



ISSN 2499-9768 print

МОРСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 7 № 2
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

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.

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

Kornyuchuk 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

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.

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 № 2

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Научные сообщения

- Болтачева Н. А., Ревков Н. К., Надольный А. А., Аннинская И. Н.*
Донная фауна юго-западной части Азовского моря. Таксономический состав
и биоценотическая организация макрозообентоса в 2016–2017 гг. 3–22
- Гагаев С. Ю., Денисенко С. Г., Стрелкова Н. А., Фролова Е. А., Сикорский А. В.*
Видовой состав и биогеографическая структура фауны Polychaeta Печорского моря
в период потепления Арктики (in Eng.) 23–31
- Давидович О. И., Давидович Н. А., Подунай Ю. А., Солак Ч. Н.*
Пределы галотолерантности черноморского представителя
рода *Entomoneis* Ehrenberg, 1845 (Bacillariophyta) 32–40
- Кузнецова Т. В., Манвелова А. Б.*
Здоровье экосистем: понятие, методологические подходы, критерии оценки 41–62
- Ладыгина Л. В.*
Рост криптофитовой микроводоросли *Rhodomonas salina* (Wislouch) D. R. A. Hill
& R. Wetherbee, 1989 при разных условиях культивирования 63–71
- Садогурский С. Е., Евстигнеева И. К., Белич Т. В., Танковская И. Н., Садогурская С. А.*
Ревизия макрофитобентоса заповедного территориально-аквального комплекса
Бакальской косы (Чёрное море) 72–87
- Селифонова Ж. П., Самышев Э. З.*
Таксономический состав и сезонная динамика меропланктона в районе морского порта
Кавказ, Керченский пролив 88–97
- Юрикова Е. А., Бегун А. А.*
Количественная структура сообщества микроводорослей морского льда
(остров Русский, залив Петра Великого, Японское море) 98–112

Хроника и информация

- Памяти Олега Глебовича Миронова (09.03.1933 – 16.03.2022) 113–114

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2022 Vol. 7 no. 2

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

CONTENTS

Scientific communications

- Boltachova N. A., Revkov N. K., Nadolny A. A., and Anninskaya I. N.*
Benthic fauna of the southwestern Sea of Azov. Macrozoobenthos taxonomic composition and its biocoenotic structure in 2016–2017 (in Russ.) 3–22
- Gagaev S. Yu., Denisenko S. G., Strelkova N. A., Frolova E. A., and Sikorski A. V.*
Species composition and biogeographic structure of the polychaete fauna of the Pechora Sea during warming in the Arctic 23–31
- Davidovich O. I., Davidovich N. A., Podunay Yu. A., and Solak C. N.*
Halotolerance limits of the Black Sea representative of the genus *Entomoneis* Ehrenberg, 1845 (Bacillariophyta) (in Russ.) 32–40
- Kuznetsova T. V. and Manvelova A. B.*
Ecosystem health: A concept, methodological approaches, and assessment criteria (in Russ.) 41–62
- Ladygina L. V.*
Growth of the cryptophyte microalga *Rhodomonas salina* (Wislouch) D. R. A. Hill & R. Wetherbee, 1989 under different cultivation conditions (in Russ.) 63–71
- Sadogurskiy S. Ye., Evstigneeva I. K., Belich T. V., Tankovskaya I. N., and Sadogurskaya S. A.*
Revision of macrophytobenthos of the protected territorial-aquatic complex of the Bakalskaya Spit (the Black Sea) (in Russ.) 72–87
- Selifonova Zh. P. and Samyshev E. Z.*
Meroplankton taxonomic composition and seasonal dynamics near the seaport Kavkaz, Kerch Strait (in Russ.) 88–97
- Yurikova E. A. and Begun A. A.*
Quantitative structure of the sea ice microalgae community (Russky Island, Peter the Great Bay, Sea of Japan) (in Russ.) 98–112
- #### Chronicle and information
- In memoriam: Oleg Mironov (09.03.1933 – 16.03.2022) (in Russ.) 113–114

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 574.587(262.54)

**ДОННАЯ ФАУНА ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ АЗОВСКОГО МОРЯ.
ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ
И БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МАКРОЗООБЕНТОСА В 2016–2017 ГГ.**© 2022 г. **Н. А. Болтачева, Н. К. Ревков, А. А. Надольный, И. Н. Аннинская**ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: nrevkov@yandex.ruПоступила в редакцию 18.01.2020; после доработки 16.07.2020;
принята к публикации 03.03.2022; опубликована онлайн 07.06.2022.

Азовское море является полузамкнутым, относительно мелководным водоёмом, имеющим, в сравнении с Чёрным морем, более низкую солёность. Последняя не стабильна (изменяется в пределах 9–14 ‰) и в основном связана с изменением речного стока. Повышение солёности оказывается благоприятным фактором для проникновения и развития в Азовском море некоторых черноморских видов, что было отмечено в 1970-е гг. при возрастании его солёности в среднем до 13–14 ‰. Вслед за периодом спада до 9–10 ‰, с 2007 г. зарегистрировано устойчивое осолонение бассейна, достигшее в 2015 г. в среднем 13,37 ‰. Целью работы стала оценка таксономического состава и биоценотической организации донной макрофауны юго-западной части Азовского моря по результатам бентосных съёмок, выполненных в 2016–2017 гг. в 84, 86, 90, 96 и 100-м рейсах НИС «Профессор Водяницкий». Отбор донных осадков осуществляли с помощью дночерпателя «Океан-50» (площадь захвата — 0,25 м²). Грунт промывали через сита с наименьшим диаметром ячеек фильтрации 1 мм. Зарегистрировано 46 видов макрозообентоса, в том числе 15 видов Polychaeta, 12 Mollusca и 13 Crustacea. Четыре представителя черноморской фауны отмечены в фауне Азовского моря впервые: асцидия *Molgula euprocta*, форонида *Phoronis psammophila*, двустворчатый моллюск *Gouldia minima* и кумовый рак *Iphinoe elisae*. Из обнаруженных видов 14 % являются дальнеморскими вселенцами в Азово-Черноморский бассейн. Это двустворчатые моллюски *Anadara kagoshimensis* и *Mya arenaria*, полихеты *Polydora cornuta*, *Streblospio gynobranchiata* и *Marenzelleria neglecta*. Во все сезоны года в бентосе региона отмечен биоценоз двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis*, средние значения численности и биомассы — (4818 ± 1019) экз.·м⁻² и (878,4 ± 129,5) г·м⁻² соответственно. Выделены 3 биоценотических комплекса, которые могут быть вариантами проявления динамического состояния биоценоза анадары. Сезонные изменения биомассы макрозообентоса в основном обусловлены её колебаниями у доминирующих видов — *A. kagoshimensis* и *Cerastoderma glaucum* — и связаны с их различной способностью к переживанию кислороддефицитных условий, характерных для Азовского моря в летний сезон. Максимум численности макрозообентоса отмечен в октябре 2016 г. (~ 6600 экз.·м⁻²) и обусловлен размножением в летне-осенний период ряда видов, включая недавних вселенцев, и пополнением их донных поселений молодью. В это время на отдельных станциях численность *A. kagoshimensis* достигала ~ 14000 экз.·м⁻², полихеты-вселенца *S. gynobranchiata* — ~ 2300 экз.·м⁻². Зарегистрирован растянутый период пополнения азовоморской популяции

A. kagoshimensis молодью (с июня по октябрь) с пиком в октябре. Максимальный размер их раковины — 52,7 мм. Моллюски репродуктивного размера (с длиной раковины более 10 мм) составляли от 6 % (октябрь 2016 г., период массового пополнения популяции молодью) до 85 % (декабрь 2017 г.). Наиболее развитые поселения *C. glaucum* зарегистрированы на вдольбереговых станциях исследованного полигона. Основной период их пополнения молодью — в июле. Моллюски репродуктивного размера (с длиной раковины более 6 мм) составляли от 7 % (июль 2017 г., период массового пополнения популяции молодью) до 100 % (декабрь 2017 г.) в общей структуре популяции церастодермы. В условиях дефицита твёрдого субстрата недавний вселенец в Азовское море *A. kagoshimensis* сформировал новую консорцию биофильтраторов (собственный ресурс плюс ресурс фильтраторов-обрастателей), дополняющую биофильтрационный пояс бентали на основе *C. glaucum*.

Ключевые слова: макрозообентос, виды-вселенцы, таксономический состав, видовое богатство, биоценоз *Anadara kagoshimensis*, Азовское море

Донная фауна Азовского моря исследована достаточно полно (Воробьев, 1949 ; Мордухай-Болтовской, 1960 ; Старк, 1960). От фауны Средиземного и Чёрного морей она отличается относительной бедностью видового состава, основной причиной чего считается очень низкая солёность азовоморских вод (Заика, 2000). Однако уже в конце 1960-х гг. в литературе стали появляться данные об изменениях, происходящих в структуре и распределении биоценозов в бентосе Азовского моря; их связывали в первую очередь с зарегулированием стока рек Дон и Кубань (Закутский и др., 1978 ; Некрасова, 1972).

Дальнейшие исследования показали, что таксономический состав и распределение бентоса Азовского моря, его количественные характеристики, изменчивы и зависят от многих факторов. Это прежде всего колебания величины речного стока (вызывают изменения степени осолонения вод и изменения поверхностного слоя осадков), температурный режим (определяет величину зимнего отмирания бентоса), ветровой режим, газовый режим и периодические заморы донной фауны (Матишов и др., 1999, 2010 ; Некрасова, 1972 ; Старк, 1960). Помимо изменения гидрохимического режима, важной особенностью экосистемы Азовского моря является тенденция роста продуцирования первичного органического вещества и, в соответствии с этим, увеличения содержания органического вещества в донных отложениях (Александрова и др., 2014). Фактор солёности вод считается многими исследователями одним из наиболее сильно влияющих на состояние и динамику бентоса Азовского моря (Матишов и др., 1999 ; Некрасова, 1977 ; Фроленко, 2000). Так, в периоды временного повышения солёности до 13–14 ‰ в районе Казантипского и Арабатского заливов было обнаружено более 30 новых для Азовского моря видов донной фауны — вселенцев из Чёрного моря (Закутский и др., 1978 ; Литвиненко и Евченко, 2016).

За период с 1960-х гг., после изменения водного баланса и интенсификации антропогенного пресса, фауна Азовского моря обогатилась дальнеморскими вселенцами (Анистратенко и др., 2011 ; Болтачева и Лисицкая, 2019). В бентосе это прежде всего моллюски *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) и *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Анистратенко и др., 2011 ; Савчук, 1980 ; Чихачев и др., 1994).

После минимума солёности, наблюдавшегося в 2005 г., с 2007 г. и до настоящего времени отмечен устойчивый рост солёности вод Азовского моря; в 2015 г. её значение составляло в среднем 13,37 ‰ (Дьяков и др., 2016 ; Фроленко и Мальцева, 2017). В 2016 г. солёность поверхностного слоя большей части собственно Азовского моря достигла 13,5 ‰, а южной части моря — 14 ‰ (Кочергин и др., 2018). Известно, что и ранее в южной части моря, в особенности в районе, близком к Керченскому проливу, отмечались очаги высокой солёности. Так, в 1976 г. значение солёности здесь достигало 15 ‰ (Куропаткин и др., 2013 ; Литвиненко и Евченко, 2016).

Повышение солёности в текущий период способствовало дальнейшей экспансии ранее натурализовавшихся видов-вселенцев (Анистратенко и др., 2011 ; Фроленко и Мальцева, 2017) и появлению новых, как черноморских, так и вселенцев в Азово-Черноморский бассейн из «дальних»

морей — полихет *Marenzelleria* sp., *Streblospio gynobranchiata* Rice & Levin, 1998 и *Laonome calida* Сара, 2007 (Лисицкая и Болтачева, 2016 ; Boltachova et al., 2017 ; Syomin et al., 2017). Отмечаемые изменения в составе и количественном развитии отдельных видов бентоса, особенно видов-вселенцев, могут определять структурные перестройки и в общей биоценотической организации зообентоса. В связи с этим целью данной работы являлась оценка современного таксономического состава и биоценотической организации донной макрофауны Азовского моря на его юго-западном участке, соседствующем с более солёными водами Керченского пролива и Чёрного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сборы макрозообентоса в Азовском море выполнены на четырёх постоянных станциях в 84, 86, 90, 96 и 100-м рейсах НИС «Профессор Водяницкий» (апрель, июнь и октябрь 2016 г., июль и декабрь 2017 г. соответственно; количественные пробы), а также в 93-м и 108-м рейсах (апрель 2017 г. и июль 2019 г.; качественные пробы) в диапазоне глубин от 9 до 12 м (рис. 1, табл. 1). Отбор донных осадков на каждой станции осуществляли в двух повторностях с помощью дночерпателя «Океан-50» (площадь захвата — 0,25 м²). Грунт промывали через сита с наименьшим диаметром ячеей фильтрации 1 мм. Материал фиксировали 4%-ным раствором нейтрализованного формалина. Всего на 21 бентосной станции обработано 38 количественных и 2 качественные пробы.



Рис. 1. Схема расположения бентосных станций (1–4) в юго-западной части Азовского моря

Fig. 1. Location of benthos sampling stations (1–4) in the southwestern Sea of Azov

Встречаемость видов рассчитывали относительно общего количества станций (всего 19), выполненных на юго-западном участке Азовского моря в разные сезоны 2016–2017 гг. К руководящим отнесены виды макрозообентоса с встречаемостью более 50 %, к характерным — с встречаемостью 25–50 %, к редким — с встречаемостью менее 25 %. Индекс Чекановского — Сёренсена (сходство фаун) вычисляли по формуле $2a / (b + c)$, где a — число общих видов; b и c — число видов в сравниваемых списках.

Размерную структуру популяций массовых видов двустворчатых моллюсков *Anadara kagoshimensis* и *Cerastoderma glaucum* (Bruguère, 1789) определяли суммированием отдельных выборок (станций каждой съёмки) в пределах относительно однородной группировки зообентоса на уровне биоценоза.

Таблица 1. Характеристика бентосных станций, выполненных на полигоне в юго-западной части Азовского моря (* — качественные пробы)**Table 1.** Characteristics of benthic stations performed in the southwestern Sea of Azov (* denotes qualitative samples)

Дата (номер рейса НИС «Профессор Водяницкий», номера станций)	№ ст.	Координаты	Глубина, м	Грунт
24.04.2016 (84-й рейс, ст. 1, 3, 4) 15.06.2016 (86-й рейс, ст. 1–4) 29.10.2016 (90-й рейс, ст. 1–4) 22.07.2017 (96-й рейс, ст. 1–4) 08.12.2017 (100-й рейс, ст. 1–4)	1	45°50.095'N, 36°00.555'E	12	Жидкий ил с раковинами моллюсков. На поверхности грунта — тонкий рыжий наиллок, глубже — чёрный ил с запахом сероводорода
	2	45°30.031'N, 35°30.432'E	9	Жидкий ил с раковинами моллюсков, с запахом сероводорода
	3	45°29.976'N, 36°00.115'E	10	Заиленный ракушечник
*02.04.2017 (93-й рейс, ст. 2) *25.07.2019 (108-й рейс, ст. 4)	4	45°29.989'N, 36°30.472'E	11	Заиленный ракушечник

При описании количественного развития донной фауны использовали параметры численности, сырой массы и индекса функционального обилия (index of functional abundance, IFA) (Мальцев, 1990) в виде:

$$IFA = N_i^{0,25} \times B_i^{0,75}, \quad (1)$$

где N_i и B_i — численность (экз.·м⁻²) и сырая масса (г·м⁻²) таксона i соответственно.

Сырую массу двустворчатых моллюсков определяли без удаления мантийной жидкости.

Выделение пространственных группировок бентоса выполнено как по доминирующему по биомассе виду (Воробьев, 1949), так и с привлечением алгоритмов многомерной статистики (Cluster-, MDS- и SIMPER-анализ в пакете программ PRIMER v5) (Clarke, 1993 ; Clarke & Gorley, 2001). В многомерном анализе использована трансформированная (presence/absence) матрица данных по станциям с исключением редких видов (с встречаемостью менее 11 %). Эта рекомендованная процедура (Clarke & Gorley, 2001) обеспечила получение приемлемого значения стресс-фактора (менее 0,2) с возможностью надёжной интерпретации результатов кластерного и ординационного (при 2D-ординации) анализа. В качестве меры сходства станций использована статистика Брея — Кёртиса. Определение ценозообразующих видов бентоса выполнено по нетрансформированным значениям IFA на основе их вклада во внутрикомплексное сходство (SIMPER-анализ).

Солёность воды в придонном слое во время отбора проб в 2016 г. изменялась от 13,49 ‰ (16.06.2016, ст. 2) до 14,39 ‰ (29.10.2016, ст. 1), в 2017 г. — от 14,18 ‰ (22.07.2017, ст. 2) до 15,22 ‰ (08.12.2017, ст. 1). В поверхностных слоях солёность варьировала в пределах 12,53–14,39 ‰ в 2016 г. и 14,19–15,21 ‰ в 2017 г. В целом, во все сезоны и на всех горизонтах, на полигоне солёность воды в 2017 г. была выше, чем в 2016 г. Диапазон температуры придонного слоя воды в 2016 г. — от +7,45 °C (29.10.2016, ст. 4) до +21,95 °C (16.06.2016, ст. 2), в 2017 г. — от +6,07 °C (09.12.2016, ст. 2) до +24,83 °C (23.07.2016, ст. 3). Во все сезоны и в разные годы наблюдений на одной и той же станции грунт имел сходные характеристики. В целом по полигону он представлен алевритовыми отложениями с примесью варьирующего количества ракуши. На двух станциях из четырёх присутствовал запах сероводорода (см. табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический состав макрозообентоса. В ходе бентосных съёмок обнаружено 46 видов макрозообентоса, в том числе Polychaeta (15 видов), Mollusca (12), Crustacea (13), Cnidaria (3), Phoronida (1) и Ascidiacea (1), а также не идентифицированные до вида представители Porifera, Platyhelminthes, Oligochaeta, Nemertea и Bryozoa, каждого из которых в расчётах принимали за один вид (табл. 2). Из них два вида — полихета *Marenzelleria neglecta* Sikorski & Bick, 2004 и асцидия *Molgula euprocta* (Drasche, 1884) — зарегистрированы в качественных пробах. Весной в биоценозе отмечено 22 вида, летом — 40, осенью — 21, зимой — 18.

Таблица 2. Таксономический состав и количественные показатели макрозообентоса в юго-западной части Азовского моря в разные сезоны 2016–2017 гг. (средняя численность, экз. \cdot м⁻² / средняя биомасса, г \cdot м⁻²)

Table 2. Taxonomic composition and quantitative indicators of macrozoobenthos in the southwestern Sea of Azov for different seasons of 2016–2017 (mean abundance, ind. \cdot м⁻² / mean raw biomass, g \cdot м⁻²)

Таксон	2016 г.			2017 г.	
	Апрель	Июнь	Октябрь	Июль	Декабрь
Porifera					
Porifera g. sp.		1 / 0,002			
Cnidaria					
<i>Actinia equina</i> (Linnaeus, 1758)			24 / 1,54		
Edwardsiidae g. sp.	4 / 0,04			1 / 0,005	37 / 0,06
<i>Sagartiogeton undatus</i> (Müller, 1778)		1 / 0,15	5 / 0,005	2 / 0,01	20 / 0,44
Platyhelminthes					
Platyhelminthes g. sp.		17 / 0,02	2 / 0,003	9 / 0,01	4 / 0,005
Nemertea					
Nemertea g. sp.	41 / 0,16	8 / 0,04	4 / 0,06	0	4 / 0,02
Annelida					
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	24 / 6,88	12 / 0,87	52 / 2,17	70 / 2,93	37 / 5,38
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	21 / 0,26	4 / 0,07	4 / 0,04	13 / 0,18	
<i>Hediste diversicolor</i> (O. F. Müller, 1776)					4 / 0,014
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	37 / 0,08	9 / 0,02	14 / 0,11	6 / 0,01	22 / 0,04
* <i>Marenzelleria neglecta</i> Sikorski & Bick, 2004					
<i>Melinna palmata</i> Grube, 1870	1 / 0,03	18 / 0,21			2 / 0,05
<i>Mysta picta</i> (Quatrefages, 1866)	1 / 0,28	3 / 0,05			
<i>Nephtys hombergii</i> Savigny in Lamarck, 1818	175 / 5,36	163 / 3,21	180 / 10,43	348 / 4,84	314 / 4,61
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839					8 / 0,001
<i>Phyllodoce mucosa</i> Örsted, 1843				2 / 0,01	
<i>Polydora cornuta</i> Bosc, 1802	4 / 0,01	29 / 0,04	267 / 0,39	53 / 0,05	379 / 0,45
<i>Prionospio cirrifera</i> Wirén, 1883	4 / 0,01				
<i>Spio decorata</i> Bobretzky, 1870					1 / 0,002
<i>Streblospio gynobranchiata</i> Rice & Levin, 1998		2 / 0,002	579 / 0,1		
Spionidae g. sp.			2 / 0,002		
Oligochaeta g. sp.	1963 / 0,39	443 / 0,1	636 / 0,11	191 / 0,02	2442 / 0,47
Crustacea					
<i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826			2 / 0,001		
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	891 / 22,9	959 / 12,17	233 / 4,87	173 / 1,43	144 / 9,03

Продолжение на следующей странице...

Таксон	2016 г.			2017 г.	
	Апрель	Июнь	Октябрь	Июль	Декабрь
<i>Cardiophilus baeri</i> G. O. Sars, 1896	3 / 0,006				
<i>Gastrosaccus sanctus</i> (Van Beneden, 1861)					1 / 0,002
<i>Iphinoe elisae</i> Băcescu, 1950	168 / 0,15	75 / 0,03		36 / 0,004	144 / 0,02
<i>Iphinoe maeotica</i> Sowinskyi, 1893				10 / 0,001	
<i>Mesopodopsis slabberi</i> (Van Beneden, 1861)					21 / 0,1
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853		2 / 0,001			
<i>Microdeutopus</i> sp.				2 / < 0,001	
Mysidacea g. sp.		16 / 0,02			2 / 0,01
<i>Perioculodes longimanus</i> (Spence Bate & Westwood, 1868)		2 / < 0,001			
<i>Rhithropanopeus harrisi</i> (Gould, 1841)				3 / 0,05	
<i>Upogebia pusilla</i> (Petagna, 1792)				4 / 1,0	
Mollusca					
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)		2 / 0,01			
<i>Hydrobia acuta</i> (Draparnaud, 1805)	79 / 0,21	1645 / 4,42	51 / 0,1	43 / 0,1	201 / 0,4
<i>Retusa umbilicata</i> (Montagu, 1803)	61 / 0,12	66 / 0,12		2 / 0,002	1 / < 0,001
<i>Abra nitida</i> (O. F. Müller, 1776)		10 / 0,02			
<i>Abra segmentum</i> (Récluz, 1843)	203 / 13,8	170 / 18,3	32 / 0,15	51 / 8,65	34 / 1,69
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	497 / 406	267 / 545,3	4458 / 661	2619 / 755	915 / 1445
<i>Cerastoderma glaucum</i> (Bruguière, 1789)	391 / 154	345 / 149	7 / 4,4	173 / 16,9	29 / 32,6
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)					1 / 0,007
<i>Lentidium mediterraneum</i> (O. G. Costa, 1830)					1 / 0,001
<i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758	41 / 3,74	6 / 0,14			
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819		1 / < 0,001			
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	3 / 0,25	1 / 0,03	22 / 0,68	15 / 0,12	6 / 0,47
Bryozoa					
Bryozoa g. sp.		1 / 0,004			
<i>Conopeum seurati</i> (Canu, 1928)		2 / 0,004	3 / 0,007		1 / < 0,001
Phoronida					
<i>Phoronis psammophila</i> Cori, 1889		5 / 0,007	1 / 0,002		
Chordata (Ascidacea)					
** <i>Molgula euprocta</i> (Drasche, 1884)					

Примечание: * — качественная проба, 02.04.2017, ст. 2; ** — качественная проба, 25.07.2019, ст. 4.

Note: * denotes qualitative sample, 02.04.2017, st. 2; ** denotes qualitative sample, 25.07.2019, st. 4.

В таксономической структуре фауны вклад основных групп макрозообентоса (Mollusca, Crustacea и Annelida) приблизительно одинаков (25, 24 и 31 % соответственно). Сходные данные по соотношению разных групп организмов в макрозообентосе приведены в результатах исследований собственно Азовского моря как в 1990-е гг., так и в первое десятилетие XXI в. (Литвиненко и Евченко, 2016; Фроленко, 2000; Фроленко и Мальцева, 2017).

Виды — вселенцы в Азовское море. Крайнюю бедность видового состава фауны Азовского моря В. П. Воробьев (1949) в своё время объяснял тем, что вид, вселяющийся в Азовское море, должен быть одновременно эвритермным, эвригалинным, стенобатно-мелководным, а также эвриоксигенным. На данный момент, вследствие строительства водных каналов, развития марикультуры и аквариумистики, а также интенсификации судоходства и связанных с ним перевозок организмов в составе обрастания корпусов судов и с водяным балластом, значительно возросли возможности попадания таких «эвритопных» видов в Азовское море.

Из обнаруженных в наших сборах видов 14 % являются дальнеморскими вселенцами. К ним относятся 3 вида полихет из 15, зарегистрированных нами, — *Polydora cornuta*, *Streblospio gynobranchiata* и *Marenzelleria neglecta*. Первой из них в Азовском море была зарегистрирована *Polydora cornuta*. В сборах 1983 г. она была идентифицирована как *Polydora ciliata limicola* (Киселева, 1987). Предполагалось, что это единственный автохтонный черноморский вид рода *Polydora*, который проник в Азовское море из Чёрного. Однако в последние годы установлено (Болтачёва, 2013 ; Radashovsky & Selifonova, 2013), что вид, распространившийся в Азовском море, — это *P. cornuta*, который является дальним вселенцем, впервые зарегистрированным в Чёрном море в 1962 г. (Лосовская и Нестерова, 1964). С учётом морфологического сходства между *P. ciliata* и *P. cornuta* было высказано предположение, что полидоры, которых обнаруживали в Азовском море с 1980-х гг. до настоящего времени (Киселева, 1987 ; Литвиненко и Евченко, 2016 ; Фроленко, 2000), также относились к виду *P. cornuta* (Болтачёва, 2013). Сейчас этот вид широко распространён в Азовском море, а в наших сборах в юго-западной части его встречаемость в целом составляла 84 %. Максимальная численность *P. cornuta* (1014 экз.·м⁻²) зарегистрирована 29.10.2016 (ст. 4), что обусловлено размножением данного вида в Азовском море в конце лета и начале осени (Болтачева и Лисицкая, 2019).

Streblospio gynobranchiata впервые был отмечен в Чёрном море в 2007 г. (Болтачёва, 2008), в Азовском море — в сентябре 2015 г. в сборах макрозообентоса из Темрюкского залива (Лисицкая и Болтачева, 2016). В нашем материале этот вид зарегистрирован в летне-осенних сборах 2016 г. на ст. 4 с максимальной численностью 2316 экз.·м⁻².

Marenzelleria neglecta известна для атлантического и тихоокеанского побережий Северной Америки, Канадской Арктики, Северного и Балтийского морей (Sikorski & Bick, 2004). В Азовское море она проникла, возможно, с балластными водами судов, идущих из Северной Атлантики и Балтийского моря через Волго-Балтийский и Волго-Донской каналы. Здесь впервые обнаружена в Таганрогском заливе в 2014 г. (Syomin et al., 2017), в дальнейшем распространилась в другие районы моря (Фроленко и Мальцева, 2017). Нами этот вид отмечен в качественных сборах на ст. 4 в 2017 г.

Краб *Rhithropanopeus harrisi* впервые зарегистрирован в Таганрогском заливе в 1948 г., в собственно Азовском море — в 1952 г. (Резниченко, 1967). В настоящее время он широко распространён по всему морю, в 1997 г. его встречаемость составляла 20 % (Литвиненко и Евченко, 2016). В наших сборах отмечены единичные экземпляры этого вида, встречаемость — 10 %.

Двустворчатый моллюск *Mya arenaria* впервые зарегистрирован в Чёрном море в 1966 г., в Азовское море он завезён в 1975 г. (Савчук, 1980). В последнем этот вид распространился широко и особенно плотные поселения образует у северных берегов (Фроленко, 2000). Нами моллюск обнаружен на 21 % станций, однако численность и биомасса его были невелики, преобладала молодь.

Освоение Азовского моря двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis*, отнесённым к 100 наиболее опасным инвазионным видам России (Солдатов и др., 2018), имеет 30-летнюю историю. После первой регистрации этого дальнеморского вселенца у берегов Кавказа в 1968 г. (Киселева, 1992) и дальнейшего успешного освоения им акватории Чёрного моря в 1980-е гг. (Ревков, 2016) в Азовском море его впервые обнаружили на севере Казантипского залива в 1989 г. (Чихачев и др., 1994). К настоящему времени *A. kagoshimensis* успешно расселилась по всему Азовскому морю, вплоть до наиболее распреснённых участков в районе Таганрогского залива (Фроленко и Мальцева, 2017), что соответствует конечной стадии колонизации Азово-Черноморского бассейна в целом. В наших сборах вид имел встречаемость 100 %, высокие показатели обилия и был абсолютным доминантом среди всех организмов макрозообентоса.

В 2015 г. в южной части Азовского моря были впервые обнаружены актинии сем. Edwardsiidae (Фроленко и др., 2017). Известно, что некоторые представители этого семейства на личиночной стадии являются эндопаразитами гребневиков. Например, личинка *Edwardsiella lineata* (Verrill in Baird, 1873) паразитирует в *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1865, а *Edwardsiella carnea* (Gosse, 1856) — в *Bolinopsis infundibulum* (O. F. Müller, 1776), при этом взрослые актинии являются свободноживущими организмами (Daly, 2002). Актинии этого семейства обычны в пределах нативного ареала *M. leidy* (Атлантическое побережье Северной Америки), и иногда более 50 % гребневиков заражены личинками *E. lineata* (Reitzel et al., 2007). Между тем в Чёрном и Азовском морях, куда мнемииopsis был интродуцирован в 1980-х гг., а затем и в других европейских морях, где этот вид натурализовался, заражённых особей долгое время не отмечали. В европейских водах паразитические личинки рода *Edwardsiella* впервые были обнаружены в гребневиках-вселенцах *M. leidy* в 2008 г. у побережья Швеции (Selander et al., 2010). Высказано предположение, что продолжительность развития личинок *Edwardsiella* достаточна для того, чтобы они могли пересечь океан с течениями или быть перевезены с балластными водами судов (Selander et al., 2010). Возможно, представители именно этого рода попали в Азовское море вслед за гребневиком *M. leidy*. В 2015 г. отмечена очень высокая численность актиний Edwardsiidae g. sp. в районе Керченского предпролива (до 17400 экз.·м⁻²) (Фроленко и Мальцева, 2017). В наших сборах этот вид зарегистрирован на 32 % станций, но в относительно небольших количествах.

По результатам наших исследований, четыре представителя черноморской фауны зарегистрированы в Азовском море впервые — двустворчатый моллюск *Gouldia minima*, асцидия *Molgula euprocta*, форонида *Phoronis psammophila* и кумовый рак *Iphinoe elisae*. *G. minima* отмечена единично в декабре 2017 г. (ст. 1), *M. euprocta* — в качественной пробе в июле 2019 г. (ст. 4). *Ph. psammophila* встречен на 16 % станций (с численностью до 20 экз.·м⁻²), *I. elisae* — на 42 % станций (с численностью до 568 экз.·м⁻²). В Чёрном море *I. elisae* обитает на илистых грунтах (в особенности в зоне фазеолиновых илов), на глубине 30–125 м (Бэческу, 1969 ; Ревков и др., 2015). В последние десятилетия данный вид отмечен на небольших глубинах (0,5–16 м) в сева-стопольских бухтах, а также в мелководных (до 6 м) лагунах Керченского пролива в условиях меняющейся от 13 до 19 ‰ солёности вод (Болтачёва и др., 2018 ; Ревков и др., 2008 ; Spiridonov et al., 2016). Можно предположить, что проникновение этих черноморских видов в Азовское море связано с повышением солёности вод, которая в 2016 г. и особенно в 2017 г. на исследованном полигоне превысила зарегистрированные в 1970-х гг. максимальные для Азовского моря значения (Куропаткин и др., 2013).

Следует отметить, что в южной части Азовского моря в 2015 г. в биоценозе анадары было зарегистрировано 36 таксонов макрозообентоса (Фроленко и Мальцева, 2017). Значение индекса Чекановского — Сёренсена для этих данных и для полученных нами составляет 0,64, что свидетельствует о большом сходстве таксономического состава биоценоза анадары в разных частях моря.

Биоценотическая организация макрозообентоса. Результаты кластерного и ординационного анализов (рис. 2) свидетельствуют о существовании в бентосе юго-западного участка Азовского моря относительно однородной группировки бентоса с общим видовым сходством станций (Bray–Curtis similarity) около 65 %. Суммарный вклад во внутрикомплексное сходство первых пяти наиболее значимых видов группировки оценён в 99,27 %. Наиболее высокие значения показателя количественного развития по индексу IFA имеет *A. kagoshimensis* (763,76), с относительным вкладом во внутрикомплексное сходство, $\bar{\alpha}_i\%$, равным 89,6 %. Последующие позиции занимают *Cerastoderma glaucum* (IFA = 79,48; $\bar{\alpha}_i\%$ = 4,47 %), *Amphibalanus improvisus* (22,17; 2,37), *Nephtys hombergii* (13,52; 1,70) и *Abra segmentum* (14,63; 1,12). Полученные результаты дают основание назвать выделенную относительно однородную группировку бентоса юго-западного участка Азовского моря биоценозом *A. kagoshimensis*.

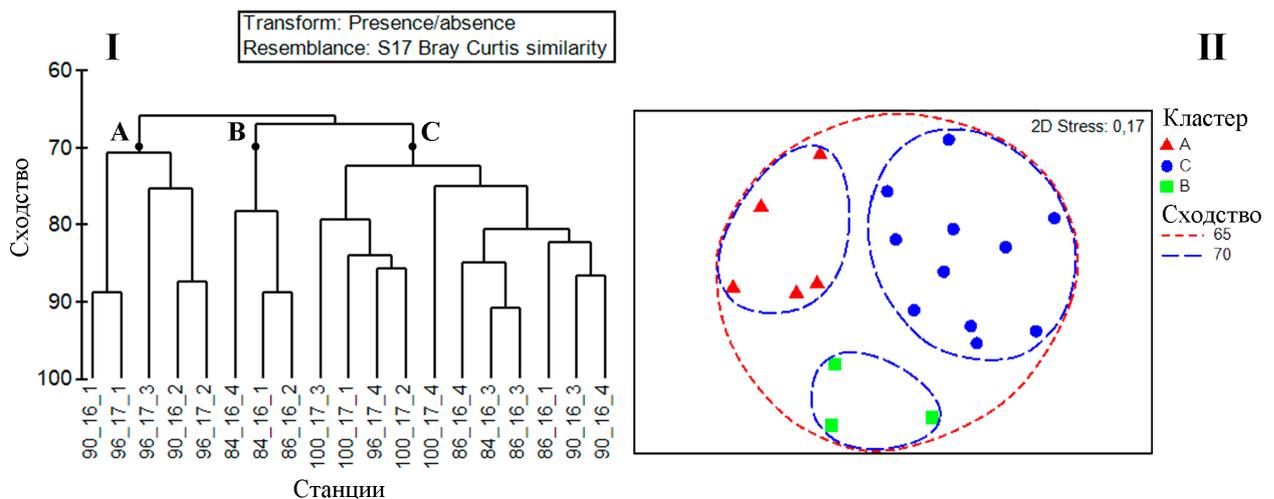


Рис. 2. Иерархическая кластеризация (I) и ординация (II) станций, выполненных в юго-западной части Азовского моря в 2016–2017 гг. Обозначение на I — «рейс_год_станция»

Fig. 2. Hierarchical clustering (I) and MDS ordination (II) of sampling stations in the southwestern Sea of Azov in 2016–2017. On I, the designation is “cruise_year_station”

В рамках выделенного биоценоза анадары все станции сгруппированы в три биоценологических комплекса (А, В и С, см. рис. 2), представленных обозначенным выше набором основных комплексообразующих видов. Главным среди них остаётся *A. kagoshimensis*, имеющая самые высокие значения интегральных показателей количественного развития по IFA и вкладов во внутрикомплексное сходство (табл. 3). По результатам выполненного анализа, несмотря на несколько отличающиеся станционные характеристики грунтов (см. табл. 1), нами не отмечены маргинальные станции (см. рис. 2), выпадающие из общей схемы единой биоценологической организации, которая представлена на полигоне лабильными биоценологическими комплексами. Каждый из этих комплексов не имеет строгой привязки к определённому сезону и району (станциям) исследования. Так, комплекс А может проявляться осенью и летом в рамках ст. 1, 2 и 3, комплекс В — весной и летом в рамках ст. 1, 2 и 4, комплекс С — во все сезоны на всех станциях полигона. В совокупности, с нашей точки зрения, эти биоценологические комплексы могут являться характеристиками / вариантами проявления динамического состояния самого биоценоза анадары.

По биомассе на всём полигоне во все исследованные сезоны 2016–2017 гг. доминировала *A. kagoshimensis*, что, согласно концепции В. П. Воробьёва (1949), также свидетельствует в пользу существования единственного биоценоза *Anadara*. Было лишь одно исключение: на самом западном участке (ст. 2) в июне 2016 г. по биомассе преобладала *C. glaucum*, однако *A. kagoshimensis* была кодоминантом (её биомасса была ниже биомассы церастодермы всего на 23 %).

С точки зрения встречаемости к руководящим видам выделенного биоценоза отнесены 9: моллюски *A. kagoshimensis*, *C. glaucum*, *A. segmentum* и *H. acuta*, полихеты *N. hombergii*, *A. succinea*, *P. cornuta* и *H. filiformis*, усоногий рак *A. improvisus*. К группе характерных отнесены 7 видов: моллюски *M. lineatus* и *R. umbilicata*, кумовый рак *I. elisae*, полихета *H. imbricata*, мшанка *C. seurati*, а также актинии *S. undatus* и Edwardsiidae g. sp. Среди редких (29 видов) следует отметить упомянутых выше вселенцев — *M. arenaria*, *S. gynobranchiata* и *R. harrisii*.

Грунт на станциях в Азовском море представлен илистыми отложениями, что затрудняет развитие популяций видов, требующих (по крайней мере на начальном этапе формирования донных поселений) наличия твёрдого субстрата. В этих условиях раковины крупной *A. kagoshimensis* являются удобным субстратом для оседания личинок. В исследованных нами пробах анадара

лишь частично была погружена в осадок, что определило формирование на раковине в области сифональных отверстий многоярусных друз из *A. improvisus*. При этом весовая доля баянусов в консорции анадары в отдельных случаях достигала 76 % (октябрь 2016 г., ст. 1). В среднем на одного моллюска в размерном диапазоне 6–9 мм может приходиться около двух баянусов. Именно благодаря этому *A. improvisus* имеет на исследуемом полигоне достаточно высокие, что было отмечено ранее, средние показатели количественного развития; максимальные значения численности и биомассы на отдельных станциях составили 2056 экз. \cdot м⁻² (апрель 2016 г., ст. 1) и 56,1 г \cdot м⁻² (апрель 2016, ст. 3) соответственно. Помимо баянусов, в консорции анадары присутствуют молодь митилид и анадары, актинии, мшанки.

Таблица 3. Ранжированный список (по вкладу во внутрикомплексное сходство) основных видов биоценологических комплексов донной макрофауны на юго-западном участке Азовского моря

Table 3. Ranked list (by contribution to the intracomplex similarity) of main species in biocenotic complexes of bottom macrofauna in the southwestern Sea of Azov

Таксон	Среднее IFA	$\bar{\alpha}_i$	$\bar{\alpha}_i/SD(\bar{\alpha}_i)$	$\bar{\alpha}_i\%$	Cum. $\bar{\alpha}_i\%$
Комплекс А. Среднее сходство — 36,29					
<i>Anadara kagoshimensis</i>	829,35	34,58	1,37	95,29	95,29
<i>Nephtys hombergii</i>	9,62	0,70	2,29	1,92	97,21
<i>Amphibalanus improvisus</i>	9,70	0,57	0,58	1,57	98,78
<i>Cerastoderma glaucum</i>	19,63	0,30	0,58	0,83	99,61
Комплекс С. Среднее сходство — 62,72					
<i>Anadara kagoshimensis</i>	871,81	57,09	3,22	91,03	91,03
<i>Cerastoderma glaucum</i>	110,40	2,59	0,40	4,12	95,15
<i>Amphibalanus improvisus</i>	28,72	1,17	0,89	1,86	97,01
<i>Nephtys hombergii</i>	16,68	0,94	1,33	1,49	98,50
<i>Abra segmentum</i>	14,17	0,32	0,40	0,51	99,02
Комплекс В. Среднее сходство — 46,84					
<i>Anadara kagoshimensis</i>	258,29	35,74	1,34	76,30	76,30
<i>Cerastoderma glaucum</i>	65,84	5,20	5,47	11,10	87,40
<i>Abra segmentum</i>	22,64	2,53	0,61	5,41	92,81
<i>Amphibalanus improvisus</i>	18,93	1,92	1,00	4,10	96,91
<i>Nephtys hombergii</i>	8,44	1,05	4,80	2,24	99,15

Примечание: среднее IFA — среднее значение индекса функционального обилия; $\bar{\alpha}_i$ и $\bar{\alpha}_i\%$ — абсолютный и относительный вклад вида *i* в среднее сходство Брея — Кёртиса внутри комплекса; SD — стандартное отклонение; Cum. — кумулятивный.

Note: IFA is mean value of the index of functional abundance; $\bar{\alpha}_i$ and $\bar{\alpha}_i\%$ are absolute and relative contributions of species *i* to the mean Bray–Curtis similarity within the complex; SD is standard deviation; and Cum. is cumulative.

Численность и биомасса макрозообентоса в биоценозе анадары. Общая биомасса биоценоза анадары на полигоне варьирует от 36,4 до 1825,6 г \cdot м⁻² и в среднем составляет (878,4 ± 129,5) г \cdot м⁻². Численность колеблется от 1082 до 19335 экз. \cdot м⁻², в среднем (4818 ± 1019) экз. \cdot м⁻². Биомасса и численность самой анадары — (781,2 ± 132,3) г \cdot м⁻² (89 % общей биомассы макрозообентоса) и (1817 ± 770) экз. \cdot м⁻² (38 % общей численности макрозообентоса) соответственно. Субдоминантом является *C. glaucum*, биомасса и численность которой — (67 ± 27,7) г \cdot м⁻² (8 % общей биомассы макрозообентоса) и (178 ± 60) экз. \cdot м⁻² (4 % общей численности макрозообентоса) соответственно. Относительно высокие значения биомассы отмечены также у усоногого рака *A. improvisus* [(9,4 ± 3,0) г \cdot м⁻²],

двустворчатого моллюска *A. segmentum* [$(8,2 \pm 2,9) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$], полихет *N. hombergii* [$(5,7 \pm 1,7) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$] и *A. succinea* [$(3,5 \pm 1,2) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$]. Относительно высокие значения численности зарегистрированы у *Oligochaeta* [$(1091 \pm 422) \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$], гастроподы *H. acuta* [$(420 \pm 224) \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$], усоногого рака *A. improvisus* [$(458 \pm 144) \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$], полихет *N. hombergii* [$(238 \pm 42) \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$], *P. cornuta* [$(154 \pm 68) \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$] и *S. gynobranchiata* [$122 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$].

В течение весенне-летне-осенних сезонов 2016–2017 гг. средняя биомасса биоценоза анадары колебалась в пределах $600\text{--}700 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$, а в декабре 2017 г. была вдвое выше — $1501 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ (рис. 3). При этом максимум численности макрозообентоса отмечен в октябре 2016 г. ($6574 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$). В другие сезоны значения изменялись в пределах $3815\text{--}4761 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$. Указанный пик численности связан с размножением в летне-осенний период ряда видов макрозообентоса, включая недавних вселенцев, и с пополнением их донных поселений молодью (Болтачева и Лисицкая, 2019; Ревков и Щербань, 2017). В октябре 2016 г. отмечены наиболее высокие значения численности поселений руководящего вида биоценоза — *A. kagoshimensis* (среднее — $(4458 \pm 3174) \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$; максимальное — $13896 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$). На ст. 4 зарегистрирована очень высокая численность полихеты-вселенца *S. gynobranchiata* — $2316 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$. Для другой полихеты-вселенца, *P. cornuta*, в октябре 2016 г. значения численности [$(267 \pm 249) \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$; $1014 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$] оказались близкими к показателям развития вида в декабре 2017 г. [$(379 \pm 180) \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$; $888 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$].

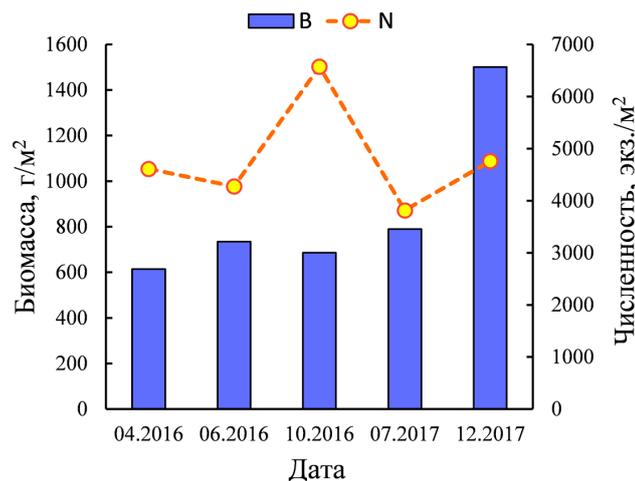


Рис. 3. Изменения численности (N) и биомассы (B) макрозообентоса в биоценозе *Anadara* в юго-западной части Азовского моря в 2016–2017 гг.

Fig. 3. Changes in abundance (N) and biomass (B) of macrozoobenthos in *Anadara* biocoenosis in the southwestern Sea of Azov in 2016–2017

Отмеченные нами изменения биомассы в основном обусловлены её колебаниями у доминирующих видов — *A. kagoshimensis* и *C. glaucum* (рис. 4). При этом на фоне увеличения абсолютных значений биомассы анадары с $(405,9 \pm 112,7) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ в апреле 2016 г. до $(1444,8 \pm 154,5) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ в декабре 2017 г. наблюдалось резкое сокращение биомассы церастодермы — с $(153,6 \pm 134,8) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ в апреле 2016 г. и $(149,3 \pm 65,6) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ в июне 2016 г. до $(4,4 \pm 3,7) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ в октябре 2016 г. и $(32,6 \pm 31,7) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ в декабре 2017 г.

Указанные разнонаправленные изменения в поселениях двух видов связаны, предположительно, с их различной способностью к переживанию кислороддефицитных условий, характерных для летнего периода в бентосе Азовского моря. Имеющиеся в настоящее время данные по биологии *A. kagoshimensis* с достаточной очевидностью свидетельствуют о высоких физиолого-биохимических адаптивных возможностях недавнего вселенца к переживанию неблагоприятных

условий среды (Ревков и Щербань, 2017), дающих ему определённые преимущества в освоении акваторий при конкуренции с аборигенными видами. Реакция же *C. glaucum* на периодические кислороддефицитные условия хорошо известна (Воробьев, 1949) и сводится к частичной или полной элиминации её поселений на отдельных участках акватории.

