2</sup>Орловский государственный университет имени И. С. Тургенева, Орёл, Российская Федерация  
E-mail: [gudirina2008@yandex.ru](mailto:gudirina2008@yandex.ru)

Поступила в редакцию 27.04.2020; после доработки 29.07.2020;  
принята к публикации 24.12.2021; опубликована онлайн 22.03.2022.

Красная микроводоросль *Porphyridium purpureum* (Bory de Saint-Vincent, 1797) Drew et Ross, 1965 вызывает интерес у исследователей как источник разнообразных биологически ценных веществ, количество которых в её клетках определяется условиями культивирования. Содержание фикобилипротеинов в клетках *P. purpureum* непосредственно зависит от концентрации азота в культуральной среде и от уровня освещённости клеток. Полупроточный способ культивирования позволяет легко поддерживать эти параметры на заданном уровне. Целью работы было изучить рост культуры *P. purpureum*, накопление и продукцию пигмента В-фикоэритрина (В-ФЭ) при низкой поверхностной освещённости, когда скорости процессов фотодеструкции пигментов минимальны. *P. purpureum* выращивали методом полупроточного (квазинепрерывного) культивирования при удельной скорости протока среды 0,1 и 0,2 сут<sup>-1</sup> и средней поверхностной освещённости 5 и 25 Вт·м<sup>-2</sup>. Продуктивность культуры *P. purpureum* увеличивалась в 1,6–1,7 раза как с ростом поверхностной освещённости с 5 до 25 Вт·м<sup>-2</sup>, так и с увеличением удельной скорости протока среды с 0,1 до 0,2 сут<sup>-1</sup>. Максимальные значения продуктивности для условий эксперимента (0,21 г·л<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) отмечены в варианте с освещённостью 25 Вт·м<sup>-2</sup> и 20%-ной скоростью обмена среды, однако они были ниже расчётных в 1,5–2 раза. Содержание белка и В-ФЭ в клетках *P. purpureum* снижалось как с ростом поверхностной освещённости (на 15–20 %), так и с увеличением скорости обмена среды (в 1,5 раза) для всех вариантов. Изменения содержания белка и В-ФЭ в культуре *P. purpureum* также имели однонаправленный характер, и в основном он соответствовал характеру изменения плотности культуры *P. purpureum*. Продуктивность порфиридиума по В-ФЭ увеличивалась в 1,5–1,9 раза с ростом поверхностной освещённости с 5 до 25 Вт·м<sup>-2</sup>. Максимальная продуктивность *P. purpureum* по В-ФЭ (13 мг·л<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) зарегистрирована для вариантов эксперимента с поверхностной освещённостью 25 Вт·м<sup>-2</sup> (0,1 и 0,2 сут<sup>-1</sup>). Повышение удельной освещённости клеток порфиридиума в эксперименте с 7 до 26 Вт·г<sup>-1</sup> вызывало увеличение продуктивности по биомассе в 2,6 раза, по В-ФЭ — в 1,8 раза, по белку — в 1,7 раза. Показано, что фактором, определявшим продукционные характеристики исследованной культуры в опыте, являлся световой, что подтверждено полученными экспериментальными данными.

**Ключевые слова:** *Porphyridium purpureum*, плотность культуры, белок, фикобилипротеины, В-фикоэритрин, продуктивность

Красную микроводоросль *Porphyridium purpureum* (Bory) Ross часто рассматривают как объект лабораторного и массового культивирования (Дробецкая, 2005 ; Маркина и Айздайчер, 2019 ; Минюк и др., 2008 ; Цоглин и Пронина, 2013 ; Fabregas et al., 1998 ; Li S. et al., 2019). Получаемая биомасса микроводоросли может служить источником ряда ценных физиологически активных веществ — внеклеточных сульфополисахаридов, ненасыщенных жирных кислот, а также пигментов группы фикобилипротеинов (далее — ФБП) (Біохімія червоних водоростей, 2007 ; Стадничук, 1990 ; Borowitzka, 1995 ; Fabregas et al., 1998 ; Li T. et al., 2019). Специфический состав пигментов *P. purpureum* обусловлен обитанием этого вида в море: зелёный свет проникает на большие глубины и поглощается В-фикоэритрином (далее — В-ФЭ), входящим в состав светособирающего комплекса хлоропластов (Стадничук, 1990 ; Algarra & Ruediger, 1993 ; John et al., 1984).

ФБП порфиридиума (В-ФЭ, R-фикоцианин и аллофикоцианин), входящие в состав фотосистемы II, являются пигментами белковой природы; их количество в клетках определяют уровни освещённости и обеспеченности биогенными элементами, в первую очередь азотом. В прикладном аспекте наибольший интерес вызывает красный пигмент В-ФЭ. Его водный раствор имеет красивую розовую окраску и ярко выраженную оранжевую флуоресценцию, а белковая природа пигмента и отсутствие сведений о токсичности открывают широкие перспективы для его использования в пищевой, косметической и медицинской промышленности. Количество В-ФЭ может составлять до 85 % от общей суммы ФБП. Относительное содержание В-ФЭ и его продукция варьируют в достаточно широком диапазоне в зависимости от условий культивирования *P. purpureum*; значение может достигать 40–50 мг·л<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> (Fabregas et al., 1998 ; Fuentes-Grunewald et al., 2015 ; Gudvilovich & Borovkov, 2014 ; Kathiresan et al., 2006).

Интенсивность света является одним из критических факторов, влияющих на количественный состав пигментов микроводорослей. По литературным данным, микроводоросли, имеющие фикобилисомы и ФБП в пластидах, как правило, лучше растут при низкой освещённости (~ 10–50 моль фотонов·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>), в то время как другие виды водорослей, например динофлагелляты или зелёные, обычно нуждаются в более высокой интенсивности света (~ 60–100 моль фотонов·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>) (Біохімія червоних водоростей, 2007 ; Стадничук, 1990 ; Algarra & Ruediger, 1993 ; John et al., 1984 ; Sosa-Hernández et al., 2019). Замедление скорости роста клеток *P. purpureum* в случае избыточной освещённости часто связывают с разрушением хлоропластов, которое вызвано воздействием высокой интенсивности света и инактивацией ферментов, участвующих в процессах фиксации CO<sub>2</sub> (Стадничук, 1990 ; Falkowski & Owens, 1980). При снижении уровня облучённости количество ФБП, и в первую очередь В-ФЭ, в клетках *P. purpureum* значительно увеличивается (Стадничук, 1990 ; Тренкеншу и др., 1981 ; Algarra & Ruediger, 1993 ; John et al., 1984 ; Velea et al., 2011).

Показано (Fabregas et al., 1998 ; Fuentes-Grunewald et al., 2015 ; Gudvilovich & Borovkov, 2014), что содержание В-ФЭ в клетках *P. purpureum* зависит от концентрации азота в культуральной среде и резко снижается после исчерпания этого элемента минерального питания.

При сравнении скорости роста и продукции биомассы, экзополисахаридов и В-ФЭ в накопительной и полупроточной культуре *P. purpureum* было отмечено преимущество последней по всем анализируемым характеристикам (Fuentes-Grunewald et al., 2015 ; Gudvilovich & Borovkov, 2014). Именно поэтому культивирование порфиридиума для получения биомассы, обогащённой ФБП, целесообразно осуществлять в полупроточном режиме: он позволяет легко поддерживать на заданном уровне как освещённость культуры, так и концентрацию азота. Тем не менее даже при таком способе выращивания варьирование параметров культивирования (скорости протока среды

и освещённости) значительно меняет метаболизм и направленность биосинтетических процессов в культуре *P. purpureum* (Упитис и др., 1989 ; Fabregas et al., 1998 ; Fuentes-Grunewald et al., 2015 ; Gudvilovich & Borovkov, 2014).

Влияние освещённости и концентрации азота на рост и накопление ФБП у *P. purpureum* изучено достаточно хорошо, однако в основном воздействие этих параметров оценено по отделимости. Кроме того, большинство исследований влияния света и концентрации азота на синтез В-ФЭ в клетках *P. purpureum* проведено для накопительных культур; данные по продуктивности полупроточных культур порфиридиума при варьировании этих параметров немногочисленны (Fabregas et al., 1998 ; Fuentes-Grunewald et al., 2015 ; Gudvilovich & Borovkov, 2014). Именно поэтому целью работы было изучить рост *P. purpureum*, накопление и продукцию В-ФЭ в полупроточной культуре при низкой поверхностной освещённости, когда скорости процессов фотодеструкции пигментов минимальны.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на базе отдела биотехнологий и фиторесурсов ФИЦ ИнБЮМ (г. Севастополь). Объектом исследования была культура красной микроводоросли *Porphyridium purpureum* (Bory de Saint-Vincent, 1797) Drew et Ross, 1965 (синоним: *Porphyridium cruentum* (S. F. Gray) Nägeli, 1894) (Rhodophyta), штамм IBSS-70 из «Коллекции гидробионтов Мирового океана» научно-образовательного центра коллективного пользования ФИЦ ИнБЮМ. Культуру выращивали на питательной среде для морских красных водорослей по (Тренкеншу и др., 1981). Состав (г·л<sup>-1</sup>): NaNO<sub>3</sub> — 1,2; NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>×2H<sub>2</sub>O — 0,45; EDTA-Na<sub>2</sub> — 0,037; FeC<sub>6</sub>H<sub>5</sub>O<sub>7</sub>×3H<sub>2</sub>O — 0,0265; MnCl<sub>2</sub>×4H<sub>2</sub>O — 0,004; Co(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>×6H<sub>2</sub>O — 0,0031; (NH<sub>4</sub>)<sub>6</sub>Mo<sub>7</sub>O<sub>24</sub>×4H<sub>2</sub>O — 0,0009; K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>(SO<sub>4</sub>)<sub>2</sub>×4H<sub>2</sub>O — 0,0017. Среду готовили на стерилизованной морской воде.

Культуру *P. purpureum* выращивали в установке, которая состояла из четырёх фотобиореакторов, системы подачи газовой смеси, термостабилизирующей системы и системы освещения. Каждый фотобиореактор представлял собой стеклянную ёмкость размером 5 см × 25 см × 50 см (плоскопараллельный тип) с рабочей толщиной 5 см. Фотобиореакторы были изготовлены специалистами отдела биотехнологий и фиторесурсов ФИЦ ИнБЮМ. В газораспределительную систему с помощью системы дозирования (ротаметр) подавали углекислый газ из баллона; процентное содержание углекислоты в смеси составляло 2–3 % v/v (volume percent). Полученная газовоздушная смесь поступала в фотобиореактор, и таким образом осуществлялось перемешивание культуры. Средняя скорость продувки газовой смеси — 0,5 л·мин<sup>-1</sup>·л<sup>-1</sup> культуры. На протяжении всего эксперимента pH среды поддерживали на уровне 8–9, температуру — +26...+28 °С. В качестве осветителя использовали лампы ДРЛ-700; средняя поверхностная освещённость составляла для двух культиваторов 5 Вт·м<sup>-2</sup> и ещё для двух — 25 Вт·м<sup>-2</sup>.

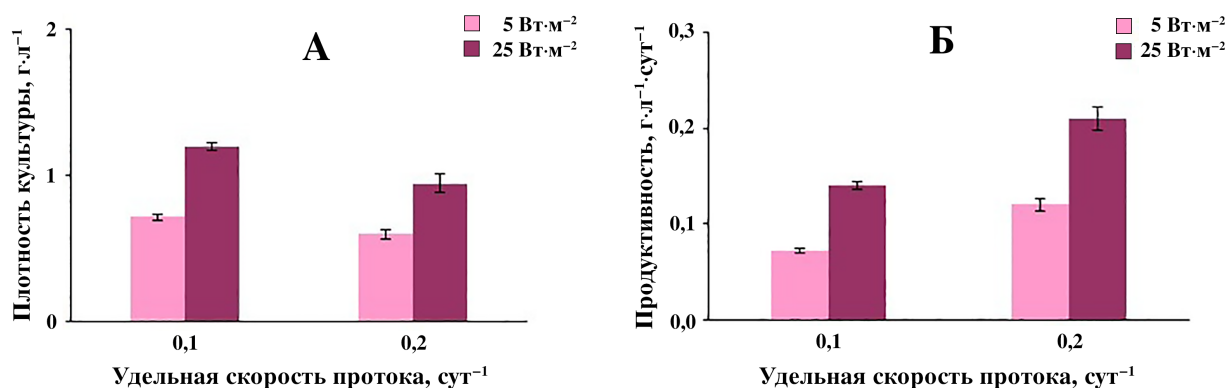
*P. purpureum* выращивали методом полупроточного (квазинепрерывного) культивирования, удельная скорость потока среды в экспериментальных культиваторах составляла 0,1 и 0,2 сут<sup>-1</sup>. Полупроточную (квазинепрерывную) культуру получали путём периодической замены части суспензии микроводоросли равноценным объёмом свежеприготовленной среды. Так, каждые 24 ч из культиваторов отбирали и заменяли 10 или 20 % культуры по объёму ( $\omega = 0,1$  сут<sup>-1</sup> и  $\omega = 0,2$  сут<sup>-1</sup> соответственно). Инокулят вносили в культиваторы с таким расчётом, чтобы начальная плотность во всех вариантах опыта была одинаковой. Содержание сухого вещества в культуре определяли объёмно-весовым (Тренкеншу и Беянин, 1979) и весовым методами (Методы физиолого-биохимического исследования, 1975). Продуктивность *P. purpureum* рассчитывали по ежедневным отборам культуры (10 и 20 % от объёма культиватора соответственно). Пробы для определения содержания пигментов и белка отбирали при достижении культурой стационарного динамического равновесия.

Суспензию культуры *P. purpureum*, полученную в эксперименте, центрифугировали в течение 10 минут, надосадочную жидкость сливали, осадённую биомассу использовали для определения ФБП. Содержание В-ФЭ определяли спектрофотометрическим методом (Стадничук, 1990), а белка — по Лоури (Lowry et al., 1951). Для количественного определения В-ФЭ в биомассе *P. purpureum* проводили её экстракцию фосфатным буфером (0,05 М; рН 7–7,5). Спектры экстрактов пигментов промеряли на регистрирующем спектрофотометре СФ-2000 в диапазоне длин волн 400–800 нм с шагом 0,1 нм. Регистрировали оптическую плотность полученных экстрактов в области характеристических максимумов поглощения В-ФЭ (545 нм), R-фикоцианина (615 нм) и аллофикоцианина (650 нм), а также при 750 нм (для учёта неспецифического поглощения раствора). Концентрацию пигментов в водном экстракте рассчитывали по (Стадничук, 1990), используя значения оптической плотности для соответствующих длин волн.

Определяли среднее арифметическое ( $\bar{x}$ ), стандартное отклонение ( $SD$ ), основную ошибку среднего и доверительный интервал для среднего ( $\Delta\bar{x}$ ). Все расчёты проводили в LibreOffice и SciDAVis для уровня значимости  $\alpha = 0,05$ . В таблице и на графиках представлены средние значения и рассчитанные доверительные интервалы ( $\bar{x} \pm \Delta\bar{x}$ ) для трёх повторностей.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При полупроточном выращивании плотность культуры *P. purpureum* стабилизировалась в соответствии с заданными параметрами освещённости и ежесуточного обмена среды. Стационарное динамическое равновесие устанавливалось на 3–4-е сутки (рис. 1А).



**Рис. 1.** Плотность (А) и продуктивность (Б) полупроточной культуры *P. purpureum* при различной освещённости

**Fig. 1.** *P. purpureum* semi-continuous culture density (А) and productivity (Б) under different irradiance conditions

Питательная среда, которая была использована в опыте, рассчитана на получение 3–4 г биомассы микроводоросли *P. purpureum* с 1 л культуры (Тренкеншу и др., 1981 ; Упитис и др., 1989). С повышением удельной скорости протока среды с 0,1 до 0,2 сут<sup>-1</sup> происходило пропорциональное увеличение (в 2 раза) количества биогенных элементов, поступающих ежесуточно в культуру *P. purpureum*; соответственно, возрастала и ожидаемая продуктивность (табл. 1).

При увеличении скорости протока в 2 раза (с 0,1 до 0,2 сут<sup>-1</sup>) плотность культуры *P. purpureum* снижалась для освещённости 5 и 25 Вт·м<sup>-2</sup> на 12 и 20 % соответственно (рис. 1А). С увеличением поверхностной освещённости плотность культуры возрастала: при ежесуточном обмене 10 % — в 1,8 раза, при 20 % — в 1,6 раза (рис. 1А). Что касается продуктивности культуры *P. purpureum*, то она увеличивалась в 1,6–1,7 раза как с ростом поверхностной освещённости с 5 до 25 Вт·м<sup>-2</sup>, так и с повышением удельной скорости протока среды с 0,1 до 0,2 сут<sup>-1</sup> (рис. 1Б).



**Таблица 1.** Продуктивность *P. purpureum* при полупроточном культивировании

**Table 1.** *P. purpureum* productivity under semi-continuous cultivation

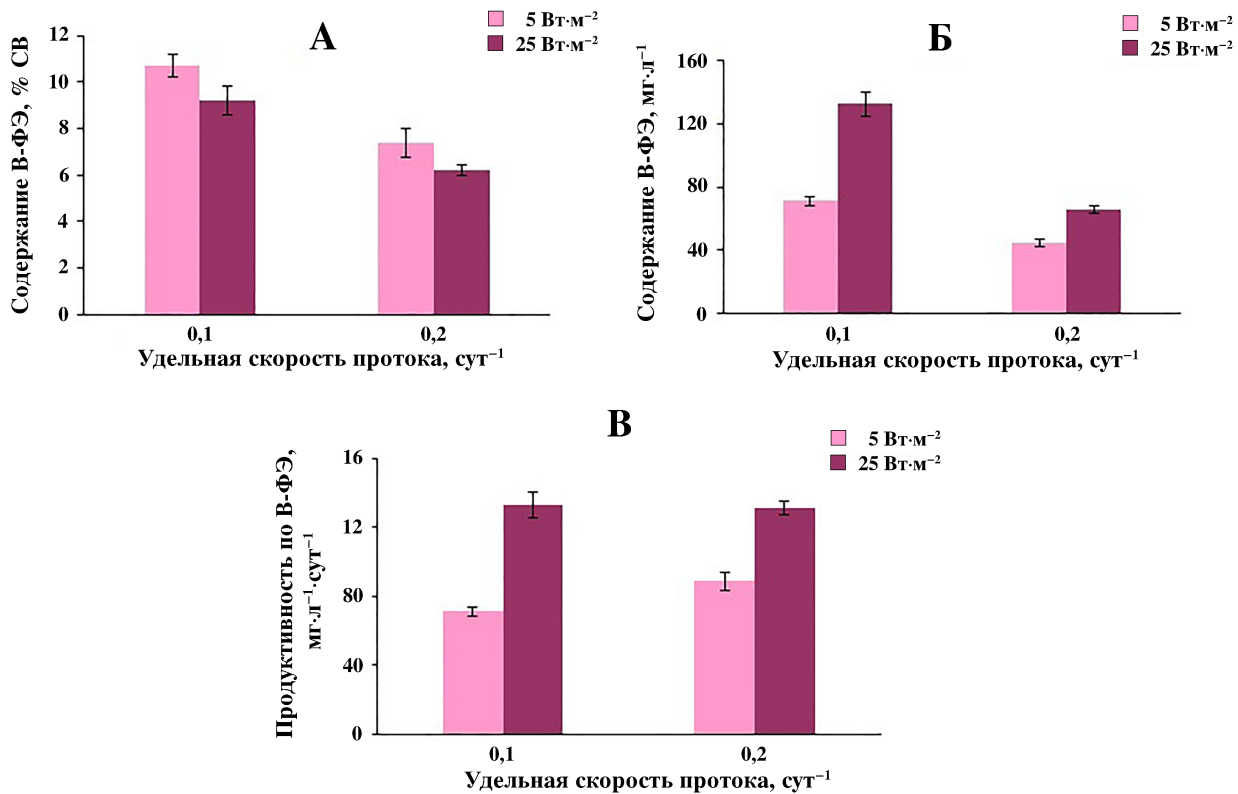
Удельная скорость протока, сут <sup>-1</sup>	Количество ежесуточно вносимого азота, мг·л <sup>-1</sup>	Предполагаемая продуктивность, г·л <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>	Наблюдаемая продуктивность, г·л <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>
0,1	19,8	0,3–0,4	0,07–0,14
0,2	39,6	0,6–0,8	0,12–0,21

Следует отметить, что наблюдаемая продуктивность культуры *P. purpureum* не достигала расчётных значений ни в одном из вариантов эксперимента. Максимальные значения были отмечены в варианте с самой высокой освещённостью и скоростью обмена среды, однако и они были ниже расчётных в 1,5–2 раза. Для других вариантов наблюдаемая продуктивность была ниже расчётной в 2,5–4 раза (см. табл. 1, рис. 1Б).

При увеличении скорости протока среды с 0,1 до 0,2 сут<sup>-1</sup> и снижении плотности культуры *P. purpureum* удельная освещённость клеток возрастала для всех вариантов. Это привело к существенному повышению продуктивности порфиридиума, что свидетельствует о лимитировании роста культуры именно световыми условиями. Таким образом, скорость роста *P. purpureum* определялась не количеством биогенных элементов, поступающих при ежесуточном обмене, а уровнем освещённости клеток культуры.

Кроме стабилизации плотности культуры *P. purpureum*, при полупроточном выращивании наблюдалась и стабилизация содержания В-ФЭ в ней (рис. 2Б). Это объясняется низкой вариабельностью концентрации элементов минерального питания и освещённости клеток при достижении культурой состояния стационарного динамического равновесия (Тренкеншу, 2017). Содержание В-ФЭ в клетках *P. purpureum* снижалось как с ростом поверхностной освещённости (на 15 %), так и со снижением плотности культуры (с увеличением скорости обмена среды) (в 1,5 раза) для всех вариантов (рис. 2А). По-видимому, существенный рост плотности культуры в условиях увеличившейся с 5 до 25 Вт·м<sup>-2</sup> освещённости нивелировал воздействие светового фактора на процессы фотоакклимации в клетках микроводоросли, поэтому изменение содержания В-ФЭ было менее выраженным. Характер изменения содержания и продукции В-ФЭ в культуре *P. purpureum* при увеличении освещённости и скорости протока среды в основном соответствовал характеру изменения плотности культуры и её продуктивности (рис. 1, 2Б, 2В). Так, содержание В-ФЭ в культуре увеличивалось в 1,5–1,9 раза с повышением поверхностной освещённости с 5 до 25 Вт·м<sup>-2</sup> и снижалось в 1,6–2 раза с увеличением скорости роста. Продуктивность порфиридиума по В-ФЭ также возрастала в 1,5–1,9 раза с ростом поверхностной освещённости. С повышением удельной скорости протока среды с 0,1 до 0,2 сут<sup>-1</sup> продуктивность *P. purpureum* по В-ФЭ увеличивалась в 1,25 раза при освещённости 5 Вт·м<sup>-2</sup> и не изменялась при 25 Вт·м<sup>-2</sup>.

Известно, что продукция ФБП зависит как от скорости роста культуры, так и от содержания этих пигментов в клетках микроводоросли (Fabregas et al., 1998 ; Gudvilovich & Borovkov, 2014). Наибольшая продуктивность полупроточной культуры *P. purpureum* по В-ФЭ зарегистрирована для вариантов эксперимента с поверхностной освещённостью 25 Вт·м<sup>-2</sup> (0,1 и 0,2 сут<sup>-1</sup>). Показано, что повышение поверхностной освещённости в 5 раз для двух вариантов ежесуточного обмена приводило к значительному возрастанию как содержания В-ФЭ в культуре *P. purpureum*, так и продуктивности по этому пигменту. В то же время повышение удельной скорости протока среды с 0,1 до 0,2 сут<sup>-1</sup> оказывало менее выраженный эффект на данный параметр при 5 Вт·м<sup>-2</sup>, а при поверхностной освещённости 25 Вт·м<sup>-2</sup> оно не приводило к заметному изменению продуктивности порфиридиума по В-ФЭ.



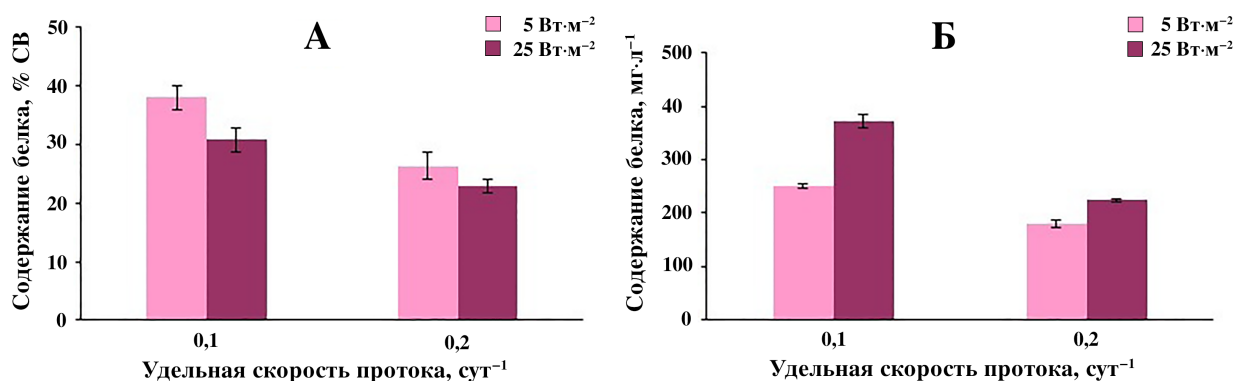
**Рис. 2.** Содержание В-фикоэритрина в биомассе (А) и культуре *P. purpureum* (Б), продуктивность полупроточной культуры *P. purpureum* по В-фикоэритрину (В) при различной освещённости

**Fig. 2.** B-phycoerythrin content in *P. purpureum* biomass (A) and culture (Б), as well as B-phycoerythrin productivity of *P. purpureum* semi-continuous culture (В) under different irradiance conditions

В работе (Fabregas et al., 1998) при сопоставимом уровне суммарной суточной облучённости клеток *P. purpureum* было показано, что содержание В-ФЭ в культуре отражает смену лимитирующих факторов. До скорости протока среды 0,1 сут<sup>-1</sup> этим фактором является азотное обеспечение, что выражается в увеличении содержания ФБП, а при дальнейшем повышении скорости протока среды — только световые условия в культуре, которые полностью контролируют клеточный метаболизм. В последнем случае с ростом скорости протока среды содержание В-ФЭ в культуре заметно снижается. Эта обратная зависимость между уровнем освещённости и содержанием В-ФЭ в клетках характерна как для *P. purpureum*, так и для других видов Rhodophyta.

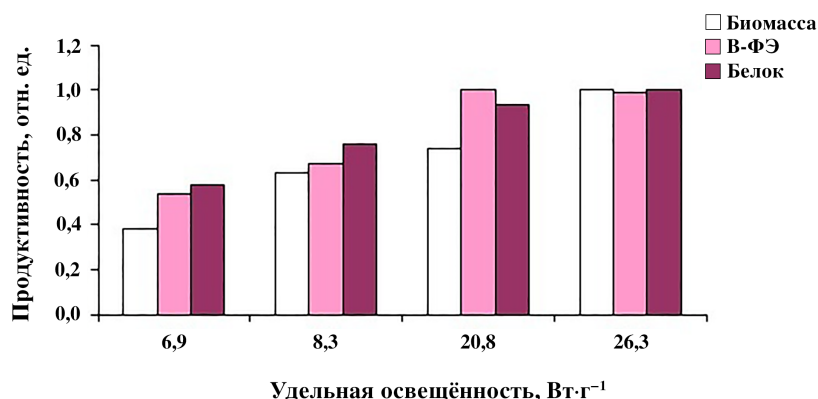
Таким образом, повышение удельной скорости протока среды в эксперименте с 0,1 до 0,2 сут<sup>-1</sup> при поверхностной освещённости 25 Вт·м<sup>-2</sup> приводило к росту продуктивности по биомассе и к снижению содержания В-ФЭ в клетках *P. purpureum*. В итоге изменение относительного содержания не оказало выраженного влияния на продукцию В-ФЭ, так как компенсировалось повышением скорости роста культуры.

Что касается содержания белка в клетках *P. purpureum*, то оно уменьшалось на 15–20 % с ростом поверхностной освещённости с 5 до 25 Вт·м<sup>-2</sup> и сокращалось в 1,3–1,4 раза с увеличением удельной скорости протока среды с 0,1 до 0,2 сут<sup>-1</sup> (рис. 3А). В целом характер изменения содержания белка в культуре *P. purpureum* коррелировал с направленностью изменения содержания В-ФЭ. Эта тенденция соответствует существующим представлениям о корреляции между количеством общего белка и пигментов, образующих белковые комплексы (Дробецкая, 2005).



**Рис. 3.** Содержание белка в биомассе (А) и культуре *P. purpureum* (Б) при различной освещённости  
**Fig. 3.** Protein content in *P. purpureum* biomass (А) and culture (Б) under different irradiance conditions

На основании полученных экспериментальных данных показано, что повышение удельной освещённости клеток (с 7 до 26 Вт·г<sup>-1</sup>) оказывало значительное влияние на продуктивность полупроточной культуры *P. purpureum*, причём изменения продуктивности по биомассе, В-ФЭ и белку носили однонаправленный характер. Так, продуктивность по биомассе с ростом освещённости увеличилась в 2,6 раза, по В-ФЭ — в 1,8 раза, а по белку — в 1,7 раза (рис. 4).



**Рис. 4.** Зависимость продуктивности полупроточной культуры *P. purpureum*, нормированной по максимальным значениям, от удельной освещённости  
**Fig. 4.** Dependence of *P. purpureum* semi-continuous culture productivity (normalized to maximum values) on specific irradiance

При полупроточном режиме выращивания происходит систематическое внесение биогенных элементов в культуру. С увеличением удельной скорости протока количество вносимого азота и фосфора пропорционально растёт, обеспечивая поддержание клеток в культуре в вегетативном состоянии. Хотя количества биогенных элементов, поступающих в культуру *P. purpureum* при удельной скорости протока среды 0,2 сут<sup>-1</sup>, было достаточно для обеспечения высокой скорости роста культуры и синтеза В-ФЭ (см. табл. 1), световые условия при заданной в эксперименте освещённости не позволили достигнуть уровня продуктивности по биомассе и В-ФЭ, полученного ранее (0,5 г·л<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> и 40 мг·л<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> соответственно) (Gudvilovich & Borovkov, 2014). Наибольшие значения продуктивности для условий эксперимента (0,21 г·л<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) отмечены для варианта с освещённостью 25 Вт·м<sup>-2</sup> и 20%-ной скоростью

обмена среды, а максимальная продуктивность *P. purpureum* по В-ФЭ ( $13 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$ ) зарегистрирована для вариантов с поверхностной освещённостью  $25 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$  ( $0,1$  и  $0,2 \text{ сут}^{-1}$ ). С точки зрения эффективности затраченных ресурсов для получения биомассы *P. purpureum*, обогащённой В-ФЭ, оптимальным являлся режим выращивания с поверхностной освещённостью  $25 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$  и 10%-ной скоростью обмена среды. Дальнейшее повышение концентрации элементов минерального питания в культуре *P. purpureum* малоэффективно, так как основным фактором, определявшим её продукционные характеристики, являлся световой, что подтверждено полученными экспериментальными данными.

Тем не менее продуктивность *P. purpureum* по В-ФЭ при  $25 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$ , которая была отмечена в эксперименте, хорошо соотносится с аналогичными значениями продуктивности при сопоставимом уровне суточной облучённости клеток порфиридиума, полученными также в полупроточном режиме ( $13$  и  $15 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$  соответственно) (Fabregas et al., 1998). Максимальная продуктивность *P. purpureum*, зарегистрированная в проведённом эксперименте, также была сопоставима с данными, полученными при освещённости в 2 раза выше; продуктивность как по биомассе, так и по В-ФЭ ( $0,29$  и  $17,5 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$  соответственно) была близка к экспериментальным данным (Li T. et al., 2019).

**Заключение.** Определён характер изменения продукционных характеристик полупроточной культуры *P. purpureum* при варьировании удельной скорости роста микроводоросли и поверхностной освещённости. Увеличение освещённости с  $5$  до  $25 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$  вызывало повышение продуктивности культуры как по биомассе, так и по В-фикоэритрину в  $1,5$ – $2$  раза, а повышение удельной скорости протока среды с  $0,1$  до  $0,2 \text{ сут}^{-1}$  приводило только к аналогичному возрастанию продуктивности по биомассе. Максимальные значения продуктивности *P. purpureum* по биомассе и В-ФЭ ( $0,21 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$  и  $13 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$  соответственно) отмечены для варианта эксперимента с освещённостью  $25 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$  и 20%-ной скоростью обмена среды. Между тем расчётный уровень продуктивности культуры *P. purpureum*, соответствующий поступающему количеству азота, не зафиксирован ни в одном из вариантов; максимальные значения продуктивности в условиях эксперимента были ниже расчётных в  $1,5$ – $2$  раза. Содержание белка и В-ФЭ в клетках *P. purpureum* снижалось как с ростом поверхностной освещённости (на  $15$ – $20 \%$ ), так и с увеличением скорости обмена среды (в  $1,5$  раза). В целом изменения содержания белка и В-ФЭ в культуре *P. purpureum* имели однонаправленный характер, что соответствует существующим представлениям. Повышение удельной освещённости клеток в эксперименте с  $7$  до  $26 \text{ Вт}\cdot\text{г}^{-1}$  вызывало рост продуктивности по биомассе, В-ФЭ и белку: продуктивность по биомассе увеличивалась в  $2,6$  раза, по В-ФЭ — в  $1,8$  раза, а по белку — в  $1,7$  раза. Таким образом, фотобиосинтез клеток *P. purpureum* определялся уровнем облучённости клеток культуры. При низком уровне поверхностной освещённости основным фактором, обуславливающим продукционные характеристики культуры *P. purpureum*, являлся световой, что нужно учитывать при интенсивном культивировании.

*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).*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Біохімія червоних водоростей / О. Г. Судьїна, Є. І. Шнюкова, П. О. Мушак, С. І. Лось, Р. М. Фомішина, Н. Д. Тупік, Г. І. Лозова. Київ : Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного, 2007. 320 с. [Biokhimiia chervonykh vodorostei / O. H. Sudina, Ye. I. Shniukova, P. O. Mushak, S. I. Los, R. M. Fomishyna, N. D. Tupik, H. I. Lozova. Kyiv : Institut botaniki im. M. G. Kholodnogo, 2007, 320 p. (in Ukr.)]

2. Дробецкая И. В. *Влияние условий минерального питания на рост и химический состав Spirulina platensis (Nordst.) Geitler* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.17. Севастополь, 2005. 26 с. [Drobetskaya I. V. *Vliyanie uslovii mineral'nogo pitaniya na rost i khimicheskii sostav Spirulina platensis (Nordst.) Geitler* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.17. Sevastopol, 2005, 26 p. (in Russ.)]
3. Маркина Ж. В., Айздайчер Н. А. Влияние меди на численность, морфологию клеток и содержание фотосинтетических пигментов микроводоросли *Porphyridium purpureum* // *Морской биологический журнал*. 2019. Т. 4, № 4. С. 34–40. [Markina Zh. V., Aizdaicher N. A. The effect of copper on the abundance, cell morphology and content of photosynthetic pigments in the microalga *Porphyridium purpureum*. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2019, vol. 4, no. 4, pp. 34–40. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.4.03>
4. *Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике*. Киев : Наукова думка, 1975. 247 с. [Metody fiziologo-biokhimicheskogo issledovaniya vodoroslei v gidrobiologicheskoi praktike. Kyiv : Naukova dumka, 1975, 247 p. (in Russ.)]
5. Минюк Г. С., Дробецкая И. В., Чубчикова И. Н., Терентьева Н. В. Одноклеточные водоросли как возобновляемый биологический ресурс: обзор // *Морской экологический журнал*. 2008. Т. 7, № 2. С. 5–23. [Minyuk G. S., Drobetskaya I. V., Chubchikova I. N., Terent'eva N. V. Unicellular algae as renewable biological resource: A review. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2008, vol. 7, no. 2, pp. 5–23. (in Russ.)]
6. Стадничук И. Н. *Фикобилипротеины*. Москва : ВИНТИ, 1990. 193 с. (Итоги науки и техники. Серия: Биологическая химия ; т. 40). [Stadnichuk I. N. *Fikobiliproteiny*. Moscow : VINITI, 1990, 193 p. (Itogi nauki i tekhniki. Seriya: Biologicheskaya khimiya ; vol. 40). (in Russ.)]
7. Тренкеншу Р. П. Влияние света на макромолекулярный состав микроводорослей в непрерывной культуре невысокой плотности (часть 1) // *Вопросы современной альгологии*. 2017. № 2 (14). [Trenkenshu R. P. Influence of light on macromolecular composition of microalgae in continuous culture of low density (part 1). *Voprosy sovremennoi algologii*, 2017, no. 2 (14). (in Russ.)]. <http://www.algology.ru/1180> [accessed: 02.03.2020].
8. Тренкеншу Р. П., Белянин В. Н. Влияние элементов минерального питания на продуктивность водоросли *Platymonas viridis* Rouch. // *Биология моря*. 1979. Вып. 51. С. 41–46. [Trenkenshu R. P., Belyanin V. N. Effect of mineral nutrients on productivity of *Platymonas viridis* Rouch. *Biologiya morya*, 1979, iss. 51, pp. 41–46. (in Russ.)]
9. Тренкеншу Р. П., Терсков И. А., Сидько Ф. Я. Плотные культуры морских микроводорослей // *Известия Сибирского отделения Академии наук СССР*. 1981. № 5. С. 75–82. (Серия биологических наук ; вып. 1). [Trenkenshu R. P., Terskov I. A., Sid'ko F. Ya. Plotnye kul'tury morskikh mikrovodoroslei. *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR*, 1981, no. 5, pp. 75–82. (Seriya biologicheskikh nauk ; iss. 1). (in Russ.)]
10. Упитис В. В., Пакалне Д. С., Шульце И. Ф. Оптимизация минерального питания красной морской водоросли *Porphyridium cruentum* // *Известия АН Латвийской ССР*. 1989. Т. 505, № 8. С. 95–104. [Uptitis V. V., Pakalne D. S., Shultse I. F. Optimizatsiya mineral'nogo pitaniya krasnoi morskoi vodorosli *Porphyridium cruentum*. *Izvestiya AN Latvii skoi SSR*, 1989, vol. 505, no. 8, pp. 95–104. (in Russ.)]
11. Цоглин Л. Н., Пронина Н. А. *Биотехнология микроводорослей*. Москва : Научный мир, 2013. 184 с. [Tsozlin L. N., Pronina N. A. *Biotehnologiya mikrovodoroslei*. Moscow : Nauchnyi mir, 2013, 184 p. (in Russ.)]
12. Algarra P., Ruediger W. Acclimation processes in the light harvesting complex of the red alga *Porphyridium purpureum* (Bory) Drew et Ross, according to irradiance and nutrient availability. *Plant, Cell & Environment*, 1993, vol. 16, iss. 2, pp. 149–159. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1993.tb00856.x>
13. Borowitzka M. A. Microalgae as source of pharmaceutical and other biologically active compounds. *Journal of Applied Phycology*, 1995, vol. 7, pp. 3–15. <https://doi.org/10.1007/BF00003544>
14. Fabregas J., Garcia D., Morales E., Dominguez A., Otero A. Renewal rate of semicontinuous cultures of the microalga *Porphyridium cruentum* modifies phycoerythrin, exopolysaccharide and fatty acid productivity. *Journal of Fermentation*

- and *Bioengineering*, 1998, vol. 86, iss. 5, pp. 477–481. [https://doi.org/10.1016/S0922-338X\(98\)80155-4](https://doi.org/10.1016/S0922-338X(98)80155-4)
15. Falkowski P. G., Owens T. G. Light–shade adaptation: Two strategies in marine phytoplankton. *Plant Physiology*, 1980, vol. 66, iss. 4, pp. 592–595. <https://doi.org/10.1104/pp.66.4.592>
  16. Fuentes-Grunewald C., Bayliss C., Zanain M., Pooley C., Scolamacchia M., Silkina A. Evaluation of batch and semi-continuous culture of *Porphyridium purpureum* in a photobioreactor in high latitudes using Fourier transform infrared spectroscopy for monitoring biomass composition and metabolites production. *Biore-source Technology*, 2015, vol. 189, pp. 357–363. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2015.04.042>
  17. Gudvilovich I. N., Borovkov A. B. Production characteristics of the microalga *Porphyridium purpureum* (Bory) Drew Ross (Rhodophyta) in batch and quasi-continuous culture. *International Journal on Algae*, 2014, vol. 16, iss. 3, pp. 271–283. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v16.i3.70>
  18. John W., Steinbiss J., Zetsche K. Light intensity adaptation of the phycobiliprotein content of the red alga *Porphyridium*. *Planta*, 1984, vol. 16, no. 6, pp. 536–539. <https://doi.org/10.1007/BF00407086>
  19. Kathiresan S., Sarada R., Bhattacharya S., Ravishankar A. Culture media optimization for growth and phycoerythrin production from *Porphyridium purpureum*. *Biotechnology and Bioengineering*, 2006, vol. 96, iss. 3, pp. 456–463. <https://doi.org/10.1002/bit.21138>
  20. Li S., Ji L., Shi Q., Wu H., Fan J. Advances in the production of bioactive substances from marine unicellular microalgae *Porphyridium* spp. *Bioresource Technology*, 2019, vol. 292, art. no. 122048 (16 p.). <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.122048>
  21. Li T., Xu J., Wu H., Jiang P., Chen Z., Xiang W. Growth and biochemical composition of *Porphyridium purpureum* SCS-02 under different nitrogen concentrations. *Marine Drugs*, 2019, vol. 17, iss. 2, art. no. 124 (16 p.). <https://doi.org/10.3390/md17020124>
  22. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry*, 1951, vol. 193, iss. 1, pp. 265–275. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(19\)52451-6](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(19)52451-6)
  23. Sosa-Hernández J. E., Rodas-Zuluaga L. I., Castillo-Zacarías C., Rostro-Alanís M., Cruz R., Carrillo-Nieves D., Salinas-Salazar C., Fuentes-Grunewald C., Llewellyn C. A., Olguín E. J., Lovitt R. W., Iqbal H. M. N., Parra-Saldívar R. Light intensity and nitrogen concentration impact on the biomass and phycoerythrin production by *Porphyridium purpureum*. *Marine Drugs*, 2019, vol. 17, iss. 8, pp. 460 (12 p.). <https://doi.org/10.3390/md17080460>
  24. Velea S., Ilie L., Filipescu L. Optimization of *Porphyridium purpureum* culture growth using two variables experimental design: Light and sodium bicarbonate. *UPB Scientific Bulletin, Series B: Chemistry and Materials Science*, 2011, vol. 73, no. 4, pp. 81–94.

**PRODUCTION CHARACTERISTICS  
OF PORPHYRIDIUM PURPUREUM (BORY) DREW ET ROSS  
SEMI-CONTINUOUS CULTURE  
AT LOW IRRADIANCE**

**A. B. Borovkov<sup>1</sup>, I. N. Gudvilovich<sup>1</sup>,  
T. M. Novikova<sup>1</sup>, and E. V. Klimova<sup>2</sup>**

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

<sup>2</sup>Orel State University named after I. S. Turgenev, Orel, Russian Federation

E-mail: [gudirina2008@yandex.ru](mailto:gudirina2008@yandex.ru)

The red microalga *Porphyridium purpureum* (Bory de Saint-Vincent, 1797) Drew et Ross, 1965 is of great interest to researchers as a source of various biologically valuable substances, with their content in cells being determined by cultivation conditions. Phycobiliproteins concentration in *P. purpureum* cells depends directly on nitrogen concentration in the culture medium and cell irradiance.

Semi-continuous cultivation allows maintaining these parameters at a level given. The aim of the work was to study *P. purpureum* culture growth and B-phycoerythrin (B-PE) accumulation and production at low irradiance, with minimal rates of pigment photodestruction. *P. purpureum* semi-continuous (quasi-continuous) cultivation was carried out at a specific flow rate of 0.1 and 0.2 day<sup>-1</sup> and mean surface irradiance of 5 and 25 W·m<sup>-2</sup>. *P. purpureum* culture productivity increased by 1.6–17 times both with a rise in surface irradiance 5 to 25 W·m<sup>-2</sup> and an increase in the medium specific flow rate 0.1 to 0.2 day<sup>-1</sup>. Maximum productivity values for the experimental conditions (0.21 g·L<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>) were recorded at 25 W·m<sup>-2</sup> and 20 % medium specific flow rate, but those were 1.5–2 times lower than the precalculated ones. In *P. purpureum* cells, protein and B-PE concentrations decreased both with an increase in surface irradiance (by 15–20 %) and with a rise in a specific flow rate (by 1.5 times) for all the variants. The shifts in protein and B-PE concentration in *P. purpureum* culture had a unidirectional character as well; those mainly corresponded to the shift in the culture density. *P. purpureum* B-PE productivity increased by 1.5–1.9 times with a rise in surface irradiance 5 to 25 W·m<sup>-2</sup>. Maximum B-PE productivity (13 mg·L<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>) was recorded for the variants of the experiment with a surface irradiance of 25 W·m<sup>-2</sup> (0.1 and 0.2 day<sup>-1</sup>). An increase in specific irradiance of *P. purpureum* cells 7 to 26 W·g<sup>-1</sup> resulted in a rise in biomass productivity by 2.6 times; in B-PE productivity, by 1.8 times; and in protein productivity, by 1.7 times. In the experiment, irradiance was the factor determining the production characteristics of *P. purpureum* culture, and it was confirmed by the data obtained.

**Keywords:** *Porphyridium purpureum*, culture density, protein, phycobiliproteins, B-phycoerythrin, productivity



УДК [597.556.333.7:591.05](265.5)

**ПАТОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ  
КЕФАЛИ СИНГИЛЯ *CHELON AURATUS* (RISSO, 1810)  
В АКВАТОРИИ ЮГО-ЗАПАДНОГО КРЫМА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)**

© 2022 г. Т. В. Гаврюсева, Т. Б. Сигачева, И. И. Чеснокова

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,  
Севастополь, Российская Федерация  
E-mail: [gavrt2004@mail.ru](mailto:gavrt2004@mail.ru)

Поступила в редакцию 13.02.2020; после доработки 15.05.2020;  
принята к публикации 24.12.2021; опубликована онлайн 22.03.2022.

Кефаль сингиль *Chelon auratus* (Risso, 1810) (Mugilidae) является ценным промысловым видом, занимающим первое место по объёмам вылова среди аборигенных черноморских кефалевых рыб в коммерческом и любительском рыболовстве. Высокая значимость сингиля в региональном промысле демерсальных рыб требует разработки системы оценки состояния здоровья этого вида. Проведение подобного рода исследований включает комплексное применение биохимических и патоморфологических методов, что позволяет изучить изменения, происходящие в организме рыб, до появления видимых проявлений, нарушения процессов роста и размножения, снижения промысловых размеров и сокращения численности популяции. Целью работы было исследовать патоморфологические изменения в сочетании с некоторыми биохимическими показателями тканей кефали сингиля для оценки состояния здоровья рыб. Были проведены визуальный осмотр и патологоанатомическое вскрытие рыб. Для гистологического анализа пробы жабр, печени, почек, желудочно-кишечного тракта, селезёнки и поджелудочной железы были зафиксированы в растворе Дэвидсона и обработаны с использованием стандартных методов. Состояние организма *C. auratus* на основе гистологических исследований определяли с применением модифицированного полуколичественного анализа альтераций по методике Берне с соавторами и оценки распространённости повреждений в органах согласно балльной системе. Выяснили факторы значимости выявленных повреждений, значения индексов альтерации органов и общий индекс патологии кефалей. При проведении биохимических исследований определяли содержание продуктов окислительной модификации белков, перекисного окисления липидов и мочевины, активность аминотрансфераз и щелочной фосфатазы в печени, концентрацию альбумина и глюкозы в сыворотке крови. В органах кефали сингиля обнаружены гистопатологические изменения четырёх типов (нарушение кровообращения, регрессивные и прогрессивные изменения, воспалительные процессы), а также паразиты. Паразитарные агенты, выявленные у молоди кефали, представлены несколькими видами разных систематических групп (простейшие, моногенеи, трематоды, нематоды). Наиболее тяжёлые гистопатологические изменения были вызваны паразитарным простейшим, предположительно *Ichthyophonus* sp. При полуколичественной оценке обнаруженных альтераций рыб условно разделили на две группы — условно здоровых и заражённых особей; между ними провели сравнительный анализ патоморфологических данных и некоторых биохимических показателей. Выявлены достоверные различия в значениях индексов альтераций органов между двумя группами *C. auratus* в почках, печени, желудочно-кишечном тракте и поджелудочной железе. Значения общего индекса патологии рыб также достоверно отличались. При биохимических исследованиях определено достоверное увеличение содержания мочевины в печени рыб из 2-й группы, которое может свидетельствовать о нарушении экскреторной функции почек и жабр (подтверждено гистологически).



Значимых отличий содержания продуктов перекисного окисления липидов и окислительной модификации белков, а также активности аминотрансфераз в печени условно здоровых и заражённых рыб не выявлено. Результаты работы подтверждают высокую информативность исследованных показателей для оценки состояния здоровья кефали сингиля.

**Ключевые слова:** кефаль сингиль, гистопатологические изменения, биохимические показатели, полуколичественный анализ, Чёрное море

Кефаль сингиль *Chelon auratus* (Risso, 1810) (Mugilidae) — ценный промысловый вид, занимающий первое место среди аборигенных черноморских кефалевых рыб в коммерческом и любительском рыболовстве; он характеризуется широким географическим распространением и высокой продуктивностью (Болтачёв и Карпова, 2012 ; Кожурин и др., 2018). В промысловых уловах кефали у крымских берегов сингиль составляет около 95 %, на долю лобана *Mugil cephalus* приходится не более 5 %, а на долю остроноса *Chelon saliens* — не более 1 %. В период с 2000 по 2017 г., согласно литературным данным, межгодовая динамика вылова кефали в Чёрном море характеризовалась положительным трендом в 2000–2007 гг., спадом годовых уловов в 2008–2010 гг. и стремительным ростом в 2011–2017 гг., обусловленным увеличением запаса крымского стада этих рыб. Так, годовой вылов кефалевых в 2000 г. составил 18,8 т, а в 2017 г. — 275,4 т, что почти в 15 раз больше (Кожурин и др., 2018).

Высокая значимость кефали сингиля в региональном промысле демерсальных рыб требует разработки системы оценки состояния здоровья этого вида. Мировой опыт проведения подобного рода исследований основан на комплексном подходе и включает применение биохимических и патоморфологических методов (Корниенко и др., 2018 ; Лукина, 2014 ; Kundu et al., 2016 ; Osman et al., 2009), которые позволяют изучить изменения, происходящие в организме рыб (в результате паразитарных инвазий и негативного влияния среды), до появления видимых проявлений, нарушения процессов роста и размножения, снижения промысловых размеров и сокращения численности популяции.

Учитывая ключевую роль свободнорадикальных процессов в механизмах формирования патологических изменений в организме рыб, для оценки состояния здоровья гидробионтов рекомендовано изучение биохимических показателей тканевого повреждения при окислительном стрессе [содержание продуктов перекисного окисления липидов и окислительной модификации белков (далее — ПОЛ и ОМБ соответственно)] (Лукина, 2014 ; Kurhalyuk & Tkachenko, 2011 ; Marcogliese et al., 2005), а также биомаркеров физиологического состояния рыб в целом (активность аминотрансфераз и щелочной фосфатазы (далее — ЩФ), концентрация мочевины, глюкозы и альбумина) (Feist et al., 2015 ; Nnabuchi et al., 2015 ; Noor et al., 2010 ; Osman et al., 2009). Также для оценки состояния организма рыб используют методы клинического и патологоанатомического обследования (Моисеенко и др., 2010 ; Frasca et al., 2018 ; ICES, 2015). Наиболее часто учитывают скелетные деформации, эрозию плавников, эпидермальную гиперплазию, патологические изменения внутренних органов (кровоизлияния, опухоли и т. д.) (Моисеенко и др., 2010 ; Au, 2004 ; Frasca et al., 2018 ; Stentiford et al., 2009).

Обнаружить начальные стадии патологических нарушений органов и тканей, которые невозможно выявить при визуальном осмотре, позволяют гистологические исследования. Использование разнообразных методов современной гистохимии даёт возможность судить об особенностях функционирования различных тканевых и клеточных структур, определять характер и темп обменных процессов, выявлять патогенных агентов в органах рыб (Bruno et al., 2006 ; Frasca et al., 2018 ; Noga, 2010). Рядом авторов были предприняты попытки разработать систему полуколичественной оценки гистопатологических признаков (Bernet et al., 1999 ; Costa et al., 2009 ; Saraiva et al., 2015). Наиболее часто используют полуколичественную систему оценки Берне и др. (1999), основанную на предпосылке, что гистопатологические изменения оказывают различное воздействие на органы рыб (имеют относительную тяжесть или значимость).

Приписывая числовое значение относительной значимости изменения и степени его распространения, получают индекс гистопатологического состояния каждой особи (Bernet et al., 1999 ; Costa et al., 2009 ; Saleh & Marie, 2016).

Гельминтофауна сингиля в Чёрном море описана достаточно полно, локализация паразитов определена (Дмитриева и Гаевская, 2001 ; Дмитриева и Герасев, 1996 ; Пронькина и Белофастова, 2005 ; Юрахно, 2009 ; Yurakhno & Ovcharenko, 2014). Между тем описаний влияния паразитарных агентов на биохимические процессы и состояние тканей и органов у данного вида рыб практически нет (Öztürk, 2013).

Цель работы — изучить патоморфологические изменения в сочетании с некоторыми биохимическими показателями печени и крови кефали сингиля для оценки состояния здоровья этого вида. Были поставлены следующие задачи: исследовать гистопатологические изменения у молоди сингиля; провести градацию обнаруженных повреждений и полуколичественный анализ выявленных у рыб альтераций; изучить некоторые биохимические показатели в печени и сыворотке крови исследуемых особей; определить информативность применения полуколичественного анализа гистопатологических альтераций и комплекса биохимических показателей для оценки здоровья кефали сингиля.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования послужила черноморская кефаль сингиль *Chelon auratus* (Risso, 1810) (Pisces: Mugilidae), отобранная в феврале 2018 г. в бухте Матюшенко (44°37'576"N, 33°31'515"E, г. Севастополь). Рыб подвергали стандартному биологическому анализу, определяя основные линейные и весовые характеристики. Гистологические и биохимические исследования проводили на унифицированной выборке ювенильных особей (TL 12,6–19,7 см, TL<sub>ср</sub> (16,8 ± 3,99) см; 2 года), отбирая ткани в течение первого часа после отлова рыб (от живых кефалей). При исследовании особей на внешние или внутренние альтерации отмечали наличие клинических признаков патологии (Моисеенко и др., 2010 ; Frasca et al., 2018). Расчёт встречаемости нарушений при визуальном исследовании и патологоанатомическом вскрытии проводили на всей выборке (78 экз.); гистологическому и биохимическому анализу подвергали только особей, доставленных в лабораторию живыми (33 экз.). Предварительно осуществляли «усыпление» рыб путём добавления в аквариум бензокаина (0,4 г на 10 л) (Завьялова и др., 2012); рыбу оставляли в растворе препарата минимум на 10 минут после прекращения движения.

Для гистологических и гистохимических исследований рыб фиксировали в растворе Дэвидсона. Последующую обработку гистологических проб и окрашивание препаратов гематоксилин-эозином по Мейеру, Романовскому — Гимзе, Цию — Нильсену и Граму проводили по общепринятым методикам (Bancroft et al., 1990). Выявленных в тканях и органах кефали паразитарных агентов определяли в гистологических срезах по результатам гистохимического исследования и на основании индивидуальных особенностей различных классов паразитов (Гаевская, 2004 ; Bruno et al., 2006 ; Floyd-Rump et al., 2017 ; Noga, 2010). Поскольку симптомы ихтиофноза очень похожи на патологические изменения у рыб при туберкулёзе, вызываемом кислотоустойчивыми бактериями и микроспоридиями, срезы окрашивали по Граму и Цию — Нильсену для выявления бактерий и спор микроспоридий (Bruno et al., 2006 ; Noga, 2010).