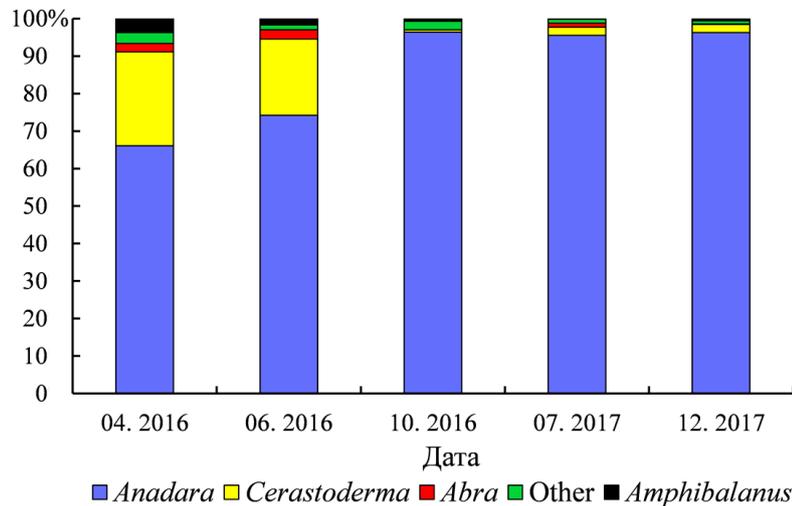


Рис. 4. Изменения структуры биоценоза *Anadara* по биомассе в 2016–2017 гг. в юго-западной части Азовского моря

Fig. 4. Changes in the structure of *Anadara* biocoenosis in 2016–2017 in the southwestern Sea of Azov

Результаты, полученные нами в 2016–2017 гг., сопоставимы с аналогичными данными для периодов 1997 (район Казантипского залива) и 2015 гг. (восточная и южная части Азовского моря). Для указанных лет приводятся средние значения биомассы биоценоза *Anadara* и её собственные весовые доли соответственно равными $722 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$, 80 % (Фроленко и Двинянинова, 1998) и $379,5\text{--}1187,8 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$, 75,9–83 % (Фроленко и Мальцева, 2017).

Размерная структура популяций анадары и церастодермы. В наших исследованиях популяция анадары представлена разноразмерными особями с максимальной длиной раковины 52,7 мм (возраст 5+, октябрь 2016 г., ст. 3) (рис. 5). Доля моллюсков репродуктивного размера (с длиной раковины более 10 мм) составляет от 6 % (октябрь 2016 г., период массового пополнения популяции молодью) до 85 % (декабрь 2017 г.) в общей структуре популяции. Наибольший процент ранней молодежи (76 %) зарегистрирован в октябре, что совпадает с известным периодом осеннего пополнения популяции анадары молодью, описанным для Чёрного моря (Ревков и Щербань, 2017). По-видимому, более ранний прогрев вод Азовского моря создаёт условия и для более раннего размножения анадары, определяющего пополнение её популяции уже в летний период (июнь — июль). На представленных для этого сезона гистограммах ранняя молодежь (до 2 мм) составляет 2–10 % в структуре популяции (см. рис. 5). Растянутый период пополнения азовоморской популяции анадары (июнь — октябрь) связан, возможно, как с собственным азовоморским пулом личинок, так и с пулом личинок, проникающих из Чёрного моря.

Присутствие весной ранней молодежи в популяции анадары, по-видимому, не связано непосредственно с размножением моллюсков, но определяется естественной задержкой роста осеннего спата в зимний период. Наличие подобной «резервной» молодежи описано для других черноморских моллюсков (Киселева, 1978 ; Ревков и др., 2015).

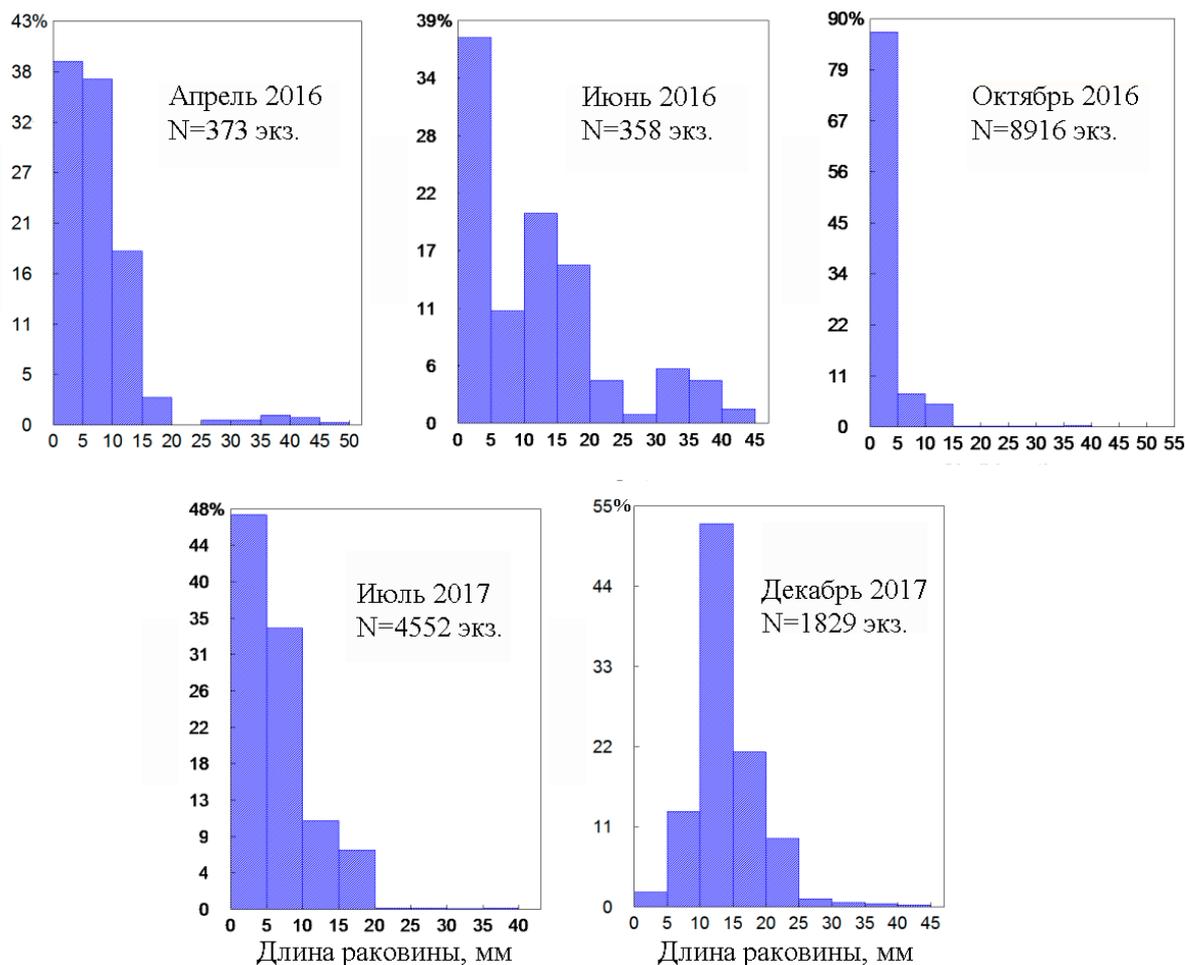


Рис. 5. Гистограммы размерного состава популяции *Anadara kagoshimensis* юго-западной части Азовского моря в разные сезоны 2016–2017 гг.

Fig. 5. Histograms of the shell-size composition of *Anadara kagoshimensis* population in the southwestern Sea of Azov in different seasons of 2016–2017

Популяция *S. glaucum* в бентосе исследованного полигона менее многочисленна (в сравнении с таковой *A. kagoshimensis*) и представлена разноразмерными особями (рис. 6). Сопоставление полученных материалов с имеющимися литературными данными по возрастной структуре азово-морской популяции *S. glaucum* (Воробьев, 1949) показывает, что на изученном участке акватории Азовского моря присутствуют все возрастные группы, включая четырёхлеток. Отмеченный нами моллюск с максимальными размерами 25,6 мм (декабрь 2017 г., ст. 2), согласно представленной в этой же работе таблице, имел возраст 5+.

Известно, что в Чёрном море нерест *S. glaucum* растянут с мая по декабрь и имеет два пика размножения — в мае-июне и августе-сентябре (Михайлова, 1986). Икрометание церастодермы в Азовском море более продолжительное, с тремя пиками — весной, летом и осенью (Воробьев, 1949). По-видимому, в связи с особенностью термического режима и более ранним весенним прогревом вод в Азовском море по сравнению с Чёрным, размножение церастодермы весной может смещаться по времени на более ранние сроки. В наших исследованиях недавно осевшая молодь (0–2 мм) отмечена в апреле 2016 г. (4 %) и июле 2017 г. (20 %). Моллюски репродуктивного размера (с длиной раковины более 6 мм) составляли от 7 % (июль 2017 г., период массового пополнения популяции молодью) до 100 % (декабрь 2017 г.) в общей структуре популяции церастодермы.

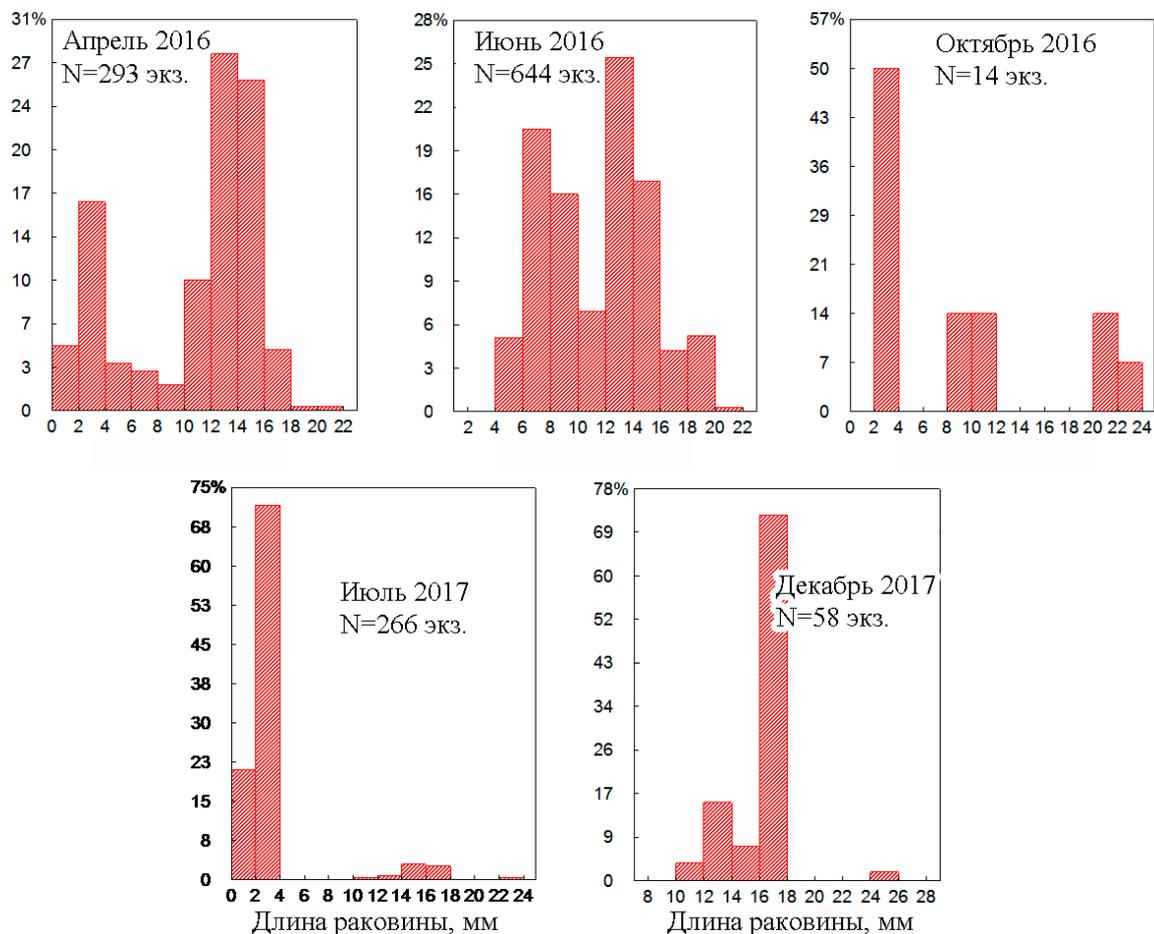


Рис. 6. Гистограммы размерного состава популяции *Cerastoderma glaucum* юго-западной части Азовского моря в разные сезоны 2016–2017 гг.

Fig. 6. Histograms of the shell-size composition of *Cerastoderma glaucum* population in the southwestern Sea of Azov in different seasons of 2016–2017

Относясь, по определению В. П. Воробьёва (1949), к стеноокисленным формам, *C. glaucum* чувствительна к присутствию сероводорода. Поэтому не случайно то, что в условиях летних заморозов, более характерных для центральной части азовоморского бассейна, происходит регулярная элиминация её поселений. По результатам наших исследований, на ст. 1, относящейся к центральной части бассейна Азовского моря, поселение церастодермы было чрезвычайно малочисленным (апрель и июнь 2016 г.) или моллюски вообще не были зарегистрированы (октябрь 2016 г., июль и декабрь 2017 г.).

Заключение. В 2016–2019 гг. в юго-западной части Азовского моря зарегистрировано 46 видов макрозообентоса, из них 7 — вселенцы. В условиях современного повышения солёности отмечено продолжение процесса понтизации фауны Азовского моря: здесь обнаружены 4 новых представителя черноморской фауны — двустворчатый моллюск *Gouldia minima*, асцидия *Molgula euprocta*, форонида *Phoronis psammophila* и кумовый рак *Iphinoe elisae*.

Полученные результаты свидетельствуют о высокой сходимости двух использованных методов оценки структурной организации бентоса юго-западного участка Азовского моря — метода Воробьёва (по доминирующему по биомассе виду) и метода многомерного анализа данных на основе индекса функционального обилия.

Во все сезоны 2016–2017 гг., несмотря на существование относительной пространственной неоднородности состава грунтов, в бентосе региона выделен единый биоценоз двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis*; средние значения численности и биомассы — (4818 ± 1019) экз. \cdot м⁻² и $(878,4 \pm 129,5)$ г \cdot м⁻² соответственно. Биоценоз анадары в рамках исследования представлен тремя биоценотическими комплексами, которые могут быть вариантами проявления его динамического состояния. Доля руководящего вида биоценоза, *A. kagoshimensis*, составляла 66–96 % общей биомассы макрозообентоса; доля субдоминанта *Cerastoderma glaucum*, являвшегося основным ценозообразующим видом в бентосе Азовского моря в 1930-е гг., — от 1 до 25 %. Сезонные изменения биомассы биоценоза в основном обусловлены её колебаниями у доминирующих видов — *A. kagoshimensis* и *C. glaucum*.

Состав поселения *A. kagoshimensis* в юго-западной части Азовского моря на протяжении 2016–2017 гг. соответствовал структуре полноценной разновозрастной популяции. Отмечен растянутый период пополнения поселения анадары молодью (с июня по октябрь) с пиком в октябре. Моллюски репродуктивного размера (с длиной раковины более 10 мм) составляли от 6 % (октябрь 2016 г.) до 85 % (декабрь 2017 г.) в общей структуре популяции. Наиболее развитые поселения *C. glaucum* зарегистрированы на вдольбереговых станциях исследованного полигона. Основной период пополнения популяции *C. glaucum* зафиксирован в июле. Моллюски репродуктивного размера (с длиной раковины более 6 мм) составляли от 7 % (июль 2017 г.) до 100 % (декабрь 2017 г.) в общей структуре популяции церастодермы.

В условиях дефицита твёрдого субстрата недавний вселенец в Азовское море *A. kagoshimensis* сформировал новую консорцию биофильтраторов (собственный ресурс + ресурс фильтраторов-обрастателей), дополняющую биофильтрационный пояс бентали на основе *C. glaucum*.

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

Благодарность. Авторы выражают благодарность В. А. Тимофееву, М. В. Макарову и В. Г. Копий за участие в сборе материала. Авторы признательны рецензентам статьи за ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Александрова З. В., Баскакова Т. Е., Шевцова Е. А., Долженко С. В. Основные закономерности развития гипоксии в придонном слое Азовского моря и её экологические последствия для гидробионтов // *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна*. Ростов-на-Дону : АЗНИИРХ, 2014. С. 11–32. [Aleksandrova Z. V., Baskakova T. E., Shevtsova E. A., Dolzhenko S. V. Osnovnye zakonornosti razvitiya gipoksii v pridonnom sloe Azovskogo morya i ee ekologicheskie posledstviya dlya gidrobiontov. In: *Osnovnye problemy rybnogo khozyaistva i okhrany rybokhozyaistvennykh vodetov Azovo-Chernomorskogo basseina*. Rostov-on-Don : AzNIIRKh, 2014, pp. 11–32. (in Russ.)]
2. Анистратенко В. В., Халиман И. А., Анистратенко О. Ю. *Моллюски Азовского моря*. Киев : Наукова думка, 2011. 173 с. [Anistratenko V. V., Khaliman I. A., Anistratenko O. Yu. *Mollyuski Azovskogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 2011, 173 p. (in Russ.)]
3. Болтачёва Н. А. Обнаружение нового вида-вселенца *Streblospio gynobranhiata* Rice et Levin, 1998 (Polychaeta: Spionidae) в Чёрном море // *Морской экологический журнал*. 2008. Т. 7, № 4. С. 12. [Boltacheva N. A. Finding of new alien species *Streblospio gynobranhiata* Rice et Levin, 1998 (Polychaeta: Spionidae) in the Black Sea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2008, vol. 7, no. 4, pp. 12. (in Russ.)]
4. Болтачёва Н. А. Обнаружение *Polydora cornuta* Bosc, 1802 (Polychaeta: Spionidae) в Азовском море // *Морской экологический журнал*. 2013. Вып. 12, № 2. С. 30. [Boltachova N. A. Record of *Polydora cornuta* Bosc, 1802 (Polychaeta: Spionidae) in the Sea of Azov. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 2, pp. 30. (in Russ.)]

5. Болтачёва Н. А., Макаров М. В., Бондаренко Л. В., Ковалева М. А. Макрозообентос рыхлых грунтов под мидийно-устричной фермой района марихозияства (Чёрное море, район Севастополя) // *Морской биологический журнал*. 2018. Т. 3, № 1. С. 9–22. [Boltacheva N. A., Makarov M. V., Bondarenko L. V., Kovaleva M. A. The macrozoobenthos under clam farm (the Black Sea, Sevastopol region). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2018, vol. 3, no. 1, pp. 9–22. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.1.02>
6. Болтачева Н. А., Лисицкая Е. В. Полихеты юго-западной части Азовского моря // *Экосистемы*. 2019. Т. 19 (49). С. 133–141. [Boltachova N. A., Lisitskaya E. V. Polychaetes of the Southwest of the Sea of Azov. *Ekosistemy*, 2019, vol. 19 (49), pp. 133–141. (in Russ.)]
7. Бэческу М. Отряд кумовые – Сумасеа // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Т. 2. *Свободноживущие беспозвоночные*. Киев : Наукова думка, 1969. С. 251–405. [Bechesku M. Otryad kumovye – Cumacea. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Vol. 2. *Svobodnozhyvushchie bespozvonochnyye*. Kyiv : Naukova dumka, 1969, pp. 251–405. (in Russ.)]
8. Воробьев В. П. *Бентос Азовского моря*. Симферополь : Крымиздат, 1949. 193 с. (Труды АзЧерНИРО ; вып. 13). [Vorob'ev V. P. *Bentos Azovskogo morya*. Simferopol : Krymizdat, 1949, 193 p. (Trudy AzCherNIRO ; iss. 13). (in Russ.)]
9. Дьяков Н. Н., Липченко А. Е., Рябинин А. И. Современные гидрометеорологические условия в Чёрном и Азовском морях // *Труды Государственного океанографического института имени Н. Н. Зубова*. 2016. Вып. 217. С. 222–240. [Dyakov N. N., Lipchenko A. E., Ryabinin A. I. Modern hydrometeorological conditions in the Black and Azov seas. *Trudy Gosudarstvennogo okeanograficheskogo instituta imeni N. N. Zubova*, 2016, iss. 217, pp. 222–240. (in Russ.)]
10. Заика В. Е. Морское биологическое разнообразие Чёрного моря и Восточного Средиземноморья // *Экология моря*. 2000. Вып. 51. С. 59–62. [Zaika V. E. Marine biodiversity of the Black Sea and Eastern Mediterranean. *Ekologiya morya*, 2000, iss. 51, pp. 59–62. (in Russ.)]
11. Закутский В. П., Алдакимова А. Я., Толоконникова Л. И., Губина Г. С., Копец В. А., Некрасова М. Я. Изменение планктона и бентоса Азовского моря в условиях антропогенного воздействия // *Гидробиологический журнал*. 1978. Т. 14, № 1. С. 28–34. [Zakutskii V. P., Aldakimova A. Ya., Tolokonnikova L. I., Gubina G. S., Kopets V. A., Nekrasova M. Ya. Plankton and benthos changes in the Sea of Azov under conditions of anthropogenic action. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1978, vol. 14, no. 1, pp. 28–34. (in Russ.)]
12. Киселева М. И. Особенности размерного состава популяций двустворчатых моллюсков, обитающих в разных биотопах // *Гидробиологический журнал*. 1978. Т. 14, № 1. С. 54–58. [Kiseleva M. I. Peculiarities of size composition of bivalves populations inhabiting different zones of biotope. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1978, vol. 14, no. 1, pp. 54–58. (in Russ.)]
13. Киселева М. И. Изменения в составе и распределении многощетинковых червей в Азовском море // *Гидробиологический журнал*. 1987. Т. 23, № 2. С. 40–45. [Kiseleva M. I. Changes in the composition and distribution of polychaeta worms in the Sea of Azov. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1987, vol. 23, no. 2, pp. 40–45. (in Russ.)]
14. Киселева М. И. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // *Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря / под ред. В. Е. Заики*. Киев : Наукова думка, 1992. С. 84–99. [Kiseleva M. I. Sravnitel'naya kharakteristika donnykh soobshchestv u poberezh'ya Kavkaza. In: *Mnogoletnie izmeneniya zoobentosa Chernogo morya / V. E. Zaika* (Ed.). Kyiv : Naukova dumka, 1992, pp. 84–99. (in Russ.)]
15. Кочергин А. Т., Жукова С. В., Малыгин Е. Ю. Межгодовая изменчивость солёности и вертикальной термохалинной устойчивости в различных районах Азовского моря в летний период 1992–2016 гг. // *Системы контроля окружающей среды*. 2018. Вып. 31. С. 63–68. [Kochergin A. T., Zhukova S. V., Malygin Ye. Yu. Interannual variability of salinity and vertical thermohaline stability in the different areas of the Sea of Azov in summer season of 1992–2016. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2018, iss. 31, pp. 63–68. (in Russ.)]
16. Куропаткин А. П., Жукова С. В., Шишкин В. М., Бурлачко Д. С., Карманов В. Г., Лутынская Л. А., Фоменко И. Ф., Подмарева Т. И. Изменение солёности Азовского моря

- // *Вопросы рыболовства*. 2013. Т. 14, № 4 (56). С. 666–673. [Kuropatkin A. P., Zhukova S. V., Shishkin V. M., Burlachko D. S., Karmanov V. G., Lutynskaya L. A., Fomenko I. F., Podmareva T. I. Changes in salinity of the Azov Sea. *Voprosy rybolovstva*, 2013, vol. 14, no. 4 (56), pp. 666–673. (in Russ.)]
17. Лисицкая Е. В., Болтачева Н. А. Полихеты, вселившиеся в Азово-Черноморский бассейн в конце 20 – начале 21 века // *Окружающая среда и человек. Современные проблемы генетики, селекции и биотехнологии* : материалы Международной научной конференции и молодёжной научной конференции, Ростов-на-Дону, Россия, 5–8 сентября 2016 г. Ростов-на-Дону : ЮНЦ РАН, 2016. С. 211–213. [Lisitskaya E. V., Boltacheva N. A. Polychaeta got to the Sea of Azov – Black Sea basin in the late 20th – early 21st centuries. In: *Environment and a Human Being. Current Problems of Genetics, Selection, and Biotechnologies* : proceedings of the international scientific conference and youth scientific conference, Rostov-on-Don, Russia, 5–8 September, 2016. Rostov-on-Don : SSC RAS, 2016, pp. 211–213. (in Russ.)]
 18. Литвиненко Н. М., Евченко О. В. Изменение качественного и количественного состава зообентоса Азовского моря после зарегулирования реки Дон // *Современные проблемы экологии Азово-Черноморского бассейна* : материалы II Международной конференции, Керчь, ЮгНИРО, 26–27 июня 2006 г. Керчь : Изд-во ЮгНИРО, 2006. С. 36–41. [Litvinenko N. M., Evchenko O. V. Changes of quantitative and qualitative composition of the Azov Sea zoobenthos after the regulation of the river Don. In: *Current Problems of the Azov–Black Sea Basin Ecology* : materialy II Mezhdunarodnoi konferentsii, Kerch, YugNIRO, 26–27 June, 2006. Kerch : YugNIRO Publ., 2006, pp. 36–41. (in Russ.)]
 19. Лосовская Г. В., Нестерова Д. А. О массовом развитии новой для Чёрного моря формы многощетинкового кольчатого червя *Polydora ciliata* spp. *limicola* Annenkova в Сухом лимане (северо-западная часть Чёрного моря) // *Зоологический журнал*. 1964. Т. 43, вып. 10. С. 1559–1560. [Losovskaya G. V., Nesterova D. A. On the mass development of a form of Polychaeta *Polydora ciliata* spp. *limicola* Annenkova, new for the Black Sea, in the Sukhoi liman (northwestern part of the Black Sea). *Zoologicheskii zhurnal*, 1964, vol. 43, iss. 10, pp. 1559–1560. (in Russ.)]
 20. Мальцев В. И. О возможности применения показателя функционального обилия для структурных исследований зообентосов // *Гидробиологический журнал*. 1990. Т. 26, № 1. С. 87–89. [Maltsev V. I. On the possibility to use a functional abundance index for structural studies of zoocenoses. *Hydrobiological Journal*, 1990, vol. 26, no. 1, pp. 87–89. (in Russ.)]
 21. Матишов Г. Г., Макаревич П. Р., Ларионов В. В., Любин П. А. Современное состояние флоры и фауны Азовского моря: анализ тенденций изменчивости // *Доклады Академии наук*. 1999. Т. 367, № 6. С. 848–850. [Matishov G. G., Makarevich P. R., Larionov V. V., Lyubin P. A. The current state of the marine biota of the Azov Sea: The analysis of temporal patterns. *Doklady Akademii nauk*, 1999, vol. 367, no. 6, pp. 848–850. (in Russ.)]
 22. Матишов Г. Г., Гаргопа Ю. М., Сарвилина С. В. Связь изменений зообентоса Азовского моря с колебаниями атмосферной циркуляции // *Доклады Академии наук*. 2010. Т. 430, № 4. С. 544–547. [Matishov G. G., Gargopa Yu. M., Sarvilina S. V. Impact of atmospheric circulation fluctuations on the zoobenthos dynamics in the Sea of Azov. *Doklady Akademii nauk*, 2010, vol. 430, no. 4, pp. 544–547. (in Russ.)]
 23. Михайлова Т. В. Особенности размножения *Cerastoderma glaucum* (Mollusca, Bivalvia) в Чёрном море // *Экология моря*. 1986. Вып. 23. С. 64–68. [Mikhailova T. V. Specific features of *Cerastoderma glaucum* (Mollusca, Bivalvia) reproduction in the Black Sea. *Ekologiya morya*, 1986, iss. 23, pp. 64–68. (in Russ.)]
 24. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каталог фауны свободноживущих беспозвоночных Азовского моря // *Зоологический журнал*. 1960. Т. 39, вып. 10. С. 1454–1465. [Mordukhai-Boltovskoi F. D. Catalogue of free-living invertebrate fauna of the Sea of Azov. *Zoologicheskii zhurnal*, 1960, vol. 39, iss. 10, pp. 1454–1465. (in Russ.)]
 25. Некрасова М. Я. Зообентос Азовского моря после зарегулирования стока Дона // *Зоологический журнал*. 1972. Т. 51, вып. 6. С. 789–797. [Nekrasova M. Ya. Zoobenthos of the Azov Sea after the control of the Don River.

- Zoologicheskii zhurnal*, 1972, vol. 51, iss. 6, pp. 789–797. (in Russ.)]
26. Некрасова М. Я. Изменения бентоса Азовского моря под влиянием осолонения // *Зоологический журнал*. 1977. Т. 56, вып. 7. С. 983–989. [Nekrasova M. Ya. Changes of benthos in the Azov Sea under the effect of salinization. *Zoologicheskii zhurnal*, 1977, vol. 56, iss. 7, pp. 983–989. (in Russ.)]
 27. Ревков Н. К. Особенности колонизации Чёрного моря недавним вселенцем – двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 2. С. 3–17. [Revkov N. K. Colonization's features of the Black Sea basin by recent invader *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 2, pp. 3–17. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.2.01>
 28. Ревков Н. К., Бондаренко Л. В., Гринцов В. А. Структура таксоцены Malacostraca акватории бухты Круглой (юго-западный Крым, Чёрное море) // *Экология моря*. 2008. Вып. 75. С. 71–76. [Revkov N. K., Bondarenko L. V., Grintsov V. A. The structure of Malacostraca taxocene at Kruglaya Bay (south-western Crimea, Black Sea). *Ekologiya morya*, 2008, iss. 75, pp. 71–76. (in Russ.)]
 29. Ревков Н. К., Болтачёва Н. А., Бондарев И. П., Бондаренко Л. В., Тимофеев В. А. Состояние зооресурсов бентали глубоководной зоны шельфа Крыма после кризиса черноморской экосистемы второй половины XX века (по данным экспедиционных исследований 2010 г. на НИС «Профессор Водяницкий») // *100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского* : сборник научных трудов / под ред. А. В. Гаевской, А. Л. Морозовой. Симферополь : Н. Орианда, 2015. С. 549–571. [Revkov N. K., Boltachova N. A., Bondarev I. P., Bondarenko L. V., Timofeev V. A. The state of animal resources of benthic deep-sea zone of Crimean shelf after the crisis of the Black Sea ecosystem in second half of XX century (based on expeditionary research 2010 on the RV “Professor Vodyanitsky”). In: *100 years of the T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station* : issue of scientific papers / A. V. Gaevskaya, A. L. Morozova (Eds). Simferopol : N. Orianda, 2015, pp. 549–571. (in Russ.)]
 30. Ревков Н. К., Щербань С. А. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* в Чёрном море // *Экосистемы*. 2017. № 9 (39). С. 47–56. [Revkov N. K., Scherban S. A. The biology of the bivalve *Anadara kagoshimensis* in the Black Sea. *Ekosistemy*, 2017, no. 9 (39), pp. 47–56. (in Russ.)]
 31. Резниченко О. Г. Трансокеаническая аутоакклиматизация ритропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisi*: Crustacea, Brachyura) // *Труды Института океанологии АН*. 1967. Т. 85. С. 136–177. [Reznichenko O. G. Transoceanic autoacclimatization of *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea, Brachyura). *Trudy Instituta okeanologii AN*, 1967, vol. 85, pp. 136–177. (in Russ.)]
 32. Савчук М. Я. *Mya arenaria* L. – новый элемент в фауне Азовского моря // *Вестник зоологии*. 1980. № 5. С. 11–15. [Savchuk M. Ya. *Mya arenaria* L. as a new element in the Azov Sea fauna. *Vestnik zoologii*, 1980, no. 5, pp. 11–15. (in Russ.)]
 33. Солдатов А. А., Ревков Н. К., Петросян В. Г. 42. *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // *Самые опасные инвазионные виды России (top-100)* / под ред. Ю. Ю. Дгебуадзе, В. Г. Петросяна, Л. А. Хляп. Москва : Тов-во науч. изданий КМК, 2018. С. 260–266. [Soldatov A. A., Revkov N. K., Petrosyan V. G. 42. *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). In: *The Most Dangerous Invasive Species of Russia (top 100)* / Yu. Yu. Dgebuadze, V. G. Petrosyan, L. A. Khlyar (Eds). Moscow : KMK Scientific Press, 2018, pp. 260–266. (in Russ.)]
 34. Старк И. Н. Годовая и сезонная динамика бентоса в Азовском море // *Труды АЗНИИРХ*. 1960. Т. 1, вып. 1. С. 167–229. [Stark I. N. Godovaya i sezonnaya dinamika bentosa v Azovskom more. *Trudy AzNIIRKh*, 1960, vol. 1, iss. 1, pp. 167–229. (in Russ.)]
 35. Фроленко Л. Н. *Зообентос Азовского моря в условиях антропогенных воздействий* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16. Краснодар, 2000. 24 с. [Frolenko L. N. *Zoobentos Azovskogo morya v usloviyakh antropogennykh vozdeistvii* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.16. Krasnodar, 2000, 24 p. (in Russ.)]
 36. Фроленко Л. Н., Мальцева О. С. О сообществе *Anadara* в Азовском море // *Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы*

- Азово-Черноморского региона : материалы IX Международной научно-практической конференции, Керчь, 6 октября 2017 г. Керчь : ЮгНИРО : АзНИИРХ, 2017. С. 99–103. [Frolenko L. N., Maltseva O. S. O soobshchestve *Anadara* v Azovskom more. In: *Sovremennyye rybokhozyaistvennyye i ekologicheskie problemy Azovo-Chernomorskogo regiona* : materialy IX Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, Kerch, 6 October, 2017. Kerch : YugNIRO : AzNIIRKh, 2017, pp. 99–103. (in Russ.)]
37. Фроленко Л. Н., Двинянинова О. В. Формирование биоценоза вселенца кунearки *Cunearca cornea* в Азовском море // *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна*. Ростов-на-Дону : АзНИИРХ, 1998. С. 115–118. [Frolenko L. N., Dvinyaninova O. V. Formirovanie biotsenoza vselentsa kunearki *Cunearca cornea* v Azovskom more. In: *Osnovnyye problemy rybnogo khozyaistva i okhrany rybokhozyaistvennykh vodoemov Azovo-Chernomorskogo basseina*. Rostov-on-Don : AzNIIRKh, 1998, pp. 115–118. (in Russ.)]
38. Фроленко Л. Н., Живоглядова Л. А., Ковалев Е. А., Барабашин Т. О. Первая находка актиний семейства Edwardsiidae в Азовском море // *Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России* : материалы XIX Международной научной конференции, посвящённой 75-летию со дня рождения д. б. н., заслуженного деятеля науки РФ, академика Российской экологической академии, проф. Абдурахманова Г. М., Махачкала, 4–5 ноября 2017 г. Махачкала, 2017. С. 655–656. [Frolenko L. N., Zhyvogliadova L. A., Kovalev E. A., Barabashyn T. O. Pervaya nakhodka aktinii semeistva Edwardsiidae v Azovskom more. In: *Biologicheskoe raznoobrazie Kavkaza i Yuga Rossii* : materialy XIX Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posvyashchennoi 75-letiyu so dnya rozhdeniya d. b. n., zasluzhennogo deyatelya nauki RF, akademika Rossiiskoi ekologicheskoi akademii, prof. Abdu-rakhmanova G. M., Makhachkala, 4–5 November, 2017. Makhachkala, 2017, pp. 655–656. (in Russ.)]
39. Чихачев А. С., Фроленко Л. Н., Реков Ю. И. Новый вселенец в Азовское море // *Рыбное хозяйство*. 1994. № 3. С. 40–41. [Chikhachev A. S., Frolenko L. N., Rekov Yu. I. Novyi vselenets v Azovskoe more. *Rybnoe khozyaistvo*, 1994, no. 3, pp. 40–41. (in Russ.)]
40. Boltachova N. A., Lisitskaya E. V., Frolenko L. N., Kovalev E. A., Barabashin T. O. The finding of polychaete *Laonome calida* Capa, 2007 (Annelida: Sabellidae) in the southeast Sea of Azov. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2017, vol. 8, no. 4, pp. 303–306. <https://doi.org/10.1134/S2075111717040026>
41. Clarke K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 1993, vol. 18, pp. 117–143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
42. Clarke K. R., Gorley R. N. *PRIMER 5: User Manual. Tutorial*. Plymouth : PRIMER-E, 2001, 92 p.
43. Daly M. Taxonomy, anatomy, and histology of the lined sea anemone, *Edwardsiella lineata* (Verrill, 1873) (Cnidaria: Anthozoa: Edwardsiidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 2002, vol. 115, no. 4, pp. 868–877.
44. Radashevsky V. I., Selifonova Zh. P. Records of *Polydora cornuta* and *Streblospio gynobranchiata* (Annelida, Spionidae) from the Black Sea. *Mediterranean Marine Science*, 2013, vol. 14, no. 2, pp. 261–269. <https://doi.org/10.12681/mms.415>
45. Reitzel A. M., Sullivan J. C., Brown B. K., Chin D. W., Cira E. K., Edquist S. K., Genco B. M., Joseph O. C., Kaufman C. A., Kovitvongsa K., Muñoz M. M., Negri T. L., Taffel J. R., Zuehlke R. T., Finnerty J. R. Ecological and developmental dynamics of a host–parasite system involving a sea anemone and two ctenophores. *Journal of Parasitology*, 2007, vol. 93, no. 6, pp. 1392–1402. <https://doi.org/10.1645/ge-1250.1>
46. Selander E., Møller L. F., Sundberg P., Tiselius P. Parasitic anemone infects the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the North East Atlantic. *Biological Invasions*, 2010, vol. 12, pp. 1003–1009. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-009-9552-y>
47. Sikorski A. V., Bick A. Revision of *Marenzelleria* Mesnil, 1896 (Spionidae, Polychaeta). *Sarsia*, 2004, vol. 89, iss. 4, pp. 253–275. <http://dx.doi.org/10.1080/00364820410002460>
48. Spiridonov V. A., Kolyuchkina G. A., Belyaev N. A., Basin A. B., Kozlovsky V. V. Contemporary condition of macrozoobenthos in ultrashallow zone of Taman Bay, Sea of Azov.

- Oceanology*, 2016, vol. 56, no. 2, pp. 248–258.
<https://doi.org/10.1134/S0001437016020193>
49. Syomin V., Stradomsky B., Fomina E., Matishov D., Sikorski A., Bastrop R., Köhler N. The invasion of the genus *Marenzelleria* (Polychaeta: Spionidae) into the Don River mouth and the Taganrog Bay: Morphological and genetic study. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 2017, vol. 97, no. 5, pp. 975–984.
<https://doi.org/10.1017/S0025315417001114>

**BENTHIC FAUNA OF THE SOUTHWESTERN SEA OF AZOV.
 MACROZOOBENTHOS TAXONOMIC COMPOSITION
 AND ITS BIOCOENOTIC STRUCTURE IN 2016–2017**

N. A. Boltachova, N. K. Revkov, A. A. Nadolny, and I. N. Anninskaya

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

The Sea of Azov is a semi-enclosed and relatively shallow water basin, with lower salinity than in the Black Sea. Salinity values vary within 9–14 ‰ and depend mainly on the volume of river flow. Increasing salinity is a favorable factor for penetration and development in the Sea of Azov of some Black Sea species; this was noted in the 1970s, with a mean rise in salinity up to 13–14 ‰. After a period of decline down to 9–10 ‰, a steady salinization of the water basin is recorded since 2007; salinity averaged 13.37 ‰ in 2015. The aim of the work was to assess taxonomic composition and biocoenotic organization of the bottom macrofauna in the southwestern Sea of Azov based on the results of benthic surveys carried out in 2016–2017 in 84th, 86th, 90th, 96th, and 100th cruises of the RV “Professor Vodyanitsky”. Sediments were sampled with an “Ocean-50” bottom grab with a capture area of 0.25 m². Bottom sediments were washed through sieves with the minimum diameter of 1 mm. In total, 46 macrozoobenthos species were recorded; out of them, 15 Polychaeta species, 12 Mollusca, and 13 Crustacea. Four species well known for the Black Sea were found in the Sea of Azov for the first time – *Molgula euprocta*, *Phoronis psammophila*, *Gouldia minima*, and *Iphinoe elisae*. Out of species recorded, 14 % were alien to the Sea of Azov–Black Sea basin. These were bivalves *Anadara kagoshimensis* and *Mya arenaria* and polychaetes *Polydora cornuta*, *Streblospio gynobranchiata*, and *Marenzelleria neglecta*. In the area studied, *A. kagoshimensis* biocoenotic complex was registered in all the seasons, with mean abundance and biomass values (4,818 ± 1,019) ind.·m⁻² and (878.4 ± 129.5) g·m⁻², respectively. Three biocoenotic complexes were identified which could be the variants in the manifestation of the dynamic state of *Anadara* community. Seasonal dynamics in macrozoobenthos biomass mainly depended on fluctuations of its dominant species – *A. kagoshimensis* and *Cerastoderma glaucum* – and was determined by their different physiological and biochemical adaptations to hypoxia which is frequent for the Sea of Azov in summer. Maximum macrozoobenthos abundance was recorded in October 2016 (~ 6,600 ind.·m⁻²) and was associated with reproduction of several species (including alien ones) in summer and autumn and enrichment of the benthic complex by their juveniles. In this period, at individual stations, abundance of *A. kagoshimensis* reached ~ 14,000 ind.·m⁻², and abundance of an alien polychaete *S. gynobranchiata* reached 2,300 ind.·m⁻². *A. kagoshimensis* juveniles were recorded in the Sea of Azov June to October, peaking in October. The maximum length of *A. kagoshimensis* registered was 52.7 mm. The ratio of mature molluscs (shell size > 10 mm) in the studied *A. kagoshimensis* population varied from 6 % (October 2016, the period of mass replenishment with juveniles) to 85 % (December 2017). Well-developed *C. glaucum* settlements were registered at the inshore stations, peaking in July. The ratio of mature molluscs (shell size > 6 mm) in the studied *C. glaucum* population varied from 7 % (July 2017, the period of mass replenishment with juveniles) to 100 % (December 2017). Under lack of solid substrate, *A. kagoshimensis* – an alien species for the Sea of Azov – formed a new consort community of biofiltrators which supplemented a benthic biofilter zone in the Sea of Azov previously based on bivalve *C. glaucum*.

Keywords: macrozoobenthos, alien species, taxonomic structure, species richness, *Anadara kagoshimensis* biocoenotic complex, Sea of Azov



UDC 574.3(268.45)

SPECIES COMPOSITION AND BIOGEOGRAPHIC STRUCTURE OF THE POLYCHAETE FAUNA OF THE PECHORA SEA DURING WARMING IN THE ARCTIC

© 2022 S. Yu. Gagaev¹, S. G. Denisenko¹, N. A. Strelkova²,
E. A. Frolova³, and A. V. Sikorski⁴

¹Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russian Federation

²Polar branch of VNIRO (“PINRO” named after N. M. Knipovich), Murmansk, Russian Federation

³Murmansk Marine Biological Institute, Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences,
Murmansk, Russian Federation

⁴Akvaplan-niva AS, Framsenteret, Tromsø, Norway

E-mail: gagaev24@yahoo.com

Received by the Editor 06.10.2021; after reviewing 12.01.2022;
accepted for publication 03.03.2022; published online 07.06.2022.

A comprehensive study of benthos allows not only to see the current changes in benthic communities and better understand what happened to them in the past, but also to predict their future with a certain degree of reliability. Polychaete worms are one of the most numerous and significant groups of benthos, and those can serve as bioindicators of the state of the environment. This article attempts to analyze changes in the biogeographic groups of polychaetes in the Pechora Sea over a relatively long time period (~ 50 years) in order to understand whether the climate change affects the ratio of these groups and, consequently, whether polychaetes can serve as bioindicators to a certain degree. Based on the analysis of new data and material obtained earlier, a general list of polychaete worms of the Pechora Sea was formed. The list includes 198 taxa (out of them, 186 are identified down to a species level) belonging to 127 genera, 37 families, and 15 orders. The ratio of biogeographic groups of polychaetes in the Pechora Sea indicates the consistency of their biogeographic structure over the past 50 years and confirms the cyclicity of processes occurring in the Arctic.

Keywords: biogeography, bioindicators, Pechora Sea, polychaete worms

For understanding natural processes occurring in the Arctic, hydrobiological indicators are of key significance. Those allow to reconstruct the past and record the present; moreover, those help to predict changes in ecosystems. No wonder that A. I. Vilkitsky wrote in the early XX century that “plant and animal life are closely related to physical properties of water, and therefore, when studying biological conditions, information significant for hydrography is found at the same time” (Evgenov & Kupetskiy, 1985).

The interest of researchers in the groups of polychaete worms is due to a noticeable role those play in benthic communities – both in the entire World Ocean and in the Arctic seas. Polychaetes prevail in macrozoobenthos of shelf and continental slope: they usually make up 45–50 % of the total species number and up to 80 % of the total number of multicellular consumers (Blake, 1997 ; Zhirkov, 2001). Several works were focused on studying the species diversity and quantitative development of polychaetes in the southeastern Barents Sea, specifically in the Pechora Sea;

the taxonomic composition and distribution of these worms in the 1950s and 1990s were characterized (Frolova, 1996 ; Petrovskaya, 1963 ; Sikorski, 1989 ; Streltsov, 1966). Based on new material, the modern taxonomic and biogeographic composition of polychaete worms of the Pechora Sea was examined.

In the Pechora Sea, 107 species were recorded in 1959; 113 species in 1993; and 163 species in 2004, 2006, and 2016. The ratio of biogeographic groups of polychaete worms in the Pechora Sea indicates the consistency of their biogeographic structure over the past 50 years and can be considered as another argument in favor of the idea of cyclical climatic processes in the Arctic.

The aim of the study is to establish the possibility of using polychaete worms as bioindicators of the ongoing climate change in the Arctic.

MATERIAL AND METHODS

Sampling. To study the fauna and analyze the quantitative distribution of polychaetes within the Pechora Sea, material was used from 214 quantitative zoobenthic samples collected by PINRO staff at 44 stations onboard the RV “Smolensk” (2004 and 2006), as well as material sampled at 26 stations by ZIN RAS staff onboard the RV “Professor Vladimir Kuznetsov” (August 2014 and September 2016).

The sampling was carried out at depths from 6 down to 120 m with a Van Veen grab sampler (0.1 m²), 5 samples at each station; those were washed through a sieve with a mesh of 0.5 mm. The material was fixed with buffered 4–5 % formaldehyde; in 3–4 months, samples were transferred to 75 % ethanol and identified down to the lowest taxonomic level possible.

The biogeographic nature of each species was determined in accordance with generally accepted schemes for biogeographic zoning of the northern seas (Buzhinskaja, 2001 ; Frolova, 1996 ; Sirenko et al., 2009):

- a) Arctic species (a) which are exclusively restricted to the Arctic Ocean north of the Iceland–Faroe Ridge;
- b) widespread boreal–Arctic species (wb-a) inhabiting mainly temperate waters of the Atlantic, Pacific, and Arctic;
- c) high-boreal–Arctic species (hb-a) which occur mainly in the high latitudes, northern boreal waters of the Atlantic and Pacific, and the Arctic Ocean;
- d) subtropical boreal–Arctic species (sb-a) which are distributed from the subtropic Pacific and Atlantic oceans up to the Arctic Ocean;
- e) Atlantic high-boreal–Arctic species (atlhb-a) whose distribution is similar to that of the high boreal–Arctic species (hb-a), except in Pacific waters;
- f) Pacific boreal–Arctic species (pwb-a) which, in contrast, are found in all the areas except for the Atlantic Ocean;
- g) cosmopolitan and bipolar species (c&bip) which occur throughout the World Ocean and/or in temperate and polar latitudes of the Northern and Southern hemispheres.