Гистопатологические изменения оценивали путём выявления структурных нарушений по четырём типам реакций: нарушения кровообращения, регрессивные и прогрессивные изменения, воспалительные процессы; также учитывали паразитарных агентов (Bernet et al., 1999 ; Costa et al., 2009 ; Santos et al., 2014 ; Saraiva et al., 2015). Каждый тип альтераций включал несколько изменений, которые затрагивали либо функциональные единицы органа, либо весь орган. Были выделены три степени значимости (тяжести) гистопатологических изменений (факторы значимости): 1 — минимальное патологическое значение, поражение легко обратимо;

2 — умеренное патологическое значение, поражение обратимо в большинстве случаев, если стресс-фактор нейтрализован; 3 — тяжёлое патологическое значение, поражение, как правило, необратимо, что приводит к частичной или полной потере функции органа (Bernet et al., 1999).

Для оценки распространённости альтераций в органах использовали балльную систему: 0 баллов — отсутствуют или норма; 1 — иногда ( $\leq 20\%$ ); 2 — умеренно (21–40 %); 3 — часто (40–60 %); 4 — очень часто (61–80 %); 5 — диффузное распространение (81–100 %).

Используя фактор значимости и балльную оценку, определяли индекс органа ( $I_{org}$ ) следующим образом (Bernet et al., 1999):

$$I_{org} = \sum_{rp} \sum_{alt} (a_{org} \times w_{orgrpalt}), \quad (1)$$

где org — орган;

гр — тип реакции;

alt — изменение;

a — значение балла;

w — фактор значимости.

Высокий индекс указывает на значительную степень повреждения.

Для сравнения общего состояния здоровья исследуемых особей на основе выявленных гистологических повреждений был также рассчитан общий индекс патологии рыб (IT) (Bernet et al., 1999):

$$IT = I_g + I_k + I_l + I_{gt} + I_p + I_s, \quad (2)$$

где  $I_g$ ,  $I_k$ ,  $I_l$ ,  $I_{gt}$ ,  $I_p$  и  $I_s$  — индексы жабр, почек, печени, желудочно-кишечного тракта, поджелудочной железы и селезёнки соответственно.

При оценке общих индексов патологии рыб условно разделили на две группы — условно здоровых особей и заражённых. Между ними провели сравнительный анализ патоморфологических данных и некоторых биохимических показателей.

Материалом для биохимических исследований служили печень и сыворотка крови кефалей. Для получения супернатанта печень несколько раз промывали холодным 0,85%-ным физиологическим раствором, гомогенизировали и центрифугировали (10 000 g) в течение 15 минут. Кровь у рыб отбирали из хвостовой вены. Сыворотку получали методом отстаивания на холоде. В полученных супернатантах печени определяли содержание окисленных форм белков (опт. ед.·мг<sup>-1</sup> белка) по реакции взаимодействия окисленных аминокислотных остатков белков с 2,4-динитрофенилгидразином. Образовавшиеся в результате реакции производные 2,4-динитрофенилгидразона регистрировали при следующих длинах волн ( $\lambda$ ): при 356 и 370 нм — альдегидные ( $C_{356}$ ) и кетонные ( $C_{370}$ ) продукты нейтрального характера; при 430 и 530 нм — альдегидные ( $C_{430}$ ) и кетонные ( $C_{530}$ ) продукты основного характера (Дубинина и др., 1995).

Содержание ТБК-активных продуктов (далее — ТБК-АП; нмоль ТБК·мг<sup>-1</sup> белка) в печени рыб определяли по реакции с тиобарбитуровой кислотой (Стальная и Гаришвили, 1977). Активность аспаратаминотрансферазы (далее — АСТ; мкмоль·ч<sup>-1</sup>·мг<sup>-1</sup> белка), аланинаминотрансферазы (далее — АЛТ; мкмоль·ч<sup>-1</sup>·мг<sup>-1</sup> белка) и ЩФ (нмоль·сек<sup>-1</sup>·мг<sup>-1</sup> белка) и концентрацию мочевины (ммоль·г<sup>-1</sup> сырой ткани) в супернатантах печени, а также концентрацию общего белка (мг·мл<sup>-1</sup>), альбумина (мг·мл<sup>-1</sup>) и глюкозы (ммоль·л<sup>-1</sup>) в сыворотке крови рыб определяли с использованием стандартных наборов реактивов «Ольвекс Диагностикум» (Россия).

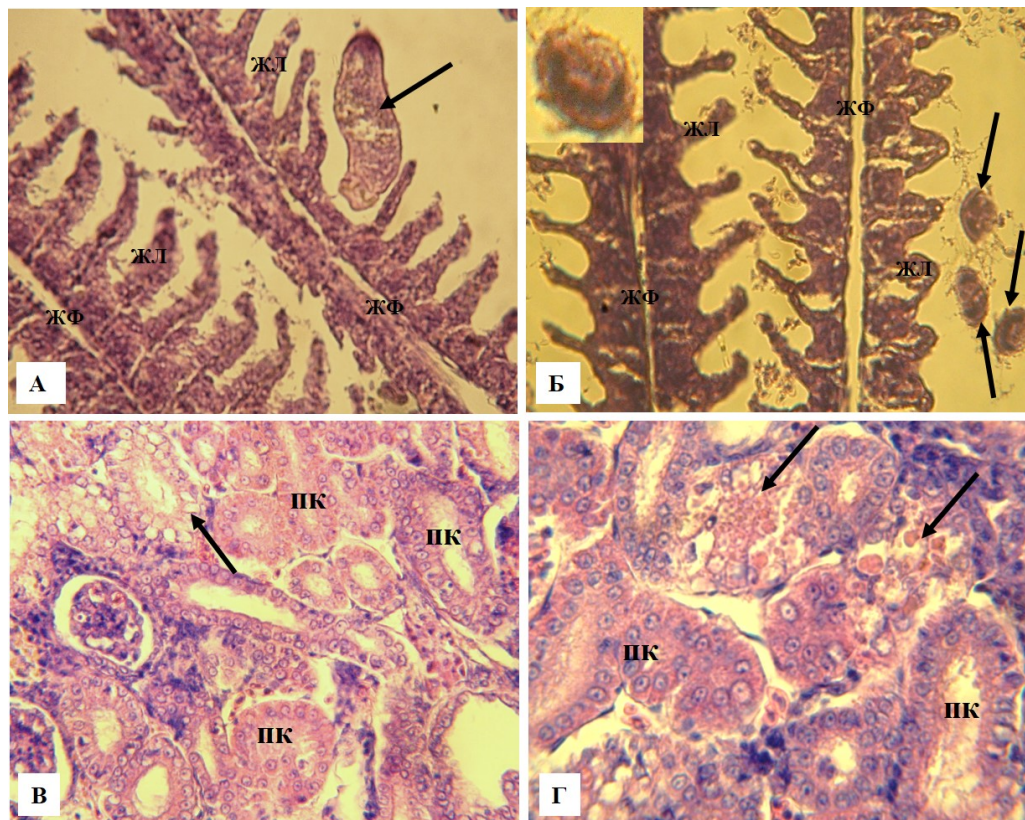
Все определения проводили на спектрофотометре СФ-2000 («ОКБ Спектр», г. Санкт-Петербург, Россия). Значения биохимических показателей супернатантов печени пересчитывали на мг белка сырой массы ткани, концентрацию которого определяли с использованием стандартного набора реагентов «Ольвекс Диагностикум».

Результаты обрабатывали статистически, вычисляли среднее арифметическое и стандартную ошибку среднего ( $M \pm m$ ). Нормальность распределения выборки проверяли с применением  $W$ -критерия Шапиро — Уилка. Достоверность различий между выборками оценивали с использованием  $U$ -критерия Манна — Уитни. Различия считали достоверными при  $p \leq 0,05$ . Статистический анализ проводили с использованием компьютерных программ PAST 3 и Microsoft Excel 2016.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Визуальные исследования.** Клинических признаков патологии не отмечали. При внешнем осмотре патологические повреждения — мелкие белые включения — наблюдали в жабрах и жаберной полости у 2,56 % кефали. При патологоанатомическом вскрытии в полости тела у 7,69 % рыб обнаружили личинок нематод; печень таких рыб была зеленоватого цвета (1,28 %), селезенка — с темными точками (1,28 %).

**Гистологические исследования.** Выявлены следующие разновидности альтераций. В жабрах отмечены локальный некроз, гиперплазия респираторного эпителия, слипание отдельных жаберных ламелл (рис. 1). На жаберных ламеллах выявлены единичные моногенеи (рис. 1А) и ресничные инфузории *Trichodina* sp. (рис. 1Б), в жаберных филаментах — цисты простейших.

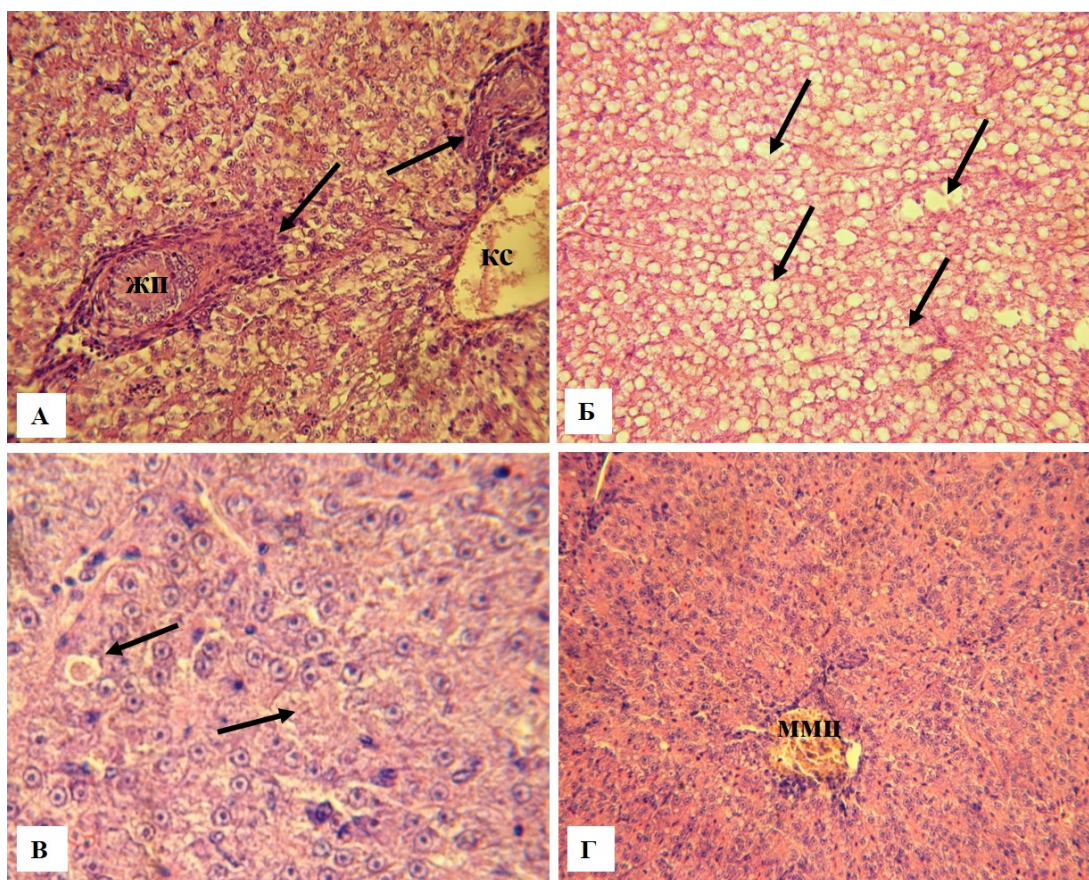


**Рис. 1.** Гистопатологические изменения в жабрах и почках кефали сингиля: А — некроз, гиперплазия респираторного эпителия жаберных ламелл, моногенея (↑); Б — слипание жаберных ламелл, триходины (↑); В — локальная вакуолизация эпителия почечных канальцев (↑); Г — гиалиново-капельная дегенерация и некроз нефроцитов (↑) (×400, гематоксилин-эозин). Жф — жаберные филаменты; жл — жаберные ламеллы; пк — почечные канальцы

**Fig. 1.** Histopathological alterations in the gills and kidneys of the golden grey mullet: A, necrosis, hyperplasia of the respiratory epithelium of gill lamellae, and monogenean parasite (↑); B, adhesion of gill lamellae and trichodines (↑); B, local vacuolization of the renal tubule epithelium (↑); Г, hyaline droplet degeneration and necrosis of nephrocytes (↑) (×400, hematoxylin-eosin). Жф denotes gill filaments; жл, gill lamellae; пк, renal tubules

В почке наблюдали локальную вакуолизацию (рис. 1В), гиалиново-капельную дегенерацию и некроз нефроцитов (рис. 1Г), начальный нефрокальциноз почечных канальцев. Скопление плазмодиев простейших паразитов (микроспоридий/миксоспоридий) обнаружили в просвете почечных канальцев.

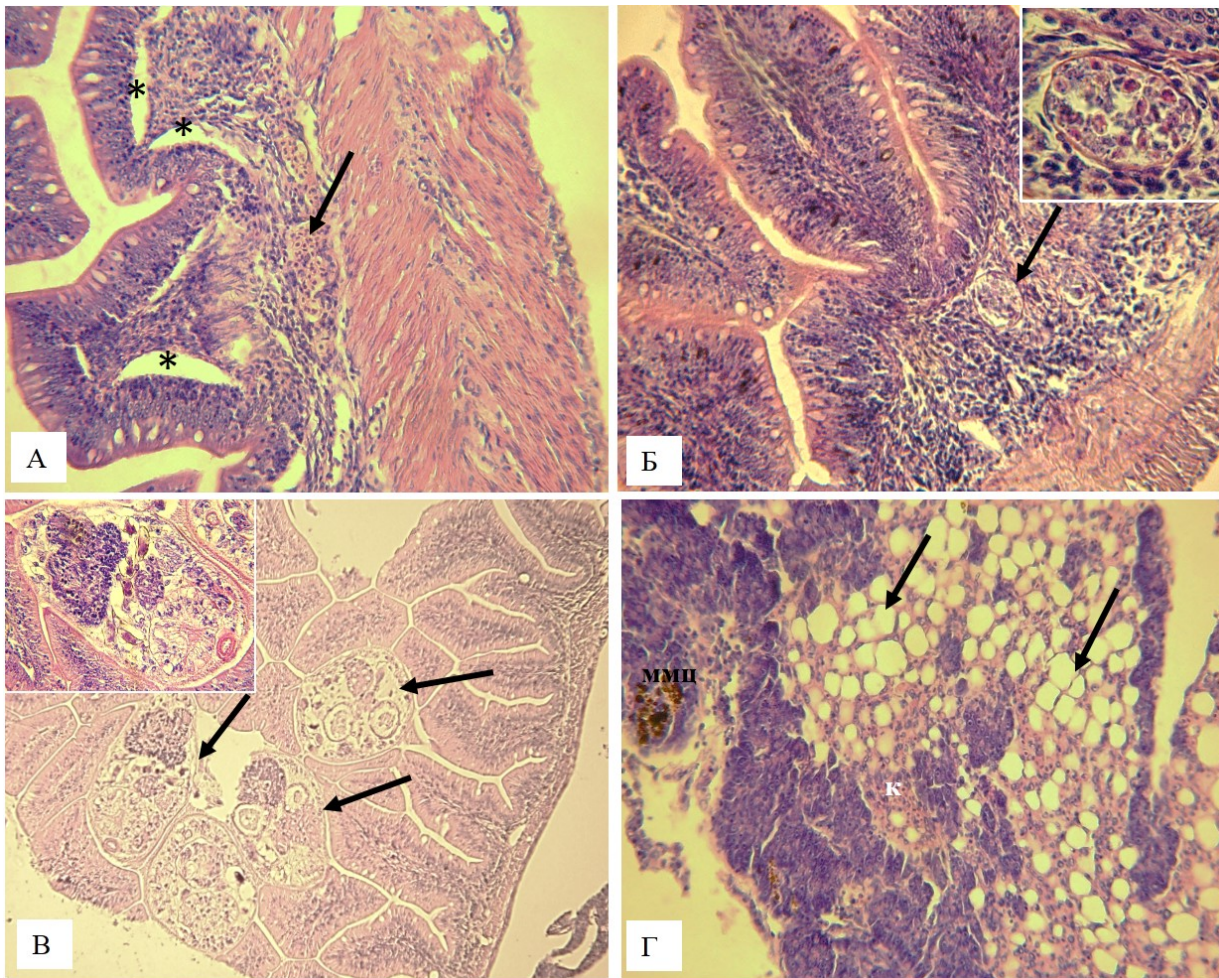
В паренхиме печени выявили незначительную воспалительную реакцию вокруг кровеносных сосудов и жёлчных протоков (рис. 2А), вакуолизацию, жировую дистрофию (рис. 2Б), ядерный плеоморфизм и некроз отдельных гепатоцитов (рис. 2В). Кроме того, в печени, селезёнке и гемопозитической ткани почек, а также в поджелудочной железе рыб регистрировали отложение цероида / меланомакрофагальные центры (далее — ММЦ) (рис. 2Г).



**Рис. 2.** Гистопатологические изменения в печени кефали сингиля: А — воспалительная реакция вокруг жёлчных протоков и кровеносных сосудов (↑); Б — жировая дистрофия гепатоцитов (↑); В — фокальный некроз гепатоцитов (↑); Г — меланомакрофагальный центр (×400, гематоксилин-эозин). Жп — жёлчный проток; кс — кровеносный сосуд; ммц — меланомакрофагальный центр

**Fig. 2.** Histopathological alterations in the liver of the golden grey mullet: А, inflammatory reaction around the bile ducts and blood vessels (↑); Б, fatty degeneration of hepatocytes (↑); В, focal necrosis of hepatocytes (↑); Г, melanomacrophage center (×400, hematoxylin-eosin). Жп denotes bile duct; кс, blood vessel; ммц, melanomacrophage center

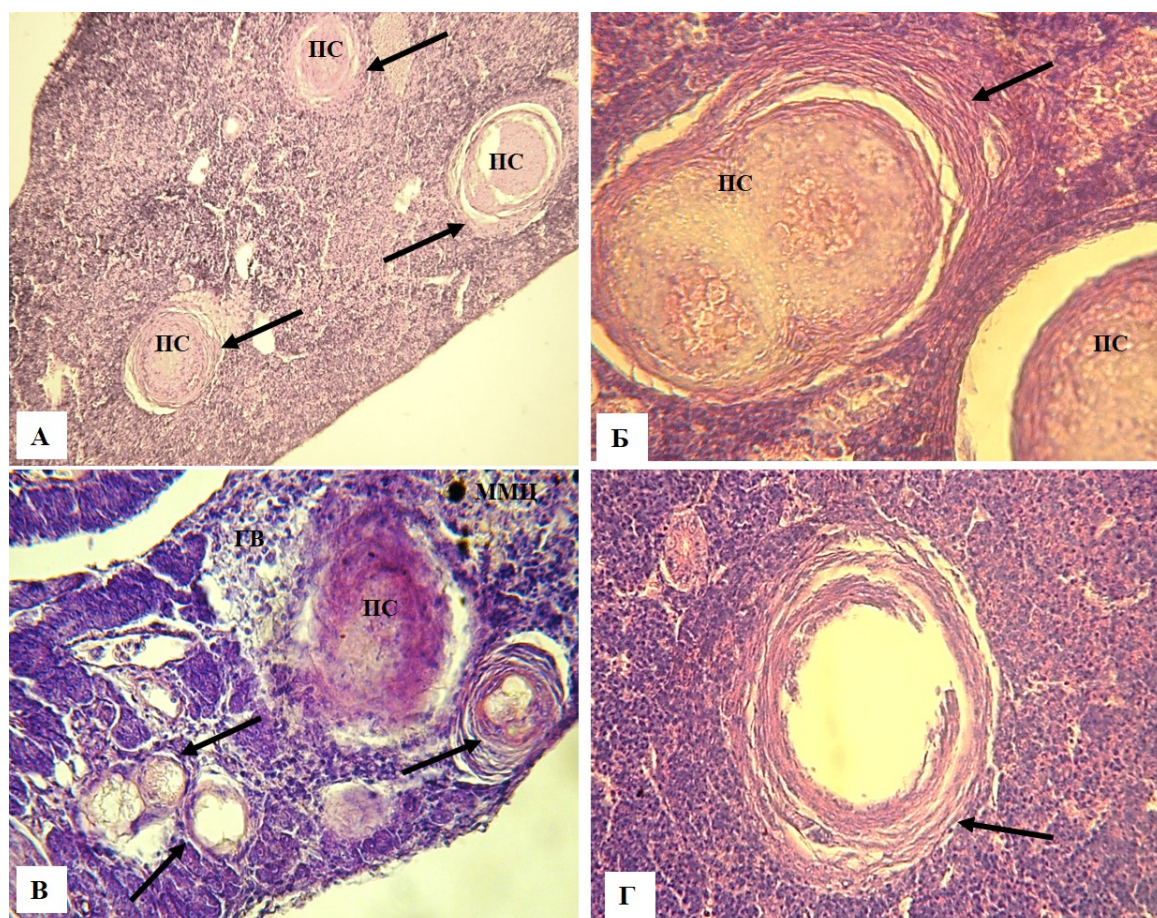
В пилорическом отделе желудка и пилорических придатках выявили локальный некроз клеток слизистого слоя, отёк, гиперемию (рис. 3А), воспалительную реакцию и цисты простейших (миксоспоридии) в подслизистом слое (рис. 3Б). В просвете кишечника регистрировали нематод и трематод (рис. 3В). В поджелудочной железе отмечали стеатоз (жировую дистрофию клеток), локальную гиперемию (рис. 3Г), очаговый некроз клеток и отложение гемосидерина вокруг нематод у заражённых особей.



**Рис. 3.** Гистопатологические изменения, выявленные в желудочно-кишечном тракте и поджелудочной железе кефали сингиля: А — локальный отёк (\*) и гиперемия (↑) подслизистого слоя пилорического отдела желудка (×400); Б — воспалительная реакция (инфильтрация) и цисты простейших (↑) в подслизистом слое пилорического отдела желудка (×400); В — трематоды (↑) в просвете пилорического придатка (×100); Г — стеатоз (жировая дистрофия клеток), гиперемия (↑) и меланомacroфагальный центр в экзокринной части поджелудочной железы (×400, гематоксилин-эозин). Ммц — меланомacroфагальный центр; к — кровоизлияние

**Fig. 3.** Histopathological alterations in the gastrointestinal tract and pancreas of the golden grey mullet: А, local edema (\*) and hyperemia (↑) of the submucosal layer of the pyloric stomach (×400); Б, inflammatory reaction (infiltration) and protozoan cysts (↑) in the submucosal layer of the pyloric stomach (×400); В, trematodes (↑) in the lumen of the pyloric caeca (×100); Г, steatosis (cell fatty degeneration), hyperemia (↑), and melanomacrophage center in the exocrine portion of the pancreas (×400, hematoxylin-eosin). Ммц denotes melanomacrophage center; к, haemorrhagia

Заражение паразитарным простейшим, предположительно *Ichthyophonus* sp., обнаружили в наиболее васкуляризованных органах кефали сингиля — почках, печени и селезёнке — и в поджелудочной железе. Отмечали некротические изменения, а также гранулёмы, или фиброзные капсулы, характерные для ихтиофоноза (рис. 4А). «Покоящиеся споры» ихтиофонуса были окружены вытянутыми радиально расположенными эпителиоидными клетками (рис. 4Б), или вокруг паразита наблюдали скопление лейкоцитов, некротических клеток; также были выявлены ММЦ (рис. 4В). Регистрировали споры *Ichthyophonus* sp. с признаками дегенерации (рис. 4Г). При использовании гистохимических методов окрашивания по Граму, Романовскому — Гимзе и Цилю — Нильсену других патогенных агентов в гранулёмах не выявили.



**Рис. 4.** Гистопатологические изменения у кефали сингиля при ихтиофозе: А — гранулёмы (↑) вокруг «покоящихся спор»; предположительно, *Ichthyophonus* sp. в гемопоэтической ткани почки (×100); Б — эпителиоидные клетки вокруг паразита (↑) (×1000, гематоксилин-эозин); В — меланомакрофагальный центр и гранулёматозное воспаление вокруг паразита, видны споры с признаками дегенерации (↑) (×400, по Романовскому — Гимзе); Г — пустая «покоящаяся спора» в почке (↑) (×400, гематоксилин-эозин). Пс — «покоящаяся спора»; гв — гранулёматозное воспаление; ммц — меланомакрофагальный центр

**Fig. 4.** Histopathological alterations in the golden grey mullet with ichthyophonosis: А, granulomas (↑) around “resting spores”; presumably, *Ichthyophonus* sp. in the hematopoietic tissue of the kidney (×100); Б, epithelioid cells around the parasite (↑) (×1000, hematoxylin-eosin); В, melanomacrophage center and granulomatous inflammation around the parasite; spores with signs of degeneration are visible (↑) (×400, Romanowsky–Giemsa staining); Г, empty “resting spore” in the kidney (↑) (×400, hematoxylin-eosin). Пс denotes “resting spore”; гв, granulomatous inflammation; ммц, melanomacrophage center

В результате суммирования факторов значимости альтераций органов у исследуемых кефалей условно выделили две группы рыб. К 1-й (условно здоровые) были отнесены особи, сумма гистопатологических изменений которых составляла 0–8 условных единиц ( $n = 22$  экз.), ко 2-й — 9–16 усл. ед. ( $n = 11$  экз.). Факторы значимости (тяжести) каждого изменения и встречаемость гистопатологических изменений в органах и тканях у рыб каждой группы представлены в табл. 1.

Показатели гистологической реакции значительно различались во всех проанализированных органах. Наиболее часто встречены регрессивные изменения и паразитарные агенты (см. табл. 1). Воспалительные реакции отмечены во всех органах, кроме жабр, в которых были выявлены прогрессивные изменения (гиперплазия респираторного эпителия и слипание жаберных ламелл). Нарушения кровообращения зарегистрированы только в печени и поджелудочной железе, хотя их встречаемость была незначительна (зафиксированы у 5,3–9,1 % рыб).

**Таблица 1.** Встречаемость (%) гистопатологических изменений, выявленных в органах и тканях у кефали сингиля (в каждом органе у одной рыбы могло быть выявлено несколько различных повреждений). Фактор значимости (тяжести) для каждого изменения указан в скобках

**Table 1.** Incidence (%) of histopathological alterations in organs and tissues of the golden grey mullet (in each organ of one specimen, several different lesions could be detected). The importance (severity) factor for each alteration is indicated in brackets

Тип реакции	Орган	Патология	Встречаемость, %	
			1-я группа	2-я группа
Регрессивные изменения	Жабры	Локальный некроз клеток респираторного эпителия жаберных ламелл (3)	5,3	18,2
Прогрессивные изменения		Гиперплазия респираторного эпителия жаберных ламелл (2)	52,6	63,6
		Слипание жаберных ламелл (2)	5,3	9,1
Паразиты		Единичные экз. моногении на жаберных ламеллах (2)	15,8	18,2
		Единичные триходины на жаберных ламеллах (2)	21,1	18,2
		Цисты простейших в жаберных филаментах (2)	5,3	9,1
Регрессивные изменения	Почки	Меланизация макрофагов вокруг кровеносных сосудов (1)	5,3	9,1
		Меланомакрофагальные центры в гемопоэтической ткани почки (1)	5,3	36,4
		Локальная вакуолизация клеток почечных канальцев (1)	0	18,2
		Гиалиново-капельная дегенерация нефроцитов (1)	0	45,5
		Некроз клеток почечных канальцев (2)	0	27,3
		Некроз отдельных почечных канальцев (3)	0	9,1
		Нефрокальциноз (1)	10,6	45,5
Воспаление	Гранулёмы в гемопоэтической ткани почки (2)	0	27,3	
Паразиты	Микроорганизмы (плазмодии микро- или миксоспоридий) в просвете почечных канальцев (1)	5,3	18,2	
	<i>Ichthyophonus</i> sp. (2)	0	27,3	
Нарушения кровообращения	Печень	Расширение кровеносных сосудов (1)	5,3	9,1
Регрессивные изменения		Локальная вакуолизация гепатоцитов (1)	57,9	27,3
		Меланомакрофагальные центры (1)	21,1	27,3
		Жировая дегенерация гепатоцитов (1)	10,6	36,4
		Локальное отложение цероида в гепатоцитах (1)	15,8	18,2
		Ядерный плеоморфизм гепатоцитов (2)	0	36,4
		Фокальный некроз гепатоцитов (2)	5,3	27,3
Воспаление		Локальная воспалительная реакция вокруг кровеносных сосудов / жёлчных протоков (2)	57,9 / 36,8	81,8 / 18,2
		Гранулёмы (2)	5,3	27,3
Паразиты		<i>Ichthyophonus</i> sp. (2)	5,3	27,3
Регрессивные изменения	Желудочно-кишечный тракт	Локальный некроз клеток слизистого слоя (2)	5,3	9,1
Воспаление		Воспалительная реакция в подслизистом слое пилорического отдела желудка и пилорических придатков (2)	31,6	63,6
		Нематоды в просвете ЖКТ (1)	5,3	9,1
Паразиты		Трематоды в просвете пилорического отдела желудка и пилорических придатков (1)	15,8	36,4
		Микроорганизмы в подслизистом слое желудка (2)	15,8	45,5

Продолжение на следующей странице...



Тип реакции	Орган	Патология	Встречаемость, %	
			1-я группа	2-я группа
Нарушения кровообращения	Поджелудочная железа	Гиперемия экзокринной ткани (1)	0	9,1
Регрессивные изменения		Меланомакрофагальные центры (1)	31,6	36,4
Воспаление		Стеатоз (2)	0	27,3
Паразиты		Гранулёмы в экзокринной части (2)	5,3	54,5
		<i>Ichthyophonus</i> sp. (2)	5,3	54,5
Регрессивные изменения	Селезёнка	Меланомакрофагальные центры (1)	31,6	45,5
Воспаление		Локальные гранулёмы (2)	5,3	27,3
Паразиты		<i>Ichthyophonus</i> sp. (2)	5,3	27,3

При оценке распространённости гистопатологических альтераций у кефали с использованием ранжированной (балльной) системы не регистрировали тяжёлых повреждений (4-й и 5-й степени). У рыб 1-й группы в основном выявляли нарушения, относящиеся к 1-му фактору значимости, их встречаемость варьировала от 5,3 до 81,8 % (табл. 1), тогда как распространённость повреждений в органах не превышала 20 % (распространённость поражений в органе — 1 балл) (табл. 2). Нарушения, причисленные ко 2-му фактору значимости (распространённость поражений — 1–2 балла), отмечали в жабрах, печени, желудочно-кишечном тракте и поджелудочной железе (табл. 2).

У кефали 2-й группы выявлены альтерации 1–3-го факторов значимости, их встречаемость в органах составляла 9,1–63,6 %, а распространённость поражений в органе — 1–3 балла. Как и у особей 1-й группы, у этих рыб наиболее часто отмечали нарушения, относящиеся к 1-му фактору значимости; распространённость поражений в органе — 1 балл. Повреждения, характерные для 2-го фактора тяжести, преимущественно были очаговыми (1–2 балла). Гистопатологические нарушения 3-й степени регистрировали только в жабрах и почках, встречаемость — 18,2 и 9,1 % соответственно; распространённость поражений в органе — 1 балл (см. табл. 2).

**Таблица 2.** Встречаемость гистопатологических изменений (%) в органах и тканях у кефали сингиля с использованием ранжированной (балльной) системы анализа распространённости повреждений. Фактор значимости (тяжести) для каждого изменения указан в скобках

**Table 2.** Incidence (%) of histopathological alterations in organs and tissues of the golden grey mullet using the scoring system for the distribution of lesion. The importance (severity) factor for each alteration is indicated in brackets

Орган	Патология	Встречаемость, %			
		0*	1	2	3
Жабры	Локальный некроз клеток респираторного эпителия жаберных ламелл (3)	94,7 / 81,8	5,3 / 18,2	0 / 0	0 / 0
	Гиперплазия респираторного эпителия жаберных ламелл (2)	42,1 / 36,4	31,6 / 18,2	26,3 / 45,4	0 / 0
	Слипание жаберных ламелл (2)	94,7 / 90,9	5,3 / 9,1	0 / 0	0 / 0
	Единичные экз. моногении на жаберных ламеллах (2)	84,2 / 81,8	15,8 / 18,2	0 / 0	0 / 0
	Единичные трихоидины на жаберных ламеллах (2)	78,9 / 81,8	21,1 / 18,2	0 / 0	0 / 0
	Цисты простейших в жаберных филаментах (2)	94,7 / 90,9	5,3 / 9,1	0 / 0	0 / 0

Продолжение на следующей странице...

Орган	Патология	Встречаемость, % 1-я группа / 2-я группа			
		0*	1	2	3
Почки	Меланизация макрофагов вокруг кровеносных сосудов (1)	94,7 / 90,9	5,3 / 9,1	0 / 0	0 / 0
	Меланомакрофагальные центры в гемопозитической ткани почки (1)	94,7 / 63,6	5,3 / 36,4	0 / 0	0 / 0
	Локальная вакуолизация клеток почечных канальцев (1)	100 / 81,8	0 / 18,2	0 / 0	0 / 0
	Гиалиново-капельная дегенерация нефроцитов (1)	100 / 54,5	0 / 45,5	0 / 0	0 / 0
	Некроз клеток почечных канальцев (2)	100 / 81,7	0 / 18,2	0 / 9,1	0 / 0
	Некроз отдельных почечных канальцев (3)	100 / 90,9	0 / 9,1	0 / 0	0 / 0
	Нефрокальциноз (1)	89,4 / 54,5	10,6 / 45,5	0 / 0	0 / 0
	Гранулёмы в гемопозитической ткани почки (2)	100 / 72,7	0 / 9,1	0 / 9,1	0 / 9,1
	Микроорганизмы (плазмодии микро- или микроспоридий) в просвете почечных канальцев (1)	94,7 / 81,8	5,3 / 18,2	0 / 0	0 / 0
	<i>Ichthyophonus</i> sp. (2)	100 / 72,7	0 / 9,1	0 / 18,2	0 / 0
Печень	Расширение кровеносных сосудов (1)	94,7 / 90,9	5,3 / 9,1	0 / 0	0 / 0
	Локальная вакуолизация гепатоцитов (1)	42,1 / 72,7	57,9 / 18,2	0 / 9,1	0 / 0
	Меланомакрофагальные центры (1)	78,9 / 72,7	21,1 / 27,3	0 / 0	0 / 0
	Жировая дегенерация гепатоцитов (1)	89,4 / 63,6	10,6 / 27,3	0 / 9,1	0 / 0
	Локальное отложение цероида в гепатоцитах (1)	84,2 / 81,8	10,5 / 9,1	5,3 / 9,1	0 / 0
	Ядерный плеоморфизм гепатоцитов (2)	100 / 63,6	0 / 36,4	0 / 0	0 / 0
	Фокальный некроз гепатоцитов (2)	94,7 / 72,7	5,3 / 27,3	0 / 0	0 / 0
	Локальная воспалительная реакция вокруг кровеносных сосудов (2)	42,1 / 18,2	52,6 / 63,6	5,3 / 18,2	0 / 0
	Локальная воспалительная реакция вокруг жёлчных протоков (2)	63,2 / 81,8	36,8 / 18,2	0 / 0	0 / 0
	Гранулёмы (2)	94,7 / 72,7	0 / 9,1	0 / 9,1	5,3 / 9,1
	<i>Ichthyophonus</i> sp. (2)	97,4 / 72,7	0 / 18,2	0 / 0	5,3 / 9,1
Желудочно-кишечный тракт	Локальный некроз клеток слизистого слоя (2)	94,7 / 90,9	5,3 / 9,1	0 / 0	0 / 0
	Воспалительная реакция в подслизистом слое пилорического отдела желудка и пилорических придатков (2)	68,4 / 36,4	31,6 / 63,6	0 / 0	0 / 0
	Нематоды в просвете ЖКТ (1)	94,7 / 90,9	5,3 / 9,1	0 / 0	0 / 0
	Трематоды в просвете пилорического отдела желудка и пилорических придатков (1)	84,2 / 63,6	15,8 / 36,4	0 / 0	0 / 0
	Микроорганизмы в подслизистом слое желудка (2)	84,2 / 54,5	15,8 / 45,5	0 / 0	0 / 0
Поджелудочная железа	Гиперемия экзокринной ткани (1)	100 / 90,9	0 / 0	0 / 9,1	0 / 0
	Меланомакрофагальные центры (1)	68,4 / 63,6	26,3 / 27,3	5,3 / 9,1	0 / 0
	Стеатоз (2)	100 / 72,7	0 / 9,1	0 / 18,2	0 / 0
	Гранулёмы в экзокринной части (2)	94,7 / 45,5	5,3 / 36,3	0 / 9,1	0 / 9,1
	<i>Ichthyophonus</i> sp. (2)	94,7 / 45,5	5,3 / 36,3	0 / 9,1	0 / 9,1
Селезёнка	Меланомакрофагальные центры (1)	68,4 / 54,5	31,6 / 36,4	0 / 9,1	0 / 0
	Локальные гранулёмы (2)	94,7 / 72,7	5,3 / 9,1	0 / 9,1	0 / 9,1
	<i>Ichthyophonus</i> sp. (2)	94,7 / 72,7	5,3 / 9,1	0 / 9,1	0 / 9,1

**Примечание:** \* — распространённость поражений [0 — отсутствуют или норма; 1 — иногда ( $\leq 20\%$ ); 2 — умеренно (21–40%); 3 — часто (41–60%)].

**Note:** \* denotes the distribution of lesion [0, absent or normal; 1, low ( $\leq 20\%$ ); 2, moderate (21–40%); 3, often (41–60%)].

При проведении статистического анализа между двумя группами кефалей достоверные различия в значениях индексов альтераций органов отмечены в почках, печени, желудочно-кишечном тракте и поджелудочной железе (табл. 3). Достоверно отличались также значения общего индекса патологии рыб (см. табл. 3).

**Таблица 3.** Значения индексов альтераций органов ( $M \pm m$ ) кефали сингиля

**Table 3.** Values of organ alteration indices ( $M \pm m$ ) for the golden grey mullet

Группа	Орган						Общий индекс патологии рыб, IT
	Жабры, $I_g$	Почки, $I_k$	Печень, $I_l$	ЖКТ, $I_{gt}$	Поджелудочная железа, $I_p$	Селезёнка, $I_s$	
1-я	2,84 ± 3,00	0,84 ± 1,50	2,27 ± 2,21	1,16 ± 1,30	0,89 ± 1,24	0,47 ± 0,51	8,21 ± 5,63
2-я	4,36 ± 3,20	<b>4,63 ± 1,91**</b>	<b>4,54 ± 2,69*</b>	<b>3,00 ± 1,78**</b>	<b>3,18 ± 2,08**</b>	1,36 ± 1,80	<b>21,09 ± 6,09**</b>

**Примечание:** индексы выражены в усл. ед. Жирным шрифтом выделены значения для рыб 1-й и 2-й групп, имеющие достоверные отличия при  $p \leq 0,05$  (\*) и  $p \leq 0,01$  (\*\*).

**Note:** indices are expressed in conventional units. In bold, the values for fish of the groups 1 and 2 are highlighted, with significant difference at  $p \leq 0.05$  (\*) and  $p \leq 0.01$  (\*\*).

**Биохимические исследования.** Установлено отсутствие достоверных отличий между содержанием окисленных форм белков и ТБК-АП в печени кефалей из сравниваемых групп (табл. 4).

Не выявлено достоверных отличий активности аминотрансфераз между 1-й и 2-й группами, однако она проявляла тенденцию к увеличению в печени рыб с более выраженными гистопатологическими изменениями. Активность ЩФ была достоверно выше, а содержание мочевины было ниже в печени условно здоровых кефалей (см. табл. 4).

**Таблица 4.** Некоторые биохимические параметры ( $M \pm m$ ) в печени и сыворотке крови кефали сингиля

**Table 4.** Several biochemical parameters ( $M \pm m$ ) in the liver and blood serum of the golden grey mullet

Параметр	1-я группа ( $n = 22$ )	2-я группа ( $n = 11$ )
<b>Печень</b>		
ТБК-АП, нмоль ТБК·мг <sup>-1</sup> белка	19,94 ± 2,77	18,02 ± 3,37
$C_{356}$ , опт. ед.·мг <sup>-1</sup> белка	0,020 ± 0,002	0,024 ± 0,006
$C_{370}$ , опт. ед.·мг <sup>-1</sup> белка	0,026 ± 0,004	0,027 ± 0,006
$C_{430}$ , опт. ед.·мг <sup>-1</sup> белка	0,016 ± 0,003	0,019 ± 0,004
$C_{530}$ , опт. ед.·мг <sup>-1</sup> белка	0,008 ± 0,001	0,008 ± 0,001
АЛТ, мкмоль·ч <sup>-1</sup> ·мг <sup>-1</sup> белка	0,091 ± 0,02	0,13 ± 0,02
АСТ, мкмоль·ч <sup>-1</sup> ·мг <sup>-1</sup> белка	0,21 ± 0,03	0,35 ± 0,07
ЩФ, нмоль·сек <sup>-1</sup> ·мг <sup>-1</sup> белка	677 ± 114	324 ± 60*
Мочевина, ммоль·г <sup>-1</sup> сырой ткани	0,42 ± 0,036	1,07 ± 0,25*
<b>Сыворотка крови</b>		
Общий белок, мг·мл <sup>-1</sup>	14,59 ± 1,49	14,05 ± 0,71
Альбумин, мг·мл <sup>-1</sup>	8,35 ± 1,55	8,91 ± 0,59
Глюкоза, ммоль·л <sup>-1</sup>	3,8 ± 0,76	2,69 ± 0,24

**Примечание:** \* — различия достоверны между значениями показателей рыб 1-й и 2-й групп,  $p < 0,05$ .

**Note:** \* indicates significant differences between the values for fish of the groups 1 and 2,  $p < 0.05$ .

В то же время содержание общего белка, альбумина и глюкозы в тканях заражённых и условно здоровых кефалей не имело достоверных отличий (табл. 4).

Таким образом, результаты биохимических исследований в тканях условно здоровых кефалей и особей с более выраженными гистопатологическими изменениями позволили установить определённые особенности, обусловленные уровнем паразитарной инвазии, а также тяжестью и характером гистопатологических изменений в органах рыб.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ визуально определяемых патологий рыб является доступным методом оценки их состояния здоровья. Визуальные признаки патологии, выявленные нами у молоди кефали сингиля, были незначительными. Паразитарные агенты, отмеченные у исследованных рыб, были представлены несколькими видами разных систематических групп (простейшие, моногенеи, трематоды, нематоды).

Сравнительный статистический анализ гистологических изменений органов у исследуемых групп *S. auratus* показал достоверные различия в значениях индексов, рассчитанных для изменений в почках (табл. 3). В основном они были обусловлены регрессивными изменениями, из которых наибольший вклад вносили ММЦ в гемопоэтической ткани, гиалиново-капельная дегенерация нефроцитов и нефрокальциноз почечных канальцев, относящиеся к 1-й группе тяжести. Деструктивные изменения в клетках почечных канальцев (некроз), причисленные ко 2-й и 3-й степени значимости, выявлены только у 2-й группы кефалей (см. табл. 1).

В печени гистопатологическая картина не такая однозначная. Так, регрессивные изменения — жировую дистрофию гепатоцитов, ядерный плеоморфизм и некроз гепатоцитов — отмечали значительно чаще у заражённых рыб, а воспалительную реакцию — инфильтрацию — вокруг кровеносных сосудов и жёлчных протоков встречали у рыб из обеих групп (табл. 1).

В подслизистом слое пилорического отдела желудка и пилорических придатков воспалительную реакцию регистрировали в 2 раза чаще, а цисты паразитов — в 3 раза чаще у заражённых рыб. Встречаемость трематод в просвете желудочно-кишечного тракта также была вдвое выше у 2-й группы кефалей (см. табл. 1). Отличительной особенностью гистопатологических изменений в поджелудочной железе у заражённой группы рыб был стеатоз.

Стоит также отметить, что у рыб 2-й группы в почках, печени, селезёнке и поджелудочной железе патологическое воздействие оказывал *Ichthyophonus* sp. Встречаемость патогена в поджелудочной железе была самой высокой (54,5 %) (табл. 1). У условно здоровых особей ихтиофонус зарегистрирован в поджелудочной железе и селезёнке, но встречаемость этого патогена была значительно ниже (5,3 %).

Таким образом, наиболее тяжёлые гистопатологические изменения, выявленные нами у кефали сингиля, были вызваны паразитарным простейшим, предположительно ихтиофонусом. К настоящему времени *Ichthyophonus* sp. зарегистрирован более чем у 100 видов культивируемых и диких рыб из морских и пресных вод умеренных и тропических широт, и список его хозяев продолжает расширяться (Гаврюсева, 2007 ; Гаевская, 2004 ; Floyd-Rump et al., 2017 ; Noga, 2010 ; Osman et al., 2015). У кефалевых рыб заболевание отмечено в водах Португалии, ЮАР, Японии, а также в Северной Атлантике (Гаевская, 2004 ; Ovcharenko, 2015). Выявленные в тканях нарушения характерны для хронической формы ихтиофоноза (Noga, 2010). При прогрессировании заболевания обширная гранулёматозная реакция приводит к циррозу и атрофии поражённых органов, в результате чего большая часть нормальной ткани замещается ретикуло-эндотелиальной грануляционной тканью (Noga, 2010). Высказано предположение, что ихтиофоноз может являться существенной причиной хронической смертности в некоторых популяциях

диких морских рыб (Ovcharenko, 2015). Известно, что на тяжесть течения ихтиофоноза оказывают влияние температура воды, а также вид, пол и возраст рыб (Floyd-Rump et al., 2017 ; Osman et al., 2015).

Другие паразитарные агенты не вызывали тяжёлых, необратимых гистопатологических изменений. Причиной воспалительной реакции в подслизистом слое желудочно-кишечного тракта рыб, по-видимому, явилась инвазия простейшими, предположительно миксоспоридиями. Для уточнения этиологического агента воспалительного процесса в желудочно-кишечном тракте требуются дальнейшие комплексные паразитологические и гистологические исследования. По литературным данным, у *C. auratus* в Чёрном море выявлено 13 видов миксоспоридий (Yurakhno & Ovcharenko, 2014), из которых три вида — *Muxobolus adeli* n. sp. (syn.: *M. improvisus* Isjumova, 1964), *M. exiguus* и *M. muelleri* — инвазировали желудочно-кишечный тракт рыб. Серьёзных нарушений, обусловленных паразитическими червями, у кефалей мы не обнаружили. Незначительные нарушения, выявленные в слизистом слое, являются обратимыми. Нематоды были единичными, их встречаемость — незначительной (у 5,3–9,1 % рыб). В естественных условиях трематоды в просвете желудочно-кишечного тракта не вызывают существенных повреждений (Гаевская, 2004 ; Дмитриева и Гаевская, 2001).

Достоверно значимых гистопатологических изменений в жабрах у сингиля не выявили, так как паразитарные агенты (триходины и моногенеи) присутствовали в обеих группах рыб. Триходины являются широко распространёнными эктокомменсалами жабр и кожи морских и пресноводных гидробионтов. Значительное патогенное воздействие (избыточное слизиотделение, разрушение жабр, анорексия и нарушение дыхания) эти паразиты оказывают на мальков и молодь рыб в условиях марикультуры (Гаевская, 2004 ; Noga, 2010). В своих исследованиях мы отметили единичных триходин в жабрах у кефали, при этом выявили умеренную гиперплазию респираторного эпителия жаберных ламелл. Моногенеи вызывали более тяжёлую патологию — локальный некроз и гиперплазию эпителиальных клеток жаберных ламелл в месте прикрепления паразита. У некоторых особей зарегистрировано сочетание триходин и моногеней. Вероятно, синергетическое действие вышеуказанных эктопаразитов может усугубить патологические процессы в жабрах.

Выявленные у рыб гистопатологические нарушения 1-й степени значимости были обратимыми, альтерации 2-й степени тяжести — очаговыми, а нарушения 3-й степени — фокальными (см. табл. 2), то есть повреждены были отдельные клетки. По результатам гистологических исследований можно заключить, что состояние здоровья основной части обследованных особей является удовлетворительным.

Для оценки негативного влияния паразитарных инвазий на состояние здоровья рыб рекомендовано использовать показатели ПОЛ и ОМБ, отражающие уровень тканевого повреждения при окислительном стрессе. Так, увеличение содержания продуктов ПОЛ и ОМБ было показано в печени кумжи *Salmo trutta* при язвенном некрозе кожи, вызванном бактериями *Aeromonas hydrophila* (Kurhalyuk & Tkachenko, 2011). В исследованиях на условно здоровом (10 или меньше экз.) и поражённом метацеркариями *Apophallus brevis* жёлтом окуне *Perca flavescens* (более 10 экз.) из референтного и загрязнённого районов было установлено, что содержание ТБК-АП выше в печени заражённых рыб из обеих локаций. Выявленные особенности авторы объясняли развитием очагов хронического воспаления в месте внедрения этих паразитов в мышцах и на коже рыб (Marcogliese et al., 2005). В настоящей работе содержание продуктов ПОЛ и ОМБ (табл. 4) в печени сравниваемых групп рыб не показало достоверных отличий, что свидетельствует об отсутствии биохимических признаков цитолиза в печени кефалей и согласуется с данными патоморфологического анализа (см. табл. 1). Хотя индекс гистопатологических изменений в печени был достоверно выше у рыб из 2-й группы, основная

масса зарегистрированных гистопатологических изменений в печени кефалей из обеих групп относилась к 1-му фактору значимости (без некротических изменений, связанных с нарушением целостности клеток) и носила обратимый характер.

Другими важнейшими биомаркерами, рекомендованными для оценки функционального состояния печени, являются ферменты аминотрансферазы. В результате реакций переаминирования, катализируемых аминотрансферазами, образуются продукты (пируват, оксалоацетат,  $\alpha$ -кетоглутарат), необходимые для синтеза аминокислот и субстратного обеспечения глюконеогенеза. Компенсаторное увеличение активности аминотрансфераз в печени рыб было показано при действии различных стресс-факторов (Banaee et al., 2012, 2014). В то же время хронические и/или достаточно сильные воздействия могут приводить к нарушению целостности клеточных мембран, «выбросу» аминотрансфераз в кровь и снижению их активности в печени рыб (Kavitha et al., 2010 ; Kole et al., 2014). Увеличение активности обеих аминотрансфераз было показано в сыворотке крови клариевого сома *Clarias gariepinus*, заражённого трипаносомой *Trypanosoma mukasai* (Osman et al., 2009). В исследованиях на здоровой и заражённой ихтиофозом чавыче *Oncorhynchus tshawytscha* достоверных отличий между активностью АЛТ в сыворотке крови сравниваемых групп установлено не было, тогда как активность АСТ была достоверно выше в сыворотке здоровых рыб (Feist et al., 2015). Другими авторами выявлено увеличение активности АЛТ и АСТ в сыворотке крови рыб при комплексной инвазии по сравнению с активностью у незаражённых особей (Nnabuchi et al., 2015 ; Noor et al., 2010). В нашей работе активность АСТ и АЛТ в печени кефалей (табл. 4), так же как и содержание продуктов ПОЛ и ОМБ (см. табл. 4), достоверно не отличалась у сравниваемых групп, что свидетельствует об отсутствии окислительного повреждения гепатоцитов и согласуется с данными патоморфологического анализа (табл. 1).

Содержание мочевины — конечного продукта белкового обмена — было выше в печени рыб 2-й группы (табл. 4), что может свидетельствовать о нарушении экскреторной функции почек и жабр (табл. 3). Увеличение индекса гистопатологических изменений было установлено в почках и жабрах кефалей из 2-й группы; в первом случае различия достоверны. Локальная вакуолизация и некроз клеток почечных канальцев, а также некроз отдельных почечных канальцев были зарегистрированы у 18,2; 27,3; 9,1 % рыб из 2-й группы соответственно, тогда как у кефалей из 1-й группы эти гистопатологические изменения не были обнаружены (табл. 1). Процент встречаемости особей с гистопатологическими нарушениями в жабрах (слипание жаберных ламелл, локальный некроз клеток и гиперплазия респираторного эпителия жаберных ламелл) был также выше у кефалей 2-й группы, чем у рыб из 1-й группы (табл. 1). Увеличение уровня мочевины в сыворотке крови нильской тилапии *Oreochromis niloticus* было также показано у рыб, заражённых простейшими *Trichodina* sp. и моногенеями *Cichlidogyrus* sp. (Noor et al., 2010). В исследованиях на здоровых и заражённых паразитами двух видов клариевых рыб (*Clarias gariepinus* и *C. anguilaris*) отмечено увеличение концентрации мочевины в сыворотке крови инвазированных особей, что авторы объясняли поражением жабр простейшими *Trichodina acuta* (Nnabuchi et al., 2015).

Активность ЩФ была достоверно ниже в печени кефалей из 2-й группы (табл. 4), что при отсутствии изменений уровня продуктов ПОЛ и ОМБ, а также некротических изменений в печени сравниваемых групп рыб исключает цитолиз гепатоцитов у особей из 2-й группы. В то же время процент встречаемости всех выявленных гистологических нарушений был выше в печени кефалей из 2-й группы, за исключением признаков локальной воспалительной реакции вокруг жёлчных протоков, встречаемость которых была выше в печени рыб из 1-й группы (табл. 1). Выявленная особенность, вероятнее всего, является причиной увеличения активности ЩФ — маркера холестаза — в печени рыб из 1-й группы и требует дальнейшего изучения гистопатологических альтераций жёлчного пузыря и его протоков при паразитарных инвазиях. В жёлчном пузыре у кефалевых рыб в акватории г. Севастополя и в Чёрном море отмечены миксоспоридии

17 видов (Юрахно, 2009 ; Yurakhno & Ovcharenko, 2014). Увеличение активности ЩФ в сыворотке крови клариевых рыб было показано при комплексной инвазии, что авторы объясняли закупоркой жёлчных протоков паразитами (Nnabuchi et al., 2015). Другими исследователями не установлено достоверных отличий между активностью ЩФ в сыворотке крови здоровой и заражённой ихтиофнозом чавычи *O. tshawytscha* (Feist et al., 2015).

Сравнительный анализ показателей белкового (содержание общего белка и альбумина) и углеводного (концентрация глюкозы) обменов в сыворотке крови кефалей двух групп не показал достоверных отличий (см. табл. 4), что также свидетельствует об удовлетворительном состоянии здоровья рыб в целом и об обратимости большинства из выявленных гистологических изменений.

**Заключение.** В органах кефали сингиля обнаружены гистопатологические изменения, относящиеся к четырём типам (нарушение кровообращения, регрессивные и прогрессивные изменения, воспалительные процессы), а также паразиты. Большинство выявленных альтераций относилось к 1-й степени значимости (они были обратимыми). Подобные патологии характерны для слабо токсического процесса, который мог быть инициирован как биотическими факторами (паразитарные агенты), так и абиотическими (в частности, антропогенное воздействие).

Модифицированная система градации гистопатологических изменений и полуколичественный анализ выявленных у молоди кефали сингиля альтераций позволили преобразовать качественные тканевые повреждения в количественные показатели и получить информативные данные о состоянии здоровья исследуемых рыб.

Паразитарные агенты, выявленные у молоди кефали, были представлены несколькими видами, которые относятся к разным систематическим группам (простейшие, моногенеи, трематоды, нематоды). Наиболее тяжёлые гистопатологические изменения были вызваны паразитарным простейшим, предположительно ихтиофонусом. У других исследованных особей сингиля обнаруженные в органах и тканях структурные нарушения являлись обратимыми, а паразитарные агенты не вызывали тяжёлых гистопатологических изменений.

Достоверные отличия значений индексов альтераций органов отмечены в почках, печени, желудочно-кишечном тракте и поджелудочной железе исследуемых рыб. Изменения носят обратимый характер (в большинстве случаев ядра и клеточные оболочки не разрушены), что подтверждается данными биохимических исследований.

Содержание продуктов перекисного окисления липидов и окислительной модификации белков, а также активность аминотрансфераз в печени кефалей из двух групп — условно здоровых и заражённых особей — достоверно не отличались, что тоже указывает на отсутствие окислительного повреждения гепатоцитов. Увеличение содержания мочевины в печени рыб из 2-й группы может свидетельствовать о нарушении экскреторной функции почек и жабр (подтверждено гистологически). Концентрация общего белка, альбумина и глюкозы в сыворотке крови кефалей из сравниваемых групп достоверно не отличалась, что также указывает на удовлетворительное состояние организма рыб в целом и на обратимость большинства из выявленных гистологических изменений.