RESULTS

Based on taxonomic identification of the samples and considering the material collected during expeditions in the XX century, a general list of polychaete worms from the Pechora Sea was formed. The list includes 198 taxa (with 186 out of them identified down to a species level) belonging to 127 genera, 37 families, and 15 orders (Table 1).

Table 1. List of polychaetes of the Pechora Sea: a, Arctic; atlb-a, Atlantic boreal–Arctic; atlhb, Atlantic high-boreal; atlhb-a, Atlantic high-boreal–Arctic; atlwb, Atlantic widespread boreal; atlwb-a, widespread Atlantic boreal–Arctic; amph, amphiboreal; b-a, boreal–Arctic; c, cosmopolitans; hb-a, high-boreal–Arctic; phb-a, Pacific high-boreal–Arctic; psb-a, Pacific subtropical boreal–Arctic; pwb-a, Pacific widespread boreal–Arctic; sb-a, subtropical boreal–Arctic; wb-a, widespread boreal–Arctic; and whb-a, widespread high-boreal–Arctic. ? denotes species with unclear distribution. Finding of each species in the corresponding period is marked with +; absence is marked with –. See text for other explanations

Таблица 1. Список полихет Печорского моря: а — арктические; atlb-a, атлантические бореально-арктические; atlhb — атлантические высокобореальные; atlhb-a — атлантические высокобореально-арктические; atlwb — атлантические широко распространённые бореальные; atlwb-a — широко распространённые атлантические бореально-арктические; amph — амфибореальные; b-a — бореально-арктические; c — космополиты; hb-a — высокобореально-арктические; phb-a — тихоокеанские высокобореально-арктические; psb-a — тихоокеанские субтропические бореально-арктические; pwb-a — тихоокеанские широко распространённые бореально-арктические; sb-a — субтропические бореально-арктические; wb-a — широко распространённые бореально-арктические; whb-a — широко распространённые высокобореально-арктические. ? обозначает виды с неясным распространением. Обнаружение каждого вида в соответствующий период отмечено знаком «плюс»; отсутствие — знаком «минус». Остальные объяснения см. в тексте

Order	Family	Genus	Species	1959	1996	2000s	Biogeographic group
Phyllodocida	Phyllodocidae Örsted, 1843	<i>Eteone</i> Savigny, 1882	<i>E. flava</i> (Fabricius, 1780)	+	+	+	wb-a
			<i>E. longa</i> (Fabricius, 1780)	+	+	+	sb-a
			<i>E. spetsbergensis</i> Malmgren, 1865	+	+	+	psb-a
		<i>Eulalia</i> Savigny, 1882	<i>E. bilineata</i> (Johnston, 1840)	–	+	+	sb-a
		<i>Eumida</i> Malmgren, 1865	<i>E. arctica</i> (Annenkova, 1946)	–	–	+	atlhb-a
		<i>Mysta</i> Malmgren, 1865	<i>M. barbata</i> Malmgren, 1865	+	+	+	sb-a
		<i>Mystides</i> Théel, 1879	<i>M. borealis</i> Théel, 1879	–	–	+	amph
		<i>Phyllodoce</i> Lamarck, 1818	<i>P. citrina</i> Malmgren, 1865	–	–	+	wb-a
			<i>P. groenlandica</i> Örsted, 1842	+	+	+	wb-a
			<i>P. maculata</i> (L., 1767)	–	+	+	sb-a
	Polynoidae Kinberg, 1856	<i>Bylgides</i> Chamberlin, 1919	<i>B. elegans</i> (Théel, 1879)	+	+	+	hb-a
			<i>B. groenlandicus</i> (Malmgren, 1867)	–	–	+	hb-a
			<i>B. promamme</i> (Malmgren, 1867)	+	–	+	a
		<i>Enipo</i> Malmgren, 1865	<i>E. torelli</i> (Malmgren, 1865)	+	+	+	wb-a
		<i>Eucranta</i> Malmgren, 1865	<i>E. villosa</i> Malmgren, 1867	–	–	+	a
		<i>Gattyana</i> McIntosh, 1900	<i>G. amondseni</i> (Malmgren, 1867)	–	–	+	wb-a
			<i>G. cirrhosa</i> (Pallas, 1866)	+	+	+	wb-a
			<i>Eunoe</i> Malmgren, 1865	<i>E. nodosa</i> (M. Sars, 1861)	–	+	–
		<i>Harmothoe</i> Kinberg, 1855	<i>H. aspera</i> (Hansen, 1878)	–	–	+	wb-a
			<i>H. imbricata</i> (L., 1767)	+	+	+	sb-a
	<i>H. impar</i> (Johnston, 1839)		+	–	+	wb-a	
	<i>Melaenis</i> Malmgren, 1865	<i>M. rarispina</i> (M. Sars, 1861)	+	–	–	wb-a	
		<i>M. loveni</i> Malmgren, 1865	–	–	+	a	
	Pholoidae Kinberg, 1858	<i>Pholoe</i> Johnston, 1839	<i>P. assimilis</i> Örsted, 1845	–	–	+	wb-a
			<i>P. longa</i> (O. F. Müller, 1776)	+	+	+	wb-a
	Chrysopetalidae Ehlers, 1864	<i>Dysponetus</i> Levinsen, 1879	<i>D. pygmaeus</i> Levinsen, 1879	–	–	+	sb-a
	Glyceridae Grube, 1850	<i>Glycera</i> Lamarck, 1818	<i>G. capitata</i> Örsted, 1842	+	+	+	wb-a
			<i>G. lapidum</i> Quatrefages, 1866	–	–	+	atlwb-a
	Goniadidae Kinberg, 1866	<i>Goniada</i> Audouin et Milne-Edwards, 1833	<i>G. maculata</i> Örsted, 1843	–	+	–	amph
	Syllidae Grube, 1850	<i>Myrianida</i> Milne-Edwards, 1845	<i>M. sp.</i>	–	–	+	?
		<i>Erinaceusyllis</i> San Martin, 2003	<i>E. erinaceus</i> (Claparède, 1863)	+	–	–	wb-a
		<i>Eusyllis</i> Malmgren, 1867	<i>E. blomstrandii</i> Malmgren, 1867	–	–	+	sb-a
		<i>Pionosyllis</i> Malmgren, 1867	<i>P. sp.</i>	–	–	+	?
		<i>Proceraea</i> Ehlers, 1864	<i>P. cornuta</i> (Agassiz, 1862)	–	–	+	hb-a
			<i>P. prismatica</i> (Fabricius, 1780)	+	–	–	wb-a
	<i>Syllis</i> Lamarck, 1818	<i>S. oerstedii</i> nom. dub. (Malmgren, 1867)	+	–	–	sb-a	
	Hesionidae Grube, 1850	<i>Gyptis</i> Marion et Bobretzky, 1875	<i>G. vittata</i> Webster et Benedict, 1887	–	–	+	sb-a
		<i>Nereimyra</i> Blainville, 1828	<i>N. aphroditoides</i> (Fabricius, 1780)	–	–	+	phb-a
	Nereididae Savigny in Lamarck, 1818	<i>Nereis</i> Linnaeus, 1758	<i>N. pelagica</i> L., 1758	–	–	+	amph
			<i>N. zonata</i> Malmgren, 1867	+	+	+	sb-a

Continue on the next page...

Order	Family	Genus	Species	1959	1996	2000s	Biogeographic group
Phyllococida	Nephtyidae Grube, 1850	<i>Aglaophamus</i> Kinberg, 1866	<i>A. malmgreni</i> (Théel, 1879)	+	-	+	wb-a
		<i>Micronephthys</i> Friedrich, 1937	<i>M. minuta</i> (Théel, 1879)	+	+	+	a
			<i>M. neotena</i> (Noyes, 1980)	-	-	+	atlbw-a
			<i>N. ciliata</i> (O. F. Müller, 1776)	+	+	+	wb-a
			<i>N. longosetosa</i> Örsted, 1841	+	+	+	wb-a
		<i>Nephtys</i> Cuvier in Audouin et Milne-Edwards, 1833	<i>N. paradoxa</i> Malmgren, 1874	+	+	+	sb-a
		<i>N. pente</i> Rainer, 1984	-	+	+	wb-a	
	Sphaerodoridae Malmgren, 1867	<i>Sphaerodoropsis</i> Hartman et Fauchald, 1971	<i>S. philippi</i> (Fauvel, 1911)	+	-	+	wb-a
		<i>Sphaerodorum</i> Örsted, 1843	<i>S. gracilis</i> (Rathke, 1843)	+	+	+	wb-a
Eunicida	Onuphidae Kinberg, 1865	<i>Nothria</i> Malmgren, 1867	<i>N. hyperborea</i> (Hansen, 1878)	+	+	+	phb-a
	Lumbrineridae Schmarda, 1861	<i>Abyssoninoe</i> Orensanz, 1990	<i>A. hibernica</i> (McIntosh, 1903)	-	-	+	atlhb-a
		<i>Lumbrineris</i> Blainville, 1828	<i>L. mixochaeta</i> Oug, 1998	-	-	+	atlhb-a
		<i>Paraninoe</i> Levenstein, 1977	<i>P. minuta</i> (Théel, 1879)	+	+	+	wb-a
	Dorvilleidae Chamberlin, 1919	<i>Scoletoma</i> Blainville, 1828	<i>S. fragilis</i> (O. F. Müller, 1776)	+	+	+	wb-a
		<i>Ophryotrocha</i> Claparède et Mecznirow, 1869	<i>O. sp.</i>	-	-	+	?
		<i>Protodorvillea</i> Pettibone, 1961	<i>P. kefersteini</i> (McIntosh, 1869)	-	-	+	sb-a
	<i>Parougia</i> Wolf, 1986	<i>P. caeca</i> (Webster et Benedict, 1884)	-	-	+	atlhb-a	
Amphinomida	Amphinomidae Lamarck, 1818	<i>Paramphinoe</i> Sars, 1869	<i>P. jeffreysii</i> (McIntosh, 1868)	+	-	-	atlbw
Orbinida nomen dubium	Orbiniidae Hartman, 1942	<i>Orbinia</i> Quaterfages, 1865	<i>O. glebushki</i> Averincev, 1990	-	-	+	a
		<i>Leitoscoloplos</i> Day, 1977	<i>L. acutus</i> (Verrill, 1873)	-	-	+	sb-a
		<i>Scoloplos</i> Blainville, 1828	<i>S. armiger</i> (O. F. Müller, 1776)	+	+	+	c
Spionida	Spionidae Grube, 1850	<i>Dipolydora</i> Verrill, 1881	<i>D. coeca</i> (Örsted, 1843)	-	+	+	wb-a
			<i>D. caulleryi</i> (Mesnil, 1897)	-	-	+	sb-a
			<i>D. quadrilobata</i> (Jacobi, 1883)	+	+	+	wb-a
			<i>D. socialis</i> (Schmarda, 1861)	-	-	+	atlbw
		<i>Laonice</i> Malmgren, 1867	<i>L. cirrata</i> (M. Sars, 1851)	+	+	+	sb-a
		<i>Marenzelleria</i> Mesnil, 1896	<i>M. arctica</i> (Chamberlin, 1920)	-	+	+	phb-a
			<i>M. wireni</i> Augener, 1913	-	+	+	a
		<i>Prionospio</i> Malmgren, 1867	<i>P. cirrifera</i> Wirén, 1883	+	+	+	wb-a
		<i>Pygospio</i> Claparède, 1863	<i>P. elegans</i> Claparède, 1863	+	+	+	wb-a
		<i>Scolelepis</i> Blainville, 1828	<i>S. burkovskii</i> Sikorski, 1994	-	+	+	a
	<i>S. laoniceola</i> (Tzetlin, 1985)		-	-	+	a	
	<i>Spio</i> Fabricius, 1785	<i>S. armata</i> (Thulin, 1957)	-	-	+	wb-a	
		<i>S. arctica</i> (Söderström, 1920)	-	+	+	wb-a	
		<i>S. filicornis</i> (Müller, 1776)	+	-	+	wb-a	
		<i>S. theeli</i> (Söderström, 1920)	-	+	+	wb-a	
<i>Spiophanes</i> Grube, 1860	<i>S. kroyeri</i> Grube, 1860	+	+	-	amph		
Trochochaetidae Pettibone, 1961	<i>Trochochaeta</i> Levinsen, 1884	<i>T. multisetosa</i> (Örsted, 1844)	-	+	+	amph	
Apistobranchidae Mesnil et Caullery, 1898	<i>Apistobranchus</i> Levinsen, 1883	<i>A. tenuis</i> Orrhage, 1962	-	-	+	atlbw	
		<i>A. tullbergi</i> (Théel, 1879)	-	+	+	wb-a	
Chaetopterida nomen dubium	Chaetopteridae Audouin et Milne-Edwards, 1833	<i>Spiochaetopterus</i> M. Sars, 1853	<i>S. typicus</i> M. Sars, 1856	+	+	+	wb-a
Cirratulida nomen dubium	Paraonidae Cerruti, 1909	<i>Aricidea</i> Webster, 1879	<i>A. (Acmira) catherinae</i> Laubier, 1967	-	+	+	atlbw
			<i>A. hartmanae</i> (Strelzov, 1968)	-	-	+	atlbw-a
			<i>A. (Acmira) laubieri</i> Hartley, 1981	-	-	+	atlb-a
			<i>A. nolani</i> taxon inquirendum Webster et Benedict, 1887	+	+	+	wb-a
			<i>A. (Strelzovia) quadrilobata</i> Webster et Benedict, 1887	-	-	+	wb-a
		<i>Cirrophorus</i> Ehlers, 1908	<i>C. branchiatus</i> Ehlers, 1908	-	-	+	c
			<i>C. lyra</i> (Southern, 1914)	+	+	+	atlbw
		<i>Levinsenia</i> Mesnil, 1897	<i>L. gracilis</i> (Tauber, 1879)	+	+	+	c
		<i>Paraonides</i> Cerruti, 1909	<i>P. nordica</i> (Strelzov, 1968)	-	-	+	hb-a

Continue on the next page...

Order	Family	Genus	Species	1959	1996	2000s	Biogeographic group
Cirratulida nomen dubium	Cirratulidae Ryckholt, 1851	<i>Aphelocheata</i> Blake, 1991	<i>A. cf. marioni</i> (Saint-Joseph, 1894)	–	–	+	?
		<i>Chaetozone</i> Malmgren, 1867	<i>C. setosa</i> Malmgren, 1867	+	+	+	?
		<i>Cirratulus</i> Lamarck, 1801	<i>C. cirratus</i> (O. F. Müller, 1776)	+	+	+	sb-a
		<i>Tharyx</i> Webster et Benedict, 1887	<i>T. killariensis</i> (Southern, 1914)	–	–	+	atlbw
Ctenodrilida nomen dubium	Ctenodrilidae Kennel, 1882 taxon inquirendum	<i>Raricirrus</i> Hartman, 1961	<i>R. sp.</i>	–	–	+	?
Cossurida nomen dubium	Cossuridae Day, 1963	<i>Cossura</i> Webster et Benedict, 1887	<i>C. longocirrata</i> Webster et Benedict, 1887	+	+	+	wb-a
Flabelligerida nomen dubium	Flabelligeridae Saint-Joseph, 1894	<i>Brada</i> Stimpson, 1854	<i>B. granulosa</i> Hansen, 1880	–	+	+	wb-a
			<i>B. inhabilis</i> (Rathke, 1843)	+	+	+	wb-a
			<i>B. nuda</i> Annenkova, 1922	–	–	+	phb-a
		<i>Bradabyssa</i> Hartman, 1967	<i>B. villosa</i> (Rathke, 1843)	+	+	+	wb-a
		<i>Diplocirrus</i> Haase, 1915	<i>D. glaucus</i> (Malmgren, 1867)	–	+	–	atlbh
		<i>Saphobranhia</i> Chamberli, 1919	<i>S. hirsuta</i> (Hansen, 1879)	+	+	–	atlbh-a
			<i>S. longisetosa</i> (Marenzeller, 1890)	–	+	+	a
		<i>Flabelligera</i> M. Sars, 1829	<i>F. affinis</i> M. Sars, 1829	–	–	+	sb-a
<i>Pherusa</i> Oken, 1807	<i>P. plumosa</i> (O. F. Müller, 1776)	+	+	–	sb-a		
Opheliida nomen dubium	Scalibregmatidae Malmgren, 1867	<i>Polyphysia</i> Quatrefages, 1865	<i>P. baffinensis</i> (Blake, 1972)	+	–	+	a
		<i>Scalibregma</i> Rathke, 1843	<i>S. inflatum</i> Rathke, 1843	+	+	+	wb-a
		<i>Ophelia</i> Savigny, 1818	<i>O. linacina</i> (Rathke, 1843)	+	+	+	c
	Opheliidae Grube, 1850	<i>Ophelina</i> Örsted, 1843	<i>O. acuminata</i> Örsted, 1843	+	+	+	a
		<i>O. cylindricaudata</i> (Hansen, 1878)	–	+	+	wb-a	
	Travisiidae Hartmann-Schröder, 1971	<i>Travisia</i> Johnson, 1840	<i>T. forbesii</i> Johnson, 1840	+	+	+	wb-a
Capitellida nomen dubium	Capitellidae Grube, 1862	<i>Capitella</i> Blainville, 1828	<i>C. capitata</i> (Fabricius, 1870)	+	+	+	sb-a
		<i>Heteromastus</i> Eisig, 1887	<i>H. filiformis</i> (Claparède, 1864)	+	+	+	sb-a
		<i>Notomastus</i> M. Sars, 1850	<i>N. latericeus</i> M. Sars, 1851	+	+	+	c
	Maldanidae Savigny in Lamarck, 1818	<i>Axiothella</i> Verrill, 1900	<i>A. catenata</i> (Malmgren, 1865)	+	+	–	wb-a
		<i>Clymenura</i> Verrill, 1900	<i>C. polaris</i> (Théel, 1879)	+	+	+	atlbw-a
		<i>Euclymene</i> Verrill, 1900	<i>E. droebachiensis</i> (M. Sars in G. O. Sars, 1872)	–	–	+	atlbw-a
		<i>Lumbriclymene</i> Sars, 1872	<i>L. cylindricauda</i> M. Sars in G. O. Sars, 1872	–	–	+	atlbh-a
			<i>L. minor</i> Arwidsson, 1906	–	–	+	atlbh-a
		<i>Maldane</i> Grube, 1860	<i>M. arctica</i> Detinova, 1985	–	–	+	hb-a
			<i>M. sarsi</i> Malmgren, 1865	+	+	+	wb-a
		<i>Microclymene</i> Arwidsson, 1906	<i>M. acirrata</i> Arwidsson, 1906	–	–	+	a
		<i>Nicomache</i> Malmgren, 1865	<i>N. lumbricalis</i> (Fabricius, 1780)	+	–	+	wb-a
			<i>N. (Nicomache) minor</i> Arwidsson, 1906	–	–	+	wb-a
		<i>Notoproctus</i> Arwidsson, 1906	<i>N. oculatus arcticus</i> Arwidsson, 1906	–	–	+	wb-a
		<i>Petaloproctus</i> Quatrefages, 1865	<i>P. tenuis</i> (Théel, 1879)	+	+	+	wb-a
		<i>Praxillella</i> Verrill, 1881	<i>P. gracilis</i> (M. Sars, 1861)	+	+	+	wb-a
			<i>P. praetermissa</i> (Malmgren, 1865)	+	+	+	sb-a
		<i>Praxillura</i> Verrill, 1880	<i>P. longissima</i> Arwidsson, 1906	+	+	+	hb-a
		<i>Asychis</i> Kinberg, 1867	<i>A. biceps</i> (M. Sars, 1861)	+	–	–	atlbh
<i>Rhodine</i> Malmgren, 1866	<i>R. gracilior</i> Tauber, 1879	+	+	+	wb-a		
	<i>R. loveni</i> Malmgren, 1865	–	+	+	amph		
Oweniida nomen dubium	Oweniidae Rioja, 1917	<i>Galathowenia</i> Kirkegaard, 1956	<i>G. oculata</i> (Zachs, 1923)	+	+	+	sb-a
		<i>Myriochele</i> Malmgren, 1867	<i>M. heeri</i> Malmgren, 1867	+	+	+	wb-a
		<i>Owenia</i> Delle Chiaje, 1844	<i>O. polaris</i> Koh, Bhaud & Jirkov, 2003	–	–	+	a

Continue on the next page...

Order	Family	Genus	Species	1959	1996	2000s	Biogeographic group	
Terebellida	Pectinariidae Quatrefages, 1865	<i>Cistenides</i> Malmgren, 1866	<i>C. hyperborea</i> Malmgren, 1866	+	+	+	hb-a	
		<i>Lagis</i> Malmgren, 1866	<i>L. koreni</i> Malmgren, 1866	-	+	-	atlhb	
	Ampharetidae Malmgren, 1865	<i>Ampharete</i> Malmgren, 1865	<i>Amage</i> Malmgren, 1866	<i>A. auricula</i> Malmgren, 1866	+	-	-	atlwb
			<i>A. acutifrons</i> (Grube, 1860)	+	+	+	wb-a	
			<i>A. borealis</i> (M. Sars, 1856)	+	+	+	hb-a	
			<i>A. finmarchica</i> (M. Sars, 1865)	-	+	+	wb-a	
			<i>A. goesi</i> Malmgren, 1865	+	+	+	phb-a	
			<i>A. lindstroemi</i> Malmgren, 1867	-	+	+	wb-a	
			<i>A. octocirrata</i> (M. Sars, 1835)	-	-	+	atlwb	
			<i>A. vega</i> (Wirén, 1883)	-	+	+	a	
		<i>Amphicteis</i> Grube, 1850	<i>A. gunneri</i> (M. Sars, 1835)	+	+	+	wb-a	
			<i>A. sundevalli</i> (Malmgren, 1866)	+	+	-	a	
		<i>Anobothrus</i> Levinsen, 1884	<i>A. gracilis</i> (Malmgren, 1865)	+	+	+	wb-a	
		<i>Glyphanostomum</i> Levinsen, 1884	<i>G. pallescens</i> (Théel, 1879)	+	-	-	wb-a	
		<i>Lysippe</i> Malmgren, 1866	<i>L. labiata</i> Malmgren, 1866	+	+	+	pwb-a	
	<i>Melinna</i> Malmgren, 1866	<i>M. cristata</i> (Sars, 1851)	+	-	-	wb-a		
		<i>M. elisabethae</i> McIntosh, 1914	+	+	+	wb-a		
	Trichobranchidae Malmgren, 1866	<i>Terebellides</i> M. Sars, 1835	<i>T. gracilis</i> Malm, 1874	-	-	+	wb-a	
			<i>T. stroemii</i> M. Sars, 1835	+	+	+	c	
		<i>Trichobranchus</i> Malmgren, 1866	<i>T. glacialis</i> Malmgren, 1866	-	+	+	wb-a	
	Terebellidae Grube, 1850	<i>Amphitrite</i> O. F. Müller, 1771	<i>A. birulai</i> Ssolowiew, 1899	+	+	+	sb-a	
			<i>A. cirrata</i> Müller, 1776	+	+	-	atlwb-a	
			<i>A. groenlandica</i> Malmgren, 1866	+	+	-	wb-a	
		<i>Artacama</i> Malmgren, 1866	<i>A. proboscidea</i> Malmgren, 1866	+	+	+	wb-a	
		<i>Axionice</i> Malmgren, 1866	<i>A. flexuosa</i> (Grube, 1860)	-	+	+	pwb-a	
			<i>A. maculata</i> (Dalyell, 1853)	+	+	+	sb-a	
		<i>Lanassa</i> Malmgren, 1866	<i>L. nordenskioldi</i> Malmgren, 1866	-	-	+	whb-a	
			<i>L. venusta</i> (Malm, 1874)	-	+	+	wb-a	
		<i>Laphania</i> Malmgren, 1866	<i>L. boeckii</i> Malmgren, 1866	+	+	+	wb-a	
		<i>Leaena</i> Malmgren, 1866	<i>L. ebranchiata</i> (M. Sars, 1865)	+	+	-	wb-a	
		<i>Lysilla</i> Malmgren, 1866	<i>L. loveni</i> Malmgren, 1866	+	-	-	wb-a	
		<i>Nicolea</i> Malmgren, 1865	<i>N. zostericola</i> (Ørsted, 1844)	+	+	+	wb-a	
		<i>Pista</i> Malmgren, 1866	<i>P. bansei</i> Saphronova, 1988	-	+	+	hb-a	
		<i>Polycirrus</i> Grube, 1850	<i>P. medusa</i> Grube, 1850	+	+	+	sb-a	
			<i>P. norvegicus</i> (Wollebaek, 1912)	-	-	+	atlhb-a	
		<i>Proclea</i> Saint-Joseph, 1894	<i>P. graffii</i> (Langerhans, 1884)	+	+	+	wb-a	
			<i>P. malmgreni</i> (Ssolowiew, 1899)	-	+	-	b-a	
		<i>Thelepus</i> Leuckart, 1849	<i>T. marthae</i> Jirkov, 2018	+	+	+	a	
		Sabellida	Sabellidae Latreille, 1825	<i>Bispira</i> Krøyer, 1856	<i>B. crassicornis</i> (M. Sars, 1851)	-	-	+
	<i>B. fabricii</i> (Krøyer, 1856) Knight-Jones, 1990				+	-	-	wb-a
<i>Branchiomma</i> Kölliker, 1858	<i>B. arcticum</i> (Ditlevsen, 1937)			+	-	-	atlhb-a	
<i>Chone</i> Krøyer, 1856	<i>C. dumeri</i> Malmgren, 1867			+	+	+	sb-a	
	<i>C. infundibuliformis</i> Krøyer, 1856			+	+	+	sb-a	
	<i>C. oculata</i> Annenkova, 1952			+	+	+	a	
<i>Euchone</i> Malmgren, 1866	<i>E. analis</i> (Krøyer, 1856)			+	+	+	sb-a	
	<i>E. papillosa</i> (M. Sars, 1851)			+	+	+	wb-a	
	<i>E. perseyi</i> (Zenkevitch, 1925)			-	-	+	hb-a	
<i>Laonome</i> Malmgren, 1866	<i>L. kroyeri</i> Malmgren, 1866			+	+	+	sb-a	
<i>Myxicola</i> Koch in Renier, 1847	<i>M. infundibulum</i> (Montagu, 1808)		+	-	-	amph		
Serpulidae Rafinesque, 1815	<i>Chitinopoma</i> Levinsen, 1884		<i>C. serrula</i> (Stimpson, 1853)	-	-	+	atlhb	
Spirorbidae Pillai, 1970	<i>Bushiella</i> Knight-Jones, 1973		<i>B. (Jugaria) granulata</i> (L., 1767)	+	-	+	atlwb-a	
			<i>B. (J.) quadrangularis</i> (Stimpson, 1854)	-	-	+	sb-a	
	<i>Circeis</i> Saint-Joseph, 1894		<i>C. spirillum</i> (L., 1758)	+	+	+	wb-a	
	<i>Paradexiospira</i> Caullery et Mesnil, 1897	<i>P. (Paradexiospira) violacea</i> (Levinsen, 1883)	+	-	+	hb-a		
		<i>P. (Spirorbides) vitrea</i> (Fabricius, 1780)	-	+	+	hb-a		

Out of the entire list, 81 % of species are classified as boreal–Arctic, with boreal, Arctic, and cosmopolitan species amounting to approximately 6.3 %.

Based on the analysis of all the taxonomic levels, a formula was used (Fig. 1) which shows the dependence of each taxon on its rank for the water area studied. A conclusion was made on insufficient investigation of the polychaete population (Golikov, 1976).

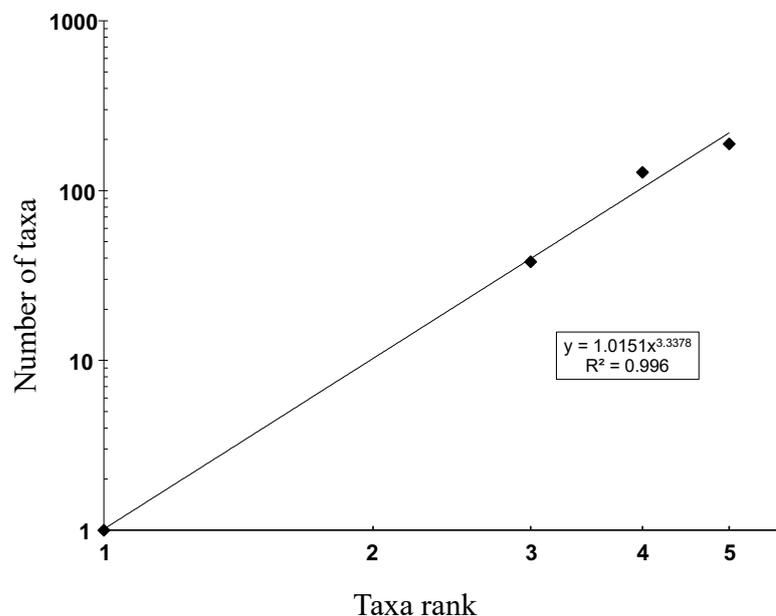


Fig. 1. Relationship between number of taxa and their ranks. X-axis: 1, class; 2, order (this taxon is not used on the graph since the issue of belonging to a particular order causes disagreement among specialists); 3, family; 4, genus; and 5, species

Рис. 1. Взаимосвязь между количеством таксонов и их рангами. На оси X: 1 — класс; 2 — отряд (этот таксон на графике не использован, поскольку вопрос принадлежности к тому или иному отряду вызывает разногласия у специалистов); 3 — семейство; 4 — род; 5 — вид

DISCUSSION

As indicated in the last review most fully characterizing the state of knowledge of the Pechora Sea (Denisenko, 2013), there are 176 polychaete taxa, and out of them, 129 are identified down to a species level. Based on our own data collected since the early XXI century, we came to a conclusion that the diversity of polychaetes in the studied area is even higher. To a greater extent, the data include taxa of the lowest ranks – species and genera. The rise in figures does not result from increasing warming of the Arctic alone: it is also a consequence of the progress in polychaete taxonomy and the improvement of methods for collecting worms, *inter alia* higher intensity of sampling and use of fine mesh for sediment flushing. Definitely, the latter contributes to discovery of new Polychaeta species (not recorded in the Pechora Sea earlier) and will expand the total list by several dozen.

At the same time, despite the increasing number of polychaete species recorded in the studied fauna, the ratio of the main biogeographic groups remains approximately the same since the 1950s (Fig. 2). In the sea fauna, boreal–Arctic species of polychaete worms prevail, and their ratio has changed insignificantly from the late 1950s to the early XXI century – from 82 to 77 %. The ratio of Arctic species increased from 6 to 10 %. The ratio of pan-oceanic and bipolar species (those are designated as cosmopolitan ones) decreased over the same period; importantly, the main reason was the progress in polychaete taxonomy, not the effect of abiotic factors. The ratio of boreal species remained approximately at the same level – 5–7 %.

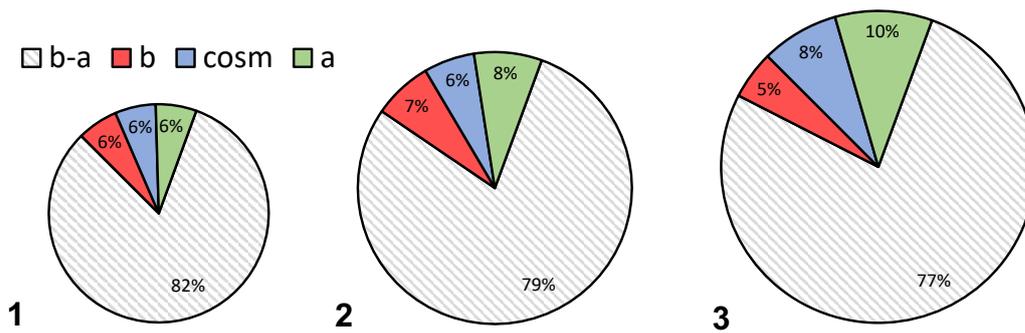


Fig. 2. Ratio of various biogeographic groups in the polychaete fauna in different periods: 1, 1959; 2, 1993; and 3, 2004, 2006, and 2016 (107, 113, and 163 species, respectively, with the circle diameter proportional to the species number)

Рис. 2. Соотношение различных биогеографических группировок в фауне полихет в разные периоды: 1 — 1959 г.; 2 — 1993 г.; 3 — 2004, 2006 и 2016 гг. (107, 113 и 163 вида соответственно; диаметр круга пропорционален количеству видов)

Conclusion. The number of polychaete species constantly increases, to a greater or lesser extent due to environmental warming since the 1950s. Despite this, the ratio of the main biogeographic groups of species remains relatively stable, and this indicates a balanced mechanism for the regulation of internal processes in taxocenoses of the Pechora Sea polychaetes. In other words, the ongoing climate change is neither unexpected nor extraordinary for the populations of polychaete worms. Those are genetically expected, are not new in the general history of the development of polychaetes, and are easily compensated by their innate tolerance abilities.

Apparently, the remarks given in the article on the stability of the biogeographic structure of the fauna and some other characteristics of polychaete worms, as well as other groups playing a noticeable role in benthic invertebrate communities, show that those can serve as a kind of a status indicator of natural processes in various areas of the World Ocean.

This work was carried out within the framework of ZIN RAS state research assignment (No. AAAA-A17-117030310207-3) and with RFBR sponsorship (No. 18-05-60157). Financial support was provided by the Research Council of Norway (projects NFR 233635/H30 “Environmental management of petroleum activities in the Barents Sea: Norwegian–Russian collaboration” and NFR 280724 “Environmental monitoring of Arctic coastal ecosystems: Sensitivity to petroleum pollution (Arctic EcoSens)”) and the Norwegian Taxonomy Initiative (“Cryptic polychaete species in Norwegian waters”, knr 49-13, pnr 70184228).

Acknowledgement. The authors express their deepest gratitude to V. V. Potin – chief custodian of the annelids collection, ZIN RAS – for his technical support.

REFERENCES

- Blake J. F. Introduction to the Polychaeta. In: *Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel*. Santa Barbara, CA : Santa Barbara Museum History, 1997, vol. 4, pt. 1, pp. 37–108.
- Buzhinskaja G. N. Class Polychaeta. In: *List of Species of Free-living Invertebrates of Eurasian Arctic Seas and Adjacent Deep Waters* / B. I. Sirenko (Ed.). Saint Petersburg : ZIN RAS, 2001, pp. 52–67. (Explorations of the Fauna of the Seas ; vol. 51 (59)).
- Denisenko S. G. *Biodiversity and Bioresources of Macrozoobenthos in the Barents Sea. Structure and Long-term Changes*. Saint Petersburg : Nauka, 2013, 284 p. (in Russ.)
- Evgenov N. I., Kupetskiy V. N. *Nauchnye rezultaty polyarnoi ekspeditsii na ledokolakh “Taimyr” i “Vaigach” v 1910–1915 godakh*. Leningrad : Nauka, 1985, 184 p. (in Russ.)

5. Frolova E. A. Struktura fauny i kolichestvennoe raspredelenie mnogoshchetinkovykh chervei (Polychaeta). In: *Biogeotsenozы glyatsial'nykh shel'fov morei Zapadnoi Arktiki* / G. G. Matishov, G. A. Tarasov, S. G. Denisenko, V. V. Denisov, K. V. Galaktionov (Eds). Apatity : Izd-vo Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN, 1996, pp. 180–190. (in Russ.)
6. Golikov A. N. O kolichestvennykh zakonmernostyakh protsessа divergentsii. In: *Gidrobiologicheskie issledovaniya samooshchishcheniya vodoe-mov*. Leningrad : ZIN AN SSSR, 1976, pp. 90–95. (in Russ.)
7. Petrovskaya M. V. *Mnogoshchetinkovye chervi (Polychaeta) Barentseva morya* : avtoref. ... dis. kand. biol. nauk. Leningrad : ZIN AN SSSR, 1963, 20 p.
8. Sikorski A. V. Rezul'taty obrabotki materialov po mnogoshchetinkovym chervyam iz yuzhnoi chasti Barentseva morya (The results of processing of Polychaeta from the south of the Barents Sea). In: *Troficheskie vzaimootnosheniya organiz-mov bentosa i donnykh ryb Barentseva morya*. Apatity : Izd-vo Kol'skogo nauchnogo tsentra SSSR, 1989, pp. 56–64. (in Russ.)
9. Sirenko B. I., Vassilenko S. V., Petrjashev V. V. Appendix 3. Types of distribution ranges of species inhabiting the Arctic Ocean. In: *Ecosystems and Biological Resources of the Chukchi Sea and Adjacent Areas* / B. I. Sirenko, S. V. Vassilenko (Eds). Saint Petersburg : ZIN RAS, 2009, pp. 314–324. (Explorations of the Fauna of the Seas ; vol. 64 (72)). (in Russ.)
10. Streltsov V. E. Kolichestvennoe raspredelenie mnogoshchetinkovykh chervei (Polychaeta) v yuzhnoi chasti Barentseva morya. In: *Sostav i raspredelenie planktona i bentosa v yuzhnoi chasti Barentseva morya*. Moscow ; Leningrad : Nauka, 1966, pp. 71–92. (in Russ.)
11. Zhirkov I. A. *Polikhety Severnogo Ledovitogo okeana*. Moscow : Yanus-K, 2001, 632 p. (in Russ.)

ВИДОВОЙ СОСТАВ И БИОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФАУНЫ ПОЛЫЧАЕТА ПЕЧОРСКОГО МОРЯ В ПЕРИОД ПОТЕПЛЕНИЯ АРКТИКИ

С. Ю. Гагаев¹, С. Г. Денисенко¹, Н. А. Стрелкова², Е. А. Фролова³, А. В. Сикорский⁴

¹Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Российская Федерация

²Полярный филиал ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» («ПИНРО» имени Н. М. Книповича), Мурманск, Российская Федерация

³Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН,

Мурманск, Российская Федерация

⁴Акваплан-нива, Тромсё, Норвегия

E-mail: gagaev24@yahoo.com

Всестороннее изучение бентоса позволяет не только видеть текущие изменения донных сообществ и лучше понимать, что происходило с ними в прошлом, но и с некоторой степенью достоверности прогнозировать их будущее. Многощетинковые черви являются одной из самых многочисленных и значимых групп бентоса, способных выступать своеобразными биоиндикаторами состояния среды. В настоящей статье предпринята попытка проанализировать изменения биogeографических групп полихет Печорского моря в сравнительно длительный период времени (около 50 лет), чтобы понять, как влияют изменения климата на соотношение биogeографических групп многощетинковых червей и, как следствие, могут ли полихеты в той или иной степени выступать в качестве биоиндикаторов. На основе анализа новых и прежних данных составлен список многощетинковых червей Печорского моря. Он насчитывает 198 таксонов (из них 186 определены до вида), относящихся к 127 родам, 37 семействам и 15 отрядам. Соотношение биogeографических групп полихет Печорского моря указывает на постоянство их биogeографического состава в течение последних 50 лет и является ещё одним подтверждением цикличности процессов, происходящих в Арктике.

Ключевые слова: биogeография, биоиндикаторы, Печорское море, многощетинковые черви



УДК 582.261.1-15:556.114.5

**ПРЕДЕЛЫ ГАЛОТОЛЕРАНТНОСТИ
ЧЕРНОМОРСКОГО ПРЕДСТАВИТЕЛЯ РОДА *ENTOMONEIS* EHRENBERG, 1845
(BACILLARIOPHYTA)**

© 2022 г. О. И. Давидович¹, Н. А. Давидович¹, Ю. А. Подунай¹, Ч. Н. Солак²

¹Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского — природный заповедник РАН — филиал ФИЦ ИнБЮМ, Феодосия, Российская Федерация

²Университет Думлупынар, биологический факультет, Кютахья, Турция

E-mail: olivdav@mail.ru

Поступила в редакцию 03.06.2020; после доработки 10.08.2020;
принята к публикации 03.03.2022; опубликована онлайн 07.06.2022.

Род *Entomoneis* Ehrenberg, 1845 достаточно богат видами. Недооценённое разнообразие *Entomoneis* требует более глубокого морфологического и молекулярного исследования этого рода, а также изучения эколого-физиологических характеристик видов, в частности пределов толерантности к факторам среды. Учитывая распространение видов *Entomoneis* в водоёмах с различной солёностью, мы поставили задачу исследовать пределы толерантности и установить оптимальную солёность для вегетативного размножения и полового воспроизведения диатомовой водоросли *Entomoneis* sp. из Чёрного моря. В работе использованы оказавшиеся репродуктивно совместимыми клоновые культуры, которые были выделены из проб, отобранных у крымского и турецкого побережий Чёрного моря. Для клона *Entomoneis* sp. 7.0906-D получена нуклеотидная последовательность гена *rbcL*, которая представлена в базе данных GenBank под номером MT424817. Используемый в экспериментах вид хотя и напоминает по морфологическим критериям *E. paludosa*, но, по молекулярным данным, далеко отстоит от такового и по эколого-физиологическим характеристикам является морским видом. Согласно литературным материалам, *E. paludosa*, в отличие от изученного нами *Entomoneis* sp., обитает в солоноватых, слабосоленых и даже пресных водоёмах. Эксперименты по изучению пределов галотолерантности показали, что черноморские клоны *Entomoneis* sp. жизнеспособны в диапазоне, охватывающем как минимум 40 ‰ (от 8 до 48 ‰). Диапазон солёности среды, в котором *Entomoneis* sp. способен к половому воспроизведению, значительно уже и находится в пределах от 18 до 36 ‰. Определены оптимальные значения солёности для вегетативного роста и для полового воспроизведения (27,4 и 26,4 ‰ соответственно), оказавшиеся в обоих случаях выше тех значений, при которых вид обитает в природе. У *Entomoneis* sp. по мере увеличения солёности среды отмечена тенденция к уменьшению размеров инициальных клеток, образующихся в результате полового воспроизведения.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, половое воспроизведение, вегетативное размножение, солёность, *Entomoneis* sp.

Пределы толерантности в отношении солёности (галотолерантность) — одна из важнейших эколого-физиологических характеристик вида. Она определяет возможность его существования в конкретной акватории (Brand, 1984). Широкая галотолерантность является одним из неперенных условий для того, чтобы вид, расселившись повсеместно, стал космополитом. Напротив, стеногалобные виды имеют намного меньше шансов на широкое распространение.

Как установлено в ходе предыдущих исследований, клоны из популяций ряда черноморских видов имеют оптимумы солёности заметно бóльшие, чем солёность среды в местах их обитания (Davidovich & Davidovich, 2020).

Род диатомовых водорослей *Entomoneis* Ehrenberg, 1845 включает виды с уникальной морфологией: они имеют двухлопастной киль, приподнятый над поверхностью створки, сигмоидный изгиб шва и многочисленные перфорированные вставочные ободки. Род достаточно богат видами. В настоящее время в базе данных AlgaeBase (2020) указано 36 видовых и 21 внутривидовое название его представителей. Из всех названий видов 28 отмечены как принятые таксономически. В некоторых случаях мнения о валидности названий видов отличаются у разных авторов.

Установлено, что большинство видов, принадлежащих к этому роду, являются солоноватоводными или морскими; лишь некоторые из них зарегистрированы в пресных или сильно опреснённых водоёмах (Liu et al., 2018 ; Round et al., 1990). Выбранный нами для исследования черноморский представитель рода *Entomoneis* имеет морфологическое сходство с *Entomoneis paludosa* W. Smith, 1853 (рис. 1).

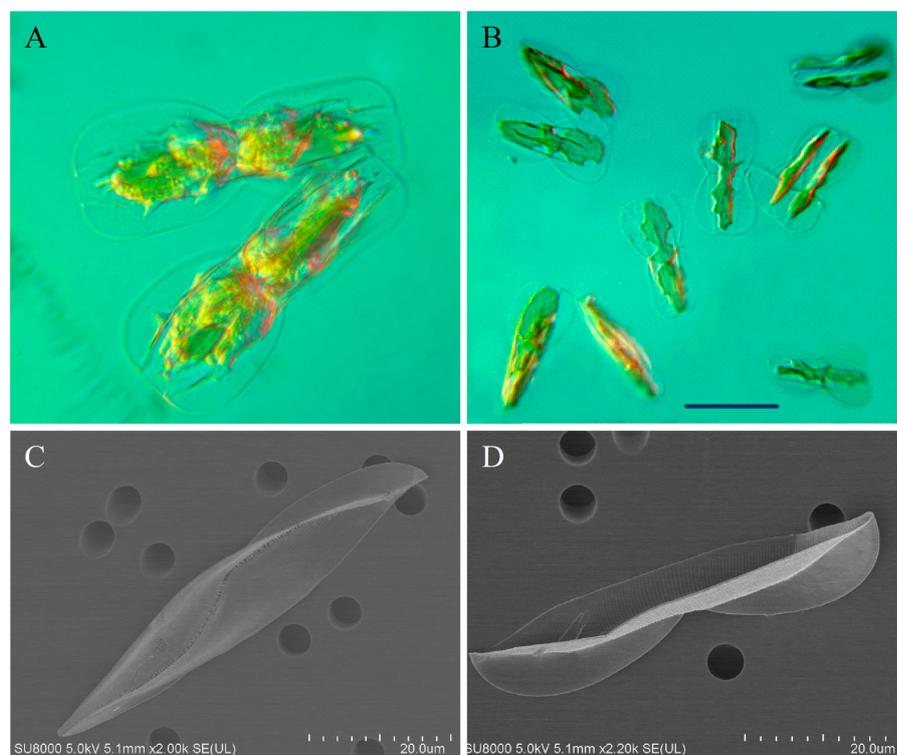


Рис. 1. *Entomoneis* sp. А, В — живые делящиеся клетки, световая микроскопия (дифференциально-интерференционный контраст), масштабный отрезок 50 мкм; С, D — створки панциря, электронные микрофотографии

Fig. 1. *Entomoneis* sp. А, В, alive dividing cells, light microscopy (differential interference contrast), scale bar 50 µm; С, D, valves of the frustule, scanning electron micrographs

Последний встречается в бентосе и планктоне морей и солоноватых вод, указан также для Чёрного моря (Рябушко, 2006). Однако вид, с которым мы проводили эксперименты, хотя и напоминает по морфологическим признакам *E. paludosa*, но, согласно предварительным молекулярным данным, далеко отстоит от такового в построенном филогенетическом дереве. Безусловно, следует согласиться с мнением Mejđandžić с соавторами (2018) о том, что недооценённое разнообразие *Entomoneis* требует более глубокого морфологического и молекулярного исследования этого рода, а также изучения эколого-физиологических характеристик видов, в частности

пределов толерантности к факторам среды. Учитывая широкое распространение представителей *Entomoneis* в водоёмах с различной солёностью, мы поставили задачу исследовать пределы толерантности и установить оптимальную солёность для вегетативного размножения и полового воспроизведения *Entomoneis* sp. из Чёрного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовали клоны, которые были выделены микропипеточным способом из проб, отобранных у крымского и турецкого побережий Чёрного моря. Клон 7.0906-D — около г. Акчакоджа (Düzce-Akçakoca, Турция, 41°05'25"N, 31°07'26"E); клоны 8.0727-A, 8.0727-B, 8.0727-D и 8.0727-E — у полуострова Тарханкут (45°19'50"N, 32°34'36"E). Средняя длина вегетативных клеток на момент экспериментов в клонах составляла: 8.0727-A — 31 мкм; 8.0727-B — 31 мкм; 8.0727-D — 42 мкм; 8.0727-E — 42 мкм; 7.0906-D — 21 мкм. Для клона *Entomoneis* sp. 7.0906-D получена нуклеотидная последовательность гена *rbcL*, которая представлена в базе данных GenBank (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) под номером MT424817.

В эксперименте по изучению влияния солёности на половое воспроизведение диатомовой водоросли *Entomoneis* sp. задействовали активную в репродуктивном отношении пару черноморских клонов 7.0906-D + 8.0727-D. В качестве посевного материала использовали культуру в экспоненциальной стадии роста. До эксперимента культуры содержали в стеклянных чашках Петри при температуре (20 ± 2) °C в среде ESAW (Andersen et al., 2005) с модификациями (Полякова и др., 2018), солёность которой составляла 18 ‰, и при естественном освещении со стороны северного окна. Эксперименты проводили при тех же условиях освещения и температуры. В каждую чашку Петри (диаметр — 5 см) было залито по 10 мл среды с разной солёностью: 4,5; 8; 12; 18; 24; 30; 36; 42; 48; 54 ‰. Пониженную солёность получали разведением среды ESAW (36 ‰) дистиллированной водой — аналогично тому, как указано другими авторами (Караева и Джафарова, 1993 ; Bagmet et al., 2017). Среду с солёностью выше 36 ‰ готовили путём добавления к среде ESAW необходимого количества хлорида натрия. Уровень солёности измеряли ручным рефрактометром (модель RHS-10ATC, Китай). Затем в каждую чашку Петри добавляли по 30 мкл смешанного посева репродуктивно совместимых клонов. В опытах по влиянию солёности на вегетативное размножение клоновые культуры засеивали в чашки Петри — по 20 мкл в каждую — со средами с разными солёностями. Результаты полового воспроизведения оценивали на третьи, четвёртые и пятые сутки после скрещивания. На 20 полях зрения подсчитывали количество вегетативных и генеративных клеток. Оценивали количество клеток, вступивших в половой процесс, как отношение числа генеративных клеток к общему числу клеток в среднем по трём дням эксперимента. К генеративным клеткам относили гаметы, зиготы, ауксоспоры и формирующиеся инициальные клетки.

В опытах по влиянию солёности среды на вегетативный рост задействовали пять клонов для получения биологических повторностей и статистической обработки данных. Действие солёности на вегетативное размножение водоросли оценивали по скорости изменения численности клеток. Для этого под микроскопом подсчитывали количество клеток на 15 полях зрения на третий, четвёртый и пятый дни от посева. Затем определяли темп деления клеток (r , сут⁻¹), исходя из уравнения экспоненциального роста численности:

$$N_t = N_0 \exp(r\Delta t),$$

где N_t и N_0 — средняя численность клеток в поле зрения в момент времени t и в начальный момент времени t_0 соответственно;

Δt — промежуток времени между t и t_0 .

Значения коэффициента μ вычисляли по методу наименьших квадратов, используя для этого возможности программы Microsoft Excel. Для перехода к единице измерения «делений·сут⁻¹» полученные значения μ делили на $\ln 2$. Значения солёности, оптимальные для роста, определяли по положению максимума параболической функции, применяемой для аппроксимации данных. Положение максимума аппроксимирующей функции находили по значению первой производной, равному нулю.

Размеры клеток определяли, используя микроскоп Biolar PI (PZO, Польша), оборудованный калиброванной по объект-микрометру окулярной линейкой с ценой деления 1,60 мкм, при увеличении окуляра 12× и водоиммерсионного объектива 40×. Фотографии выполнены с помощью цифровой фотокамеры Canon PowerShot A640.

Для исследования на сканирующем электронном микроскопе клетки диатомовых водорослей очищали от органического материала кипячением в 35%-ной перекиси водорода (H₂O₂) на песчаной бане в течение 2 дней по 3 часа, затем клеточную суспензию центрифугировали и промывали дистиллированной водой, повторяя операцию 7–8 раз. Несколько капель полученной суспензии помещали на алюминиевые «столики», высушивали на воздухе и покрывали золотом. Электронные микрофотографии были получены на сканирующем электронном микроскопе Hitachi SU8020.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Опыты показали, что данный вид диатомеи из рода *Entomoneis* нежизнеспособен в среде с солёностью 4,5 и 54 ‰: клетки погибали на второй день после посева. Очевидно, что чем больший скачок солёности необходимо преодолеть, тем больший стресс испытывает водоросль. Для того чтобы исключить гипоосмотический шок, мы поставили эксперимент с плавным уменьшением солёности. Клоны *Entomoneis* sp. в течение недели были адаптированы к среде 8 ‰, затем пересеяны в среду с солёностью 4,5 ‰. Результаты этого эксперимента показали, что клетки оставались живыми в течение двух суток после посева в среду с солёностью 4,5 ‰, но на третьи сутки хлоропласты начинали разрушаться, водоросль теряла способность к делению и погибала.

В среде с солёностью 8 и 12 ‰ клетки вегетативно размножались, средняя скорость деления для пяти клонов составила 0,48 и 0,96 делений·сут⁻¹ соответственно. При повышении солёности среды до 42 ‰ темп деления клеток оставался высоким (0,90 делений·сут⁻¹), однако при таком уровне солёности процесс аукоспорообразования не отмечен. В среде 48 ‰ зарегистрирована положительная динамика роста численности, хотя и с небольшим темпом деления — всего 0,28 делений·сут⁻¹. Максимальный вегетативный рост отмечен при солёности среды 27,4 ‰ (рис. 2А). Половое воспроизведение с образованием инициальных клеток происходило в грациях солёности 18, 24, 30 и 36 ‰. Повышение солёности благоприятно сказывалось на половом воспроизведении водоросли. При переносе после предварительной акклимации к 18 ‰ в среду с более высокой солёностью значительно повышалось процентное соотношение клеток, вступивших в половой процесс. Так, в среде с солёностью 18 ‰ относительное количество клеток *Entomoneis* sp., вступивших в половой процесс, было в два раза меньше, чем в среде с солёностью 24 ‰. У изученных черноморских клонов оптимальная солёность для аукоспорообразования оказалась равной 26,4 ‰ (рис. 2В).

Нами также была исследована зависимость длины инициальных клеток от уровня солёности среды (рис. 3). Диапазон размеров инициальных клеток, полученных в эксперименте, варьировал от 106 до 139 мкм.

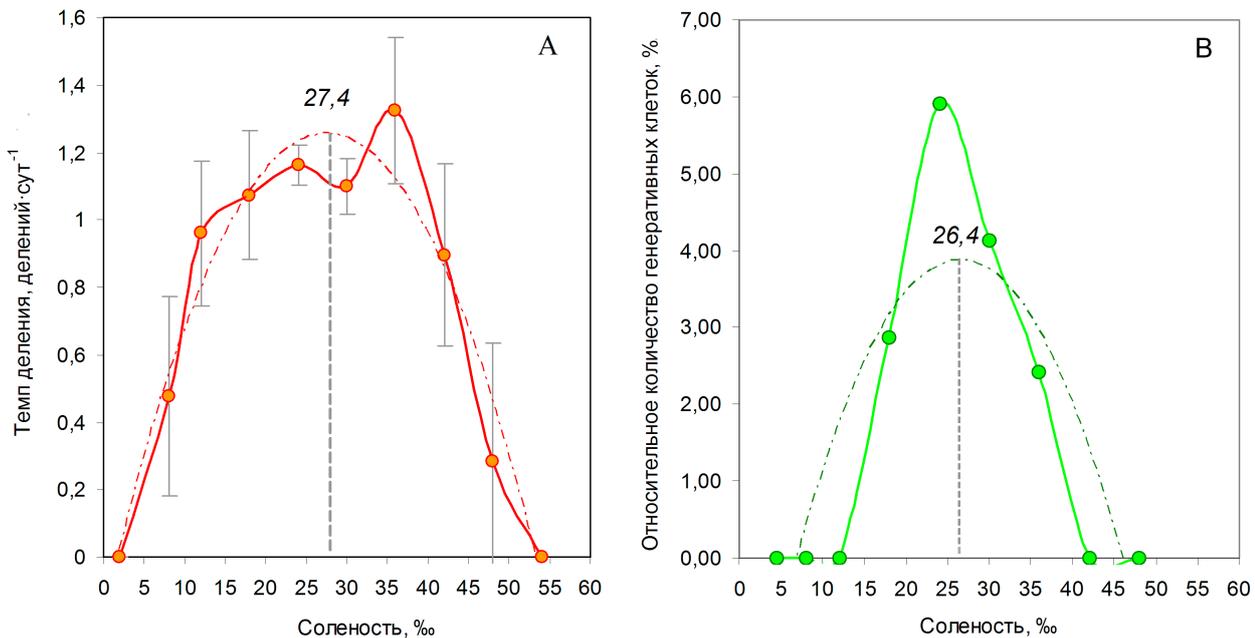


Рис. 2. А — зависимость скорости деления клеток *Entomoneis* sp. от солёности среды; В — относительное количество генеративных клеток в смешанных посевах репродуктивно совместимых клонов *Entomoneis* sp. в зависимости от уровня солёности среды. Аппроксимация выполнена полиномом второй степени (штрихпунктирная линия). Штриховая линия указывает на положение оптимума

Fig. 2. A, dependence of the cell division rate of *Entomoneis* sp. on salinity of the medium; B, relative number of generative cells in mixed cultures of reproductively compatible *Entomoneis* sp. clones depending on the salinity level of the medium. The approximation was performed by a second-order polynomial (dashed-dotted line). The dashed line indicates the optimum position

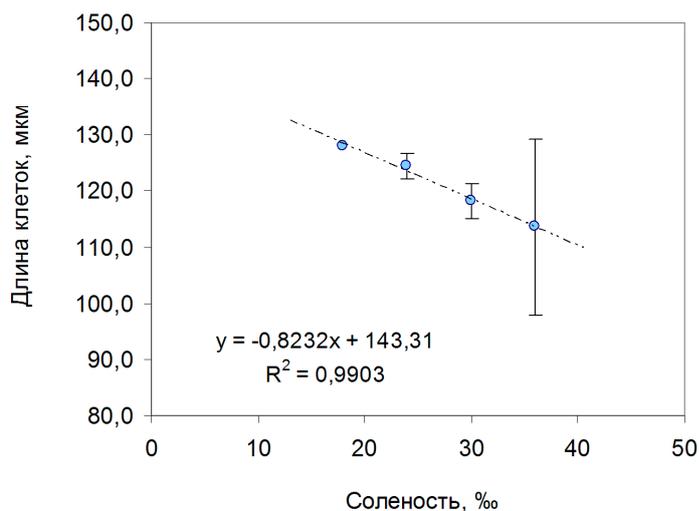


Рис. 3. Зависимость длины инициальных клеток от солёности среды, при которой содержались посевы смесей пар *Entomoneis* sp. в экспериментах по скрещиванию

Fig. 3. Dependence of the length of initial cells on the salinity of the medium at which mixtures of *Entomoneis* sp. clones were maintained in mating experiments

ОБСУЖДЕНИЕ

Данные об отношении представителей рода *Entomoneis* к солёности среды весьма противоречивы. В литературе можно найти сведения, например, о том, что *E. paludosa* встречается и относительно обилён в среде, солёность которой составляет менее 1 ‰ (Dalu et al., 2015). Приняв во внимание эти данные, его можно было бы отнести к обитателям пресных и слабосоленоватых вод. Другие авторы описывают вид как широко распространённый в солоноватоводных водоёмах (Куликовский и др., 2016 ; Weckstrom & Juggins, 2006). В то же время в большом количестве источников есть упоминание о нахождении *E. paludosa* в типично морской среде (Morant-Manceau et al., 2007 ; Rech et al., 2005 ; Ryabushko et al., 2019). Результаты наших исследований говорят о том, что изучавшийся нами представитель рода *Entomoneis* жизнеспособен в достаточно широком диапазоне солёности, от 8 до 48 ‰, но его нельзя считать пресноводным или солоноватоводным. При помещении в среду с солёностью менее 8 ‰ клетки быстро погибали, даже если этому предшествовала постепенная акклимация. Солёность воды Чёрного моря вблизи крымского побережья составляет 17–18 ‰. В условиях меньшей солёности существование изучавшегося представителя рода *Entomoneis* вряд ли возможно: как показывают результаты наших экспериментов, процесс аукоспорообразования ограничен диапазоном 18–36 ‰ (возможно, немного более широким с учётом принятых в экспериментах градаций). Половое воспроизведение у этого вида, как и у других изученных диатомовых, оказалось более чувствительным к условиям среды (Davidovich & Davidovich, 2020). Судя по упоминаниям *E. paludosa* в литературе (обширный список представлен в AlgaeBase), его следует считать космополитом, населяющим водоёмы с разной солёностью — от пресноводных до типично морских. Напрашивается вопрос: действительно ли все те диатомовые, которые встречаются в принципиально различных условиях солёности и которых относят к виду *E. paludosa*, таковыми и являются? Как это часто бывает в диатомологии, на первый план выходит проблема идентификации видов. Если допустить, что во всех случаях вид был идентифицирован корректно, то закономерно возникает следующий вопрос: возможно ли столь широкий диапазон галотолерантности соотнести с одним видом? Действительно, известны некоторые виды, обладающие очень широкой толерантностью к условиям солёности. Например, *Nitzschia palea* (Kützing) W. Smith способна развиваться при солёности от 0 до 22 ‰ (Bagmet et al., 2017 ; Trobajo et al., 2011). В ещё более широких пределах, от 0,5 до 49 ‰ (возможно, и выше), способна существовать *Tabularia tabulata* (C. A. Agardh) Snoeijjs, причём половое воспроизведение у неё также происходило в очень широком диапазоне, от 8 до 49 ‰ (Давидович, 2017). Диапазон галотолерантности изученного нами представителя *Entomoneis*, как отмечено выше, сравнительно более узкий. Что касается солетолерантности *E. paludosa*, то до того, как будут получены фактические данные, относящиеся к этому виду, делать какие-либо выводы преждевременно.

Небезынтересным представляется вопрос о влиянии солёности на размер инициальных клеток, формирующихся в результате полового воспроизведения. От начальных размеров зависит продолжительность жизненного цикла клонов новой генерации. В экспериментах с центральной диатомовой водорослью *Coscinodiscus wailesii* Gran было установлено, что в условиях более высокой солёности формировались инициальные клетки меньшего размера (Nagai & Imai, 1999). У *T. tabulata* размеры инициальных клеток не зависели от солёности среды (Давидович, 2017). Эти примеры показывают, что реакция организмов на солёность среды видохарактерна. Согласно полученным данным, у *Entomoneis* sp. с увеличением солёности среды отмечена тенденция к уменьшению размеров инициальных клеток. Однако, поскольку образующиеся инициальные клетки по размерам отличались незначительно (примерно на 10–15 %), потенциальная продолжительность существования клонов новой генерации не будет заметно разниться.

Таким образом, *Entomoneis* sp., обитающего в Чёрном море, можно отнести к эвригалинным организмам с диапазоном толерантности по отношению к солёности среды от 8 до 48 ‰ для вегетативного размножения и от 18 до 36 ‰ (возможно, немного более широким) для полового воспроизведения. Оптимальная солёность для вегетативного размножения — 27,4 ‰, для полового воспроизведения — 26,4 ‰, что значительно превосходит показатели солёности воды в Чёрном море в местах его существования. Не исключено, что более детальное изучение черноморского представителя рода *Entomoneis* даст основания для описания нового вида.

Работа выполнена в рамках государственного задания КНС — ПЗ РАН — филиала ФИЦ ИнБЮМ «Изучение фундаментальных физических, физиолого-биохимических, репродуктивных, популяционных и поведенческих характеристик морских гидробионтов» (№ гос. регистрации 121032300019-0). Отбор проб на турецком побережье поддержан программой обмена TR-YÖK-Proje Tabanlı Değişim Programı (грант № MEV-2016-46).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Давидович О. И. Влияние солёности на вегетативный рост и половое воспроизведение диатомовой водоросли *Tabularia tabulata* (С. А. Agardh) Snoeijs // *Актуальные проблемы биоразнообразия и природопользования* : материалы Всероссийской научно-практической конференции, Керчь, 26 сентября – 1 октября 2017 г. Симферополь : АРИАЛ. 2017. С. 38–43. [Davidovich O. I. Vliyaniye solenosti na vegetativnyi rost i polovoe vosproizvedeniye diatomovoi vodorosli *Tabularia tabulata* (С. А. Agardh) Snoeijs. In: *Aktual'nye problemy bioraznoobraziya i prirodopol'zovaniya* : materialy Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, Kerch, 26 September – 1 October, 2017. Simferopol : ARIAL, 2017, pp. 38–43. (in Russ.)]
2. Караева Н. И., Джафарова С. К. Экспериментальные исследования полигалобных *Bacillariophyta* в связи с солёностью среды // *Альгология*. 1993. Т. 3, № 2. С. 97–105. [Karaeva N. I., Dzhafarova S. K. Experimental investigations of polygalobic *Bacillariophyta* in connection with medium salinity. *Al'gologiya*, 1993, vol. 3, no. 2, pp. 97–105. (in Russ.)]
3. Куликовский М. С., Глущенко А. М., Генкал С. И., Кузнецова И. В. *Определитель диатомовых водорослей России*. Ярославль : Филлигрань, 2016. 804 с. [Kulikovskiy M. S., Glushchenko A. M., Genkal S. I., Kuznetsova I. V. *Opredelitel' diatomovykh vodoroslei Rossii*. Yaroslavl : Filigran', 2016, 804 p. (in Russ.)]
4. Полякова С. Л., Давидович О. И., Подунай Ю. А., Давидович Н. А. Модификация среды ESAW, используемой для культивирования морских диатомовых водорослей // *Морской биологический журнал*. 2018. Т. 3, № 2. С. 73–80. [Polyakova S. L., Davidovich O. I., Podunai Yu. A., Davidovich N. A. Modification of the ESAW culture medium used for cultivation of marine diatoms. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2018, vol. 3, no. 2, pp. 73–78. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.06>
5. Рябушко Л. И. *Микроводоросли бентоса Чёрного моря (чек-лист, синонимика, комментарий)*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. 143 с. [Ryabushko L. I. *Microalgae of the Black Sea Benthos (Check-list, Synonyms, Comment)*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2006, 143 p. (in Russ.)]
6. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway / Guiry M. D., Guiry G. M. (Eds) : [site], 2020. URL: <http://www.algaebase.org> [accessed: 27.05.2020].
7. Andersen R. A., Berges J. A., Harrison P. J., Watanabe M. M. Recipes for freshwater and seawater media. In: *Algal Culturing Techniques*. Amsterdam : Elsevier Academic Press, 2005, pp. 429–538.
8. Bagmet V. B., Abdullin Sh. R., Kuluev B. R., Davidovich O. I., Davidovich N. A. The effect of salinity on the reproduction rate of *Nitzschia palea* (Kützing) W. Smith (Bacillariophyta) clones. *Russian Journal of Ecology*, 2017, vol. 48, iss. 3, pp. 287–289. <https://doi.org/10.1134/S1067413617030043>
9. Brand L. E. The salinity tolerance of forty-six marine phytoplankton isolates. *Estuarine*,

- Coastal and Shelf Science*, 1984, vol. 18, iss. 5, pp. 543–556. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(84\)90089-1](https://doi.org/10.1016/0272-7714(84)90089-1)
10. Dalu T., Taylor J. C., Richoux N. B., Frone-man W. A re-examination of the type material of *Entomoneis paludosa* (W. Smith) Reimer and its morphology and distribution in African waters. *Fottea*, 2015, vol. 15, iss. 1, pp. 1–25. <https://doi.org/10.5507/fot.2015.002>
 11. Davidovich N. A., Davidovich O. I. Salinity optima for vegetative growth and sexual reproduction of the diatom *Toxarium undulatum*. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2020, vol. 5, no. 1, pp. 20–28. <https://doi.org/10.21072/mbj.2020.05.1.03>
 12. Liu B., Williams D. M., Ector L. *Entomoneis triundulata* sp. nov. (Bacillariophyta), a new freshwater diatom species from Dongting Lake, China. *Cryptogamie, Algologie*, 2018, vol. 39, iss. 2, pp. 239–253. <https://doi.org/10.7872/crya/v39.iss2.2018.239>
 13. Mejdandžić M., Bosak S., Nakov T., Ruck E., Orlić S., Gligora Udovič M., Peharec Štefanić P., Špoljarić I., Mršić G., Ljubešić Z. Morphological diversity and phylogeny of the diatom genus *Entomoneis* (Bacillariophyta) in marine plankton: Six new species from the Adriatic Sea. *Journal of Phycology*, 2018, vol. 54, iss. 2, pp. 275–298. <https://doi.org/10.1111/jpy.12622>
 14. Morant-Manceau A., Nhung Nguyen T. L., Pradier E., Tremblin G. Carbonic anhydrase activity and photosynthesis in marine diatoms. *European Journal of Phycology*, 2007, vol. 42, iss. 3, pp. 263–270. <https://doi.org/10.1080/09670260701425522>
 15. Nagai S., Imai I. The effect of salinity on the size of initial cells during vegetative cell enlargement of *Coscinodiscus wailesii* (Bacillariophyta) in culture. *Diatom Research*, 1999, vol. 14, iss. 2, pp. 337–342. <https://doi.org/10.1080/0269249X.1999.9705475>
 16. Rech M., Mouget J.-L., Morant-Manceau A., Rosa P., Tremblin G. Long-term acclimation to UV radiation: Effects on growth, photosynthesis and carbonic anhydrase activity in marine diatoms. *Botanica Marina*, 2005, vol. 48, iss. 5, pp. 407–420. <https://doi.org/10.1515/bot.2005.054>
 17. Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. *The Diatoms: Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge : Cambridge University Press, 1990, 747 p. <https://doi.org/10.1017/S0025315400059245>
 18. Ryabushko L. I., Lishaev D. N., Kovrigina N. K. Species diversity of epilithon diatoms and the quality of the waters of the Donuzlav Gulf ecosystem (Crimea, the Black Sea). *Diversity*, 2019, vol. 11, iss. 7, art. no. 114 (12 p.). <https://doi.org/10.3390/d11070114>
 19. Trobajo R., Rovira L., Mann D. G., Cox E. J. Effects of salinity on growth and on valve morphology of five estuarine diatoms. *Phycological Research*, 2011, vol. 59, iss. 2, pp. 83–90. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.2010.00603.x>
 20. Weckstrom K., Juggins S. Coastal diatom–environment relationships from the Gulf of Finland, Baltic Sea. *Journal of Phycology*, 2006, vol. 42, iss. 1, pp. 21–35. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00166.x>

HALOTOLERANCE LIMITS OF THE BLACK SEA REPRESENTATIVE OF THE GENUS *ENTOMONEIS* EHRENBERG, 1845 (BACILLARIOPHYTA)

O. I. Davidovich¹, N. A. Davidovich¹, Yu. A. Podunay¹, and C. N. Solak²

¹T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of RAS –
Branch of IBSS, Feodosiya, Russian Federation

²Kütahya Dumlupınar University, Faculty of Arts and Sciences, Department of Biology, Kütahya, Turkey
E-mail: olivdav@mail.ru

The genus *Entomoneis* Ehrenberg, 1845 is quite rich in species. Underestimated diversity of this genus requires its deeper morphological and molecular study, as well as an investigation of ecological and physiological characteristics of its species – specifically, their tolerance limits to environmental factors. Considering the distribution of *Entomoneis* species in water bodies with various salinity,

we aimed at studying the tolerance limits and determining optimal salinity for vegetative growth and sexual reproduction of the diatom *Entomoneis* sp. from the Black Sea. We used reproductively compatible clonal cultures isolated from samples taken on the Crimean and Turkish Black Sea coasts. For *Entomoneis* sp. clone 7.0906-D, the nucleotide sequence of the *rbcL* gene was obtained; it is presented in the GenBank database under the number MT424817. Morphologically, the studied species resembles *E. paludosa*; according to molecular data, it is far from it. In accordance with its ecological and physiological characteristics, this species is a marine one. According to published material available, *E. paludosa*, unlike *Entomoneis* sp., inhabits brackish, slightly saline, and even fresh water bodies. Experiments on halotolerance show the following: the Black Sea clones of *Entomoneis* sp. are viable in a range of at least 40 ‰ (8 to 48 ‰). A salinity range of the medium within which *Entomoneis* sp. revealed sexual reproduction is much narrower – 18 to 36 ‰. Optimal salinity values for vegetative growth and sexual reproduction were determined (27.4 and 26.4 ‰, respectively); those turned out to be higher in both cases than the values in the natural habitat of this species. As salinity of the medium increased, *Entomoneis* sp. initial cells resulting from sexual reproduction tended to decrease in size.

Keywords: diatoms, sexual reproduction, vegetative growth, salinity, *Entomoneis* sp.



УДК 574.5:504

ЗДОРОВЬЕ ЭКОСИСТЕМ: ПОНЯТИЕ, МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ, КРИТЕРИИ ОЦЕНКИ

© 2022 г. Т. В. Кузнецова, А. Б. Манвелова

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук», Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности Российской академии наук, Санкт-Петербург, Российская Федерация

E-mail: kuznetsova_tv@bk.ru

Поступила в редакцию 24.03.2021; после доработки 13.06.2021;
принята к публикации 03.03.2022; опубликована онлайн 07.06.2022.

Всё возрастающая антропогенная нагрузка на водные экосистемы создаёт угрозы экологической безопасности, и в этой связи важным является экосистемный подход к эксплуатации природных ресурсов с целью разработки комплексных регулирующих мер в природоохранной сфере. Термин «здоровье экосистемы» широко используют в оценке экологического состояния акваторий представители зарубежных научных сообществ (HELCOM, ICES, OSPAR, MEDPOL), однако нечасто применяют отечественные исследователи. Концепция «здоровье экосистемы» не является новой парадигмой: она не только активно обсуждается с начала 2000-х гг. в научной литературе, но и закреплена в долговременных документах Евросоюза и в Водной рамочной директиве ЕС по стратегии сохранения окружающей среды. В статье на основе обзора существующих литературных данных представлены основные понятия, подходы и критерии оценки экологического состояния (здоровья) водных экосистем. Подчёркнуто, что оценка здоровья экосистем зависит от целей и задач экологических исследований, с чем связана применяемая методология и, соответственно, выбор методов и показателей, характеризующих состояние экосистемы. В обзоре рассмотрены понятие «здоровье организмов» и некоторые его атрибуты: поддержание гомеостаза, причинно-следственные связи в континууме здоровье — болезнь, функциональные адаптации. Представлен сравнительный анализ ряда подходов к оценке здоровья рек и морских акваторий. Рассмотрены различные показатели, комплексные индексы, биомаркеры экспозиции и эффектов, указывающие на подверженность водных экосистем изменениям в результате природных и антропогенных воздействий. Отдельное внимание обращено на необходимость применения комплексного экосистемного подхода в анализе состояния водных экосистем, что будет способствовать интегральной оценке последствий деятельности человека для целостности экосистем. На основе опыта выполнения международного проекта BONUS+/BEAST представлен комплексный биомаркерный подход к определению здоровья биоиндикаторов с последующей интерпретацией данных о состоянии здоровья экосистем, в которых эти организмы обитают. Авторы надеются, что обзор будет интересен как специалистам в области экологии водных экосистем, так и представителям природоохранных организаций, ответственным за проведение экологических экспертиз.

Ключевые слова: здоровье экосистемы, оценка состояния водных экосистем, референтные состояния экосистем, физиологическое состояние, функциональные адаптации, макробентосные беспозвоночные

Стремительное ухудшение состояния экосистем обусловило необходимость внедрения комплексного управления деятельностью человека на основе накопленных знаний об экосистемах и о специфике их функционирования. Организация Объединённых Наций провозгласила

2021–2030 гг. Десятилетием восстановления экосистем. Экосистемный подход к эксплуатации природных ресурсов является определяющим для анализа и принятия мер по установлению связей между деятельностью человека и последствиями для окружающей среды, а также для разработки комплексных регулирующих мер в природоохранной сфере. Именно поэтому большое значение имеет определение некоторых понятий и уточнение методологических подходов ([Directive 2000/60/EC, 2000](#)), очень часто используемых в научных зарубежных сообществах и экспертных группах (The Helsinki Commission, HELCOM; Institute for Clinical Evaluative Sciences, ICES WKIMON; Working Group on Ecosystem Effects of Fishing Activities, WGECO; Study Group for the Development of Integrated Monitoring and Assessment of Ecosystem Health in the Baltic Sea, SGEN) и недостаточно применяемых в отечественных биомониторинговых исследованиях, а также в работах, посвящённых оценке экологических рисков.

В зарубежной литературе с начала 1990-х гг. активно обсуждается вопрос определения понятия «здоровье экосистемы» и подходов к его оценке. В большей мере это касается подходов к оценке состояния водных экосистем. Ещё Роберт Костанца с соавторами в 1992 г. в монографии *Ecosystem Health* ([Costanza et al., 1992](#)) подчёркивали, что это комплексная проблематика: она включает экономические и социальные аспекты, а также процессы, происходящие в окружающей среде. Понятие «здоровье экосистемы» имеет несколько значений, даже философское, причём в такой же степени, как биологическое и медицинское; это подразумевает использование разных индикаторов (биологических, физических, химических) для оценки экологического состояния, а также требует учёта социоэкономических последствий изменения «здоровья». Таким образом, многоаспектность определения понятия «здоровье экосистемы» заложена в методах его познания и в начальной постановке цели/целей, достигаемой в процессе исследования.

При рассмотрении понятия «здоровье экосистемы» необходимо в первую очередь определить, что мы подразумеваем под экосистемой.

Экосистема — это «локализованная в пространстве и динамичная во времени совокупность совместно обитающих и входящих в сообщества различных организмов и условий их существования, находящихся в закономерной связи между собой и образующих систему взаимообусловленных биотических и абиотических процессов» ([Алимов, 2000](#)). Экосистема может быть охарактеризована структурными и функциональными показателями, которые находятся в определённых соотношениях между собой, но могут изменять вектор этих соотношений, а также взаимосвязь потоков вещества, энергии и информации ([Beyers & Odum, 1993](#)). Границы экосистемы подвижны и могут меняться в зависимости от задачи исследования.

Понятие «здоровье» прежде всего является атрибутом живых организмов.

Здоровье как **гомеостаз** — это поддержание внутреннего постоянства организма, направленное на его дальнейшее выживание и процветание. Гомеостаз можно рассматривать как неравновесную систему, не выходящую, однако, за рамки «качелей». Клод Бернар, французский физиолог и врач, ввёл понятие «постоянство внутренней среды как условие свободной жизни организма» ещё в конце XIX в. По мнению К. Бернара, единственной целью организма является сохранение постоянства условий его внутренней среды.

В дальнейшем определение гомеостазу дал академик А. М. Уголев ([1987](#)): «Гомеостатирование в широком смысле представляет собой поддержание постоянства основных биологических и физико-химических констант. Это понятие является основным в современных интерпретациях таких различных явлений и состояний, как здоровье и болезнь, сохранение окружающей среды и биосферы».

Здоровье как **отсутствие болезни**. Под болезнью подразумевают значительное изменение организма, его отдельных систем, органов и тканей, сбой в регуляции физиолого-биохимических процессов вследствие нарушающих гомеостаз воздействий или внешних

и внутренних изменений. Переход от здоровья к болезни можно рассматривать как процесс постепенного снижения способности организма приспосабливаться к изменениям среды, что ведёт к снижению функций.

Оценка изменения состояния организма подразумевает **привязанность по времени** (наличие временной шкалы в системе организм — экосистема), что позволяет понять причину изменения здоровья животных (Чернышева, 2007) или растений и косвенно оценить изменение качества среды обитания, которое могло к этому привести. Именно «временная составляющая» — континуум, изменение здоровья организма, сопряжённое с каким-то событием-стрессором (disturbance) (например, загрязнение окружающей среды), позволяет связать момент наступления стрессового воздействия, которое привело к ухудшению здоровья экосистемы (иногда процесс имеет значительный временной лаг). Однако временной фактор здесь характеризуется собственной «относительностью»: даже после тяжёлых для биотической составляющей экосистемы техногенных аварий или террористических актов последствия наступают не сразу, а через некоторый период. Обычно процесс начинается с реакций чувствительных компонентов биоты. Серьёзное нарушение или даже деградация водной экосистемы, подвергнутой воздействию, наступает, как правило, значительно позже (иногда через несколько лет) ввиду наличия компенсаторных процессов на каждом структурном уровне экосистемы, и наступает оно только в случае, когда баланс процессов репарации нарушен (Алимов, 2000 ; Aleksandrov, 2010 ; Ostroumov, 2005).

Таким образом, не всегда химическое или другое стрессовое воздействие должно приводить к ухудшению здоровья организма, к его заболеванию. У организма имеется возможность в определённых пределах изменять параметры функционирования: существует **функциональная (физиологическая) адаптация**.

В середине XX в. появился подход к пониманию здоровья как **способности организма адаптироваться** к условиям окружающей среды. И. В. Давыдовский (1950–1960-е гг.) разработал основы медицины будущего, где здоровье рассматривается как приспособительные возможности организма. Он определил болезнь как результат снижения резервов, истощение защитных сил организма (Давыдовский, 1962).

Позже это направление было развито в космической медицине, где **мера здоровья человека (оператора) определяется как запас функциональных возможностей** организма, его способность быстро и безболезненно приспосабливаться к новым условиям (вызовам) (Баевский и Берсенева, 1997). Выявлением и количественной оценкой этого запаса сил занимаются учёные, участвующие, например, в предполётных подготовках пилотов для минимизации возможного стрессового воздействия, а также для раннего выявления «дефектов» в здоровье испытуемых.

Ганс Селье на основе собственного многолетнего опыта нейрофизиологических и психоаналитических работ создал учение о **стрессе** для выделения в реакциях организма на разнообразные воздействия неспецифического компонента, обусловленного **мобилизацией функциональных резервов** (Селье, 1982). Им же впервые отмечено, что стрессорный эффект зависит от модальности, силы и длительности действия стрессора и от приспособительных (адаптационных) возможностей организма.

Адаптация рассматривается как функциональное свойство биологических объектов наряду с гомеостазом. Адаптацией можно считать и существование у организмов определённых циклов активности, повторяющихся в различных временных диапазонах (суточные, ультрадианные, минутные, декасекундные и другие ритмы) (Ашофф, 1984 ; Bursian, 2012). Снижение способности организма к изменению своих функциональных параметров при ритмических суточных изменениях условий окружающей среды является одним из наиболее ранних показателей ухудшения его адаптационных возможностей, а следовательно, и здоровья.

Чем ниже адаптивные возможности, тем однотипнее реакции организма, тем меньше арсенал его вероятных ответов на изменение окружающей среды. В результате «тяжёлых» воздействий организм теряет лабильность (в смысле адаптивности) за счёт выключения части функций, поддерживающих пластичность перехода с одного уровня регуляции функциональной системы на другой.

Оценка экологического состояния (здоровья) водных экосистем сложна и неоднозначна ([Report of Working Group 28, 2019](#)). В большинстве случаев критерии разработаны для небольших речных экосистем с ограниченным набором компонентов, а также с несложными трофическими цепями и связями. Впервые термин «здоровье экосистемы» (ecosystem health) был предложен Дэвидом Рэппортом ([Rapport, 1989](#)).

Ранее считалось, что одним из неперенных признаков здоровья экосистемы является её устойчивость ([Costanza et al., 1992](#)). Наиболее простой способ её оценки — по постоянству численности популяции ключевых видов. Таким образом, устойчивые по численности популяции определяют благополучный экологический статус системы.

Под этим утверждением подразумевалось и то, что такие системы обладают свойствами (возможностями) поддерживать устойчивый биоценоз, обуславливающий постоянство их структуры, слаженность функционирования компонентов экосистемы и достаточную полноту биоразнообразия. Здоровые экосистемы способны сохранять самоочищающую способность ([Ostromov, 2005](#)) и, как следствие, поддерживать стабильность приемлемого для местных видов биоты качественного состава воды.

Однако оказалось, что утверждение об устойчивости (как некой неизменности, постоянстве) экосистемы является дискуссионным: экосистема должна обладать некоторой лабильностью, возможностью перестраивать своё функционирование в условиях внезапных внешних воздействий ([The Ecosystem and How It Relates to Sustainability, 2017](#)). Уолтеру Кеннону, известному американскому психофизиологу, приписывают следующие слова: «Небольшая нестабильность — неперенное условие истинной стабильности».

Оценка устойчивости системы затруднительна, поскольку подразумевает способность предсказывать её динамику в условиях стресса. Майкл Маго ([Mageau et al., 1995](#)) выделял два компонента устойчивости, которые могут быть оценены с помощью имитационных моделей, — время восстановления (recovery time, R_T) и максимальную величину стресса / стрессового воздействия (maximum magnitude of stress, MS). R_T можно оценить просто путём измерения времени для восстановления системы от широкого спектра стрессового воздействия до некоторого предыдущего устойчивого состояния. MS можно измерить путём постепенного увеличения моделируемого стресса до тех пор, пока система не вернётся в некоторое новое устойчивое состояние (с учётом силы стресса, вызвавшего сдвиг). Суммарный показатель устойчивости может быть получен из соотношения MS/R_T . При постоянстве величин MS система с наименьшим R_T является более устойчивой. При равном R_T система с наибольшим значением MS является более устойчивой.

Необходимо отметить, что ещё В. И. Вернадский в начале XX в. в своём учении о биосфере стремился связать биологическую составляющую с геохимическим строением биосферы, с продуктивностью и разнообразием живых организмов, энергетикой. Учёный утверждал, что комплексы биогеохимических взаимодействий в экосистемах обладают свойством гомеостаза, а следовательно, имеют природные механизмы регулирования устойчивости по отношению к воздействующим факторам ([Вернадский, 1978, 1989](#)).

В современных справочниках термин «гомеостаз» обозначает саморегуляцию, способность открытой системы сохранять постоянство своего внутреннего состояния посредством скоординированных реакций, направленных на поддержание динамического равновесия. В биологических

системах оно может быть реализовано за счёт адаптационных режимов, связанных с приспособлением строения и функций организма, или перестроек структуры, метаболических или энергетических характеристик экосистем (Егоров, 2019). С точки зрения теории управления гомеостаз экосистем реализуется отрицательными обратными связями между их компонентами по принципу Ле Шателье — Брауна.

В монографии Г. Г. Поликарпова и В. Н. Егорова (1986) были определены и математически представлены новые механизмы формирования гомеостаза экосистем по фактору загрязнения морской среды, обоснованы биогеохимические критерии нормирования антропогенного воздействия, разработана теоретическая база для изучения антропогенной экологии и биогеохимических циклов морских экосистем. Академиком РАН В. Н. Егоровым (2019) по результатам многолетних исследований были предложены методы реализации концепции устойчивого развития критических и рекреационных зон Чёрного моря посредством регулирования баланса между потреблением ресурсов качества вод и их воспроизводством в результате природных биогеохимических процессов.

Над проблемой оценки устойчивости морских экосистем к антропогенной нагрузке работал ряд отечественных исследователей. Информация была обобщена в концепции ассимиляционной ёмкости, которая послужила научной основой экологического нормирования антропогенного воздействия на Мировой океан, направленного на сохранение целостности экосистем (Израэль и Цыбань, 1989).

При оценке здоровья экосистемы ключевым компонентом является **биоразнообразие** образующих её видов растений и животных. Немалое значение при продолжительном мониторинге акваторий имеет количественная стабильность видов, населяющих исследуемую экосистему. Очевидно, что водоёмы, в которых обитают в течение длительного периода устойчивые по численности популяции ключевых видов, можно отнести к экологически благополучным. Однако часто приходится наблюдать регионы, например некоторые районы Балтийского моря, где биоразнообразие крайне ограничено рядом физико-химических факторов. Это наличие участков гипоксии, природные выходы серных газов, критическая солёность некоторых акваторий, создающая пограничные условия существования (или даже выживания) видов животных и растений, а также наличие термо- и галоклинов как естественных факторов среды, ограничивающих ареалы различных организмов (Дроздов и Смирнов, 2008). Следовательно, в природе на видовое разнообразие могут влиять факторы естественные и антропогенные. Для анализа качества вод в экосистемах применяют различные методы оценки биоразнообразия, например индекс Шеннона, или Шеннона — Винера (Strong, 2016). Между тем есть мнение, что индекс разнообразия Шеннона даёт несколько завышенную оценку качества вод в условиях эвтрофирования водоёмов (Барина, 2000).

Широко используемым критерием является оценка О/Е. Она выражает отношение между наблюдаемым числом таксонов (observed, O) и ожидаемым (expected, E), основанное, по сути, на богатстве таксона, а не на данных о численности.

Следует подчеркнуть, что среди подходов к оценке воздействия загрязняющих веществ на состояние экосистем важное значение имеют методы, базирующиеся на определении функционального состояния (physiological response) аборигенных организмов (рис. 1).

Представленная схема (см. рис. 1) демонстрирует ограниченность подхода, который основан только на индексе биоразнообразия. На изменение биоразнообразия требуется значительное время (с момента воздействия загрязняющего фактора до наступления явных последствий для экосистемы). В связи с этим возникает проблема своевременного принятия экономически эффективных управленческих решений, направленных на защиту и устранение процессов нарушения здоровья экосистем.

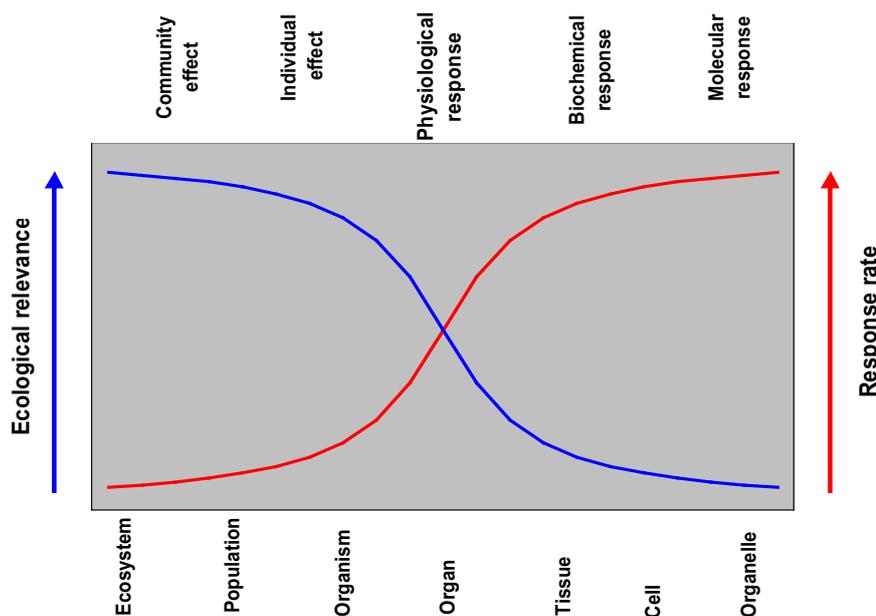


Рис. 1. Схема взаимосвязи скорости ответа (response rate) на различных уровнях биологической организации и экологической значимости (ecological relevance) показателя эффектов [по: (ICES, 2010)]

Fig. 1. Scheme of the relationship between the response rate at different levels of biological organization and the ecological relevance [from: (ICES, 2010)]

Функциональное разнообразие — это компонент биоразнообразия, описывающий разнообразие функций, которые выработались у организмов в сообществе или экосистеме в процессе их взаимодействия. Его подробно описал в своей работе Дэвид Тилман (Tilman, 2001).

Исследования, посвящённые функциональному разнообразию, обычно оценивают то, как организмы влияют на свойства/процессы экосистемы (Gagic et al., 2015) и какие экологические факторы и нарушения формируют разнообразие и распределение совокупности функциональных признаков в пространстве и времени.

Здоровье экосистемы как **гармоничное единство организма и среды** предполагает изучение слаженного взаимодействия компонентов окружающей среды с живыми организмами. Ещё В. И. Вернадский писал (1978): «Живое вещество охватывает и перестраивает все химические процессы биосферы, действенная его энергия по сравнению с энергией косного вещества огромна. Живое вещество есть самая мощная геологическая сила, растущая с ходом времени». Он выдвинул гипотезу, что «живое вещество как бы само создаёт себе область жизни».

Исследователи продолжают развивать это направление. Клайв Джонс с соавторами (Jones et al., 1994) отмечают, что многие живые организмы выступают как конструкторы элементов окружающей среды. Дано следующее определение: ecosystem engineers — это организмы, которые модулируют доступность ресурсов для других видов, вызывая изменения физического состояния биотических или абиотических материалов. Среди «конструкторов» экосистем выделяют автогенных, которые изменяют окружающую среду, используя свои собственные живые и мёртвые ткани, и аллогенных, которые преобразуют чужие живые и мёртвые материалы из одного физического состояния в другое посредством механических или иных воздействий, таким образом изменяя окружающую среду. В этом случае организмы сами создают новую экосистему или её компоненты в результате своей жизнедеятельности. Если здоровье «вида-конструктора» ухудшается, то и состояние здоровья экосистемы в целом оказывается под угрозой. Так, морской червь *Sabellaria alveolata* (Linnaeus, 1767) способен создавать обширные биоконструкции, которые

в настоящее время образуют крупнейшие в Европе рифы (Curd et al., 2019). Эта сидячая колониальная полихета, широко распространённая как в литоральной, так и в мелководной сублиторальной зоне по всему миру, строит трубки из крупных песчинок и фрагментов раковин, склеивая их своим секретом (Holt et al., 1998). Такие трубки затем могут быть заселены другими видами животных. Среди сложных взаимоотношений небиологического и биологического компонентов наиболее изучены таковые сообщества рифов — многокомпонентного, структурно и функционально сложно организованного «объединения», в котором организмы или их сообщества могут выступать как «инженеры-конструкторы» компонентов экосистемы (Abelson et al., 2016).

В классических отечественных работах для **интегральной оценки** состояния экосистем принято учитывать соотношение продукции и деструкции в окружающей среде (Алимов, 2000). Продукция экосистемы представляет собой разность между её первичной продукцией и суммарными тратами на обменные процессы у всех гидробионтов экосистемы. Здесь очень важен баланс обменных процессов, и А. Ф. Алимов (2000) указывает: «Если траты энергии на них превышают количество энергии, заключённое в первичной продукции, то отмечается отрицательный баланс энергии в экосистеме». Баланс в экосистемах принято рассматривать как потоки энергии от организмов-накопителей к организмам-потребителям. В основном оценивают потоки фосфора и азота. «Так, важнейшей частью биотического круговорота вещества в водоёме является ассимиляция фосфора автотрофными организмами в процессе создания первичной продукции в экосистеме водоёма», — отмечает А. Ф. Алимов (2000).

В связи с ускоренной динамикой антропогенной нагрузки на водные экосистемы преимущественное значение в экологических исследованиях должно быть уделено изучению экологического состояния (здоровья) и функционирования экосистем в условиях современных вызовов.

Для разработки мер по смягчению последствий изменения климата и достижению устойчивого использования морских ресурсов в 2015 г. Организацией Объединённых Наций была сформулирована программа целей устойчивого развития (Sustainable Development Goals). Адаптация к текущим и ожидаемым изменениям морских экосистем имеет большое значение для человеческого общества в контексте успешного использования экосистемных услуг (ecosystem services) на устойчивой основе. Следовательно, лицам, принимающим решения (decision makers), нужны данные о состоянии региональных морских экосистем, а также прогнозы их изменений, основанные на комплексном понимании пределов изменчивости.