Полученные результаты подтверждают высокую информативность предложенного в настоящей работе применения полуколичественного анализа гистопатологических альтераций и комплекса биохимических показателей для оценки состояния здоровья кефали сингиля.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации 121030100028-0) и «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации 121041400077-1).*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Болтачев А. Р., Карпова Е. П. Ихтиофауна прибрежной зоны Севастополя (Чёрное море) // *Морской экологический журнал*. 2012. Т. 11, № 2. С. 10–27. [Boltachev A. R., Karпова E. P. The ichthyofauna of the Sevastopol coastal zone (the Black Sea). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2012, vol. 11, no. 2, pp. 10–27. (in Russ.)]
2. Гаврюсева Т. В. Первый случай ихтиофоза у молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в условиях аквакультуры на Камчатке // *Биология моря*. 2007. Т. 33, № 1. С. 49–53. [Gavryuseva T. V. The first report of *Ichthyophonus hoferi* infection in coho salmon *Oncorhynchus kisutch* juveniles at a fish hatchery in Kamchatka. *Russian Journal of Marine Biology*, 2007, vol. 33, no. 1, pp. 49–53. (in Russ.)]
3. Гаевская А. В. *Паразиты и болезни морских и океанических рыб в природных и искусственных условиях*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2004. 237 с. [Gaevskaya A. V. *Parasites and Diseases of Marine and Oceanic Fishes in Natural and Culture Conditions*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2004, 237 p. (in Russ.)]
4. Дмитриева Е. В., Гаевская А. В. Паразитологические аспекты марикультуры и интродукции кефалевых рыб в Азово-Черноморском бассейне // *Экология моря*. 2001. Вып. 55. С. 73–78. [Dmitrieva E. V., Gaevskaya A. V. Parasitological aspects of mugilids mariculture and of their introduction into the Sea of Azov and the Black Sea. *Ekologiya morya*, 2001, iss. 55, pp. 73–78. (in Russ.)]
5. Дмитриева Е. В., Герасев П. И. Моногенеи рода *Ligophorus* (Аncyrocephalidae) – паразиты черноморских кефалей (Mugilidae) // *Паразитология*. 1996. Т. 30, № 5. С. 440–449. [Dmitrieva E. V., Gerasev P. I. Monogeneans of the genus *Ligophorus* (Ancyrocephalidae) – parasites of the Black Sea mullets (Mugilidae). *Parazitologiya*, 1996, vol. 30, no. 5, pp. 440–449. (in Russ.)]
6. Дубинина Е. Е., Бурмистов С. О., Ходов Д. А., Поротов И. Г. Окислительная модификация белков сыворотки крови человека, метод её определения // *Вопросы медицинской химии*. 1995. Т. 41, вып. 1. С. 24–26. [Dubinina E. E., Burmistrov S. O., Khodov D. A., Porotov I. G. Okislitel'naya modifikatsiya belkov syvorotki krovi cheloveka, metod ee opredeleniya. *Voprosy meditsinskoi khimii*, 1995, vol. 41, iss. 1, pp. 24–26. (in Russ.)]
7. Завьялова Е. А., Дрошнев А. Е., Гулюкин М. И., Калинина Н. Р. Анестезия радужной форели // *Российский ветеринарный журнал. Сельскохозяйственные животные*. 2012. № 4. С. 22–24. [Zav'yalova E. A., Droshnev A. E., Gulyukin M. I., Kalinina N. R. Anesthesia of the rainbow trout. *Rossiiskii veterinarnyi zhurnal. Sel'skokhozyaistvennye zhivotnye*, 2012, no. 4, pp. 22–24. (in Russ.)]
8. 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. Crimea commercial fish dynamics in the Black Sea. *Trudy VNIRO*, 2018, vol. 171, pp. 157–169. (in Russ.)]
9. Корниенко Г. Г., Дудкин С. И., Сергеева С. Г., Ружинская Л. П., Цема Н. И., Бугаев Л. А., Войкина А. В. Физиолого-биохимическая характеристика рыб Азово-Черноморского бассейна в условиях современной антропогенной нагрузки // *Вестник Камчатского государственного технического университета*. 2017. № 40. С. 58–66. [Kornienko G. G., Dudkin S. I., Sergeeva S. G., Ruzhinskaya L. P., Tsema N. I., Bugaev L. A., Voykina A. V. Physiological and biochemical characteristics of the Azov and Black Sea fishes undergoing anthropogenic pressure. *Bulletin of Kamchatka State Technical University*, 2018, no. 40, pp. 58–66. (in Russ.)]
10. Лукина Ю. Н. *Проблемы здоровья рыб в водных экосистемах Европейско-Сибирской области Палеарктики* : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.08, 03.02.06. Петрозаводск, 2014. 37 с. [Lukina Yu. N. *Problemy zdorov'ya ryb v vodnykh ekosistemakh Evropeisko-Sibirskoi oblasti Palearktiki* : avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk : 03.02.08, 03.02.06. Petrozavodsk, 2014, 37 p. (in Russ.)]
11. Моисеенко Т. И., Гашев С. Н., Селоков А. Г., Жигилева О. Н., Алешина О. А. Биологические методы оценки качества вод: часть 1. Биоиндикация // *Вестник Тюменского государственного университета*. 2010. № 7. С. 20–40.



- [Moiseenko T. I., Gashev S. N., Selyukov A. G., Zhigileva O. N., Aleshina O. A. Biologicheskie metody otsenki kachestva vod: chast' 1. Bioindikatsiya. *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2010, no. 7, pp. 20–40. (in Russ.)]
12. Пронькина Н. В., Белофастова И. П. Новые данные о нематодах черноморского сингиля *Liza aurata* (Pisces: Mugilidae) // *Экология моря*. 2005. Вып. 68. С. 77–82. [Pronkina N. V., Belofastova I. P. New date about nematodes of the Black Sea golden grey mullet *Liza aurata* (Pisces: Mugilidae). *Ekologiya morya*, 2005, iss. 68, pp. 77–82. (in Russ.)]
  13. Стальная И. Д., Гаришвили Т. Г. Метод определения малонового диальдегида с помощью тиобарбитуровой кислоты // *Современные методы в биохимии*. Москва : Медицина, 1977. С. 66–68. [Stal'naya I. D., Garishvili T. G. Metod opredeleniya malonovogo dial'degida s pomoshch'yu tiobarbiturovoi kisloty. In: *Sovremennye metody v biokhimii*. Moscow : Meditsina, 1977, pp. 66–68. (in Russ.)]
  14. Юрахно В. М. Болезни черноморских и азовских рыб, вызываемые микроспоридиями (Мухозоа: Мухоспореа) // *Экология моря*. 2009. Вып. 77. С. 33–37. [Yurakhno V. M. The Black Sea and the Sea of Azov fish diseases induced by myxosporeans (Myxozoa: Myxosporaea). *Ekologiya morya*, 2009, iss. 77, pp. 33–37. (in Russ.)]
  15. Au D. W. T. The application of histocytopathological biomarkers in marine pollution monitoring: A review. *Marine Pollution Bulletin*, 2004, vol. 48, iss. 9–10, pp. 817–834. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.02.032>
  16. Banaee M., Sureda A., Mirvaghefi A. R., Ahmadi K. Effects of diazinon on biochemical parameters of blood in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2012, vol. 99, iss. 1, pp. 1–6. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pestbp.2010.09.001>
  17. Banaee M., Sureda A., Zohiery F., Nematdoust Hagi B., Garanzini D. S. Alterations in biochemical parameters of the freshwater fish, *Alburnus mossulensis*, exposed to sub-lethal concentrations of fenpropathrin. *International Journal of Aquatic Biology*, 2014, vol. 2, no. 2, pp. 58–68. <https://doi.org/10.22034/IJAB.V2I2.32>
  18. Bancroft D., Stevens A., Turner D. R. *Theory and Practice of Histological Techniques*. Edinburgh ; London ; Melbourne ; New York : Churchill Livingstone Inc., 1990, 725 p.
  19. Bernet D., Schmidt H., Meier W., Burkhardt-Holm P., Wahli T. Histopathology in fish: Proposal for protocol to assess aquatic pollution. *Journal of Fish Diseases*, 1999, vol. 22, iss. 1, pp. 25–34. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2761.1999.00134.x>
  20. Bruno D. W., Novak B., Elliott D. G. Guide to the identification of fish protozoan and metazoan parasites in stained tissue sections. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2006, vol. 70, no. 1–2, pp. 1–36. <https://doi.org/10.3354/dao070001>
  21. Costa P. M., Diniz M. S., Caeiro S., Lobo J., Martins M., Ferreira A. M., Caetano M., Vale C., Del-Valls T. Á., Costa M. H. Histological biomarkers in liver and gills of juvenile *Solea senegalensis* exposed to contaminated estuarine sediments: A weighted indices approach. *Aquatic Toxicology*, 2009, vol. 92, iss. 3, pp. 202–212. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2008.12.009>
  22. Frasca S. Jr., Wolf J. C., Kinsel M. J., Camus A. C., Lombardini E. D. 39. Osteichthyes (freshwater & marine). In: *Pathology of Wildlife and Zoo Animals* / K. A. Terio, D. McAloose, J. St. Leger (Eds). London ; San Diego ; Cambridge ; Oxford : Academic Press : Elsevier Inc., 2018, pp. 953–1001. <https://doi.org/10.1016/C2015-0-01586-6>
  23. Feist S. W., Stentiford G. D., Kent M. L., Santos A. R., Lorange P. Histopathological assessment of liver and gonad pathology in continental slope fish from the northeast Atlantic Ocean. *Marine Environmental Research*, 2015, vol. 106, pp. 42–50. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2015.02.004>
  24. Floyd-Rump T. P., Horstmann-Dehn L. A., Atkinson S., Skaugstad C. Effect of *Ichthyophonus* on blood plasma chemistry spawning Chinook salmon and their resulting offspring in a Yukon River tributary. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2017, vol. 122, no. 3, pp. 223–236. <https://doi.org/10.3354/dao03077>
  25. ICES. *Report of the Working Group on Pathology and Diseases of Marine Organisms (WGPDMO)*, 24–28 February, 2015, Helsinki, Finland, 2015. Copenhagen : ICES, 2015, 124 p. (ICES CM 2015/SSGEPI:01). <https://doi.org/10.17895/ices.pub.8495>
  26. Kavitha C., Malarvizhi A., Senthil Kumaran S., Ramesh M. Toxicological effects of arsenate exposure on hematological, biochemical

- and liver transaminases activity in an Indian major carp, *Catla catla*. *Food and Chemical Toxicology*, 2010, vol. 48, iss. 10, pp. 2848–2854. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fct.2010.07.017>
27. Kole D., Pal S., Mukherjee A. K., Samanta P., Ghosh A. R. Effects of chromium on tissue-specific biochemical parameters in freshwater catfish, *Anabas testudineus* (Bloch). In: *HydroMedit 2014 : 1<sup>st</sup> International Congress of Applied Ichthyology & Aquatic Environment*, 13–15 Nov., Volos, Greece : [proceedings]. [Nea-Ionia], 2014, pp. 168–174.
  28. Kundu I., Bandyopadhyay P. K., Mandal D. R., Güreli G. Study of pathophysiological effects of the nematode parasite *Eustrongylides* sp. on freshwater fish *Channa punctatus* by hematology, serum biochemical, and histological studies. *Türkiye Parazitoloji Derneği*, 2016, vol. 40, iss. 1, pp. 42–47. <https://doi.org/10.5152/tpd.2016.4551>
  29. Kurhalyuk N., Tkachenko H. Induction of oxidative stress and antioxidant defenses in the livers of sea trout, *Salmo trutta* L., with ulcerative dermal necrosis. *Archives of Polish Fisheries*, 2011, vol. 19, fasc. 4, pp. 229–240.
  30. Marcogliese D. J., Brambilla L. G., Gagne F., Gendron A. D. Joint effects of parasitism and pollution on oxidative stress biomarkers in yellow perch *Perca flavescens*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2005, vol. 63, pp. 77–84. <https://doi.org/10.3354/dao063077>
  31. Nnabuchi U. O., Ejikeme O. G., Didiugwu N. C., Ncha O. S., Onahs S. P., Amarachi A. C. Effect of parasites on the biochemical and haematological indices of some clariid (Siluriformes) catfishes from Anambra River, Nigeria. *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*, 2015, vol. 3, iss. 2, pt. E, pp. 331–336.
  32. Noga E. J. *Fish Disease: Diagnosis and Treatment*. 2<sup>nd</sup> edition. Ames, Iowa : Wiley-Blackwell, 2010, 519 p.
  33. Noor El-Deen A. E., Mona M. Ismaiel, Mohamed A. E., Omima A. A. El-Ghany. Comparative studies on the impact of humic acid and formalin on ectoparasitic infestation in Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *Nature and Science*, 2010, vol. 8, no. 2, pp. 121–125. <https://doi.org/10.7537/marsnsj080210.16>
  34. Osman H. A. M., Fadel N. G., Ali A. T. Biochemical and histopathological alterations in catfish, *Clarias gariepinus*, infected with trypanosomiasis with special reference to immunization. *Egyptian Journal of Comparative Pathology and Clinical Pathology*, 2009, vol. 22, no. 3, pp. 164–181.
  35. Osman H. A. M., El-Refaey A. M. E., Rahman A., Al-Zahrani Q., Hazzaa M. S. Field studies on ichthyophoniasis (ichthyosporidiosis) infecting Red Sea cultured grouper, taradi, *Plectropomus areolatus* in Jeddah, Saudi Arabia with a special trial for treatment using *Moringa oleifera*. *Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences*, 2015, vol. 6, no. 4, pp. 2207–2217.
  36. Ovcharenko M. O. Microparasites of worldwide mullets. *Annals of Parasitology*, 2015, vol. 61, no. 4, pp. 229–239. <https://doi.org/10.17420/ap6104.12>
  37. Saleh Y. S., Marie M.-A. S. Use of *Arius thalassinus* fish in a pollution biomonitoring study, applying combined oxidative stress, hematology, biochemical and histopathological biomarkers: A baseline field study. *Marine Pollution Bulletin*, 2016, vol. 106, iss. 1–2, pp. 308–322. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.03.030>
  38. Santos D. M. S., Melo M. R. S., Mendes D. C. S., Rocha I. K. B. S., Silva J. P. L., Cantanhêde S. M., Meletti P. C. Histological changes in gills of two fish species as indicators of water quality in Jansen Lagoon (São Luís, Maranhão State, Brazil). *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2014, vol. 11, no. 12, pp. 12927–12937. <https://doi.org/10.3390/ijerph111212927>
  39. Saraiva A., Costa J., Serrão J., Cruz C., Eiras J. C. A histology-based fish health assessment of farmed seabass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture*, 2015, vol. 448, pp. 375–381. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.06.028>
  40. Stentiford G. D., Bignell J. P., Lyons B. P., Feist S. W. Site-specific disease profiles in fish and their use in environmental monitoring. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, vol. 381, pp. 1–15. <https://doi.org/10.3354/meps07947>
  41. Öztürk T. Parasites of juvenile golden grey mullet *Liza aurata* Risso, 1810 in Sarikum Lagoon Lake at Sinop, Turkey. *Acta Parasitologica*, 2013, vol. 58, iss. 4, pp. 531–540. <https://doi.org/10.2478/s11686-013-0173-3>
  42. Yurakhno V. M., Ovcharenko M. O. Study of Myxosporea (Myxozoa), infecting worldwide mullets with description of a new species. *Parasitological Research*, 2014, vol. 113, pp. 3661–3674. <https://doi.org/10.1007/s00436-014-4031-5>

**PATHOMORPHOLOGICAL AND BIOCHEMICAL STUDY  
OF THE GOLDEN GREY MULLET *CHELON AURATUS* (RISSO, 1810)  
IN THE WATERS OF THE SOUTHWESTERN CRIMEA (THE BLACK SEA)**

**T. V. Gavrusheva, T. B. Sigacheva, and I. I. Chesnokova**

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation  
E-mail: [gavri2004@mail.ru](mailto:gavri2004@mail.ru)

The golden grey mullet *Chelon auratus* (Risso, 1810) (Mugilidae) is a valuable commercial and recreational species ranking first in terms of catch volume of the Black Sea indigenous mullets. The importance of this species in the regional fishery among demersal fish requires the development of a system for assessing its health status. Such research is based on an integrated approach involving biochemical and pathomorphological methods: these allow to investigate the alterations in fish *prior* the occurrence of visible manifestations, disruption of the processes of growth and reproduction, reduction of commercial size, and decrease in abundance. The aim of our work was to study both pathomorphological alterations and several biochemical parameters of golden grey mullet tissues for assessing its health status. Fish visual examination and pathological autopsy were carried out. For histological analysis, samples of the gills, liver, kidneys, gastrointestinal tract, spleen, and pancreas were fixed in Davidson's solution and processed by standard methods. Based on the histological studies, the fish health status was investigated by a modified semi-quantitative analysis of alterations according to the Bernet *et al.* protocol and by assessing the distribution of lesion in organs using a scoring system. We determined the importance factors of alterations for *C. auratus*, the values of organ alteration indices, and the total index of fish pathology. The biochemical studies permitted to reveal the level of protein oxidation, lipid and urea peroxidation, and the activity of aminotransferases and alkaline phosphatase in the liver; moreover, we quantified albumin and glucose concentration in the blood serum. In the organs of the golden grey mullet, the histopathological alterations referring to four types of the reaction patterns were detected (circulatory disorders, regressive and progressive alterations, and inflammatory processes). Furthermore, parasites representing several species of different systematic groups (Protozoa, Monogenea, Trematoda, and Nematoda) were identified. It was established that the most severe histopathological alterations were caused by a parasitic protozoan, presumably *Ichthyophonus* sp. When carrying out a semi-quantitative analysis of alterations, the mullets were conventionally divided into conditionally healthy individuals and infected ones. Pathomorphological data were obtained, and the set of biochemical parameters was compared in these two groups. Significant differences were revealed in the values of organ alteration indices in *C. auratus* in the kidneys, liver, gastrointestinal tract, and pancreas. The values of the total index of fish pathology also differed significantly. The biochemical studies revealed a significant increase in urea content in the liver of fish from the group 2, that may indicate the kidney and gill excretory dysfunction (it was confirmed histologically). No significant differences were found in the level of lipid peroxidation, protein oxidation, and activity of aminotransferases in the liver of conditionally healthy and infected fish. The results of our investigation confirm high informativeness of the studied parameters for assessing the health status of the golden grey mullet.

**Keywords:** golden grey mullet, histopathological alterations, biochemical parameters, semi-quantitative analysis, Black Sea



УДК [595.371:57.06](262.5+262.54)

## ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ АМФИПОДА (CRUSTACEA) ЧЁРНОГО И АЗОВСКОГО МОРЕЙ

© 2022 г. В. А. Гринцов

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

Поступила в редакцию 24.11.2020; после доработки 04.05.2021;  
принята к публикации 24.12.2021; опубликована онлайн 22.03.2022.

На основе собственных и литературных данных установлено, что в настоящее время в Чёрном и Азовском морях зарегистрировано 140 видов амфипод, относящихся к 73 родам, 29 семействам и 3 подотрядам. Таксономическое разнообразие амфипод исследовано с использованием индекса таксономической отличительности  $\Delta^+$  (дельта) и его вариабельности  $\Lambda^+$  (лямбда), а также с применением кластерного анализа и многомерного шкалирования. По индексу  $\Delta^+$  отмечено, что таксономическая структура амфипод Чёрного моря и Азовского моря иерархически выровнена и близка к общему списку амфипод этих морей. По индексу  $\Lambda^+$  таксономическая структура амфипод как Азовского, так и Чёрного моря близка к среднеожидаемому уровню вариабельности структуры таксономического древа. В районе Турции и Крыма зарегистрировано больше видов амфипод, чем в других регионах. Из проанализированных районов Чёрного моря по  $\Delta^+$ ,  $\Lambda^+$  и методу многомерного шкалирования выделено два отличающихся региона — северо-западная часть и восточное побережье (Кавказ). Первый характеризуется слабым таксономическим разнообразием вследствие малого числа родов и семейств на фоне значительного числа видов понто-каспийской фауны. Причиной этого является наличие эстуариев крупных рек и распреснённых лиманов. Восточное побережье, напротив, характеризуется большим таксономическим разнообразием на фоне относительно малого числа видов. Одна из причин — слабая выраженность шельфа и близкий свал глубины, что сопровождается малой представленностью рыхлых грунтов. Кластерный анализ подтвердил отличия северо-западной части Чёрного моря и восточного побережья (Кавказ) от других регионов. Кроме того, по методу кластерного анализа выявлено сходство таксономического состава Amphipoda северо-запада Чёрного моря с таковым Азовского моря. Из всех амфипод выделены понто-каспийские виды, обитающие почти исключительно в эстуариях крупных рек и в распреснённых лиманах. Они, вследствие малого числа родов и семейств на фоне значительного числа видов, характеризуются таксономической структурой, сдвинутой по отношению к таксономической выровненности в сторону обеднения.

**Ключевые слова:** Amphipoda, таксономическое разнообразие, Чёрное море, Азовское море

Амфиподы играют важную роль в экосистемах прибрежной зоны морей и океанов. Значимость этой таксономической группы придают большое число видов, зачастую с высокой численностью, распространённость практически во всех биотопах, а также существенная степень участия в пищевых цепях морских рыб и беспозвоночных (Грезе, 1977). Амфиподы зарегистрированы во всех прибрежных биотопах Чёрного и Азовского морей, где их плотность достигает десятков тысяч экземпляров на  $m^2$  условной поверхности субстрата (Грезе, 1977). В результате многолетних исследований во всех регионах Чёрного моря, а также в Азовском море были опубликованы

списки видов, или чек-листы, амфипод (Грезе, 1977, 1985 ; Гринцов, 2011 ; Киселева, 1981 ; Кудренко, 2017 ; Мордухай-Болтовской и др., 1969 ; Неврова, 2013 ; Kolyuchkina et al., 2019 ; Petrescu, 1998 ; Sezgin, 1998 ; Sezgin & Katağan, 2007 ; Uzunova, 2012). В итоге, используя полученную информацию, стало возможным провести анализ таксономического состава и структуры этой группы в сравнительном аспекте по регионам Чёрного моря (западный — Болгария, Румыния; южный — Турция; восточный — Кавказ; северный — Крым; северо-западный — Украина), а также в Азовском море. Настоящая статья — первая для данного направления в исследовании амфипод этих двух морей. Изучение таксономического состава фауны амфипод необходимо для экологического мониторинга состояния биоразнообразия прибрежных экосистем.

Целью работы было изучить состав фауны и сравнить структуру таксоценов амфипод Чёрного и Азовского морей, а также регионов Чёрного моря с использованием индексов таксономического разнообразия, MDS-анализа (multidimensional scaling) и кластерного анализа.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для составления списка видов амфипод Чёрного и Азовского морей использованы собственные и литературные данные (Грезе, 1977, 1985 ; Гринцов, 2003а, б, 2009а, 2011 ; Киселева, 1981 ; Кудренко, 2017 ; Кънева-Абаджиева, 1968 ; Мордухай-Болтовской и др., 1969 ; Неврова, 2013, 2016 ; Gönlügür, 2006 ; Grintsov & Sezgin, 2011 ; Grintsov, 2009b, 2010, 2018 ; Kolyuchkina et al., 2019 ; Kudrenko, 2016 ; Özbek, 2011 ; Özbek & Özkan, 2011 ; Petrescu, 1998 ; Sezgin, 1998 ; Sezgin & Katağan, 2007 ; Sezgin et al., 2001 ; Uzunova, 2012). Оценку таксономического разнообразия амфипод выполнили с применением алгоритмов статистического анализа пакета PRIMER v5.2 (Clarke & Gorley, 2001 ; Warwick & Clarke, 1998); использовали индекс таксономической отличительности  $\Delta^+$  (дельта) и его вариабельности  $\Lambda^+$  (лямбда), применяли методы кластерного анализа и многомерного шкалирования. Индекс таксономической отличительности и его вариабельности рассчитан также для каждого из регионов Чёрного моря. Кроме того, данные сопоставлены с материалами для Азовского моря. Для сравнения взяты следующие регионы: Турция (южный регион), Болгария (западный), Румыния (западный), Кавказ (восточный), Украина (северо-западный), Крым (северный), Азовское море. В каждом из них учтены списки таксонов амфипод, полученные в результате многолетних исследований.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время в Чёрном и Азовском морях зарегистрировано 140 видов амфипод, относящихся к 73 родам, 29 семействам и 3 подотрядам (табл. 1).

**Таблица 1.** Распределение амфипод по регионам Чёрного моря (1–5) и в Азовском море (6). Видовые названия приведены в соответствии с <http://www.marinespecies.org/> по состоянию на 20.03.2021

**Table 1.** Distribution of Amphipoda in the Black Sea regions (1–5) and in the Sea of Azov (6). Species names are aligned with <http://www.marinespecies.org/> as of 20.03.2021

Таксоны амфипод	Регионы						
	1	2	3	4	5	6	
<b>Ampeliscidae</b>							
<i>Ampelisca diadema</i> (Costa, 1853)	+	+	+	+	+	+	Атл., Ср.
<i>Ampelisca pseudosarsi</i> Bellan-Santini & Kaim-Malka, 1977	+						Ср.
<i>Ampelisca pseudospinimana</i> Bellan-Santini & Kaim-Malka, 1977	+						Атл., Ср.
<i>Ampelisca spinipes</i> Boeck, 1861	+						Атл., Ср.
<b>Ampithoidae</b>							
<i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826	+	+	+	+	+	+	Атл., Ср., Инд., Тих.

Продолжение на следующей странице...

Таксоны амфипод	Регионы						
	1	2	3	4	5	6	
<i>Biancolina algicola</i> Della Valle, 1893	+	+	+				Атл., Ср.
<i>Cymadusa crassicornis</i> (Costa, 1853)	+	+	+				Атл., Ср.
<i>Pleonexes gammaroides</i> Spence Bate, 1856	+	+	+		+	+	Атл., Ср.
<b>Aoridae</b>							
<i>Microdeutopus algicola</i> Della Valle, 1893	+		+				Атл., Ср.
<i>Microdeutopus anomalus</i> (Rathke, 1843)		+	+		+		Атл., Ср.
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853	+	+	+	+		+	Атл., Ср.
<i>Microdeutopus stationis</i> Della Valle, 1893	+		+				Атл., Ср.
<i>Microdeutopus versiculatus</i> (Spence Bate, 1857)	+	+	+		+	+	Атл., Ср.
<b>Atylidae</b>							
<i>Nototropis guttatus</i> Costa, 1853	+	+	+	+	+	+	Атл., Ср., Инд.
<i>Nototropis massiliensis</i> (Bellan-Santini, 1975)	+	+					Ср.
<b>Bathyporeiidae</b>							
<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i> (Spence Bate, 1857)	+	+	+	+	+	+	Атл., Ср.
<b>Behningiellidae</b>							
<i>Cardiophilus baeri</i> G. O. Sars, 1896			+		+	+	ПК
<b>Calliopiidae</b>							
<i>Apherusa bispinosa</i> (Spence Bate, 1857)	+	+	+	+	+	+	Атл., Ср.
<i>Apherusa chiereghinii</i> Giordani-Soika, 1949	+	+					Ср.
<b>Caprellidae</b>							
<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814	+	+	+	+	+		Атл., Ср.
<i>Caprella danilevskii</i> Czerniavski, 1868	+	+	+				Атл., Ср., Инд., Тих.
<i>Caprella equilibra</i> Say, 1818	+						Атл., Ср., Инд., Тих.
<i>Caprella liparotensis</i> Haller, 1879	+	+					Атл., Ср.
<i>Caprella mitis</i> Mayer, 1890	+	+					Атл., Ср.
<i>Caprella rapax</i> Mayer, 1890	+						Ср.
<i>Phthisica marina</i> Slabber, 1769	+	+	+	+	+		Атл., Ср., Инд., Тих.
<i>Pseudoprotella phasma</i> (Montagu, 1804)		+	+				Атл., Ср.
<b>Cheirocratidae</b>							
<i>Cheirocratus sundevallii</i> (Rathke, 1843)		+	+				Атл., Ср.
<b>Cheluridae</b>							
<i>Chelura terebrans</i> Philippi, 1839		+					Атл., Ср., Инд., Тих.
<b>Colomastigidae</b>							
<i>Colomastix pusilla</i> Grube, 1861		+					Атл., Ср., Инд., Тих.
<b>Corophiidae</b>							
<i>Chelicorophium chelicorne</i> (G. O. Sars, 1895)			+	+			ПК
<i>Chelicorophium curvispinum</i> (G. O. Sars, 1895)	+		+	+		+	ПК
<i>Chelicorophium maeoticum</i> (Sowinsky, 1898)	+	+	+			+	ПК
<i>Chelicorophium mucronatum</i> (G. O. Sars, 1895)			+	+			ПК
<i>Chelicorophium nobile</i> (G. O. Sars, 1895)			+	+			ПК
<i>Chelicorophium robustum</i> (G. O. Sars, 1895)	+		+	+		+	ПК
<i>Chelicorophium sowinskyi</i> (Martynov, 1924)			+	+			ПК
<i>Corophium orientale</i> Schellenberg, 1928	+	+	+				Ср.
<i>Corophium volutator</i> (Pallas, 1766)		+				+	Атл., Ср.
<i>Crassicorophium bonellii</i> (H. Milne Edwards, 1830)			+	+			Атл.
<i>Crassicorophium crassicorne</i> (Bruzelius, 1859)		+	+	+		+	Атл., Ср.
<i>Leptocheirus pilosus</i> Zaddach, 1844	+		+				Атл., Ср.
<i>Medicorophium runcicorne</i> (Della Valle, 1893)	+	+	+		+		Ср.

Продолжение на следующей странице...

Таксоны амфипод	Регионы						
	1	2	3	4	5	6	
<i>Monocorophium acherusicum</i> (Costa, 1853)	+	+	+				Атл., Ср., Инд., Тих.
<i>Monocorophium insidiosum</i> (Crawford, 1937)		+	+				Атл., Ср., Тих.
<b>Dexaminidae</b>							
<i>Dexamine spiniventris</i> (Costa, 1853)	+						Атл., Ср., Инд.
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	+	+	+	+	+	+	Атл., Ср.
<i>Dexamine thea</i> Boeck, 1861		+					Атл., Ср.
<i>Tritaeta gibbosa</i> (Spence Bate, 1862)	+	+					Атл., Ср.
<b>Gammarellidae</b>							
<i>Gammarellus angulosus</i> (Rathke, 1843)			+				Атл., Ср.
<i>Gammarellus carinatus</i> (Rathke, 1837)		+			+		ЧМ
<b>Gammaridae</b>							
<i>Amathillina cristata</i> (G. O. Sars, 1894)	+		+	+		+	ПК
<i>Chaetogammarus placidus</i> (G. O. Sars, 1896)				+			ПК
<i>Chaetogammarus olivii</i> (H. Milne Edwards, 1830)	+	+	+	+			Атл., Ср.
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinskyi, 1894)		+		+		+	ПК
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	+					+	ПК
<i>Dikerogammarus gruberi</i> Mateus & Mateus, 1990	+			+			ПК
<i>Dikerogammarus istanbulensis</i> Özbek, 2011	+						ПК
<i>Echinogammarus foxi</i> (Schellenberg, 1928)	+	+	+				Ср.
<i>Echinogammarus ischnus</i> (Stebbing, 1899)		+		+		+	Атл.
<i>Echinogammarus karadagensis</i> Grintsov, 2009		+					ЧМ
<i>Echinogammarus warpachowskyi</i> (G. O. Sars, 1894)				+			ПК
<i>Gammarus aequicauda</i> (Martynov, 1931)	+	+		+		+	Ср.
<i>Gammarus crinicornis</i> Stock, 1966	+	+	+				Атл., Ср.
<i>Gammarus insensibilis</i> Stock, 1966	+	+	+	+			Атл., Ср.
<i>Gammarus subtypicus</i> Stock, 1966	+	+	+	+			Ср.
<i>Gmelina costata</i> G. O. Sars, 1894				+		+	ПК
<i>Gmelinopsis tuberculata</i> G. O. Sars, 1896				+		+	ПК
<i>Kuzmelina kusnezowi</i> (Sowinskyi, 1894)				+		+	ПК
<i>Shablogammarus subnudus</i> (G. O. Sars, 1896)				+			ПК
<i>Yogmelina pusilla</i> (G. O. Sars, 1896)				+		+	ПК
<b>Hyalidae</b>							
<i>Apohyale crassipes</i> (Heller, 1866)	+	+	+				Атл., Ср.
<i>Apohyale perieri</i> (Lucas, 1849)	+	+	+	+			Атл., Ср., Тих.
<i>Apohyale prevostii</i> (H. Milne Edwards, 1830)		+				+	Атл., Ср.
<i>Hyale pontica</i> Rathke, 1836	+	+	+	+		+	Атл., Ср.
<i>Parhyale aquilina</i> (Costa, 1857)	+						Ср., Тих.
<i>Parhyale taurica</i> Grintsov, 2009		+					ЧМ
<i>Protohyale (Boreohyale) camptonyx</i> (Heller, 1866)	+						Атл., Ср.
<i>Protohyale (Protohyale) schmidti</i> (Heller, 1866)	+	+					Атл., Ср.
<b>Iphigenellidae</b>							
<i>Iphigenella acanthopoda</i> G. O. Sars, 1896				+			ПК
<i>Iphigenella andrussowi</i> G. O. Sars, 1894				+		+	ПК
<i>Iphigenella shablensis</i> Carausu, 1943				+			ПК
<b>Ischyroceridae</b>							
<i>Centraloecetes dellavallei</i> (Stebbing, 1899)	+	+	+		+		Атл., Инд., Ср.
<i>Erichthonius difformis</i> H. Milne Edwards, 1830	+	+	+	+	+	+	Атл., Ср.
<i>Erichthonius punctatus</i> (Spence Bate, 1857)	+		+				Атл., Инд., Ср.

Продолжение на следующей странице...

Таксоны амфипод	Регионы						
	1	2	3	4	5	6	
<i>Erichthonius rubricornis</i> (Stimpson, 1853)			+				Атл., Ср., Тих.
<i>Jassa marmorata</i> Holmes, 1905	+	+					Атл., Инд., Тих., Ср.
<i>Jassa ocia</i> (Spence Bate, 1862)	+	+	+	+		+	Атл., Ср.
<i>Jassa pusilla</i> (G. O. Sars, 1894)		+	+				Атл., Ср.
<b>Kuriidae</b>							
<i>Micropythia carinata</i> (Spence Bate, 1862)	+		+				Атл.
<b>Leucothoidae</b>							
<i>Leucothoe spinicarpa</i> (Abildgaard, 1789)	+						Атл., Инд., Тих., Ср.
<b>Lysianassidae</b>							
<i>Nannonyx propinquus</i> Chevreux, 1911	+						Атл.
<i>Nannonyx reductus</i> Greze, 1975		+					ЧМ
<b>Megaluropiidae</b>							
<i>Megaluropus agilis</i> Hoek, 1889		+	+		+		Атл., Инд., Ср.
<i>Megaluropus massiliensis</i> Ledoyer, 1976		+	+				Ср.
<b>Melitidae</b>							
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)	+	+	+	+		+	Атл., Тих., Ср.
<b>Microtopidae</b>							
<i>Microtopus longimanus</i> Chevreux, 1887		+	+	+	+	+	Атл.
<i>Microtopus maculatus</i> Norman, 1867		+	+			+	Атл., Ср.
<b>Oedicerotidae</b>							
<i>Deflexilodes gibbosus</i> (Chevreux, 1888)	+	+	+		+		Атл., Ср.
<i>Deflexilodes griseus</i> (Della Valle, 1893)	+						Атл., Ср.
<i>Perioculodes longimanus</i> (Spence Bate & Westwood, 1868)	+	+	+	+	+	+	Атл., Инд., Тих., Ср.
<i>Synchelidium maculatum</i> Stebbing, 1906	+	+		+	+		Атл., Ср.
<b>Phoxocephalidae</b>							
<i>Harpinia crenulata</i> (Boeck, 1871)	+						Атл., Ср.
<i>Harpinia dellavallei</i> Chevreux, 1910	+						Атл., Ср.
<b>Photidae</b>							
<i>Megamphopus cornutus</i> Norman, 1869		+	+		+		Атл., Ср.
<i>Photis longicaudata</i> (Spence Bate & Westwood, 1862)	+						Атл., Тих., Ср.
<b>Pontogammaridae</b>							
<i>Compactogammarus compactus</i> (G. O. Sars, 1895)				+			ПК
<i>Euxinia sarsi</i> (Sowinsky, 1898)				+		+	ПК
<i>Euxinia weidemanni</i> (G. O. Sars, 1896)				+		+	ПК
<i>Niphargogammarus intermedius</i> (Carausu, 1943)				+		+	ПК
<i>Niphargoides corpulentus</i> G. O. Sars, 1895				+			ПК
<i>Obesogammarus crassus</i> (G. O. Sars, 1894)				+		+	ПК
<i>Obesogammarus obesus</i> (G. O. Sars, 1894)				+		+	ПК
<i>Pandorites podoceroideus</i> G. O. Sars, 1895						+	ПК
<i>Paraniphargoides motasi</i> (Carausu, 1943)				+			ПК
<i>Pontogammarus abbreviatus</i> (G. O. Sars, 1894)				+			ПК
<i>Pontogammarus aestuarius</i> (Derzhavin, 1924)	+						ПК
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sovinskiy, 1894)	+		+	+		+	ПК
<i>Pontogammarus robustoides</i> (G. O. Sars, 1894)	+			+		+	ПК
<i>Stenogammarus compressus</i> (G. O. Sars, 1894)				+			ПК
<i>Stenogammarus deminutus</i> (Stebbing, 1906)				+		+	ПК
<i>Stenogammarus kereuschii</i> Derzhavin & Pjatakova, 1962				+			ПК
<i>Stenogammarus (Stenogammarus) macrurus</i> (G. O. Sars, 1894)				+		+	ПК

Продолжение на следующей странице...



Таксоны амфипод	Регионы						
	1	2	3	4	5	6	
<i>Stenogammarus similis</i> (G. O. Sars, 1894)				+		+	ПК
<i>Turcogammarus aralensis</i> (Uljanin, 1875)						+	ПК
<i>Turcogammarus turcarum</i> (Stock, 1974)	+			+			ПК
<i>Uroniphargoides spinicaudatus</i> (Carausu, 1943)				+			ПК
<b>Stenothoidae</b>							
<i>Stenothoe marina</i> (Spence Bate, 1856)	+		+			+	Атл., Ср.
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1813)	+	+	+	+	+		Атл., Ср.
<b>Talitridae</b>							
<i>Britorchestia brito</i> (Stebbing, 1891)			+				Атл., Ср.
<i>Cryptorchestia cavimana</i> (Heller, 1865)	+		+	+			Атл., Ср.
<i>Deshayesorchestia deshayesii</i> (Audouin, 1826)	+	+	+				Атл., Ср.
<i>Orchestia bottae</i> H. Milne Edwards, 1840		+		+		+	Атл.
<i>Orchestia gammarellus</i> (Pallas, 1766)	+	+	+				Атл., Ср.
<i>Orchestia mediterranea</i> Costa, 1853	+	+	+				Атл., Ср.
<i>Orchestia montagui</i> Audouin, 1826	+	+		+			Атл., Инд., Ср.
<i>Platorchestia platensis</i> (Krøyer, 1845)	+	+					Атл., Инд., Тих., Ср.
<i>Speziorchestia stephensi</i> Cecchini, 1928	+						Ср.
<i>Talitrus saltator</i> (Montagu, 1808)	+						Атл., Ср.
<b>Tryphosidae</b>							
<i>Orchomene humilis</i> (Costa, 1853)	+	+	+		+		Атл., Ср.

**Примечание:** 1 — Турция, южный регион; 2 — Крым, северный регион; 3 — Болгария, Румыния, западный регион; 4 — Украина, северо-западный регион; 5 — Кавказ, восточный регион; 6 — Азовское море. Атл. — Атлантический океан; Инд. — Индийский океан; ПК — понто-каспийская фауна; Ср. — Средиземное море; Тих. — Тихий океан; ЧМ — Чёрное море (эндемик).

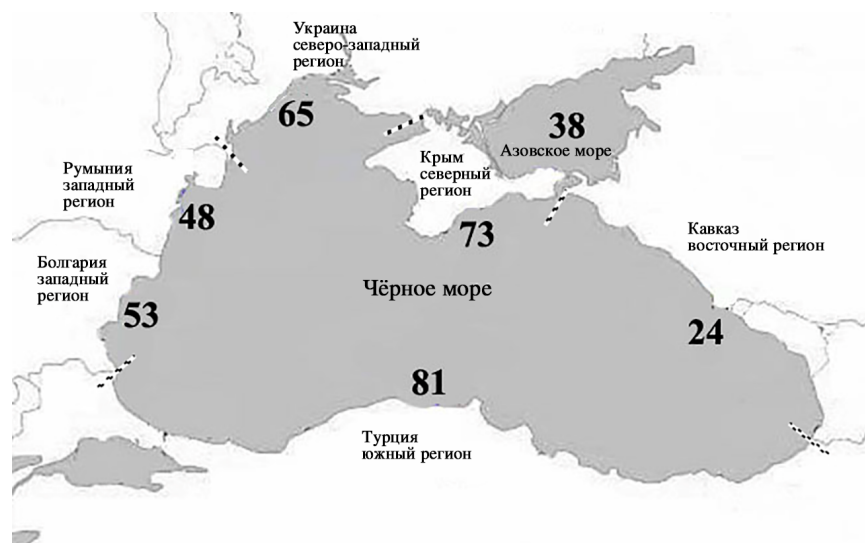
**Note:** 1 denotes Turkey, southern region; 2, Crimea, northern region; 3, Bulgaria, Romania, western region; 4, Ukraine, northwestern region; 5, Caucasus, eastern region; 6, the Sea of Azov. Атл. denotes the Atlantic Ocean; Инд., the Indian Ocean; ПК, Ponto-Caspian fauna; Ср., the Mediterranean Sea; Тих., the Pacific Ocean; ЧМ, the Black Sea (endemic species).

Распределение числа видов амфипод по регионам Чёрного и Азовского морей представлено на рис. 1.

Наибольшее число видов сосредоточено в двух регионах — в южной части Чёрного моря (Турция) и в Крымском побережье (см. рис. 1). Число видов в других регионах существенно ниже. Побережье Турции характеризуется разнообразием биотопов, способствующих выживанию большего числа видов амфипод, чем в других регионах Чёрного моря. Кроме того, в этот регион в первую очередь проникают организмы из Средиземного моря. Так, ряд видов отмечен только у берегов Турции (см. табл. 1). Крым характеризуется наличием всех вариантов субстратов от обширного шельфа на западе с чётко выраженными биотопами рыхлых грунтов до скалистого побережья от юго-запада до юго-востока, где в изобилии представлены биотопы твёрдых субстратов, что позволяет большему числу видов заселять прибрежную зону.

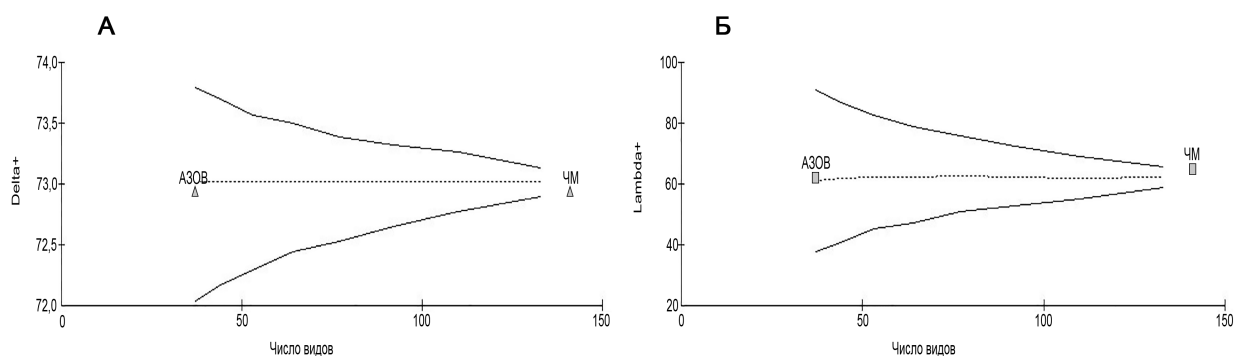
Анализ по (Uzunova, 2012) средней таксономической отличительности  $\Delta^+$  (дельта) и индекса варибельности  $\Lambda^+$  (лямбда) для амфипод Чёрного и Азовского морей выявил следующие особенности. По индексу  $\Delta^+$  все амфиподы обоих морей расположены практически на линии среднеожидаемой величины (пунктир на рис. 2) для общего списка амфипод Чёрного и Азовского морей (рис. 2), что характеризует эти таксономические структуры как иерархически выровненные и близкие по вертикальной архитектонике к структуре всех амфипод Азовского и Чёрного морей.

По значению индекса  $\Lambda^+$  (рис. 2Б) таксоцен всех амфипод как Азовского, так и Чёрного морей близок к среднеожидаемой структуре таксономического древа всего Азово-Черноморского района (рис. 3).



**Рис. 1.** Распределение числа видов амфипод, зарегистрированных в прибрежье акваторий Чёрного и Азовского морей, по регионам (их границы обозначены пунктиром)

**Fig. 1.** Number of Amphipoda species recorded in the coastal areas of the Black Sea and the Sea of Azov (the boundaries of the regions are indicated by dotted lines)



**Рис. 2.** Значения индексов таксономической отличительности  $\Delta^+$  (А) и вариабельности  $\Lambda^+$  (Б) для таксоцены амфипод Чёрного (ЧМ) и Азовского (Азов) морей, рассчитанных на основе общего списка видов этих двух морей

**Fig. 2.** Average taxonomic distinctness  $\Delta^+$  (А) and its variability  $\Lambda^+$  (Б) for Amphipoda taxocene from the Black Sea (ЧМ) and the Sea of Azov (Азов) (based on total species list for both seas)

По индексу средней таксономической отличительности  $\Delta^+$  из 95%-ной вероятностной воронки выпадают два района — северо-западная часть Чёрного моря и восточное побережье (Кавказ). Каждый район характеризуется собственной спецификой, накладывающей отпечаток на таксономию амфипод. В прибрежной зоне северо-западной части Чёрного моря из-за эстуариев крупных рек (Дунай, Днепр) и распреснённых лиманов понижается солёность. Вследствие этого из всех районов Чёрного моря именно в северо-западной части отмечено наибольшее разнообразие понто-каспийской фауны. Между тем понто-каспийская фауна характеризуется слабым разнообразием родов и особенно семейств. Ряд родов представлен значительным количеством видов, наибольшее разнообразие отмечено на уровне родов *Chelicorophium*, *Pontogammarus* и *Stenogammarus*. Всё это привело к сдвигу точки северо-западной части Чёрного моря в область графика для  $\Delta^+$  (рис. 3А) ниже 95%-ной вероятностной воронки.

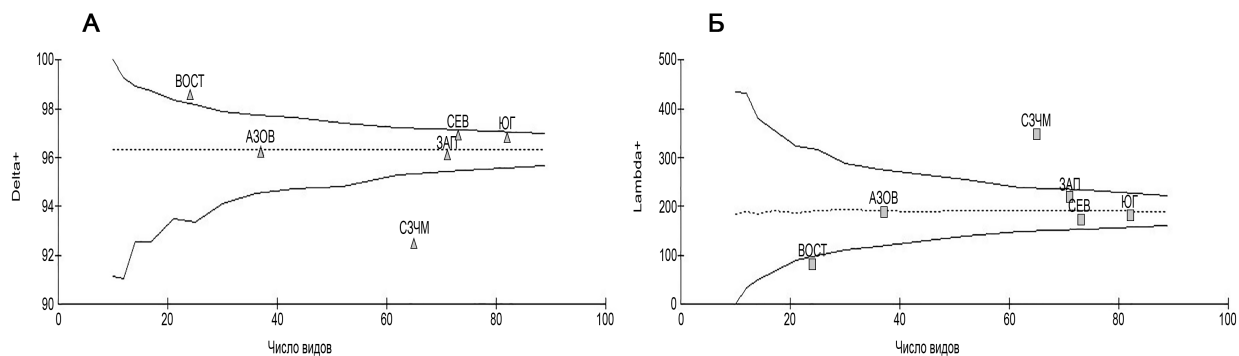
Восточная часть Чёрного моря (Кавказ) характеризуется быстрым свалом глубины и слабо выраженным шельфом. Среди биотопов в прибрежье преобладают скальные образования, валуны и камни; рыхлые грунты выражены слабо. Это привело к обеднению фауны амфипод в целом.

В противоположность фауне северо-западной части Чёрного моря, фауна амфипод восточной части представлена относительным множеством родов и семейств на фоне небольшого числа видов, а максимальное разнообразие отмечено именно на уровне семейств. Это способствовало сдвигу точки восточной части Чёрного моря в область графика  $\Delta^+$  (рис. 3А) выше 95%-ной вероятностной воронки.

Остальные районы Чёрного моря, а также Азовское море расположены в пределах 95%-ной вероятностной воронки, что позволяет применить полученные результаты к этим регионам.

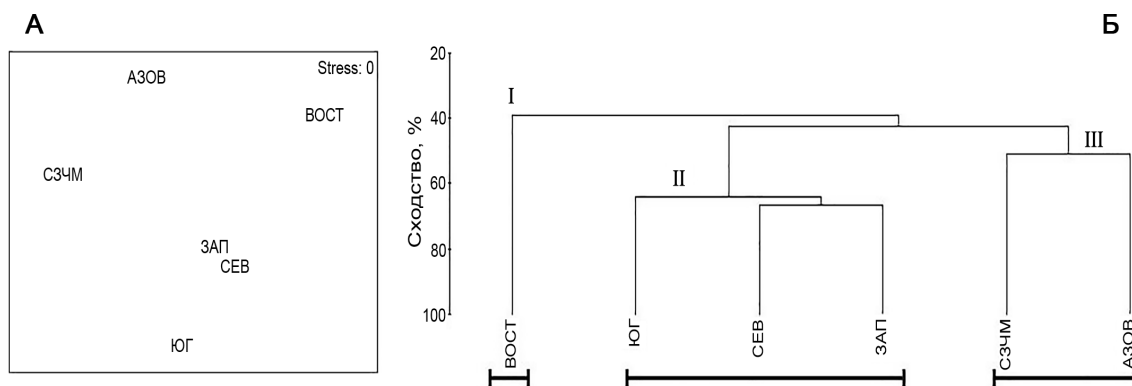
По значению индекса вариабельности  $\Lambda^+$  (рис. 3Б) также выделены два региона за пределами 95%-ной вероятностной воронки — северо-западная и восточная части Чёрного моря. Причины выделения данных регионов указаны выше, при анализе индекса средней таксономической отличительности  $\Delta^+$ .

Результаты многомерного шкалирования (MDS-ординация, рис. 4А) выявили различия в расположении районов Чёрного моря и Азовского моря.



**Рис. 3.** Значения индексов таксономической отличительности  $\Delta^+$  (А) и вариабельности  $\Lambda^+$  (Б) для таксоцены амфипод из регионов Чёрного и Азовского морей. Азов — Азовское море; Вост — восточная часть Чёрного моря (Кавказское побережье); Зап — западная часть Чёрного моря (Болгария, Румыния); СЗЧМ — северо-западная часть Чёрного моря (Украина); Сев — северная часть Чёрного моря (Крым); Юг — южная часть Чёрного моря (Турция)

**Fig. 3.** Average taxonomic distinctness  $\Delta^+$  (A) and its variability  $\Lambda^+$  (B) for Amphipoda taxocene from the regions of the Black Sea and the Sea of Azov. Азов denotes the Sea of Azov; Вост, Black Sea eastern coast (Caucasus); Зап, Black Sea western coast (Bulgaria, Romania); СЗЧМ, Black Sea northwestern coast (Ukraine); Сев, Black Sea northern coast (Crimea); Юг, Black Sea southern coast (Turkey)



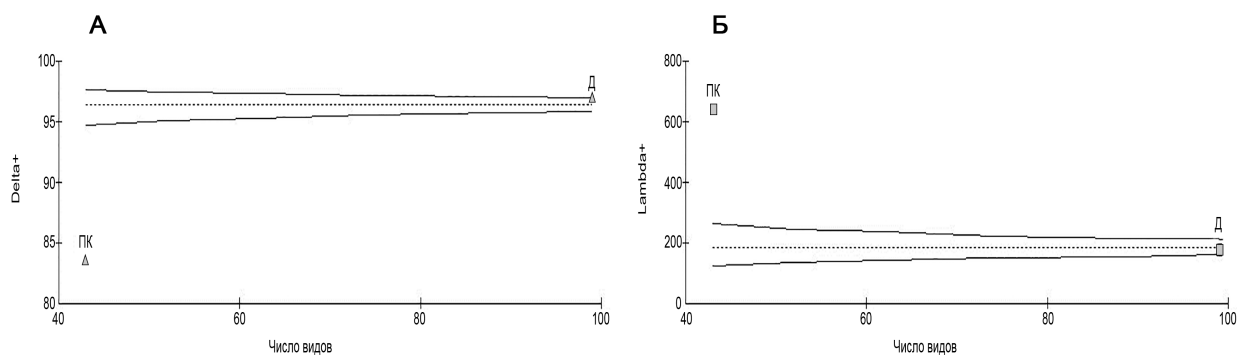
**Рис. 4.** Результаты MDS-анализа (А) и дендрограмма сходства (Б) для районов Чёрного и Азовского морей (индекс сходства Брея — Кёртиса, трансформированная матрица в режиме «присутствие/отсутствие», функция стресса 0). Обозначения те же, что на рис. 3

**Fig. 4.** MDS ordination plot (A) and dendrogram of similarity (Б) for the regions of the Black Sea and the Sea of Azov (Bray–Curtis index, presence/absence, stress 0). The designations are the same as in Fig. 3

Согласно результатам кластерного анализа, наиболее близко расположены два района — Крым и западный (Болгария, Румыния). Совпадение сходства видового состава в природе и сходства видового состава на графике зарегистрировано при нулевом уровне функции стресса. Выявленные различия между районами подтверждают данные кластерного анализа, проведённого на основе индекса сходства Брея — Кёртиса в режиме «присутствие/отсутствие» (рис. 4Б).

По данным кластерного анализа, на уровне значения индекса Брея — Кёртиса 45 % выделяются три кластера. Кластер I включает район Кавказа, который можно охарактеризовать как регион с относительно малым числом видов, но с высоким таксономическим разнообразием (рис. 4Б). Причины выделения данного региона указаны выше, при анализе индекса средней таксономической отличительности  $\Delta^+$ . Кластер II объединил три района Чёрного моря — южный (Турция), западный (Болгария и Румыния) и Крым. Этот кластер можно охарактеризовать как охватывающий наибольшую часть акватории Чёрного моря и отличающийся большим таксономическим разнообразием и относительно большим числом видов. Кластер III охватил распредельную мелководную часть Чёрного моря (северо-запад) и Азовское море, также распредельное по сравнению с Чёрным. Кластер характеризуется слабым таксономическим разнообразием на фоне наибольшего видового разнообразия понто-каспийских амфипод.

Поскольку понто-каспийская фауна амфипод Чёрного и Азовского морей имеет особенности в расположении относительно других зоогеографических групп амфипод (обитание почти исключительно в эстуариях крупных рек и в распредельных лиманах), а также в соотношении числа семейств, родов и видов (мало семейств и родов на фоне большого числа видов), её возможно рассмотреть отдельно от остальных зоогеографических групп амфипод — атлантических, средиземноморско-атлантических, эндемиков Чёрного моря, всеветных, средиземноморско-черноморских [названия зоогеографических групп по (Грезе, 1977)] (рис. 5).



**Рис. 5.** Значения индексов таксономической отличительности  $\Delta^+$  (А) и вариабельности  $\Lambda^+$  (Б) для понто-каспийских амфипод и для амфипод других зоогеографических групп Чёрного и Азовского морей. ПК — понто-каспийские амфиподы; Д — другие амфиподы

**Fig. 5.** Average taxonomic distinctness  $\Delta^+$  (A) and its variability  $\Lambda^+$  (B) for Ponto-Caspian Amphipoda and Amphipoda of other zoogeographic groups of the Black Sea and the Sea of Azov. ПК denotes Ponto-Caspian Amphipoda; Д, other Amphipoda

По индексу средней таксономической отличительности  $\Delta^+$  (рис. 5А) из 95%-ной вероятностной воронки выпадает понто-каспийская фауна. Она, как было отмечено выше, характеризуется низким разнообразием из-за небольшого количества родов и особенно семейств. Некоторые роды (*Chelicorophium*, *Pontogammarus* и *Stenogammarus*) представлены значительным количеством видов, то есть наибольшее разнообразие зарегистрировано на уровне родов. Это характеризует таксономическую структуру понто-каспийских амфипод как сдвинутую от таксономической выровненности в сторону обеднения, что и отразилось на положении точки

понто-каспийской фауны на графике (рис. 5А). Значения для других амфипод точно соответствуют среднеожидаемой величине таксономической выровненности, и они попадают в 95%-ную вероятностную воронку.

По значению индекса варибельности  $\Lambda^+$  (рис. 5Б) также выделяется понто-каспийская фауна амфипод. Эта группа, вследствие вышеуказанной особенности своей таксономии, попала на графике в точку, соответствующую низкой степени варибельности таксономического состава. Другие амфиподы попали в 95%-ную вероятностную воронку и находятся почти на линии среднеожидаемой величины для Чёрного и Азовского морей.

#### Выводы:

1. В Чёрном и Азовском морях зарегистрировано 140 видов амфипод, относящихся к 73 родам, 29 семействам и 3 подотрядам.
2. Таксономическая структура фауны амфипод Чёрного моря и амфипод Азовского моря иерархически выровнена по соотношению таксонов и близка к общему списку амфипод этих морей.
3. С учётом результатов анализа методами многомерной статистики выделено два отличающихся региона — северо-западная часть (характеризуется низким таксономическим разнообразием вследствие малого числа родов и семейств на фоне значительного числа видов) и восточное побережье (характеризуется наибольшим таксономическим разнообразием на фоне относительно малого числа видов).
4. Методом кластерного анализа выявлено сходство таксономического состава Amphipoda опреснённых участков (северо-запад Чёрного моря и Азовское море). Понто-каспийские виды, обитающие почти исключительно в эстуариях крупных рек и в распреснённых лиманах, характеризуются таксономической структурой, сдвинутой по отношению к таксономической выровненности в сторону обеднения, вследствие малого числа родов и семейств на фоне значительного числа видов.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Исследование механизмов управления производственными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации 121030300149-0).*

**Благодарность.** Автор выражает глубокую благодарность к. б. н. Н. И. Копытиной (ФИЦ ИнБЮМ) за помощь в анализе данных по многомерной статистике.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Грезе И. И. *Амфиподы Чёрного моря и их биология*. Киев : Наукова думка, 1977. 154 с. [Greze I. I. *Amfipody Chernogo morya i ikh biologiya*. Kyiv : Naukova dumka, 1977, 154 p. (in Russ.)]
2. Грезе И. И. *Высшие ракообразные*. Вып. 5: *Боклопавы*. Киев : Наукова думка, 1985, 172 с. (Фауна Украины ; т. 26). [Greze I. I. *Vysshie rakoobraznye*. Iss. 5: *Bokoplavy*. Kyiv : Naukova dumka, 1985, 172 p. (Fauna Ukrainy ; vol. 26). (in Russ.)]
3. Гринцов В. А. Новые данные о морфологии, биологии и экологии *Jassa* spp. (Amphipoda, Ishyoceridae), обитающей в Чёрном море. *Вестник зоологии*. 2003а. Т. 37, № 2. С. 73–76. [Grintsov V. A. New data on morphology, biology and ecology of the amphipod *Jassa* spp. (Amphipoda, Ishyoceridae) from the Black Sea. *Vestnik zoologii*, 2003a, vol. 37, no. 2, pp. 73–76. (in Russ.)]
4. Гринцов В. А. О нахождении на побережье Крыма нового для Украины вида амфипод *Orchestia platensis* (Amphipoda, Talitridae). *Вестник зоологии*. 2003б. Т. 37, № 3. С. 42. [Grintsov V. A. On the first find of *Orchestia platensis* (Amphipoda, Talitridae), a species new for Ukrainian fauna in Crimean shore. *Vestnik zoologii*, 2003b, vol. 37, no. 3, pp. 42. (in Russ.)]
5. Гринцов В. А. *Parhyale taurica* sp. nov. (Amphipoda, Hyalidae) – новый вид бокоплава из прибрежной зоны Крыма (Чёрное море). *Бюллетень Московского общества*

- испытателей природы. Отдел биологический. 2009а. Т. 114, вып. 2. С. 73–76. [Grintsov V. A. *Parhyale taurica* sp. nov. (Amphipoda, Hyalidae) – the new species from the Crimea coastal zone (Black Sea). *Vyulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2009а, vol. 114, iss. 2, pp. 73–76. (in Russ.)]
6. Гринцов В. А. *Ampelisca sevastopoliensis* sp. n. (Amphipoda, Ampeliscidae) – новый вид бокоплава из прибрежной зоны Крыма (Чёрное море). *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 2011. Т. 116, вып. 1. С. 67–69. [Grintsov V. A. *Ampelisca sevastopoliensis* sp. n. (Amphipoda, Ampeliscidae) – new species from coastal zone of Crimea (Black Sea). *Vyulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2011, vol. 116, iss. 1, pp. 67–69. (in Russ.)]
7. Киселева М. И. *Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1981. 168 с. [Kiseleva M. I. *Bentos rykhlykh gruntov Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1981, 168 p. (in Russ.)]
8. Кудренко С. А. Amphipoda макрозообентоса Григорьевского лимана (Arthropoda, Crustacea). *Вісник Одеського національного університету. Біологія*. 2017. Т. 22, вып. 1 (40). С. 57–67. [Kudrenko S. A. Amphipoda (Arthropoda, Crustacea) in the macrozoobenthos of the Hryhorivka estuary. *Visnyk Odeskoho natsionalnoho universytetu. Biologhiia*, 2017, vol. 22, iss. 1 (40), pp. 57–67. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.18524/2077-1746.2017.1\(40\).105230](https://doi.org/10.18524/2077-1746.2017.1(40).105230)
9. Кънева-Абаджиева В. Нов вид за фауната на Черно море – *Cheirocratus sundevallii* (Rathke) (Amphipoda, Gammaridea). *Известия на НИИ по океанография и рибно стопанство*. 1968. Т. 9. С. 93–96. [Kънева-Abadzhieva V. Nov vid za faunata na Chernomore – *Cheirocratus sundevallii* (Rathke) (Amphipoda, Gammaridea). *Izvestiya na NII po okeanografiya i ribno stopanstvo*, 1968, vol. 9, pp. 93–96. (in Bulg.)]
10. Мордухай-Болтовской Ф. Д., Грезе И. И., Василенко С. В. Отряд амфиподы, или разноногие. Amphipoda // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Киев : Наукова думка, 1969. Т. 2. С. 440–494. [Mordukhai-Boltovskoi F. D., Greze I. I., Vasilenko S. V. Otryad amfipody, ili raznonogie. Amphipoda. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Kyiv : Naukova dumka, 1969, vol. 2, pp. 440–494. (in Russ.)]
11. Неврова Е. Л. Таксономическое разнообразие и структура таксоцены бентосных диатомовых (Bacillariophyta) в Севастопольской бухте // *Морской экологический журнал*. 2013. Т. 12, № 3. С. 55–68. [Nevrova E. L. Taxonomic diversity and structure of benthic diatom taxocene (Bacillariophyta) at Sevastopol Bay (the Black Sea). *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 3, pp. 55–68. (in Russ.)]
12. Неврова Е. Л. Структурные основы региональных отличий таксономического разнообразия донных диатомовых (Bacillariophyta) Чёрного моря // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 1. С. 43–63. [Nevrova E. L. The structural basis of regional differences in taxonomic diversity of benthic diatoms (Bacillariophyta) of the Black Sea. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 1, pp. 43–63. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.1.05>
13. Clarke K. R., Gorley R. N. *PRIMER 5: User Manual. Tutorial*. Plymouth : PRIMER-E, 2001, 92 p.
14. Gönllügür G. Crustacea fauna of the Turkish Black Sea coasts: A check list. *Crustaceana*, 2006, vol. 79, no. 9, pp. 1129–1139. <https://doi.org/10.1163/156854006778859641>
15. Grintsov V., Sezgin M. *Manual for Identification of Amphipoda From the Black Sea*. Sevastopol : Digit Print, 2011, 151 p., 379 ill.
16. Grintsov V. A new amphipod species *Echinogammarus karadagiensis* sp. n. (Amphipoda, Gammariidae) from Crimean coasts (Black Sea, Ukraine). *Vestnik zoologii*, 2009b, vol. 43, no. 2, pp. 23–26.
17. Grintsov V. On finding *Dexamine thea* (Amphipoda, Dexaminidae) in the Ukrainian territorial waters (Crimea, Black Sea). *Vestnik zoologii*, 2010, vol. 44, no. 3, pp. 281–283.
18. Grintsov V. A. On finding of *Monocorophium insidiosum* Crawford, 1937 (Amphipoda, Corophiidae) in the coastal waters of Crimea (Black Sea), a new species for this region. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2018, vol. 3, no. 2, pp. 33–39. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.02>
19. Kolyuchkina G. A., Spiridonov V. A., Zolota A. K., Basin A. B., Simakova U. V., Syomin V. L., Biryukova S. V., Nabozhenko M. V. The resilience of macrozoobenthos of boreal coastal lagoons to non-indigenous species invasion: A case study of Taman Bay (the Sea of Azov). *Regional Studies in Marine Science*,

- 2019, vol. 28, art. no. 100573 (10 p.). <http://dx.doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100573>
20. Kudrenko S. A. Amphipod (Crustacea, Amphipoda) communities in the north-western part of the Black Sea. *Vestnik zoologii*, 2016, vol. 50, no. 5, pp. 387–394.
21. Özbek M. Distribution of the Ponto-Caspian amphipods in Turkish fresh waters: An overview. *Mediterranean Marine Science*, 2011, vol. 12, no. 2, pp. 447–453. <https://doi.org/10.12681/mms.44>
22. Özbek M., Özkan N. *Dikerogammarus istanbulensis* sp. n., a new amphipod species (Amphipoda: Gammaridae) from Turkey with a key for the genus. *Zootaxa*, 2011, vol. 2813, pp. 55–64. <http://doi.org/10.5281/zenodo.201896>
23. Petrescu I. Contribution to the knowledge of amphipods (Crustacea: Amphipoda) from Romania. 7. Amphipods from Agigea (Black Sea). *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, 1998, vol. 15, pp. 51–73.
24. Sezgin M. *Sinop Yarımadası sahilleri supra, medio ve üst infralittoral zonlarda yer alan Amphipoda (Crustacea) türleri üzerine bir araştırma* : Yüksek Lisans Tezi / Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü. Samsun, 1998, 121 p.
25. Sezgin M., Katağan T. An account of our knowledge of the amphipod fauna of the Black Sea. *Crustaceana*, 2007, vol. 80, no. 1, pp. 1–11. <https://doi.org/10.1163/156854007779696479>
26. Sezgin M., Kocataş A., Katağan T. Amphipod fauna of the Turkish central Black Sea region. *Turkish Journal of Zoology*, 2001, vol. 25, no. 1, pp. 57–61.
27. Uzunova S. Checklist of marine Amphipoda (Crustacea, Malacostraca) from the Bulgarian Black Sea area. *Известия на съюза на учените – Варна, Серия "Морски науки"*, 2012, pp. 72–79.
28. Warwick R. M., Clarke K. R. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 1998, vol. 35, iss. 4, pp. 532–543. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.3540523.x>

## TAXONOMIC DIVERSITY OF AMPHIPODA (CRUSTACEA) FROM THE BLACK SEA AND THE SEA OF AZOV

V. A. Grintsov

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation  
E-mail: [vgrintsov@gmail.com](mailto:vgrintsov@gmail.com)

In the Black Sea and the Sea of Azov, 140 Amphipoda species were registered belonging to 73 genera, 29 families, and 3 suborders. Taxonomic diversity of amphipods from these two seas was studied. For the investigation, average taxonomic distinctness  $\Delta^+$  and its variability  $\Lambda^+$  were used, and cluster analysis and multidimensional scaling were applied. By  $\Delta^+$  index, the taxonomic structure of the Black Sea and the Sea of Azov Amphipoda is hierarchically aligned and close to a total taxonomic list of amphipods of these seas. By  $\Lambda^+$  index, the taxonomic structure of Amphipoda both from the Sea of Azov and the Black Sea is close to the average expected level of structure variability of the phylogenetic tree. In the coastal areas of Turkey and Crimea, more Amphipoda species were recorded than in other regions. Out of the Black Sea regions studied by  $\Delta^+$  and  $\Lambda^+$  indices and multidimensional scaling, two, *i. e.* northwestern coast and eastern coast (Caucasus), were selected as different ones. The first one is characterized by low taxonomic diversity due to a small number of genera and families against the backdrop of a significant number of species of the Ponto-Caspian fauna. It is associated with the presence of estuaries of large rivers and freshened lagoons. On the contrary, the Black Sea eastern coast is characterized by high taxonomic diversity against the backdrop of a small number of species. It is associated mostly with weak shelf manifestation and close slope of depth, with loose soils being poorly represented. Cluster analysis confirmed that these two Black Sea regions, *i. e.* northwestern coast and eastern coast, differ from other ones. Moreover, by cluster analysis, the similarity of Amphipoda taxonomic composition for the Black Sea northwestern coast and the Sea of Azov was revealed. Out of all the amphipods, Ponto-Caspian species stand out which inhabit predominantly estuaries of large rivers and freshened lagoons. Those are characterized by a taxonomic structure shifted in terms of taxonomic evenness towards impoverishment; it is due to a small number of genera and families against the backdrop of a significant number of species.

**Keywords:** Amphipoda, taxonomic diversity, Black Sea, Sea of Azov



UDC [576.895.12:591.4](262.5)

**MORPHOLOGICAL FEATURES  
OF THREE SPECIES OF *PHYLLODISTOMUM* (TREMATODA: GORGODERIDAE)  
FROM SOME MARINE FISHES IN THE SOUTHERN BLACK SEA**

© 2022 A. Güven<sup>1</sup> and T. Öztürk<sup>2</sup><sup>1</sup>Malatya Turgut Özal University, Vahap Küçük Vocational High School, Malatya, Turkey<sup>2</sup>Sinop University, Faculty of Fisheries and Aquatic Sciences, Sinop, TurkeyE-mail: [arzu.cam86@gmail.com](mailto:arzu.cam86@gmail.com)

Received by the Editor 22.03.2021; after reviewing 07.09.2021;  
accepted for publication 24.12.2021; published online 22.03.2022.

Three species of the genus *Phyllodistomum* Braun, 1899 are identified infecting marine teleost fishes from Sinop coast (southern Black Sea, Turkey). Those are *Phyllodistomum acceptum* from *Parablennius sanguinolentus*; *Phyllodistomum crenilabri* from *Symphodus tinca* and *Symphodus ocellatus*; and *Phyllodistomum* sp. from *Gobius cruentatus*. Standard parasitological investigation methods were implemented, and morphological diagnostic features of these species were studied in detail under both light microscope and scanning electron microscope. The measurement data of all morphological diagnostics are provided; photomicrographs of each part of the parasites are presented. Infection prevalence and intensity values are given, as well as morphometric data for each parasite species. This research is the first on *Phyllodistomum* sp. presence in *Gobius cruentatus*. Moreover, this study is the first one, in which the tegumental surface of *P. acceptum* and *P. crenilabri* was examined by scanning electron microscopy.

**Keywords:** Gorgoderidae, *Phyllodistomum acceptum*, *Phyllodistomum crenilabri*, Blenniidae, Labridae, Gobiidae, Black Sea

*Phyllodistomum* spp. Braun, 1899 are digenetic trematodes of the family Gorgoderidae, subfamily Gorgoderinae; those are commonly called bladder flukes because of their preference for the urinary bladder and ureters (Goodchild, 1950). They have also been reported in the swim bladder and ovary. Usually, adult individual parasites prefer marine and freshwater fishes, but they occasionally infect amphibians and reptiles (Cribb, 1987). This cosmopolitan Trematoda genus contains about 120 species (Cribb et al., 2002). In the previous studies, 27 *Phyllodistomum* species were reported in 17 teleost fish families (Ho et al., 2014), but Cutmore & Cribb (2018) noted that species richness of this genus is likely to be far greater than presently known. As the researchers have explained, the reason is that the fish species infected with these parasite species are studied rarely or accidentally. Members of this genus do not have a well-defined host specificity pattern. Moreover, in terms of morphological features, *Phyllodistomum* species significantly differ from each other, but generally their large body appears like a leaf-shaped (Namuleno & Scholz, 1994). The genus is characterized by having a more-or-less foliate and broad hindbody, simple blind caeca, oblique two testes in the widest part of hindbody, and a slender excretory vesicle, I-shaped (Campbell, 2008). This Trematoda genus has complex life cycle, and there is not enough research on it (Stunžėnas et al., 2017). These species have more than one intermediate host; they show a variety of life cycles with two or three hosts. Furthermore, one individual may serve as both first and second intermediate host (Goodchild, 1950).



*Phyllodistomum* species are distributed in marine water and freshwater worldwide. Despite the fact that these species infecting fishes in the Palaearctic realm have been studied for a very long time, data on *Phyllodistomum* existence and morphology in Turkish Black Sea coastal areas are rather limited.

In this paper, information is presented about morphology employing both light and scanning electron microscopic observations of three *Phyllodistomum* species in marine fish species (*Parablennius sanguinolentus*, *Symphodus tinca*, *Symphodus ocellatus*, and *Gobius cruentatus*) from Turkish Black Sea coasts. This study is the first detailed research on *P. acceptum* and *P. crenilabri* morphology, and it would serve as a basis for future investigation.

## MATERIAL AND METHODS

Fishes were sampled by gill net from the southern Black Sea of Sinop in Turkey (42°01'55"N, 35°16'36"E) June 2016 to May 2017. Fish samples were transported to the laboratory and examined for the presence of *Phyllodistomum* trematodes. Throughout the research study, 34 fish species belonging to 26 different families were examined, and only 4 fish species from 3 families were found to be infected with *Phyllodistomum* spp. *Phyllodistomum* spp. specimens were recovered from fish urinary bladders. Individuals were set out in a Petri dish containing physiological saline and washed. Morphological diagnostic features of three *Phyllodistomum* species were studied in detail under light and scanning electron microscopes (hereinafter LM and SEM, respectively). Parasite specimens were studied when they were alive and later fixed and preserved in 70 % ethanol and Trump's fixative. Alive individuals were placed between slide and cover glass without pressure; some preparations were stained in acetocarmine and then examined under an Olympus BX51 microscope and photographed with DP-25 digital camera. For scanning electron microscopy, specimens preserved with Trump's fixative were placed in 1 % osmium tetroxide (OsO<sub>4</sub>) in cacodylate buffer for 3 hours and then dehydrated in graded ethanol series. Species were dried in an E3100 critical point dryer (Quorum Technologies) using liquid carbon dioxide, then attached on stubs with double-sided adhesive tape, sputter-coated with gold/palladium, and examined under a Quanta FEG 250 SEM (FEI).

The infection parameters, prevalence (share, % of infected fish), mean intensity (mean number of parasites *per* infected fish), and abundance (mean number of parasites *per* examined fish), were calculated following Bush and co-authors (1997). The parasites were identified based on morphological criteria, according to (Opredelitel' parazitov pozvonochnykh, 1975) and (Gaevskaya, 2012).

## RESULTS AND DISCUSSION

Three *Phyllodistomum* species were identified from fishes sampled from the coastal area off Sinop, Black Sea, Turkey. Those were *Phyllodistomum acceptum* Looss, 1901 from *Parablennius sanguinolentus*; *Phyllodistomum crenilabri* Dolgikh & Naidenova, 1968 from *Symphodus tinca* and *S. ocellatus*; and *Phyllodistomum* sp. from *Gobius cruentatus*. Hosts, site of infection, prevalence, and intensity of infections are presented, as well as morphological and morphometric features of each recorded digenean species.

***Phyllodistomum acceptum* Looss, 1901** (Figs 1 and 2).

Syn.: *Phyllodistomum* (*Catoptroides*) *acceptum* Looss, 1901.

Hosts: *Parablennius sanguinolentus* (Perciformes: Blenniidae).

Site in host: urinary bladder.

Prevalence: 40 %.

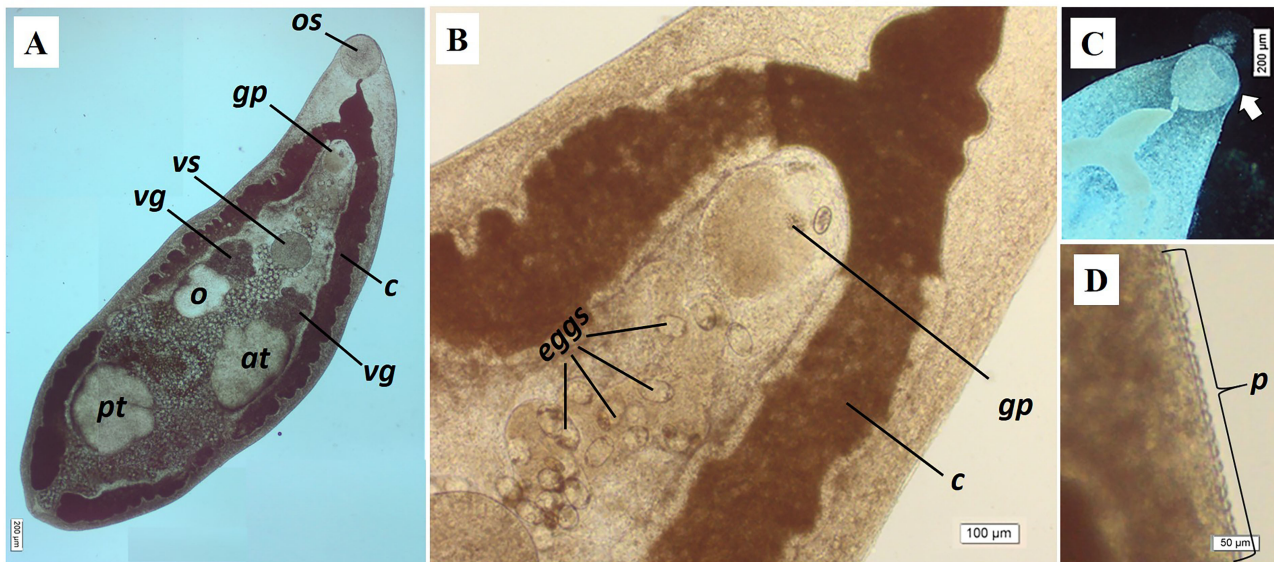
Mean intensity: 11.50.

Abundance: 4.60.

Infected/Examined fish number: 2/5.

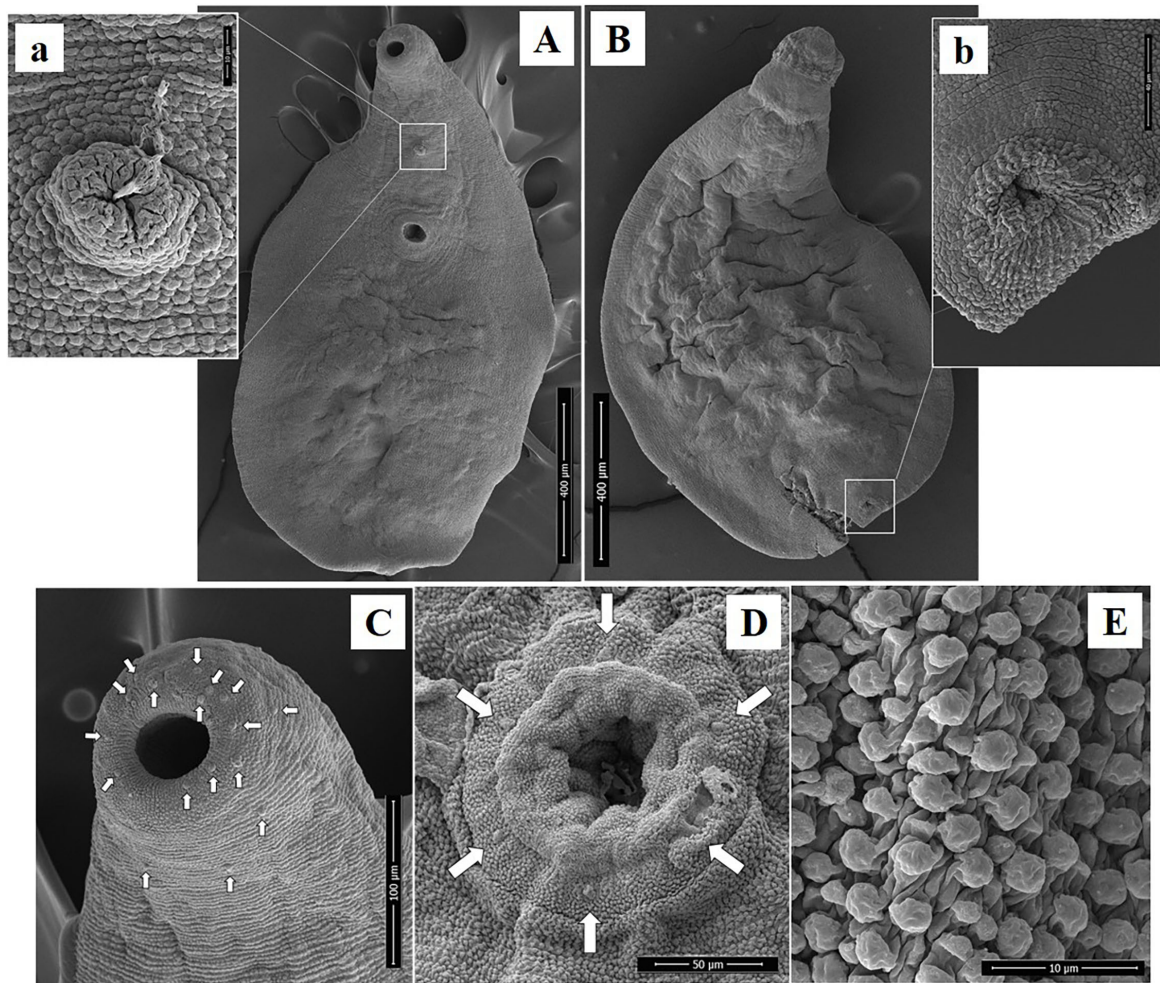
Geographical distribution: Adriatic Sea (Pigulewsky, 1953); Balearic Sea (Campos & Carbonell, 1994); Aegean Sea (Papoutsoglou, 1976); and Black Sea (Korniychuk, 2001 ; Osmanov, 1940 ; Öztürk & Güven, 2020).

Description: measurements are of 10 gravid specimens. Body spatulate in shape; adult specimens' body slightly narrower at anterior end and broader and rounder at posterior end (Figs 1A, 2A, and 2B); length 3.94–4.70; maximum width 1.50–2.00 at level of anterior testis (Fig. 1A). Tegumental surface covered with knob-like protuberances (Figs 1D and 2E). Edges of body slightly serrated or straight. Oral sucker opening subterminally (Fig. 1C), rounded; length 0.32–0.38; width 0.29–0.34; bearing irregular developed papillae (Fig. 2C). Ventral sucker (Figs 1A and 2D) in second quarter of body, rounded; length 0.28–0.34; width 0.28–0.35; bearing six well-developed papillae. Oral sucker / ventral sucker length and width ratios: 1:0.91 to 1:0.97 and 1:0.89 to 1:1.12, respectively. Prepharynx and pharynx absent. Oesophagus length 0.26–0.37. Testes oblique, well separated, slightly lobed testes (Fig. 1A) located in the widest part of hindbody. Posterior testis is usually bigger than anterior one and covers large part of hindbody. Posterior testis greatest width 0.69–0.94; anterior testis greatest width 0.65–0.75. Genital pore (Fig. 2a) opening between bifurcation and ventral sucker. Ovary (Fig. 1A) globular, slightly lobed or slightly indented, located behind ventral sucker and at level of anterior testes; greatest width 0.40–0.44. Eggs (Fig. 1B) oval; length 0.32–0.70; width 0.20–0.40. Vitellarium (Fig. 1A) from 2 compact lobed glands; right gland (Fig. 1A) greatest width 0.35–0.47; left gland greatest width 0.35–0.40. Distance between vitelline glands 0.18–0.26. Excretory pore (Fig. 2b) median; dorso-subterminal posterior notch clearly invisible.



**Fig. 1.** Light micrographs of *Phyllodistomum acceptum*. A, body of mature worm, ventral view; B, forebody, ventral view showing eggs and genital pore; C, oral sucker; D, protuberances on body surface. Os denotes oral sucker; gp, genital pore; c, cecum; vs, ventral sucker; vg, vitelline glands; o, ovary; at, anterior testis; pt, posterior testis; p, protuberances

**Рис. 1.** Фотографии *Phyllodistomum acceptum* (световой микроскоп). А — тело зрелого червя, вид снизу; В — передняя часть тела, вид снизу (показаны яйца и генитальная пѳра); С — оральная присоска; D — неровности на поверхности тела. Ос — оральная присоска; гр — генитальная пѳра; с — слепая кишка; vs — брюшная присоска; vg — желточные железы; о — яичник; at — передний семенник; pt — задний семенник; р — неровности



**Fig. 2.** Scanning electron micrographs of *Phyllodistomum acceptum* specimen. A, adult, ventral view; B, dorsal view; C, oral sucker showing irregular papillae; D, ventral sucker showing three pairs of papillae; E, protuberances on body surface; a, genital pore on anterior ventral surface with extruding sperm; b, subterminal excretory pore opening at posterior end of body, dorsal side

**Рис. 2.** Фотографии *Phyllodistomum acceptum* (сканирующий электронный микроскоп). А — взрослая особь, вид снизу; В — вид сверху; С — ротовая присоска с неравномерными сосочками; D — вентральная присоска с тремя парами сосочков; E — неровности на поверхности тела; а — генитальная пѳра на передней вентральной поверхности с выступившей спермой; б — субтерминальное отверстие экскреторной пѳры на заднем конце тела, дорсальная сторона

To date, Labridae (*Symphodus tinca*, *S. ocellatus*, and *S. cinereus*) are typical hosts for *Phyllodistomum acceptum* (Ho et al., 2014 ; Korniyuchuk, 2001, 2004 ; Nikolaeva & Solonchenko, 1970 ; Radujković & Šundić, 2014). *Serranus scriba*, *Mullus barbatus*, and *Parablennius tentacularis* were reported to be *P. acceptum* hosts in the Black Sea as well (Gaevskaya & Korniyuchuk, 2003 ; Korniyuchuk et al., 2016). In this study, *P. acceptum* was detected in urinary bladder of *Parablennius sanguinolentus*. Prevalence and intensity values calculated to be 40 % and 1–22, respectively.

***Phyllodistomum crenilabri* Dolgikh & Naidenova, 1968** (Figs 3 and 4).

Hosts: *Symphodus tinca* and *Symphodus ocellatus* (Perciformes: Labridae).

Site in host: urinary bladder.

Prevalence: 44 % and 50 %, respectively.

Mean intensity: 10.75 and 2.00, respectively.

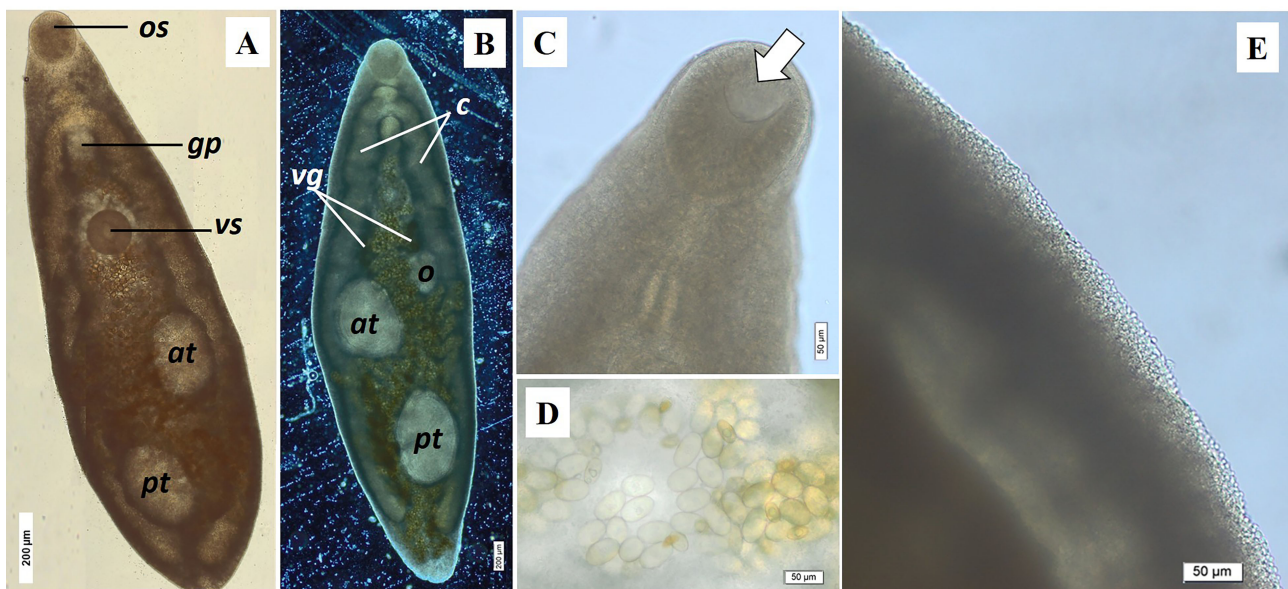
Abundance: 4.78 and 1.00, respectively.

Infected/Examined fish number: 12/27 and 1/2, respectively.

Geographical distribution: Black Sea (Dolgikh & Naidenova, 1968 ; Nikolaeva & Solonchenko, 1970 ; Öztürk & Güven, 2021).

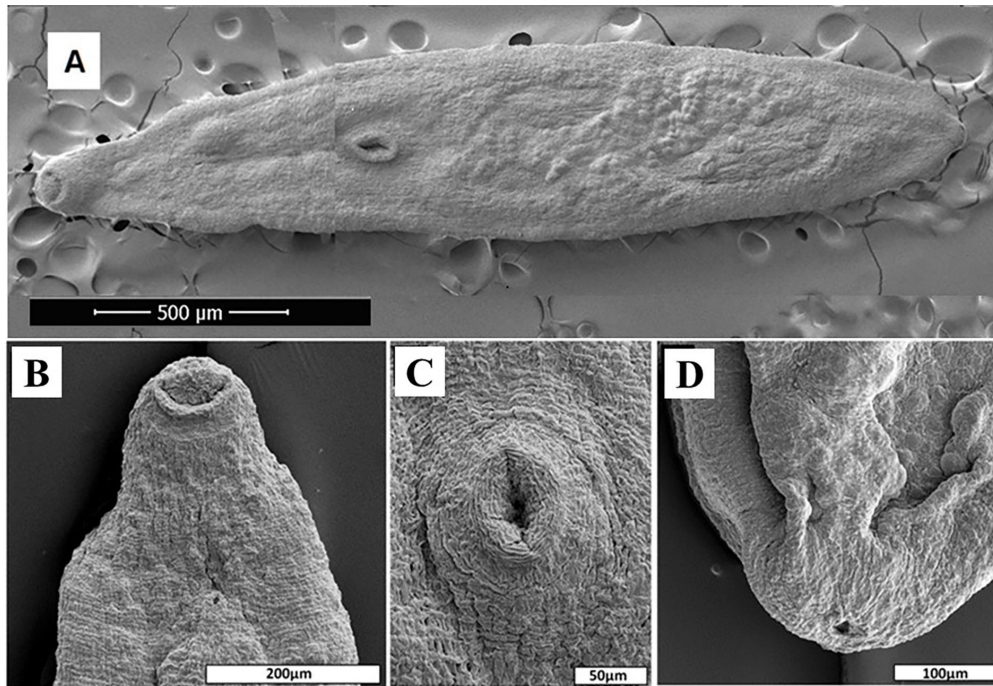
Description: measurements are of 5 gravid specimens. Body of mature specimens elongated in shape (Figs 3A, 3B, and 4A); length 2.40–3.37; maximum width 0.73–1.08 at level of anterior testis. Tegument aspinose (Fig. 3E). Oral sucker (Figs 3A, 3C, and 4B) opening subterminally, oval; length 0.22–0.30; width 0.21–0.26; papillae not observed. Ventral sucker (Figs 3A and 4C) rounded; length 0.20; width 0.25. Oral sucker / ventral sucker length and width ratios: 1:0.73 to 1:0.83 and 1:0.95 to 1:0.96, respectively. Prepharynx and pharynx absent. Oesophagus length 0.18–0.27. Testes (Fig. 3A and 3B) oval, oblique, well separated, in the widest part of the hindbody. Posterior testis is usually bigger than anterior one and covers large part of hindbody; posterior testis 0.25–0.51 × 0.20–0.32; anterior testis 0.22–0.43 × 0.15–0.32. Genital pore (Figs 3A and 4B) opening between bifurcation and ventral sucker, 0.3 from anterior end. Ovary (Fig. 3B) oval or slightly lobed, in left side of body opposite to anterior testes; greatest width 0.15–0.20. Vitellarium from 2 elliptical lobed glands; each lobe irregularly indented (Fig. 3B). Eggs small and elongate (Fig. 3D). Excretory pore (Fig. 4D) median, terminal.

Dolgikh & Naidenova (1968) described *P. crenilabri* in *Symphodus tinca* from the Black Sea and stated the following: in this species, “the body surface is covered with spines”. It might happen since they were wrong and misinterpreted the papillae covering the body surface as spines. In fact, based on our LM and SEM examinations, we did not observe spines on the surface of any specimens studied. Moreover, in our LM observations, we detected that the body surface of the specimens was covered with tegumental protuberances and that there were shallow transverse tegumental ridges. However, in our SEM observations, shallow transverse tegumental ridges and papillae were not clearly apparent on the body surface.



**Fig. 3.** Light micrographs of *Phyllodistomum crenilabri*. A, body of mature worm, ventral view; B, dorsal view (phase contrast micrograph); C, oral sucker; D, eggs; E, protuberances on body surface. Os denotes oral sucker; gp, genital pore; c, cecum; vs, ventral sucker; vg, vitelline glands; o, ovary; at, anterior testis; pt, posterior testis

**Рис. 3.** Фотографии *Phyllodistomum crenilabri* (световой микроскоп). А — тело зрелого червя, вид снизу; В — вид сверху (изображение с фазово-контрастного микроскопа); С — оральная присоска; D — яйца; Е — неровности на поверхности тела. Os — оральная присоска; gp — генитальная пора; c — слепая кишка; vs — брюшная присоска; vg — желточные железы; o — яичник; at — передний семенник; pt — задний семенник



**Fig. 4.** Scanning electron micrographs of *Phyllodistomum crenilabri* specimen. A, adult, ventral view; B, oral sucker and genital pore; C, ventral sucker; D, terminal excretory pore

**Рис. 4.** Фотографии *Phyllodistomum crenilabri* (сканирующий электронный микроскоп). А — взрослая особь, вид снизу; В — ротовая присоска и генитальная пора; С — вентральная присоска; D — терминальная экскреторная пора

*Phyllodistomum crenilabri* was detected in urinary bladders of *S. tinca* and *S. ocellatus*. Prevalence and intensity values calculated to be 50 % and 1–50 for *S. tinca* and 50 % and 11 for *S. ocellatus*, respectively. This Trematoda species was reported in *S. tinca*, *S. ocellatus*, and *S. cinereus* in Black Sea waters from (Korniychuk, 2001). When the studies compared, infection values detected are higher in this research.

***Phyllodistomum* sp.** (Fig. 5).

Hosts: *Gobius cruentatus* (Gobiidae).

Site in host: urinary bladder.

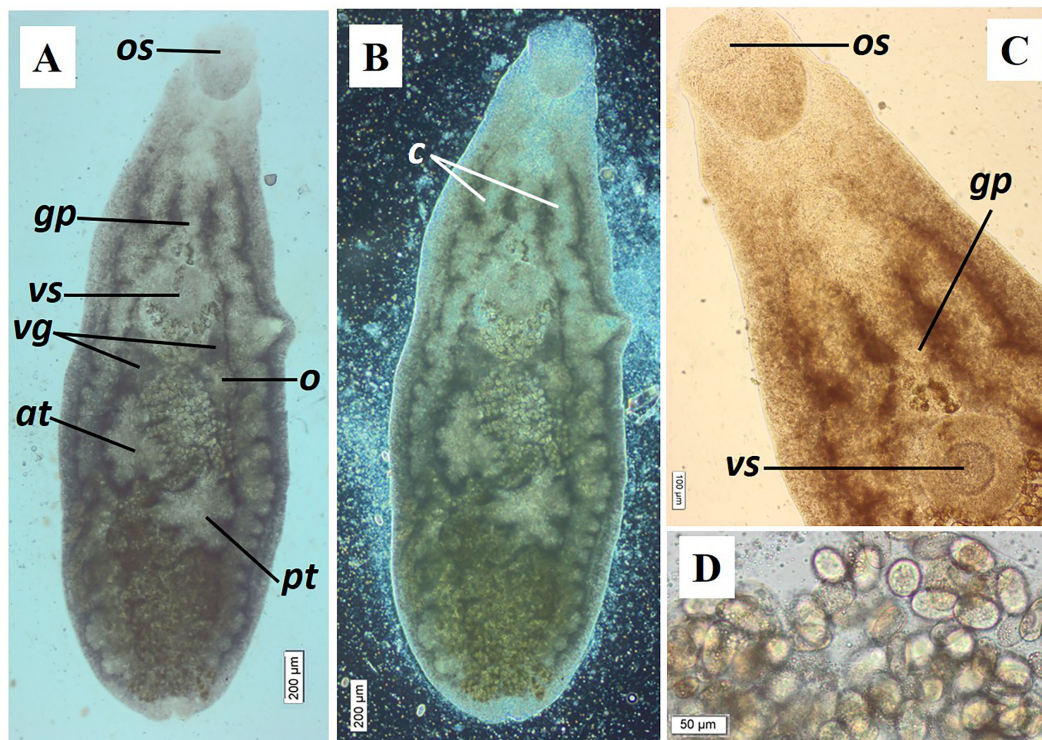
Prevalence: 20 %.

Mean intensity: 18.00.

Abundance: 3.60.

Infected/Examined fish number: 1/5.

Description: measurements are of 3 gravid specimens. Body elongated in shape; length 1.8–2.1; maximum width 0.8–1.0; greatest width at level of posterior part of anterior testes (Fig. 5A and 5B). Tegument smooth, aspinose. Oral sucker (Fig. 5A and 5C) terminal, with lip; length 0.22; width 0.20. Pharynx absent; oesophagus short; length 0.5–1.0; intestinal cecum (Fig. 5B) simple, broad, undulant, terminating near posterior end of testes or little beyond. Ventral sucker (Fig. 5A and 5C) 0.31–0.35 × 0.30–0.35. Oral sucker / ventral sucker length ratio: 1 : 1.5. Testes (Fig. 5A) asymmetrical or oblique, tandem in position, deeply lobed. Right testis 0.25–0.40 × 0.20–0.25, with 4–6 loculi; left testis 0.40–0.42 × 0.20–0.25, with 4–6 loculi. Seminal vesicle free in parenchyma. Genital pore opening (Fig. 5A and 5C) between bifurcation and ventral sucker, 0.4 from anterior end. Ovary (Fig. 5A) in right side of body, slightly indented, close to vitellarium; 0.15–0.17 × 0.10. Vitellarium (Fig. 5A) from two glands, irregularly lobed or entire; right gland 0.06–0.07 × 1.0–1.25; left gland 0.75 × 0.10. Eggs (Fig. 5D) 0.026–0.030 × 0.018–0.020. Excretory pore median, notch from the ventral side.



**Fig. 5.** Light micrographs of *Phyllodistomum* sp. A, body of mature worm, ventral view; B, phase contrast micrograph of mature worm (ventral view); C, forebody, ventral view showing oral sucker, genital pore, and ventral sucker; D, eggs. Os denotes oral sucker; gp, genital pore; c, cecum; vs, ventral sucker; vg, vitelline glands; o, ovary; at, anterior testis; pt, posterior testis

**Рис. 5.** Фотографии *Phyllodistomum* sp. (световой микроскоп). А — тело зрелого червя, вид снизу; В — изображение зрелого червя с фазово-контрастного микроскопа (вид снизу); С — передняя часть тела, вид снизу (показаны оральная присоска, генитальная пора и вентральная присоска); D — яйца. Os — оральная присоска; gp — генитальная пора; c — слепая кишка; vs — брюшная присоска; vg — желточные железы; o — яичник; at — передний семенник; pt — задний семенник

*Phyllodistomum* sp. was found in urinary bladder of only one of the fishes examined. No *Phyllodistomum* species have been registered in *G. cruentatus* so far, and this is its first report. The morphology of the species was quite different from that of the previously reported *Phyllodistomum* species in the Black Sea. Considering that *G. cruentatus* is a gobiid of Mediterranean origin, the parasite has a high potential to become a new species. Unfortunately, suitable photographic images were not obtained from *Phyllodistomum* sp. specimens examined under SEM.

Although more detailed investigations are needed on these species, this is the first study on the micromorphology and tegumental surface topography of *P. acceptum* and *P. crenilabri* containing useful data for their identification.

**Conclusion.** Three species – *Phyllodistomum acceptum*, *P. crenilabri*, and *Phyllodistomum* sp. – were detected in urinary bladder of four fish species, namely *Symphodus tinca*, *Symphodus ocellatus*, *Parablennius sanguinolentus*, and *Gobius cruentatus*. In the present study, we provided the first comprehensive data on both light and ultrastructural observations of *Phyllodistomum acceptum* and *P. crenilabri* in the Turkish Black Sea coasts. While tegumental papillae were observed in detail in *P. acceptum* samples in scanning electron microscopy examinations, we could not get appropriate results in *P. crenilabri* samples. This may be related to the fact that sputter coating, wavelength, and fixation time suitable for SEM examinations differ depending on *Phyllodistomum* species. All the illustrations and morphometric data presented contribute to our current knowledge and will also provide a base for further studies.

*This study contains a part of the project supported financially by the Scientific and Technological Research Council of Turkey (TÜBİTAK) (project No. 2150224).*

## REFERENCES

- Bush A. O., Lafferty K. D., Lotz J. M., Shostak A. W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *Journal of Parasitology*, 1997, vol. 84, no. 4, pp. 575–583. <https://doi.org/10.2307/3284227>
- Campbell R. A. Family Gorgoderidae Looss, 1899. In: *Keys to the Trematoda* / R. A. Bray, D. I. Gibson, A. Jones (Eds). Wallingford : CABI Publishing and the Natural History Museum, 2008, vol. 3, pp. 191–213. <https://doi.org/10.1079/9780851995885.0191>
- Campos A., Carbonell E. Parasite community diversity in two Mediterranean labrid fishes *Symphodus tinca* and *Labrus merula*. *Journal of Fish Biology*, 1994, vol. 44, iss. 3, pp. 409–413. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1994.tb01221.x>
- Cribb T. H. A new species of *Phyllodistomum* (Digenea: Gorgoderidae) from Australian and New Zealand freshwater with notes on taxonomy of *Phyllodistomum* Braun, 1899. *Journal of Natural History*, 1987, vol. 21, iss. 6, pp. 1525–1538. <https://doi.org/10.1080/00222938700770951>
- Cribb T. H., Chisholm L. A., Bray R. A diversity in the Monogenea and Digenea: Does lifestyle matter? *International Journal for Parasitology*, 2002, vol. 32, iss. 3, pp. 321–328. [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(01\)00333-2](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(01)00333-2)
- Cutmore S. C., Cribb T. H. Two species of *Phyllodistomum* Braun, 1899 (Trematoda: Gorgoderidae) from Moreton Bay, Australia. *Systematic Parasitology*, 2018, vol. 95, no. 4, pp. 325–336. <https://doi.org/10.1007/s11230-018-9784-2>
- Dolgikh A. V., Naidenova N. N. Some comments to trematodes of the family Gorgoderidae with description of a new species. *Zoologicheskii zhurnal*, 1968, vol. 47, iss. 11, pp. 1717–1719.
- Gaevskaya A. V. *Parasites and Diseases of Fishes in the Black Sea and the Sea of Azov*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2012, vol. 1, 380 p. (in Russ.)
- Gaevskaya A. V., Korniychuk Yu. M. Parasitic organisms as an ecosystems constituent at the Black Sea coast of the Crimea. In: *Modern Condition of Biological Diversity in Near-shore Zone of Crimea (the Black Sea Sector)* / V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya (Eds) ; NAS of Ukraine ; Institute of Biology of the Southern Seas. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2003, pp. 425–490.
- Goodchild C. G. Establishment and pathology of gorgoderid infections in anuran kidneys. *Journal of Parasitology*, 1950, vol. 36, no. 5, pp. 439–446. <https://doi.org/10.2307/3273169>
- Ho H. W., Bray R. A., Cutmore S. C., Ward S., Cribb T. H. Two new species of *Phyllodistomum* Braun, 1899 (Trematoda: Gorgoderidae Looss, 1899) from Great Barrier Reef fishes. *Zootaxa*, 2014, vol. 3779, no. 5, pp. 551–562. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3779.5.5>
- Korniychuk J. M. Structure of the trematode fauna of the Black Sea labrid fishes (Pisces: Labridae). *Ekologiya morya*, 2001, iss. 58, pp. 32–36. (in Russ.)
- Korniychuk Ju. M. New data on host specificity of the trematode *Phyllodistomum acceptum* Looss, 1901 in the Black Sea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2004, vol. 3, pp. 60. (in Russ.)
- Korniychuk Y. M., Özer A., Güneydağ S., Özkan H. New data on digenean parasites of fishes in Sinop region of the Black Sea. In: *Contemporary Problems of Theoretical and Marine Parasitology*. Sevastopol : Bondarenko N. Yu., 2016, pp. 143–144.
- Namuleno G., Scholz T. Biometrical and morphological variability of *Phyllodistomum folium* (Olfers, 1816) (Trematoda: Gorgoderidae), a parasite of pike (*Esox lucius*). *Helminthologia*, 1994, vol. 31, pp. 175–184.
- Nikolaeva V. M., Solonchenko A. I. Helminth fauna of some benthopelagic fish in the Black Sea. *Biologiya morya*, 1970, iss. 20, pp. 129–166. (in Russ.)
- Opredelitel' parazitov pozvonochnykh Chernogo i Azovskogo morei*. Kyiv : Naukova dumka, 1975, 551 p. (in Russ.)
- Osmanov S. V. Materials on the parasite fauna of the Black Sea fishes. *Uchenye zapiski Leningradskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta imeni A. I. Gertsena*, 1940, vol. 30, pp. 187–265. (in Russ.)

19. Öztürk T., Güven A. New data on digenean parasites of rusty blenny, *Parablennius sanguinolentus* (Pallas, 1814) in the Black Sea. *Sinop Üniversitesi Fen Bilimleri Dergisi*, 2020, vol. 5, iss. 1, pp. 26–37. <https://doi.org/10.33484/sinopfbid.649986>
20. Öztürk T., Güven A. Digenean parasites of labrid fishes (Labridae: Symphodus) from Turkish coasts of the Black Sea: New records. *Aquatic Sciences and Engineering*, 2021, vol. 36, iss. 3, pp. 126–132. <https://doi.org/10.26650/ASE2020838973>
21. Papoutsoglou S. E. Metazoan parasites of fishes from Saronicos Gulf, Athens, Greece. *Thalassographica*, 1976, vol. 1, iss. 1, pp. 69–102.
22. Pigulewsky S. W. Family Gorgoderidae Looss, 1901. In: *Trematody zhivotnykh i cheloveka. Osnovy trematodologii* / K. I. Skryabin (Ed.). Moscow ; Leningrad : Izd-vo Akademii nauk SSSR, 1953, vol. 8, pp. 253–615. (in Russ.)
23. Radujković B. M., Šundić D. Parasitic flatworms (Platyhelminthes: Monogenea, Digenea, Cestoda) of fishes from the Adriatic Sea. *Natura Montenegrina*, 2014, vol. 13, no. 1, pp. 7–280. <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.1.1401.5448>
24. Stunženas V., Petkevičiūtė R., Poddubnaya L. G., Stanevičiūtė G., Zhokhov A. E. Host specificity, molecular phylogeny and morphological differences of *Phyllodistomum pseudofolium* Nybelin, 1926 and *Phyllodistomum angulatum* Linstow, 1907 (Trematoda: Gorgoderidae) with notes on Eurasian ruffe as final host for *Phyllodistomum* spp. *Parasites & Vectors*, 2017, vol. 10, no. 1, art. no. 286 (15 p.). <https://doi.org/10.1186/s13071-017-2210-9>

## МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ТРЕХ ВИДОВ *PHYLLODISTOMUM* (ТРЕМАТОДА: GORGODERIDAE) ОТ НЕКОТОРЫХ МОРСКИХ РЫБ В ЮЖНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ

А. Гювен<sup>1</sup>, Т. Озтюрк<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Университет Малатья Тургут Озал, Высшая профессиональная школа Вахап Кучук, Малатья, Турция

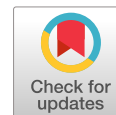
<sup>2</sup>Синопский университет, факультет рыболовства и водных наук, Синоп, Турция

E-mail: [arzu.cam86@gmail.com](mailto:arzu.cam86@gmail.com)

Определены три вида трематод рода *Phyllodistomum* Braun, 1899, поражающие морских костистых рыб у побережья Синопа (южная часть Чёрного моря, Турция): *Phyllodistomum acceptum* из *Parablennius sanguinolentus*; *Phyllodistomum crenilabri* из *Symphodus tinca* и *Symphodus ocellatus*; *Phyllodistomum* sp. из *Gobius cruentatus*. Применены стандартные методы паразитологического исследования; морфологические диагностические особенности этих видов детально изучены с использованием светового и сканирующего электронного микроскопов. Предоставлены морфометрические и морфологические данные, а также микрофотографии этих паразитов. Приведены показатели заражённости трематодами рыб-хозяев. Паразитирование *Phyllodistomum* sp. у бычков *Gobius cruentatus* отмечено впервые. Кроме того, тегумент *P. acceptum* и *P. crenilabri* впервые исследован с помощью сканирующей электронной микроскопии.

**Ключевые слова:** Gorgoderidae, *Phyllodistomum acceptum*, *Phyllodistomum crenilabri*, Blenniidae, Labridae, Gobiidae, Чёрное море





УДК 597.5-113.32(282.253.11.05)

## АКТИВНОСТЬ ПЕПТИДАЗ И ГЛИКОЗИДАЗ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КОСТИСТЫХ РЫБ ВЬЕТНАМА

© 2022 г. **В. В. Кузьмина<sup>1</sup>**, **Е. Е. Слынько<sup>1,2</sup>**, **Е. А. Куливацкая<sup>1</sup>**,  
**Е. П. Карпова<sup>2</sup>**, **Динь Ку Нгуен<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок,  
Российская Федерация

<sup>2</sup>Южное отделение Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского  
и технологического центра, Хошимин, Вьетнам  
E-mail: [elena.slynko.76@mail.ru](mailto:elena.slynko.76@mail.ru)

Поступила в редакцию 16.12.2020; после доработки 11.08.2021;  
принята к публикации 24.12.2021; опубликована онлайн 22.03.2022.

Впервые исследованы активность и pH-зависимость пищеварительных ферментов у рыб, обитающих в дельте р. Меконг: стеклянного окуня *Parambassis wolfyii*, мелкочешуйного горбыля *Boesemania microlepis*, пангасиуса *Pangasius macronema* и представителей семейства Cyprinidae. Выявлены значительные межвидовые различия в уровне активности пептидаз и гликозидаз, обеспечивающих гидролиз белковых и углеводных компонентов пищи. Наибольшие межвидовые различия характерны для гликозидаз: уровень ферментативной активности у рыб сем. Cyprinidae превышает таковой у стеклянного окуня *P. wolfyii* в 13,6 раза. Различия в уровне активности пептидаз у рыб разных видов ниже: в случае активности ферментов желудка у стеклянного окуня *P. wolfyii* значения выше таковых для пангасиуса *P. macronema* в 1,8 раза, в случае суммарной активности ферментов желудка и кишечника у тех же видов — в 1,5 раза. Полученные данные подтверждают представления о зависимости активности пищеварительных гидролаз от спектра питания рыб. Активность ферментов кишечника значительно снижается в кислой зоне pH, чем в щелочной. Следовательно, закисление энтеральной среды будет негативно влиять на процессы пищеварения у этих видов рыб.

**Ключевые слова:** Вьетнам, пищеварительные ферменты, *Parambassis wolfyii*, *Boesemania microlepis*, *Pangasius macronema*, Cyprinidae

В дельте реки Меконг расположены две крупные экосистемы — пресноводная и эстуарная. В настоящее время из-за сокращения речного стока, климатических изменений и ряда других факторов природного и антропогенного характера отмечено экстремальное осолонение воды в дельте Меконга (Tuan et al., 2007). В связи с этим необходимым является изучение различных аспектов биологии и физиологии пресноводных индикаторных видов. В качестве одного из таких видов рыб, обитающих в р. Меконг, предложено использовать стеклянного окуня *Parambassis wolfyii* (Bleeker, 1850), регулярно мигрирующего из мест нереста и нагула в пойме реки в глубокие участки главного русла. Рыбы этого вида являются ихтиофагами — факультативными бентофагами, рацион которых составляют мелкие пелагические рыбы, ракообразные и насекомые (Rainboth, 1996 ; Tran et al., 2013).