Таким образом, при достижении здорового качества экосистем основной проблемой было и является на текущий момент расхождение между целями по сохранению окружающей среды и развитием хозяйственной деятельности (Margules & Pressey, 2000). Это создавало и продолжает создавать серьёзный пробел в управлении (environmental management) (Griggs et al., 2013).

Для преодоления этого разрыва была разработана **концепция экосистемного подхода**. Она заключается в комплексном управлении деятельностью человека на основе наилучших имеющихся знаний об экосистемах, их динамике и устойчивости в условиях стресса с целью выявления и устранения главных причин их деградации (Decisions Adopted by the Conference, 2000 ; The Convention on Biological Diversity, 1993). Такой подход должен гарантировать, что использование элементов экосистемы происходит без потерь её целостности. В большей степени это относится к состоянию прибрежных акваторий, принимающих недостаточно очищенные или неочищенные сточные воды.

Управление на основе экосистемного подхода должно гарантировать, что осуществление хозяйственной деятельности не будет мешать экосистеме предоставлять свои услуги. Между тем конечная его цель — сохранение и увеличение способности экосистем производить услуги в долгосрочной перспективе (Directive 2000/60/EC, 2000 ; HELCOM, 2010, 2014). Важным является и установление связи между оценками здоровья экосистем и экологических рисков.

Методологические подходы к оценке здоровья водных экосистем. К настоящему времени разработан и апробирован ряд методов, находящихся между собой в отношениях дополнителности (полевые методы исследования, наблюдение, описание, классификация, моделирование, прогноз и т. д.). Поскольку методов и методологических подходов к оценке экологического состояния (здоровья) экосистем множество, остановимся лишь на некоторых из них.

В ходе выполнения директив Евросоюза и Водной рамочной директивы (Water Framework Directive) ([Directive 2000/60/EC, 2000](#) ; [Directive 2006/44/EC, 2006](#)) были разработаны некоторые критерии оценки — стандарты экологического качества (Environmental Quality Standards, EQS), необходимые для достижения хорошего экологического статуса (good ecological status) акваторий.

Эти рекомендованные стандарты должны опираться на определённые критерии — на Background Assessment Criteria и Ecological Assessment Criteria (BAC и EAC, соответственно). BAC характеризуют естественную для природных систем вариабельность оцениваемых показателей (пределы вариабельности); EAC опираются на ряды значений, полученных в ходе токсикологических экспериментов ($10-100-1000 \times LC_{50}$, LOEC, NOEC, PNEC и др.), которые свидетельствуют об ухудшении качества среды. Количественные показатели EAC, как правило, получены в опытах на лабораторных животных, служащих тест-организмами при определении действия различных токсикантов или их смесей. Тем не менее возникает вопрос о релевантности этих значений для природных условий (environmental relevance).

С экологической точки зрения качество окружающей среды определяется как стабильное состояние и функционирование всех составляющих экосистемы, «при которых колебания значений параметров не выходят за пределы естественных, отмеченных за значительный промежуток времени» ([Моисеенко, 2009](#)). Таким образом, критерием хорошего качества вод природного водоёма может служить способность биоценоза поддерживать физико-химические и прочие характеристики среды обитания ([Одум, 1986](#)), быстро восстанавливаться после любых негативных по направленности (итоговому результату) воздействий.

В последние десятилетия в мониторинге состояния окружающей среды всё большее внимание исследователи уделяют биологическим методам.

На начальном этапе оценочных исследований существенной задачей является выбор организма-биоиндикатора (животного, растения, принимаемого за ключевой вид). Это требует хорошего знания гидробиологического состояния изучаемого водоёма, в частности видового разнообразия его фауны и флоры, и чёткого представления о трофических связях организмов, населяющих данный водоём ([Экосистема эстуария реки Невы, 2008](#)). Для характеристики здоровья как речных, так и морских экосистем используют в качестве биоиндикаторов целый ряд таксономических групп (это, например, рыбы, водоросли, птицы и т. д.), однако предпочтение отдают макробентосным беспозвоночным ([Dale & Beyeler, 2001](#) ; [Heink & Kowarik, 2010](#) ; [Rosenberg & Resh, 1993](#)). Объясняется это тем, что они присутствуют в большинстве водных местообитаний; являются относительно простыми для отбора (по сравнению с другой биотой); являются разнообразной группой; являются долгоживущими и сидячими организмами (представляют собой выборку места). Биология видов-биоиндикаторов должна быть хорошо изученной. Такие животные должны реагировать на стресс предсказуемым образом и иметь низкую вариабельность в ответах ([Attrill & Depledge, 1997](#) ; [Depledge & Galloway, 2005](#)). Они интегрально отвечают на хроническое антропогенное загрязнение окружающей среды ([Rosenberg et al., 2004](#)). Пробоотбор и анализ состава водных беспозвоночных могут быть применены для мониторинга непрерывных или прерывистых нарушений, а также для изучения действия одиночных либо множественных стрессоров и загрязнителей водной среды, которую эти организмы населяют.

Между тем при отборе биоиндикаторов для проведения биомониторинговых исследований в ряде случаев во главу угла ставится хозяйственное использование человеком определённых видов животных. Ключевое значение имеют выбор релевантных (приемлемых) физиологических или поведенческих показателей (биомаркеров) и их референтных границ, а также возможность их неинвазивной регистрации.

В прошлом веке учёные активно разрабатывали методы и критерии оценки экологического состояния **пресноводных (речных) экосистем** ввиду их относительной простоты, фиксированного набора компонентов таких экосистем и известности трофических и функциональных связей.

В биомониторинге существует несколько подходов к оценке здоровья экосистем. Основные из них изложены в работах (Mageau et al., 1995 ; O'Brien et al., 2016 ; Savić et al., 2017) и отражены в рекомендованных критериях, выработанных в ходе выполнения международных проектов экологического направления, — Index of Biological Integrity и River Invertebrate Prediction and Classification System (далее — IBI и RIVPACS соответственно).

IBI подчёркивает возможность биоты служить интегратором воздействий человека на природу (экосистему). Показатель позволяет проанализировать деградацию речных экосистем с учётом оценки биологического разнообразия, сложности и перестройки трофических связей, а также экологической организации компонентов экосистемы (Karr, 1999).

RIVPACS ставит задачей определить состав видов животных и растений для их охраны и воспроизведения. Для этого ищут «хорошие» и «относительно хорошие» локации (fairly good quality и free of serious pollution) — места, свободные от серьёзного химического загрязнения (Wright et al., 1984).

Эти два подхода расходятся как в биологической информации, которую собирают и оценивают, так и в целях оценки. Мониторинг речных объектов и эстуариев, а также проекты, использующие предложенные показатели, успешно выполнены в Австралии на основе IBI (AUSRIVAS) и в Великобритании на протяжении 30 лет (RIVPACS I, II и III).

Общее в подходах IBI и RIVPACS:

- фокусировка на биологических последствиях в определении здоровья рек;
- использование концепции референтных состояний (как основополагающих);
- подразделение локаций по классам с выделенным набором характеристик окружающей среды;
- оценка изменений и деградации от антропогенных воздействий;
- требования стандартизации методов пробоотбора, а также требования к технической оснащённости лаборатории, к применяемой методологии и т. д.;
- поиск референтных экологических стандартов (EQS).

Кроме того, в более ранних работах, где были применены индексы сходства сообщества, например индекс Брея — Кёртиса, и методы многомерного анализа [см., в частности, (Chiu et al., 2011)], отмечено, что они являются неотъемлемой частью подходов к прогностическому моделированию, которые должны стать следующим шагом к развитию оценочных биологических методов. Многомерные методы сравнивают испытательные площадки с референтными, что требует начального построения модели средствами компьютерного программного обеспечения.

Понятие референтных условий, или состояний (reference conditions), введено Джоном Райтом (Wright et al., 1984). Референтность имеет основополагающее значение для многомерных подходов к биооценкам состояния, применяемых во всём мире, поскольку обеспечивает эталон для сравнения исследуемого водного объекта. Часто используемое определение референтных состояний предложили Трефор Рейнольдсон и соавторы (Reynoldson et al., 1997): «...состояние, представляющее группу минимально нарушенных участков, которые организованы по отдельным физическим, химическим и биологическим характеристикам».

Преимущество подхода референтных условий, применяемого в многомерных методах, заключается в том, что после группировки референтных участков (на основе показателей состояния биоты) используются независимые данные, например физические и химические показатели, для сравнения испытательных участков с референтными.

В 1999 г. в специальном выпуске журнала *Freshwater Biology* в ряде статей была подробно проанализирована концепция здоровья реки [см., например, (Karr, 1999)], которая предлагает проведение оценки по состоянию биологических компонентов водных экосистем. Изменение видового состава рыбных сообществ часто используют как показатель последствий химического загрязнения окружающей среды.

Экологические ценности, связанные со здоровьем рек, основаны на сохранении экологической целостности (функционирования экосистем) и устойчивости; в некоторых случаях экологические ценности и потребности человека входят в противоречие при определении здоровья рек. Было отмечено (Karr, 1999), например, что причиной цветения реки отчасти стала неспособность речной системы регулировать количество и качественный состав необходимых питательных веществ (то есть потеря экологической функции), что привело к гибели сразу нескольких видов животных. Это, в свою очередь, снизило экологическую «привлекательность» для рекреационного использования человеком.

Недавно проведённые экологические оценки состояния лесных экосистем и состояния рыбных сообществ в бассейне рек Внутренней Колумбии показали их тесную взаимосвязь (Pausas & Parr, 2018): деградация рыбных сообществ часто ассоциирована со значительными изменениями соседних лесных массивов. Таким образом, необходимость устойчивого существования различных естественных мест обитания / мест нереста ценных (для человека) видов рыб для их естественного воспроизводства и охраны часто входит в конфликт с целями предприятий лесо- или золотодобычи, поскольку потери лесных массивов или изменения качества природных вод непременно становятся последствиями деятельности человека.

Некоторые нарушения обусловлены естественными процессами. Например, пожар может быть вызван молнией в прериях или в лесу. Влияние пожаров на смену популяций животных и растений можно рассматривать с позиции того, что это факторы, обуславливающие состояние экосистемы за счёт изменения генофонда видов, входящих в неё (Pausas & Parr, 2018). Примерами нарушений экосистем в результате антропогенного вмешательства могут являться кислотные дожди, вырубка лесов, цветение водорослей, интродукция инвазивных видов животных и растений.

В последние десять лет активно развивается подход **функциональных трофических групп** (functional feeding groups, FFG). Разработанный более 30 лет назад, он был изменён в некоторых деталях [см., например, (Cummins et al., 2005)], но основа взаимоотношений FFG осталась довольно простой. FFG базируются на прямом соответствии между категориями пищевых ресурсов, присутствующих в окружающей среде (экосистеме), и популяциями пресноводных беспозвоночных, которые адаптированы, чтобы эффективно собирать определённый пищевой ресурс. Анализ трофической структуры сообществ донных макробеспозвоночных может быть использован для биологических оценок состояния речных экосистем. С применением трофического, или функционального, подхода был разработан индекс трофической полноты (Index of Trophic Completeness) (Pavluk et al., 2000). Кроме того, коэффициенты FFG могут быть использованы в качестве суррогатов для атрибутирования водных экосистем (также на основе референтных стандартов). Этот подход может быть полезен для характеристики экологического состояния пресноводных экосистем. В работе Аны Савич и соавторов (Savić et al., 2017) для реки Нишава в Юго-Восточной Сербии было показано, что суррогатные коэффициенты FFG согласуются с материалами наблюдений за свойствами экосистемы в местах отбора проб.

Таким образом, трофические связи, характер отношений хищник — жертва, оценка физиологического состояния макробентосных организмов, а также физико-химические данные могут служить мерой для атрибутирования акватории по качеству вод.

Подход, основанный на оценке с использованием референтных участков, считается релевантным для экологической оценки и речных экосистем, и морских.

Для оценки экологического состояния **морских акваторий** созданы, активно работают и взаимодействуют несколько международных сообществ, в том числе HELCOM, OSPAR, MEDPOL.

Основные задачи HELCOM — предоставление актуальной информации для целевых пользователей региона Балтийского моря как на национальном, так и на международном уровне, а также представление материалов для общеевропейских и глобальных форумов (European Union; United Nations Environment Programme, UNEP; International Maritime Organization, IMO). Основной проблемой Балтийского моря является эвтрофикация вод. Комплексная тематическая оценка эвтрофикации, которую проводит HELCOM, включает раздел, посвящённый техническим/научным аспектам (science for management), и раздел, касающийся общих политических действий стран Балтийского региона для достижения хорошего экологического статуса его акваторий. Это необходимо как для принятия обоснованных решений по восстановлению экосистемы Балтийского моря и по достижению и поддержанию хорошего экологического статуса его субрегионов, так и для реализации целей HELCOM. Качество проводимых исследований подтверждено требованиями строгого соблюдения рекомендаций HELCOM COMBINE ([Manual for Marine Monitoring, 2017](#)). Кроме того, показатели состояния фитопланктона, подводной растительности и бентической фауны беспозвоночных животных, а также физико-химические характеристики и различные виды нагрузок (обычно по фосфору и азоту) представлены в национальных, региональных и европейских докладах об оценке состояния акваторий Балтийского моря (ICES, HELCOM Reports, PICES Scientific Groups Reports).

Однако в большинстве отчётов принято в настоящее время использовать не конкретные численные данные, а обобщённые коэффициенты. Так, широкое применение в оценках экологического статуса акваторий нашёл коэффициент экологического качества (Ecological Quality Ratio, EQR), рекомендованный в Водной рамочной директиве, общая цель которой — достижение или поддержание хорошего экологического статуса поверхностных вод к 2021 г. Именно поэтому значения элементов биологического качества должны быть учтены при присвоении водоёмам любого из классов экологического статуса или экологического потенциала. Шкала EQR принята как обобщённый критерий при сравнительном системном мониторинге состояния разных экосистем, особенно при оценках, основанных на показателях состояния фито- и зоопланктона. В этом случае для каждой категории качества поверхностных вод (от высокого до плохого экологического состояния) предложено вычислять некоторые границы, присваивая численное значение для каждой категории и устанавливая границы между классами качества. На практике высокие значения EQR, близкие к единице, указывают на статус без отклонения, с незначительным или небольшим отклонением от референтных значений, то есть на приемлемый статус, который соответствует «областям, не затронутым эвтрофикацией». Низкие значения EQR указывают на умеренные, значительные или сильные отклонения от исходных условий и на неприемлемый статус, соответствующий «районам, затронутым эвтрофикацией», с умеренным или плохим экологическим статусом. Как правило, значения EQR сопоставимы с таковыми других комплексных индексов. Однако в случае, например, индекса BQI (Benthic Quality Index) ([Blomqvist et al., 2006](#) ; [Rosenberg et al., 2004](#)) допускались существенные отклонения показателей (до 86 %). Следовательно, даже чрезвычайно низкие значения EQR могут считаться иногда превышающими границы хорошего/среднего (good/moderate) класса вод.

Статус донных беспозвоночных оценивают на настоящий момент только для районов открытого моря, однако он может значительно варьировать между субрегионами Балтии, что связано с широким распространением зон гипоксии и аноксии в собственно Балтийском море и в Финском заливе. Весь центральный Балтийский бассейн (Baltic Proper) — от Борнхольмской впадины до северной части бассейна и Финского залива — находится в настоящее время в нарушенном состоянии.

Оценка качества вод с использованием разных показателей может существенно отличаться. Эти расхождения подчёркивают проблему применения различных индексов в разных странах (региональные особенности), очевидную необходимость тщательной интеркалибрации методов и важность разработки интегральных методологических подходов. Только использование нескольких показателей снизит вероятность ошибочных оценок состояния экосистем и повысит надёжность окончательных выводов в диагностике их здоровья.

Чтобы точнее оценить качество окружающей среды и состояние здоровья морских организмов, европейские исследователи предложили несколько подходов и разработали комплексные индексы на основе биомаркеров. В их числе интегрированный ответ биомаркеров (Integrated Biomarker Response, IBR) (Beliaeff & Burgeot, 2002), индекс загрязнения (Metal Pollution Index, MPI) (Usero et al., 1997) и индекс ответа биомаркера (Biomarker Response Index, BRI) (Hagger et al., 2008), а также индекс биоаккумуляции (Bioconcentration Factor, BCF), оценивающий биодоступность тяжёлых металлов для тканей живых организмов (Mendoza-Carranza et al., 2016). Эти подходы с интегрированными индексами (для биомаркеров эффектов и экспозиции) были успешно применены во многих морских акваториях мира, особенно в прибрежных районах Европы [см., например, (Biomarkers, 1992 ; Turja et al., 2014 ; Yeats et al., 2008)].

Для оценки экологического состояния ряда локаций в восточной части Финского залива (прибрежные акватории Балтийского моря) Н. А. Березина и соавторы (Berezina et al., 2017) предлагают использовать несколько хорошо известных биотических индексов и методов, включая систему сапробности (на базе оценок фитопланктона), индекс Раффэлли и Мейсона (для мейобентоса) и два индекса для характеристики состояния макробентоса — индекс Гуднайта и Уитлея и бентический индекс качества (Benthic Quality Index). В этой же работе в качестве нового показателя авторы применили индекс частоты мальформаций у личинок амфипод (Sundelin & Eriksson, 1998).

В развитии современных методов анализа биологических эффектов антропогенной нагрузки на водные экосистемы одним из важнейших направлений является определение критериев оценки их здоровья на основе тех или иных биологических методов индикации. Важное достоинство таких методов — то, что регистрируемые в них показатели (биомаркеры) проявляются на организменном уровне при воздействии на водную среду ещё сублетальных концентраций поллютантов; это позволяет обнаруживать изменения функционального состояния отдельных видов животных задолго до наступления серьёзных изменений или деградаций популяций и сообществ, а также до нарушений экосистем, в которых они обитают (Холодкевич и др., 2018 ; Depledge & Galloway, 2005 ; Kuznetsova & Kholodkevich, 2015). На базе полученных данных можно развивать научно обоснованные методы оценок экологического риска для экосистем. Этот подход опирается на классические работы учёных британской школы, изучающих биологические эффекты загрязнения окружающей среды и методы оценок здоровья экосистем акваторий. Он базируется на следующих утверждениях, обоснованных в ряде публикаций [см., например, (Depledge & Galloway, 2005)]:

- здоровые экосистемы составляют в основном здоровые животные;
- путём измерения состояния здоровья ключевых видов животных экосистемы можно оценивать экологические последствия загрязнения среды их обитания.

Данный подход в большинстве развитых стран является в настоящее время приоритетным при анализе здоровья экосистем. Он позволяет объективно оценивать функциональное состояние (здоровье) животных и экологическое состояние (здоровье) водных экосистем, в которых эти животные обитают.

Подходы с использованием интегративных индексов в мониторинге и оценке загрязнения морской среды всё ещё развиваются и совершенствуются. Это даёт возможность формировать целостный подход к пониманию здоровья морских экосистем.

Среди биохимических маркеров подверженности воздействию наиболее часто используют:

- активность ферментов детоксикации — EROD, GST;
- эффекты системы антиоксидантной защиты — экспрессию мРНК SOD, активность SOD;
- уровни параметров повреждения биомолекул — разрывы цепей ДНК (значение F);
- содержание перекисного окисления липидов (ПОЛ) и карбонилирования белка (ПК);
- оценку состояния микробиома биоиндикаторов.

Перечислить все применяемые или рекомендованные показатели в данной обзорной работе не представляется возможным.

Таким образом, в оценке экологического состояния (здоровья) экосистем в настоящее время активно используют подход с применением мультиинтегральных индексов биомаркеров, закладывающий прочную основу для множественной оценки загрязнения морской среды. Данные, полученные в ходе таких комплексных исследований, могут служить надёжным фундаментом для своевременной и адекватной оценки состояния морских экосистем, включая экосистемы эстуариев, для прогноза их изменений и для планирования природоохранных мероприятий.

Опыт участия в панбалтийском проекте BONUS+/BEAST. Стратегический план действий HELCOM по Балтийскому морю (Baltic Sea Action Plan, BSAP) определяет основные перспективные задачи и необходимость принятия соответствующих управленческих решений для достижения «хорошего экологического статуса» и «здоровой дикой природы». Опасные вещества названы одной из основных угроз для экосистемы Балтийского моря и его биоты. Соответственно, в BSAP отмечена необходимость разработки мониторинга биологических эффектов загрязняющих веществ и их смесей на биоту для надёжной оценки здоровья экосистем. Проект BEAST (Biological Effects of Anthropogenic Chemical Stress) способствовал достижению этих целей и решению некоторых задач (Lehtonen et al., 2014).

В проекте BONUS+/BEAST принимали участие 16 партнёров (институтов Европы) из всех стран Балтийского моря, в том числе Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности РАН (грант РФФИ № 08-04-92424-BONUS_a). В 2008–2011 гг. в рамках этого проекта в отдельных субрегионах Балтийского моря, значительно различающихся по солёности вод, биоразнообразию, кислородным условиям и т. д., был проведён биомониторинг. Работа состояла из полевых и экспериментальных исследований с использованием как устоявшихся, так и новых методов в отдельных акваториях пяти субрегионов Балтийского моря, для которых до сих пор информация о биологическом воздействии опасных веществ была ограничена. Чтобы установить связь между реакциями организма, обусловленными химическим (антропогенным по происхождению) загрязнением окружающей среды, и эффектами, наблюдаемыми на более высоких биологических уровнях, в ходе проекта BEAST был создан интегрированный многоуровневый инструментарий (multi-box tools), который включает биомаркеры в качестве чувствительных диагностических инструментов. В настоящее время исследователи широко используют биомаркерный подход в оценке состояния экосистем, поскольку он может дать ценные сведения о подходящих методах оценки воздействия (Руднева и Рощина, 2008 ; Handy & Depledge, 1999 ; Soldatov et al., 2014) и тем самым уменьшить неопределённости, связанные с экстраполяцией биологических эффектов на изучаемые виды, конечные точки и химические вещества.

В проекте BEAST применяют биохимические маркеры оксидативного стресса, липидного обмена, содержания ацетилхолинэстеразы, нарушения целостности мембран лизосом, кардиоактивности (время восстановления частоты сердечных сокращений после стандартизированной нагрузки), наличия генетических нарушений (встречаемость микронуклеусов в клетках различных тканей), нарушения ранних стадий онтогенетического развития, присутствия паразитов в организмах биоиндикаторных видов гидробионтов и т. д. Подробнее о них написано в монографии *Biomarkers: Biochemical, Physiological, and Histological Markers of Anthropogenic Stress (1992)*. Были учтены особенности изменения физико-химических характеристик среды (в том числе с помощью пассивных проб, *passive samples*) в разных местах исследования, а также исторически сложившиеся условия эксплуатации некоторых акваторий в связи с активной хозяйственной деятельностью (например, использование акваторий в качестве портовых). Результаты проекта BEAST опубликованы в ряде документов и статей, основными из которых являются (*ICES, 2010 ; Lehtonen et al., 2014 ; Turja et al., 2014*).

Основное внимание в проекте было обращено на обнаружение ухудшения показателей здоровья биоиндикаторных видов (рыб, моллюсков, ракообразных) с применением биомаркерных показателей для сравнения экологического состояния изучаемых участков с условно-референтными акваториями со схожим гидрологическим и температурным режимами, а также с естественными популяциями местных животных-биоиндикаторов. В итоге был рассчитан интегративный показатель (*Integrated Biomarker Response*) для разных станций наблюдения.

В ходе проекта был выполнен и комплексный анализ (*principal component analysis*). Он позволил связать между собой некоторые показатели подверженности организма загрязнению окружающей среды (*Turja et al., 2014*).

Опыт разработки методологического подхода к оценке здоровья ключевых видов водных экосистем. Крайне высокая динамичность антропогенных процессов предъявляет особые требования к скорости выявления нарушений экосистем, а также к скорости принятия адекватных природоохранных мер. Это обуславливает необходимость создания и внедрения экспресс-методов диагностики текущего экологического состояния поверхностных вод для оперативного выявления участков «экологического неблагополучия». В качестве «новинки» в проекте BEAST было предложено неинвазивно регистрировать кардиоритм и анализировать особенности работы кардиосистемы местных видов моллюсков из разных по антропогенной нагрузке акваторий, чтобы выявить возможные различия в их функциональном состоянии. Как было показано ранее, например в (*Depledge & Galloway, 2005 ; Kholodkevich et al., 2017 ; Kuznetsova & Kholodkevich, 2015*), эффективная оценка состояния (здоровья) экосистемы может основываться на долгосрочном контроле любой из жизненно важных функций биоиндикатора (двигательной, сердечной деятельности, дыхания и т. д.). В частности, реакцию кардиосистемы можно рассматривать как интегральный ответ организма на изменение факторов среды обитания. При этом частота сердечных сокращений (далее — ЧСС) может использоваться как экотоксикологический биомаркер, поскольку она отражает интенсивность физиологических процессов, а также во многих случаях позволяет судить о функциональном состоянии организма в целом (*Kuznetsova & Kholodkevich, 2015*).

Пульс — один из важнейших показателей функционирования сердечно-сосудистой системы. Его частота может меняться из-за воздействия различных факторов (физической нагрузки, стрессов, питания), но при отсутствии патологий сердечные сокращения должны быстро приходить в норму. На этом известном и проверенном утверждении и была основана предложенная нами методология тестирования функционального состояния биоиндикаторов по времени восстановления ЧСС моллюсков и ракообразных после снятия функциональной нагрузки (*Kuznetsova, 2013*).

В качестве функционального теста предложено рассматривать **рефлекторные реакции** при действии стандартизованных тест-нагрузок:

- при изменении солёности воды;
- при изменении температуры воды;
- при изменении освещённости;
- при воздействии вибрации.

По этим тест-стимулам, вызывающим тест-реакции, мы предлагаем оценивать адаптационные возможности организма, то есть меру здоровья.

В качестве одного из тест-стимулов, как упоминалось выше, нами предложено использовать кратковременное **изменение солёности воды** в диапазоне физиологической толерантности определённого вида животных (Kuznetsova, 2013).

В ряде наших исследований на двустворчатых моллюсках было показано: на быстрое **изменение солёности** (подачу пресной воды) мидии отвечали **характерной поведенческой реакцией** — закрытием створок; это приводило к изоляции мидий (их мантийных полостей) от неблагоприятной внешней среды (Kholodkevich et al., 2009). Процесс сопровождался начальным резким повышением ЧСС, что можно расценивать как первичный неспецифический ответ кардиосистемы моллюска на стрессовое воздействие. Таким образом, генерализованную реакцию на изменение солёности среды (как на неповреждающее осмотическое стрессовое воздействие в пределах толерантности изучаемого вида) можно использовать в качестве стандартного стимула. Для пресноводных моллюсков нами рекомендовано повышать солёность на 1 или 2 часа (по результатам личных опытов Т. В. Кузнецовой в 2012–2019 гг., до 10–12 ‰), а для морских моллюсков — понижать вдвое от солёности в местах их естественного распространения.

Изменение температуры также может являться тестовым воздействием и быть применено для анализа изменений сердечного ритма у различающихся по горизонту заселения популяций литоральных *Patella caerulea* Linnaeus, 1758 (Santini et al., 1999). Однако необходимо отметить: изменение температуры среды обязательно сказывается на уровне метаболизма. Как известно, при изменении (повышении) температуры среды на 10 °С уровень метаболизма водных организмов увеличивается в 2–3 раза. Коэффициент Q10 определён опытным путём у разных видов моллюсков и ракообразных, и он несколько отличается для различных видов, что связано с особенностями их биологии (Braby & Somero, 2006).

Ранее было обнаружено: моллюски, отобранные из экологически благополучных, чистых зон, отличаются от животных из загрязнённых акваторий тем, что демонстрируют более высокую адаптивную способность, которая выражается в существенно более коротком времени восстановления ($T_{\text{восст}}$) ЧСС после снятия функциональной нагрузки (Kholodkevich et al., 2009 ; Kuznetsova & Kholodkevich, 2015). Кроме того, животные из чистых акваторий, по сравнению с животными из загрязнённых, демонстрируют более высокую однородность реакций, выражающуюся в низком коэффициенте вариации индивидуальных величин ЧСС ($KV_{\text{ЧСС}} \leq 0,1$) этой группы животных после прекращения тест-воздействия и восстановления исходной солёности воды. В результате ряда исследований был предложен методологический подход (Холодкевич и др., 2018 ; Kholodkevich et al., 2009 ; Kuznetsova et al., 2010, 2018) к сравнительной оценке экологического статуса акваторий на основе анализа адаптивных возможностей биоиндикаторов. Он прошёл успешную апробацию не только в лабораторных, но и в некоторых полевых исследованиях (Холодкевич и др., 2015 ; Kuznetsova et al., 2018 ; Turja et al., 2014), в которых была выявлена связь антропогенного загрязнения водной среды с предложенными физиологическими показателями (биомаркерами). Особенностью этого метода оценки функционального состояния организма является отсутствие субрегиональных ограничений, что делает его более доступным при интеркалибровке.

Схема данного методологического подхода представлена на рис. 2.



Рис. 2. Схема предложенного методологического подхода к сравнительной оценке экологического статуса акваторий

Fig. 2. Scheme of the proposed methodological approach to the comparative assessment of the ecological status of water areas

Таким образом, продемонстрирована экспериментальная возможность изучать адаптивные способности различных организмов из различных экосистем и, следовательно, по И. В. Давыдовскому, судить об их физиологическом здоровье (Kholodkevich et al., 2017 ; Kuznetsova & Kholodkevich, 2015 ; Kuznetsova et al., 2018). Это необходимо и для практических целей (использование животных со стабильными биомаркерами для оценки качества природных вод как среды обитания гидробионтов), и для анализа состояния природных популяций, в которых, в силу природной изменчивости, встречаются разные по здоровью особи. Молекулярно-генетические, биохимические и поведенческие биомаркеры выбранных ключевых видов популяций (преобладающих по численности и биомассе), степень заражённости животных паразитами и т. д. помогут с высокой надёжностью судить о здоровье популяции и, возможно, представлять с той или иной степенью достоверности здоровье выбранной для исследования экосистемы.

Все полученные данные по оценке состояния местных беспозвоночных, дополненные сведениями по биоаккумуляции тяжёлых металлов в тканях местных видов животных (например, двусторчатых моллюсков, гастропод, ракообразных), дают нам возможность экстраполировать результаты изучения индивидуальных показателей отдельных животных на оценку здоровья популяции и состояния экосистем различных акваторий, где был проведён отбор для анализа воды, седиментов и животных. Это позволяет ранжировать акватории по уровню их загрязнения, принимая во внимание особенности функционирования жизненно важных систем биологических объектов исследования (живых «биомониторов» качества среды обитания). Можно заключить, что в местах, где имеются признаки изменения в функциональном состоянии биоиндикатора (существенные изменения в работе его основных функциональных систем), следует ожидать проявления изменений в состоянии экосистемы. Это может быть также выявлено и доказано при использовании различных подходов и критериев оценки экологической безопасности вод естественных водоёмов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Алимов А. Ф. *Элементы теории функционирования водных экосистем*. Санкт-Петербург : Наука, 2000. 147 с. [Alimov A. F. *Elementy teorii funktsionirovaniya vodnykh ekosistem*. Saint Petersburg : Nauka, 2000, 147 p. (in Russ.)]
2. Ашофф Ю. *Биологические ритмы*. Т. 1. Москва : Мир, 1984. 414 с. [Ashoff Yu. *Biologicheskie ritmy*. Vol. 1. Moscow : Mir, 1984, 414 p. (in Russ.)]
3. Баевский Р. М., Берсенева А. П. *Оценка адаптационных возможностей организма и риск развития заболеваний*. Москва : Медицина, 1997. 236 с. [Baevskii R. M., Berseneva A. P. *Otsenka adaptatsionnykh vozmozhnostei organizma i risk razvitiya zabolevaniy*. Moscow : Meditsina, 1997, 236 p. (in Russ.)]
4. Баринова С. С. Методические аспекты анализа биологического разнообразия водорослей // *Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды*. Москва : ВНИИприроды, 2000. Ч. 1. С. 4–59. [Barinova S. S. Metodicheskie aspekty analiza biologicheskogo raznoobraziya vodoroslei. In: *Vodorosli-indikatory v otsenke kachestva okruzhayushchei sredy*. Moscow : VNIИprirody, 2000, pt. 1, pp. 4–59. (in Russ.)]
5. Вернадский В. И. *Живое вещество*. Москва : Наука, 1978. 358 с. [Vernadskii V. I. *Zhivoe veshchestvo*. Moscow : Nauka, 1978, 358 p. (in Russ.)]
6. Вернадский В. И. *Биосфера и ноосфера*. Москва : Наука, 1989. 261 с. [Vernadskii V. I. *Biosfera i noosfera*. Moscow : Nauka, 1989, 261 p. (in Russ.)]
7. Давыдовский И. В. *Проблема причинности в медицине*. Москва : Медгиз, 1962. 176 с. [Davydovskii I. V. *Problema prichinnosti v meditsine*. Moscow : Medgiz, 1962, 176 p. (in Russ.)]
8. Дроздов В. В., Смирнов Н. П. *Колебания климата и донные рыбы Балтийского моря*. Санкт-Петербург : Изд-во РГГМУ, 2008. 249 с. [Drozdov V. V., Smirnov N. P. *Kolebaniya klimata i donnye ryby Baltiiskogo morya*. Saint Petersburg : Izd-vo RGGMU, 2008, 249 p. (in Russ.)]
9. Егоров В. Н. *Теория радиоизотопного и химического гомеостаза морских экосистем*. Севастополь : ФИЦ ИнБЮМ, 2019. 356 с. [Egorov V. N. *Theory of Radioisotope and Chemical Homeostasis of Marine Ecosystems*. Sevastopol : FITs InBYuM, 2019, 356 p. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/978-5-6042938-5-0>
10. Израэль Ю. А., Цыбань А. В. *Антропогенная экология океана*. Москва : Гидрометеиздат, 1989. 527 с. [Izrael Yu. A., Tsyban A. V. *Antropogennaya ekologiya okeana*. Moscow : Gidrometeoizdat, 1989, 527 p. (in Russ.)]
11. Моисеенко Т. И. *Водная экотоксикология: теоретические и прикладные аспекты*. Москва : Наука, 2009. 399 с. [Moiseenko T. I. *Vodnaya ekotoksikologiya: teoreticheskie i prikladnye aspekty*. Moscow : Nauka, 2009, 399 p. (in Russ.)]
12. Одум Ю. *Экология* : в 2-х т. : пер. с англ. / под ред. В. Е. Соколова. Москва : Мир, 1986. Т. 1, 328 с. ; т. 2, 376 с. [Odum Yu. *Ekologiya* : in 2 vols / transl. from English / V. E. Sokolov (Ed.). Moscow : Mir, 1986, vol. 1, 328 p. ; vol. 2, 376 p. (in Russ.)]
13. Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н. *Морская динамическая радиохемозкология*. Москва : Энергоатомиздат, 1986. 176 с. [Polikarpov G. G., Egorov V. N. *Morskaya dinamicheskaya radio-khemoekologiya*. Moscow : Energoatomizdat, 1986, 176 p. (in Russ.)]
14. Руднева И. И., Рощина О. В. Оценка уровня антропогенного воздействия на морские экосистемы с помощью биомаркеров рыб // *Вода и экология: проблемы и решения*. 2008. № 2 (35). С. 30–37. [Rudneva I. I., Roshchina O. V. Otsenka urovnya antropogennogo vozdeistviya na morskije ekosistemy s pomoshch'yu biomarkerov ryb. *Voda i ekologiya: problemy i resheniya*, 2008, no. 2 (35), pp. 30–37. (in Russ.)]
15. Селье Г. *Стресс без дистресса* / под общ. ред. Е. М. Крепса. Москва : Прогресс, 1982. 124 с. [Selye H. *Stress Without Distress* / E. M. Kreps (Ed.). Moscow : Progress, 1982, 124 p. (in Russ.)]
16. Уголев А. М. *Естественные технологии биологических систем*. Ленинград : Наука, 1987. 316 с. [Ugolev A. M. *Estestvennye tekhnologii biologicheskikh sistem*. Leningrad : Nauka, 1987, 316 p. (in Russ.)]
17. Холодкевич С. В., Шаров А. Н., Кузнецова Т. В. Перспективы и проблемы использования биоэлектронных систем в мониторинге экологической безопасности акваторий Финского

- залива // *Региональная экология*. 2015. № 2 (37). С. 16–26. [Kholodkevich S. V., Sharov A. N., Kuznetsova T. V. Perspectives and problems of application of bioelectronic systems for monitoring of environmental safety state in the Gulf of Finland aquatoria. *Regional'naya ekologiya*, 2015, no. 2 (37), pp. 16–26. (in Russ.)]
18. Холодкевич С. В., Кузнецова Т. В., Куракин А. С., Солдатов А. А., Гостюхина О. Л., Головина И. В., Андреевко Т. И., Киринов М. П. Новый методологический подход к оперативной оценке экологического состояния прибрежных морских акваторий // *Известия ТИНРО*. 2018. Т. 194. С. 215–238. [Kholodkevich S. V., Kuznetsova T. V., Kurakin A. S., Soldatov A. A., Gostyukhina O. L., Golovina I. V., Andreenko T. I., Kirin M. P. New methodological approach to express assessment of ecological state for the coastal sea waters. *Izvestiya TINRO*, 2018, vol. 194, pp. 215–238. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-194-215-238>
 19. Чернышева М. П. *Роль пептидных гормонов в формировании свойств пространства и времени внутренней среды организма* : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.13. Астрахань, 2007. 32 с. [Chernysheva M. P. *Rol' peptidnykh gormonov v formirovanii svoistv prostranstva i vremeni vnutrennei sredy organizma* : avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk : 03.00.13. Astrakhan, 2007, 32 p. (in Russ.)]
 20. *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. 477 с. [*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, 477 p. (in Russ.)]
 21. Abelson A., Nelson P. A., Edgar G. J., Shashar N., Reed D. C., Belmaker J., Krause G., Beck M. W., Brokovich E., France R., Gaines S. D. Expanding marine protected areas to include degraded coral reefs. *Conservation Biology*, 2016, vol. 30, iss. 6, pp. 1182–1191. <https://doi.org/10.1111/cobi.12722>
 22. Aleksandrov S. V. Biological production and eutrophication of Baltic Sea estuarine ecosystems: The Curonian and Vistula lagoons. *Marine Pollution Bulletin*, 2010, vol. 61, iss. 4–6, pp. 205–210. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.02.015>
 23. Attrill M. J., Depledge M. H. Community and population indicators of ecosystem health: Targeting links between levels of biological organization. *Aquatic Toxicology*, 1997, vol. 38, iss. 1–3, pp. 183–197. [https://doi.org/10.1016/S0166-445X\(96\)00839-9](https://doi.org/10.1016/S0166-445X(96)00839-9)
 24. Beliaeff B., Burgeot T. Integrated biomarker response: A useful tool for ecological risk assessment. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2002, vol. 21, iss. 6, pp. 1316–1322. <https://doi.org/10.1002/etc.5620210629>
 25. Berezina N. A., Gubelit Y. I., Polyak Y. M., Sharov A. N., Kudryavtseva V. A., Lubimtsev V. A., Petukhov V. A., Shigaeva T. D. An integrated approach to the assessment of the eastern Gulf of Finland health: A case study of coastal habitats. *Journal of Marine Systems*, 2017, vol. 171, pp. 159–171. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.08.013>
 26. Beyers R. J., Odum H. T. *Ecological Microcosms*. New York ; London, 1993, 557 p. <https://doi.org/10.1007/978-1-4613-9344-3>
 27. *Biomarkers: Biochemical, Physiological, and Histological Markers of Anthropogenic Stress* / R. J. Huggett, R. A. Kimerle, P. M. Mehrle Jr., H. L. Bergman (Eds). Boca Raton, FL : Lewis Publishers, 1992, 347 p. (SETAC Special Publication Series).
 28. Blomqvist M., Cederwall H., Leonardsson K., Rosenberg R. Bedömningsgrunder för kust och hav. Bentiska evertebrater 2006. *Rapport till Naturvårdsverket*, 2006, 70 p.
 29. Braby C. E., Somero G. N. Following the heart: Temperature and salinity effects on heart rate in native and invasive species of blue mussels (genus *Mytilus*). *The Journal of Experimental Biology*, 2006, vol. 209, pp. 2554–2566. <https://doi.org/10.1242/jeb.02259>
 30. Bursian A. V. Structure of autorhythmic activity of contractile systems. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 2012, vol. 48, no. 2, pp. 219–235. <https://doi.org/10.1134/S0022093012020120>
 31. Chiu G. S., Guttorp P., Westveld A. H., Khan S. A., Liang J. Latent health factor index: A statistical modeling approach for ecological health assessment. *Environmetrics*, 2011, vol. 22, iss. 3, pp. 243–255. <https://doi.org/10.1002/env.1055>

32. Costanza R., Norton B., Haskell B. *Ecosystem Health: New Goals for Environmental Management*. Washington, D. C. : Island Press, 1992, 269 p.
33. Cummins K. W., Merritt R. W., Andrade P. C. N. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 2005, vol. 40, iss. 1, pp. 69–89. <https://doi.org/10.1080/01650520400025720>
34. Curd A., Pernet F., Corporeau C., Delisle L., Firth L. B., Nunes F. L. D., Dubois S. F. Connecting organic to mineral: How the physiological state of an ecosystem-engineer is linked to its habitat structure. *Ecological Indicators*, 2019, vol. 98, pp. 49–60. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.10.044>
35. Dale V. H., Beyeler S. C. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators*, 2001, vol. 1, iss. 1, pp. 3–10. [https://doi.org/10.1016/S1470-160X\(01\)00003-6](https://doi.org/10.1016/S1470-160X(01)00003-6)
36. *Decisions Adopted by the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity at Its Fifth Meeting : Fifth Ordinary Meeting of the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity (15–26 May, 2000, Nairobi, Kenya)*. Nairobi, 2000, 141 p. URL: <https://www.cbd.int/doc/decisions/cop-05/full/cop-05-dec-en.pdf> [accessed: 21.02.2021].
37. Depledge M. H., Galloway T. S. Healthy animals, healthy ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2005, vol. 3, iss. 5, pp. 251–258. <https://doi.org/10.2307/3868487>
38. *Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October, 2000, Establishing a Framework for Community Action in the Field of Water Policy*. URL: http://ec.europa.eu/environment/water/water-framework/info/intro_en.htm [accessed: 21.10.2020].
39. *Directive 2006/44/EC of the European Parliament and of the Council of 6 September, 2006, on the Quality of Fresh Waters Needing Protection or Improvement in Order to Support Fish Life*. URL: <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/PDF/?uri=CELEX:32006L0044&from=EN> [accessed: 21.10.2020].
40. Gagic V., Bartomeus I., Jonsson T., Taylor A., Winqvist C., Fischer C., Slade E. M., Steffan-Dewenter I., Emmerson M., Potts S. G., Tschardt T., Weisser W., Bommarco R. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2015, vol. 282, iss. 1801, art. no. 20142620 (8 p.). <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2620>
41. Griggs D., Stafford-Smith M., Gaffney O., Rockström J., Öhman M. C., Shyamsundar P., Steffen W., Glaser G., Kanie N., Noble I. Sustainable development goals for people and planet. *Nature*, 2013, vol. 495, pp. 305–307. <https://doi.org/10.1038/495305a>
42. Hagger J. A., Jones M. B., Lowe D., Leonard D. R. P., Owen R., Galloway T. S. Application of biomarkers for improving risk assessments of chemicals under the Water Framework Directive: A case study. *Marine Pollution Bulletin*, 2008, vol. 56, iss. 6, pp. 1111–1118. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.03.040>
43. Handy R. D., Depledge M. H. Physiological responses: Their measurement and use as environmental biomarkers in ecotoxicology. *Ecotoxicology*, 1999, vol. 8, no. 5, pp. 329–349. <https://doi.org/10.1023/A:1008930404461>
44. Heink U., Kowarik I. What are indicators? On the definition of indicators in ecology and environmental planning. *Ecological Indicators*, 2010, vol. 10, iss. 3, pp. 584–593. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.09.009>
45. *HELCOM 2010. Hazardous Substances in the Baltic Sea – An Integrated Thematic Assessment of Hazardous Substances in the Baltic Sea*. Helsinki : Helsinki Commission 2010, 116 p. (Baltic Sea Environment Proceedings ; no. 120B). URL: <http://www.helcom.fi/Lists/Publications/BSEP120B.pdf> [accessed: 19.12.2020].
46. *HELCOM 2014. BASE Project 2012–2014: Preparation of Biodiversity and Hazardous Substances Indicators With Targets That Reflect Good Environmental Status for HELCOM (Including the HELCOM CORESET Project) and Improvement of Russian Capacity to Participate in Operationalization of Those Indicators / Baltic Marine Environment Protection Commission HELCOM*. Helsinki : Helsinki Commission 2014, 264 p. URL: https://helcom.fi/wp-content/uploads/2019/08/INDICATORS_Russian-capacity-to-participate-in-operationalization-of-CORESET-indicators.pdf [accessed: 19.12.2020].

47. Holt T. J., Rees E. I., Hawkins S. J., Seed R. *Bio-genic Reefs (Volume IX). An Overview of Dynamic and Sensitivity Characteristics for Conservation Management of Marine SAC* : UK Marine SACs Project. Oban, Argyll : Scottish Association for Marine Science, 1998, 174 p. URL: http://ukmpa.marinebiodiversity.org/uk_sacs/pdfs/biogreef.pdf [accessed: 19.12.2021].
48. ICES. 2010. *Report of the Study Group for the Development of Integrated Monitoring and Assessment of Ecosystem Health in the Baltic Sea (SGEH) (1–5 March, 2010, Gdynia, Poland)*. Copenhagen, Denmark : ICES, 2010, 52 p.
49. Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 1994, vol. 69, no. 3, pp. 373–386. <https://doi.org/10.2307/3545850>
50. Karr J. R. Defining and measuring river health. *Freshwater Biology*, 1999, vol. 41, iss. 2, pp. 221–234. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2427.1999.00427.x>
51. Kholodkevich S. V., Kuznetsova T. V., Trusevich V. V., Kurakin A. S., Ivanov A. V. Peculiarities of valve movement and of cardiac activity of the bivalve mollusc *Mytilus galloprovincialis* at various stress actions. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 2009, vol. 45, no. 4, pp. 432–434. <https://doi.org/10.1134/S0022093009040100>
52. Kholodkevich S. V., Kuznetsova T. V., Sharov A. N., Kurakin A. S., Lips U., Kolesova N., Lehtonen K. K. Applicability of bioelectronic cardiac monitoring system for the detection of biological effects of pollution in bioindicator species in the Gulf of Finland. *Journal of Marine Systems*, 2017, vol. 171, pp. 151–158. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.12.005>
53. Kuznetsova T. V. Change of salinity of medium as a function loading in estimating functional state of the crayfish *Astacus leptodactylus*. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 2013, vol. 49, no. 5, pp. 498–502. <https://doi.org/10.1134/S0022093013050058>
54. Kuznetsova T. V., Kholodkevich S. V. Comparative assessment of surface water quality through evaluation of physiological state of bioindicator species: Searching new biomarkers. In: *2015 4th Mediterranean Conference on Embedded Computing (MECO) (Budva, Montenegro, 14–18 June, 2015)*. New York : IEEE, 2015, pp. 339–344. (IEEE conference publications). <http://doi.org/10.1109/MECO.2015.7181938>
55. Kuznetsova T. V., Sladkova G. V., Kholodkevich S. V. Evaluation of functional state of crayfish *Pontastacus leptodactylus* in normal and toxic environment by characteristics of their cardiac activity and hemolymph biochemical parameters. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 2010, vol. 46, no. 3, pp. 241–250. <https://doi.org/10.1134/S0022093010030038>
56. Kuznetsova T. V., Kholodkevich S. V., Kurakin A. S. Experience on ecological status assessment based on adaptive potential diagnostics in selected invertebrates of the Baltic Sea sub-regions. *Fundamentalnaya i prikladnaya gidrofizika*, 2018, vol. 11, no. 2, pp. 75–85. <https://doi.org/10.7868/S2073667318020065>
57. Lehtonen K., Sundelin B., Lang T., Strand J. Development of tools for integrated monitoring and assessment of hazardous substances and their biological effects in the Baltic Sea. *AMBIO*, 2014, vol. 43, pp. 69–81. <https://doi.org/10.1007/s13280-013-0478-3>
58. Mageau M. T., Costanza R., Ulanowicz R. E. Development and initial testing of quantitative assessment of ecosystem health. *Ecosystem Health*, 1995, vol. 1, no. 4, pp. 201–213.
59. *Manual for Marine Monitoring in the COMBINE Programme of HELCOM*. [Helsinki : Helsinki Commission], 2017, 414 p. URL: https://mcc.jrc.ec.europa.eu/documents/Manual_for_Marine_Monitoring_COMBINE_Programme_HELCOM.pdf [accessed: 11.01.2021].
60. Margules C. R., Pressey R. L. Systematic conservation planning. *Nature*, 2000, vol. 405, pp. 243–253. <https://doi.org/10.1038/35012251>
61. Mendoza-Carranza M., Sepulveda-Lozada A., Dias-Ferreira C., Geissen V. Distribution and bioconcentration of heavy metals in a tropical aquatic food web: A case study of a tropical estuarine lagoon in SE Mexico. *Environmental Pollution*, 2016, vol. 210, pp. 155–165. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2015.12.014>
62. O'Brien A., Townsend K., Hale R., Sharley D., Pettigrove V. How is ecosystem health defined and measured? A critical review of freshwater and estuarine studies. *Ecological Indicators*, 2016, vol. 69, pp. 722–729. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.05.004>
63. Ostroumov S. A. On some issues of maintaining water quality and self-purification.