В отличие от стеклянного окуня *P. wolfyii*, мелкочешуйный горбыль *Boesemania microlepis* (Bleeker, 1858) — это немигрирующий вид, постоянно обитающий в пресной воде. Питается преимущественно ракообразными (креветками), а также рыбой и насекомыми (Baird et al., 2001). Пангасиус *Pangasius macronema* — эврифаг, в состав пищи которого входят представители бентоса, в том числе моллюски, а также зоопланктон, водоросли, мелкая рыба и детрит (Kottelat & Widjanarti, 2005 ; Taki, 1978). Одними из самых многочисленных мигрирующих видов р. Меконг являются рыбы семейства карповых (Cyprinidae) — *Henicorhynchus lobatus* Smith, 1945, *Henicorhynchus siamensis* (Sauvage, 1881) и серебряный (яванский) барбус *Barbonymus gonionotus* (Bleeker, 1849), совершающий региональные миграции (Jasmine & Begum, 2016). Пища рыб рода *Henicorhynchus* — это представители бентоса и в меньшей степени зоопланктона (Baird et al., 2003); рацион серебряного барбуса *B. gonionotus* — растительность и в меньшей степени мелкие беспозвоночные (Mohsin & Ambak, 1983).

Столь значительные различия в характере питания рыб не могут не отражаться на процессах пищеварения. Как известно, о процессах пищеварения у рыб традиционно судят по уровню активности ферментов слизистой оболочки желудка и кишечника (Кузьмина, 2018 ; Уголев и Кузьмина, 1993 ; Bakke et al., 2011 ; Fange & Grove, 1979 ; Kapoor et al., 1975). Вместе с тем слизистая оболочка желудка и кишечника, помимо однослойного эпителия, включает подслизистую оболочку или строму, основу которой составляет коллагеновый каркас (Веригина и Жолдасова, 1982 ; Kapoor et al., 1975). При сравнении активности одноимённых ферментов в эпителии и строме оказалось, что их уровень сопоставим, а в случае дипептидаз может быть выше в строме, чем в эпителии (Уголев и Кузьмина, 1992). Изначально предполагали, что ферменты стромы выполняют защитную функцию (Кузьмина, 1995), а впоследствии — что они также участвуют в процессах постэпителиального пищеварения (Кузьмина, 2018).

Важно отметить и то, что в желудочном пищеварении рыб особую роль играют ферменты жертвы, участвующие в процессах индуцированного аутолиза, а в кишечном пищеварении — ферменты энтеральной микробиоты (Кузьмина, 2018 ; Уголев и Кузьмина, 1993). При этом в индуцированном аутолизе главную роль играют лизосомальные ферменты различных тканей жертвы, в частности катепсины, гидролизующие белковые компоненты (Высоцкая и Немова, 2008 ; Ashie & Simpson, 1997 ; Wang et al., 2000). Также существуют многочисленные доказательства наличия у разных штаммов энтеральной микробиоты ферментов, аналогичных таковым рыб. Так, протеолитической активностью обладают бактерии родов *Pseudomonas*, *Aeromonas*, *Bacillus*, *Vibrio*, *Acinetobacter* и *Enterobacter* (Askarian et al., 2012 ; Austin, 2006 ; Belchior & Vacca, 2006 ; Esakkiraj et al., 2009 ; Ganguly & Prasad, 2012 ; Hoshino et al., 1997 ; Ray et al., 2012), а амилолитической — представители родов *Acinetobacter*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Moraxella* и *Micrococcus* (Austin, 2006 ; Ganguly & Prasad, 2012 ; Izvekova & Plotnikov, 2011 ; Ray et al., 2012 ; Sugita et al., 1997). Поскольку сведения о статусе ферментных систем пищеварительного тракта рыб Вьетнама отсутствуют, представлялось целесообразным оценить интегральные характеристики ферментов, обеспечивающих гидролиз белковых и углеводных компонентов пищи в желудке и кишечнике рыб из этого региона.

Целью работы было оценить активность пептидаз и гликозидаз, обеспечивающих гидролиз белковых и углеводных компонентов пищи в желудке и кишечнике рыб Вьетнама, в широком диапазоне значений pH.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в реке Хау, входящей в состав дельты Меконга, в паводковый период, 12–17 октября 2019 г. Исследованы желудочные рыбы трёх видов из разных семейств:

- 1) сем. Pangasiidae — пангасиус *Pangasius macronema* (4 экз., масса 15,6–16,5 г);

- 2) сем. Sciaenidae — мелкочешуйный горбыль *Boesemania microlepis*, единственный монотипный вид *Boesemania* (7 экз., масса 29,5–34,1 г);
- 3) сем. Ambassidae — стеклянный окунь *Parambassis wolfii* (18 экз., масса 39,5–74,8 г.).

Также исследованы безжелудочные рыбы сем. Cyprinidae — преимущественно представители родов *Barbonymus* и *Henicorhynchus* (13 экз., масса 6,9–10,7 г.).

Представителей сем. Cyprinidae и пангасиуса *P. macronema* отлавливали в провинции An Giang, район Long Xuyêp. Координаты траления (начало — конец): N10.48851°, E105.34119° – N10.47775°, E105.35133°. Стеклянный окунь и мелкочешуйный горбыль отловлены в провинции C n Thơ, район Th t N t. Координаты траления для первого вида: N10.29886°, E105.52441° – N10.25485°, E105.57977°. Координаты для второго вида: N10.26297°, E105.54821° – N10.21951°, E105.58443°. Температура придонного слоя воды составляла +30,3...+34,1 °С.

У исследованных групп рыб в качестве ферментативно активных препаратов использовали слизистую оболочку кишечника и химус (суммарно). Слизистую оболочку и химус тщательно перемешивали, брали аликвоту и взвешивали для приготовления гомогената. Кишечники каждой рыбы, кроме *P. wolfii* и представителей сем. Cyprinidae, исследовали индивидуально. В случае *P. wolfii* материал был включён в 7 проб, по 2–3 экз. в каждой; в случае представителей Cyprinidae — в 4 пробы, по 3–4 экз. в каждой. Каждую суммарную пробу рассматривали как одну биологическую.

Анализ проводили в широком диапазоне значений рН (2,0–4,0 с интервалом 1,0 в случае желудка и 5,0–11,0 с интервалом 1,0 в случае кишечника) при температуре +25 °С. Протеолитическую активность (суммарная активность трипсина ЕС 3.4.21.4, химотрипсина ЕС 3.4.21.1 и дипептидаз ЕС 3.4.13.1 – ЕС 3.4.13.11) оценивали по увеличению концентрации тирозина с использованием реактива Фолина — Чокалтеу (Kuz'mina et al., 2019); амилалитическую активность (суммарная активность  $\alpha$ -амилазы ЕС 3.2.1.1,  $\gamma$ -амилазы ЕС 3.2.1.3 и мальтазы ЕС 3.2.1.20) — по увеличению гексоз с использованием мышьяково-молибденового реактива (Уголев и Иезуитова, 1969). При оценке рН-зависимости ферментов активность определяли в 5 повторах для каждой точки (с учётом начальных количеств тирозина или гексоз в пробе) и выражали в мкмоль·г<sup>-1</sup>·мин<sup>-1</sup>.

Результаты были статистически обработаны с использованием стандартного пакета программ (Microsoft Excel) и представлены в виде «среднее значение  $\pm$  стандартная ошибка среднего». Распределение изученных показателей не отличалось от нормального (тест Шапиро — Уилка), поэтому значимость различий оценивали с помощью критерия Стьюдента для малых выборок при  $p < 0,001$ ;  $p < 0,01$ ;  $p < 0,05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Активность ферментов.** Активности пептидаз в желудке существенно различаются у рыб разных видов (табл. 1).

Так, активность пептидаз в желудке стеклянного окуня *P. wolfii* выше таковой у мелкочешуйного горбыля *B. microlepis* в 1,3 раза, у пангасиуса *P. macronema* — в 1,8 раза. В свою очередь, активность пептидаз в желудке мелкочешуйного горбыля выше таковой у пангасиуса в 1,4 раза. Активность пептидаз в кишечнике оказалась максимальной у мелкочешуйного горбыля *B. microlepis*, минимальной — у стеклянного окуня *P. wolfii*. Вместе с тем суммарная активность пептидаз желудка и кишечника у этого вида была наиболее высокой — 22,75 мкмоль·г<sup>-1</sup>·мин<sup>-1</sup>. Суммарная активность пептидаз желудка и кишечника у мелкочешуйного горбыля *B. microlepis* из этого же района (C n Thơ) была исключительно близка к таковой стеклянного окуня *P. wolfii* — 21,91 мкмоль·г<sup>-1</sup>·мин<sup>-1</sup>; у пангасиуса *P. macronema* значение

было существенно ниже —  $15,08 \text{ мкмоль}\cdot\text{г}^{-1}\cdot\text{мин}^{-1}$ . Активность гликозидаз была значительно выше у безжелудочных рыб, чем у желудочных. Максимальные различия (в 13,6 раза) выявлены при сопоставлении уровня ферментативной активности у рыб сем. Cyprinidae и у стеклянного окуня *P. wolfii*.

**Таблица 1.** Активность пептидаз и гликозидаз в пищеварительном тракте рыб, обитающих в дельте реки Меконг

**Table 1.** Activity of peptidases and glycosidases in the digestive tract of fish inhabiting the Mekong Delta

Вид рыбы	Активность ферментов, $\text{мкмоль}\cdot\text{г}^{-1}\cdot\text{мин}^{-1}$			П/Г
	Желудок	Кишечник		
	Пептидазы	Пептидазы	Гликозидазы	
<i>Pangasius macronema</i>	$9,73 \pm 2,09^*$	$5,35 \pm 1,04^*$	$2,80 \pm 0,10^{**}$	1,9
<i>Boesemania microlepis</i>	$13,86 \pm 0,42^*$	$8,05 \pm 0,94$	$1,85 \pm 0,32^{**}$	4,4
<i>Parambassis wolfii</i>	$17,82 \pm 0,61$	$4,93 \pm 0,77^*$	$0,88 \pm 0,17^{***}$	5,6
Cyprinidae sp.	–	$7,88 \pm 0,26$	$12,0 \pm 0,83$	0,7

**Примечание:** ферменты желудка исследованы при pH 3,0; ферменты кишечника — при pH 7,4. П/Г — коэффициент отношения пептидаз и гликозидаз в кишечнике. Различия статистически значимы между максимальным и другими значениями в колонке при  $p < 0,05$  (\*);  $p < 0,01$  (\*\*);  $p < 0,001$  (\*\*\*)

**Note:** gastric enzymes were studied at pH 3.0; intestinal enzymes, at pH 7.4. П/Г is the ratio of peptidases and glycosidases in the intestines. The differences between the maximum and other values in the column are statistically significant at  $p < 0.05$  (\*);  $p < 0.01$  (\*\*); and  $p < 0.001$  (\*\*\*)

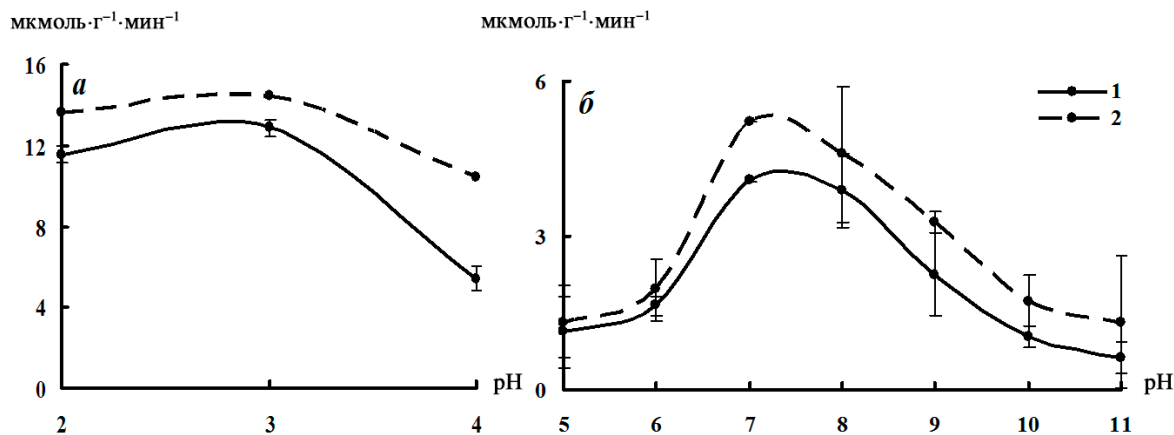
Определён коэффициент отношения пептидаз и гликозидаз (П/Г). С учётом активности всех пептидаз желудочно-кишечного тракта у ципринид значение остаётся равным 0,7. У желудочных рыб П/Г существенно выше — 25,9 у стеклянного окуня *P. wolfii* (максимальный), 5,4 у пангасиуса *P. macronema* (минимальный) и 11,8 у мелкочешуйного горбыля *B. microlepis*. Сравнение отношения активности гликозидаз к таковой пептидаз продемонстрировало, что характер изменения показателя будет противоположным — 0,2; 0,08; 0,04 для этих же трёх видов соответственно.

**pH-зависимость ферментов.** Максимальная активность пептидаз желудка у мелкочешуйного горбыля *B. microlepis* и стеклянного окуня *P. wolfii* выявлена при pH 3,0 —  $(12,85 \pm 0,26)$  и  $(14,44 \pm 0,12)$   $\text{мкмоль}\cdot\text{г}^{-1}\cdot\text{мин}^{-1}$  соответственно (рис. 1). Однако уровень активности при pH 2,0 в обоих случаях ниже максимального лишь в 1,1 раза. Большие различия выявлены при pH 4,0: у первого вида активность снижается в 2,4 раза, у второго — лишь в 1,4 раза по сравнению с таковой при pH 3,0. Характер pH-зависимости ферментов кишечника значительно отличается от такового желудка. Максимальная активность пептидаз кишечника у мелкочешуйного горбыля *B. microlepis* и стеклянного окуня *P. wolfii* выявлена при pH 7,0 —  $(4,08 \pm 0,3)$  и  $(5,20 \pm 0,4)$   $\text{мкмоль}\cdot\text{г}^{-1}\cdot\text{мин}^{-1}$  соответственно. При этом уровень активности в обоих случаях снижается резко в кислой зоне и более плавно — в щелочной. Также важно отметить, что при pH 6,0 и 5,0 статистически значимые видовые различия в уровне активности пептидаз отсутствуют, в то время как в щелочной зоне уровень активности пептидаз у стеклянного окуня *P. wolfii* выше, чем у мелкочешуйного горбыля *B. microlepis*. При этом степень различий последовательно возрастала от 1,2 при pH 8,0 до 2,2 при pH 11,0.

Из-за небольшого количества материала pH-зависимость гликозидаз была определена лишь у представителей сем. Cyprinidae (рис. 2).

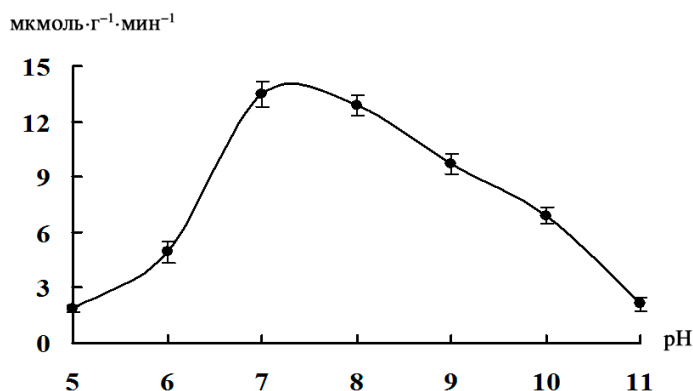
Максимальная активность (см. рис. 2) выявлена при pH 7,0 —  $(13,46 \pm 0,69)$   $\text{мкмоль}\cdot\text{г}^{-1}\cdot\text{мин}^{-1}$ . При pH 8,0 уровень ферментативной активности близок к таковому при pH 7,0 —  $(12,88 \pm 0,56)$   $\text{мкмоль}\cdot\text{г}^{-1}\cdot\text{мин}^{-1}$ . В зоне кислых значений pH активность гликозидаз снижается

более резко, чем в зоне щелочных значений pH. Минимальная активность наблюдается при pH 5,0 —  $(1,88 \pm 0,20)$  мкмоль·г<sup>-1</sup>·мин<sup>-1</sup>. Уровень ферментативной активности при pH 11,0 несколько выше, чем при 5,0, —  $(2,11 \pm 0,40)$  мкмоль·г<sup>-1</sup>·мин<sup>-1</sup>.



**Рис. 1.** Влияние pH на активность пептидаз желудка (а) и кишечника (б) у мелкочешуйного горбыля *Boesemania microlepis* (1) и стеклянного окуня *Parambassis wolffii* (2) из дельты реки Меконг

**Fig. 1.** Effect of pH on peptidase activity in the stomach (a) and intestines (б) in *Boesemania microlepis* (1) and *Parambassis wolffii* (2) from the Mekong Delta



**Рис. 2.** Влияние pH на активность гликозидаз кишечника у рыб сем. Cyprinidae из дельты реки Меконг

**Fig. 2.** Effect of pH on intestinal glycosidase activity in Cyprinidae fish from the Mekong Delta

## ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют о значительных видовых различиях в уровне активности пептидаз и гликозидаз, что хорошо согласуется со сведениями о характере питания исследованных рыб. Действительно, активность пептидаз желудка у стеклянного окуня *P. wolffii* в 1,3 раза выше, чем у мелкочешуйного горбыля *B. microlepis*, и в 1,8 раза выше, чем у пангасиуса *P. macropoma*. Вместе с тем различия в уровне суммарной активности пептидаз в желудке и кишечнике значительно ниже: активность у первого вида превышает таковую у третьего лишь в 1,5 раза, в то время как различия в значениях для первого и второго вида практически отсутствуют. Эти данные свидетельствуют о том, что у первых двух видов в пище доминирует рыба, а у пангасиуса, помимо рыбы, присутствуют другие объекты питания, в частности беспозвоночные.

Активность гликозидаз значительно выше у безжелудочных рыб, чем у желудочных. При этом П/Г у представителей безжелудочных рыб сем. *Syrninae* ниже единицы (0,7), а у желудочных — выше (1,9–5,6). Это хорошо согласуется с многочисленными данными, полученными при исследовании других видов рыб (Кузьмина, 2018; Уголев и Кузьмина, 1993; Bakke et al., 2011; Fange & Grove, 1979). Важно отметить, что в группе желудочных рыб максимальная активность гликозидаз у пангасиуса *P. macronema* в 1,5 раза выше, чем у мелкочешуйного горбыля *B. microlepis*, и в 3,2 раза выше, чем у стеклянного окуня *P. wolffii*. При этом величина отношения суммарной активности пептидаз в желудке и кишечнике к активности гликозидаз, максимальная у стеклянного окуня *P. wolffii*, превышает таковую у мелкочешуйного горбыля *B. microlepis* в 2,2 раза, а у пангасиуса *P. macronema* — в 4,8 раза. Эти данные подтверждают, что количество рыбной пищи в рационе стеклянного окуня *P. wolffii* выше, чем в рационе мелкочешуйного горбыля *B. microlepis* и особенно пангасиуса *P. macronema*.

Результаты, касающиеся рН-зависимости ферментов, хорошо согласуются с литературными сведениями (Кузьмина, 2018; Уголев и Кузьмина, 1993; Bakke et al., 2011). Действительно, значения оптимума рН кислых пептидаз желудка у большинства видов рыб находятся в диапазоне 2–4 (Gawlicka et al., 2001; Natalia et al., 2004). Величина оптимума рН пептидаз желудка у исследованных видов рыб, равная 3,0, близкие значения ферментативной активности при рН 2,0 и слабое снижение при рН 4,0 свидетельствуют о том, что, помимо пепсина, у рыб функционируют и другие пептидазы, синтезируемые гастрócитами, а также различные катепсины тканей жертвы. Определённую роль могут играть и ферменты объектов питания.

Оптимум рН панкреатических по происхождению пептидаз кишечника, преимущественно трипсина и химотрипсина, у большинства видов рыб колеблется от 7,5 до 10 (Castillo-Yáñez et al., 2005; García-Carreño et al., 2002; Hau & Benjakul, 2006; Hidalgo et al., 1999; Kishimura et al., 2008; Krogdahl et al., 2015; Kumar et al., 2007; Kuz'mina et al., 2011, 2017; Natalia et al., 2004). По всей вероятности, оптимум рН пептидаз кишечника у мелкочешуйного горбыля *B. microlepis* и стеклянного окуня *P. wolffii*, равный 7,0, обусловлен активностью панкреатических пептидаз и одноимённых гидролаз энтеральной микробиоты, активность которой определяется высокой численностью бактерий в дельте р. Меконг. Низкая активность пептидаз в зоне кислых значений рН может быть связана с тем, что у большинства видов рыб трипсин неустойчив при рН < 6 (Hau & Benjakul, 2006; Pavlisko et al., 1999).

Оптимум рН гликозидаз, в частности  $\alpha$ -амилазы, обеспечивающей начальные этапы гидролиза полисахаридов, находится в более узкой зоне по сравнению с таковым пептидаз — от 6,5 до 8,5 (Ushiyama et al., 1965) или от 7,0 до 8,0 (при использовании для приготовления гомогената и субстрата эквивилиброванных солевых растворов) (Уголев и Кузьмина, 1993). Оптимум рН гликозидаз энтеральной микробиоты — 7,0 (Kuz'mina et al., 2011). Поскольку у абсолютного большинства видов рыб, исследованных нами в тех же методических условиях, оптимум рН гликозидаз соответствовал 7,0, можно ожидать, что у рыб, населяющих пресноводные водоёмы Вьетнама, характер рН-зависимости близок к выявленному в этой работе.

**Заключение.** Исследованные виды рыб, обитающие в дельте р. Меконг, характеризуются достаточно высокой активностью пептидаз и гликозидаз, обеспечивающих гидролиз белковых и углеводных компонентов пищи. Наибольшие межвидовые различия выявлены при анализе активности гликозидаз. Уровень ферментативной активности у рыб семейства *Syrninae* превышает таковой у стеклянного окуня *Parambassis wolffii* в 13,6 раза. Различия в уровне активности пептидаз у рыб разных видов ниже: в случае активности ферментов желудка у стеклянного окуня *P. wolffii* значения выше таковых для пангасиуса *Pangasius macronema* в 1,8 раза, в случае суммарной активности ферментов желудка и кишечника у тех же видов — в 1,5 раза. Полученные результаты хорошо согласуются со сведениями о спектре питания исследованных рыб.

Данные, касающиеся рН-зависимости кишечных ферментов, свидетельствуют о том, что активность ферментов обеих цепей значительно снижается в кислой зоне рН, чем в щелочной. Следовательно, существенное закисление энтеральной среды будет негативно влиять на процессы пищеварения у этих видов рыб.

*Работа выполнена в рамках государственного задания «Систематика, разнообразие, биология и экология водных и околоводных беспозвоночных, структура популяций и сообществ в континентальных водах» (№ 121051100109-1) и «Популяционные, морфологические и структурно-физиологические адаптации паразитов пресноводных гидробионтов в изменяющихся условиях среды» (№ 121051100100-8), а также по теме проекта «Эколан Э-3.4» «Экосистема реки Меконг в условиях глобальных климатических изменений и антропогенного воздействия».*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Веригина И. А., Жолдасова И. М. *Эколого-морфологические особенности пищеварительной системы костистых рыб*. Ташкент : ФАН, 1982. 154 с. [Verigina I. A., Zholdasova I. M. *Ekologo-morfologicheskie osobennosti pishchevaritel'noi sistemy kostistyykh ryb*. Tashkent : FAN, 1982, 154 p. (in Russ.)]
2. Высоцкая Р. У., Немова Н. Н. *Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб*. Москва : Наука, 2008. 284 с. [Vysotskaya R. U., Nemova N. N. *Lizosomy i lizosomal'nye fermenty ryb*. Moscow : Nauka, 2008, 284 p. (in Russ.)]
3. Кузьмина В. В. Защитная функция пищеварительного тракта рыб // *Вопросы ихтиологии*. 1995. Т. 35, № 1. С. 86–93. [Kuz'mina V. V. *Zashchitnaya funktsiya pishchevaritel'nogo trakta ryb*. *Voprosy ikhtiologii*, 1995, vol. 35, no. 1, pp. 86–93. (in Russ.)]
4. Кузьмина В. В. *Процессы пищеварения у рыб. Новые факты и гипотезы*. Ярославль : Филигрань, 2018. 300 с. [Kuz'mina V. V. *Protsessy pishchevareniya u ryb. Novye fakty i gipotezy*. Yaroslavl : Filigran', 2018, 300 p. (in Russ.)]
5. Уголев А. М., Иезуитова Н. Н. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз // *Исследование пищеварительного аппарата у человека* / под ред. А. М. Уголева. Ленинград : Наука, 1969. С. 192–196. [Ugolev A. M., Iezuitova N. N. *Opredelenie aktivnosti invertazy i drugikh disakharidaz*. In: *Issledovanie pishchevaritel'nogo apparata u cheloveka* / A. M. Ugolev (Ed.). Leningrad : Nauka, 1969, pp. 192–196. (in Russ.)]
6. Уголев А. М., Кузьмина В. В. Распределение активности пищеварительных гидролаз в эпителиальном, субмукозном и мышечно-серозном слоях кишечника рыб // *Доклады Академии наук*. 1992. Т. 326, № 3. С. 566–569. [Ugolev A. M., Kuz'mina V. V. *Distribution of digestive hydrolases activity in epithelial, submucosal and musculo-serous layers of fish intestine*. *Doklady Akademii nauk*, 1992, vol. 326, no. 3, pp. 566–569. (in Russ.)]
7. Уголев А. М., Кузьмина В. В. *Пищеварительные процессы и адаптации у рыб*. Санкт-Петербург : Гидрометеиздат, 1993. 238 с. [Ugolev A. M., Kuz'mina V. V. *Pishchevaritel'nye protsessy i adaptatsii u ryb*. Saint Petersburg : Gidrometeoizdat, 1993, 238 p. (in Russ.)]
8. Ashie I. N. A., Simpson B. K. Proteolysis in food myosystems – A review. *Journal of Food Biochemistry*, 1997, vol. 21, iss. 5, pp. 91–123. <https://doi.org/10.1111/j.1745-4514.1997.tb00218.x>
9. Askarian F., Zhou Z., Olsen R. E., Spersstad S., Ringo E. Culturable autochthonous bacteria in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fed diets with or without chitin. Characterization by 16S rRNA gene sequencing, ability to produce enzymes and *in vitro* growth inhibition of four fish pathogens. *Aquaculture Research*, 2012, vols 326–329, pp. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.10.016>
10. Austin B. The bacterial microflora of fish, revised. *The Scientific World Journal*, 2006, vol. 6, pp. 931–945. <https://doi.org/10.1100/tsw.2006.181>
11. Bakke A. M., Glover Ch., Krogh Dahl A. Feeding, digestion and absorption of nutrients. In: *The Multifunctional Gut of Fish* / M. Grosell, A. P. Farrell, C. J. Brauner (Eds). Amsterdam ; Boston : Academic Press, 2011, pp. 57–110. (Series: Fish Physiology ; vol. 30). [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(10\)03002-5](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(10)03002-5)

12. Baird I. G., Flaherty M. S., Phylavanh B. Rhythms of the river: Lunar phases and migrations of small carp (Cyprinidae) in the Mekong River. *Natural History Bulletin of the Siam Society*, 2003, vol. 51, pp. 5–36.
13. Baird I. G., Phylavanh B., Vongsenesouk B., Xaiyamanivong K. The ecology and conservation of the smallscale croaker *Boesemania microlepis* (Bleeker, 1858–1859) in the mainstream Mekong River, Southern Laos. *Natural History Bulletin of the Siam Society*, 2001, vol. 49, pp. 161–176.
14. Belchior S. G. E., Vacca G. Fish protein hydrolysis by a psychrotrophic marine bacterium isolated from the gut of hake (*Merluccius hubbsi*). *Canadian Journal of Microbiology*, 2006, vol. 52, no. 12, pp. 1266–1271. <https://doi.org/10.1139/w06-083>
15. Castillo-Yáñez F. J., Pacheco-Aguilar R., García-Carreño F. L., Navarrete-Del Toro M. Á. Isolation and characterization of trypsin from pyloric caeca of Monterey sardine *Sardinops sagax caeruleus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2005, vol. 140, iss. 1, pp. 91–98. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cbpc.2004.09.031>
16. Esakkiraj P., Immanuel G., Sowmya S. V., Iyapparaj P., Palavesam A. Evaluation of protease-producing ability of fish gut isolate *Bacillus cereus*. *Food and Bioprocess Technology*, 2009, vol. 2, pp. 383–390. <https://doi.org/10.1007/s11947-007-0046-6>
17. Fange R., Grove D. Digestion. In: *Bioenergetics and Growth* / W. S. Hoar, D. J. Randall, J. R. Brett (Eds). New York : Academic Press, 1979, pp. 161–260. (Book series: Fish Physiology ; vol. 8).
18. Ganguly S., Prasad A. Microflora in fish digestive tract plays significant role in digestion and metabolism. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2012, vol. 22, pp. 11–16. <https://doi.org/10.1007/s11160-011-9214-x>
19. García-Carreño F. L., Albuquerque-Cavalcanti C., Navarrete del Toro M. A., Zaniboni-Filho E. Digestive proteinases of *Brycon orbignyanus* (Characidae, Teleostei): Characteristics and effects of protein quality. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2002, vol. 132, iss. 2, pp. 343–352. [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(02\)00038-6](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(02)00038-6)
20. Gawlicka A., Leggiadro C. T., Gallant J. W., Douglas S. E. Cellular expression of the pepsinogen and proton pump genes in the stomach of winter flounder as determined by *in situ* hybridization. *Journal of Fish Biology*, 2001, vol. 58, iss. 2, pp. 529–536. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb02271.x>
21. Hau P. V., Benjakul S. Purification and characterization of trypsin from pyloric caeca of bigeye snapper (*Pricanthus macracanthus*). *Journal of Food Biochemistry*, 2006, vol. 30, iss. 4, pp. 478–495. <https://doi.org/10.1111/j.1745-4514.2006.00089.x>
22. Hidalgo M. C., Urea E., Sanz A. Comparative study of digestive enzymes in fish with different nutritional habits. Proteolytic and amylase activities. *Aquaculture*, 1999, vol. 170, iss. 3–4, pp. 267–283. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(98\)00413-X](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00413-X)
23. Hoshino T., Ishizaki K., Sakamoto T., Kumeta H., Yumoto I., Matsuyama H., Ohgiya S. Isolation of a *Pseudomonas* species from fish intestine that produces a protease active at low temperature. *Letters in Applied Microbiology*, 1997, vol. 25, iss. 1, pp. 70–72. <https://doi.org/10.1046/j.1472-765x.1997.00183.x>
24. Izvekova G. I., Plotnikov A. O. Hydrolytic activity of symbiotic microflora enzymes in pike (*Esox lucius* L.) intestines. *Inland Water Biology*, 2011, vol. 4, no. 1, pp. 72–77. <https://doi.org/10.1134/S1995082911010081>
25. Jasmine S., Begum M. Biological aspects of *Barbonymus gonionotus* (Bleeker, 1849) in the Padma River, Bangladesh. *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*, 2016, vol. 4, pp. 661–665.
26. Kapoor B. G., Smit H., Verighina I. A. The alimentary canal and digestion in teleosts. *Advances in Marine Biology*, 1975, vol. 13, pp. 109–239.
27. Kishimura H., Klomkloa S., Benjakul S., Chun B.-S. Characteristics of trypsin from the pyloric ceca of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*). *Food Chemistry*, 2008, vol. 106, iss. 1, pp. 194–199. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2007.05.056>
28. Kottelat M., Widjanarti E. The fishes of Danau Sentarum National Park and the Kapuas Lakes area, Kalimantan Barat, Indonesia. *Raffles Bulletin of Zoology – Supplement*, 2005, vol. 13, pp. 139–173.
29. Krogdahl Å., Sundby A., Holm H. Characteristics of digestive processes in Atlantic salmon (*Salmo salar*). Enzyme pH optima, chyme



- pH, and enzyme activities. *Aquaculture*, 2015, vol. 449, pp. 27–36. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.02.032>
30. Kumar S., Garcia-Carreño F. L., Chakrabarti R., Toro M. A. N., Cordova-Murueta J. H. Digestive proteases of three carps *Catla catla*, *Labeo rohita* and *Hypophthalmichthys molitrix*: Partial characterization and protein hydrolysis efficiency. *Aquaculture Nutrition*, 2007, vol. 13, iss. 5, pp. 381–388. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2007.00488.x>
  31. Kuz'mina V. V., Skvortsova E. G., Zolotareva G. V., Sheptitskiy V. A. Influence of pH upon the activity of glycosidases and proteinases of intestinal mucosa, chyme and microbiota in fish. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2011, vol. 37, no. 3, pp. 345–357. <https://doi.org/10.1007/s10695-010-9426-3>
  32. Kuz'mina V. V., Komov V. T., Tarleva A. F., Sheptitskiy V. A. Effect of dietary metal exposure on the locomotor reactions and food consumption in common carp *Cyprinus carpio* (L.). *Inland Water Biology*, 2019, vol. 12, no. 3, pp. 356–364. <https://doi.org/10.1134/S1995082919030106>
  33. Kuz'mina V. V., Zolotareva G. V., Sheptitskiy V. A. Proteolytic activity in some freshwater animals and associated microflora in a wide pH range. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2017, vol. 43, iss. 2, pp. 373–383. <https://doi.org/10.1007/s10695-016-0293-4>
  34. Mohsin A. K. M., Ambak M. A. *Freshwater Fishes of Peninsular Malaysia*. Serdan : Penerbit Universiti Pertanian Malaysia, 1983, 284 p.
  35. Natalia Y., Hashim R., Ali A., Chong A. Characterization of digestive enzymes in a carnivorous ornamental fish, the Asian bony tongue *Scleropages formosus* (Osteoglossidae). *Aquaculture*, 2004, vol. 233, iss. 1–4, pp. 305–320. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.08.012>
  36. Pavlisko A., Rial A., Coppes Z. Purification and characterization of a protease from the pyloric caeca of menhaden (*Brevoortia* spp.) and mullet (*Mugil* spp.) from the southwest Atlantic region. *Journal of Food Biochemistry*, 1999, vol. 23, iss. 2, pp. 225–241. <https://doi.org/10.1111/j.1745-4514.1999.tb00016.x>
  37. Rainboth W. J. *Fishes of the Cambodian Mekong*. Rome : FAO, 1996, 265 p. (FAO species identification field guide for fishery purposes).
  38. Ray A. K., Ghosh K., Ringø E. Enzyme-producing bacteria isolated from fish gut: A review. *Aquaculture Nutrition*, 2012, vol. 18, iss. 5, pp. 465–492. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2012.00943.x>
  39. Sugita H., Kawasaki J., Deguchi Y. Production of amylase by the intestinal microflora in cultured freshwater fish. *Letters in Applied Microbiology*, 1997, vol. 24, iss. 2, pp. 105–108. <https://doi.org/10.1046/j.1472-765x.1997.00360.x>
  40. Taki Y. *An Analytical Study of the Fish Fauna of the Mekong Basin as a Biological Production System in Nature*. Tokyo : Research Institute of Evolutionary Biology, 1978, 77 p. (Research Institute of Evolutionary Biology special publications ; no. 1).
  41. Tran D. D., Shibukawa K., Nguyen P. T., Ha H. P., Tran L. X., Mai H. V., Utsugi K. *Fishes of the Mekong Delta, Vietnam*. Can Tho : Can Tho University Publishing House, 2013, 174 p.
  42. Tuan L. A., Hoanh C. T., Miller F., Sinh B. T. Flood and salinity management in the Mekong Delta, Vietnam. In: *Challenges to Sustainable Development in the Mekong Delta: Regional and National Policy Issues and Research Needs: Literature Analysis* / T. T. Be, B. T. Sinh, F. Miller (Eds). Bangkok : The Sustainable Mekong Research Network (Sumernet), 2007, pp. 15–68.
  43. Ushiyama H., Fujimori T., Shibata T., Yoshimura K. Studies on carbohydrases in the pyloric caeca of the salmon *Oncorhynchus keta*. *Bulletin of the Faculty of Fisheries Hokkaido University*, 1965, vol. 16, no. 3, pp. 183–188.
  44. Wang B., Wang C., Mims S. D., Xiong Y. L. Characterization of the proteases involved in hydrolyzing paddlefish (*Polyodon spathula*) myosin. *Journal of Food Biochemistry*, 2000, vol. 24, iss. 6, pp. 503–515. <https://doi.org/10.1111/j.1745-4514.2000.tb00719.x>

## ACTIVITY OF PEPTIDASES AND GLYCOSIDASES OF THE DIGESTIVE TRACT IN SOME SPECIES OF BONY FISH OF VIETNAM

V. V. Kuz'mina<sup>1</sup>, E. E. Slynko<sup>1,2</sup>, E. A. Kulivatskaya<sup>1</sup>,  
E. P. Karpova<sup>2</sup>, and Dinh Cu Nguyen<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Russian Federation

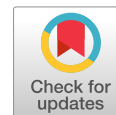
<sup>2</sup>Southern Branch of the Joint Russian–Vietnamese Tropical Research and Technological Center,

Ho Chi Minh City, Vietnam

E-mail: [elena.slynko.76@mail.ru](mailto:elena.slynko.76@mail.ru)

For the first time, the activity and pH dependence of digestive enzymes were studied in fish inhabiting the Mekong Delta: duskyfin glassy perchlet *Parambassis wolffii*, smallscale croaker *Boesemania microlepis*, catfish *Pangasius macronema*, and representatives of the family Cyprinidae. Significant interspecific differences were revealed in the level of peptidase and glycosidase activity providing hydrolysis of protein and carbohydrate food components. The greatest interspecific differences are characteristic of glycosidases: the level of enzymatic activity in Cyprinidae fish exceeds that in *P. wolffii* by 13.6 times. The differences in the level of peptidase activity in fish of different species are lower: in the case of the activity of stomach enzymes in *P. wolffii*, the values are 1.8 times higher than those in *P. macronema*, and in the case of total activity of stomach and intestinal enzymes in the same species, the values are 1.5 times higher. The data obtained confirm the concept that the digestive hydrolase activity depends on the fish feeding spectrum. The activity of intestinal enzymes decreases more significantly in the acidic pH zone than in the basic one. Consequently, acidification of the intestinal environment will negatively affect the digestive processes in these fish species.

**Keywords:** Vietnam, digestive enzymes, *Parambassis wolffii*, *Boesemania microlepis*, *Pangasius macronema*, Cyprinidae



УДК 597.556.31(262.5)

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧИСЛА ЛУЧЕЙ  
И УТОЧНЕНИЕ ФОРМУЛЫ СПИННОГО ПЛАВНИКА МОРСКОГО ЕРША  
*SCORPAENA PORCUS* LINNAEUS, 1758 (PISCES: SCORPAENIDAE),  
ОБИТАЮЩЕГО В ЧЁРНОМ МОРЕ**

© 2022 г. А. А. Полин<sup>1,2</sup>, А. Н. Пашков<sup>3</sup>, Т. В. Денисова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Азово-Черноморский филиал ФГБУ «Главрыбвод», Краснодар, Российская Федерация

<sup>2</sup>ФГАОУ ВО «Южный федеральный университет», Ростов-на-Дону, Российская Федерация

<sup>3</sup>Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»),

Ростов-на-Дону, Российская Федерация

E-mail: [polin\\_a\\_a@mail.ru](mailto:polin_a_a@mail.ru)

Поступила в редакцию 30.01.2020; после доработки 20.06.2020;  
принята к публикации 24.12.2021; опубликована онлайн 22.03.2022.

Ключевая роль среди морфологических критериев вида у рыб принадлежит меристическим (счётным) признакам, в частности числу лучей в плавниках. Это один из наиболее стабильных признаков морфотипа рыб, не подверженный размерно-возрастной изменчивости. При этом он может являться чётким таксономическим критерием. Целью работы было изучить изменчивость количества лучей в спинном плавнике морского ерша, обитающего в Чёрном море у берегов Северного Кавказа и Крыма, а также уточнить его формулу. В основу работы положены результаты исследования 232 особей этого вида из шести участков Чёрного моря, находящихся у берегов Северного Кавказа (Большой Утриш, Магри, Лоо и Адлер) и Крыма (Севастополь и Феодосия). У каждой рыбы просчитывали количество лучей в спинном плавнике с разделением их на жёсткие (неветвистые) и мягкие (ветвистые). Установлено, что у морского ерша, обитающего у берегов Северного Кавказа и Крыма, средние значения общего количества лучей в спинном плавнике составляют  $(22,1 \pm 0,02)$ , количества жёстких лучей —  $(12,0 \pm 0,01)$ , мягких —  $(10,1 \pm 0,03)$ . Все три показателя характеризуются низкой степенью варьирования (коэффициент вариации — менее 10 %). Рыбы, отловленные у берегов Северного Кавказа и Крыма, статистически достоверно отличаются друг от друга по количеству мягких лучей в спинном плавнике [ $(10,1 \pm 0,03)$  и  $(10,0 \pm 0,04)$  соответственно] и по общему числу лучей в нём [ $(22,1 \pm 0,03)$  и  $(22,0 \pm 0,04)$  соответственно]. У изученных рыб выявлено существование шести возможных вариантов формулы спинного плавника: D XI 10; D XI 11; D XII 9; D XII 10; D XII 11; D XIII 10. Наиболее распространённым является вариант D XII 10 — в среднем 83,2 % (75,0–88,9 % в зависимости от участка). Уточнённая формула спинного плавника морского ерша, обитающего у берегов Северного Кавказа и Крыма, имеет следующий вид: D (XI) XII (XIII) (9) 10 (11). Формулу можно использовать при составлении определителей рыб Чёрного моря. Проведено сравнение полученных авторами данных по числу лучей в спинном плавнике морского ерша с результатами других исследователей. Проанализированы причины имеющихся отличий с точки зрения разницы в применяемых методических подходах к подсчёту количества лучей в мягкой части плавника.

**Ключевые слова:** морской ёрш *Scorpaena porcus*, формула спинного плавника, Чёрное море, мягкие лучи, жёсткие лучи, Северный Кавказ, Крым

В последние годы, в связи с развитием и существенным расширением сферы применения молекулярно-генетических методов исследований, ведущую роль в эволюционной биологии в целом и систематике рыб в частности стали играть молекулярно-биологические критерии вида. Однако при всей их значимости необходимо учитывать и важнейшую роль традиционных морфологических критериев. Молекулярно-генетические методы базируются на изучении части гено-типа, в то время как морфотип, несмотря на свою изменчивость, является концентрированным выражением всего генотипа.

Ключевая роль среди морфологических критериев вида у рыб принадлежит меристическим (счётным) признакам, в частности числу лучей в плавниках. Их количество, как показано многочисленными исследованиями, закладывается на ранних стадиях развития, а окончательное число обычно формируется к концу первого месяца жизни (Макеева, 1992 ; Новиков и Рубан, 1951 ; Решетников и Попова, 2015 ; Сидоров и Решетников, 2014). Именно поэтому количество плавниковых лучей — один из наиболее стабильных признаков морфотипа рыб, не подверженный размерно-возрастной изменчивости, что делает его надёжным таксономическим критерием.

В данной работе проведён анализ изменчивости числа лучей в спинном плавнике одного из массовых видов рыб прибрежного черноморского шельфа — морского ерша *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758. В ходе изучения его морфологических особенностей у особей, отловленных у берегов Северного Кавказа и Крыма, авторы обратили внимание на то, что количество лучей в спинном плавнике морского ерша нередко отличалось от указываемого в соответствующих определителях рыб Чёрного моря.

Целью работы было изучить изменчивость количества лучей в спинном плавнике морского ерша, обитающего в Чёрном море у берегов Северного Кавказа и Крыма, а также уточнить формулу спинного плавника.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены результаты анализа количества лучей в спинном плавнике морского ерша из нескольких участков его ареала в Чёрном море, а также анализа соответствующих литературных данных.

Изучено 232 особи морского ерша из шести участков Чёрного моря у берегов Северного Кавказа и Крыма, в том числе: из Севастополя — 22 экз., Феодосии — 58, Большого Утриша — 46, Магри — 44, Лоо — 18, Адлера — 44 экз. (рис. 1).

Материалом для исследования послужили случайные выборки морских ершей из уловов рыболовецких бригад, осуществляющих прибрежное рыболовство с помощью ставных неводов и жаберных сетей. Также ершей ловили на спиннинги с разными видами оснастки. Рыб отлавливали в разные сезоны в 2017–2019 гг.

У каждой рыбы с использованием препаровальной иглы подсчитывали общее количество лучей в спинном плавнике и количество жёстких (неветвистых) и мягких (ветвистых) лучей. Два последних, расположенных на общем основании, луча мягкой части спинного плавника учитывали как отдельные лучи. Согласно рекомендациям Ю. С. Решетникова и О. А. Поповой (2015), подсчёт лучей производили дважды; в случае несовпадения полученных результатов проводили дополнительный подсчёт. При учёте лучей у некрупных ершей использовали бинокулярный микроскоп МБС-9 с увеличением в 4–8 раз.

Математическая обработка полученных результатов проведена с использованием методов вариационной и многомерной статистики в пакете компьютерных программ Statistica v. 10.0 для Windows.



**Рис. 1.** Карта-схема точек отбора фактического материала: 1 — Севастополь; 2 — Феодосия; 3 — Большой Утриш; 4 — Магри; 5 — Лоо; 6 — Адлер

**Fig. 1.** Map of sampling points for factual material: 1, Sevastopol; 2, Feodosiya; 3, Bolshoi Utrish; 4, Magri; 5, Loo; 6, Adler

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведённый анализ показал, что среднее значение общего количества лучей в спинном плавнике морского ерша, обитающего в Чёрном море у берегов Кавказа и Крыма, составляет  $(22,1 \pm 0,02)$  при диапазоне колебаний от 21 до 23. Модальной группой являются рыбы с 22 лучами — 85,3 %.

Среднее количество жёстких (неветвистых) лучей в спинном плавнике —  $(12,0 \pm 0,01)$ , мягких (ветвистых) —  $(10,1 \pm 0,03)$  при колебаниях от 11 до 13 и от 9 до 11 лучей соответственно. Модальные группы по числу жёстких лучей представлены рыбами с 12 лучами (96,6 %), по числу мягких — особями с 10 лучами (83,6 %).

Коэффициенты вариации количества лучей характеризовались следующими значениями: общее число лучей — 1,71 %, число жёстких лучей — 1,54 %, мягких — 3,91 %. Это позволяет отнести рассматриваемые показатели к признакам с низкой степенью варьирования и использовать их в качестве надёжного морфологического маркера видовой принадлежности.

Различия между средними значениями количества лучей в спинном плавнике у рыб из шести акваторий моря были несущественными (табл. 1). Результаты оценки влияния фактора «район поимки» на значения указанных в табл. 1 показателей, проведённой с использованием модели однофакторного дисперсионного анализа, продемонстрировали отсутствие статистически достоверной связи между районом обитания и такими показателями, как «общее количество лучей в спинном плавнике» ( $F = 1,9$  и  $p = 0,079$ ) и «количество жёстких лучей в спинном плавнике» ( $F = 1,2$  и  $p = 0,308$ ), при параллельном влиянии района поимки на показатель «количество мягких лучей в спинном плавнике» ( $F = 2,4$  и  $p = 0,032$ ), который одновременно характеризовался более высокой степенью варьирования.

Однако при более высоком уровне географического обобщения, с объединением четырёх акваторий (Большой Утриш, Магри, Лоо и Адлер) в группу «Северный Кавказ» и двух (Севастополь и Феодосия) — в группу «Крым», оказалось, что количество лучей в спинном плавнике у ершей из разных районов может достоверно отличаться (при анализе географической изменчивости количества мягких лучей в спинном плавнике  $F = 7,3$  и  $p = 0,008$ ; при анализе изменчивости общего числа лучей в нём  $F = 4,1$  и  $p = 0,043$ ). Рыбы, обитающие у берегов Кавказа, характеризуются более высокими средними значениями числа мягких лучей и общего числа лучей в спинном плавнике, чем рыбы, отловленные у берегов Крыма (табл. 2).

**Таблица 1.** Средние, минимальные и максимальные значения числа лучей в спинном плавнике морского ерша из разных районов Чёрного моря (Севастополь, Феодосия, Большой Утриш, Магри, Лоо и Адлер)

**Table 1.** Mean, minimum, and maximum values of the number of rays in the dorsal fin of the black scorpionfish from different areas of the Black Sea (Sevastopol, Feodosiya, Bolshoi Utrish, Magri, Loo, and Adler)

Признак	Количество лучей	
	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	<i>min-max</i>
Севастополь (22 экз.)		
Количество жёстких лучей	12,0 ± 0,00	12–12
Количество мягких лучей*	9,9 ± 0,09	9–11
Общее количество лучей	21,9 ± 0,09	21–23
Феодосия (58 экз.)		
Количество жёстких лучей	12,0 ± 0,02	11–13
Количество мягких лучей	10,0 ± 0,04	9–11
Общее количество лучей	22,0 ± 0,04	21–23
Большой Утриш (46 экз.)		
Количество жёстких лучей	11,9 ± 0,04	11–12
Количество мягких лучей	10,2 ± 0,06	9–11
Общее количество лучей	22,1 ± 0,06	21–23
Магри (44 экз.)		
Количество жёстких лучей	12,0 ± 0,02	11–12
Количество мягких лучей	10,2 ± 0,07	9–11
Общее количество лучей	22,2 ± 0,07	21–23
Лоо (18 экз.)		
Количество жёстких лучей	12,0 ± 0,00	12–12
Количество мягких лучей	10,1 ± 0,10	10–11
Общее количество лучей	22,1 ± 0,10	22–23
Адлер (44 экз.)		
Количество жёстких лучей	12,0 ± 0,02	11–12
Количество мягких лучей	10,1 ± 0,05	9–11
Общее количество лучей	22,1 ± 0,05	21–23

**Примечание:** \* — здесь и далее по тексту статьи при приведении собственных данных по числу лучей в спинном плавнике два последних, расположенных на общем основании, луча мягкой части спинного плавника учтены как отдельные лучи.

**Note:** \* – hereinafter, when presenting our own data on the number of rays in the dorsal fin, we considered the last two, located on a common base, rays of the soft part of the dorsal fin as separate rays.

**Таблица 2.** Средние, минимальные и максимальные значения числа лучей в спинном плавнике морского ерша из разных районов Чёрного моря (Северный Кавказ и Крым)

**Table 2.** Mean, minimum, and maximum values of the number of rays in the dorsal fin of the black scorpionfish from different areas of the Black Sea (North Caucasus and Crimea)

Признак	Количество лучей	
	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	<i>min-max</i>
Крымский шельф Чёрного моря (Севастополь и Феодосия)		
Количество жёстких лучей	12,0 ± 0,02	11–13
Количество мягких лучей	10,0 ± 0,04	9–11
Общее количество лучей	22,0 ± 0,04	21–23
Северо-Кавказский шельф Чёрного моря (Большой Утриш, Магри, Лоо и Адлер)		
Количество жёстких лучей	12,0 ± 0,02	11–12
Количество мягких лучей	10,1 ± 0,03	9–11
Общее количество лучей	22,1 ± 0,03	21–23

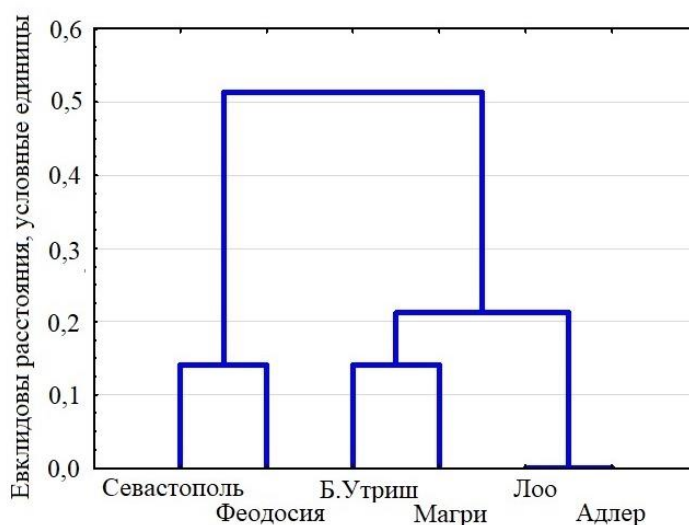
Средние значения числа мягких лучей в спинном плавнике морского ерша, обитающего у берегов Крыма, составляли, в зависимости от акватории, от 9,9 до 10,0; у особей у берегов Северного Кавказа они были несколько выше — от 10,1 до 10,2. Аналогичной зависимостью характеризовалось и среднее значение общего числа лучей в спинном плавнике — 21,9–22,0 у «крымских» рыб и 22,1–22,2 у «северокавказских» особей (табл. 2).

Данный факт, на наш взгляд, можно рассматривать как проявление клинальной изменчивости количества лучей в спинном плавнике морского ерша.

Существование географической изменчивости числа лучей в спинном плавнике особей рассматриваемого вида было подтверждено и результатами кластерного анализа по методу Уорда. Кластеризации были подвергнуты средние значения трёх признаков (общее количество лучей в спинном плавнике, количество жёстких лучей в спинном плавнике и количество мягких лучей в спинном плавнике) в разных районах моря. Оказалось, что выборки достаточно чётко делятся по географическому признаку (рис. 2). На расстоянии около 0,52 усл. ед. формируются две группы: «северокавказская» и «крымская». «Северокавказская» на расстоянии около 0,22 усл. ед. образует, в свою очередь, две подгруппы: «Утриш — Магри» (эти акватории занимают более западное положение в пределах Северо-Кавказского шельфа) и «Лео — Адлер» (расположены восточнее).

На основе анализа количества жёстких и мягких лучей у каждой особи нами было выявлено существование шести возможных вариантов формулы спинного плавника у морских ершей, обитающих у берегов Северного Кавказа и Крыма: D XI 10; D XI 11; D XII 9; D XII 10; D XII 11; D XIII 10. Частота их встречаемости в разных акваториях и в среднем по двум регионам приведена в табл. 3.

Очевидно, что наиболее распространённым как в целом в выборке, так и в каждой из рассматриваемых акваторий являлся вариант формулы спинного плавника D XII 10. Также в каждой акватории, хотя и в относительно небольшом количестве (от 4,6 % в районе Севастополя до 20,4 % в районе Магри) встречались особи с вариантом D XII 11. Остальные «морфотипы» (D XI 10; D XI 11; D XII 9; D XIII 10) были отмечены не на всех рассматриваемых участках и встречались довольно редко. Исключение составила акватория Севастопольской бухты, где 13,6 % изученных особей имели формулу плавника D XII 9.



**Рис. 2.** Результаты кластерного анализа групп морского ерша из разных районов Чёрного моря по числу лучей в спинном плавнике (метод Уорда)

**Fig. 2.** Results of the cluster analysis by the number of rays in the dorsal fin of the black scorpionfish (groups from different areas of the Black Sea) (Ward's method)

**Таблица 3.** Частота встречаемости различных вариантов формулы спинного плавника морского ерша у берегов Северного Кавказа и Крыма

**Table 3.** Frequency of occurrence of different variants of the dorsal fin formula for the black scorpionfish off the coasts of the North Caucasus and Crimea

Район	Доля рыб с разными формулами плавника, %					
	XI 10	XI 11	XII 9	XII 10	XII 11	XIII 10
Севастополь	0,0	0,0	13,6	81,8	4,6	0,0
Феодосия	0,0	1,7	3,4	88,0	5,2	1,7
Большой Утриш	2,2	6,5	2,2	80,4	8,7	0,0
Магри	0,0	2,3	2,3	75,0	20,4	0,0
Лоо	0,0	0,0	0,0	88,9	11,1	0,0
Адлер	0,0	2,3	2,3	86,3	9,1	0,0
<b>В среднем</b>	0,4	2,6	3,5	83,2	9,9	0,4

Количество жёстких лучей в спинном плавнике у изученных особей варьировало от 11 (3,0 % рыб) до 13 (0,4 % рыб) при существенном преобладании рыб с 12 лучами — 96,6 % (табл. 2). Число мягких лучей в спинном плавнике исследованных морских ершей изменялось от 9 (3,5 %) до 11 (12,5 %) при доминировании рыб с 10 лучами — 84,0 % (табл. 2).

Таким образом, уточнённая формула спинного плавника морского ерша, который обитает в Чёрном море у берегов Северного Кавказа и Крыма, имеет следующий вид: D (XI) XII (XIII) (9) 10 (11).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Первое описание морского ерша как биологического вида с использованием принципов бинарной номенклатуры выполнил К. Линней в своей классической работе *Systema naturae...* (Linnaeus, 1758). В ней автор привёл четыре более ранних описания особей данного вида со следующими пометками и формулами спинного плавника:

«S. cirri ad oculos neresque. D  $\frac{12}{22}$ ;

*Muf. Ad. Fr. I. p. 68.* Zeus cirris supra oculos & nares. D  $\frac{12}{21}$ ;

*Art. gen. 47. fun. 75.* Scorpaena pinnulis ad oculos & nares. D  $\frac{12}{21}$ ;

*Haffelqv. itin. 330. idem.* D  $\frac{12}{21}$ ».

Таким образом, в трёх из четырёх приведённых Линнеем описаний (Linnaeus, 1758) указано, что спинной плавник морского ерша состоит из 21 луча, включая 12 жёстких и, соответственно, 9 мягких; в четвертом описании — из 22 лучей (12 жёстких и 10 мягких).

М. Е. Блох (Bloch, 1787) указывает для морского ерша следующую формулу спинного плавника: D XII/XXI (то есть всего 21 луч, из них 12 жёстких и, соответственно, 9 мягких). При этом в атласе с иллюстрациями к его работам (Bloch, 1785–1795) спинной плавник морского ерша изображён состоящим из 12 жёстких и 11 (а не 9, как отмечено в описании) мягких лучей (рис. 3А).

Ж. Кювье и А. Валансьен (Cuvier & Valenciennes, 1829) не приводят сведения о количестве лучей в плавниках морского ерша, но указывают, что оно аналогично их числу у *Scorpaena scrofa*, для которой характерно наличие в спинном плавнике 12 жёстких и 9 мягких лучей. При этом в работе впервые дано примечание, что последний мягкий луч спинного плавника у морского ерша разделён надвое.

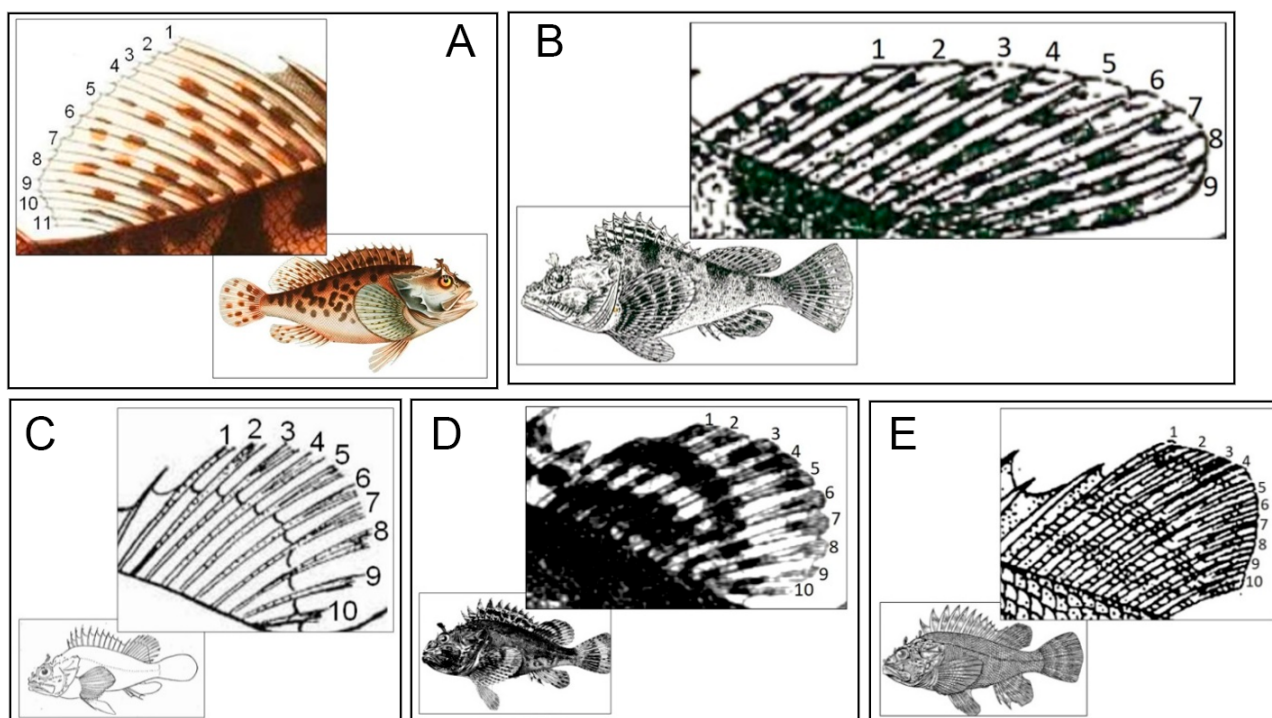


Ссылаясь на работу (Cuvier & Valenciennes, 1829), Дж. Э. Де Кей (De Kay, 1842) также описывает спинной плавник *S. porcus* как состоящий из 12 жёстких и 9 мягких лучей (D XII 9), однако без указания на то, что последний мягкий луч расщеплён на два.

В классических трудах советских ихтиологов (Книпович, 1939 ; Промысловые рыбы СССР, 1949) спинной плавник морского ерша описан как состоящий из 12 жёстких и 9 мягких лучей — D XI.I 9 и D XII 9 соответственно. Примечания о каких-либо особенностях морфологии последнего мягкого луча отсутствуют. При этом на рисунке в книге «Промысловые рыбы СССР» (1949) у морского ерша изображено 9 мягких лучей (без деления последнего на два) (рис. 3В). Позднее аналогичную формулу спинного плавника морского ерша — D XII 9 — приводили в своих работах В. Д. Лебедев с соавторами (1969) и Е. Д. Васильева (2007).

Ж. Каден (Cadenat, 1943) указывает следующую формулу спинного плавника морского ерша: XII 9–10. Описание сопровождается рисунком особи с 10 мягкими лучами в спинном плавнике (рис. 3С).

А. Н. Световидовым (1964) приведена расширенная формула спинного плавника морского ерша Чёрного моря, в которой отмечена вариативность числа лучей: D (XI) XII (8) 9. Детализация морфологии последнего луча отсутствует. Описание сопровождается рисунком особи с 12 жёсткими лучами и 9 мягкими. При этом последний мягкий луч изображён расщеплённым у основания на два (рис. 3D).



**Рис. 3.** Внешний вид мягкой части спинного плавника морского ерша в различных определителях (нумерация числа лучей проставлена авторами статьи): А — М. Е. Блох (1785–1795); В — «Промысловые рыбы СССР» (1949); С — Ж. Каден (Cadenat, 1943); D — А. Н. Световидов (1964); Е — А. И. Смирнов (1986)

**Fig. 3.** View of the soft part of the black scorpionfish dorsal fin in various species guides (rays were numbered by the authors of this article): A, M. E. Bloch (1785–1795); B, Commercial Fish of the USSR (Промысловые рыбы СССР, 1949); C, J. Cadenat (1943); D, A. N. Svetovidov (1964); E, A. I. Smirnov (1986)

Аналогичную формулу спинного плавника рассматриваемого вида — D (XI) XII (8) 9 — указывают А. Р. Болтачев и Е. П. Карпова (2017); близкую — D XI–XII 8–9 — приводит Н. А. Мягков (1994).

Обобщённые сведения разных авторов по количеству лучей в спинном плавнике морского ерша указаны в табл. 4.

**Таблица 4.** Обобщённые литературные данные по формуле спинного плавника морского ерша  
**Table 4.** Generalized literature data of the dorsal fin formula for the black scorpionfish

Источник	Формула спинного плавника	Примечание
Linnaeus, 1758	$\frac{12}{22}; \frac{12}{21}; \frac{12}{21}; \frac{12}{21}$	Числитель — количество жёстких лучей, знаменатель — общее количество лучей
Bloch, 1787	$\frac{XII}{XXI}$	Числитель — количество жёстких лучей, знаменатель — общее количество лучей. В атласе (Bloch, 1785–1795) на рисунке L. Schmidt показано 12 жёстких и 11 мягких лучей
Cuvier & Valenciennes, 1829	XII 9	Указано, что последний мягкий луч разделён на два (с. 291)
De Kay, 1842	XII 9	–
Книпович, 1939	XI 9	–
Slastenenko, 1939	XI–XII, I (9) 10 (11)	–
Cadenat, 1943	XII 9–10	На рисунке рыбы (с. 544) мягкая часть спинного плавника содержит 10 лучей
Промысловые рыбы СССР, 1949	XII 9	На рисунке рыбы (с. 661) мягкая часть спинного плавника содержит 9 лучей (без деления последнего на два)
Световидов, 1964	(XI) XII (8) 9	На рисунке рыбы (с. 471) мягкая часть спинного плавника содержит 9 лучей (последний расщеплён на два)
Jardas, 1996	XII 9–10	–
Лебедев и др., 1969	XII 9	–
Eschmeyer, 1969	XII 9	Указано, что последний мягкий луч разделён на два (с. 84)
Смирнов, 1986	X–XII 8–10	–
Fischer et al., 1987	XII 9–10	–
Мягков, 1994	XI–XII 8–9	–
Basusta et al., 1997	XII 11	–
La Mes, 2005	XII 8–11	–
Васильева, 2007	XII 9	–
Ferri et al., 2010	XII 10	–
Болтачев и Карпова, 2017	(XI) XII (8) 9	–
Fricke et al., 2018	XII 7–9	Указано, что последний мягкий луч разделён у основания на два (с. 172)
Наши данные	D (XI) XII (XIII) (9) 10 (11)	При раздельном учёте двух последних ветвистых лучей, расположенных на одном основании
	D (XI) XII (XIII) (8) 9 (10)	При учёте двух последних ветвистых лучей как одного

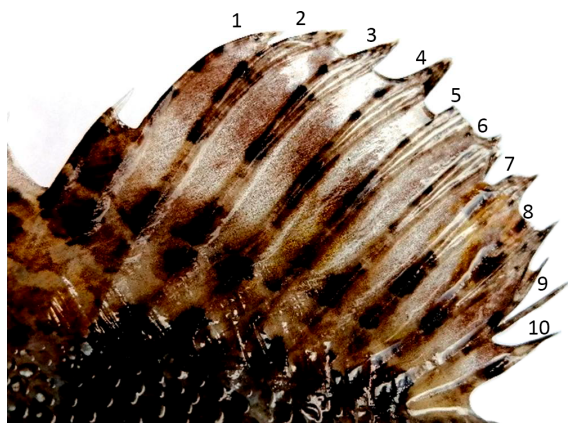
Наиболее вариативные формулы спинного плавника морского ерша приведены Е. П. Сластененко (*Slastenenko, 1939*) — D XI–XII, I (9) 10 (11) — и А. И. Смирновым (*1986*) — D X–XII 8–10. Во втором источнике, кроме собственно описания, приведён рисунок рыбы с 12 жёсткими и 10 мягкими лучами в спинном плавнике (рис. 3Е).

Таким образом, очевидно, что в опубликованных материалах существуют определённые различия в данных о количестве лучей в спинном плавнике морского ерша, в особенности в его мягкой части. Также в большинстве случаев при описании формулы спинного плавника рассматриваемого вида не указаны редкие морфотипы и диапазон варьирования значений рассматриваемого признака.

Полученные нами данные (табл. 3) охватывают редкие морфотипы и диапазон варьирования значений числа лучей в спинном плавнике, как мягких, так и жёстких (см. табл. 1, 2). Эти сведения могут использоваться в определителях рыб Чёрного моря при составлении определительных ключей и приведении обобщённой морфологической характеристики вида.

Остановимся более подробно на вопросе о количестве лучей в мягкой части спинного плавника морского ерша. Как было отмечено выше, ряд специалистов указывает, что его последний мягкий луч разделён на два, однако большинство авторов не комментирует данную морфологическую особенность.

На рис. 4 представлена мягкая часть спинного плавника морского ерша, обитающего в Чёрном море. Визуально в ней диагностируется 10 мягких лучей. Однако изучение скелета плавника показывает, что последние два имеют общее основание (рис. 5). Из-за данной анатомической особенности специалисты могли использовать разные подходы к подсчёту количества мягких лучей в спинном плавнике.



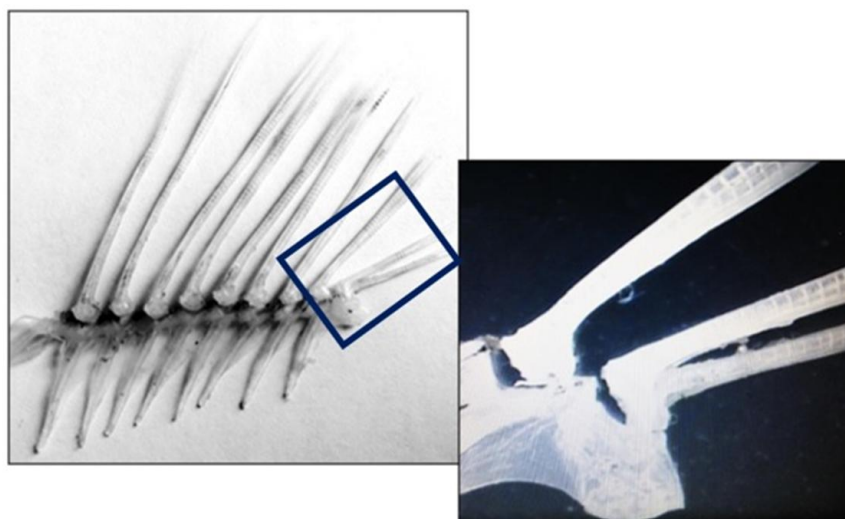
**Рис. 4.** Внешний вид типичной мягкой части спинного плавника морского ерша (май 2019 г., район Феодосии, ♀)

**Fig. 4.** View of the typical soft part of the black scorpionfish dorsal fin (May 2019, Feodosiya area, ♀)

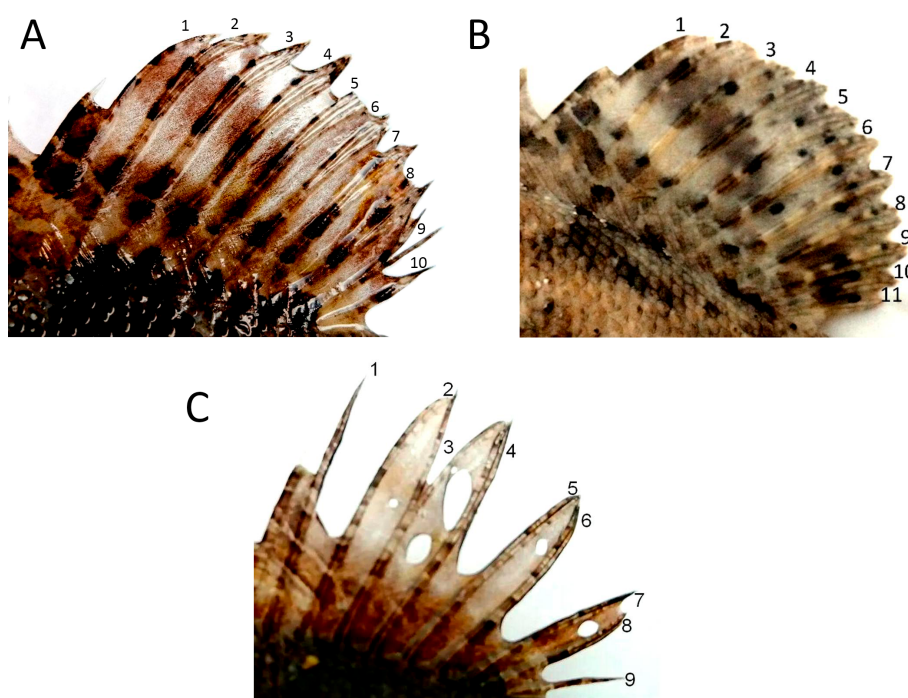
Возможно, именно этой причиной могут объясняться различия в числе мягких лучей в спинном плавнике морского ерша, указываемом рядом авторов, — 8, 9, 10 или 11 (табл. 4).

На данную особенность подсчёта числа лучей в плавниках обращают внимание Г. П. Сидоров и Ю. С. Решетников (*2015*). Они отмечают, что «обычно последний ветвистый луч в спинном и анальном плавниках разветвлён и считается как один луч».

По нашему мнению, так как при визуальном осмотре (без очистки скелета плавника от мягких тканей) последние лучи спинного плавника выглядят как два самостоятельных, их лучше учитывать отдельно (например, рис. 6А — 10 мягких лучей; рис. 6В — 11 мягких лучей; рис. 6С — 9 мягких лучей). Однако при описании формулы плавника необходимо указывать, что подсчёт количества лучей был выполнен без предварительной очистки скелета от мягких тканей и, вероятно, два последних луча имеют общее основание.



**Рис. 5.** Типичное строение скелета мягкой части спинного плавника морского ерша (фото авторов)  
**Fig. 5.** Typical skeleton structure of the soft part of the black scorpionfish dorsal fin (photo by the authors)



**Рис. 6.** Мягкая часть спинного плавника морского ерша с разным количеством мягких (ветвистых) лучей: А — 10; В — 11; С — 9

**Fig. 6.** Soft part of the black scorpionfish dorsal fin with various number of soft (branched) rays: A, 10; B, 11; C, 9

#### **Выводы:**

1. Средние значения общего количества лучей, количества жёстких (неветвистых) и мягких (ветвистых) лучей в спинном плавнике морского ерша, обитающего в Чёрном море у берегов Кавказа и Крыма, составляют  $(22,1 \pm 0,02)$  (диапазон колебаний — 21–23),  $(12,0 \pm 0,01)$  (11–13) и  $(10,1 \pm 0,03)$  (9–11) соответственно. Все три рассматриваемых показателя относятся к признакам с низкой степенью варьирования (коэффициент вариации — менее 10 %).

2. Рыбы, обитающие у берегов Северного Кавказа и Крыма, статистически достоверно различаются по количеству мягких лучей в спинном плавнике [(10,1 ± 0,03) и (10,0 ± 0,04) соответственно] и общему числу лучей в нём [(22,1 ± 0,03) и (22,0 ± 0,04) соответственно]. По результатам кластерного анализа по трём признакам (общее количество лучей, количество жёстких лучей и количество мягких лучей в спинном плавнике) выборки также чётко делятся по географическому признаку на «северокавказскую» и «крымскую».
3. У морских ершей, встречающихся у берегов Северного Кавказа и Крыма, выявлено существование шести возможных вариантов формулы спинного плавника: D XI 10; D XI 11; D XII 9; D XII 10; D XII 11; D XIII 10. Наиболее распространённым является вариант D XII 10; он, в зависимости от акватории, отмечен у 75,0–88,9 % рыб.
4. Уточнённая формула спинного плавника морского ерша (при отдельном учёте двух последних ветвистых лучей, расположенных на одном основании) имеет следующий вид: D (XI) XII (XIII) (9) 10 (11).

**Благодарность.** Авторы выражают благодарность с. н. с. ФИЦ ИнБЮМ Д. Н. Куцыну за предоставление для исследований особей морского ерша, отловленных у берегов Севастополя, и специалистам Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» («АзНИИРХ») В. Л. Мерзликину, Е. Н. Сигиде и Р. В. Ашигяну — за выборки морского ерша из акваторий Чёрного моря у Феодосии, Большого Утриша и Адлера.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Болтачев А. Р., Карпова Е. П. *Морские рыбы Крымского полуострова*. Симферополь : Бизнес-Информ, 2017. 376 с. [Boltachev A. R., Karpova E. P. *Marine Fishes of the Crimean Peninsula*. Simferopol : Biznes-Inform, 2017, 376 p. (in Russ.)]
2. Васильева Е. Д. *Рыбы Чёрного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С. В. Богородским*. Москва : ВНИРО, 2007. 238 с. [Vasil'eva E. D. *Ryby Chernogo morya. Opredelitel' morskikh, solonovatovodnykh, evrigalinykh i prokhodnykh vidov s tsvetnymi illyustratsiyami, sobrannymi S. V. Bogorodskim*. Moscow : VNIRO, 2007, 238 p. (in Russ.)]
3. Книпович Н. М. *Определитель рыб Чёрного и Азовского морей*. Москва : 40-я тип. МСНХ, 1923. 130 с. [Knipovich N. M. *Opredelitel' ryb Chernogo i Azovskogo morei*. Moscow : 40-ya tip. MSNKh, 1923, 130 p. (in Russ.)]
4. Лебедев В. Д., Спановская В. Д., Савваитова К. А., Соколов Л. И., Цепкин Е. А. *Рыбы СССР*. Москва : Мысль, 1969. 447 с. (Справочники-определители географа и путешественника). [Lebedev V. D., Spanovskaya V. D., Savvaitova K. A., Sokolov L. I., Tsepkin E. A. *Ryby SSSR*. Moscow : Mysl', 1969, 447 p. (Spravochniki-opredeliteli geografa i puteshestvennika). (in Russ.)]
5. Макеева А. П. *Эмбриология рыб*. Москва : Изд-во МГУ, 1992. 216 с. [Makeeva A. P. *Embriologiya ryb*. Moscow : Izd-vo MGU, 1992, 216 p. (in Russ.)]
6. Мягков Н. А. *Атлас-определитель рыб*. Москва : Просвещение, 1994. 282 с. [Myagkov N. A. *Atlas-opredelitel' ryb*. Moscow : Prosveshchenie, 1994, 282 p. (in Russ.)]
7. Новиков П. И., Рубан Н. А. Ранние стадии постэмбрионального развития сёмги // *Известия Карело-Финского филиала Академии наук СССР*. 1951. № 3. С. 83–91. [Novikov P. I., Ruban N. A. Rannie stadii postembrional'nogo razvitiya semgi. *Izvestiya Karelo-Finskogo filiala Akademii nauk SSSR*, 1951, no. 3, pp. 83–91. (in Russ.)]
8. *Промысловые рыбы СССР : описания рыб (текст к атласу цветных рисунков)* / под ред. Л. С. Берга, А. С. Богданова, Н. И. Кожина, Т. С. Расса. Москва : Пищепромиздат, 1949. 788 с. [Promyslovye ryby USSR : opisaniya ryb (tekst k atlasu tsvetnykh risunkov) / L. S. Berg, A. S. Bogdanov, N. I. Kozhin, T. S. Rass (Eds). Moscow : Pishchepromizdat, 1949. 788 p. (in Russ.)]

9. Решетников Ю. С., Попова О. А. О методиках полевых ихтиологических исследований и точности полученных результатов // *Труды Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2015. Т. 156. С. 114–131. [Reshetnikov Yu. S., Popova O. A. About field ichthyological methods and errors in our conclusions. *Trudy Vserossiiskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2015, vol. 156, pp. 114–131. (in Russ.)]
10. Световидов А. Н. *Рыбы Чёрного моря*. Москва, Ленинград : Наука, 1964. 550 с. [Svetovidov A. N. *Ryby Chernogo morya*. Moscow, Leningrad : Nauka, 1964, 550 p. (in Russ.)]
11. Сидоров Г. П., Решетников Ю. С. *Лососеобразные рыбы водоёмов европейского Северо-Востока*. Москва : Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 346 с. [Sidorov G. P., Reshetnikov Yu. S. *Lososeobraznye ryby vodoemov evropeiskogo Severo-Vostoka*. Moscow : Tov-vo nauch. izd. KMK, 2014, 346 p. (in Russ.)]
12. Смирнов А. И. *Окунеобразные (бычковидные), скорпенообразные, камбалообразные, присоскопорообразные, удильщицообразные*. Киев : Наукова думка, 1986. 320 с. (Фауна Украины ; Т. 8: Рыбы. Вып. 5). [Smirnov A. I. *Okuneobraznye (bychkovidnye), skorpenoobraznye, kambaloobraznye, prisoskoperoobraznye, udil'shchikoobraznye*. Kiev : Naukova dumka, 1986, 320 p. (Fauna Ukrainy ; vol. 8: Ryby, iss. 5). (in Russ.)]
13. Basusta N., Erdem U., Aktas M. Iskenderun körfezi'nde bulunan Scorpaenidae familyasi üyelerine taksonomik bakış. In: *III. Ulusal Ekoloji ve çerve kongrasesi* (Kırşehir, Turkey, 3–5 July, 1997). Kırşehir, 1997, pp. 4–13.
14. Bloch M. E. *Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands*. Berlin : Auf Kosten des Verfassers und in Commission bei dem Buchhändler Hr. Hesse, 1787, Pt. 2, Theil 2, 146 S.
15. Bloch M. E. Atlas 2. In: *Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands*. Berlin : Auf Kosten des Verfassers und in Commission bei dem Buchhändler Hr. Hesse, 1785–1795, Pt. 2, [plates], S. 109–216.
16. Cadenat J. Les Scorpaenidae de l'Atlantique et de la Méditerranée. Première note: le genre *Scorpaena*. *Revue des travaux de l'Institut des pêches maritimes*, 1943, vol. 13, pp. 525–563.
17. Cuvier J., Valenciennes A. *Histoire naturelle des poissons*. Paris : Levrault, 1829, vol. 4, 518 p.
18. De Kay J. E. Fishes. In: *Zoology of New-York, or the New-York Fauna*. Albany : W. & A. White & J. Visscher, 1842, pt. 4, 415 p.
19. Eschmeyer W. N. *A Systematic Review of the Scorpionfishes of the Atlantic Ocean (Pisces, Scorpaenidae)*. San Francisco : Publ. by the Academy, 1969, 143 p. (Occasional Papers of the California Academy of Sciences ; vol. 79).
20. Ferri J., Petrić M., Matić-Skoko S. Biometry analysis of the black scorpionfish, *Scorpaena porcus* (Linnaeus, 1758) from the eastern Adriatic Sea. *Acta Adriatica*, 2010, vol. 51, no. 1, pp. 45–53.
21. Fischer W., Schneider M., Bauchot M. L. Fiches d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. In: *Méditerranée et Mer Noire – Zone de pêche 37. Verterbres*. Rome : Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture, 1987, vol. 2, pp. 1295–1300.
22. Fricke R., Golani D., Appelbaum-Golani B., Zazonj U. *Scorpaena decemradiata* new species (Teleostei: Scorpaenidae) from the Gulf of Aqaba, northern Red Sea, a species distinct from *Scorpaena porcus*. *Scientia Marina*, 2018, vol. 82, no. 3, pp. 169–184. <https://doi.org/10.3989/scimar.04824.17A>
23. Jardas I. *Jadranska ihtiofauna (the Adriatic Ichthyofauna)*. Zagreb : Školska knjiga, 1996, 533 p.
24. La Mesa G. A revised description of *Scorpaena maderensis* (Scorpaenidae) by means of meristic and morphometric analysis. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2005, vol. 8, no. 5, pp. 1263–1270. <https://doi.org/10.1017/S0025315405012415>
25. Linnaeus C. *Systema naturae per regna tria naturae: Secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decimal, reformata*. Holmiae : Impensis Direct. Laurentii Salvii, 1758, vol. 1, 824 p.
26. Slastenenko E. P. Les poissons de la Mer Noire et de la Mer d'Azov. *Annales scientifiques de l'Université de Jassy*, 1939, vol. 25, pt. 2, no. 1, pp. 1–194.

**VARIABILITY IN THE NUMBER OF RAYS  
AND SPECIFICATION OF THE DORSAL FIN FORMULA  
OF THE BLACK SCORPIONFISH  
*SCORPAENA PORCUS* LINNAEUS, 1758 (PISCES: SCORPAENIDAE)  
FROM THE BLACK SEA**

**A. A. Polin<sup>1,2</sup>, A. N. Pashkov<sup>3</sup>, and T. V. Denisova<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Azov–Black Sea branch of the FSBI “Glavrybvod”, Krasnodar, Russian Federation

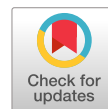
<sup>2</sup>Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russian Federation

<sup>3</sup>Azov–Black Sea branch of the FSBSI “VNIRO” (“AzNIIRKh”), Rostov-on-Don, Russian Federation

E-mail: [polin\\_a\\_a@mail.ru](mailto:polin_a_a@mail.ru)

Out of the morphological criteria for the fish species, the meristic (countable) characters are of the key role, in particular the number of rays in the fins. It is one of the stable signs of fish morphotype not subjected to size and age variability. At the same time, it is a clear taxonomic criterion. The aim of the work was to study the variability in the number of rays in the dorsal fin and to specify its formula for the black scorpionfish inhabiting the Black Sea off the coasts of the North Caucasus and Crimea. In total, 232 individuals of the black scorpionfish were investigated; those were sampled from six areas of the Black Sea off the coasts of the North Caucasus (Bolshoi Utrish, Magri, Loo, and Adler) and Crimea (Sevastopol and Feodosiya). The number of rays in the dorsal fin of each fish was counted, with dividing them into hard (unbranched) and soft (branched) ones. As established, the total number of rays in the dorsal fin of the black scorpionfish inhabiting the coasts of the North Caucasus and Crimea averaged ( $22.1 \pm 0.02$ ); the number of hard rays, ( $12.0 \pm 0.01$ ); and the number of soft rays, ( $10.1 \pm 0.03$ ). All three indicators are characterized by low variability (coefficient of variation is lower than 10 %). Fish caught off the coasts of the North Caucasus and Crimea differ statistically significantly from each other in the number of soft rays in the dorsal fin [ $(10.1 \pm 0.03)$  and  $(10.0 \pm 0.04)$ , respectively] and in the total number of rays in the dorsal fin [ $(22.1 \pm 0.03)$  and  $(22.0 \pm 0.04)$ , respectively]. The analysis of the results obtained reveals six possible variants of the dorsal fin formula for the black scorpionfish. Those are: D XI 10; D XI 11; D XII 9; D XII 10; D XII 11; and D XIII 10. The most common variant is D XII 10 averaging 83.2 % (75.0–88.9 % depending on the area). The updated dorsal fin formula for the black scorpionfish inhabiting the coasts of the North Caucasus and Crimea has the following form: D (XI) XII (XIII) (9) 10 (11). The formula can be used when compiling the species guides of the Black Sea fish. The results obtained were compared with those of other researchers. The causes for the disagreement between the results were analyzed.

**Keywords:** black scorpionfish *Scorpaena porcus*, dorsal fin formula, Black Sea, soft rays, hard rays, North Caucasus, Crimea



УДК [591.524.12:551.465](282.247.29.05)

## ВЛИЯНИЕ ВЕТРОВЫХ УСЛОВИЙ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ РЕКИ ПРЕГОЛИ (БАССЕЙН БАЛТИЙСКОГО МОРЯ) ПОСЛЕ ТЕХНОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ЕЁ РУСЛА

© 2022 г. Ю. Ю. Полунина<sup>1</sup>, Ж. И. Стонт<sup>1,2</sup><sup>1</sup>Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН, Москва, Российская Федерация<sup>2</sup>Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта, Калининград, Российская ФедерацияE-mail: [jul\\_polumina@mail.ru](mailto:jul_polumina@mail.ru)Поступила в редакцию 04.02.2021; после доработки 15.06.2021;  
принята к публикации 24.12.2021; опубликована онлайн 22.03.2022.

В устьевой области р. Преголи в 2014–2018 гг. были проведены масштабные гидротехнические работы. На основе сравнения полученных в 2019 г. данных с материалами предыдущих исследований выявлены изменения в структуре сообществ летнего зоопланктона устьевой зоны. Общая численность и биомасса зоопланктона в июне 2019 г. составляли  $(136 \pm 111)$  тыс. экз. $\cdot$ м<sup>-3</sup> и  $(860 \pm 840)$  мг $\cdot$ м<sup>-3</sup> соответственно, что соизмеримо с усреднёнными величинами исследований 1996–2006 гг. —  $(71 \pm 66)$  тыс. экз. $\cdot$ м<sup>-3</sup> и  $(664 \pm 337)$  мг $\cdot$ м<sup>-3</sup> соответственно. Летом 2019 г. эвригалинный вид копепод *Eurytemora affinis*, массовый в Вислинском заливе, был впервые отмечен в рукаве Новая Преголя. Присутствие этого вида в рукавах реки, как и значения солёности воды, может быть следствием увеличения частоты или интенсивности нагонов вод Вислинского залива в реку. Проанализированы ветровые условия в периоды 1996–2006 и 2011–2019 гг. Увеличения частоты ветров, действующих вдоль эффективного сгонно-нагонного направления (юго-западные, западные), в 2011–2019 гг. в сравнении с 1996–2006 гг. не выявлено, однако отмечен рост частоты штормов, в том числе в летний период. Штормовые ветры западного направления способствуют поступлению воды из Вислинского залива и канала вверх по течению реки. Вероятно, уничтожение сообществ речных макрофитов и бетонирование набережных, а также изменение конфигурации дна русла повлияли на интенсивность поступления вод из залива в рукава реки при нагонах и стали важным фактором, воздействующим на распространение эвригалинных видов из залива в рукавах реки.

**Ключевые слова:** структура зоопланктона, нагонные явления, штормовая активность, направление ветра, река Преголя, бассейн Балтийского моря

Преголя — средняя, медленно текущая река общей длиной 123 км (292 км с притоками) — является важнейшим пресноводным объектом Калининградской области РФ. Устьевая область реки, Вислинский залив (часть залива, которая принадлежит РФ, называется Калининградским заливом) и Калининградский морской канал, выходящий в Балтийское море, формируют единую гидродинамическую систему, для которой характерны смешение пресных и морских вод, а также вертикальный и горизонтальный градиент солёности (Чубаренко и Шкуренко, 2001; Krechik et al., 2020). В месте впадения р. Преголи в Вислинский залив среднее значение солёности составляет около 3 ‰, а воды с солёностью 1 ‰ проникают в русло по дну; придонная граница клина солоноватых водных масс распространяется на 11 км выше устья реки, приповерхностная — на 7 км (Домнин и др., 2013).



В эстуарной части р. Преголи, наряду с многолетней тенденцией роста её среднего уровня (Абрамов и др., 2013 ; Стонт и др., 2020b ; Dailidienė et al., 2012), наблюдается периодическое кратковременное повышение уровня, связанное с режимом нагонных ветров и притоком воды из Балтийского моря в Вислинский залив через узкий неглубокий Балтийский пролив (рис. 1). Как правило, нагоны вод из залива и канала в реку происходят осенью и зимой, что соответствует наибольшей повторяемости штормовых ветров эффективного сгонно-нагонного направления (для р. Преголи — юго-западные и западные), когда траектории движения центров глубоких атлантических циклонов проходят над Балтийским морем. При штормовых ветрах происходит подпор речной воды в р. Преголе. Уровень повышается, течение реки может быть направлено к истоку; нагонная волна в отдельных случаях распространяется вверх по течению вплоть до г. Гвардейска (Наумов, 2015 ; Сергеева, 2013).

В устьевой области р. Преголи расположен г. Калининград с населением почти 500 тыс. человек. Здесь находятся крупные порты, нефтебаза и другие хозяйственные объекты, поэтому антропогенная нагрузка на этот участок реки крайне велика (Биологические сообщества реки Преголя, 2013). Масштабная техногенная трансформация участка реки в черте города произошла в 2014–2018 гг. Между рукавами реки Старая и Новая Преголя на острове Октябрьский был возведён крупный стадион; были реконструированы имеющиеся и построены новые мосты и набережные, а также проведены отсыпка и бетонирование берегов в рукавах реки. При возведении гидротехнических сооружений был существенно углублён и изменён профиль русел в рукавах реки, что изменило конфигурацию дна. Уменьшилась площадь прибрежной части реки, сократилась площадь прибрежно-водной растительности. Наряду с этими изменениями устьевой участка р. Преголи, на динамику её вод и, как следствие, на структурные показатели зоопланктонного сообщества существенно влияет изменчивость гидрометеорологических характеристик бассейна Балтийского моря, особенно выраженные флуктуации которых отмечены в последние годы (Стонт и др., 2020a, b).

Сведения о составе, структуре, распределении и сезонной динамике численности, биомассы и продукции зоопланктона р. Преголи до трансформации её устьевой области представлены в ряде работ (Ежова и Цыбалева, 1995 ; Полунина, 2013, 2014 ; Полунина и др., 2018 ; Цыбалева и Потребич, 1995).

Цель настоящего исследования — оценить современное состояние зоопланктонного сообщества устьевой области реки Преголи после техногенной трансформации русла с учётом изменчивости ветровых условий.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

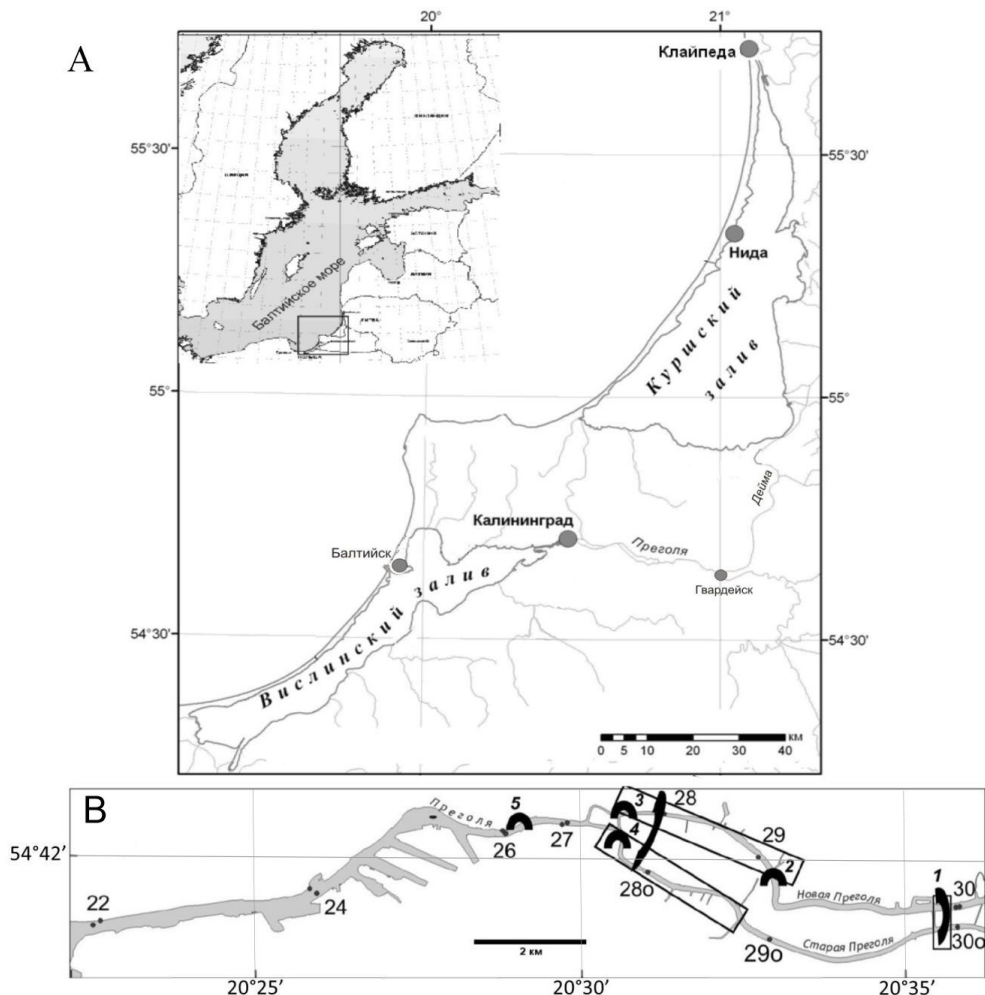
Район исследования — нижнее течение р. Преголи, Вислинский залив, юго-восточная часть Балтийского моря (далее — ЮВБ) (рис. 1А).

Пробы мезозоопланктона собраны в устьевой области р. Преголи; общая протяжённость участка составляет около 17 км, включая рукава реки Новая Преголя (далее — Н. Преголя) (ст. 28, 29 и 30) и Старая Преголя (далее — С. Преголя) (ст. 28о, 29о и 30о), участок реки после слияния рукавов (далее — УПСР) (ст. 24–27) и устье (ст. 22) (см. рис. 1В). Пробы были отобраны на 10 разрезах, где одна станция располагалась в медиали (стрешневая, центральная часть русла реки), а вторая — в рипали (прибрежная часть реки). В 1996–2006 гг. пробы отбирали ежемесячно с апреля по ноябрь, в 2011 и 2014 гг. — только в летний период (около 300 проб). В 2019 г. 20 проб были отобраны 25–26 июня. Сбор проб проводили на маломерных судах.

В рукавах Преголи глубины в медиальной части реки варьируют от 2,0 до 4,0 м; грунты илистые с большим содержанием детрита. В рипали грунты преимущественно песчаные, песчано-галечные, содержат детрит и иногда антропогенный мусор. На большей протяжённости рукавов

в рипали выражен пояс растительности, за исключением ст. 28 и 28о, где берега были забетонированы в 2014–2018 гг. После слияния рукавов до устья глубина возрастает, достигая 10 м, благодаря искусственному дноуглублению этой части реки, где расположены порты г. Калининграда. Грунты на данном участке илистые, часто содержат антропогенный мусор и различные фракции нефтяных продуктов; берега забетонированы почти на всём протяжении участка.

Зоопланктон отбирали в медиальной части реки малой сетью Джели ( $d = 14$  см; ячей 100 мкм; длина сети около 1 м) тотально от дна до поверхности (концевой груз касался грунта, затем сеть поднимали до поверхности). В рипали отбирали 50 л воды ведром и процеживали через сеть Апштейна (ячей 100 мкм), фиксировали 40%-ным раствором формальдегида до конечной концентрации в пробе 4 %. Пробы обрабатывали согласно (Методические рекомендации, 1984); биомассу рассчитывали по уравнениям зависимости массы от длины организма (Балушкина и Винберг, 1979). Проведена стандартная статистическая обработка данных с использованием пакета Microsoft Excel; рассчитаны значения корреляции (Спирмена), критерия Фишера, индексов Шеннона и Пиелу.



**Рис. 1.** Схема расположения района исследования (А) и станций отбора проб зоопланктона в устьевой области реки Преголи в 2019 г. (В) (22–30 — станции отбора проб; 1–5,  $\cap$  — мосты;  $\square$  — участки реки, на которых были проведены масштабные гидротехнические работы)

**Fig. 1.** Schematic map of the area studied (A) and zooplankton sampling sites in the estuary of the Pregolya River in 2019 (B) (22–30, sampling sites; 1–5,  $\cap$ , bridges;  $\square$ , areas of the river subjected to large-scale hydraulic engineering works)

Температуру воды измеряли водным термометром в оправе Шпиндлера, прозрачность — диском Секки. Пробы воды для определения солёности в придонном слое отбирали батометром Нискина в пластиковые 2-литровые ёмкости; затем в лаборатории определяли солёность зондом Ocean Seven 316 Plus (Idronaut, Италия); величины представлены согласно шкале практической солёности (Practical Salinity Scale).

Для оценки изменчивости гидрометеорологических условий за период с 1998 по 2006 г. использованы архивные данные Атлантического отделения Института океанологии РАН (Абрамов и Стонт, 2004); за 2011–2019 гг. — открытые данные наблюдений на метеостанции 26701 (УМКК, г. Балтийск, 54°39'N, 19°55'E) (Погода в 243 странах мира, 2020). Условия возникновения штормов и их траектории в районе ЮВБ проанализированы по синоптическим картам метеоцентра Bracknell (Великобритания) (Weather and Climate Change, 2020).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В поверхностном слое р. Преголи температура воды в июне 2019 г. изменялась от +25,5 до +26,0 °С, в придонном слое — от +20,1 до +24,0 °С. Более высокие значения отмечены в рукавах реки. В придонном слое в устье и УПСР температура была минимальной (+20,1 °С), что связано, вероятно, с прохождением по дну более холодной морской воды.

Прозрачность воды варьировала в рукавах Преголи от 1,3 до 1,8 м, а на УПСР — от 1,2 до 1,5 м; в устье значение составляло всего 1,0 м. Зафиксировано снижение прозрачности вод по продольному профилю реки от верхних станций к устью.

Максимальные показатели придонной солёности (5,6 PSU) отмечены в устье и на УПСР, при этом в поверхностном слое солёность не превышала 0,4 PSU. В рукаве С. Преголя значение солёности в поверхностном слое изменялось крайне незначительно и составляло  $(0,252 \pm 0,005)$  PSU, а в придонном —  $(0,256 \pm 0,007)$  PSU. Солёность в Н. Преголе в поверхностном слое была  $(0,250 \pm 0,002)$  PSU, а в придонном варьировала от 0,250 до 1,459 PSU. Значение солёности 1,46 PSU в рукаве Н. Преголя свидетельствует о поступлении воды из залива и канала в реку в летний период.

В период отбора проб ветер был юго-восточного направления, слабый (3–4 м·с<sup>-1</sup>).

Зоопланктон был представлен 65 видами и таксонами более высокого ранга: Rotifera — 25, Copepoda — 12, Cladocera — 28. В меропланктоне наиболее многочисленными были личинки *Bivalvia*. Впервые отмечены несколько видов коловраток и кладоцер (ранее на исследуемом участке реки их не регистрировали). Это коловратки *Ascomorpha ecaudis* Perty, 1850, *Anuraeopsis fissa* Gosse, 1851, *Lepadella* sp., *Collotheca artrochoides* (Wierzejski, 1893), *Colurella* sp. и *Conochiloides* sp., бóльшая часть которых известна как обитатели прибрежных, заросших макрофитами вод при условиях повышенного содержания биогенных веществ и взвешенного вещества. Несколько типично пресноводных видов кладоцер были также зарегистрированы нами в Преголе впервые, причём *Pleuroxus trigonellus* (O. F. Müller, 1776) по продольному профилю реки встречался почти на всех станциях, а по поперечному был наиболее многочисленным в рипали. *Simocephalus serrulatus* (Koch, 1841) и *Pleuroxus (Picripleuroxus) striatus* Schoedler, 1863 присутствовали только в прибрежных зарослях рипали С. Преголи.

В устье реки зафиксированы представители морского планктона — калянида *Temora longicornis* (O. F. Müller, 1785) и кладоцера *Evadne nordmanni* Lovén, 1836. Они, вероятно, были занесены в устье в результате нагона морских вод из канала. Численность этих видов была низкой — 140 и 9 экз.·м<sup>-3</sup> соответственно.

Максимальное число видов зоопланктона отмечено в рукавах реки (табл. 1), именно здесь обитало большинство видов кладоцер. В рипали рукавов реки с выраженным поясом растительности число видов выше, чем в медиали, за счёт коловраток и кладоцер.

На УПСР до устья разнообразие зоопланктона снизилось. Минимальное число видов отмечено в устье реки, там встречены типичные виды Вислинского залива — копеподы *Acartia* spp., *T. longicornis* и *Eurytemora affinis* и клadoцера *E. nordmanni*. Таким образом, более разнообразен зоопланктон в рукавах реки.

**Таблица 1.** Количество видов разных групп зоопланктона в р. Преголе, июнь 2019 г.

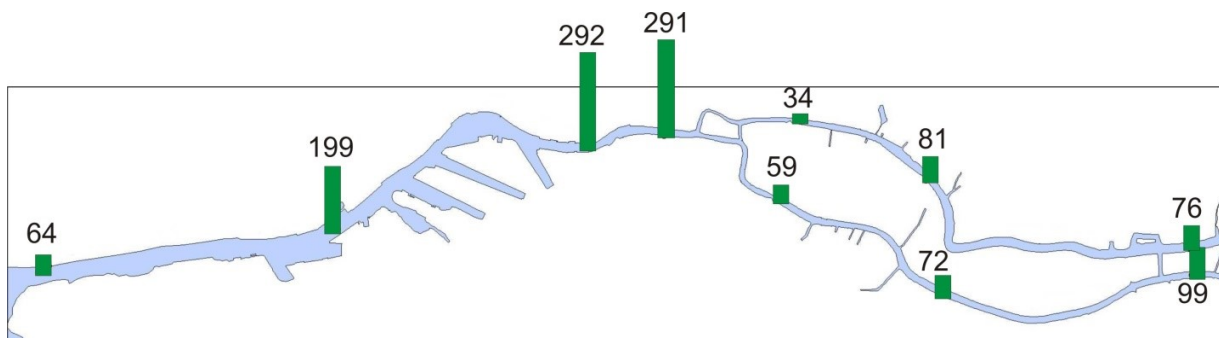
**Table 1.** Number of zooplankton species of different groups in the Pregolya River, June 2019

Группы зоопланктона	Участок реки			
	Устье	УПСР	Н. Преголя	С. Преголя
Rotifera	11	16	18	17
Copepoda	10	9	8	10
Cladocera	10	14	23	23
Меропланктон	2	2	1	1
<b>Всего</b>	<b>33</b>	<b>41</b>	<b>50</b>	<b>51</b>

Основу зоопланктона составляли веслоногие ракообразные. В рукавах Преголи массовыми видами были пресноводные циклопы *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) и *Acanthocyclops viridis* (Jurine, 1820) и их ювенильные стадии (в совокупности почти 65 % общей численности зоопланктона). После слияния рукавов и в устье массово развивалась эвригалинная калянида *E. affinis* и её ювенильные стадии (около 33 % общей численности зоопланктона), однако доля *M. leuckarti* оставалась существенной (почти 26 %).

Вклад клadoцер в общую численность зоопланктона в изучаемый период был невелик. В рукавах реки их доля была наиболее существенной — около 15 % общей численности зоопланктона. Многочисленным был вид *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller, 1785), составляющий около 6 % общей численности зоопланктона. Ниже по течению, после слияния рукавов, доля клadoцер сократилась до 1 % от общей численности. В среднем, для всего исследуемого участка реки, численность клadoцер не превышала 7 тыс. экз.·м<sup>-3</sup>.

Распределение зоопланктона по продольному профилю реки показало, что более высокие значения численности зарегистрированы после слияния рукавов (рис. 2). В рукавах максимальные значения численности были в 3–7 раз ниже таковых, отмеченных для УПСР и устья.



**Рис. 2.** Распределение зоопланктона (численность, тыс. экз.·м<sup>-3</sup>) в медиали р. Преголи, июнь 2019 г.

**Fig. 2.** Distribution of zooplankton (abundance, thousand ind.·m<sup>-3</sup>) in the medial of the Pregolya River, June 2019

Распределение биомассы зоопланктона по продольному профилю реки аналогично распределению численности: максимальные значения биомассы зарегистрированы после слияния рукавов, прежде всего за счёт высокой численности и биомассы довольно крупной *E. affinis* (табл. 2).

Средняя биомасса зоопланктона в рукавах Преголи — около  $200 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ , что почти в 10 раз ниже показателей биомассы в районе реки после слияния рукавов. Основу биомассы составляли веслоногие рачки. Биомасса кладоцер была выше в рипали реки, чем в медиали.

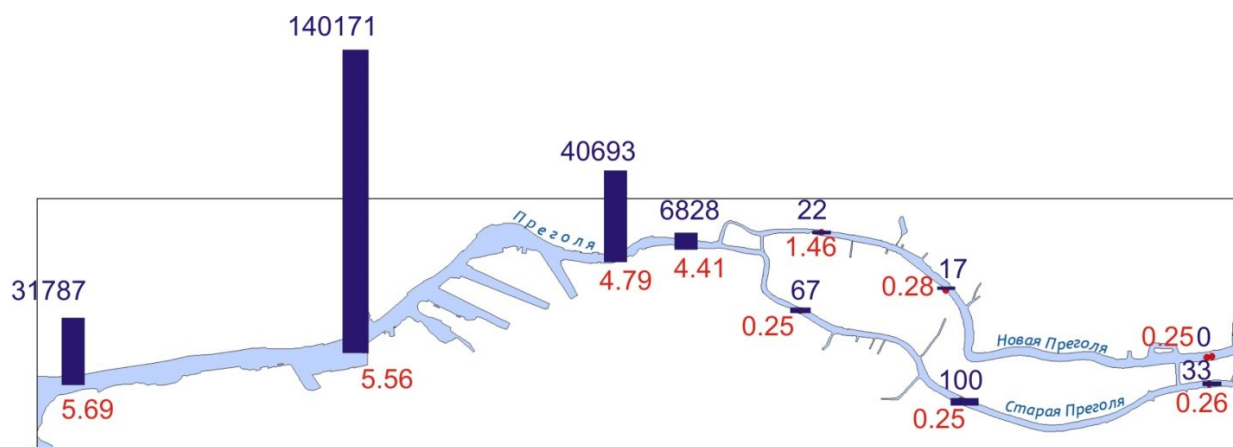
Значения индекса Шеннона и Пиелу разных участков реки показали, что наиболее разнообразным и выровненным является сообщество в рукавах Преголи (табл. 1, 2). Для всей устьевой области реки индекс Шеннона составил 3,2, а индекс Пиелу — 0,77. Это характеризует сообщество зоопланктона как сбалансированное, с высоким видовым разнообразием.

**Таблица 2.** Число видов, численность, биомасса, значения индекса Шеннона и Пиелу сообщества зоопланктона на разных участках реки Преголи, июнь 2019 г. (М — медиаль; Р — рипаль)

**Table 2.** Species number, abundance, biomass, and values of the Shannon and Pielou indices of zooplankton community at different areas of the Pregolya River, June 2019 (M denotes medial; P, ripal)

Показатель	Устье		УПСР		Н. Преголя		С. Преголя		Вся устьевая область
	М	Р	М	Р	М	Р	М	Р	
Число видов	15	24	42	37	31	40	30	38	65
Численность, тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-3}$	64–752		30–291		17–90		39–101		17–752
Биомасса, мг $\cdot\text{м}^{-3}$	620–1550		182–5600		20–515		161–534		20–5600
Индекс Шеннона	1,1		1,9		2,8		2,8		3,2
Индекс Пиелу	0,31		0,51		0,69		0,71		0,77

Наиболее высокая численность каляниды *E. affinis*, обитателя вод Вислинского залива, отмечена на УПСР и в устье реки (рис. 3), что типично для ситуации на данном участке (Полунина, 2013 ; Полунина и др., 2018). Летом 2019 г. этот вид был впервые зарегистрирован и в рукаве Н. Преголя. В период отбора проб придонная солёность в Н. Преголе была выше, чем в рукаве С. Преголя (рис. 3). Ранее в осенний период было зафиксировано повышение придонной солёности в С. Преголе относительно значения в Н. Преголе; сделан вывод о преимущественном поступлении вод при нагонах именно в рукав С. Преголя (Полунина и др., 2018). В июне 2019 г. обнаружена заметная положительная прямая корреляция между численностью *E. affinis* и солёностью придонных вод ( $R = 0,69$  при  $p = 0,13$ ).

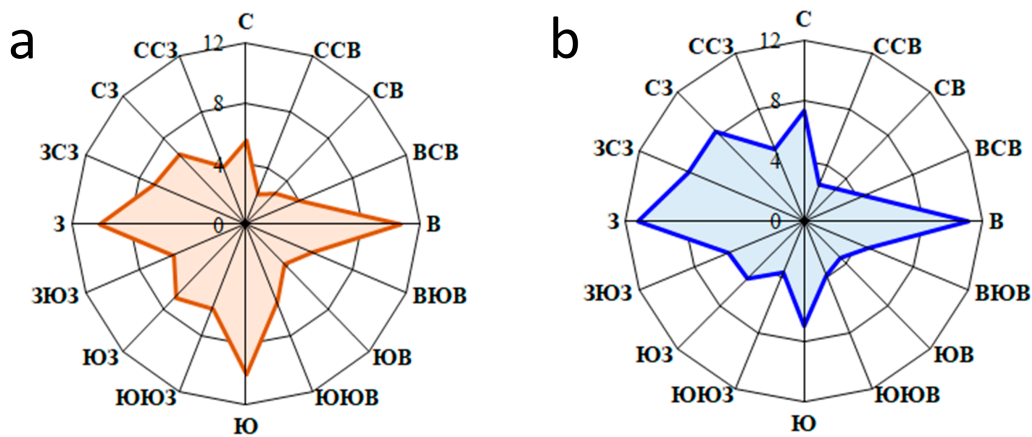


**Рис. 3.** Распределение *Eurytemora affinis* (синие столбики — численность, экз. $\cdot\text{м}^{-3}$ ) и придонной солёности (красные цифры) в устьевой области р. Преголи, июнь 2019 г.

**Fig. 3.** Distribution of *Eurytemora affinis* (blue column, abundance, ind. $\cdot\text{м}^{-3}$ ) and bottom salinity (red figures) in the estuary of the Pregolya River, June 2019

Важным фактором, влияющим на нагоны вод из залива в реку, является частота и сила ветров. Проведённый анализ ветровых условий в период активной антропогенной трансформации русла (2011–2019) и перед ней по данным метеостанции г. Балтийска подтвердил региональную климатическую особенность — преобладание ветров западных румбов и ориентированность розы ветров в зональном направлении (запад — восток) (рис. 4), вдоль которого и происходят сгонно-нагонные явления.