- Water Resources*, 2005, vol. 32, no. 3, pp. 305–313. <https://doi.org/10.1007/s11268-005-0039-7>
64. Pausas J. G., Parr C. L. Towards an understanding of the evolutionary role of fire in animals. *Evolutionary Ecology*, 2018, vol. 32, pp. 113–125. <https://doi.org/10.1007/s10682-018-9927-6>
65. Pavluk T. I., bij de Vaate A., Leslie H. A. Development of an Index of Trophic Completeness for benthic macroinvertebrate communities in flowing waters. *Hydrobiologia*, 2000, vol. 427, pp. 135–141. <https://doi.org/10.1023/A:1003911109416>
66. Rapport D. J. What constitutes ecosystem health? *Perspectives in Biology and Medicine*, 1989, vol. 33, iss. 1, pp. 120–132. <https://doi.org/10.1353/pbm.1990.0004>
67. *Report of Working Group 28 on Development of Ecosystem Indicators to Characterize Ecosystem Responses to Multiple Stressors* / M. Takahashi, R. I. Perry (Eds). Sidney, BC : North Pacific Marine Science Organization (PICES), 2019, 245 p. (PICES Scientific Report ; no. 55). URL: <https://meetings.pices.int/publications/scientific-reports/Report55/Rpt55.pdf> [accessed: 17.12.2020].
68. Reynoldson T. B., Norris R. H., Resh V. H., Day K. E., Rosenberg D. M. The reference condition: A comparison of multimetric and multivariate approaches to assess water-quality impairment using benthic macroinvertebrates. *Journal of North American Benthological Society*, 1997, vol. 16, no. 4, pp. 833–852. <https://doi.org/10.2307/1468175>
69. Rosenberg D. M., Resh V. H. *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. New York, NY : Chapman & Hall, 1993, 488 p.
70. Rosenberg R., Blomqvist M., Nilsson H. C., Cederswall H., Dimming A. Marine quality assessment by use of benthic species-abundance distributions: A proposed new protocol within European Union Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin*, 2004, vol. 49, iss. 9–10, pp. 728–739. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.05.013>
71. Santini G., De Pirro M., Chelazzi G. *In situ* and laboratory assessment of heart rate in a Mediterranean limpet using a noninvasive technique. *Physiological and Biochemical Zoology*, 1999, vol. 72, no. 2, pp. 198–204. <https://doi.org/10.1086/316656>
72. Savić A., Đorđević M., Jušković M., Pešić V. Ecological analysis of macroinvertebrate communities based on functional feeding groups: A case study in southeastern Serbia. *Biologica Nyssana*, 2017, vol. 8, no. 2, pp. 159–166. <https://doi.org/10.5281/zenodo.1135973>
73. Soldatov A. A., Gostyukhina O. L., Golovina I. V. Functional states of antioxidant enzymatic complex of tissues of *Mytilus galloprovincialis* Lam. under conditions of oxidative stress. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 2014, vol. 50, no. 3, pp. 206–214. <https://doi.org/10.1134/S0022093014030028>
74. Strong W. Biased richness and evenness relationships within Shannon–Wiener index values. *Ecological Indicators*, 2016, vol. 67, pp. 703–713. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.03.043>
75. Sundelin B., Eriksson A.-K. Malformations in embryos of the deposit-feeding amphipod *Mono-poreia affinis* in the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 1998, vol. 171, pp. 165–180. <https://doi.org/10.3354/meps171165>
76. The Convention on Biological Diversity (CBD), Rio de Janeiro, 3–14 June, 1992 // *Treaties and International Agreements Registered or Filed and Recorded With the Secretariat of the United Nations*, 1993, vol. 1760, I-30619, pp. 199–225. URL: <https://treaties.un.org/doc/publication/UNTS/Volume%201760/v1760.pdf> [accessed: 11.09.2020].
77. *The Ecosystem and How It Relates to Sustainability*. [The concept of the ecosystem : lecture] / University of Michigan, 2017. URL: <https://globalchange.umich.edu/globalchange1/current/lectures/kling/ecosystem/ecosystem.html> [accessed: 21.10.2020].
78. Tilman D. Functional diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity* / S. A. Levin (Ed.). Cambridge, MA : Academic Press, 2001, pp. 109–120. <https://doi.org/10.1006/rwbd.1999.0154>
79. Turja R., Höher N., Snoeijs P., Baršienė J., Butrimavičienė L., Kuznetsova T., Kholodkevich S. V., Devier M.-H., Budzinski H., Lehtonen K. K. A multibiomarker approach to the assessment of pollution impacts in two Baltic Sea coastal areas in Sweden using caged mussels (*Mytilus trossulus*). *Science of the Total Environment*, 2014, vols 473–474, pp. 398–409. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.12.038>
80. Usero J., González-Regalado E., Gracia I. Trace metals in bivalve mollusks *Ruditapes decussates* and *Ruditapes philippinarum* from the Atlantic coast of southern Spain.

- Environmental International*, 1997, vol. 23, iss. 3, pp. 291–298. [http://dx.doi.org/10.1016/S0160-4120\(97\)00030-5](http://dx.doi.org/10.1016/S0160-4120(97)00030-5)
81. Wright J. F., Mos D., Armitage P. D., Furse M. T. A preliminary classification of running-water sites in Great Britain based on macro-invertebrate species and the prediction of community type using environmental data. *Freshwater Biology*, 1984, vol. 14, iss. 3, pp. 221–256. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1984.tb00039.x>
82. Yeats P., Gagné F., Hellou J. Body burden of contaminants and biological effects in mussels: An integrated approach. *Environment International*, 2008, vol. 34, iss. 2, pp. 254–264. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2007.08.009>

ECOSYSTEM HEALTH: A CONCEPT, METHODOLOGICAL APPROACHES, AND ASSESSMENT CRITERIA

T. V. Kuznetsova and A. B. Manvelova

St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences,
Scientific Research Centre for Ecological Safety of the Russian Academy of Sciences,
Saint Petersburg, Russian Federation
E-mail: kuznetsova_tv@bk.ru

Increasing anthropogenic load on aquatic ecosystems threatens environmental safety. In this regard, it is important to apply the ecosystem approach to the exploitation of natural resources in order to develop integrated regulatory environmental measures. The term “ecosystem health” is commonly used in assessment of the ecological state of water areas by representatives of foreign scientific communities (HELCOM, ICES, OSPAR, and MEDPOL), but it is not widespread among domestic researchers. The concept of “ecosystem health” is not a new paradigm. Specifically, it is the subject of discussion in the scientific literature since the early 2000s and the issue enshrined in long-term documents of the European Union and the EU Water Framework Directive on environmental preservation strategy. Based on a review of existing literature data, this article presents the principal concepts, approaches, and criteria for assessing the ecological state (health) of aquatic ecosystems. As emphasized, the assessment of the ecosystem health depends on goals and objectives of environmental research, and those are related to applied methodology and, accordingly, to selection of methods and indicators of the ecosystem state. The paper discusses the concept of “organism’s health” and several its attributes: homeostasis maintenance, cause-and-effect relationships in the *health–disease* continuum, and functional adaptations. Several approaches for assessing the health of rivers and marine areas are compared. Various indicators, complex indices, and biomarkers of exposure and effects are considered which reflect the susceptibility of aquatic ecosystems to changes resulting from natural and anthropogenic load. Attention is drawn to the need for applying the integrated ecosystem approach in the analysis of the aquatic ecosystem state: this will contribute to holistic assessment of the consequences of human activity on the ecosystem integrity. Based on the experience of the BONUS+/BEAST project, a comprehensive biomarker approach is presented to determining the health of bioindicators with subsequent interpretation of data on the health status of the ecosystems these organisms inhabit. The authors hope that the review will be of interest to both specialists in ecology of aquatic ecosystems and representatives of environmental organizations steeped in ecological expertise.

Keywords: ecosystem health, assessment of the aquatic ecosystem state, reference ecosystem states, physiological state, functional adaptations, macrobenthic invertebrates



УДК 639.64:582.276

**РОСТ КРИПТОФИТОВОЙ МИКРОВОДОРОСЛИ
RHODOMONAS SALINA (WISLOUCH) D. R. A. HILL & R. WETHERBEE, 1989
ПРИ РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ**

© 2022 г. Л. В. Ладыгина

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

Поступила в редакцию 10.06.2020; после доработки 04.12.2020;
принята к публикации 03.03.2022; опубликована онлайн 07.06.2022.

Исследовано влияние температуры и освещённости на удельную скорость роста и на накопление биомассы криптофитовой микроводоросли *Rhodomonas salina*; определены оптимальные условия её культивирования для получения максимальной биомассы. *R. salina* культивировали на питательной среде Конвея (в собственной модификации) при температуре (20 ± 1) , (24 ± 1) и (28 ± 1) °C и освещённости 13, 67, 135 и 202 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. Показано, что увеличение температуры до значений выше оптимальных приводит к снижению скорости роста и биомассы микроводоросли. Существенных различий в показателях роста *R. salina* при освещённости 135 и 202 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ (значения μ — $(0,69 \pm 0,04)$ и $(0,64 \pm 0,02)$ сут⁻¹ соответственно) не зарегистрировано. Рост микроводоросли замедляется при низкой освещённости (13 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$) (значение μ — $(0,33 \pm 0,03)$ сут⁻¹). Максимальная биомасса [$(3,74 \pm 0,28)$ г·л⁻¹] получена при оптимальной температуре [(24 ± 1) °C] и освещённости 135 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. При оптимальных условиях культивирования максимальное накопление белка отмечено в экспоненциальной фазе роста (29 %), а липидов — в стационарной фазе (41 %).

Ключевые слова: микроводоросль *Rhodomonas salina*, культивирование, температура, освещённость, скорость роста, биомасса

Криптофитовую водоросль *Rhodomonas salina* (Wislouch) D. R. A. Hill & R. Wetherbee, 1989 широко используют в аквакультуре и в пищевой и косметической промышленности. Она является основным кормом при выращивании личинок и молоди промысловых моллюсков — устриц, гребешков, мидий — и обладает высокой питательной ценностью (Холодов и др., 2017; Zhang et al., 2013). Микроводоросль обеспечивает зоопланктон витаминами, жирными кислотами и пигментами, которые передаются через цепи питания (Vu et al., 2016). Личинки и молодь двустворчатых моллюсков, выращиваемые в питомнике, наиболее уязвимы в период метаморфоза (именно в это время их смертность может быть максимальной). Включение микроводоросли *R. salina* в рацион моллюсков способствует значительному увеличению темпа роста личинок и спата за счёт накопления ими достаточного количества общих липидов (Tremblay et al., 2007; Videla et al., 1998; Whyte et al., 1989).

Более того, микроводоросль *R. salina* — перспективный объект для производства фикоэритрина, который можно использовать в качестве натурального красителя для пищевых продуктов и косметических средств (Chaloub et al., 2015).

При культивировании *R. salina* свет и температура являются основными факторами, влияющими на скорость роста этой микроводоросли (Ладыгина, 2010), накопление биомассы и биохимический состав (содержание белка, углеводов, липидов и фикоэритрина). Известно, что с повышением температуры с +20 до +32 °С максимальная скорость роста *R. salina* снижается, а с увеличением интенсивности света с 15 до 150 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ она возрастает (Chaloub et al., 2015). Оптимальный диапазон освещённости для фотосинтеза и роста водоросли — 60–100 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ (Vu et al., 2016). Освещённость 200 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$, а также высокие концентрации нитратов (3,529 мМ) и фосфатов (0,144 мМ), независимо от температуры, способствовали увеличению скорости роста *R. salina*. Кроме того, высокие концентрации нитратов и фосфатов, независимо от освещённости и температуры, благоприятствовали максимальному накоплению белка в клетках водоросли (Guevara et al., 2016 ; Silva et al., 2009). Анализ результатов ряда исследований показывает, что накопление биомассы и биохимический состав *R. salina* чувствительны к изменению условий культивирования.

Цель работы — определить оптимальные условия культивирования микроводоросли *R. salina* для использования её как кормового объекта в аквакультуре.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследуемая микроводоросль — *Rhodomonas salina*, штамм ССАР 978127, полученный в 2011 г. из коллекции океанографического института IFREMER (Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer) (Франция).

Эксперименты по влиянию условий культивирования на производственные параметры микроводоросли проводили в два этапа:

1. Определение оптимальной температуры. *R. salina* выращивали в накопительном режиме на питательной среде Конвея в собственной модификации (Холодов и др., 2017) при температуре (20 ± 1) , (24 ± 1) и (28 ± 1) °С, круглосуточном освещении лампами Philips TL-D 36W/965 и непрерывном барботировании воздухом с помощью микрокомпрессора. Микроводоросль культивировали в 2-литровых колбах, освещённость которых была одинаковой — 67 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$.
2. Определение оптимальной освещённости. Микроводоросль культивировали при оптимальной температуре (24 ± 1) °С (значение было установлено на первом этапе эксперимента), круглосуточной освещённости поверхности колб 13, 67, 135 и 202 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ и непрерывном барботировании воздухом.

Эксперименты проводили в трёх повторностях. Концентрацию клеток водоросли подсчитывали ежедневно в камере Горяева на четырёх полях зрения под микроскопом МБИ-6. Скорость роста микроводоросли определяли по формуле (Vonshak, 1986):

$$\mu = \frac{\ln N_1 - \ln N_0}{T_1 - T_0},$$

где N_0 — концентрация клеток водоросли в начале культивирования;

N_1 — концентрация клеток водоросли в конце выбранного интервала культивирования;

$T_1 - T_0$ — интервал культивирования (сут).

Биохимический анализ водоросли (белки, углеводы, липиды) проводили в каждой фазе её роста при температуре (24 ± 1) °С и освещённости 135 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. Для получения сухой биомассы *R. salina* определённый объём культуры с известной концентрацией клеток центрифугировали в течение 3 минут на центрифуге ОПН-3 при 3000 об·мин⁻¹, после чего дважды промывали изотоническим раствором NaCl (9 г·л⁻¹). Затем сырую биомассу высушивали до постоянного веса при +105 °С в течение 24 ч. Массовую долю суммарного белка, липидов

и углеводов в сухом веществе (%) определяли фотоколориметрическими методами. Содержание общего белка анализировали по Лоури (Lowry et al., 1951), липидов — при помощи фосфорнованилинового реактива, углеводов — по цветной реакции с L-триптофановым реактивом (Методы гидрохимических исследований, 1988). Статистическую обработку данных выполняли с помощью стандартных программных пакетов Microsoft Excel. Все расчёты проводили для уровня значимости $\alpha = 0,05$. В тексте и на графиках представлены средние значения и указаны границы доверительного интервала (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Клетки водоросли *R. salina* — подвижные, с двумя жгутиками и одним хлоропластом. Средний размер клеток: ширина — $(7 \pm 0,35)$ мкм; длина — $(12 \pm 0,58)$ мкм; объём — $(527 \pm 0,43)$ мкм³ (рис. 1).

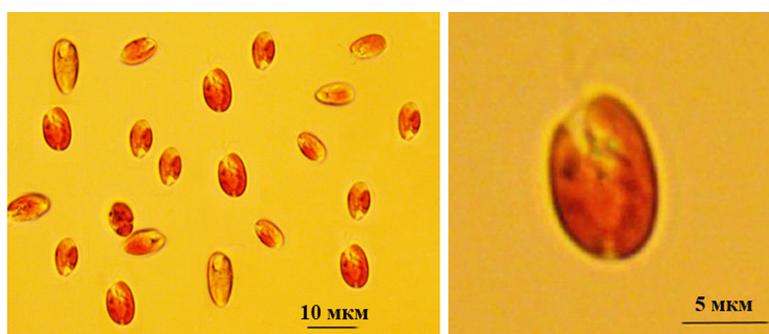


Рис. 1. Микроводоросль *Rhodomonas salina*

Fig. 1. Microalga *Rhodomonas salina*

Оптимальное значение температуры, влияющее на скорость роста, усвоение питательных веществ и химический состав клеток, видоспецифично. При культивировании микроводоросли *R. salina* в разных температурных режимах наибольшая скорость деления клеток отмечена при (24 ± 1) °С; при (28 ± 1) °С она резко снижалась. Максимальная плотность культуры ($5,43 \times 10^6$ кл.·мл⁻¹) получена при (24 ± 1) °С на 9-й день культивирования (рис. 2). При (20 ± 1) и (28 ± 1) °С максимальные концентрации клеток были значительно ниже — $3,28 \times 10^6$ и $3,72 \times 10^6$ кл.·мл⁻¹ соответственно. Период экспоненциального роста *R. salina* при (20 ± 1) °С составлял 8 сут, при (24 ± 1) °С — 6 сут, при (28 ± 1) °С — 4 сут. Период культивирования водоросли был наиболее продолжительным при низкой температуре, когда стационарная фаза наступала на 11–12-е сутки. Культуры, содержащиеся при (28 ± 1) °С, достигли стационарной фазы на 7-е сутки, при (24 ± 1) °С — на 9-е сутки. Линейный рост *R. salina* при таких условиях культивирования регистрировали в течение 4–7 дней; далее фиксировали снижение концентрации клеток и выход культуры в стационарную фазу (после 7–11 дней выращивания). Была получена линейная зависимость концентрации клеток от температуры, при этом коэффициент R^2 при (20 ± 1) ; (24 ± 1) и (28 ± 1) °С составил 0,85; 0,94 и 0,77 соответственно.

Максимальный среднесуточный прирост — $0,79 \times 10^6$ кл.·мл⁻¹·сут⁻¹ — отмечен при температуре (24 ± 1) °С. Прирост был значительно ниже при (20 ± 1) и (28 ± 1) °С — $0,27 \times 10^6$ и $0,39 \times 10^6$ кл.·мл⁻¹·сут⁻¹ соответственно. При (24 ± 1) °С скорость роста была более чем вдвое выше, чем при (28 ± 1) °С (табл. 1). Полученные результаты сопоставимы с данными других исследователей (Brown et al., 1997), которые установили: повышение температуры с +26 до +32 °С при культивировании *R. salina* на питательной среде F/2 приводит к снижению максимальной скорости роста.

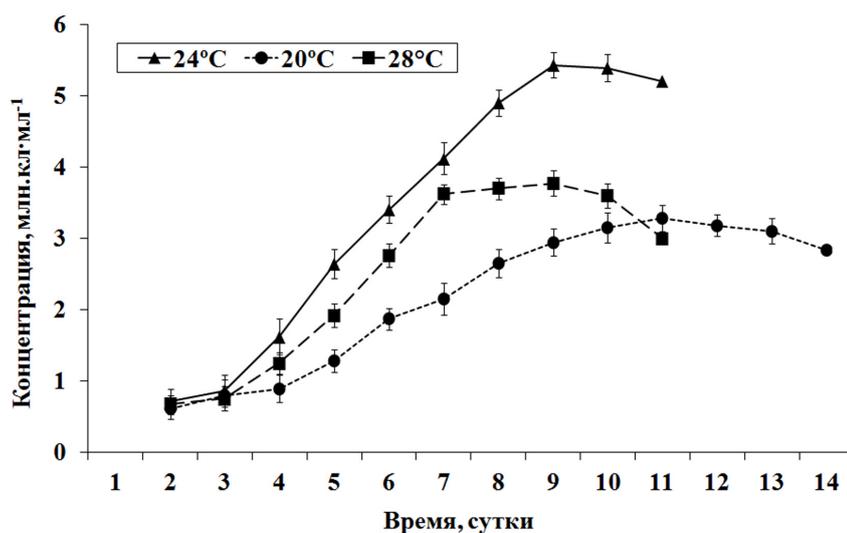


Рис. 2. Динамика роста микроводоросли *Rhodomonas salina* при разных значениях температуры

Fig. 2. Dynamics of the microalga *Rhodomonas salina* growth at different temperatures

Динамика накопления биомассы микроводоросли *R. salina* при разных температурных режимах выращивания была аналогична изменению плотности клеток в культуре. Максимальная биомасса водоросли — $2,87 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$ — получена при $(24 \pm 1) \text{ }^\circ\text{C}$; при (20 ± 1) и $(28 \pm 1) \text{ }^\circ\text{C}$ значения отличались незначительно и составляли $1,73$ и $1,99 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$ соответственно (см. табл. 1). Следовательно, температура $(24 \pm 1) \text{ }^\circ\text{C}$ является оптимальной для роста микроводоросли *R. salina* в условиях нашего эксперимента.

Таблица 1. Параметры роста микроводоросли *Rhodomonas salina* при разных значениях температуры

Table 1. Indicators of the microalga *Rhodomonas salina* growth at different temperatures

Параметр роста	Температура, $^\circ\text{C}$		
	20 ± 1	24 ± 1	28 ± 1
Среднесуточный прирост, $\times 10^6 \text{ кл}\cdot\text{мл}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$	$0,27 \pm 0,04$	$0,79 \pm 0,06$	$0,39 \pm 0,05$
Скорость роста, сут^{-1}	$0,19 \pm 0,05$	$0,53 \pm 0,07$	$0,24 \pm 0,03$
Максимальная биомасса (сырая), $\text{г}\cdot\text{л}^{-1}$	$1,73 \pm 0,15$	$2,87 \pm 0,24$	$1,99 \pm 0,11$

На рост *R. salina* значительное влияние оказывала освещённость. Эта зависимость показана на рис. 3. При оптимальной температуре культивирования [$(24 \pm 1) \text{ }^\circ\text{C}$] и разной освещённости [13 , 67 , 135 и $202 \text{ }\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$] скорость роста была максимальной [$(0,69 \pm 0,04) \text{ сут}^{-1}$] при $135 \text{ }\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$.

Максимальные значения биомассы водоросли получены на 8-е и 9-е сутки культивирования при освещённости 135 и $202 \text{ }\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ — $3,74$ и $3,52 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$ соответственно (табл. 2).

Существенных различий в показателях роста *R. salina* при освещённости 135 и $202 \text{ }\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ (значения μ — $(0,69 \pm 0,04)$ и $(0,64 \pm 0,02) \text{ сут}^{-1}$ соответственно) не зарегистрировано. Самые низкие показатели роста получены при $13 \text{ }\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ (значение μ — $(0,33 \pm 0,03) \text{ сут}^{-1}$); максимальная биомасса при такой освещённости — $1,41 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$.

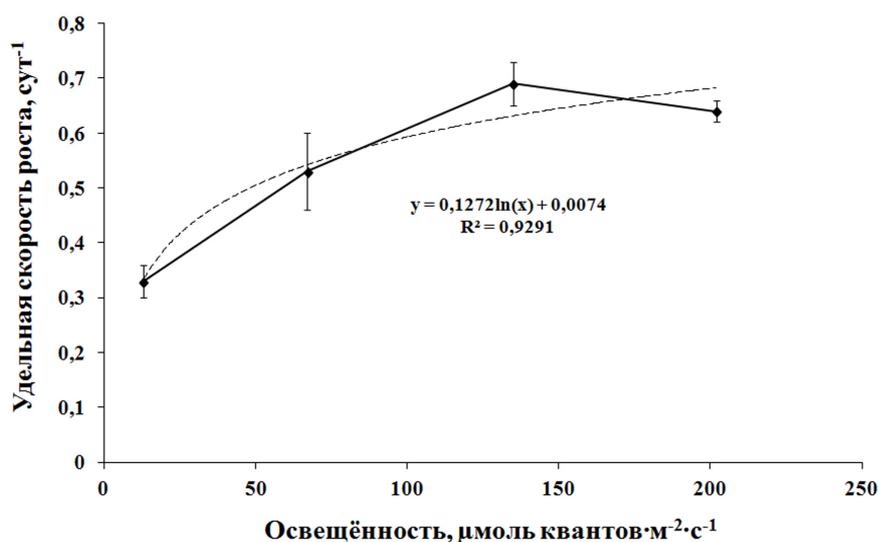


Рис. 3. Динамика удельной скорости роста микроводоросли *Rhodomonas salina* в зависимости от освещённости

Fig. 3. Dynamics of the microalga *Rhodomonas salina* specific growth rate depending on irradiance

При увеличении освещённости поверхности колб с 13 до 67 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ концентрация клеток водоросли и биомасса возросли в 2 раза (см. табл. 2), но были значительно ниже, чем при 135 и 202 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ ($7,10\times 10^6$ и $6,55\times 10^6$ кл. $\cdot\text{мл}^{-1}$ соответственно). Максимальные значения удельной скорости роста и биомассы получены при 135 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. Следовательно, освещённость 135 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ является оптимальной для культивирования *R. salina* в накопительном режиме.

Таблица 2. Параметры роста микроводоросли *Rhodomonas salina* при разной освещённости

Table 2. Indicators of the microalga *Rhodomonas salina* growth at different irradiance

Параметр роста	Освещённость, $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$			
	13	67	135	202
Максимальная концентрация клеток, $\times 10^6$ кл. $\cdot\text{мл}^{-1}$	$2,53 \pm 0,20$	$5,45 \pm 0,38$	$7,10 \pm 0,45$	$6,55 \pm 0,40$
Максимальная биомасса (сырая), г $\cdot\text{л}^{-1}$	$1,41 \pm 0,25$	$2,87 \pm 0,24$	$3,74 \pm 0,28$	$3,52 \pm 0,21$

В процессе роста водоросли изменялась окраска культуральной среды. Так, при температуре (24 ± 1) °C и самой низкой освещённости (13 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$) на 7–8-е сутки (экспоненциальная фаза роста) суспензия в колбах приобретала красную окраску, которая значительно отличалась от таковой при 135 и 202 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ (рис. 4).

По мере накопления биомассы и выхода культуры в стационарную фазу роста зафиксировано появление у суспензии зеленоватого оттенка, что связано, вероятно, с изменением содержания пигментов в клетках водоросли.

Пигменты *R. salina* — фикоэритрин, хлорофилл *a* и *b*, каротиноиды (Chaloub et al., 2015 ; Rowan, 1989). При низких значениях освещённости с 4-х по 8-е сутки культивирования возможно максимальное накопление фикоэритрина в клетках микроводоросли (Bartua et al., 2002). Установлено (Chaloub et al., 2015), что содержание фикоэритрина у водоросли, культивируемой при +20 и +26 °C, было выше примерно в 2–4 и 6–13 раз соответственно при снижении освещённости с 150 до 15 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. Максимальная концентрация фикоэритрина получена

на 8-е сутки выращивания *R. salina* при +26 °С и 15 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. По данным авторов (Bartua et al., 2002 ; Chaloub et al., 2015), при переходе культуры в стационарную фазу роста концентрация фикоэритрина в клетках микроводоросли уменьшается, а концентрация хлорофилла увеличивается; именно это, возможно, способствовало изменению цвета культуральной среды. Следовательно, биосинтез фикоэритрина в клетках *R. salina* происходит в экспоненциальной фазе роста и при низкой освещённости.



Рис. 4. Накопление фикоэритрина в клетках микроводоросли *Rhodomonas salina* в экспоненциальной фазе роста при освещённости 13 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$

Fig. 4. Phycoerythrin accumulation in the microalga *Rhodomonas salina* cells at the exponential growth phase at irradiance of 13 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

Исследование биохимического состава микроводоросли *R. salina*, культивируемой при температуре +24 °С и освещённости 135 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$, показало, что накопление белка, углеводов и липидов зависит от фазы её роста. Максимальное содержание белка [(42,8 ± 3,34) %] отмечено в экспоненциальной фазе, а липидов [(39,9 ± 4,12) %] — в стационарной. Концентрация углеводов в клетках водоросли значительно ниже, чем белка и липидов; она достигала максимальных значений [(30,0 ± 1,75) %] в конце стационарной фазы роста (рис. 5).

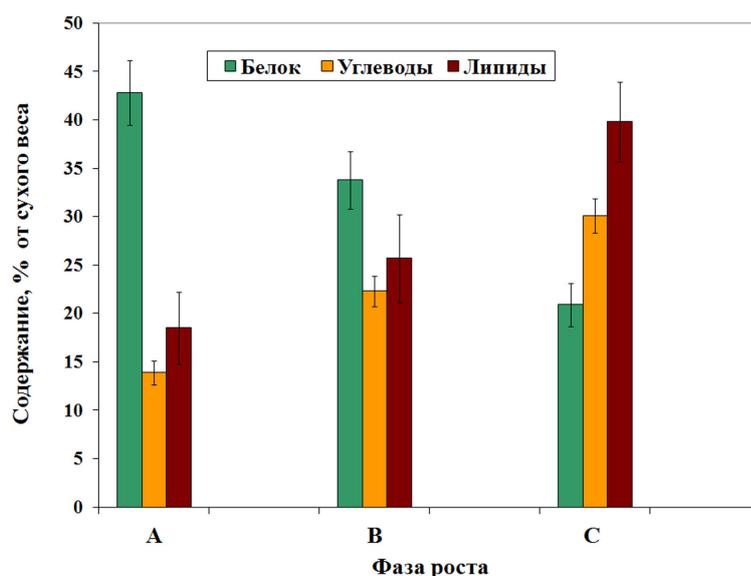


Рис. 5. Биохимический состав микроводоросли *Rhodomonas salina* в разных фазах роста: А — экспоненциальная фаза; В — фаза замедления роста; С — стационарная фаза

Fig. 5. Biochemical composition of the microalga *Rhodomonas salina* at different growth phases: A, exponential; B, growth retardation; and C, stationary

Содержание общих липидов, а также арахидоновой, эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот зависит от условий культивирования водоросли — температуры, освещённости и доступности питательных веществ (Guevara et al., 2016 ; Vu et al., 2016). Ранее было установлено, что общее содержание жирных кислот у *R. salina* максимально при освещённости 60–100 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ и дефиците питательных веществ. Максимальные концентрации полиненасыщенных жирных кислот отмечены при интенсивности света 10–40 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ и избытке биогенов в питательной среде (Vu et al., 2016). Содержание полиненасыщенных жирных кислот — эйкозапентаеновой (C20:5 ω -3) и эйкозагексаеновой (C20:6 ω -3) — составляет 12 и 17 % соответственно (Fernández-Reiriz et al., 1989).

Именно поэтому высокие концентрации белка и общих липидов в клетках *R. salina* позволяют использовать водоросль в качестве кормового объекта в аквакультуре. Так, при выращивании в питомнике личинок гигантской устрицы *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) включение микроводоросли в рацион способствовало увеличению их выживаемости и темпа роста (Холодов и др., 2017).

Вывод. Плотность клеток и биомасса микроводоросли *Rhodomonas salina* изменялись в зависимости от условий культивирования. Максимальная биомасса *R. salina* (3,74 г·л⁻¹) получена при накопительном режиме культивирования на питательной среде Конвея при температуре (24 ± 1) °С, круглосуточной освещённости 135 $\mu\text{моль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ и непрерывном барботировании воздухом. Максимальное количество белка [(42,8 ± 3,34) %] накапливалось в экспоненциальной фазе роста, а липидов [(39,9 ± 4,12) %] — в стационарной.

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. Ладыгина Л. В. Микроводоросль *Rhodomonas salina* – перспективный кормовой объект в аквакультуре моллюсков // *Экология моря*. 2010. Вып. 81. С. 50–53. [Ladygina L. V. Microalga *Rhodomonas salina* is a promising food object in mollusc aquaculture. *Ekologiya morya*, 2010, iss. 81, pp. 50–53. (in Russ.)]
2. Лакин Г. Ф. *Биометрия* : учебное пособие для биол. спец. вузов. Москва : Высшая школа, 1990. 352 с. [Lakin G. F. *Biometriya* : uchebnoe posobiye dlya biol. spets. vuzov. Moscow : Vysshaya shkola, 1990, 352 p. (in Russ.)]
3. *Методы гидрoхимических исследований основных биогенных элементов*. Москва : ВНИРО, 1988. 150 с. [*Metody gidrokhimicheskikh issledovaniy osnovnykh biogennykh elementov*. Moscow : VNIRO, 1988, 150 p. (in Russ.)]
4. Холодов В. И., Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. *Выращивание мидий и устриц в Чёрном море*. 2-е издание, дополненное. Воронеж : Издат-Принт, 2017. 508 с. [Kholodov V. I., Pirkova A. V., Ladygina L. V. *Cultivation of Mussels and Oysters in the Black Sea*. 2nd ed., suppl. Voronezh : Izdat-Print, 2017, 508 p. (in Russ.)]
5. Bartua A., Lubián L. M., Gálvez J. A., Niell F. X. Effect of irradiance on growth, photosynthesis, pigment content and nutrient consumption in dense cultures of *Rhodomonas salina* (Wislouch) (Cryptophyceae). *Ciencias Marina*, 2002, vol. 28, no. 4, pp. 381–392. <https://doi.org/10.7773/cm.v28i4.236>
6. Brown M. R., Jeffrey S. W., Volkman J. K., Dunstan G. A. Nutritional properties of microalgae for mariculture. *Aquaculture*, 1997, vol. 15, iss. 1–4, pp. 315–331. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(96\)01501-3](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(96)01501-3)
7. Chaloub R. M., Motta N. M. S., Araujo S. P., Aguiar P. F., Silva A. F. Combined effects of irradiance, temperature and nitrate concentration on phycoerythrin content in the microalga *Rhodomonas salina* sp. (Cryptophyceae). *Algal Research*, 2015, vol. 8, pp. 89–94. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2015.01.008>

8. Fernández-Reiriz M. J., Pérez-Camacho A., Ferreira M. J., Blanco J., Planas M., Campos J. M., Labarta U. Biomass production and variation on the biochemical profile (total protein, carbohydrates, RNA, lipids and fatty acids) of seven species of marine microalgae. *Aquaculture*, 1989, vol. 83, iss. 1–2, pp. 17–38. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(89\)90057-4](https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90057-4)
9. Guevara M., Arredondo-Vega B. O., Palacios Y., Saez K., Comez P. I. Comparison of growth and biochemical parameters of two strains of *Rhodomonas salina* (Cryptophyceae) cultivated under different combinations of irradiance, temperature and nutrients. *Journal of Applied Physiology*, 2016, vol. 28, no. 5, pp. 2651–2660. <https://doi.org/10.1007/s10811-016-0835-2>
10. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Faar A. L. 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)
11. Rowan K. S. *Photosynthetic Pigment of Algae*. New York : Cambridge University Press, 1989, 334 p.
12. Silva A. F., Lourenço S. O., Chaloub R. M. Effects of nitrogen starvation on the photosynthetic physiology of a tropical marine microalga *Rhodomonas* sp. (Cryptophyceae). *Aquatic Botany*, 2009, vol. 91, iss. 4, pp. 291–297. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.08.001>
13. Vu M. T. T., Douët C., Rayner T. A., Vinum T. C., Nielsen S. L., Winding H. B. Optimization of photosynthesis, growth, and biochemical composition of the microalga *Rhodomonas salina* – An established diet for live feed copepods in aquaculture. *Journal of Applied Physiology*, 2016, vol. 28, no. 3, pp. 1485–1500. <https://doi.org/10.1007/s10811-015-0722-2>
14. Tremblay R., Cartier S., Miner P., Pernet F., Quéré C., Moal J., Muzellec M., Mazuret M., Samain J. Effect of *Rhodomonas salina* addition to a standard hatchery diet during the early ontogeny of the scallop *Pecten maximus*. *Aquaculture*, 2007, vol. 262, no. 2–4, pp. 410–418. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.10.009>
15. Videla J. A., Chaparro O. R., Thompson R. J., Concha I. I. Role of biochemical energy reserves in the metamorphosis and early juvenile development of the oyster *Ostrea chilensis*. *Marine Biology*, 1998, vol. 32, pp. 635–640. <https://doi.org/10.1007/s002270050428>
16. Vonshak A. Laboratory techniques for the cultivation of microalgae. In: *Handbook of Microalgae Mass Culture* / A. Richmond (Ed.). Boca Raton, Florida : CRC Press, 1986, pp. 117–146. <https://doi.org/10.1201/9780203712405>
17. Whyte J. S., Bourne N., Hodgson C. A. Influence of algal diets on biochemical composition and energy reserves in *Patinopecten yessoensis* (Jay) larvae. *Aquaculture*, 1989, vol. 78, iss. 3–4, pp. 333–347. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(89\)90110-5](https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90110-5)
18. Zhang J., Wu C., Pellegrini D., Romano G., Esposito F., Ianora A. Effects of different monoalgal diets on egg production, hatching success and apoptosis induction in a Mediterranean population of the calanoid copepod *Acartia tonsa* (Dana). *Aquaculture*, 2013, vol. 400–401, pp. 65–72. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.02.032>

**GROWTH OF THE CRYPTOPHYTE MICROALGA
RHODOMONAS SALINA (WISLOUCH) D. R. A. HILL & R. WETHERBEE, 1989
UNDER DIFFERENT CULTIVATION CONDITIONS**

L. V. Ladygina

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

Temperature and irradiance effect was studied on the specific growth rate and biomass accumulation of the cryptophyte alga *Rhodomonas salina*. Optimal conditions for its cultivation were determined allowing to obtain the maximum biomass. *R. salina* was cultivated on the Conway medium (in our own modification) at a temperature of (20 ± 1), (24 ± 1), and (28 ± 1) °C and irradiance of 13,

67, 135, and 202 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. As shown, an increase in temperature up to above-optimal values resulted in a decrease of the microalga growth rate and biomass. For *R. salina*, there were no significant differences in growth rates at irradiance of 135 and 202 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (μ values were of (0.69 ± 0.04) and $(0.64 \pm 0.02) \text{ day}^{-1}$, respectively). The microalga growth slowed down at low irradiance (13 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) (μ value was of $(0.33 \pm 0.03) \text{ day}^{-1}$). The maximum biomass [$(3.74 \pm 0.28) \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$] was obtained at the optimal temperature [$(24 \pm 1) ^\circ\text{C}$] and irradiance of 135 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Under optimal cultivation conditions, maximum accumulation of proteins was registered at the exponential growth phase (29 %), and maximum accumulation of lipids was recorded at the stationary phase (41 %).

Keywords: microalga *Rhodomonas salina*, cultivation, temperature, irradiance, growth rate, biomass



УДК 581.526.323(292.471-751.2)

РЕВИЗИЯ МАКРОФИТОБЕНТОСА ЗАПОВЕДНОГО ТЕРРИТОРИАЛЬНО-АКВАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА БАКАЛЬСКОЙ КОСЫ (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2022 г. С. Е. Садогурский¹, И. К. Евстигнеева², Т. В. Белич¹,
И. Н. Танковская², С. А. Садогурская¹

¹ФГБУН «Никитский ботанический сад — Национальный научный центр РАН»,
Ялта, Российская Федерация

²ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация

E-mail: ssadogurskij@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.04.2020; после доработки 30.08.2020;
принята к публикации 03.03.2022; опубликована онлайн 07.06.2022.

Территориально-аквальный комплекс Бакальской косы, расположенной на северо-западе Крымского полуострова, представляет собой уникальный природный объект, который отличается высоким разнообразием биоты и ландшафтов. Несмотря на то, что он имеет статус ландшафтного парка, его компоненты претерпевают существенную антропогенную трансформацию. Структурный и функциональный фундамент большинства прибрежно-морских и лагунных биотопов комплекса формирует макрофитобентос. Однако информация о видовом составе и систематической структуре их флоры была неполной и не учитывала номенклатурно-таксономические изменения, принятые в фикологии в последние годы. В связи с этим по результатам собственных исследований выполнена ревизия флоры макрофитов морских и лагунных акваторий в границах заповедного территориально-аквального комплекса. Установлено, что она включает 64 вида: Chlorophyta — 23, Ochrophyta — 5, Rhodophyta — 31, Tracheophyta — 5. Таксономическая структура включает 5 классов, 16 порядков, 26 семейств, 37 родов. Анализ соотношения эколого-флористических группировок показал, что 51,6 % составляют олигосапробы. Преобладают коротковегетирующие виды (68,7 %). Среди галобных группировок доминируют морские и солоноватоводно-морские виды (суммарно 90,7 %). Преобладает тепловодный комплекс (45,3 %), но достаточно велик вклад видов-космополитов, отличающихся эврибионтностью (15,6 %). Раритетная фракция насчитывает 21 вид (32,8 %); макрофиты формируют основу биотопов, подлежащих особой охране согласно Директиве ЕС о местообитаниях (Council Directive 92/43/ЕЕС; коды 1110, 1150 и 1160). С учётом высокого экологического значения территориально-аквального комплекса необходимо прекратить промышленную добычу песка (она представляет основную угрозу и является трансформирующим фактором), а также увеличить площадь комплекса и повысить заповедный статус (либо как самостоятельного объекта, либо в составе крупного национального парка). Целесообразно включение территориально-аквального комплекса в структуру экологической сети Emerald для получения дополнительных возможностей для его защиты и сохранения. Представленные результаты являются основой для повторных гидробиотических исследований, которые позволят выявить масштаб и вектор изменений в составе и структуре макрофитобентоса и экосистемы в целом.

Ключевые слова: Чёрное море, Крымский полуостров, Бакальская коса, макрофитобентос, видовой состав, ревизия

Из-за специфических физико-химических свойств воды в природных водоёмах растворённые вещества и взвеси переносятся на различные расстояния, изменяя гидрохимические показатели среды обитания организмов и вызывая прямую физическую трансформацию береговой зоны. В районах с аккумулятивными берегами антропогенное вмешательство, влияя на направление и мощность потоков рыхлых наносов, стремительно изменяет конфигурацию и размеры береговых макроформ. Трансформации подвергаются и заповедные объекты, которые, казалось бы, достаточно удалены от источников негативного воздействия. Подобная участь постигла Бакальскую косу, расположенную на северо-западе Крымского полуострова. В последние годы из-за добычи песка на одноимённой банке ситуация настолько осложнилась, что ей заинтересовались даже представители центральных СМИ. Что касается научного сообщества, то Бакальская коса, будучи природным феноменом, издавна привлекала внимание исследователей. И выход в свет специального выпуска журнала «Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря» (2018 г., вып. 4), в котором ведущими специалистами разного профиля обобщены имеющиеся данные и представлены новые сведения, закономерен и актуален. Структурно-функциональный фундамент прибрежно-морских биотопов формируют макрофиты, а их зарослевые сообщества (в первую очередь речь о морских травах) замедляют донную и береговую абразию, что крайне важно в этом районе. Изменения не могли не коснуться растительного покрова, однако гидрботаническая информация (ни компилятивная, ни оригинальная) в упомянутом спецвыпуске, к сожалению, отражения не нашла. Ранее сотрудниками НБС-ННЦ и ФИЦ ИнБЮМ были выполнены исследования макрофитобентоса прибрежно-морских и лагунных акваторий заповедного территориально-аквального комплекса Бакальской косы (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010). Их результаты не были сведены, а данные о видовом составе не были опубликованы в полном объёме. Вместе с тем флористические списки являются фундаментом всех дальнейших исследований в сфере выявления и сохранения биологического разнообразия региона и требуют регулярной ревизии (Ена, 2012). С учётом изложенных обстоятельств, а также существенных номенклатурно-таксономических изменений, принятых в фикологии за последние годы, была поставлена цель: обобщить имеющиеся данные и выполнить ревизию флоры макрофитов прибрежно-морских и лагунных акваторий в границах заповедного территориально-аквального комплекса Бакальской косы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований. Характеристика природных условий района исследований в совокупности с данными о локализации гидрботанических разрезов и станций важна для понимания особенностей состава и распределения фитобиоты, а также для проведения повторных изысканий.

Аккумулятивная Бакальская коса расположена на северо-западном побережье Крымского полуострова в акватории Каркинитского залива Чёрного моря. Она сформирована узкой западной и широкой восточной ветвями, между которыми заключено лагунное озеро Бакальское (Бакал) (рис. 1). В период наших наблюдений её длина от основания до дистального конца (мыс Песчаный) составляла около 8 км, однако макроформа имеет подводное продолжение в виде одноимённой банки (Горячкин и Косьян, 2018 ; Зенкович, 1960). Морское дно приглубое. Западная ветвь косы и грунт морского дна сложены несортированными наносами без признаков заиливания (Зенкович, 1960). Интенсивное вдольбереговое течение и поток наносов, направленные от Тарханкутского полуострова на северо-восток, у Бакальской косы раздваиваются. Ранее одна ветвь, уходя к северу, формировала банку, а вторая, огибая мыс Песчаный, вновь отклонялась к коренному берегу и наращивала оконечность косы и широкую восточную ветвь. При этом её крутой подводный склон с глубиной и в направлении коренного берега постепенно выполаживался и заиливался. Естественные твёрдые грунты в изучаемом районе не представлены.

В период исследований температура поверхностного слоя морской воды достигала $+23...+25\text{ }^{\circ}\text{C}$, а минерализация — $17,2\text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$ (Садогурский, 2010); к настоящему времени последняя несколько повысилась из-за прекращения сброса вод с рисовых полей (Горячкин и Косьян, 2018). На восточной ветви косы в депрессиях между береговыми валами локализованы заболоченные участки и небольшие мелководные изолированные водоёмы, в период наблюдений имевшие глубину до 0,5 м, температуру $+30...+34\text{ }^{\circ}\text{C}$ и минерализацию $31\text{--}58\text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$. Обе ветви примыкают к интенсивно абрадируемому (0,5–3 м в год) клифу, сложенному глинами и формирующему южный и восточные берега озера Бакальского.