В апреле — октябре (вегетационный период) по сравнению с годовым ходом увеличивается повторяемость З — СЗ — С румбов при уменьшении ветров от южной половины горизонта (рис. 4). Именно ветер западных румбов, особенно штормовой, вызывает нагон солоноватых вод в устье реки (Сергеева, 2013).



**Рис. 4.** Средняя повторяемость (%) направлений ветра (роза ветров), г. Балтийск, 2011–2019 гг.: а — среднегодовая; б — за вегетационный период (апрель — октябрь)

**Fig. 4.** Mean frequency (%) of wind directions (wind rose), Baltiysk, 2011–2019: a, mean annual; b, during vegetation period (April to October)

За вегетационный период (апрель — октябрь) 1996–2006 гг. (до масштабной антропогенной трансформации русла реки) повторяемость ветра юго-западного и западного (ЮЗ — З) направления составила 38 % от всех направлений; на западный ветер приходилось 25 %, на юго-западный — 13 %. За вегетационный период (апрель — октябрь) 2011–2019 гг. ветры юго-западного — западного направления сохранили своё господство: в совокупности их повторяемость составила 30 % повторяемости ветров всех направлений (западное — 25 %, юго-западное — 5 %). Статистическое сравнение повторяемости ветров за 1996–2006 и 2011–2019 гг. не выявило значимых отличий ( $F = 0,04$  при  $p = 0,84$ ;  $F$  критическое = 4,60). Значимого изменения частоты ветров эффективного сгонно-нагонного направления (ЮЗ — З) в период 2011–2019 гг. не обнаружено.

Проанализирована связь сезонной частоты и скорости ветров западных направлений с количественными показателями эвригалинного вида калянид *E. affinis* в устьевой области р. Преголи за вегетационный период 1996–2006 гг. (табл. 3).

Выявлена положительная прямая корреляция между численностью *E. affinis* и повторяемостью ветров западных румбов —  $R = 0,66$  при  $p = 0,05$ ; при этом значение критерия Фишера  $F$  составило 4,56 при  $p = 0,05$  ( $F$  критическое = 4,60). Обнаружена высокая положительная корреляция между численностью рачка и скоростью ветров западных направлений —  $R = 0,82$  при  $p = 0,05$ ; при этом  $F = 4,58$  при  $p = 0,05$  ( $F$  критическое = 4,60). Это подтверждает проникновение вверх по реке эвригалинных рачков *E. affinis* при увеличении частоты повторяемости и в большей мере скорости ветров западного направления.

**Таблица 3.** Сезонная динамика численности рачка *Eurytemora affinis* и характеристик ветров западных румбов в устьевой области р. Преголи (в среднем за 1996–2006 гг.)

**Table 3.** Seasonal dynamics of decapod *Eurytemora affinis* abundance and characteristics of the west winds in the estuary of the Pregolya River (mean for 1996–2006)

Показатель	Порядковый номер месяца							
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Численность <i>Eurytemora affinis</i> , экз.·м <sup>-3</sup>	2176 ± 1139	5066 ± 3276	1062 ± 1003	995 ± 735	1286 ± 1172	9269 ± 3293	28951 ± 20154	36856 ± 29541
Повторяемость ветров западных румбов, %	29	31	39	29	35	34	41	39
Средняя скорость ± σ ветров западных румбов, м·с <sup>-1</sup>	3,8 ± 2,49	3,7 ± 1,76	4,2 ± 2,39	4,0 ± 2,45	4,4 ± 2,69	4,1 ± 2,35	4,5 ± 3,46	5,7 ± 3,58

Рассмотрим штормовые ситуации, когда скорость ветра превышала 15 м·с<sup>-1</sup>. Всего за вегетационный период (апрель — октябрь) 2011–2019 гг. зарегистрировано более 70 штормов (табл. 4). В осенние месяцы (сентябрь и октябрь) фиксировали до 7 штормовых ситуаций; скорость ветра достигала 22–23 м·с<sup>-1</sup>. В апреле — августе повторяемость составила 1–2 шторма в месяц. В отдельные годы в эти месяцы штормов не было. В 2011–2015 гг. штормы в основном характеризовались скоростью ветра до 18 м·с<sup>-1</sup>; исключением стал октябрь 2012 г., когда прошли 4 шторма от западных румбов скоростью до 21–23 м·с<sup>-1</sup>. Для периода 2016–2019 гг. отмечено усиление штормовой активности в осенние месяцы. В 2017 г. атлантические штормы характеризовались ветрами западных направлений скоростью до 20–23 м·с<sup>-1</sup> (9–10 баллов по шкале Бофорта) и продолжительностью свыше 1,5 суток. Количество штормов в выделенных подпериодах не изменилось: за первый (2011–2015) зарегистрировано 36 штормов, за второй (2016–2019) — 35. Наибольший вклад вносили осенние штормы. Во второй подпериод при уменьшении весенне-летних штормов увеличилось количество осенних (27 штормов).

Общая продолжительность штормов во второй подпериод (2016–2019) возросла почти в 1,5 раза — до 641 ч (значение в 2011–2015 гг. — 407 ч), особенно осенью. Увеличилась интенсивность штормов: средняя максимальная скорость составила (19 ± 3) м·с<sup>-1</sup>, максимальная продолжительность — 41 ч (см. табл. 4).

**Таблица 4.** Основные характеристики штормовых ветров (суммарное и максимальное количество штормов за месяц; средняя максимальная и максимальная измеренная скорость; суммарная и максимальная продолжительность штормов) за вегетационный период и сезоны 2011–2019 гг. по данным метеорологического мониторинга ЮВБ

**Table 4.** Key characteristics of storm winds (total and maximum number of storms *per* month; mean maximum and maximum measured speed; and total and maximum duration of storms) for the vegetation period and seasons of 2011–2019 according to meteorological monitoring data of the southeastern Baltic

Характеристика		2011–2019				2011–2015				2016–2019			
		IV–X	IV–V	VI–VIII	IX–X	IV–X	IV–V	VI–VIII	IX–X	IV–X	IV–V	VI–VIII	IX–X
Количество штормов	Σ	71	10	9	52	36	6	5	25	35	4	4	27
	<i>max</i>	7	2	2	7	5	2	2	5	7	2	2	7
Измеренная скорость, м·с <sup>-1</sup>	Ср.	16	14	15	18	15	14	14	17	18	14	16	19
	<i>max</i>	23	14	18	23	23	14	18	23	22	14	17	22
Продолжительность, ч	Σ	1343	150	162	1076	407	35	46	319	641	52	42	447
	<i>max</i>	220	24	18	179	29	20	17	29	41	13	17	41

Статистическое сравнение данных за два подпериода (2011–2015 и 2016–2019 гг.) не выявило значимых отличий ни по количеству штормов ( $F = 0,002$  при  $p = 0,96$ ), ни по измеренной скорости ( $F = 0,02$  при  $p = 0,96$ ), ни по продолжительности штормов ( $F = 0,28$  при  $p = 0,61$ ) ( $F$  критическое = 5,99). Можно считать период 2011–2019 гг. по этим показателям однотипным; различия в подпериодах несущественны.

### ОБСУЖДЕНИЕ

В начале вегетационного сезона 2019 г. (апрель — май) сложились нетипичные гидрометеорологические условия. Синоптическая ситуация в апреле способствовала сгону водных масс в прибрежной части ЮВБ и резкому понижению уровня моря из-за ветров восточных румбов. По данным метеостанций, в апреле выпало минимальное количество осадков (г. Пионерский — 3,6 мм·мес.<sup>-1</sup>; г. Балтийск — 0,0 мм·мес.<sup>-1</sup>; пос. Нида — 0,0 мм·мес.<sup>-1</sup> (следы осадков); г. Клайпеда — 3,3 мм·мес.<sup>-1</sup>) (Погода в 243 странах мира, 2020). Из-за длительного дефицита осадков сток р. Преголи был минимальным, и лагуны ЮВБ обмелели (Килесо и Стонт, 2020). В начале мая, по данным сайта Sea Level Anomalies (2019), в восточной части Калининградского залива (устье р. Преголи) в результате прохождения штормового циклона с западными ветрами зарегистрирован нагон. На гидропосту Музея Мирового океана, расположенного на р. Преголе на 200 м ниже слияния двух рукавов реки, зафиксированы рост уровня на 50 см [(от -10 до +40 см БС (по Балтийской системе высот)] и смена направления потока р. Преголи («обратное» течение скоростью до 0,3 м·с<sup>-1</sup>). Солёность в приповерхностном слое увеличилась примерно в 5 раз (с 0,4 до 2,1 PSU).

В июне 2019 г. при прохождении двух атлантических циклонов ветер западных румбов усиливался до 14 м·с<sup>-1</sup>, что привело, вероятно, к нагону вод залива вверх по течению р. Преголи. Июнь отмечен как самый тёплый месяц 2019 г.: среднемесячная температура составила +20,4 °С (г. Балтийск) (Погода в 243 странах мира, 2020). Между тем обычно в Калининградском регионе самые высокие среднемесячные температуры воздуха характерны для июля — августа (Стонт и др., 2020а). Температура воды в реке в июне 2019 г. была выше почти на 5 °С среднееголетних значений 1997–2002 гг. (Абрамов и Стонт, 2004). Эти метеорологические явления повлияли на низкий сток реки. Уровень в акватории ЮВБ за последние десятилетия значительно повысился (Стонт и др., 2020b). Повышение уровня рассматривалось как эвстатическое, оно было обусловлено увеличением входных расходов через Датские проливы вследствие усиления западной формы атмосферной циркуляции. Проведение берегоустроительных и дноуглубительных работ привело к расширению площади живого сечения реки, что при повышении уровня увеличивает расход реки (Сергеева, 2005). На распределение популяций зоопланктона сток рек в эстуарных зонах влияет значительно, чем другие параметры (температура, солёность, условия питания и хищничество) (Paturej, 2008 ; Peitsch et al., 2000).

Возрастание интенсивности и продолжительности штормов обуславливает увеличение объёма воды, поступающей из залива и канала в реку при нагонах (Сергеева, 2013). Число дней «обратного» течения в Преголе достигает 90 в год; наибольшие скорости регистрируют в осенние и зимние месяцы, однако и в июле были отмечены скорости до 0,4 м·с<sup>-1</sup> (Абрамов и Стонт, 2004). Общей закономерностью нагонных явлений в реках является проникновение планктонных организмов из залива или моря вверх по рекам (Paturej, 2008 ; Peitsch et al., 2000). В Преголе в осенний сезон значимый вклад в общую численность, биомассу и продуктивность зоопланктона вносят эвригаллинные рачки *E. affinis* и *Acartia* spp. (Полунина и др., 2018).

Значения прозрачности исследуемого участка реки в июне 2019 г. превышали среднееголетние величины за период 1994–2005 гг. (Чубаренко, 2007), что связано, возможно, с прекращением работы некоторых расположенных на реке предприятий, в том числе



целлюлозно-бумажного завода. Более низкая прозрачность вод устья реки обусловлена значительным влиянием мутных вод Вислинского залива и канала. Воды в заливе имеют более высокие показатели взвешенного вещества (в среднем около  $30 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-1}$ ), чем в реке и море, а максимум взвеси приходится на июнь — июль (Чечко, 2006).

Максимальные показатели придонной солёности зафиксированы в июне 2019 г. в устье и на участке после слияния рукавов — 5,6 PSU. Повышение значений солёности до 4 PSU на этом участке реки было отмечено и в предыдущие годы исследований (1994–2005) в результате нагона морских вод (Чубаренко, 2007). В июле 2015 г. солёность на УПСР составила 2,2 PSU, а к устью реки увеличилась до 4,4 PSU (Лукашин и др., 2018). Нагонные явления в р. Преголе особенно значимы в осенний период, хотя они могут происходить и в летние месяцы, что наблюдали, вероятно, и в июне 2019 г. при прохождении двух активных циклонов с ветрами западных румбов.

В зоопланктоне исследуемого участка реки в июне 2019 г. отмечено 65 видов и таксонов более высокого ранга. Не выявлено сокращения числа видов зоопланктона при сравнении с данными 1996–2006 гг. (Полунина, 2013), когда число зарегистрированных видов составило ( $62 \pm 10$ ). Основу зоопланктона как в 2019 г., так и в период до масштабных гидротехнических работ на реке составляли планктонные ракообразные; особенности распределения по продольному профилю реки сохранились: в рукавах преобладали пресноводные циклопы, а на участке от слияния до устья — эвригалинный *E. affinis*. Общая численность и биомасса зоопланктона в рипали изменялись в пределах  $17,6\text{--}762 \text{ тыс. экз.}\cdot\text{м}^{-3}$  и  $278\text{--}1870 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$  соответственно, в медиали —  $34\text{--}292 \text{ тыс. экз.}\cdot\text{м}^{-3}$  и  $254\text{--}5647 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$  соответственно. Средняя численность и биомасса зоопланктона в июне 2019 г. [ $(136 \pm 111) \text{ тыс. экз.}\cdot\text{м}^{-3}$  и  $(860 \pm 840) \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$  соответственно] были выше среднемноголетних июньских показателей в 1996–2006 гг., в период до трансформации русла [ $(71 \pm 66) \text{ тыс. экз.}\cdot\text{м}^{-3}$  и  $(664 \pm 337) \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$  соответственно]. Отмечена высокая численность *E. affinis*, типичного обитателя вод Вислинского залива, на УПСР и в устье в июне 2019 г., что характерно для данных участков реки и было зафиксировано до трансформации русла (Полунина и др., 2018). Отличительной особенностью исследования 2019 г. стало присутствие этого вида в рукаве Н. Преголя, где он ранее не был зарегистрирован, согласно многолетним данным (1996–2006, 2011, 2014 гг.). Наличие этого вида в рукавах реки, а также значения солёности воды могут быть следствием нагонов из залива в рукав Н. Преголя.

Существенное влияние на нагоны вод в р. Преголю из залива оказывают частота и сила ветров западного направления, связанных со штормовыми циклонами. Известно, что в 1996–2010 гг. установлено снижение зимой силы (скорости) ветра и его зональной составляющей и незначительный рост летом и осенью (Абрамов и др., 2013). В начале XXI в. отмечена активизация штормовых процессов в ЮВБ, связанная с усилением западной формы атмосферной циркуляции над Северной Атлантикой; она указана в ряде работ (Дроздов и Смирнов, 2011; Медведева и др., 2015). Штормовые процессы в осенне-зимний период типичны для акватории ЮВБ, в летний сезон штормы наблюдаются редко. При штормовых ветрах эффективного (ЮЗ — З) направления повышается вероятность нагонных явлений. Выявлено увеличение общей продолжительности штормов в 2016–2019 гг. почти в два раза по сравнению с таковой в 2011–2015 гг. Это привело к росту объёма воды, проникающей из залива в Преголю (Сергеева, 2005), и, соответственно, к поступлению зоопланктона из залива в реку.

В эстуарных зонах и в низовьях рек других районов Балтики отмечены изменение состава и структуры зоопланктона и рост количественных показателей планктона за счёт появления солоноватоводных и морских видов (Телеш, 2008; Paturej, 2008; Peitsch et al., 2000).

За вегетационные периоды 2011–2019 гг., по данным метеостанции г. Балтийска, установлено преобладание ветров западного направления. При сохранении доминирующей роли чисто

западного ветра (25 %) уменьшилась повторяемость юго-западного. В работе (Кустикова и Ахмедова, 2017) также зафиксировано изменение структуры направлений ветров в южной части Вислинского залива за 2007–2016 гг. (март — август).

Распределение видов зоопланктона по продольному профилю р. Преголи в значительной мере обусловлено стонно-нагонными явлениями, которые зависят от ветровых условий. Выявленное уменьшение совокупного влияния ветров эффективного направления с 38 % в 1998–2006 гг. (период до трансформации русла) до 30 % в 2011–2019 гг. не могло стать причиной существенно повышения частоты нагонов в реку. Несмотря на некоторое снижение повторяемости ветров западных румбов, отмечено увеличение в вегетационный период силы и частоты штормовых ветров эффективного направления. Выявлена положительная прямая корреляция между численностью эвригалинных рачков *E. affinis* и скоростью ветров западных направлений ( $R = 0,82$  при  $p = 0,05$ ). Уничтожение прибрежной растительности и бетонирование набережных в рукаве Н. Преголя могли способствовать беспрепятственному проникновению вверх по реке вод залива при нагонных явлениях.

#### **Выводы:**

1. После проведённых масштабных гидротехнических работ в нижнем течении р. Преголи в летнем зоопланктоне 2019 г. не выявлено сокращения числа видов. При этом отмечены некоторые структурные изменения. Обнаружены отдельные виды, обитающие в условиях повышенного содержания биогенных веществ и взвешенного вещества. Количественные показатели зоопланктона [численность ( $136 \pm 111$ ) тыс. экз. $\cdot$ м<sup>-3</sup> и биомасса ( $860 \pm 840$ ) мг $\cdot$ м<sup>-3</sup>] измеримы с аналогичными данными до трансформации русла реки [( $71 \pm 66$ ) тыс. экз. $\cdot$ м<sup>-3</sup> и ( $664 \pm 337$ ) мг $\cdot$ м<sup>-3</sup> соответственно]. На участке реки от слияния рукавов до устья зарегистрированы нетипичные для летнего зоопланктона высокие значения численности и биомассы видов — обитателей залива *Eurytemora affinis* и *Acartia* spp., что ранее было характерно только для осеннего периода. В рукаве Н. Преголя в летний сезон эвригалинная калянида *E. affinis* отмечена впервые.
2. Статистически значимого изменения частоты ветров эффективного стонно-нагонного направления (ЮЗ — З) в 2011–2019 гг. (30 %) относительно 1996–2006 гг. (38 %) не выявлено. Отмечены высокая частота ветров западного направления и сила штормов в 2011–2019 гг., что повлияло на высоту нагонов, которые вызывают подпор воды, повышение уровня и затопки солоноватых вод из залива и канала в р. Преголю. Это способствовало распространению эвригалинного рачка *E. affinis* из Вислинского залива и канала вверх по течению реки. Отмечена высокая прямая положительная корреляция между численностью рачков и скоростью ветра. Увеличение силы ветров в совокупности с видоизменением поперечного профиля реки (бетонированием набережных, уничтожением зарослей макрофитов) повлияло на интенсивность поступления вод из залива в рукава реки при нагонных явлениях и стало важным фактором, обуславливающим распространение эвригалинных видов в рукавах реки в летний период.
3. В связи с тем, что в рукаве С. Преголя расположен основной городской водозабор, необходимо проводить наблюдения за распространением осолонённой воды из залива по продольному профилю р. Преголи в том числе с использованием зоопланктонных видов — индикаторов (*E. affinis* и *Acartia* spp.).

Отбор и обработка проб зоопланктона в 2019 г. выполнены при финансовой поддержке РФФИ и Калининградской области по проекту № 19-45-390006; сбор метеоданных — по проекту № 19-45-390012. Анализ и интерпретация многолетних данных проведены в рамках государственного задания FMWE-2021-0012.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Абрамов Р. В., Стонт Ж. И. «Витязь» и «Балтийская коса». *Погода и экологическая обстановка 1997–2002 гг. Данные лаборатории морской метеорологии* / отв. ред. Е. В. Краснов. Калининград : Изд-во Калининг. гос. ун-та, 2004. 307 с. [Abramov R. V., Stont Zh. I. "Vityaz" i "Baltiiskaya kosa". *Pogoda i ekologicheskaya obstanovka 1997–2002 gg. Dannye laboratorii morskoi meteorologii* / E. V. Krasnov (Ed.). Kaliningrad : Izd-vo Kalining. gos. un-ta, 2004, 307 p. (in Russ.)]
2. Абрамов Р. В., Гушин О. А., Навроцкая С. Е., Стонт Ж. И. Гидрометеорологический мониторинг побережья Юго-Восточной Балтики в 1996–2010 гг. // *Известия Российской академии наук. Серия географическая*. 2013. № 1. С. 54–61. [Abramov R. V., Gushchin O. A., Navrotskaya S. E., Stont Zh. I. Hydrometeorological monitoring at the south-east Baltic Sea coast in 1996–2010. *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya*, 2013, no. 1, pp. 54–61. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.15356/0373-2444-2013-1-54-61>
3. Балушкина Е. В., Винберг Г. Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных ракообразных // *Общие основы изучения водных экосистем* / под ред. Г. Г. Винберга. Ленинград : Наука, Ленингр. отд-ние, 1979. С. 169–172. [Balushkina E. V., Vinberg G. G. Dependence between mass and body length in planktonic crustaceans. In: *Obshchie osnovy izucheniya vodnykh ekosistem* / G. G. Vinberg (Ed.). Leningrad : Nauka, Leningr. otd-nie, 1979, pp. 169–172. (in Russ.)]
4. *Биологические сообщества реки Преголя (бассейн Вислинского залива, Балтийское море)* / под ред. Е. Е. Ежовой. Калининград : Смартбукс, 2013. 246 с. [*Biologicheskie soobshchestva reki Pregolya (bassein Vislinskogo zaliva, Baltiiskoe more)* / E. E. Ezhova (Ed.). Kaliningrad : Smartbuchs, 2013, 246 p. (in Russ.)]
5. Домнин Д. А., Пилипчук В. А., Карманов К. В. Формирование затока солоноватых вод в лагунно-эстуарной системе водосборного бассейна Вислинского залива и реки Преголи в результате сгонно-нагонных явлений // *Естественные и технические науки*. 2013. № 6. С. 206–211. [Domnin D. A., Pilipchuk V. A., Karmanov K. V. Formirovanie zatoka solonovatykh vod v lagunno-estuarnoi sisteme vodosbornogo basseina Vislinskogo zaliva i reki Pregoli v rezul'tate sgonno-nagonykh yavlenii. *Estestvennye i tekhnicheskie nauki*, 2013, no. 6, pp. 206–211. (in Russ.)]
6. Дроздов В. В., Смирнов Н. П. Многолетняя динамика климата и гидрологического режима в районе Балтийского моря и её причины // *Метеорология и гидрология*. 2011. № 5. С. 77–87. [Drozdov V. V., Smirnov N. P. Long-term changes of climate and hydrological regime in the Baltic region and their causes. *Meteorologiya i gidrologiya*, 2011, no. 5, pp. 77–87. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.3103/S1068373911050086>
7. Ежова Е. Е., Цыбалева Г. А. Видовой состав и распределение макрозообентоса и зоопланктона в нижнем течении р. Преголя в летне-осенний период 1995 г. // *Экологические проблемы Калининградской области : сборник научных трудов / Калининградский университет. Калининград, 1997. С. 29–36. [Ezhova E. E., Tsybaleva G. A. Vidovoi sostav i raspredelenie makrozoobentosa i zooplanktona v nizhnem techenii r. Pregolya v letne-osennii period 1995 g. In: *Ekologicheskie problemy Kaliningradskoi oblasti : sbornik nauchnykh trudov / Kaliningradskii universitet. Kaliningrad, 1997, pp. 29–36. (in Russ.)]**
8. Килесо А. В., Стонт Ж. И. Некоторые аспекты изменчивости уровня Куршского залива (Юго-Восточная Балтика) при различных синоптических ситуациях // *Гидрометеорология и экология*. 2020. № 61. С. 494–506. [Kilesa A. V., Stont Zh. I. Some aspects of the water level variability of the Curonian Lagoon (South-Eastern Baltic) under various synoptic situations. *Gidrometeorologiya i ekologiya*, 2020, no. 61, pp. 494–506. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.33933/2074-2762-2020-61-494-506>
9. Кустикова А. А., Ахмедова Р. Н. Результаты изучения ветрового режима Калининградского залива по станции Мамоново // *Вестник молодёжной науки*. 2017. № 1 (8). 5 с. [Kustikova A. A., Akhmedova R. N. Results regime wind in Kaliningrad gulf for st. Mamonovo. *Vestnik molodezhnoi nauki*, 2017, no. 1 (8), 5 p. (in Russ.)]

10. Лукашин В. Н., Кречик В. А., Клювиткин А. А., Стародымова Д. П. Геохимия взвешенного вещества в маргинальном фильтре реки Преголи (Балтийское море) // *Океанология*. 2018. Т. 58, № 6. С. 933–947. [Lukashin V. N., Krechik V. A., Klyuvitkin A. A., Starodymova D. P. Geochemistry of suspended particulate matter in the marginal filter of the Pregolya River (Baltic Sea). *Okeanologiya*, 2018, vol. 58, no. 6, pp. 933–947. (in Russ.)]. <http://dx.doi.org/10.1134/S0030157418060102>
11. Медведева А. Ю., Архипкин В. С., Мысленков С. А., Зилитинкевич С. С. Волновой климат Балтийского моря на основе результатов, полученных с помощью спектральной модели SWAN // *Вестник Московского университета. Серия 5. География*. 2015. № 1. С. 12–22. [Medvedeva A. Yu., Arkhipkin V. S., Myslenkov S. A., Zilitinkevich S. S. Wave climate of the Baltic Sea following the results of the SWAN spectral model application. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 5. Geografiya*, 2015, no. 1, pp. 12–22. (in Russ.)]
12. *Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоёмах. Зоопланктон и его продукция* / сост.: А. А. Салазкин, М. Б. Иванова, В. А. Огородников ; науч. ред.: Г. Г. Винберг, Г. М. Лаврентьева. Ленинград : Гос. НИИ озёрного и речного рыбного хоз-ва, 1984. 33 с. [Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnykh vodoemakh. Zooplankton i ego produktsiya / A. A. Salazkin, M. B. Ivanova, V. A. Ogorodnikov (Contrs); G. G. Vinberg, G. M. Lavrent'eva (Eds). Leningrad : Gos. NII ozernogo i rechnogo rybnogo khoz-va, 1984, 33 p. (in Russ.)]
13. Наумов В. А. Материалы инженерно-гидрометеорологических изысканий в бассейне реки Преголи. Максимальные расчётные уровни воды // *Вестник науки и образования Северо-Запада России*. 2015. Т. 1, № 3. С. 42–48. [Naumov V. A. Materials engineering and hydrometeorological research in the Pregel River basin. The maximum design water levels. *Vestnik nauki i obrazovaniya Severo-Zapada Rossii*, 2015, vol. 1, no. 3, pp. 42–48. (in Russ.)]
14. Полунина Ю. Ю. Зоопланктон р. Преголя // *Биологические сообщества реки Преголя (бассейн Вислинского залива, Балтийское море)* / под ред. Е. Е. Ежовой. Калининград : Смартбукс, 2013. С. 112–134. [Polunina Yu. Yu. Zooplankton r. Pregolya. In: *Biologicheskie soobshchestva reki Pregolya (bassein Vislinskogo zaliva, Baltiiskoe more)* / E. E. Ezhova (Ed.). Kaliningrad : Smartbuks, 2013, pp. 112–134. (in Russ.)]
15. Полунина Ю. Ю. Сезонный цикл развития зоопланктона нижнего течения реки Преголи // *Известия Калининградского государственного технического университета*. 2014. № 32. С. 39–46. [Polunina Yu. Yu. Sezonnii tsikl razvitiya zooplanktona nizhnego techeniya reki Pregoli. *Izvestiya Kaliningradskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2014, no. 32, pp. 39–46. (in Russ.)]
16. Полунина Ю. Ю., Родионова Н. В., Цыбалева Г. А. Влияние гидрологических условий на формирование зоопланктона в нижнем течении реки Преголя (бассейн Балтийского моря) // *Водные ресурсы*. 2018. Т. 45, № 5. С. 537–545. [Polunina Y. Y., Rodionova N. V., Tsybaleva G. A. Effect of hydrological conditions on zooplankton formation in the lower reaches of the Pregolya R. (Baltic Sea basin). *Vodnye resursy*, 2018, vol. 45, no. 5, pp. 537–545. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0321059618050176>
17. *Погода в 243 странах мира* : [сайт]. [Pogoda v 243 stranakh mira : [site]. (in Russ.)]. URL: <http://www.rp5.ru> [accessed: 01.12.2020].
18. Сергеева Л. Г. Оценка возможного влияния строительства глубоководного морского порта на гидрологический режим Вислинской лагуны // *Балтийский альманах : научно-популярный сборник*. Калининград : Капрос, 2013. Вып. 12. С. 25–27. [Sergeeva L. G. Otsenka vozmozhnogo vliyaniya stroitel'stva glubokovodnogo morskogo porta na gidrologicheskii rezhim Vislinskoi laguny. *Baltiiskii al'manakh : nauchno-populyarnyi sbornik*. Kaliningrad : Kapros, 2013, iss. 12, pp. 25–27. (in Russ.)]
19. Сергеева Л. Г. Повышение уровня поверхности моря и температуры воздуха в юго-восточной части Балтийского моря как проявление глобальных процессов // *Безопасность мореплавания и надёжность судовых технических средств*. Санкт-Петербург, 2005. С. 180–185. [Sergeeva L. G. Povyshenie urovennoy poverkhnosti morya i temperatury vozdukhа v yugo-vostochnoy chasti Baltiyskogo morya kak proyavleniye globalnykh protsessov // *Bezopasnost' moreplavaniya i nadёzhnost' sudovykh tekhnicheskikh sredstv*. Sankt-Peterburg, 2005. С. 180–185. (in Russ.)]

- urovennoi poverkhnosti morya i temperatury vozdukhа v yugo-vostochnoi chasti Baltiiskogo morya kak proyavlenie global'nykh protsessov. In: *Bezopasnost' moreplavaniya i nadezhnost' sudovykh tekhnicheskikh sredstv*. Saint-Petersburg, 2005, pp. 180–185. (in Russ.)]
20. Стонт Ж. И., Буканова Т. В., Крек Е. В. Изменчивость климатических характеристик прибрежной части Юго-Восточной Балтики в начале XXI века // *Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные и медицинские науки*. 2020а. Вып. 1. С. 81–94. [Stont Zh. I., Bukanova T. V., Krek E. V. *Izmenchivost' klimaticheskikh kharakteristik pribrezhnoi chasti Yugo-Vostochnoi Baltiki v nachale XXI veka*. *Vestnik Baltiiskogo federal'nogo universiteta im. I. Kanta. Seriya: Estestvennye i meditsinskie nauki*, 2020a, iss. 1, pp. 81–94. (in Russ.)]
  21. Стонт Ж. И., Навроцкая С. Е., Чубаренко Б. В. Многолетние тенденции изменчивости гидрометеорологических характеристик в Калининградском регионе // *Океанологические исследования*. 2020b. Т. 48, № 1. С. 45–61. [Stont Zh. I., Navrotskaya S. E., Chubarenko B. V. *Long-term tendencies in variations of hydrometeorological characteristics in Kaliningrad Oblast*. *Okeanologicheskie issledovaniya*, 2020b, vol. 48, no. 1, pp. 45–61. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2020.48\(1\).3](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2020.48(1).3)
  22. Телеш И. В. Видовое разнообразие и структура сообществ зоопланктона в эстуарии реки Невы // *Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы* / под ред. А. Ф. Алимова, С. М. Голубкова. Москва ; Санкт-Петербург : Тов-во науч. изд. КМК, 2008. С. 144–155. [Telesh I. V. *Vidovoe raznoobrazie i struktura soobshchestv zooplanktona v estuarii reki Nevy*. *Ekosistema estuariya reki Nevy: biologicheskoe raznoobrazie i ekologicheskie problemy* / A. F. Alimov, S. M. Golubkov (Eds). Moscow ; Saint-Petersburg : Tov-vo nauch. izd. KMK, 2008, pp. 144–155. (in Russ.)]
  23. Цыбалева Г. А., Потребич А. В. Изменение в структуре состава зоопланктона р. Преголи под влиянием загрязнения // *Некоторые аспекты физиологии и патологии гидробионтов* : сборник научных трудов. Калининград : Изд-во Калинингр. гос. ун-та, 1995. С. 69–76. [Tsybaleva G. A., Potrebich A. V. *Izmenenie v strukture* sostava zooplanktona r. Pregoli pod vliyaniem zagryazneniya. In: *Nekotorye aspekty fiziologii i patologii gidrobiontov* : sbornik nauchnykh trudov. Kaliningrad : Izd-vo Kaliningr. gos. un-ta, 1995, pp. 69–76. (in Russ.)]
  24. Чечко В. А. *Процессы современного осадкообразования в Вислинском заливе Балтийского моря* : автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук : 25.00.28. Калининград, 2006. 23 с. [Chechko V. A. *Protsessy sovremennogo osadkoobrazovaniya v Vislinskom zalive Baltiiskogo morya* : avtoref. dis. ... kand. geol.-mineral. nauk : 25.00.28. Kaliningrad, 2006, 23 p. (in Russ.)]
  25. Чубаренко Б. В. Зонирование Калининградского залива и устьевое участка реки Преголи по показателям гидролого-экологического состояния в целях оптимизации мониторинга // *Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-Европейского бассейна* : проект подпрограммы «Исследования природы Мирового океана» федеральной целевой программы «Мировой океан». Апатиты : Кольский научный центр им. С. М. Кирова, 2007. Вып. 2. С. 591–602. [Chubarenko B. V. *Zonirovanie Kaliningradskogo zaliva i ust'evogo uchastka reki Pregoli po pokazatelyam gidrologo-ekologicheskogo sostoyaniya v tselyakh optimizatsii monitoringa*. In: *Complex Investigations of Processes, Characteristics and Resources of Russian Seas of North European Basin* : proekt podprogrammy "Issledovaniya prirody Mirovogo okeana" federal'noi tselevoi programmy "Mirovoi okean". Apatity : Kol'skii nauchnyi tsentr im. S. M. Kirova, 2007, iss. 2, pp. 591–602. (in Russ.)]
  26. Чубаренко Б. В., Шкуренок В. И. Физические механизмы проникновения солёных вод вверх по реке Преголе с учётом влияния рельефа дна // *Физические проблемы экологии (экологическая физика)* : сборник научных трудов / под ред. В. И. Трухина, Ю. А. Пирогова, К. В. Показеева. Москва : Изд-во физ. фак. МГУ, 2001. № 7. С. 80–88. [Chubarenko B. V., Shkurenko V. I. *Fizicheskie mekhanizmy proniknoveniya solenykh vod vverkh po reke Pregole s uchetom vliyaniya rel'efa dna*. In: *Fizicheskie problemy ekologii (ekologicheskaya fizika)* : sbornik nauchnykh trudov / V. I. Trukhin, Yu. A. Pirogov, K. V. Pokazeev (Eds). Moscow : Izd-vo fiz. fak. MGU, 2001, no. 7, pp. 80–88. (in Russ.)]

27. Dailidienė I., Davulienė L., Kelpšaitė B., Razinkovas A. Analysis of the climate change in Lithuanian coastal areas of the Baltic Sea. *Journal of Coastal Research*, 2012, vol. 28, no. 3, pp. 557–569. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-10-00077.1>
28. Krechik V., Krek A., Bubnova E., Kapustina M. Mixing zones within the complex transitional waters of the Baltic Sea Vistula Lagoon. *Regional Studies in Marine Science*, 2020, vol. 34, art. no. 101023 (10 p.). <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.101023>
29. Paturej E. Estuaries – Types, role and impact on human life. *Baltic Coastal Zone. Journal of Ecology and Protection of the Coastline*, 2008, no. 12, pp. 21–37.
30. Peitsch A., Köpcke B., Bernát N. Long-term investigation of the distribution of *Eurytemora affinis* (Calanoida; Copepoda) in the Elbe Estuary. *Limnologica*, 2000, vol. 30, iss. 2, pp. 175–182. [http://dx.doi.org/10.1016/S0075-9511\(00\)80013-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0075-9511(00)80013-4)
31. *Sea Level Anomalies* : [site]. URL: <https://openadb.dgfi.tum.de/en/products/sea-level-anomalies> [accessed: 10.05.2019].
32. *Weather and Climate Change* : [official site]. URL: <https://www.metoffice.gov.uk> [accessed: 10.09.2020].

## WIND EFFECT ON ZOOPLANKTON DISTRIBUTION IN THE ESTUARY OF THE PREGOLYA RIVER (THE BALTIC SEA BASIN) AFTER TECHNOGENIC TRANSFORMATION OF ITS RIVERBED

Ju. Ju. Polunina<sup>1</sup> and Zh. I. Stont<sup>1,2</sup>

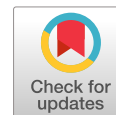
<sup>1</sup>Shirshov Institute of Oceanology of RAS, Moscow, Russian Federation

<sup>2</sup>Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad, Russian Federation

E-mail: [jul\\_polunina@mail.ru](mailto:jul_polunina@mail.ru)

In 2014–2018, large-scale hydrotechnical works were carried out in the estuary of the Pregolya River. The structural changes in the summer zooplankton in the river mouth in 2019 were revealed in comparison with the data obtained *prior* the riverbed transformation. In June 2019, zooplankton total abundance and biomass were of  $(136 \pm 111)$  thousand ind. $\cdot$ m<sup>-3</sup> and  $(860 \pm 840)$  mg $\cdot$ m<sup>-3</sup>, respectively. It is comparable with mean annual data of 1996–2006:  $(71 \pm 66)$  thousand ind. $\cdot$ m<sup>-3</sup> and  $(664 \pm 337)$  mg $\cdot$ m<sup>-3</sup>, respectively. In the summer of 2019, for the first time, the euryhaline species *Eurytemora affinis* inhabiting the Vistula Lagoon was recorded in the Novaya Pregolya branch. The presence of this species in the river branches, as well as the values of water salinity, may result from an increase in the frequency or intensity of water surges into the river from the Vistula Lagoon. In this regard, the wind conditions in 1998–2006 and 2011–2019 were analyzed. In 2011–2019, there was no increase in the frequency of winds acting along the effective surge direction (southwest and west ones) compared with those in 1996–2006. However, a rise in the frequency of storms was noted, *inter alia* in summer. Westerly storm winds cause upstream water inflow from the Vistula Lagoon and channel. Probably, the destruction of river macrophyte communities, concreting of embankments, and a change in the channel bottom configuration affected the intensity of water inflow from the lagoon into the river branches during surges and became the main factor affecting the distribution of euryhaline species from the lagoon in the river branches.

**Keywords:** zooplankton structure, surges, storm activity, wind direction, Pregolya River, Baltic Sea basin



УДК [593.71.8:574.524](262.5)

## ТРОФИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ В ПИЩЕВОЙ ЦЕПИ ЗООПЛАНКТОН — ЖЕЛЕТЕЛЫЕ В ШЕЛЬФОВЫХ РАЙОНАХ КРЫМСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЧЁРНОГО МОРЯ

© 2022 г. Г. А. Финенко, Н. А. Дацк, Б. Е. Аннинский, Ю. А. Загородняя

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

Севастополь, Российская Федерация

E-mail: [gfinenko@gmail.com](mailto:gfinenko@gmail.com)Поступила в редакцию 22.05.2020; после доработки 24.07.2020;  
принята к публикации 24.12.2021; опубликована онлайн 22.03.2022.

В четырёх рейсах НИС «Профессор Водяницкий» в январе — октябре 2016 г. исследована сезонная и пространственная динамика основных трофических характеристик (пищевой спектр, интенсивность питания и выедания мезозoopланктона) популяций двух видов желетелых (медузы *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865) на шельфе Крымского полуострова. Район работ был разделён на внутренний (глубина менее 50 м) и внешний (51–200 м) шельф. Для изучения спектра питания и скорости потребления пищи желетелыми хищниками под бинокляром определяли состав пищевых объектов в гастральной полости животных. Суточный рацион ( $R$ , мг-экз. $^{-1}$ ·сут $^{-1}$ ) рассчитывали по формуле  $R = V_z \times DT^{-1} \times 24$ , где  $V_z$  — биомасса зоопланктона в гастральной полости хищника (мг), а  $DT$  — время переваривания зоопланктона (ч). Выедание зоопланктона оценивали по величинам суточных рационов популяции и по биомассе мезозoopланктона. Зоопланктон отбирали планктонной сетью Джели с диаметром входного отверстия 38 см и размером ячеей 140 мкм. Вертикальными ловами на станциях внутреннего шельфа облавливали слой от поверхности до дна, на внешнем шельфе — до границы сероводородной зоны, определяемой по изопикне (по данным зонда Sea-Bird,  $\delta_t = 16,2$  усл. ед.). В фиксированных 4%-ным раствором формалина пробах по стандартной методике определяли численность зоопланктона, его таксономический состав и размерно-возрастную структуру. Выявлены сезонные различия в пищевом спектре медуз — преобладание велигеров двустворчатых моллюсков в зимне-весенний период и широкий видовой состав ракообразных и других групп жертв летом. Интенсивность питания двух изученных видов была близкой: удельные суточные рационы зимой, весной и осенью не превышали десятых долей процента содержания углерода в теле. С максимальной скоростью оба вида питались летом в районе внешнего шельфа: рационы достигали 12,9 и 5,1 % С тела у медуз и гребневиков соответственно. Популяции *A. aurita* и *M. leidyi* выедали от 0,2 до 5,0 % биомассы кормового зоопланктона в сутки, что не приводило к кардинальному сокращению численности зоопланктонного сообщества и обеспечивало благоприятные пищевые условия для мелких планктоноядных пелагических рыб.

**Ключевые слова:** желетелый зоопланктон, *Aurelia aurita*, *Mnemiopsis leidyi*, суточный рацион, выедание

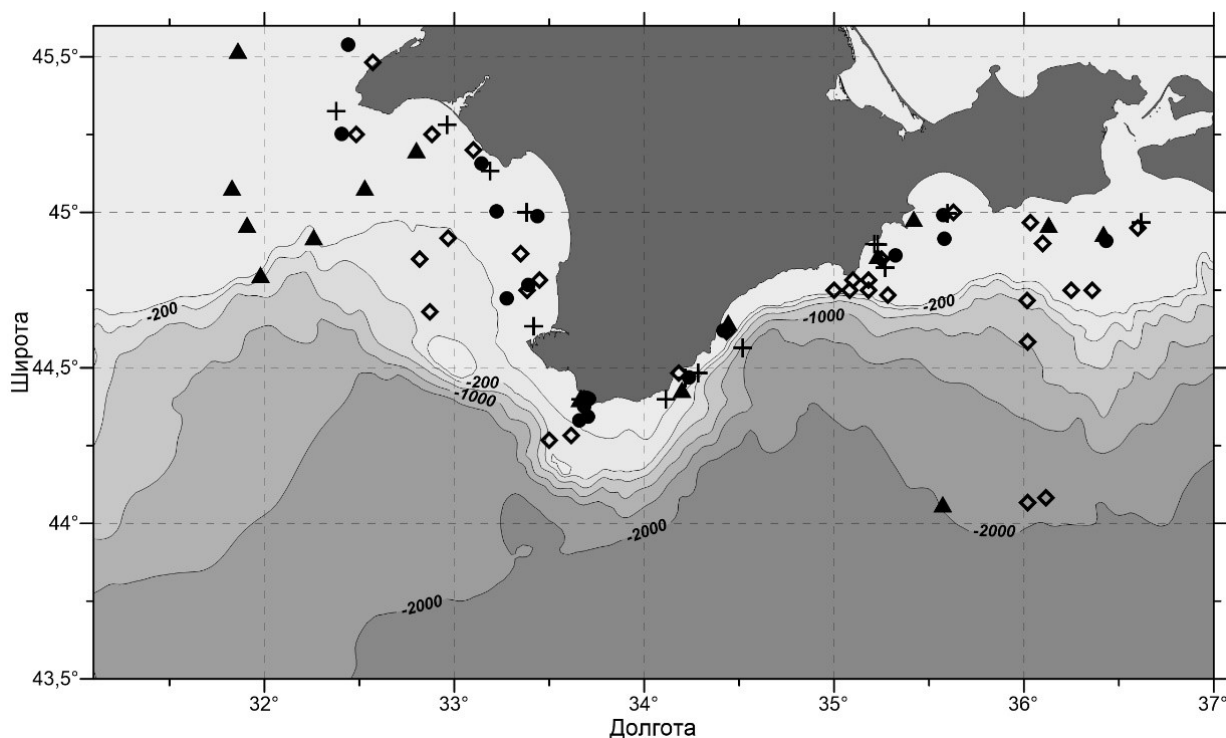
В экосистеме желетелые выступают как потенциальные пищевые конкуренты мелких пелагических рыб (далее — МПР): общность пищевого спектра и пищевые отношения между ними определяют кормовую базу рыб, их обеспеченность пищей и, как следствие, рыбные запасы. Основываясь на наблюдаемом совпадении диет желетелых и МПР (ракообразные и другие зоопланктонные

жертвы), исследователи полагают, что при уменьшении запаса пелагических рыб либо из-за перелова, либо из-за действия климатических и других факторов желетелые могут не только становиться конкурентами МПР, но и функционально замещать их. Это и произошло в Чёрном море в период вспышки гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Gucu, 2002; Oguz et al., 2008). Кроме того, желетелые потребляют икру и личинок рыб, и их хищничество может ограничивать пополнение запасов МПР (Condon et al., 2013; Richardson et al., 2009). Одним из подходов к анализу пищевых отношений между МПР и желетелыми может служить количественная оценка скорости питания желетелых и степень обеспеченности пищей МПР, показателями которой являются видовое разнообразие, численность икры и личинок отдельных видов, а также количество питающихся особей в популяциях.

Цель работы — исследовать сезонные и пространственные особенности питания двух массовых видов желетелых в Чёрном море (*Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и *M. leidyi*) и интенсивность потребления их популяциями основного пищевого ресурса (зоопланктона) в прибрежных районах Чёрного моря у побережья Крыма. Такая полная съёмка пространственного распределения и сезонной динамики желетелых и трофических отношений в системе зоопланктон — желетелые на шельфе Крымского полуострова выполнена впервые.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2016 г. в четырёх рейсах НИС «Профессор Водяницкий»: 83-м (зима, январь — февраль), 84-м (весна, апрель), 86-м (раннее лето, июнь) и 90-м (осень, октябрь) — в прибрежных районах Чёрного моря у берегов Крыма от мыса Тарханкут до г. Керчи (рис. 1). Все станции были расположены на шельфе. При анализе они были разделены на станции внутреннего (глубина < 50 м) и внешнего (51–200 м) шельфа.



**Рис. 1.** Карта станций, выполненных в прибрежных водах крымского побережья Чёрного моря в январе — феврале (+), апреле (●), июне (◇) и октябре (▲) 2016 г.

**Fig. 1.** Map of stations sampled in the inshore waters of the Crimean coast in January – February (+), April (●), June (◇), and October (▲) 2016



Районы работ в каждом рейсе, температурные условия и объём материала приведены в табл. 1.

**Таблица 1.** Условия проведения исследований в 83, 84, 86 и 90-м рейсах НИС «Профессор Водяницкий» в январе — октябре 2016 г. (количество станций указано для желелтого зоопланктона / мезопланктона)

**Table 1.** Research conditions in the 83<sup>rd</sup>, 84<sup>th</sup>, 86<sup>th</sup>, and 90<sup>th</sup> cruises of the RV “Professor Vodyanitsky” in January – October 2016 (the number of stations is given for gelatinous zooplankton / mesoplankton)

№ рейса	Даты	Температура поверхностного слоя, °С	Количество станций	Координаты
83	28.01–02.02	+7,5...+9,6	17 / 11	N44.23° – N45.5°, E32.22° – E36.26°
84	19.04–27.04	+10,1...+11,9	29 / 15	N45.41° – N44.18°, E36.25° – E32.24°
86	08.06–18.06	+18,4...+21,7	45 / 8	N43.26° – N45.5°, E32.01° – E36.36°
90	25.09–01.10	+13,2...+15,0	26 / 5	N44.24° – N45.49°, E31.50° – E36.30°

Сбор и обработку желелтого макропланктона проводили по методике, описанной ранее (Anninsky, 2009; Finenko et al., 2013). Численность выражали в экз·м<sup>-2</sup>, биомассу — в г·м<sup>-2</sup> сырого веса. Для изучения спектра питания и скорости потребления пищи желелтыми хищниками в море всех выловленных особей просматривали в лаборатории под микроскопом сразу после вылова. Состав пищевых объектов в гастральной полости животных определяли до вида и стадии развития. Суточный рацион (R, мг·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) рассчитывали по формуле:

$$R = B_z \times DT^{-1} \times 24, \quad (1)$$

где  $B_z$  — сырая биомасса зоопланктона в гастральной полости хищника, мг;

$DT$  — время переваривания зоопланктона, ч.

Время переваривания пищи медузами вычисляли по формуле, учитывающей биомассу пищи в гастральной полости ( $B_z$ , мг) и вес животного ( $WW$ , г), вводя поправку  $k_t$  при пересчёте времени переваривания рачкового зоопланктона от +20 °С к наблюдаемой в море температуре (Винберг, 1956) и поправку  $k_{sp}$  на увеличение времени переваривания велигеров *Bivalvia* (2,67) по сравнению с таковым для рачкового зоопланктона (Hansson et al., 2005):

$$DT = 1,81 \times B_z^{0,122} \times WW^{-0,193} \times k_t \times k_{sp}. \quad (2)$$

Вторую поправку не вводили, когда крупные *A. aurita* (> 150 мм) содержали в гастральной полости менее 5 велигеров. Время переваривания в таких случаях приравнивали к времени переваривания рачкового зоопланктона.

Время переваривания пищи *M. leidyi* было вычислено по данным (Финенко и др., 2010) с учётом температурной поправки при пересчёте значений от +20 °С к наблюдаемой температуре в море (Винберг, 1956).

Минимальные пищевые потребности *A. aurita* (необходимое количество ассимилированной пищи для компенсации дыхательных потребностей) оценивали по формуле:

$$Q = 0,00936 \times WW^{0,84} \times 0,535k_t \times 24, \quad (3)$$

где  $Q$  — скорость дыхания при исследуемой температуре, мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>;

$WW$  — сырой вес, г;

0,535 — переходный коэффициент от миллилитров  $O_2$  к миллиграммам С;

$k_t$  — температурная поправка для перехода от +20 °С к наблюдаемой температуре (Аннинский и Тимофеев, 2009).

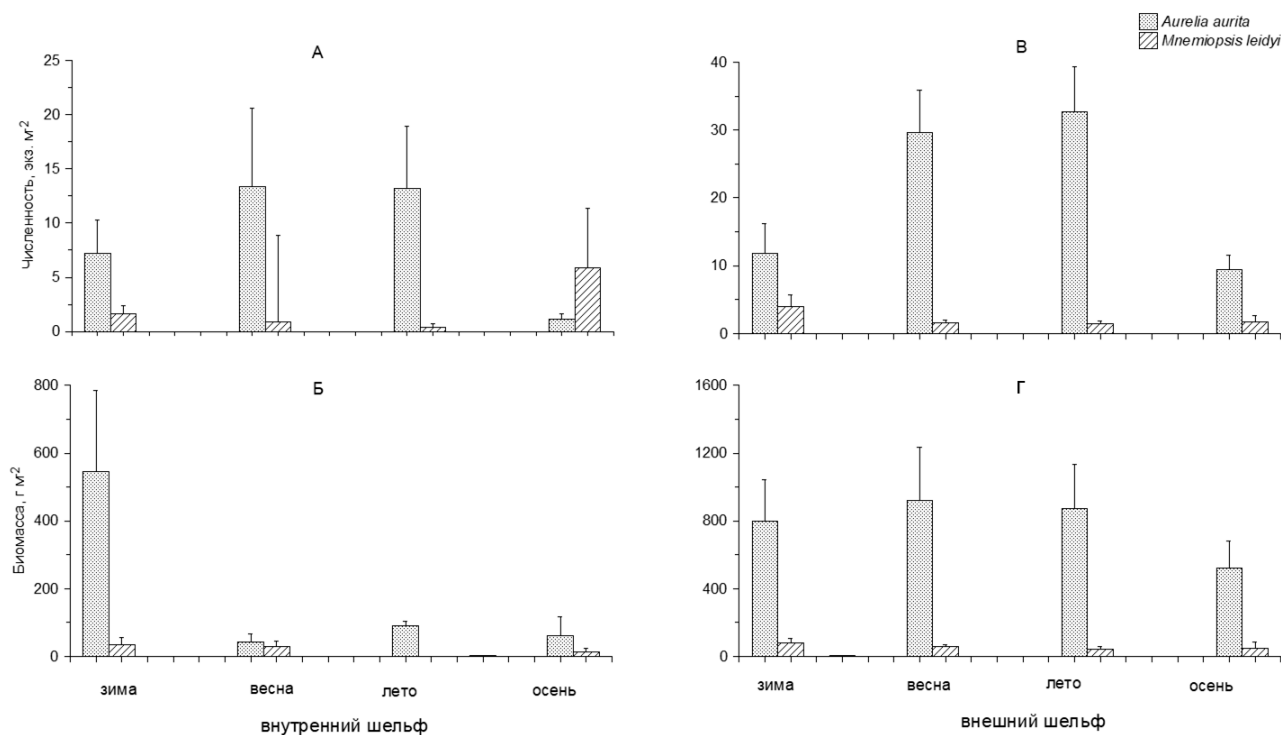
Дыхательные потребности *M. leidy* рассчитывали по формулам, связывающим скорость дыхания гребневиков с сухим весом тела при температуре наблюдений (Аболмасова, 2001).

Выедание зоопланктона двумя видами — *A. aurita* и *M. leidy* — оценивали по величинам суточных рационов популяции и по биомассе зоопланктона. Зоопланктон отбирали планктонной сетью Джеди с диаметром входного отверстия 38 см и размером ячеей 140 мкм. Вертикальными ловами на станциях внутреннего шельфа облавливали слой от поверхности до дна, на внешнем шельфе — до границы сероводородной зоны, определяемой по изопикне (по данным зонда Sea-Bird,  $\delta_t = 16,2$  усл. ед.). В фиксированных 4%-ным раствором формалина пробах по стандартной методике определяли численность зоопланктона, его таксономический состав и размерно-возрастную структуру.

Для перехода от линейных размеров отдельных видов мезозоопланктона к единицам сырой биомассы использовали известные для черноморских видов размерно-весовые соотношения (Петипа, 1957). При пересчёте рационов и других показателей в углеродные единицы принимали, что сухой вес зоопланктона составляет 20 % сырого, а содержание углерода — 40 % сухого веса (Arashkevich et al., 2014); для желтелых — 2,2 и 4 % соответственно (Finenko et al., 2003). При обработке материала использовали компьютерные программы Surfer, Microsoft Excel и Grapher. Достоверность статистических различий выборок оценивали по критерию Стьюдента. Во всех случаях приведены средняя величина  $\pm$  ошибка среднего (standard error, SE).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Сезонная и пространственная динамика желтелых.** Во все сезоны в обоих изученных районах численность медуз значительно превышала численность гребневиков (рис. 2). Максимального развития *A. aurita* достигала в весенний — раннелетний сезоны ( $\approx 30$  экз.  $\cdot$  м $^{-2}$ ; биомасса — 800 г  $\cdot$  м $^{-2}$  сырого веса) в районе внешнего шельфа, когда в популяции присутствовали особи прошлогодней и нынешней генераций.



**Рис. 2.** Численность (экз.  $\cdot$  м $^{-2}$ ) (А, В), и сырая биомасса (г  $\cdot$  м $^{-2}$ ) (Б, Г) двух видов желтелых по районам в разные сезоны 2016 г.

**Fig. 2.** Abundance (ind.  $\cdot$  m $^{-2}$ ) (A, B) and biomass (g  $\cdot$  m $^{-2}$ ) (Б, Г) of two gelatinous species in different areas and seasons of 2016

Интенсивное размножение зафиксировано весной в мелководных прибрежных районах: около 40 % популяции составляли медузы новой генерации (< 10 мм). На внешнем шельфе в это время отмечали быстрый рост медуз, приводивший к увеличению доли 11–50-миллиметровых животных по сравнению с долей в зимний период — с 10 до 40 % общей численности. Эта же группа преобладала летом в обоих районах. Осенью на мелководных станциях размерная структура популяции медузы была ограничена двумя группами (11–50 и 51–100 мм); гораздо более разнообразна (4 группы) она была во втором районе, где до 30 % общей численности составляли крупные, 101–200-миллиметровые животные.

*M. leidy* присутствовал в планктоне обоих районов в течение всего периода наблюдений с численностью в 4–10 раз ниже численности *A. aurita*, с максимумом на станциях внутреннего шельфа в осенний период. Зимой в обоих районах преобладали взрослые, половозрелые особи, к весне их доля на внутреннем шельфе снижалась из-за отмирания части популяции. Летом и осенью доля личинок ( $\leq 10$  мм) в популяции достигала 90 %. На внешнем шельфе во все сезоны популяция была представлена крупными половозрелыми особями с орально-аборальной длиной > 30 мм.