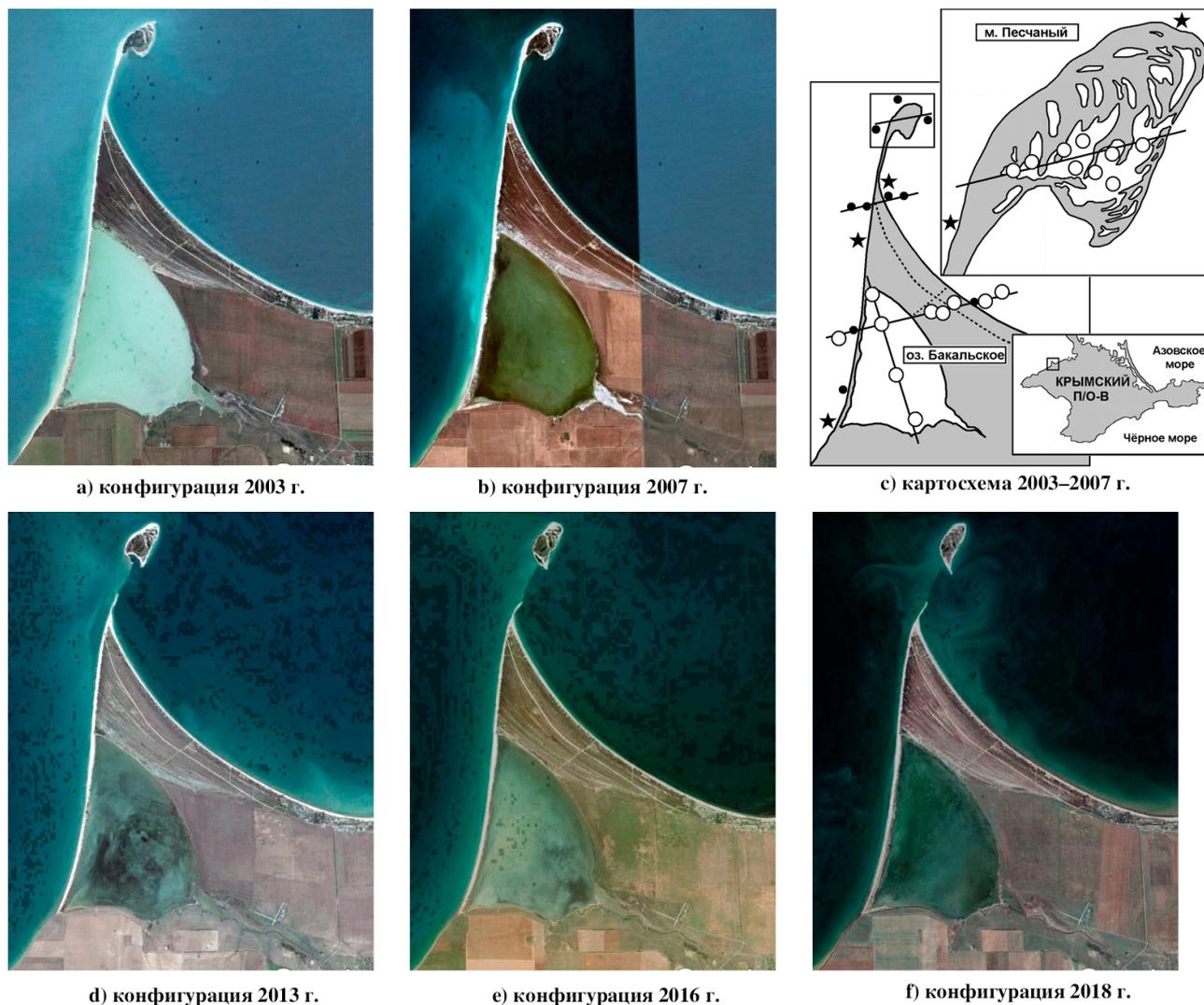


Рис. 1. Динамика конфигурации Бакальской косы в 2003–2018 гг. (a, b, d–f) по <https://earth.google.com/web/> и картосхема локализации пунктов отбора проб в 2003–2007 гг. (c) по (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010). На картосхеме: ○ — станции, где в 2003 г. зарегистрирована донная растительность и выполнен отбор проб; ● — станции, где в 2003 г. донная растительность не зарегистрирована; ★ — станции, где в 2007 г. зарегистрирована донная растительность и выполнен отбор проб

Fig. 1. Dynamics of the Bakalskaya Spit configuration in 2003–2018 (a, b, and d–f) according to <https://earth.google.com/web/> and a map of sampling points location in 2003–2007 (c) in accordance with (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010). On the map: ○ denotes stations where bottom vegetation was recorded and sampling was carried out in 2003; ● denotes stations where bottom vegetation was not registered in 2003; ★ denotes stations where bottom vegetation was recorded and sampling was carried out in 2007

В период наблюдений глубина озера, имеющего илистое (у пересыпи илисто-ракушечное) дно, составляла 0,6–0,8 м, температура — +28...+34 °С, а минерализация — 100 г·л⁻¹ (отмечена садка соли), хотя значения последней в разные годы варьируют в широких пределах (Курнаков и др., 1936 ; Шадрин и др., 2004). На дистальной, расширенной части косы зарегистрирована сложная сеть полуизолированных лагунных водоёмов с ракушечно-песчаным (местами с заиленным) дном, глубинами до 0,5 м, температурой +26...+29 °С и минерализацией 18–22 г·л⁻¹ (Садогурский, 2010).

В течение периода наших исследований макроформа была относительно стабильной (см. рис. 1а, б). Однако на фоне повышения уровня моря и ослабления вдольберегового потока наносов специалисты уже отмечали ускорение абразии с тенденцией к смещению и отделению дистальной части косы (Клюкин, 2005). Добыча песка, масштаб которой стал промышленным в 2015 г., усилила дефицит наносов и катастрофически ускорила процесс (см. рис. 1d–f). В настоящее время протока шириной 1 км отделяет новообразованный остров Песчаный от тела косы, сократившегося до 5,7 км; это вызвало полное изменение лито- и гидродинамических условий в районе, последствия чего не изучены (Горячкин и Косьян, 2018).

Ещё в 1972 г. прибрежно-морская акватория у Бакальской косы площадью 410 га получила статус памятника природы (прибрежный аквальный комплекс). В 2000 г., с объединением ещё 300 га самой косы и 810 га озера (всего 1520 га), объект превратился в территориально-аквальный. Он изменил статус и стал именоваться региональным ландшафтным парком «Бакальская коса» (с 2018 г. до настоящего времени он по факту функционирует в статусе ландшафтно-рекреационного парка). Территориально-аквальный комплекс входит в состав ИВА-территории BirdLife International (Important Bird and Biodiversity Area, ИВА) и водно-болотных угодий международного значения (рамсарских) «Каркинитский и Джарылгачский заливы» (Ramsar List, 2020).

Материал отбирали летом по общепринятой гидрботанической методике (Калугина, 1969). В 2003 г. в ходе погружений с использованием легководолазного оборудования на 19 станциях, расположенных в морских и лагунных акваториях (включая озеро Бакальское), отобрано 95 гидрботанических проб; в 2007 г. вручную на 5 станциях собрано 25 проб (см. рис. 1с). Визуальное (без отбора проб) обследование морского дна выполнено вплоть до глубины 12 м. Таким образом, станции и визуальные наблюдения охватывают все зоны бентали и большую часть спектра глубин, где в изучаемом районе зарегистрирован макроскопический растительный покров.

Объект исследования — бентосные макрофиты. Номенклатура макрофитов отделов Chlorophyta, Ochrophyta, Rhodophyta и Tracheophyta дана по AlgaeBase (2020), имена авторов таксонов — в стандартном сокращении в соответствии с рекомендациями IPNI (The International Plant Names Index, 2020). При необходимости дополнительно приведены номенклатурные комбинации по определителям, которые использованы в качестве базовых руководств при идентификации макроводорослей (Зинова, 1967 ; *Определитель высших растений Украины*, 1987). Продолжительность вегетации и фитогеографическая характеристика водорослей даны по А. А. Калугиной-Гутник (1975), сапробиологическая и галобная характеристики — по А. А. Калугиной-Гутник и Т. И. Ерёменко (неопубликованные данные) с уточнениями, касающимися морских трав (Садогурский, 2013 ; Садогурский и Белич, 2003). Ввиду небольших размеров Чёрного моря, а также взаимосвязи и взаимозависимости его отдельных прибрежных районов выделение раритетной фракции проводили с учётом всех опубликованных национальных и международных фитосозологических перечней, касающихся макрофитобиоты.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В периоды проведения наблюдений в границах заповедного территориально-аквального комплекса Бакальской косы макроскопическая бентосная растительность с биомассой 0,1–2,7 кг·м⁻² развивалась на мягких грунтах. В море наиболее подвижные песчаные и ракушечно-песчаные отложения (особенно у выпуклых участков берега вдоль западной ветви и на наиболее крутых подводных склонах восточной) были лишены постоянного растительного покрова. С глубины 4–5 м на них отмечено сообщество неприкрепленной формы *Phyllophora crispa* (Hudson) P. S. Dixon, 1964. При локальном снижении гидродинамики небольшие скопления встречаются и значительно ближе к берегу (вплоть до зоны псевдолиторали). Малоподвижные заиленные грунты в бухте у восточной ветви занимали сообщества *Zostera marina* Linnaeus, 1753, но с увеличением глубины и снижением освещенности роль трав в сложении растительного покрова уменьшалась, а роль неприкрепленной *Ph. crispa* возрастала. Во внутренних гипергалинных водоёмах восточной ветви косы и в озере Бакальском доминировали сообщества *Cladophora siwaschensis* K. I. Meyer, 1922 и *Ruppia maritima* Linnaeus, 1753. В псевдолиторали и на наиболее мелководных участках сублиторали водоёмов дистальной части косы, полуизолированных от моря аккумулятивными макроформами, доминировали сообщества *Ulva maeotica* (Proshkina-Lavrenko) P. M. Tsarenko, 2011. По мере усиления связи с морем, при увеличении глубины и уменьшении амплитуды и длительности сгонно-нагонных колебаний (с перераспределением воды через систему проток), псевдолитораль в этих лагунах становилась всё менее выраженной, а в сублиторали различные сообщества макроводорослей сменялись зарослями *Zannichellia palustris* subsp. *major* (Hartm.) Van Ooststroom & Reichgelt и *Zostera noltei* Hornemann, 1832. В общей сложности в границах объекта зарегистрировано 13 растительных сообществ, из них 10 — во внутренних водоёмах, в том числе 6 — на дистальной части косы. Здесь на небольшой площади в системе лагун, благодаря их различной обособленности от моря, формировался пространственный комплексный градиент среды, вдоль которого сопряжённо изменялись минерализация, температура, уровень воды и гранулометрический состав субстрата. Следует отметить, что в 2007 г. в морской акватории был обследован в том числе и покрытый макрофитами небольшой фрагмент антропогенного твёрдого субстрата, что среди прочего способствовало расширению списка видов, представленного ниже, однако не оказало существенного влияния на общие характеристики флоры, а тем более растительности, обследованного объекта.

При указании природоохранного статуса таксонов в списке видов использованы следующие обозначения: ◆ — European Red List of Vascular Plants (Bilz et al., 2011); ● — Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (Appendix I) (1979); ○ — Convention for the Protection of the Mediterranean Sea Against Pollution – Barcelona Convention, 1976 (Proposal for a Council Decision, 2009); * — Красная книга Украины (2009); † — Красная книга Российской Федерации (2008); □ — Red Data Book of the Republic of Bulgaria (2015); ★ — Black Sea Red Data Book (1999); ⊕ — Black Sea Red Data List (1997); ▲ — Красная книга Республики Крым (2015); ❖ — Красная книга Приазовского региона (2012). Используются следующие сокращения: ЛП — лагунная псевдолитораль; ЛС — лагунная сублитораль; МП — морская псевдолитораль; МС — морская сублитораль.

CHLOROPHYTA Rchb.

Ulvophyceae Mattox et K. D. Stewart

Bryopsidales J. H. Schaffn.

Bryopsidaceae Bory

Bryopsis J. V. Lamour.***Bryopsis hypnoides* J. V. Lamour. □: МС (Садогурский, 2010).**

Cladophorales Haeckel

Cladophoraceae Wille

Chaetomorpha Kütz.

Chaetomorpha aërea (Dillwyn) Kütz. [*Chaetomorpha chlorotica* (Mont.) Kütz.; *Chaetomorpha crassa* (C. Agardh) Kütz.]: ЛС (Садогурский, 2010).

Chaetomorpha gracilis Kütz.: ЛС (Садогурский, 2010).

Chaetomorpha linum (O. F. Müll.) Kütz.: ЛС, МС (Садогурский, 2010).

Cladophora Kütz.

Cladophora albida (Nees) Kütz. [*Cladophora albida* (Huds.) Kütz.]: ЛС, МП, МС (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010).

Cladophora laetevirens (Dillwyn) Kütz.: ЛС, МП (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010).

Cladophora liniformis Kütz.: МП (Евстигнеева и Танковская, 2011).

Cladophora sericea (Huds.) Kütz.: ЛС, МС (Садогурский, 2010).

Cladophora siwaschensis K. I. Mey. ▲: ЛП, ЛС преимущественно в озере Бакальском (Садогурский, 2010). Примечание: автором этой номенклатурной комбинации неверно указан С. J. Meyer (*AlgaeBase*, 2020), в то время как стандартным сокращением имени К. И. Мейера (1881–1965) является К. I. Mey. (*The International Plant Names Index*, 2020).

Cladophora vadorum (Aresch.) Kütz. ✱: МП (Евстигнеева и Танковская, 2011).

Rhizoclonium Kütz.

Rhizoclonium riparium (Roth) Harv. [*Rhizoclonium implexum* (Dillwyn) Kütz.]: ЛС (Садогурский, 2010).

Ulotrichales Borzi

Ulotrichaceae Kütz.

Ulothrix Kütz.

Ulothrix flacca (Dillwyn) Thur.: ЛП, ЛС (Садогурский, 2010).

Ulvales F. F. Blackman et Tansley

Phaeophilaceae D. F. Chappell, C. J. O'Kelly, L. W. Wilcox et G. L. Floyd

Phaeophila Hauck

Phaeophila dendroides (P. Crouan et H. Crouan) Batters: ЛС (Садогурский, 2010).

Ulvaceae J. V. Lamour. ex Dumort.

Ulva L.

Ulva clathrata (Roth) C. Agardh [*Enteromorpha clathrata* (Roth) Grev.]: ЛС (Садогурский, 2010).

Ulva intestinalis L. [*Enteromorpha intestinalis* (L.) Link, nom. illeg.?]: ЛП, ЛС, МП, МС (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010).

Ulva linza L. [*Enteromorpha linza* (L.) J. Agardh; *Enteromorpha ahlneriana* Bliding, nom. illeg.]: МП (Евстигнеева и Танковская, 2011).

Ulva maeotica (Proshk.-Lavr.) P. M. Tsarenko [*Enteromorpha maeotica* Proshk.-Lavr.]. ✱▲: ЛП, МП (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010).

Ulva prolifera O. F. Müll. [*Enteromorpha prolifera* (O. F. Müll.) J. Agardh]: ЛС (Садогурский, 2010).

Ulvellaceae Schmidle

Epicladia Reinke

Epicladia perforans (Huber) R. Nielsen [*Entocladia perforans* (Huber) Levring]: МП (Евстигнеева и Танковская, 2011).

Ulvella P. Crouan et H. Crouan

Ulvella lens P. Crouan et H. Crouan: ЛС (Садогурский, 2010).

Ulvella leptochaete (Huber) R. Nielsen, C. J. O'Kelly et B. Wysor [*Ectochoaete leptochaete* (Huber) Wille]: ЛС, МС (Садогурский, 2010).

Ulvella scutata (Reinke) R. Nielsen, C. J. O'Kelly et B. Wysor [*Pringsheimiella scutata* (Reinke) Marchew.]: ЛС, МС (Садогурский, 2010).

Ulvella viridis (Reinke) R. Nielsen, C. J. O'Kelly et B. Wysor [*Entocladia viridis* Reinke]. ☆: ЛС, МС (Садогурский, 2010).

OCHROPHYTA Caval.-Sm.

Phaeophyceae Kjellm.

Ectocarpales Bessey

Acinetosporaceae G. Hamel ex J. Feldmann

Feldmannia Hamel

Feldmannia lebelii (Aresch. ex P. Crouan et H. Crouan) Hamel: МП (Евстигнеева и Танковская, 2011).

Chordariaceae Grev.

Stilophora J. Agardh

Stilophora tenella (Esper) P. C. Silva [*Stilophora rhizodes* (Ehrh.) J. Agardh, nom. illeg.?). *+▲: МС (Садогурский, 2010).

Fucales Bory

Sargassaceae Kütz.

Treptacantha Kütz.

Treptacantha barbata (Stackh.) S. Orellana et M. Sansón [*Cystoseira barbata* (Stackh.) C. Agardh; *Cystoseira barbata* (Gooden. et Woodw.) C. Agardh, nom. illeg.]. ★☆○▲: МП (Евстигнеева и Танковская, 2011). Примечание: не является типичным обитателем Бакальской косы, в небольшом количестве зарегистрирован на твёрдом субстрате антропогенного происхождения.

Sphacelariales Mig.

Cladostephaceae Oltm.

Cladostephus C. Agardh

Cladostephus spongiosum f. *verticillatum* (Lightf.) Prud'homme [*Cladostephus verticillatus* (Lightf.) C. Agardh, nom. illeg.]. *: МП (Евстигнеева и Танковская, 2011).

Sphacelariaceae Decne.

Sphacelaria Lyngb.

Sphacelaria cirrosa (Roth) C. Agardh: МС (Садогурский, 2010).

RHODOPHYTA Wettst.

Florideophyceae Cronquist

Acrochaetiales Feldmann

Acrochaetiaceae Fritsch ex W. R. Taylor

Acrochaetium Nägeli

Acrochaetium parvulum (Kylin) Hoyt [*Kylinia parvula* (Kylin) Kylin]: МС (Садогурский, 2010).

Acrochaetium secundatum (Lyngb.) Nägeli [*Kylinia virgatula* (Harv.) Papenf.; *Kylinia secundata* (Lyngb.) Papenf.]: МП (Евстигнеева и Танковская, 2011).

Colaconematales J. T. Harper et G. W. Saunders
 Colaconemataceae J. T. Harper et G. W. Saunders
Colaconema Batters

Colaconema savianum (Menegh.) R. Nielsen [*Acrochaetium savianum* (Menegh.) Nägeli]: MC (Садогурский, 2010).

Corallinales P. C. Silva et H. W. Johans.
 Corallinaceae J. V. Lamour.
Hydrolithon (Foslie) Foslie

Hydrolithon farinosum (J. V. Lamour.) Penrose et Y. M. Chamb. [*Melobesia farinosa* J. V. Lamour.]: МП (Евстигнеева и Танковская, 2011).

Pneophyllum Kütz.

Pneophyllum confervicola (Kütz.) Y. M. Chamb. [*Melobesia minutula* Foslie]: ЛС, МС (Садогурский, 2010).

Pneophyllum fragile Kütz. [*Melobesia lejolisii* Rosan.]: ЛС, МС (Садогурский, 2010).

Gigartinales F. Schmitz
 Phyllophoraceae Willk.
Phyllophora Grev.

Phyllophora crispa (Huds.) P. S. Dixon [*Phyllophora nervosa* (DC.) Grev.]. ✚★⊕▲: МП, МС (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010).

Hapalidiales W. A. Nelson, J. E. Sutherland, T. J. Farr et H. S. Yoon

Hapalidiaceae J. E. Gray
Phymatolithon Foslie

Phymatolithon lenormandii (Aresch.) W. H. Adey [*Lithothamnion lenormandii* (Aresch.) Foslie]: ЛС, МС (Садогурский, 2010).

Peyssonneliales D. M. Kravesky, S. Fredericq et J. N. Norris

Peyssonneliaceae Denizot
Peyssonnelia Decn.

Peyssonnelia dubyi P. Crouan et H. Crouan: МС (Садогурский, 2010).

Ceramiales Nägeli
 Callithamniaceae Kütz.
Callithamnion Lyngb.

Callithamnion granulatum (Ducluz.) C. Agardh. ✚: ЛС (Садогурский, 2010).

Ceramiceae Dumort.
Ceramium Roth

Ceramium arborescens J. Agardh: ЛС, МС (Садогурский, 2010). Примечание: в соответствии с ранее принятой точкой зрения, согласно которой *C. arborescens* считался синонимом *C. rubrum* и для акваторий в границах заповедного объекта не приводился, но о его регистрации было сделано соответствующее замечание (Садогурский, 2010).

Ceramium deslongchampsii Chauv. ex Duby: МП (Евстигнеева и Танковская, 2011).

Ceramium diaphanum (Lightf.) Roth [*Ceramium tenuissimum* (Lyngb.) J. Agardh]: ЛС, МП, МС (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010).

Ceramium siliquosum var. *elegans* (Roth) G. Furnari [*Ceramium diaphanum* var. *elegans* (Roth) Roth; *Ceramium elegans* Ducl.]: ЛС, МС (Садогурский, 2010).

Ceramium virgatum Roth [*Ceramium pedicellatum* (Duby) J. Agardh, nom. illeg.; *Ceramium rubrum* (Huds.) C. Agardh, nom. illeg.]: ЛС, МП, МС (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010).

Dasyaceae Kütz.

Dasya C. Agardh

Dasya apiculata (C. Agardh) J. Agardh [*Dasyopsis apiculata* (C. Agardh) Zinova; *Eupogodon apiculatus* (C. Agardh) P. C. Silva]. *▲: МС (Садогурский, 2010).

Dasya baillouviana (S. G. Gmel.) Mont. [*Dasya pedicellata* (C. Agardh) C. Agardh]. ☉: ЛС, МП, МС (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010).

Rhodomelaceae Horan.

Chondria C. Agardh

Chondria capillaris (Huds.) M. J. Wynne [*Chondria tenuissima* (Gooden. et Woodw.) C. Agardh]: ЛС, МП, МС (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010).

Chondria dasyphylla (Woodw.) C. Agardh: МП (Евстигнеева и Танковская, 2011).

Laurencia J. V. Lamour.

Laurencia coronopus J. Agardh. *▲: МП, МС (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010).

Laurencia obtusa (Huds.) J. V. Lamour. ☉: МП, МС (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010).

Lophosiphonia Falkenb.

Lophosiphonia obscura (C. Agardh) Falkenb.: ЛС (Садогурский, 2010).

Osmundea Stackh., nom. rejic.

Osmundea hybrida (DC.) K. W. Nam [*Laurencia hybrida* (DC.) Lenorm., nom. illeg.?): *▲: ЛС (Садогурский, 2010).

Palisada K. W. Nam

Palisada thuyoides (Kütz.) Cassano, Senties, Gil-Rodríguez et M. T. Fujii [*Laurencia paniculata* J. Agardh]: ЛС (Садогурский, 2010).

Polysiphonia Grev.

Polysiphonia denudata (Dillwyn) Grev. ex Harv. [*Polysiphonia denudata* (Dillwyn) Kütz., nom. illeg.?): ЛС, МС (Садогурский, 2010).

Polysiphonia elongata (Huds.) Spreng. [*Polysiphonia elongata* (Huds.) Harv., nom. illeg.?): МС (Садогурский, 2010).

Polysiphonia opaca (C. Agardh) Moris et De Not. [*Polysiphonia opaca* (C. Agardh) Zanardini, nom. illeg.?): ЛС, МП, МС (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010).

Vertebrata Gray

Vertebrata fucoides (Huds.) Kuntze [*Polysiphonia fucoides* (Huds.) Grev.; *Polysiphonia nigrescens* (Dillwyn) Grev., nom. illeg.?): ЛС, МП, МС (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010).

Vertebrata subulifera (C. Agardh) Kuntze [*Polysiphonia subulifera* (C. Agardh) Harv.]: МП, МС (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010).

Wrangeliaceae J. Agardh

Spermothamnion Aresch.

Spermothamnion strictum (C. Agardh) Ardiss. ☉: МП (Евстигнеева и Танковская, 2011).

Stylonematophyceae H. S. Yoon, K. M. Müller, R. G. Sheath, F. D. Ott et D. Bhattacharya

Stylonematales K. M. Drew

Stylonemataceae K. M. Drew

Chroodactylon Hansg.*Chroodactylon ornatum* (C. Agardh) Basson [*Asterocytis ramosa* (Thwaites) Gobi ex F. Schmitz].

*: ЛП, ЛС, МС (Садогурский, 2010).

TRACHEOPHYTA Sinnott ex Cavalier-Smith.

Monocots

Alismatales R. Br. ex Bercht. et J. Presl

Ruppiaceae Horan., nom. cons.

Ruppia L.*Ruppia maritima* L. ◆▲❖: ЛС, в том числе в озере Бакальском (Садогурский, 2010).

Potamogetonaceae Bercht. et J. Presl

Stuckenia Börner*Stuckenia pectinata* (L.) Börner [*Potamogeton pectinatus* L.]: ЛС (Садогурский, 2010).*Zannichellia* L.*Zannichellia palustris* subsp. *major* (Hartm.) Ooststr. et Reichg. [*Z. major* Boenn.]. ▲❖: ЛС (Садогурский, 2010).

Zosteraceae Dumort., nom. cons.

Zostera L.*Zostera marina* L. ●★❖▲❖: МС (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010).*Zostera noltei* Hornem. [*Z. minor* (Cavol.) Nolte ex Rchb.; *Z. nana* Roth., nom. illeg.]. ★❖▲❖: ЛС, МС (Евстигнеева и Танковская, 2011 ; Садогурский, 2010).

Таким образом, макрофлора морских и лагунных акваторий в границах территориально-аквального комплекса Бакальской косы насчитывает 64 вида (здесь и далее учтены и внутривидовые таксоны): Chlorophyta — 23 (35,94 %), Ochrophyta — 5 (7,81 %), Rhodophyta — 31 (48,44 %), Tracheophyta — 5 (7,81 %). Наименьшее количество видов отмечено во внутренних водоёмах с наиболее высокой минерализацией и температурой воды; минимум (только *Cladophora siwaschensis* и *Ruppia maritima*) — в озере Бакальском и в мелководных водоёмах между относительно молодыми валами восточной ветви косы. В водоёмах более древней части этой ветви (ближе к озеру), имеющих бóльшую глубину, но меньшие температуру и минерализацию, видовой состав разнообразнее (6 видов). В лагунах дистальной части косы по мере усиления влияния моря со снижением температуры и минерализации воды количество видов от западного, наиболее обособленного водоёма к восточному увеличивается с 14 до 34. В общей сложности в системе полуизолированных лагун уровень видового разнообразия макрофитов ниже (37 видов), но сравним с таковым в прилегающих морских акваториях (45 видов).

В прибрежно-морских биотопах макроводоросли развиваются в основном эпифитно. Наиболее богат видовой состав эпифитов (и некоторых эндофитов) на талломах *Phyllophora crispa*; в совокупности с животным населением суммарный вес обрастаний может превышать вес фитофита. В данном плане здесь роль раковин моллюсков и побегов морских трав ниже, хотя в лагунах это, наоборот, основной субстрат для развития макроводорослей. Отдельно следует упомянуть *Cladophora siwaschensis*: в центральной части озера Бакальского она образует свободноплавающие скопления, которые по периферии прикрепляются к донным отложениям самосадочной соли.

Таксономическая структура флоры макрофитов включает 4 отдела, 5 классов, 16 порядков, 26 семейств и 37 родов (табл. 1). Если сравнивать с аналогичными структурами территориально-аквальных природных заповедников Крыма, к которым ландшафтный парк, будучи достаточно

крупным объектом, приближается по площади, вполне ожидаемо можно проследить наибольшее сходство с показателями, установленными для Лебяжьих островов (Sadogurskiy et al., 2019). Оно заметно, несмотря на разницу в общем количестве видов (которая обусловлена среди прочего меньшей степенью изученности) и отсутствие харофитов. Объясняется это даже не столько географической близостью, сколько почти одинаковым набором прибрежно-морских биотопов, включая серии лагун, в разной мере изолированных от моря.

Таблица 1. Таксономическая структура флоры макрофитов в прибрежно-морских и лагунных акваториях территориально-аквального комплекса Бакальской косы

Table 1. Taxonomic structure of the macrophyte flora in the coastal-marine and lagoonal water areas of the territorial-aquatic complex of the Bakalskaya Spit

Отдел	Количество таксонов по отделам, ед. / %				
	Классы	Порядки	Семейства	Роды	Виды
Chlorophyta	1 / 20,0	4 / 25,0	6 / 23,1	9 / 24,3	23 / 35,9
Ochromphyta	1 / 20,0	3 / 18,8	5 / 19,2	5 / 13,5	5 / 7,8
Rhodophyta	2 / 40,0	8 / 50,0	12 / 46,2	19 / 51,4	31 / 48,4
Tracheophyta	1 / 20,0	1 / 6,3	3 / 11,5	4 / 10,8	5 / 7,8
Всего	5 / 100,0	16 / 100,0	26 / 100,0	37 / 100,0	64 / 100,0

Анализ соотношения эколого-флористических группировок свидетельствует о том, что более половины видового списка составляют олигосапробы (рис. 2).

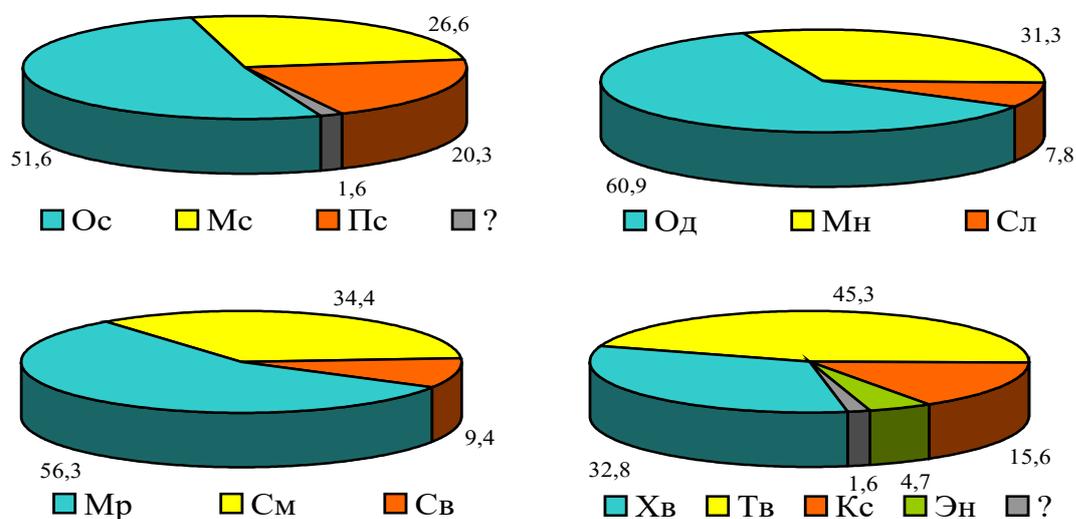


Рис. 2. Эколого-флористическая характеристика флоры макрофитов в прибрежно-морских и лагунных акваториях территориально-аквального комплекса Бакальской косы (доли группировок в %). Сапробиологические группировки: Ос — олигосапробы; Мс — мезосапробы; Пс — полисапробы. Группировки по продолжительности вегетации: Од — однолетние; Мн — многолетние; Сл — сезонные летние. Галобность: Мр — морские; См — солоноватоводно-морские; Св — солоноватоводные. Фитогеографический состав: Хв — холодноводные; Тв — тепловодные; Кс — космополиты; Эн — эндемики. ? — нет данных

Fig. 2. Ecological and floristic characteristics of the macrophyte flora in the coastal-marine and lagoonal water areas of the territorial-aquatic complex of the Bakalskaya Spit (ratios of groups are shown in %). Saprobial groups: Ос, oligosaprobies; Мс, mesosaprobies; and Пс, polysaprobies. Groups in terms of vegetation period duration: Од, annual; Мн, perennial; and Сл, summer seasonal. Halobity: Мр, marine; См, brackish-marine; and Св, brackish. Phytogeographic groups: Хв, cold-water; Тв, warm-water; Кс, cosmopolitans; and Эн, endemics. ? denotes lack of data

По продолжительности вегетации доминируют коротковегетирующие (однолетние и сезонные летние) виды. Среди галобных преобладают морские и солоноватоводно-морские виды; среди фитогеографических группировок, объединённых в два комплекса, — тепловодный комплекс. При этом здесь, как и у Лебяжьих островов, достаточно велик вклад видов-космополитов, отличающихся эврибионтностью. По комплексу эколого-флористических характеристик флора обследованного объекта также весьма напоминает таковую у Лебяжьих островов (Sadogurskiy et al., 2019). Из явных различий отметим отсутствие сезонных зимних видов (которые нередки и в летний период) и пресноводных. Последнее в совокупности с отсутствием харофитов обусловлено тем, что на косе в периоды проведения наших наблюдений не были представлены распредснённые прибрежно-морские и лагунные акватории (справедливости ради отметим, что к настоящему времени и у Лебяжьих островов их уже нет).

Раритетная фракция флоры макрофитов территориально-аквального комплекса Бакальской косы насчитывает 21 вид (32,81 %). В его границах локализованы прибрежно-морские биотопы, подлежащие особой охране согласно Директиве ЕС о местообитаниях (Council Directive 92/43/ЕЕС от 21.05.1992; коды биотопов: 1110 — песчаные прибрежные отмели, которые постоянно покрыты морской водой, незначительной глубины; 1150 — прибрежные лагуны; 1160 — большие мелководные заливы и бухты) (Interpretation Manual of European Union Habitats, 2007).

Учитывая высокий региональный и международный природоохранный статус участка, а также значительное разнообразие и раритетность фитобиоты, десять лет назад мы уже рекомендовали включить его в состав национального природного парка как целостное территориально-аквальное ядро наряду с заповедником «Лебяжьи острова» и заказником «Каркинитский» (Садогурский, 2009, 2010; Садогурский и др., 2009). Национальный природный парк предполагался одним из узловых объектов экологических сетей различного ранга в Северном Причерноморье: он должен был увеличить площадь абсолютно заповедных участков и обеспечить непрерывность международного Азово-Черноморского экокореидора. К сожалению, эти рекомендации не нашли воплощения, но отрадно, что они актуализированы (Мильчакова и Александров, 2018). Учитывая антропогенное нарушение литодинамического равновесия, которое, вероятно, повлекло за собой трансформацию всех компонентов заповедного территориально-аквального комплекса, необходимо его новое всестороннее обследование, включающее и масштабное гидрботаническое, с повторным отбором материала в ранее изученных пунктах (по крайней мере в тех, что сохранились на карте). Но даже в современном состоянии объект при имеющемся уровне информации отвечает критериям и заслуживает включения в экологическую сеть Emerald (как часть Панъевропейской экосети), цель создания которой — объединение и эффективный менеджмент участков, имеющих особую ценность для сохранения видов биоты и природных биотопов (Areas of Special Conservation Interest, ASCI) в странах Восточной Европы.

Заключение. В результате номенклатурно-таксономической ревизии установлено, что в морских и лагунных акваториях заповедного территориально-аквального комплекса Бакальской косы к настоящему времени зарегистрировано 64 вида макрофитов: Chlorophyta — 23, Ochrophyta — 5, Rhodophyta — 31, Tracheophyta — 5. Таксономическая структура флоры макрофитов включает 5 классов, 16 порядков, 26 семейств и 37 родов. Почти треть флористического списка составляет раритетная фракция, а биотопы, основу которых формируют макроводоросли и морские травы, подлежат особой охране согласно международным природоохранным документам. С учётом высокого эволюционного значения территориально-аквального комплекса в целом, а также ускоряющейся деградации косы нужны срочные меры. Прежде всего, необходимо ликвидировать одну из основных угроз — прекратить добычу песка. Актуальной остаётся идея увеличения площади и повышения заповедного статуса

территориально-аквального комплекса либо как самостоятельного объекта, либо в составе более крупного объекта в ранге национального парка или заповедника, которые обеспечены реальными управленческими и охранными структурами. Кроме того, целесообразно включение в экосеть Emerald, что даст новые возможности и дополнительные аргументы для его защиты и сохранения. Итоги настоящей публикации рассматриваются в качестве основы для дальнейших гидробиотических исследований с повторным отбором проб, что позволит выявить масштаб и вектор изменений в составе и структуре макрофитобентоса и экосистемы в целом.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН НБС-НИЦ (№ АААА-А19-119091190049-6) и ФИЦ ИнБЮМ (№ 121030300149-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Горячкин Ю. Н., Косьян Р. Д. Бакальская коса – уникальный природный объект Крымского полуострова (обзор) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря*. 2018. Вып. 4. С. 5–14. [Goryachkin Yu. N., Kosyan R. D. The Bakalskaya Spit is a unique natural object of the Crimean Peninsula (review). *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon morya*, 2018, iss. 4, pp. 5–14. (in Russ.)]
2. Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Летний макрофитобентос псевдо- и сублиторали Бакальской косы и прилегающей акватории Каркинитского залива (Чёрное море, Украина) // *Альгология*. 2011. Т. 21, № 3. С. 295–311. [Evstigneeva I. K., Tankovskaya I. N. Summer macrophytobenthos pseudo- and sublitoral of Bakal Plait and neighbouring regions of Karkinitsky Gulf (Black Sea, Ukraine). *Al'gologiya*, 2011, vol. 21, no. 3, pp. 295–311. (in Russ.)]
3. Ена А. В. *Природная флора Крымского полуострова*. Симферополь : Н. Орианда, 2012. 232 с. [Yena A. V. *Natural Flora of Crimean Peninsula*. Simferopol : N. Orianda, 2012, 232 p. (in Russ.)]
4. Зенкович В. П. *Морфология и динамика советских берегов Чёрного моря. Т. 2. Северо-западная часть*. Москва : АН СССР, 1960. 216 с. [Zenkovich V. P. *Morfologiya i dinamika sovetskikh beregov Chernogo morya. Vol. 2. Severo-zapadnaya chast'*. Moscow : AN SSSR, 1960, 216 p. (in Russ.)]
5. Зинова А. Д. *Определитель зелёных, бурых и красных водорослей южных морей СССР*. Москва ; Ленинград : Наука, 1967. 400 с. [Zinova A. D. *Opredelitel' zelenykh, burykh i krasnykh vodoroslei yuzhnykh morei SSSR*. Moscow ; Leningrad : Nauka, 1967, 400 p. (in Russ.)]
6. Калугина А. А. Исследование донной растительности Чёрного моря с применением легководолазной техники // *Морские подводные исследования*. Москва : Наука, 1969. С. 105–113. [Kalugina A. A. Issledovanie donnoi rastitel'nosti Chernogo morya s primeneniem legkovodolaznoi tekhniki. In: *Morskie podvodnye issledovaniya*. Moscow : Nauka, 1969, pp. 105–113. (in Russ.)]
7. Калугина-Гутник А. А. *Фитобентос Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1975. 248 с. [Kalugina-Gutnik A. A. *Fitobentos Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1975, 248 p. (in Russ.)]
8. Клюкин А. А. Экстремальные проявления неблагоприятных и опасных экзогенных процессов в XX веке в Крыму // *Геополитика и экогеодинамика регионов*. 2005. Вып. 1. С. 27–38. [Klyukin A. A. Extreme manifestations of the unfavorable and dangerous exogenous processes in the XX century in Crimea. *Geopolitika i ekogeodinamika v regionakh*, 2005, iss. 1, pp. 27–38. (in Russ.)]
9. *Красная книга Приазовского региона. Сосудистые растения* / под ред. В. М. Остапко, В. П. Коломийчука. Киев : Альтерпрес, 2012. 280 с. [*Red Data Book of Priazovsky Region. Vascular Plants* / V. M. Ostapko, V. P. Kolomiychuk (Eds). Kyiv : Alterpres, 2012, 280 p. (in Russ.)]
10. *Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы* / отв. ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга. Симферополь : АРИАЛ, 2015. 480 с. [*Red Book of the Republic of Crimea. Plants, Algae, and Fungi* / A. V. Yena, A. V. Fateryga (Eds). Simferopol : ARIAL, 2015, 480 p. (in Russ.)]
11. *Красная книга Российской Федерации (растения и грибы)*. Москва : Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 885 с. [*Red Book of the Russian Federation*

- (*Plants and Fungi*). Moscow : Tov-vo nauch. izd. KMK, 2008, 885 p. (in Russ.)]
12. Курнаков Н. С., Кузнецов В. Г., Дзенс-Литовский А. И., Равич М. И. *Соляные озёра Крыма*. Москва ; Ленинград : АН СССР, 1936. 278 с. [Kurnakov N. S., Kuznetsov V. G., Dzens-Litovskiy A. I., Ravich M. I. *Solyanye ozera Kryma*. Moscow ; Leningrad : AN SSSR, 1936, 278 p. (in Russ.)]
 13. Мильчакова Н. А., Александров В. В. Морские охраняемые акватории и проблемы природопользования в Каркинитском заливе (Чёрное море) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря*. 2018. Вып. 4. С. 50–58. [Milchakova N. A., Alexandrov V. V. Marine conservation areas and problems of nature management in the Karkinitzky Bay (the Black Sea). *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon morya*, 2018, iss. 4, pp. 50–58. (in Russ.)]
 14. *Определитель высших растений Украины* / под ред. Ю. Н. Прокудина, Д. Н. Доброчаевой, Б. В. Заверухи, В. И. Чопика, В. В. Протопоповой, Л. И. Крицкой. Киев : Наукова думка, 1987. 548 с. [*Opredelitel' vysshikh rastenii Ukrainy* / Yu. N. Prokudin, D. N. Dobrochaeva, B. V. Zaverukha, V. I. Chopik, V. V. Protoporova, L. I. Kritskaya (Eds). Kyiv : Naukova dumka, 1987, 548 p. (in Russ.)]
 15. Садогурский С. Е. Современное состояние и пути сохранения морского макрофитобентоса регионального ландшафтного парка «Бакальская коса» // *Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе* : материалы V Междунар. науч.-практ. конф., Симферополь, 22–24 октября 2009 г. Симферополь : [б. и.], 2009. С. 221–225. [Sadogurskiy S. Ye. Current state and ways of conservation of marine macrophytobenthos of regional landscape park “Bakalskaya Spit”. In: *Zapovedniki Kryma. Teoriya, praktika i perspektivy zapovednogo dela v Chernomorskom regione* : materialy V Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., Simferopol, 22–24 Oct., 2009. Simferopol : [s. n.], 2009, pp. 221–225. (in Russ.)]
 16. Садогурский С. Е. Макрофитобентос территориально-аквального комплекса Бакальской косы и прилегающей акватории Чёрного моря // *Заповідна справа в Україні*. 2010. Т. 16, вып. 1. С. 29–43. [Sadogurskiy S. Ye. Macrophytobenthos of territorial-aquatic complex of Bakalskaya Spit and adjacent Black Sea aquatory (Crimean Peninsula). *Zapovidna sprava v Ukraini*, 2010, vol. 16, iss. 1, pp. 29–43. (in Russ.)]
 17. Садогурский С. Е. К вопросу включения морских и лагунных акваторий в состав национального природного парка «Чаривна гавань» (АР Крым, Украина) // *Труды Никитского ботанического сада*. 2013. Т. 135. С. 85–95. [Sadogurskiy S. Ye. To the problem of including marine and lagoon water areas to the National Nature Park “Charivna gavan” (AR Crimea, Ukraine). *Trudy Nikitskogo botanicheskogo sada*, 2013, vol. 135, pp. 85–95. (in Russ.)]
 18. Садогурский С. Е., Белич Т. В. Современное состояние макрофитобентоса Казантипского природного заповедника (Азовское море). *Заповідна справа в Україні*. 2003. Т. 9, вып. 1. С. 10–25. [Sadogurskiy S. Ye., Belich T. V. Contemporary state of macrophytobenthos in Kazantip Nature Reserve (Azov Sea). *Zapovidna sprava v Ukraini*, 2003, vol. 9, iss. 1, pp. 10–25. (in Russ.)]
 19. Садогурский С. Е., Белич Т. В., Садогурская С. А. К вопросу выделения территориально-аквальных элементов региональной экосети в Крыму // *Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе* : материалы V Междунар. науч.-практ. конф., Симферополь, 22–24 октября 2009 г. Симферополь : [б. и.], 2009. С. 134–139. [Sadogurskiy S. Ye., Belich T. V., Sadogurskaya S. A. To problem of allocation of territorial-aquatic elements of the regional ecological network in Crimea. In: *Zapovedniki Kryma. Teoriya, praktika i perspektivy zapovednogo dela v Chernomorskom regione* : materialy V Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., Simferopol, 22–24 Oct., 2009. Simferopol : [s. n.], 2009, pp. 134–139. (in Russ.)]
 20. *Червона книга України. Рослинний світ* / під ред. Я. П. Дідуха. Київ : Глобалконсалтинг, 2009. 912 с. [*Red Data Book of Ukraine. Flora* / Ya. P. Didukh (Ed.). Kyiv : Globalkonsalting, 2009, 912 p. (in Ukr.)]
 21. Шадрин Н. В., Голубков С. М., Балущкина Е. В., Орлеанский В. К., Миходюк О. С. Отклик экосистемы гиперсолёного Бакальского

- озера (Крым) на климатические особенности 2004 года // *Морской экологический журнал*. 2004. Т. 3, № 4. С. 74. [Shadrin N. V., Golubkov S. M., Balushkina E. V., Orleanskiy V. K., Mikhodyuk O. S. Ecosystem response of hypersaline Bakalskoye Lake (Crimea, Black Sea) on climatic peculiarities of 2004. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2004, vol. 3, no. 4, pp. 74. (in Russ.)]
22. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway / Guiry M. D., Guiry G. M. (Eds) : [site], 2020. URL: <http://www.algaebase.org> [accessed: 06.04.2020].
 23. Bilz M., Kell S. P., Maxted N., Lansdown R. V. *European Red List of Vascular Plants*. Luxembourg : Publications Office of the European Union, 2011, 130 p.
 24. *Black Sea Red Data Book* / H. J. Dumont (Ed.). New York : United Nations Office for Project Services, 1999, 413 p.
 25. *Black Sea Red Data List*. 1997. URL: <http://www.grid.unep.ch/bsein/redbook/about/datalist.htm> [accessed: 06.04.2020].
 26. *Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats*. Appendix I: *Strictly Protected Flora Species*. Bern : Council of Europe, 1979, 24 p. (European Treaty Series ; no. 104). URL: <https://www.coe.int/en/web/conventions/full-list?module=treaty-detail&treaty-num=104> [accessed: 06.04.2020].
 27. *Interpretation Manual of European Union Habitats*. EUR 27. Brussels : European Commission, DG Environment, 2007, 144 p.
 28. *Proposal for a Council Decision Establishing the Position to be Adopted on Behalf of the European Community With Regard to Proposals for Amending Annexes II and III to the Protocol Concerning Specially Protected Areas and Biological Diversity in the Mediterranean (SPA/BD Protocol) of the Convention for the Protection of the Marine Environment and the Coastal Region of the Mediterranean (Barcelona Convention) at the Sixteenth Meeting of the Contracting Parties*. COM (2009) 585 final. Brussels : Commission on the European Communities, 2009, 13 p. URL: <http://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/PDF/?uri=CELEX:52009PC0585&from=EN> [accessed: 06.04.2020].
 29. *Ramsar List. The List of Wetlands of International Importance*. Publ. 25 Feb., 2020. [Ramsar, Iran], 2020, 55 p. URL: <https://www.ramsar.org/sites/default/files/documents/library/sitelist.pdf> [accessed: 06.04.2020].
 30. *Red Data Book of the Republic of Bulgaria*. Vol. 1. *Plants and Fungi* / D. Peev, V. Vladimirov (Eds). Sofia : BAS & MOEW, 2015, 881 p.
 31. Sadogurskiy S. Ye., Belich T. V., Sadogurskaya S. A. Macrophytes of the marine areas in the nature reserves of the Crimean Peninsula (the Black Sea and the Sea of Azov). *International Journal on Algae*, 2019, vol. 21, iss. 3, pp. 253–270. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v21.i3.50>
 32. *The International Plant Names Index (IPNI)* / Royal Botanic Gardens, Kew ; Harvard University Herbarium ; Australia National Herbarium : [site], 2020. URL: <http://www.ipni.org> [accessed: 06.04.2020].