**Биомасса кормового зоопланктона.** Для желетелых основу кормового зоопланктона составляют мелкие ракообразные (Copepoda и Cladocera), пелагические личинки донных животных, ойкоплевры, сагитты и коловратки. На протяжении зимы, весны и лета биомасса кормового зоопланктона на внешнем шельфе была в несколько раз выше величин, регистрируемых в эти сезоны на внутреннем шельфе (табл. 2). Осенью, в октябре, величины биомасс кормового зоопланктона в двух акваториях были идентичны.

**Таблица 2.** Сезонные изменения сырой биомассы кормового зоопланктона ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) и отдельных таксонов на внутреннем и внешнем шельфе у берегов Крыма в 2016 г. ( $n$  — количество станций)

**Table 2.** Seasonal variability of the wet biomass of fodder zooplankton ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) and individual taxa in inner and outer shelf areas off the Crimean coast in 2016 ( $n$  denotes the number of stations)

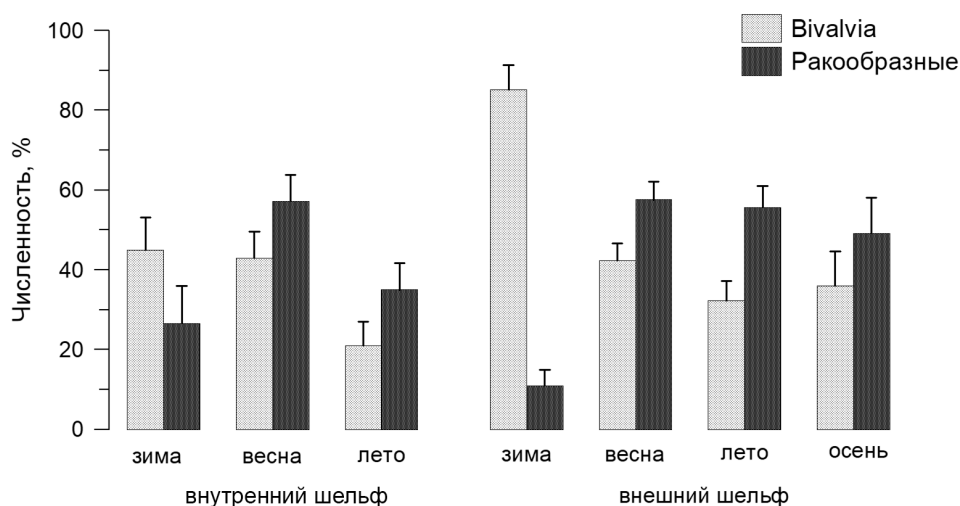
Сезон	Район	$n$	Copepoda	Cladocera	<i>Oikopleura dioica</i>	<i>Parasagitta setosa</i>	Меропланктон	Кормовой зоопланктон
Зима	Внутренний шельф	11	11,77 ± 2,4	0	0,19 ± 0,1	0,21 ± 0,1	1,01 ± 0,3	13,28 ± 2,5
	Внешний шельф	1	30,53	0	0,03	28,01	0,14	58,70
Весна	Внутренний шельф	9	40,28 ± 7,4	0,11 ± 0,1	0,57 ± 0,1	6,40 ± 5,7	5,75 ± 0,6	53,42 ± 10,5
	Внешний шельф	5	69,64 ± 13,6	0	0,08 ± 0,01	140,56 ± 122,7	3,73 ± 1,6	214,02 ± 123,5
Лето	Внутренний шельф	8	13,50 ± 3,6	3,23 ± 1,5	4,09 ± 1,7	0,05 ± 0,04	19,27 ± 6,9	40,21 ± 10,9
	Внешний шельф	9	29,59 ± 6,4	0,43 ± 0,1	1,39 ± 0,4	31,08 ± 16,7	1,19 ± 0,4	63,67 ± 21,9
Осень	Внутренний шельф	4	22,16 ± 2,5	0,12 ± 0,05	0,30 ± 0,2	13,51 ± 8,3	7,52 ± 6,0	43,62 ± 15,2
	Внешний шельф	5	24,22 ± 2,2	0,01 ± 0,01	1,93 ± 1,0	16,18 ± 3,4	0,55 ± 0,1	42,88 ± 5,7

Зоопланктон был представлен обычными черноморскими видами и группами, соотношение которых зависело от сезона. Зимой Copepoda составляли 89 и 52 % биомассы на внутреннем и внешнем шельфе соответственно. В последующие сезоны их доля постепенно снижалась

на внутреннем шельфе и варьировала в широких пределах (11–50 %) на внешнем. В первом районе доминирующей группой были Acartiidae, во втором — *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991. Осенью в обеих акваториях среди Copepoda преобладал *Paracalanus parvus* Claus, 1863 (> 60 % биомассы копепод).

Cladocera составляли незначительную долю зоопланктона в обоих районах (0,2–1,0 %) в течение большей части времени наблюдений; максимальной относительной биомассы (8 %) они достигали в районе внутреннего шельфа в начале лета. В биомассу кормового зоопланктона на внутреннем шельфе, в отличие от таковой внешнего, существенный вклад вносили личинки донных животных (8–48 % в отдельные сезоны), с максимумом в начале лета. На внешнем шельфе важным компонентом кормового зоопланктона была *Parasagitta setosa* J. Müller, 1847, достигавшая 50 % биомассы кормового зоопланктона в отдельные сезоны.

**Питание желетелых, пищевая обеспеченность и пресс на зоопланктонное сообщество.** В течение периода наблюдений основным компонентом рациона медуз являлись велигеры двустворчатых моллюсков и ракообразные. Пищевой спектр *A. aurita* был беден в зимний период. Несмотря на низкую долю меропланктона в общей биомассе кормового зоопланктона, велигеры двустворчатых моллюсков составляли до 80 % количества потреблённых жертв на внешнем шельфе. Что касается ракообразных, то зарегистрированы небольшие доли *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 и *Oithona davisae* Ferrari F. D. & Orsi, 1984, а также науплиусов копепод и коловраток. Весной, летом и осенью в основном доминировали ракообразные (рис. 3). Летом пищевой спектр медуз расширялся как за счёт увеличения количества потребляемых видов ракообразных [*Centropages ponticus* Karavaev, 1895; *P. parvus*; *Pleopis polyphemoides* (Leuckart, 1859)], так и за счёт потребления других групп жертв (личинки гастропод, щетинкочелюстных *P. setosa* и аппендикулярий *Oikopleura (Vexillaria) dioica* Fol, 1872).



**Рис. 3.** Изменение состава пищи *A. aurita* (% общей численности в гастральной полости) по сезонам и районам на шельфе Крыма в 2016 г.

**Fig. 3.** Variability of *A. aurita* food composition (% of total abundance in the gastric cavity) in different seasons and areas of the Crimean shelf in 2016

Особенностью состава пищи *A. aurita* в летний сезон было наличие в гастральной полости большого количества диатомовых водорослей *Coscinodiscus granii* Gough, 1905 в отдельных районах (западный — Каркинитский залив; северо-восточный). В целом, в течение всего периода исследований, кроме зимы, ракообразные составляли основу рациона *A. aurita* в обеих акваториях.

*M. leidyi*, в отличие от медуз, характеризовался чётким проявлением предпочтения ракообразных: они составляли до 70 % общей численности жертв в гастральной полости на станциях внутреннего и внешнего шельфа в разные сезоны.

Количество питающихся медуз в популяции изменялось по сезонам: зимой и весной оно было максимальным в обоих районах (96–98 %); летом и осенью доля не превышала 70 %. На внутреннем шельфе осенью медузы прекращали питание.

В отличие от медуз, 100 % исследованных гребневикулов *M. leidyi* во все сезоны содержали пищу в гастральной полости.

Величина суточного рациона *A. aurita* в обоих районах изменялась на порядок в течение изученных сезонов. Наименьшими были значения в весенний период на мелководных станциях [(0,010 ± 0,002) мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>], когда средний размер особи в популяции минимален (табл. 3).

**Таблица 3.** Диаметр (D, мм), содержание углерода (C, мг·экз.<sup>-1</sup>), количество жертв в гастральной полости (N, экз.), суточный рацион (R, мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) и удельный суточный рацион (R/C, %·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) *A. aurita* в прибрежных районах Чёрного моря (*n* — количество измерений)

**Table 3.** Diameter (D, mm), carbon content (C, mg·ind.<sup>-1</sup>), prey abundance in the gastric cavity (N, ind.), daily ration (R, mg C·ind.<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>), and specific daily ration (R/C, %·ind.<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>) for *A. aurita* in inshore areas of the Black Sea (*n* denotes the number of measurements)

Сезон	Район	<i>n</i>	D	C	N	R	R/C
Зима	Внутренний шельф	15	116,9 ± 8,6	87,2 ± 16,2	10,2 ± 3,0	0,031 ± 0,021	0,03 ± 0,01
	Внешний шельф	20	125 ± 9,4	88,9 ± 16,9	16,7 ± 4,4	0,017 ± 0,010	0,08 ± 0,04
Весна	Внутренний шельф	31	25,3 ± 4,2	2,9 ± 1,2	7,7 ± 1,8	0,010 ± 0,002	3,97 ± 0,63
	Внешний шельф	51	52,5 ± 3,0	9,9 ± 1,9	15,7 ± 1,2	0,100 ± 0,010	2,11 ± 0,19
Лето	Внутренний шельф	25	60,8 ± 5,1	11,4 ± 5,24	11,8 ± 5,4	0,100 ± 0,020	2,85 ± 0,84
	Внешний шельф	48	50,2 ± 2,7	6,8 ± 1,0	11,9 ± 1,7	0,250 ± 0,040	12,9 ± 3,1
Осень	Внутренний шельф	20	0	0	0	0	0
	Внешний шельф	27	80,8 ± 7,8	30,2 ± 8,4	19,1 ± 4,5	0,05 ± 0,01	0,32 ± 0,10

Рационы были самыми высокими летом как на внутреннем, так и на внешнем шельфе. Количество жертв в гастральной полости варьировало в пределах от ~ 8 до 19 экз. без чётко выраженной связи с временем и местом наблюдений ( $p > 0,5$ ). Минимальные величины удельного суточного рациона отмечены зимой при низкой температуре, низкой биомассе зоопланктона и преобладании крупных животных в популяции. Из-за различия в структуре популяции медуз по районам весной в мелководной акватории удельный суточный рацион вдвое превышал рацион в районе внешнего шельфа. В летний период на внешнем шельфе удельный рацион *A. aurita* достигал максимальных значений — (12,9 ± 3,1) % С тела·сут<sup>-1</sup>.

Величины рационов росли по мере повышения температуры воды: в среднем животные с содержанием углерода 10 мг потребляли зимой 0,12 % С тела·сут<sup>-1</sup>, весной — 0,56 % С тела·сут<sup>-1</sup>, летом — 3 % С тела·сут<sup>-1</sup> при температуре +8, +10 и +20 °С соответственно.

В разные сезоны скорость потребления пищи гребневиками была несколько выше, чем особями *A. aurita* (диапазон вариации суточных рационов — от  $(0,01 \pm 0,002)$  до  $(0,25 \pm 0,04)$  мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> у *A. aurita* и от  $(0,018 \pm 0,009)$  до  $(0,40 \pm 0,15)$  у *M. leidy*). Между тем небольшое количество измерений у гребневика позволяет говорить лишь о тенденции, но не о статистически достоверных различиях (табл. 3, 4).

**Таблица 4.** Длина (L, мм), содержание углерода (C, мг·экз.<sup>-1</sup>), количество жертв в гастральной полости (N, экз.), суточный рацион (R, мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) и удельный суточный рацион (R/C, %·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) *M. leidy* в прибрежных районах Чёрного моря (*n* — количество измерений)

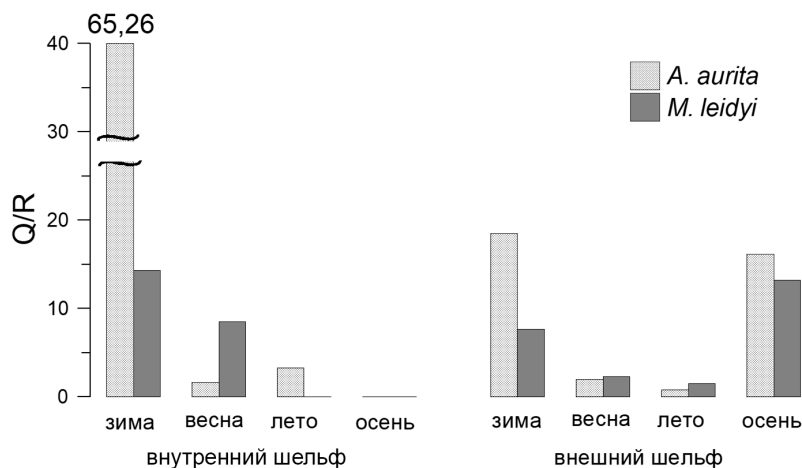
**Table 4.** Length (L, mm), carbon content (C, mg·ind.<sup>-1</sup>), prey abundance in the gastric cavity (N, ind.), daily ration (R, mg C·ind.<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>), and specific daily ration (R/C, %·ind.<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>) for *M. leidy* in inshore areas of the Black Sea (*n* denotes the number of measurements)

Сезон	Район	<i>n</i>	L	C	N	R	R/C
Зима	Внутренний шельф	4	33,5 ± 6,5	16,7 ± 8,9	7,4 ± 3,8	0,018 ± 0,009	0,19 ± 0,11
	Внешний шельф	14	37,4 ± 4,7	13,2 ± 3,6	11,0 ± 4,6	0,03 ± 0,01	0,13 ± 0,04
Весна	Внутренний шельф	6	41,3 ± 7,9	12,6 ± 5,1	19,2 ± 5,5	0,066 ± 0,025	0,28 ± 0,12
	Внешний шельф	8	62,7 ± 5,6	29,0 ± 6,8	21,8 ± 5,3	0,262 ± 0,103	0,43 ± 0,19
Лето	Внутренний шельф	0	0	0	0	0	0
	Внешний шельф	3	56,3 ± 13,9	35,4 ± 18,0	27,0 ± 14,8	0,404 ± 0,152	5,10 ± 3,72
Осень	Внутренний шельф	1	92	89,5	19	0,370	0,40
	Внешний шельф	4	54,2 ± 9,0	32,5 ± 16,3	9,0 ± 7,0	0,032 ± 0,071	0,21 ± 0,09

Интенсивность питания исследованных видов также существенно не различалась: удельные суточные рационы зимой, весной и осенью не превышали десятых долей процента углерода тела. С максимальной скоростью оба вида питались летом в районе внешнего шельфа, где рационы достигали 12,9 и 5,1 % С тела у медуз и гребневиков соответственно.

Минимальные суточные пищевые потребности медуз, рассчитанные как скорость дыхания в данных температурных условиях, составляли от 1,9 до 10 % С тела. Степень обеспеченности пищей медуз, показателем которой является отношение между дыхательными потребностями (Q, мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) и скоростью потребления пищи (R, мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>), менялась в зависимости от сезона (рис. 4).

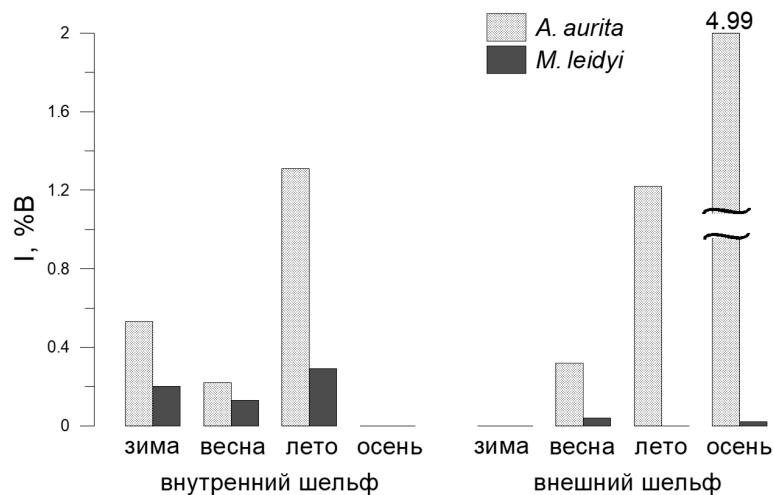
В районе внутреннего шельфа зимой дыхательные потребности в десятки раз превышали суточные рационы; весной и летом медузы были лучше обеспечены пищей (Q/R — от 1,64 до 3,27). На внешнем шельфе только в летний период суточные рационы популяции были выше пищевых потребностей. Таким образом, в течение большей части года медузы не могли удовлетворить минимальные пищевые потребности исключительно за счёт мезозoopланктона. Различия в степени обеспеченности по районам практически отсутствовали, за исключением зимы, когда популяция на внутреннем шельфе была менее обеспеченной; это связано с низкой интенсивностью потребления пищи, обусловленной низкой концентрацией зоопланктона. *M. leidy* был лучше обеспечен пищей весной и летом на внешнем шельфе (Q/R — 2,1 и 1,5 соответственно) и в целом меньше испытывал недостаток в пище в отдельные сезоны, чем *A. aurita*.



**Рис. 4.** Сезонная динамика соотношения скорости дыхания ( $Q$ , мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) и суточного рациона ( $R$ , мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) у *A. aurita* и *M. leidy*

**Fig. 4.** Seasonal dynamics of the relationship between respiration rate ( $Q$ , mg C·ind.<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>) and daily ration ( $R$ , mg C·ind.<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>) for *A. aurita* and *M. leidy*

Рассчитанная на основе величин рационов и биомассы зоопланктона скорость его выедания популяцией медуз изменялась от 0,22 до ~ 5 % биомассы зоопланктона в сутки. Значение для гребневиков было на порядок меньше — от 0,02 до 0,29 — из-за малочисленности популяции в исследованный период (рис. 5). К сожалению, время интенсивного роста и развития популяции *M. leidy* (вторая половина июня — сентябрь), когда эффект выедания максимален, не охвачено нашими наблюдениями.



**Рис. 5.** Сезонная динамика интенсивности выедания биомассы мезопланктона популяциями *A. aurita* и *M. leidy*

**Fig. 5.** Seasonal dynamics of predatory impact of *A. aurita* and *M. leidy* populations on mesoplankton biomass

В целом скорость выедания кормового зоопланктона популяциями хищных желетелых в прибрежных районах Крыма в течение зимы — раннего лета составляла 0,35–1,3 %, а осенью достигала ~ 5 % биомассы зоопланктона в сутки. Учитывая то, что удельная продукция копепод (основной пищи желетелых) равна 10 % биомассы в сутки, получаем, что хищнический пресс желетелых в изученных районах изменялся в пределах 3,5–50 % суточной продукции и не мог привести к снижению биомассы зоопланктонного сообщества.

## ОБСУЖДЕНИЕ

На основе мониторинговых наблюдений в шельфовой зоне у г. Севастополя, а также проведённых в 2013–2016 гг. исследований на шельфе Крыма можно говорить о возрастании биомассы медуз в последние годы по сравнению с таковой начала 2000-х гг., когда сырая биомасса медуз в период их максимального развития составляла 200–300 г·м<sup>-2</sup> (Аннинский и др., 2011). Что касается шельфовых районов Крымского полуострова, то в 2016 г. максимальная биомасса *A. aurita* на внутреннем шельфе достигала величин (544 ± 296) г·м<sup>-2</sup>, на внешнем — (800 ± 281) г·м<sup>-2</sup>. Плотность популяции *M. leidy* в прибрежных районах, напротив, снизилась. В последние годы средняя за лето (май — сентябрь) биомасса гребневикулов на шельфе у г. Севастополя не превышает 100 г·м<sup>-2</sup>, в то время как в 2000-е гг. она достигала 300 г·м<sup>-2</sup>. Средняя плотность популяции в прибрежных районах Чёрного моря у г. Севастополя летом 2004–2009 гг. составляла (198,2 ± 43,7) экз·м<sup>-2</sup>, а в 2010–2014 гг. — (54,5 ± 14,0) (Finenko et al., 2018b). Наши наблюдения 2016 г., как указывалось выше, не охватили период массового развития гребневикулов, и величины численности и биомассы были намного ниже.

Удельная скорость потребления пищи *A. aurita* в прибрежных районах Крыма в разные сезоны 2016 г. изменялась в пределах 0,03–12,9 % С тела (см. табл. 3). В открытых районах Чёрного моря осенью 2010 г. суточные рационы были оценены на уровне 2 % С (Anninsky et al., 2013). Весной 2013 г. в прибрежье они изменялись в пределах 1–3 % С (Дацук и др., 2015). В наших исследованиях, проведённых в разные сезоны, диапазон вариации величин был широким, что обусловлено сезонными и пространственными особенностями структуры популяции медуз, а также температурных и пищевых условий. Сезонные различия суточных рационов в популяции медуз в прибрежных районах Крыма практически совпадают с результатами лабораторных экспериментов, показавших, что при природных концентрациях мезопланктона суточные рационы изменялись от 0,1 до 10,0 % содержания С в теле медуз (Anninsky et al., 2020).

На основе оценки степени обеспеченности пищей популяции *A. aurita*, проведённой ранее в осенний и весенний периоды (Аннинский и Тимофте, 2009 ; Аннинский и Дацук, 2013 ; Дацук и др., 2015) в прибрежных и глубоководных районах Чёрного моря, было заключено, что в эти сезоны пищевые потребности медуз превышали скорость потребления ими мезопланктона примерно в 2 раза. Зимой, согласно нашим исследованиям, различие между дыхательными потребностями и рационом значительно выше и составляет десятки раз. Весной и летом эти различия изменяются в пределах двух — четырёх раз в зависимости от района и достигают минимальной величины (~ 0,8 раза) на внешнем шельфе в летний период. Таким образом, на протяжении большей части жизненного цикла популяция медуз не может компенсировать свои минимальные пищевые потребности за счёт мезопланктона и, по-видимому, использует альтернативные источники питания. По вопросу об альтернативных пищевых источниках этого вида идёт активное обсуждение в литературе (Anninsky et al., 2020 ; Malej et al., 2006 ; Olesen et al., 1994 ; Stoecker et al., 1987). В лабораторных экспериментах установлено, что микрозоопланктон может являться важным компонентом рациона медуз (Stoecker et al., 1987). Исходя из того, что биомасса и продукция микрозоопланктона в прибрежных районах Крыма в отдельные периоды достигают величин, сравнимых с соответствующими показателями мезозоопланктона (Finenko et al., 2006), и учитывая более высокую скорость его переваривания, можно полагать, что микрозоопланктон способен служить дополнительным пищевым источником для *A. aurita*. Вопрос об использовании фито- и бактериопланктона, а также растворённого органического вещества медузами исследователи также неоднократно обсуждали, но к однозначной позиции до сих пор не пришли (Malej et al., 2006 ; Purcell et al., 2007 ; Richardson et al., 2009 ; Shick, 1975). Летом 2016 г. в западной и восточной части шельфа в гастральной полости медуз мы наблюдали большое количество водорослей *Coscinodiscus granii*: они составляли по численности 40–45 %



от общего количества жертв. При этом наличие «пустых» клеточных оболочек и вытекшего содержимого хлоропластов свидетельствовало о том, что в некоторых случаях переваривание фитопланктона было успешным, однако их доля в суточном рационе, рассчитанном по углероду, была незначительной (< 1 %).

У гребневика дисбаланс между пищевыми потребностями и количеством потреблённого взрослыми особями мезопланктона зимой и осенью не столь велик, как у медуз. По-видимому, на протяжении большей части жизненного цикла животные не только компенсируют дыхательные потребности, но и имеют достаточно пищи для роста и размножения за счёт мезопланктона. В течение нескольких первых дней, на личиночной стадии, основной пищевой источник для *M. leidy* — микрозоопланктон (Финенко и др., 2008 ; Sullivan & Gifford, 2004), однако уже на переходной стадии над ним превалирует мезопланктон (Финенко и др., 2008).

Основной вклад в выедание зоопланктона желелельями в исследованный период вносили медузы. Тем не менее пищевой пресс двух наиболее массовых видов (*A. aurita* и *M. leidy*) на мезопланктон зимой, весной и летом был низким (0,7–2,0 % биомассы зоопланктона в сутки). Он увеличивался осенью в районе внешнего шельфа до 7 %, однако не мог вызвать кардинальное сокращение численности зоопланктонного сообщества. К такому же выводу приводят данные (Shushkina & Arnautov, 1985): даже в годы максимального развития *A. aurita* (в 1980-е гг.) популяция могла потреблять лишь 5–7 % биомассы зоопланктона в сутки, или 50–70 % его суточной продукции.

Низкие величины выедания зоопланктона медузами, близкие к полученным нами, отмечены в шельфовых районах у г. Севастополя и в открытых районах Чёрного моря ранее (Дацк и др., 2015). Отсутствие корреляции между биомассой желелельих хищников и биомассой мезопланктона и его отдельных таксономических групп (Arashkevich et al., 2015) подтверждает наше заключение, что на данном этапе желелелье не контролируют количественное развитие зоопланктонного сообщества. Величины численности и биомассы зоопланктона в настоящее время определяются не хищничеством желелельих, а, по-видимому, изменчивостью соотношения продуктивности и смертности за счёт действия других факторов. При этом произошла трансформация пелагической экосистемы Чёрного моря: она вернулась к классическому типу функционирования зоопланктон — рыбы — планктофаги вместо зоопланктон — мнемнопсис в период «взрывного» роста численности гребневика-вселенца, когда трофическая цепь, ведущая к рыбам, оказалась сильно редуцированной.

Снижение в последние годы пищевого пресса желелельих на кормовой зоопланктон в прибрежных районах Чёрного моря (Finenko et al., 2013, 2018a) в сочетании с климатическими изменениями в регионе привело к улучшению обеспеченности пищей личинок термофильных видов рыб и, как следствие, к увеличению их выживаемости, росту видового разнообразия и продолжительности нерестового периода, созданию благоприятных условий для эмбрионального и постэмбрионального развития (Klimova & Podrezova, 2018).

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации 121041400077-1) и «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации 121030100028-0), а также при частичной поддержке проекта РФФИ и г. Севастополя «Отклик черноморской пелагической экосистемы на изменение климата в регионе (на примере медуз, гребневиков и мелких пелагических рыб)» (№ р\_а 18-44-920022).*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Аболмасова Г. И. Скорость энергетического обмена у *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz) в зависимости от температурных и пищевых условий // *Гидробиологический журнал*. 2001. Т. 37, № 2. С. 90–95. [Abolmasova G. I. Energy exchange rate in *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz) depending on the temperature and dietary conditions. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 2001, vol. 37, no. 2, pp. 90–95. (in Russ.)]
2. Аннинский Б. Е., Тимофте Ф. Распределение зоопланктона в западном секторе Чёрного моря в октябре 2005 г. // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 1. С. 17–31. [Anninsky B. E., Timofte F. The distribution of zooplankton in the western Black Sea in October 2005. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 1, pp. 17–31. (in Russ.)]
3. Аннинский Б. Е., Аболмасова Г. И., Дацьк Н. А. Выедание мезозоопланктона медузой *Aurelia aurita* L. в Чёрном море // *Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей* / В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя (ред.). Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 276–283. [Anninsky B. E., Abolmasova G. I., Datsyk N. A. Consumption of mesozooplankton by jellyfish *Aurelia aurita* L. in the Black Sea. In: *Biological Resources of the Black Sea and Sea of Azov* / V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya, G. E. Shulman, Yu. A. Zagorodnyaya (Eds). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, pp. 276–283. (in Russ.)]
4. Аннинский Б. Е., Дацьк Н. А. Биомасса и хищничество медузы *Aurelia aurita* L. в Чёрном море в октябре 2010 г. // *Морской экологический журнал*. 2013. Т. 12, № 1. С. 27–33. [Anninsky B. E., Datsyk N. A. *Aurelia aurita* L. biomass and predation in the Black Sea in October 2010. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 1, pp. 27–33. (in Russ.)]
5. Винберг Г. Г. *Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб*. Минск : Изд-во Белорусского университета, 1956. 253 с. (Научные труды Белорусского государственного университета им. В. И. Ленина). [Vinberg G. G. *Intensivnost' obmena i pishchevye potrebnosti ryb*. Minsk : Izd-vo Belorusskogo universiteta, 1956, 251 p. (Nauchnye trudy Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta imeni V. I. Lenina). (in Russ.)]
6. Дацьк Н. А., Финенко Г. А., Аболмасова Г. И. Желетельный зоопланктон в прибрежных и открытых районах Чёрного моря в весенний период 2013 г. // *Гидробиологический журнал*. 2015. Т. 51, № 5. С. 29–39. [Datsyk N. A., Finenko G. A., Abolmasova G. I. Jellyfish zooplankton in the coastal and open regions of the Black Sea in spring 2013. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 2015, vol. 51, no. 5, pp. 29–39. (in Russ.)]. <http://dx.doi.org/10.1615/HydrobJ.v52.i1.30>
7. Петипа Т. С. О среднем весе основных форм зоопланктона Чёрного моря // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1957. Т. 9. С. 39–57. [Petipa T. S. O srednem vese osnovnykh form zooplanktona Chernogo morya. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1957, vol. 9, pp. 39–57. (in Russ.)]
8. Финенко Г. А., Павловская Т. В., Романова З. А., Аболмасова Г. И., Дацьк Н. А. Время переваривания пищи и интенсивность питания личинок гребневика *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz (Ctenophora, Lobata). // *Морской экологический журнал*. 2008. Т. 7, № 3. С. 61–74. [Finenko G. A., Pavlovskaya T. V., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Datsyk N. A. Digestion time and feeding intensity of the larval ctenophore *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz (Ctenophora, Lobata). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2008, vol. 7, no. 3, pp. 61–74. (in Russ.)]
9. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И., Дацьк Н. А., Аннинский Б. Е. *Mnemiopsis leidy*: скорость питания гребневиков в море и пищевой пресс популяции на кормовой зоопланктон // *Морской экологический журнал*. 2010. Т. 9, № 1. С. 73–83. [Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Datsyk N. A., Anninsky B. E. *Mnemiopsis leidy*: Ingestion rate of the ctenophores in the sea and predatory impact of the population on forage zooplankton. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2010, vol. 9, no. 1, pp. 73–83. (in Russ.)]
10. Anninsky B. E. Organic composition and ecological energetics of the jellyfish *Aurelia aurita* L. (Cnidaria, Scyphozoa) under Black Sea conditions. In: *Trophic Relationships and Food Supply of Heterotrophic Animals in the Pelagic Ecosystem of the Black Sea* / G. E. Shulman, B. Öztürk,

- A. Kıdeys, G. A. Finenko, L. Bat (Eds). Istanbul : Black Sea Commission Publications, 2009, pp. 107–160.
11. Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A., Ignatyev S. M. Gelatinous macroplankton in the Black Sea in the autumn of 2010. *Oceanology*, 2013, vol. 53, iss. 6, pp. 676–685. <https://doi.org/10.1134/S0001437013060015>
  12. Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A., Kıdeys A. E. Trophic ecology and assessment of the predatory impact of the Moon jellyfish *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) on zooplankton in the Black Sea. *Cahiers de Biologie Marine*, 2020, vol. 61, iss. 1, pp. 33–46. <https://doi.org/10.21411/cbm.a.96dd01aa>
  13. Arashkevich E. G., Stefanova K., Bandelj V., Siokou I., Kurt T. T., Orek Y. A., Timofte F., Timonin A., Solidoro C. Mesozooplankton in the open Black Sea: Regional and seasonal characteristics. *Journal of Marine System*, 2014, vol. 135, pp. 81–96. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.07.011>
  14. Arashkevich E. G., Louppova N. E., Nikishina A. B., Pautova L. A., Chasovnikov V. K., Drits A. V., Podymov O. I., Romanova N. D., Stanichnaya R. R., Zatsepin A. G., Kuklev S. B., Flint M. V. Marine environmental monitoring in the shelf zone of the Black Sea. Assessment of the current state of the pelagic ecosystem. *Oceanology*, 2015, vol. 55, iss. 6, pp. 871–876. <https://doi.org/10.1134/S0001437015060016>
  15. Condon R. H., Duarte C. M., Pitt K. A., Robinson K. Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, vol. 110, iss. 3, pp. 1000–1005. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210920110>
  16. Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Anninsky B. E., Svetlichny L. S., Hubareva E. S., Bat L., Kideys A. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea. *Journal of Plankton Research*, 2003, vol. 25, iss. 5, pp. 539–549. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.5.539>
  17. Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Anninsky B. E., Pavlovskaya T. V., Bat L., Kideys A. E. Ctenophores-invaders and their role in the trophic dynamics of the planktonic community in the coastal regions off the Crimean coast of the Black Sea (Sevastopol Bay). *Oceanology*, 2006, vol. 46, iss. 4, pp. 472–482. <http://dx.doi.org/10.1134/S0001437006040047>
  18. Finenko G. A., Abolmasova G. I., Romanova Z. A., Datsyk N. A., Anninsky B. E. Population dynamics of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its impact on the zooplankton in the coastal regions of the Black Sea off the Crimean coast in 2004–2008. *Oceanology*, 2013, vol. 53, iss. 1, pp. 80–88. <https://doi.org/10.1134/S0001437012050074>
  19. Finenko G. A., Anninsky B. E., Datsyk N. A. Trophic characteristics of *Mnemiopsis leidyi* and its impact on the plankton community in Black Sea coastal waters. *Oceanology*, 2018a, vol. 58, iss. 6, pp. 817–824. <https://doi.org/10.1134/S0001437018060048>
  20. Finenko G. A., Anninsky B. E., Datsyk N. A. *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Ctenophora: Lobata) in the inshore areas of the Black Sea: 25 years after its outbreak. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2018b, vol. 9, iss. 1, pp. 86–93. <https://doi.org/10.1134/S2075111718010071>
  21. Gucu A. C. Can overfishing be responsible for the successful establishment of *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2002, vol. 54, iss. 3, pp. 439–451. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0657>
  22. Hansson L. J., Moeslund O., Kiorboe T., Riisgard H. U. Clearance rates of jellyfish and their potential predation impact on zooplankton and fish larvae in a neritic ecosystem (Limfjorden, Denmark). *Marine Ecology Progress Series*, 2005, vol. 304, pp. 117–131. <http://dx.doi.org/10.3354/meps304117>
  23. Klimova T., Podrezova P. Seasonal distribution of the Black Sea ichthyoplankton near the Crimean Peninsula. *Regional Studies in Marine Science*, 2018, vol. 24, pp. 260–269. <http://dx.doi.org/10.1016/j.rsma.2018.08.013>
  24. Malej A., Turk V., Lučić D., Benović A. Direct and indirect trophic interactions of *Aurelia* sp. (Scyphozoa) in stratified marine environment (Mljet Lakes, Adriatic Sea). *Marine Biology*, 2006, vol. 151, iss. 3, pp. 827–841. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-006-0503-1>
  25. Oguz T., Fach B., Salihoglu B. Invasion dynamics of the alien ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its impact on anchovy collapse in the Black Sea. *Journal of Plankton*

- Research*, 2008, vol. 30, iss. 12, pp. 1385–1397. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn094>
26. Olesen N. J., Frandsen K. T., Riisgård H. U. Population dynamics, growth and energetics of jellyfish *Aurelia aurita* in a shallow fjord. *Marine Ecology Progress Series*, 1994, vol. 105, pp. 9–18. <http://dx.doi.org/10.3354/meps105009>
27. Purcell J. E., Uye S. I., Lo W. T. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and direct consequences for humans: A review. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, vol. 350, pp. 153–174. <https://doi.org/10.3354/meps07093>
28. Richardson A. J., Bakun A., Hays G. C., Gibbons M. J. The jellyfish joyride: Causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in Ecology and Evolution*, 2009, vol. 24, iss. 6, pp. 312–322. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2009.01.010>
29. Shick J. M. Uptake and utilization of dissolved glycine by *Aurelia aurita* scyphistomae: Temperature effects on the uptake process; nutritional role of dissolved amino acids. *Biological Bulletin*, 1975, vol. 148, no. 1, pp. 117–140. <https://doi.org/10.2307/1540654>
30. Shushkina E. A., Arnautov G. N. Quantitative distribution of the medusae *Aurelia aurita* and its role in the Black Sea ecosystem. *Oceanology*, 1985, vol. 25, pp. 102–105.
31. Stoecker D., Michaels A. E., Davies L. H. Grazing by the jellyfish, *Aurelia aurita*, on microzooplankton. *Journal of Plankton Research*, 1987, vol. 9, iss. 5, pp. 901–915. <https://doi.org/10.1093/plankt/9.5.901>
32. Sullivan L. J., Gifford D. J. Diet of the larval ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz (Ctenophora, Lobata). *Journal of Plankton Research*, 2004, vol. 2, iss. 4, pp. 417–431. <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbh033>

## TROPHIC RELATIONSHIPS

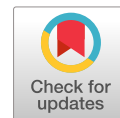
### IN THE ZOOPLANKTON – GELATINOUS ZOOPLANKTON FOOD CHAIN IN THE SHELF AREAS OF THE CRIMEAN COAST OF THE BLACK SEA

G. A. Finenko, N. A. Datsyk, B. E. Anninsky, and Yu. A. Zagorodnyaya

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation  
E-mail: [gfinenko@gmail.com](mailto:gfinenko@gmail.com)

The seasonal and spatial dynamics of the key trophic characteristics were studied (food spectrum, feeding rate, and predatory impact on mesozooplankton) for populations of the jellyfish *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) and ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865. The investigation was carried out during four cruises of the RV “Professor Vodyanitsky” in the shelf areas of Crimean Peninsula in January to October 2016. The area was divided into inner (depth of < 50 m) and outer (51–150 m) shelves. To study the food spectrum and feeding rate of gelatinous predators, the composition of food items in the gastric cavity was analyzed under a binocular microscope. Daily ration ( $R$ , mg C·ind.<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>) was calculated by the formula:  $R = B_z \times DT^{-1} \times 24$ , where  $B_z$  is zooplankton biomass in the predator gastric cavity (mg), and  $DT$  is zooplankton digestion time (h). Predatory impact of gelatinous zooplankton was estimated by the values of daily ration and mesozooplankton biomass. Zooplankton was sampled with a Juday plankton net with mouth diameter of 38 cm and mesh size of 140  $\mu$ m. Vertical net hauls were performed: at the inner shelf stations, from the sea surface down to the bottom; at the outer shelf stations, down to the boundary of the hydrogen sulfide zone ( $\delta_t = 16.2$  conventional units according to a Sea-Bird probe). In the samples fixed with 4 % formalin solution, zooplankton abundance, its taxonomic composition, and size–age structure were quantified by standard method. In the food spectrum of the jellyfish, seasonal differences were revealed: predominance of *Bivalvia veligers* in winter and spring and wide species composition of Crustacea and other groups of prey in summer. The feeding rates of the studied species were similar: specific daily rations in winter, spring, and autumn did not exceed tenth of a percent of the carbon content in the body. Both species fed at a maximum rate in summer on the outer shelf: the specific rations reached 12.9 and 5.1 % C of the body for the jellyfish and ctenophore, respectively. *A. aurita* and *M. leidyi* populations consumed 0.2 to 5 % of the fodder zooplankton biomass *per day*; it did not result in a drastic reduction in zooplankton abundance and provided favorable feeding conditions for small planktivorous pelagic fish.

**Keywords:** gelatinous zooplankton, *Aurelia aurita*, *Mnemiopsis leidyi*, daily ration, ingestion



ЗАМЕТКИ

УДК [502.51:504.5/.6](262.53)

**ЭКСТРЕМАЛЬНОЕ ПРОЯВЛЕНИЕ МОРСКОЙ СЛИЗИ В МРАМОРНОМ МОРЕ  
В 2021 ГОДУ**

© 2022 г. **А. В. Медведева, С. В. Станичный**

ФИЦ Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, Российская Федерация

E-mail: [shift@mail.ua](mailto:shift@mail.ua)

Поступила в редакцию 29.06.2021; после доработки 04.07.2021;  
принята к публикации 24.12.2021; опубликована онлайн 22.03.2022.

Описано экстремальное проявление морской слизи в Мраморном море весной — летом 2021 г. На основе спутниковых данных проведён анализ подобных проявлений в предыдущее десятилетие. Показано, что текущая ситуация уникальна как по охвату акватории, так и по продолжительности явления. Отмечена необходимость проведения комплексных исследований для понимания причин возникновения морской слизи и последствий её воздействия на морскую экосистему и хозяйственную деятельность в прибрежных водах.

**Ключевые слова:** морская слизь, Мраморное море, морская экосистема, спутниковые данные, экстремальное проявление

С весны 2021 г. в водах Мраморного моря регистрировали экстремально высокое содержание морской слизи: её скопления на морской поверхности, по данным с оптических сенсоров, достигали площадей в десятки квадратных километров. Хотя эту субстанцию ранее обнаруживали как в мраморноморском бассейне (Aktan et al., 2008), так и в других акваториях (McKenzie et al., 2002 ; Precali et al., 2005), текущая ситуация обозначила ряд новых рисков для природного равновесия морских экосистем.

Морская слизь является коллоидной субстанцией, которая собирается в конгломераты длиной от миллиметров до десятков сантиметров, а также становится субстратом для микроорганизмов различных таксономических единиц (бактерий, вирусов и др.) (Xu et al., 2013). Это недостаточно изученный феномен; предположительно, он связан с жизнедеятельностью некоторых видов фитопланктона (Lancelot, 1995). Так, считается вероятной связь между появлением слизи и увеличением биомассы фитопланктона или его откликом на стрессовые факторы, которые достоверно не определены (Balkis et al., 2001 ; Danovaro et al., 2009).

Оптическими спутниковыми сенсорами среднего и высокого разрешения морскую слизь фиксируют как во взвешенном состоянии в поверхностном слое моря, так и в виде плавающей субстанции. На RGB-композициях (от датчиков MSI Sentinel-2, OLI Landsat-8, MODIS Aqua и др.) слизь обычно проявляется протяжёнными нитевидными формированиями от белого до жёлтого цвета с повышенной яркостью в зонах конвергенции.

Авторами работы проведён анализ вероятного присутствия морской слизи на спутниковых изображениях с 2010 г. по настоящее время. Были проанализированы материалы ежедневных

наблюдений с помощью данных среднего разрешения, а также 440 сцен или комплектов сцен высокого разрешения (данные от спутников Landsat — 240, от Sentinel-2 — 187, от Gaofen — 13) в ясные дни или дни, в которые акватория Мраморного моря была зафиксирована фрагментарно. Для выделения зон со слизью использовали составление RGB-композиций и применяли многоканальный подход с устранением отражённой компоненты излучения.

Оказалось, что морская слизь возникает на поверхности Мраморного моря практически ежегодно (за исключением 2014 г.), преимущественно в марте или апреле. Её проявления могут носить однократный или продолжительный характер. До 2020 г. их регистрировали оптически датчиками на протяжении 1–9 суток. Характерные площади с проявлением слизи занимали единицы квадратных километров.

В 2021 г. отмечена иная ситуация. В течение марта и почти всего апреля проявление морской слизи отличалось от такового в предыдущие годы более длинным интервалом присутствия на поверхности моря и более выраженным объёмом в толще вод. С 29 апреля зарегистрировано интенсивное увеличение плавающей морской слизи: сначала — в Гемликском заливе и прилегающих районах, затем — в прибрежных областях в западной и восточной частях моря, далее (к 3 мая) — практически во всех районах акватории. На протяжении всего периода с 29 апреля по 26 июня морскую слизь на оптических изображениях обнаруживали практически непрерывно.

В 2021 г. также впервые замечен перенос морской слизи через пролив Дарданеллы в Эгейское море, неоднократно выявленный как на RGB-композициях, так и на изображениях с устранённой отражённой компонентой с конца марта. Наибольшая протяжённость переноса зафиксирована 9 июня: расстояние от выхода из пролива Дарданеллы до острова Тасос превысило 150 км.

Такие экстремальные ситуации, как в 2021 г., проявляют ряд механизмов воздействия на окружающую среду, из-за которых негативному влиянию подвержены представители практически всех уровней трофических цепей. В частности, увеличение площадей скоплений плавающей морской слизи сопровождается эффектами перегрева, при которых температура в зоне слизи превышает температуру поверхности окружающих вод на 5–6 °С. Дополнительно формируются области затенения, ограничивающие поступление солнечной радиации в подповерхностные слои вод, что отражается на жизнедеятельности фитопланктона. Кроме того, морской слизи свойственны снижение поверхностного натяжения и обволакивающий эффект, следствием чего является гибель бентоса (Özalp, 2021), а также, возможно, рыб и водоплавающих птиц. Неясным остаётся вопрос о развитии патогенных микроорганизмов, но с учётом биологической основы морской слизи вероятность такого роста высока.

Возможно, формирование морской слизи в экстремальных количествах допустимо рассматривать с точки зрения потенциальной экологической катастрофы. Именно поэтому актуально дальнейшее её комплексное изучение — методами биологических, химических, спутниковых и иных исследований.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ МГИ по темам № 0555-2021-0003 и 0555-2021-0006, а также при поддержке гранта РФФИ № 21-77-10052 «Влияние физических факторов на эволюцию мезо- и субмезомасштабных вихрей в морской среде».*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Aktan Y., Dede A., Çiftci P. S. Mucilage event associated with diatoms and dinoflagellates in Sea of Marmara, Turkey. *Harmful Algae News*, 2008, no. 36, pp. 1–3.
2. Balkis N., Atabay H., Türetgen I., Albayrak S., Balkis H., Tüfekçi V. Role of single-celled organisms in mucilage formation on the shores of Büyükada Island (the Marmara Sea).

- Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2001, vol. 91, iss. 4, pp. 771–781. <http://dx.doi.org/10.1017/S0025315410000081>
3. Danovaro R., Umani S. F., Pusceddu A. Climate change and the potential spreading of marine mucilage and microbial pathogens in the Mediterranean Sea. *PLoS One*, 2009, vol. 4, iss. 9, art. no. e7006 (8 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007006>
  4. Lancelot C. The mucilage phenomenon in the continental coastal waters of the North Sea. *Science of the Total Environment*, 1995, vol. 165, iss. 1–3, pp. 83–102. [https://doi.org/10.1016/0048-9697\(95\)04545-C](https://doi.org/10.1016/0048-9697(95)04545-C)
  5. McKenzie L., Sims I., Beuzenberg V., Gillespie P. Mass accumulation of mucilage caused by dinoflagellate polysaccharide exudates in Tasman Bay, New Zealand. *Harmful Algae*, 2002, vol. 1, iss. 1, pp. 69–83. [https://doi.org/10.1016/S1568-9883\(02\)00006-9](https://doi.org/10.1016/S1568-9883(02)00006-9)
  6. Özalp H. B. First massive mucilage event observed in deep waters of Çanakkale Strait (Dardanelles), Turkey. *Journal of the Black Sea / Mediterranean Environment*, 2021, vol. 27, no. 1, pp. 49–66.
  7. Precali R., Giani M., Marini M., Grilli F., Ferrari C. R., Pečar O., Paschini E. Mucilaginous aggregates in the northern Adriatic in the period 1999–2002: Typology and distribution. *Science of the Total Environment*, 2005, vol. 353, iss. 1–3, pp. 10–23. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2005.09.066>
  8. Xu H., Yu G., Jiang H. Investigation on extracellular polymeric substances from mucilaginous cyanobacterial blooms in eutrophic freshwater lakes. *Chemosphere*, 2013, vol. 93, iss. 1, pp. 75–81. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2013.04.077>

## OUTBREAK OF MARINE MUCILAGE IN THE SEA OF MARMARA IN 2021

A. V. Medvedeva and S. V. Stanichny

Marine Hydrophysical Institute of RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: [shift@mail.ua](mailto:shift@mail.ua)

An outbreak of marine mucilage in the Sea of Marmara in the spring and summer of 2021 is described. Based on satellite data, an analysis of similar outbreaks in the previous decade was carried out. As shown, the current situation is unique both in terms of the water area coverage and phenomenon duration. The need for comprehensive research is emphasized in order to understand the causes of the occurrence of the marine mucilage and the consequences of its effect on the marine ecosystem and economic activities in coastal waters.

**Keywords:** marine mucilage, Sea of Marmara, marine ecosystem, satellite data, outbreak

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

**ПАМЯТИ НИКОЛАЯ СИДОРОВИЧА РИСИКА  
(07.08.1937 – 11.12.2021)**



11 декабря 2021 г. на 85-м году ушёл из жизни один из старейших сотрудников отдела радиационной и химической биологии (ОРХБ) ФИЦ ИнБИОМ, известный учёный-радиобиолог, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Николай Сидорович Рисик.

Родился Н. С. Рисик 7 августа 1937 г. в деревне Мильча Вилейского района Минской области Белорусской ССР. Семья пережила страшные годы фашистской оккупации, и в послевоенный период, понимая, что его родным нужна поддержка, 15-летний Николай Сидорович пошёл учиться в сельскохозяйственный техникум (1952–1956), по окончании которого проработал год агрономом колхоза (1956–1957).

Н. С. Рисик всегда мечтал заниматься наукой. Именно поэтому после службы в рядах Советской армии (1957–1960) он поступил в Белорусский государственный университет имени В. И. Ленина (БГУ, г. Минск), где сразу проявил себя как талантливый учёный. После окончания БГУ его пригласили работать в родном университете стажёром-исследователем на кафедре биохимии и биофизики (1965–1966). Только за время учёбы и работы в БГУ Николай Сидорович стал автором 14 научных публикаций.

Его научную судьбу определило знакомство в стенах БГУ с Геннадием Григорьевичем Поликарповым. С 1966 по 1969 г. Н. С. Рисик был аспирантом ИнБИОМ АН УССР (г. Севастополь) по специальности «радиобиология». За три года им было обнаружено и изучено новое для того времени явление — накопление атомов урана гидробионтами. Эти исследования были широко поддержаны учёными СССР, США и других стран. В 1970 г. Николаю Сидоровичу была вручена медаль «За доблестные заслуги и в ознаменование 100-летия со дня рождения В. И. Ленина».

Н. С. Рисик успешно защитил 23 февраля 1971 г. кандидатскую диссертацию на тему «Микрораспределение и накопление урана в морских организмах». Учёная степень кандидата биологических наук была присвоена ему 7 апреля 1971 г.

С 1969 по 1975 г. он занимал должность младшего научного сотрудника ОРХБ, а в 1975 г. был избран по конкурсу старшим научным сотрудником. За время работы Николай Сидорович проявил себя как отличный организатор исследований, ответственный и инициативный сотрудник. Коллеги всегда отзывались о нём как об очень добром и понимающем человеке, и руководитель ОРХБ член-корреспондент АН УССР Г. Г. Поликарпов, убывая в длительную служебную командировку в Монако (1975–1979), доверил исполнять обязанности заведующего отделом именно Н. С. Рисику. Он с этим справился блестяще.



Научная международная деятельность Николая Сидоровича была также очень насыщенной. В 1976 г. он в качестве стипендиата ЮНЕСКО работал в научных учреждениях Франции и Монако, а с 1981 по 1982 г. находился в командировке в Ливии, где по заказу Всесоюзного объединения «Союзглавзагранатомэнерго» выполнял тему «Морские радиоэкологические исследования в районе АЭС “Сирт”». Экономический эффект от работ по этой теме и от гидробиологических исследований, проводимых институтом, составил 100 тысяч рублей. С 1986 по 1991 г. Н. С. Рисик руководил темой ОРХБ по советско-болгарскому сотрудничеству.

Николай Сидорович горячо любил море, был активным участником экспедиций на научно-исследовательских судах ИнБЮМ. В 1972 г. он участвовал в 26-м рейсе на НИС «Михаил Ломоносов» в Атлантику, а уже в 1979 г. был начальником экспедиции 87-го рейса НИС «Академик А. Ковалевский».

Область научных интересов Николая Сидоровича охватывала исследование (в природе и в эксперименте с открытыми радиоизотопами по II классу работ) форм распределения урана и трансуранов в окружающей водной среде, в живых морских и пресноводных организмах, а также определение дозовых нагрузок от агрегатов атомов урана и трансуранов в гидробионтах. За высокую научную и потенциально прикладную значимость этих работ его неоднократно награждали дипломами и денежными премиями; материалы его публикаций были представлены на международных и всесоюзных симпозиумах и совещаниях. Также он неоднократно становился участником выставок достижений народного хозяйства СССР и УССР.

Н. С. Рисик опубликовал более 70 научных статей в отечественных и зарубежных журналах по радио- и хемозологии. В его работах отражено множество аспектов радиоэкологии урана в морских экосистемах. Он исследовал суточные изменения концентрации урана в ракообразных, его накопление в водоёмах с различной солёностью, токсическое действие урана на зоопланктонные организмы и его влияние на жизнедеятельность одноклеточных водорослей, а также накопление тория и других трансурановых элементов гидробионтами. Изучал накопление тяжёлых металлов как отдельными видами морских организмов, так и сейстоном. Целый ряд его работ после аварии на Чернобыльской АЭС посвящён вопросам миграции и распределения техногенных радионуклидов в регионе Нижнего Днепра, Северо-Крымского канала и Крымского полуострова.

Николай Сидорович является соавтором пяти коллективных монографий в области радиобиологии и морской радиоэкологии и в смежных направлениях морской биологии. Одна из первых его коллективных монографий — работа «Искусственные и естественные радионуклиды в жизни гидробионтов» за авторством В. Г. Цыцугиной, Н. С. Рисика и Г. Е. Лазоренко (1973) — стала пионерской по нескольким направлениям в радиоэкологии, нашла широкий отклик в международном научном сообществе и была издана на английском языке (1975). Последние его публикации были посвящены также изучению радионуклидов плутония в морских экосистемах.

Он являлся ответственным исполнителем радиоэкологической программы научно-технического сотрудничества с «Крымэнерго» по Крымской АЭС в области охраны окружающей среды, выполнение которой сыграло значительную роль в предотвращении принятия ошибочного решения о строительстве АЭС на территории полуострова. В «горячие годы» после аварии на ЧАЭС (1986–1990) Николай Сидорович, как заведующий лабораторией радиохемозологии ОРХБ, руководил работами по контролю радиационной обстановки в Крыму. Им были разработаны и переданы в Севастопольский горисполком для принятия решений рекомендации по ограничению дозовой нагрузки на население Севастополя и Крыма. Совместно с сотрудниками ГорСЭС он проводил контроль радиоактивного загрязнения молока, продуктов детского питания и овощей. В Крымский облисполком и Севастопольский горисполком были переданы данные по радиационной обстановке в 1986–1990 гг. в районе Чернореченского водохранилища и Максимовой дачи.

Свои организаторские способности Н. С. Рисик проявил и в общественной жизни ИнБЮМ. На протяжении ряда лет он был заместителем секретаря партбюро института, а в 1985 г. был избран секретарём партбюро первичной парторганизации ИнБЮМ. В 1976–1980 гг. он являлся учёным секретарём специализированного учёного совета ИнБЮМ АН УССР по защите кандидатских диссертаций по специальностям «радиобиология» и «ихтиология». Николай Сидорович был практически бессменным куратором изотопной лаборатории II класса в ОРХБ, а также являлся руководителем службы радиационной безопасности института, сформированной для обеспечения работ с источниками ионизирующего излучения и радиационно-дозиметрического контроля в радиобиологическом корпусе и на судах ИнБЮМ АН УССР.

Все коллеги из ОРХБ, и прежде всего те, кто работал с Н. С. Рисиком, кто смог узнать его и как выдающегося исследователя, и как отзывчивого товарища, и как хорошего семьянина, глубоко скорбят о безвременном уходе этого замечательного учёного и человека.

Отдел радиационной и химической биологии ФИЦ ИнБЮМ понёс невосполнимую утрату. Скорбим, всегда будем помнить Николая Сидоровича и выражаем соболезнования его родным и близким.

*С огромным уважением к Николаю Сидоровичу Рисику,  
коллеги из ОРХБ,  
руководитель отдела, в. н. с., к. б. н. Н. Ю. Мирзоева,  
в. н. с., к. б. н. Н. Н. Терещенко.*

**IN MEMORIAM: NIKOLAI RISIK  
(07.08.1937 – 11.12.2021)**

On 11 December, 2021, PhD Nikolai Risik passed away – a well-known radiobiologist and one of the oldest employees of the IBSS radiation and chemical biology department. N. Risik is the author of more than 70 scientific articles and co-author of five 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 № 17 от 24.12.2021).

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. Празукин А. В.

**Корректор:**

Копытова О. Ю.

**Перевод:**

Тренкеншу Т. А., Надточенко И. А.

**Компьютерная вёрстка:**

Баяндин А. С.

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

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



---

Подп. к печати 24.12.2021	Дата выхода в свет 22.03.2022	Заказ № 45126.1	Тираж 100 экз.
Формат 60 × 84/8	Уч.-изд. листов 9,3	Усл. печ. листов 13,02	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*

*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*

- 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).

- 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).