**REVISION OF MACROPHYTOBENTHOS
OF THE PROTECTED TERRITORIAL-AQUATIC COMPLEX
OF THE BAKALSKAYA SPIT
(THE BLACK SEA)**

**S. Ye. Sadogurskiy¹, I. K. Evstigneeva², T. V. Belich¹,
I. N. Tankovskaya², and S. A. Sadogurskaya¹**

¹Nikitsky Botanical Gardens – National Scientific Center of RAS, Yalta, Russian Federation

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

E-mail: ssadogurskiy@yandex.ru

The territorial-aquatic complex of the Bakalskaya Spit located in the northwestern Crimean Peninsula is a unique natural object, with a high variety of biota and landscapes. Despite the fact that it has the conservation status of a landscape park, its components undergo significant anthropogenic

transformation. In this complex, structural and functional basis of the most coastal-marine and lagoonal biotopes is formed by microphytobenthos. However, the information on flora species composition and systematic structure was incomplete, and the latest changes in nomenclature and taxonomy adopted in phycology were not taken into account. In this regard, based on the data of our own research, we revised the macrophyte flora of marine and lagoonal water areas within the boundaries of the protected territorial-aquatic complex. As established, the flora includes 64 species: Chlorophyta, 23; Ochrophyta, 5; Rhodophyta, 31; and Tracheophyta, 5. The taxonomic structure includes 5 classes, 16 orders, 26 families, and 37 genera. According to the analysis of the ratio of ecological and floristic groups, 51.6 % are oligosaprobies. Short-vegetation species prevail (68.7 %). Among halobity groups, prevalence of marine and brackish-marine species was registered (in total, 90.7 %). A warm-water complex prevailed (45.3 %), but the contribution of cosmopolitan species characterized by eurybiontity was quite large (15.6 %). The rare fraction of the marine macrophyte flora includes 21 genera (32.8 %); habitats formed by macrophyte communities are listed in the EU Habitats Directive – Council Directive 92/43/EEC of 21 May, 1992 (codes 1110, 1150, and 1160). Considering high zoological significance of the territorial-aquatic complex analyzed, industrial sand mining must be stopped, since this is the main threat and a transforming factor. Moreover, the area of the complex has to be expanded, and the conservation status has to be risen (either as an independent object or as part of a large national park). It is also advisable to include the complex in the Emerald Network to provide additional opportunities for its protection and preservation. The presented results are the basis for additional hydrobotanical studies aimed at revealing the scale and vector of alterations in the composition and structure of macrophytobenthos and the entire ecosystem.

Keywords: Black Sea, Crimean Peninsula, Bakalskaya Spit, macrophytobenthos, species composition, revision



УДК [574.587:591.54](262.54.04)

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА МЕРОПЛАНКТОНА В РАЙОНЕ МОРСКОГО ПОРТА КАВКАЗ, КЕРЧЕНСКИЙ ПРОЛИВ

© 2022 г. **Ж. П. Селифонова^{1,2}, Э. З. Самышев²**

¹Государственный морской университет имени адмирала Ф. Ф. Ушакова,
Новороссийск, Российская Федерация

²ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: selifa@mail.ru

Поступила в редакцию 12.10.2020; после доработки 22.10.2020;
принята к публикации 03.03.2022; опубликована онлайн 07.06.2022.

В северной части Керченского пролива (район морского порта Кавказ) был проведён мониторинг видового состава меропланктона, распределения его обилия и сезонной динамики численности. Материалом для исследования послужили сборы зоопланктона в разные сезоны 2017–2019 гг. в портовом районе и за его пределами. Тотальные ловы зоопланктона производили большой сетью Джеди (диаметр входного отверстия — 37 см, размер ячеи — 120 мкм) на глубинах от 5 до 8 м. Пробы фиксировали 2–4%-ным раствором нейтрального формальдегида и обрабатывали в лабораторных условиях по стандартной методике. Обнаружено 32 таксона меропланктона. Отмечено, что по плотности меропланктон загрязнённого района не уступает меропланктону относительно чистого участка и обеспечивает в них достаточный репродуктивный потенциал. В портовом районе массовыми были личинки усоногих раков и моллюсков, за пределами порта — личинки усоногих раков и двустворчатых моллюсков. Основу пула меропланктона составляли виды, толерантные к эвтрофикации вод и сульфидному заражению донных осадков, — личинки брюхоногих моллюсков *Bittium reticulatum*, личинки двустворчатых моллюсков *Abra segmentum*, *Cerastoderma glaucum* (летом) и *Mytilaster lineatus* (в начале осени), личинки усоногих раков *Amphibalanus improvisus* (весной). В сезонной динамике меропланктона исследуемого района выявлено летне-осеннее увеличение обилия, характерное для черноморских вод. Период наибольшего нереста донных животных и выхода в пелагиаль личинок продолжался с апреля по октябрь. Отмечено три пика плотности (апрель, июнь и сентябрь), которые были наиболее выражены в районе порта весной, а в открытой части — в начале осени.

Ключевые слова: меропланктон, численность, сезонная динамика, Керченский пролив

Керченский пролив с прилегающими акваториями Азово-Черноморского бассейна — важнейшая транспортная артерия, зона интенсивного судоходства и функционирования портовых комплексов, а также рыбопромысловый район (Будниченко и Фирулина, 1998 ; Фашук и Петренко, 2008). Наличие крупных терминалов и портов, постройка Тузлинской дамбы, дампинг грунта, перевалка жидких и сухих грузов и нефтяное загрязнение привели к нарушению естественного процесса осадконакопления, изменению динамики вод и загрязнению донных осадков, а также явились ключевым фактором перестройки структуры макрозообентоса — основы кормовой базы промысловых рыб пролива (Еремеев и др., 2008 ; Фашук и др., 2012). В северной части Керченского пролива (коса Чушка) расположен второй по грузообороту в Азово-Черноморском бассейне морской порт Кавказ, через который до 2018–2020 гг. осуществлялись пассажирское

и автомобильное паромное сообщение с портом Крым и перевозка грузовых железнодорожных составов. Во время сильного шторма в ноябре 2007 г. в Керченском проливе получили повреждения торговые суда, в воду попало около тысячи тонн нефтепродуктов, а в районе порта Кавказ затонул сухогруз с серой. Значительное загрязнение вод негативно сказалось на развитии псаммофильных донных сообществ у западного побережья косы Чушка (Головкина и Набоженко, 2012). На основе анализа современного и ретроспективного распределения макрозообентоса в Керченском проливе, его видовой структуры и показателей развития донных сообществ в ряде работ были оценены изменения в бентосных сообществах под влиянием антропогенной нагрузки (Головкина и Набоженко, 2012; Самышев, 2004; Фашук и др., 2012). Между тем для района морского порта Кавказ, с его хроническим техногенным загрязнением, такие данные в целом отсутствуют.

Общеизвестно, что состояние личинок донных животных (меропланктона) является одним из основных показателей состояния бентоса, его таксономического состава и плотности (Куликова и др., 2017). Между тем полносезонный мониторинг динамики структуры меропланктона и его современного состояния в этом районе не проводили.

Цель настоящей работы — изучить видовой состав и распределение обилия меропланктона морского порта Кавказ, а также сезонную динамику его численности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили сборы зоопланктона в разные сезоны в 2017–2019 гг. в порту Кавказ и за его пределами (рис. 1). Тотальные ловы зоопланктона производили большой сетью Джеди (диаметр входного отверстия — 37 см, размер ячеек — 120 мкм) на глубинах от 5 до 8 м. Пробы фиксировали 2–4%-ным раствором нейтрального формальдегида и обрабатывали в лабораторных условиях по стандартной методике. Предварительно из общих проб зоопланктона выделяли личинок моллюсков и фиксировали в 70%-ном этаноле. Всего проанализировано 56 планктонных проб.

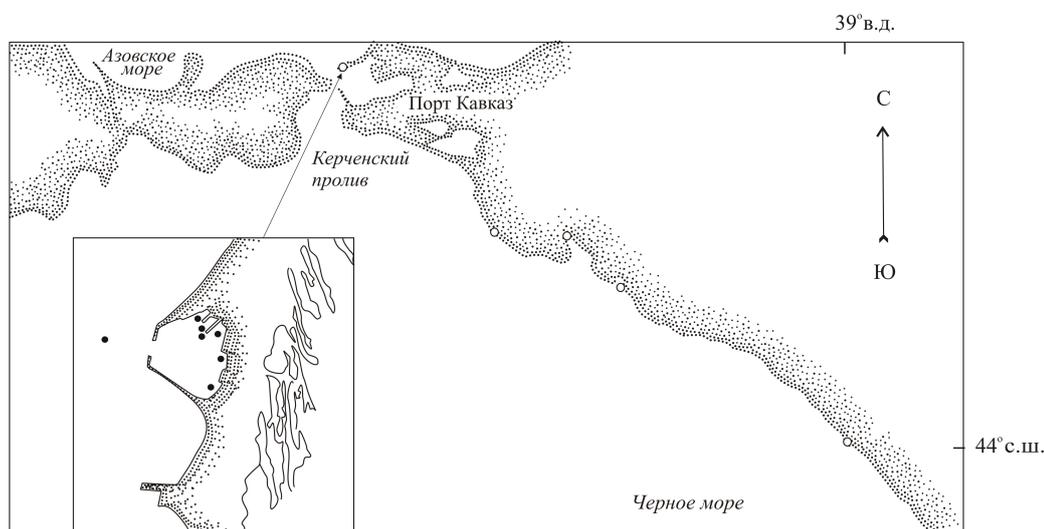


Рис. 1. Схема отбора проб зоопланктона в Керченском проливе (на врезке — район порта Кавказ)

Fig. 1. Map of sampling in the Kerch Strait (the seaport Kavkaz is shown in the inset)

Морской порт Кавказ расположен на Таманском полуострове (коса Чушка) в северной части Керченского пролива (см. рис. 1). Мелководный и сравнительно неширокий Керченский пролив относится к акватории Азовского моря и соединяет его с Чёрным. Его длина — 43 км, ширина варьирует от 4 до 42 км. Наибольшие глубины при входе в пролив со стороны Азовского моря составляют $\leq 10,5$ м, со стороны Чёрного — 18 м. При продвижении к середине пролива глубины

постепенно уменьшаются и на большей площади составляют около 5,5 м. Основная роль в формировании течений Керченского пролива принадлежит ветру (Еремеев и др., 2003). Циркуляция вод в проливе зависит не только от ветра, но и от разности уровней моря на концах пролива, обусловленной сгонно-нагонными колебаниями уровня и различиями в пресном балансе Чёрного и Азовского морей. По данным авторов, преобладающим является перенос вод в проливе из Азовского моря в Чёрное. Температура воды в Керченском проливе в осенне-зимний период обычно на 2–4 °С выше, чем в открытом море. В летние месяцы в результате водообмена между Азовским и Чёрным морем температура воды в проливе ниже, чем в прибрежной зоне. В этом районе, на стыке черноморских и азовоморских вод, располагается фронтальная зона с большими градиентами солёности (от 11 ‰ на севере пролива до 17 ‰ на юге), которая имеет ключевое значение для распределения донных сообществ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В составе сообщества личинок донных животных морского порта Кавказ за весь период исследования отмечено 32 таксона: Bivalvia — 7, Gastropoda — 6, Polychaeta — 13, Cirripedia — 1, Decapoda — 5. Из них 1 идентифицирован до семейства, 4 — до рода, 27 — до вида (табл. 1).

Таблица 1. Таксономический состав меропланктона в районе морского порта Кавказ (+ — таксон обнаружен; ++ — обычный; +++ — массовый)

Table 1. Meroplankton taxonomic composition in the seaport Kavkaz area (+, the taxon was found; ++, common; and +++, mass)

POLYCHAETA		CIRRIPEDIA	
Nephtyidae Grube, 1850		Balaninae Leach, 1817	
<i>Nephtys hombergii</i> Savigny in Lamarck, 1818	+	<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	+++
<i>Nephtys</i> sp.	+	BIVALVIA	
Polynoidae Kinberg, 1856		Mytilidae Rafinesque, 1815	
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	+	<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	++
Nereididae Blainville, 1818		<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	+++
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	+	Myidae Lamarck, 1809	
<i>Hediste diversicolor</i> (O. F. Müller, 1776)	+	<i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758	+
Nereididae gen. sp.	+	Arcidae Lamarck, 1809	
Spionidae Grube, 1850		<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	+
<i>Prionospio cirrifera</i> Wirén, 1883	+	Cardiidae Lamarck, 1809	
<i>Pygospio elegans</i> Claparède, 1863	+	<i>Cerastoderma glaucum</i> (Bruguère, 1789)	++
<i>Microspio mecznikowianus</i> (Claparède, 1869)	+	Moerellinae M. Huber, Langleit & Kreipl, 2015	
<i>Polydora cornuta</i> Bosc, 1802	+	<i>Moerella</i> sp.	+
<i>Marenzelleria neglecta</i> Sikorski & Bick, 2004	+	Semelidae Stoliczka, 1870 (1825)	
Capitellidae Grube, 1862		<i>Abra segmentum</i> (Récluz, 1843)	++
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	+	GASTROPODA	
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	+	Muricidae Rafinesque, 1815	
DECAPODA		<i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846)	+
Diogenidae Ortmann, 1892		Cerithiidae J. Fleming, 1822	
<i>Diogenes pugilator</i> (P. Roux, 1829)	+	<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	+++
Upogebiidae Borradaile, 1903		Hydrobiidae Stimpson, 1865	
<i>Upogebia pusilla</i> (Petagna, 1792)	+	<i>Hydrobia acuta</i> (Draparnaud, 1805)	+
Alpheidae Rafinesque, 1815		Pyramidellidae Gray, 1840	
<i>Alpheus dentipes</i> Guérin, 1832	+	<i>Chrysallida</i> sp.	+
Palaemonidae Rafinesque, 1815		Nassariidae Iredale, 1916 (1835)	
<i>Palaemon elegans</i> Rathke, 1836	+	<i>Tritia reticulata</i> (Linnaeus, 1758)	+
Panopeidae Ortmann, 1893		Rissoidae Gray, 1847	
<i>Rhithropanopeus harrisi</i> (Gould, 1841)	+	<i>Rissoa</i> sp.	+

Наибольшее количество таксонов (23–26) обнаружено в июне и сентябре, наименьшее (2–4) — в холодное время года. Среднемноголетние количественные показатели плотности меропланктона в районе порта $[(0,77 \pm 0,32)$ тыс. экз. \cdot м $^{-3}$] незначительно отличались от таковых на фоновой станции $[(0,93 \pm 0,31)$ тыс. экз. \cdot м $^{-3}$] (табл. 2).

Таблица 2. Средняя численность меропланктона в различных районах порта Кавказ в 2017–2019 гг.

Table 2. Mean meroplankton abundance in different areas of the seaport Kavkaz in 2017–2019

Район	Численность, тыс. экз. \cdot м $^{-3}$					
	$N_{общ}$	N_{cir}	N_{biv}	N_{gast}	N_{pol}	N_{dec}
Порт	$0,77 \pm 0,32$	$0,42 \pm 0,33$	$0,15 \pm 0,07$	$0,12 \pm 0,1$	$0,06 \pm 0,02$	$0,02 \pm 0,03$
Фон	$0,93 \pm 0,31$	$0,33 \pm 0,2$	$0,54 \pm 0,6$	$0,013 \pm 0,01$	$0,027 \pm 0,02$	$0,02 \pm 0,02$

Примечание: $N_{общ}$ — общая численность; N_{cir} , N_{biv} , N_{gast} , N_{pol} и N_{dec} — численность Cirripedia, Bivalvia, Gastropoda, Polychaeta и Decapoda соответственно.

Note: $N_{общ}$ denotes total abundance; N_{cir} , N_{biv} , N_{gast} , N_{pol} , and N_{dec} denote abundance of Cirripedia, Bivalvia, Gastropoda, Polychaeta, and Decapoda, respectively.

В порту массовыми были личинки усоногих раков (54,5 % от общей численности меропланктона) и моллюсков (34,9 %; из них 19,4 % приходилось на долю Bivalvia, а 15,5 % — на Gastropoda). За пределами порта массовыми были личинки усоногих раков (35,4 %) и двустворчатых моллюсков (58,0 %). Доля меропланктона в составе зоопланктона в среднем составляла 30,4 % в порту и 19,9 % на фоновой станции. В районе исследования температура поверхностного слоя воды изменялась от +6,2 °C в феврале до +24,7 °C в июле (рис. 2).

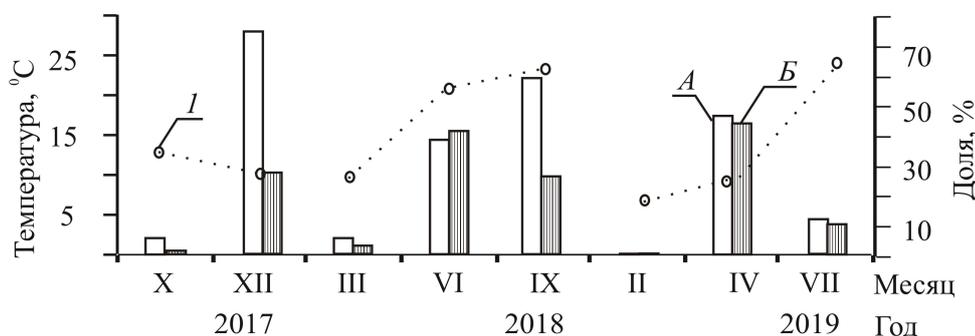


Рис. 2. Сезонные изменения температуры поверхностного слоя воды (1) и доли меропланктона в зоопланктоне (% от общей численности зоопланктона) в районе морского порта Кавказ в 2017–2019 гг. (А — порт; Б — фон)

Fig. 2. Seasonal changes in surface water temperature (1) and ratio of meroplankton in zooplankton (% of total zooplankton abundance) in the seaport Kavkaz area in 2017–2019 (A, the seaport; B, the background station)

Доля меропланктона в зоопланктоне в течение периода наблюдений колебалась от 0,003–0,0015 % в феврале до 74,8 % в декабре (см. рис. 2).

Существенный рост доли меропланктона в зоопланктоне зафиксирован при низких температурах (+6...+10 °C), во время сезонного спада в размножении голопланктона. Значение было высоким в декабре и апреле, когда личинки усоногих раков составляли основу пула меропланктона. В летние и раннеосенние месяцы, при прогреве воды до +21...+24,5 °C, количество личинок донных животных в зоопланктоне закономерно увеличивалось. В динамике численности меропланктона отмечено три пика плотности (апрель, июнь и сентябрь); они были наиболее выражены в районе порта весной (2,9 тыс. экз. \cdot м $^{-3}$), а в открытой части — в начале осени (2,6 тыс. экз. \cdot м $^{-3}$) (рис. 3).

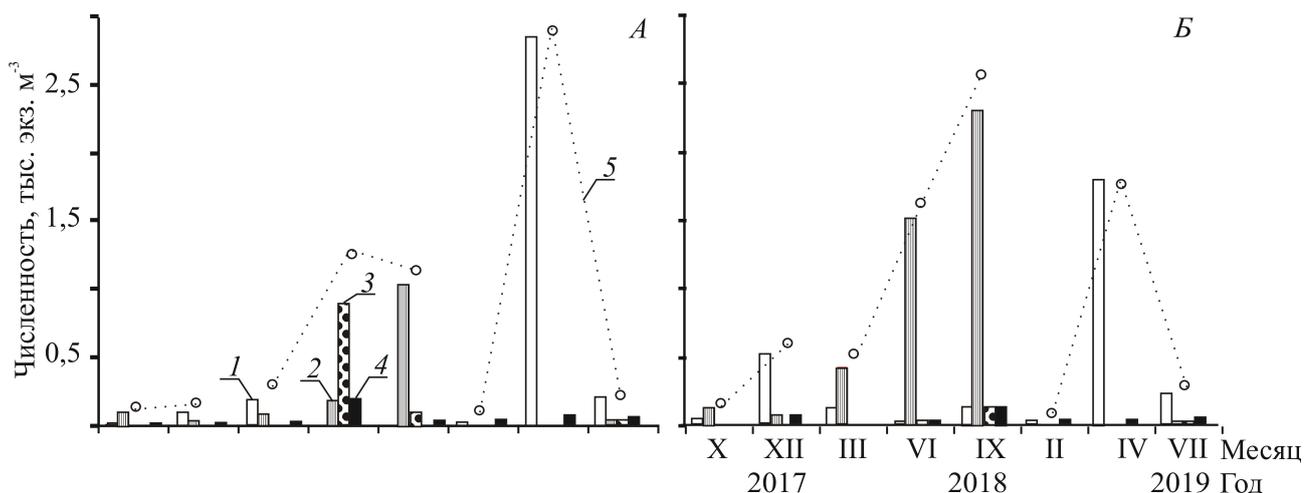


Рис. 3. Сезонная динамика численности (тыс. экз.·м⁻³) меропланктона в районе морского порта Кавказ в 2017–2019 гг.: А — порт; Б — фон (1 — усонogie раки; 2 — двустворчатые моллюски; 3 — брюхоногие моллюски; 4 — полихеты; 5 — суммарный меропланктон)

Fig. 3. Seasonal dynamics of meroplankton abundance (thousand ind.·m⁻³) in the seaport Kavkaz area in 2017–2019: А, the seaport; Б, the background station (1, barnacles; 2, bivalves; 3, gastropods; 4, polychaetes; and 5, total meroplankton)

Фенология личинок донных беспозвоночных. В октябре — декабре 2017 г., при температуре +10...+13 °С, меропланктон был представлен слабо (2–4 таксона) ввиду сезонного затухания размножения донных беспозвоночных. В октябре доля меропланктона в составе зоопланктона не превышала 0,5–4,5 %. Повсеместно общая численность личинок донных животных составляла не более 0,12 тыс. экз.·м⁻³. Осенняя генерация личинок донных беспозвоночных была представлена в основном таковыми двустворчатых моллюсков *Mytilus galloprovincialis* (93,6 %) и усоногих раков *Amphibalanus improvisus* (6,4 %). В декабре общая численность меропланктона колебалась от (0,3 ± 0,07) тыс. экз.·м⁻³ в порту до 0,61 тыс. экз.·м⁻³ в открытой части. Вклад меропланктона в общую численность зоопланктона возрос в среднем до 30 и 74,8 % соответственно. В районе порта доминировали личинки усоногих раков *A. improvisus* — (0,29 ± 0,06) тыс. экз.·м⁻³ (96,2 % от общей численности меропланктона). В открытой части отмечены, наряду с ними, личинки двустворчатых моллюсков *M. galloprovincialis*.

К концу марта 2018 г. вода прогрелась до +10 °С, доля меропланктона в составе зоопланктона увеличилась до 4–5,6 %. В планктоне обнаружены личинки многощетинковых червей *Polydora cornuta*, усоногих раков *A. improvisus* и двустворчатых моллюсков *M. galloprovincialis*. Общая численность меропланктона составляла (0,34 ± 0,05) тыс. экз.·м⁻³ (порт) и 0,57 тыс. экз.·м⁻³ (фон). В июне, с повышением температуры воды до +21 °С, число таксонов возросло до 23–26; численность меропланктона в этот период колебалась от (1,4 ± 0,09) тыс. экз.·м⁻³ в порту до 1,6 тыс. экз.·м⁻³ за его пределами. Доля меропланктона в составе зоопланктона достигала 38,6–44,9 %. В портовом районе в заметном количестве отмечены личинки брюхоногих моллюсков *B. reticulatum* [(0,9 ± 0,05) тыс. экз.·м⁻³], а за пределами порта — личинки двустворчатых моллюсков *Mytilaster lineatus* (0,8 тыс. экз.·м⁻³), *Abra segmentum* (0,33 тыс. экз.·м⁻³) и *Cerastoderma glaucum* (0,3 тыс. экз.·м⁻³). Наряду с личинками этих видов, в незначительных количествах зарегистрированы личинки десятиногих раков *Diogenes pugilator*, *Upogebia pusilla*, *Palaemon elegans* и *Rhithropanopeus harrisi*, многощетинковых червей *Nephtys hombergii*, *Harmothoe imbricata*, *Alitta succinea*, *Hediste diversicolor*, *Nereididae* gen. sp., *Pygospio elegans*, *Microspio mecznikowianus* и *P. cornuta*, трохофоры *Heteromastus filiformis*,

Capitella capitata, двустворчатых моллюсков *Mya arenaria* и *Moerella* sp., брюхоногих моллюсков *Tritia reticulata*, *Hydrobia acuta*, *Rissoa* sp. и *Chrysallida* sp., усоногих раков *A. improvisus*. В сентябре идентифицировано 12 таксонов меропланктона. Доля меропланктона в составе зоопланктона достигала 27,4–59,9 %. Численность меропланктона находилась в пределах от $(1,2 \pm 0,07)$ тыс. экз. \cdot м⁻³ (порт) до 2,6 тыс. экз. \cdot м⁻³ (фон). Осенний подъём численности меропланктона в сентябре можно связать с присутствием в планктоне гребневика *Beroe ovata* Bruguière, 1789 (0,001 тыс. экз. \cdot м⁻³), который питается гребневиком *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1865. Уменьшение плотности зоопланктонофага *M. leidy* приводит к возрастанию плотности голо- и меропланктона (Гребневик *Mnemiopsis leidy*, 2000). В начале осени комплекс доминантных видов меропланктона состоял в основном из личинок двустворчатых моллюсков *M. lineatus*, плотность которых в открытой части достигала максимума — 2,3 тыс. экз. \cdot м⁻³ (84,8–86 % общей численности меропланктона). Вклад брюхоногих моллюсков *B. reticulatum* не превышал 7–8,6 %. В это время в планктоне единично присутствовали личинки двустворчатых моллюсков *Anadara kagoshimensis*, брюхоногих моллюсков *Rapana venosa*, десятиногих раков *D. pugilator*, *U. pusilla* и *Alpheus dentipes*, многощетинковых червей *Prionospio cirrifera*, *P. cornuta*, Nereididae gen. sp. и *Nephtys* sp., усоногих раков *A. improvisus*.

В конце февраля 2019 г. меропланктон был представлен слабо ввиду низкой температуры воды (+6 °С) и сезонного спада в размножении донных беспозвоночных. Доля меропланктона в составе зоопланктона была ничтожно мала — 0,015–0,03 %. В это время отмечены личинки усоногих раков *A. improvisus* и холодолюбивых видов многощетинковых червей — *H. imbricata* и *Marenzelleria neglecta*. Общая численность меропланктона колебалась от $(0,008 \pm 0,0007)$ тыс. экз. \cdot м⁻³ в районе порта до 0,003 тыс. экз. \cdot м⁻³ за его пределами. Численность нового для региона вида *M. neglecta* составляла в среднем $(0,003 \pm 0,0008)$ тыс. экз. \cdot м⁻³ (Селифонова, 2019). В апреле, с повышением температуры до +10,5 °С, вклад меропланктона в общую численность зоопланктона возрос до 44–47 %. Общая численность меропланктона колебалась от $(2,9 \pm 0,08)$ тыс. экз. \cdot м⁻³ (порт) до 1,8 тыс. экз. \cdot м⁻³ (фон). Идентифицировано три таксона личинок донных животных — *H. imbricata*, *P. cornuta* (Polychaeta) и *A. improvisus* (Cirripedia). При этом существенный вклад в личиночный пул в апреле 2019 г. внесли личинки *A. improvisus* (99,9–100 % от общей численности зоопланктона). В июле, во время сезонного максимума планктонного хищника — гребневика *M. leidy*, плотность личинок донных беспозвоночных повсеместно была низкой [$(0,2 \pm 0,07)$ тыс. экз. \cdot м⁻³]; вклад меропланктона в общую численность зоопланктона составлял ≤ 12 %. В меропланктоне отмечены личинки донных животных — *A. succinea*, *Nephtys* sp., *P. cornuta* (Polychaeta), *A. improvisus* (Cirripedia), *M. lineatus* (Bivalvia) и *H. acuta* (Gastropoda). В общей численности меропланктона доминировали личинки усоногих раков — 95,2–98,2 %.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический состав и отмеченные нами характеристики сезонного цикла меропланктона района порта Кавказ (северная часть Керченского пролива) соответствуют выявленным ранее в Азовском море и в прибрежной зоне северо-восточной части Чёрного моря (Селифонова, 2008, 2014). Различия в структуре и динамике количественных показателей меропланктона обусловлены особенностями распределения зообентоса, гидрохимическим режимом вод, направлением преобладающих течений в проливе и другими факторами (Казанкова и Немировский, 2003 ; Куликова и др., 2017 ; Лисицкая, 2017 и др.). Общеизвестно, что характер сезонного распределения меропланктона в Азовском море зависит в первую очередь от пресса хищного гребневика *M. leidy*, который выедает значительную его часть в пик своего развития (Матишов и др., 2015). Поэтому в динамике плотности азовоморского зоопланктона отсутствует её летне-осенний пик,

ежегодно регистрируемый в Чёрном море (Лисицкая, 2017 ; Селифонова, 2014). Единственный естественный враг *M. leidy* в Чёрном море — это гребневик *B. ovata*, который не является постоянным обитателем, а только формирует псевдопопуляцию в конце лета и начале осени (Воловик и др., 2008). Вспышка численности *B. ovata* в это время приводит к конструктивным изменениям в сообществе черноморского зоопланктона. В Керченском проливе, воды которого по солёности ближе к черноморским, мы наблюдали аналогичный осенний подъём численности меропланктона. Более низкая солёность вод Азовского моря сдерживает развитие *B. ovata*, и подобные процессы в этом водоёме происходят только в Керченском предпроливье (южная часть Азовского моря) (Гребневик *Mnemiopsis leidy*, 2000).

Меропланктон Керченского пролива в районе порта Кавказ и Азовского моря, в отличие от меропланктона заливов и бухт северо-восточного шельфа и Крыма, характеризуется невысоким таксономическим богатством (Лисицкая, 2017 ; Селифонова, 2008, 2014). Однако в этом районе сосредоточен достаточный репродуктивный потенциал как азовоморских, так и черноморских видов донных беспозвоночных (Головкина и Набоженко, 2012 ; Фашук и др., 2012). Массовый нерест донных беспозвоночных приходится на апрель — сентябрь. В динамике численности меропланктона района порта Кавказ отмечено три пика плотности (апрель, июнь и сентябрь); они наиболее выражены в районе порта весной, а в открытой части — в начале осени (до 3 тыс. экз.·м⁻³). В июне, при температуре воды +21 °С, меропланктон был разнообразен и составлял значимую часть зоопланктона. В его структуре доминировали личинки моллюсков (85,3–93,7 % от общего количества меропланктона); среди них наиболее заметными были личинки брюхоногих моллюсков *B. reticulatum* и двустворчатых *A. segmentum* и *C. glaucum*. Массовый нерест указанных видов двустворчатых моллюсков обычно регистрируют в Азовском море (Селифонова, 2008). В зимний сезон в исследуемом районе в единичных экземплярах зафиксированы личинки нового для него многощетинкового червя *M. neglecta*. В Азовском море при низкой температуре воды, 0...+1,2 °С, этот вид даёт вспышку численности до сотни тысяч экз. на м³, которая наиболее выражена в Таганрогском заливе (Селифонова, 2019).

Среднегодовалые количественные показатели плотности меропланктона в районе порта незначительно отличались от таковых фоновой станции. В портовом районе массовыми были личинки усоногих раков, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, за пределами порта — личинки усоногих раков и двустворчатых моллюсков. Доля меропланктона в составе зоопланктона района порта Кавказ в среднем была в полтора раза выше, чем на фоновой станции. Известно, что сообщества богатых детритом портовых вод состоят в основном из устойчивых к высокому содержанию органического вещества организмов, включая меропланктон (Селифонова, 2014). Основу пула меропланктона в районе порта Кавказ формировали виды, толерантные к эвтрофикации вод и к сульфидному заражению донных осадков (Сорокин и Буркацкий, 2007), — личинки брюхоногих моллюсков *B. reticulatum*, личинки двустворчатых моллюсков *A. segmentum*, *C. glaucum* (летом) и *M. lineatus* (в начале осени), а также личинки *A. improvisus* (весной).

Заключение. Впервые дана оценка состояния меропланктона в условиях загрязнения в районе порта Кавказ, расположенного в северной части Керченского пролива. Отмечено, что по плотности меропланктон загрязнённого района не уступает меропланктону относительно чистого участка и обеспечивает в них достаточный репродуктивный потенциал. В портовом районе массовыми были личинки усоногих раков и моллюсков, за пределами порта — личинки усоногих раков и двустворчатых моллюсков. Основу пула меропланктона составляли виды, толерантные к эвтрофикации вод и сульфидному заражению донных осадков, — личинки брюхоногих моллюсков *B. reticulatum*, личинки двустворчатых моллюсков *A. segmentum*, *C. glaucum* (летом) и *M. lineatus* (в начале осени), личинки *A. improvisus* (весной).

В сезонной динамике меропланктона исследуемого района выявлено летне-осеннее увеличение обилия, характерное для черноморских вод. Период наибольшего нереста зообентоса и выхода в пелагиаль личинок продолжался с апреля по октябрь. Отмечено три пика плотности (апрель, июнь и сентябрь), которые были наиболее выражены в районе порта весной, а в открытой части — в начале осени.

Полученные сведения дают представление о современном состоянии не только пелагических, но и бентосных сообществ и могут быть полезны для дальнейшего мониторинга этого района.

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

Благодарность. Авторы благодарят Черноморо-Азовскую дирекцию по техническому обеспечению надзора на море за организацию исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Будниченко Э. В., Фирулина А. В. Условия нагула хамсы и тюльки в Азовском море в 1993–1997 годах // *Труды ЮгНИРО*. 1998. Т. 44. С. 22–33. [Budnichenko E. V., Firulina A. V. The conditions of anchovy and tyulka foraging in the Sea of Azov in 1993–1997. *Trudy YugNIRO*, 1998, vol. 44, pp. 22–33. (in Russ.)]
2. Воловик С. П., Корпакова И. Г., Лавренова Е. А., Темердашев З. П. *Экосистема Азовского моря, режим, продуктивность, проблемы управления. Ч. I. Режим и продуктивность в период до зарегулирования стока рек*. Краснодар : КубГУ, 2008. 347 с. [Volovik S. P., Korpakova I. G., Lavrenova E. A., Temerdashev Z. P. *Ekosistema Azovskogo morya, rezhim, produktivnost', problemy upravleniya. Pt. I. Rezhim i produktivnost' v period do zaregulirovaniya stoka rek*. Krasnodar : KubGU, 2008, 347 p. (in Russ.)]
3. Головкина Е. М., Набоженко М. В. Современное состояние донных сообществ Керченского пролива (Российский сектор) и заливов Таманского полуострова // *Вестник Южного научного центра РАН*. 2012. Т. 8, № 2. С. 53–61. [Golovkina E. M., Nabozhenko M. V. *Sovremennoe sostoyanie donnykh soobshchestv Kerchenskogo proliva (Rossiiskii sektor) i zalivov Tamanskogo poluostrova*. *Vestnik Yuzhnogo nauchnogo tsentra RAN*, 2012, vol. 8, no. 2, pp. 53–61. (in Russ.)]
4. *Гребневик Mnetiopsis leidy (A. Agassiz) в Азовском и Чёрном морях: биология и последствия вселения* / под ред. С. П. Воловика. Ростов-на-Дону : [Батайское книжное издательство], 2000. 500 с. [*Ctenophore Mnetiopsis leidy (A. Agassiz) in the Azov and Black Seas: Its Biology and Consequences of Its Intrusion* / S. P. Volovik (Ed.). Rostov-on-Don : [Bataiskoe knizhnoe izdatel'stvo], 2000, 500 p. (in Russ.)]
5. Еремеев В. Н., Иванов В. А., Ильин Ю. П. Океанографические условия и экологические проблемы Керченского пролива // *Морской экологический журнал*. 2003. Т. 2, № 3. С. 27–40. [Eremeev V. N., Ivanov V. A., Ilyin Yu. P. *Oceanographic conditions and ecological problems in the Kerch Strait*. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2003, vol. 2, no. 3, pp. 27–40. (in Russ.)]
6. Еремеев В. Н., Миронов О. Г., Алемов С. В., Бурдиян Н. В., Шадрина Т. В., Тихонова Е. А., Волков Н. Г., Истомина М. И. Предварительные результаты оценки нефтяного загрязнения Керченского пролива после аварии судов 11 ноября 2007 г. // *Морской экологический журнал*. 2008. Т. 7, № 3. С. 15–24. [Eremeev V. N., Mironov O. G., Alyomov S. V., Burdiyan N. V., Shadrina T. V., Tikhonova E. A., Volkov N. G., Istomina M. I. *The preliminary results of oil contamination evaluation in the Kerch Strait after the failure of ships in November, 11, 2007*. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2008, vol. 7, no. 3, pp. 15–24. (in Russ.)]
7. Казанкова И. И., Немировский М. С. Пространственно-временная динамика численности личинок черноморских Bivalvia в весенний период и её связь с гидрофизическими особенностями района // *Морской*

- экологический журнал. 2003. Т. 2, № 3. С. 94–101. [Kazankova I. I., Nemirovsky M. S. Spatial-temporal dynamics of Black Sea Bivalvia larvae number in spring in relation to the hydrophysical patterns of the region. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2003, vol. 2, no. 3, pp. 94–101. (in Russ.)]
8. Куликова В. А., Колотухина Н. К., Омеляненко В. А. Личинки двустворчатых моллюсков в меропланктоне прибрежной части залива Анива (Южный Сахалин, Охотское море) // *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*. 2017. Т. 21, № 1–2. С. 143–154. [Kulikova V. A., Kolotukhina N. K., Omelyanenko V. A. Pelagic larvae of bivalve mollusks in meroplankton in the coastal waters of Aniva Bay (Southern Sakhalin, Sea of Okhotsk). *Bulletin of the Russian Far East Malacological Society*, 2017, vol. 21, no. 1–2, pp. 143–154. (in Russ.)]
 9. Лисицкая Е. В. Таксономический состав и сезонная динамика меропланктона в районе мидийно-устричной фермы (Севастополь, Чёрное море) // *Морской биологический журнал*. 2017. Т. 2, № 4. С. 38–49. [Lisitskaya E. V. Taxonomic composition and seasonal dynamics of meroplankton in the area of mussel-oyster farm (Sevastopol, Black Sea). *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 38–49. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.4.04>
 10. Матишов Г. Г., Игнатъев С. М., Загородняя Ю. А., Климова Т. Н., Вдодович И. В., Саяпин В. В., Степаньян О. В. Фаунистическое разнообразие и показатели обилия планктонных сообществ Азовского моря в июне 2014 г. // *Вестник Южного научного центра*. 2015. Т. 11, № 3. С. 81–90. [Matishov G. G., Ignatiev S. M., Zagorodnyaya Yu. A., Klimova T. N., Vdodovich I. V., Sayarin V. V., Stepanyan O. V. Faunistic diversity and abundance indices of plankton communities of the Sea of Azov in June 2014. *Vestnik Yuzhnogo nauchnogo tsentra*, 2015, vol. 11, no. 3, pp. 81–90. (in Russ.)]. <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.1.2262.1923>
 11. Самышев Э. З. К вопросу об экологических условиях в Керченском проливе // *Системы контроля окружающей среды. Средства и мониторинг* : сб. науч. тр. Севастополь : МГИ, 2004. С. 238–245. [Samyshev E. Z. K voprosu ob ekologicheskikh usloviyakh v Kerchenskom prolyve. In: *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy. Sredstva i monitoring* : sb. nauch. tr. Sevastopol : MGI, 2004, pp. 238–245. (in Russ.)]
 12. Селифонова Ж. П. Таксономический состав и межгодовые изменения численности меропланктона Азовского моря // *Биология моря*. 2008. Т. 34, № 5. С. 263–269. [Selifonova Zh. P. Taxonomic composition and interannual variations in numerical density of meroplankton in the Sea of Azov. *Biologiya morya*, 2008, vol. 34, no. 5, pp. 263–269. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1063074008050015>
 13. Селифонова Ж. П. Прибрежные экосистемы северо-восточного шельфа Чёрного моря и Азовского моря. Новороссийск : РИО ГМУ им. адм. Ф. Ф. Ушакова, 2014. 170 с. [Selifonova Zh. P. *Pribrezhnye ekosistemy severo-vostochnogo shel'fa Chernogo morya i Azovskogo morya*. Novorossiisk : RIO GMU im. adm. F. F. Ushakova, 2014, 170 p. (in Russ.)]
 14. Селифонова Ж. П. Современное состояние голо- и меропланктона Азовского моря в период формирования ледового покрова // *Морской биологический журнал*. 2019. Т. 4, № 2. С. 63–70. [Selifonova Zh. P. Current status of holo- and meroplankton of the Sea of Azov during the formation of the ice cover. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2019, vol. 4, no. 2, pp. 63–70. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.2.07>
 15. Сорокин Ю. И., Буркацкий О. Н. Содержание лабильных сульфидов в донных осадках центральной части Азовского моря: воздействие на донные зооценозы // *Океанология*. 2007. Т. 47, № 5. С. 729–735. [Sorokin Yu. I., Burkatskii O. N. The contents of labile sulfides in the bottom sediments of the central part of the Sea of Azov: Impact on benthic communities. *Okeanologiya*, 2007, vol. 47, no. 5, pp. 729–735. (in Russ.)]
 16. Фашук Д. Я., Петренко О. А. Керченский пролив – важнейшая транспортная артерия и рыбопромысловый район Азово-Черноморского бассейна // *Юг России: экология и развитие*. 2008. Т. 3, № 1. С. 15–22. [Fashchuk D. Ya., Petrenko O. A. Kerch strait – the major transport artery and a fishing area of the Azov-Black Sea pool. *Yug Rossii: ekologiya i razvitie*, 2008, vol. 3, no. 1, pp. 15–22. (in Russ.)]

17. Фашук Д. Я., Флинт М. В., Кучерук Н. В., Литвиненко Н. М., Терентьев А. С., Ковальчук К. С. География макрозообентоса Керченского пролива: динамика распределения, структуры и показателей уровня развития // *Известия РАН. Серия географическая*. 2012. № 3. С. 94–108. [Fashchuk D. Ya., Flint M. V., Kucheruk N. V., Litvinenko N. M., Terent'ev A. S., Koval'chuk K. S. Geography of macrozoobentos of Kerch Channel: Dynamics of distribution, structure and indexes of development level. *Izvestiya RAN. Seriya geograficheskaya*, 2012, no. 3, pp. 94–108. (in Russ.)]

MEROPLANKTON TAXONOMIC COMPOSITION AND SEASONAL DYNAMICS IN THE SEAPORT KAVKAZ AREA, KERCH STRAIT

Zh. P. Selifonova^{1,2} and E. Z. Samyshev²

¹Admiral Ushakov Maritime State University, Novorossiysk, Russian Federation

²A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: selifa@mail.ru

Meroplankton taxonomic composition, distribution of abundance, and seasonal population dynamics were studied in the northern Kerch Strait (the seaport Kavkaz area). For the study, zooplankton material was sampled in different seasons in 2017–2019 in the seaport area and outside it. Zooplankton was sampled totally throughout the water column at depths 5 to 8 m with a large Juday net (opening diameter of 37 cm and mesh size of 120 µm). The samples were fixed in 2–4 % neutral formaldehyde and processed in the laboratory by the conventional method. In total, 32 meroplankton taxa were found. As noted, meroplankton density in the polluted area is not inferior to that of the relatively clean area and provides sufficient reproductive potential there. In the seaport area, barnacle and mollusc larvae were widespread; outside, barnacle and bivalve larvae were common. The basis of meroplankton pool was formed by species tolerant to water eutrophication and bottom sediment sulfide contamination – larvae of gastropod *Bittium reticulatum*, larvae of bivalves *Abra segmentum*, *Cerastoderma glaucum* (in summer), and *Mytilaster lineatus* (in early autumn), and larvae of barnacle *Amphibalanus improvisus* (in spring). The seasonal dynamics of meroplankton in the study area revealed a summer–autumn increase in abundance which is common for the Black Sea water. The period of the greatest zoobenthos spawning and larvae release into the pelagial lasted April to October. Three density peaks were recorded (April, June, and September), and those were most pronounced in the seaport area in spring and in the open area in early autumn.

Keywords: meroplankton, abundance, seasonal dynamics, Kerch Strait



УДК [582.261.1:551.326.7](265.54.04)

**КОЛИЧЕСТВЕННАЯ СТРУКТУРА
СООБЩЕСТВА МИКРОВОДОРОСЛЕЙ МОРСКОГО ЛЬДА
(ОСТРОВ РУССКИЙ, ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО, ЯПОНСКОЕ МОРЕ)**

© 2022 г. **Е. А. Юрикова, А. А. Бегун**

Национальный научный центр морской биологии имени А. В. Жирмунского ДВО РАН,

Владивосток, Российская Федерация

E-mail: komicitykat@mail.ru

Поступила в редакцию 15.07.2021; после доработки 21.09.2021;
принята к публикации 03.03.2022; опубликована онлайн 07.06.2022.

Впервые для российского побережья Японского моря изучена количественная структура сообщества микроводорослей морского льда. Исследованием охвачены биотопы льда и подлёдного фитопланктона двух бухт острова Русский в зимний период 2020 и 2021 гг. Идентифицировано 88 видов микроводорослей из 50 родов и 7 отделов. Установлено, что сообщество микроводорослей льда характеризовалось большим видовым богатством, чем подлёдный фитопланктон. Среди доминирующих видов наиболее многочисленными были планктонные диатомовые водоросли *Chaetoceros socialis* f. *radians*, *Nitzschia frigida*, *Thalassiosira nordenskiöldii* и *Nitzschia* sp. Диатомеи составляли основу сообщества, достигая в 2020 г. численности 1861,2 кл.·мл⁻¹ в бух. Воевода и 751,2 кл.·мл⁻¹ в бух. Новик, а в 2021 г. — 6846,3 и 17143,1 кл.·мл⁻¹ соответственно. В 2020 г. в бух. Воевода численность клеток была максимальной в верхнем слое ледового керна и постепенно снижалась ближе к границе с подлёдной водой; в бух. Новик она была распределена почти равномерно по всему керну. В 2021 г. в бух. Воевода отмечена противоположная закономерность: в верхних слоях керна численность микроводорослей была минимальной, а по ходу продвижения вниз, к границе с подлёдной водой, она постепенно возрастала. В бух. Новик максимум численности зарегистрирован в верхнем слое керна, притом что распределение по всем слоям было относительно равномерным. Таким образом, показаны различия в количественной структуре микроводорослей льда в зависимости от слоя ледового керна, года и места исследования.

Ключевые слова: количественная структура, микроводоросли, фитопланктон, залив Петра Великого, остров Русский, Японское море

Основным биологическим компонентом ледового покрова морей являются микроводоросли (далее — МВ). Во льду существуют разветвлённые поры и каналы, и в них попадают клетки планктонных и бентосных МВ из подлёдной воды. Некоторые виды оказываются более приспособленными к таким экстремальным условиям обитания и начинают стремительно развиваться (Буйницкий, 1973 ; Мельников, 1989). Это более выражено для многолетних льдов, однако даже в ледовом покрове, образующемся в бухтах только на зимний период, порой прослеживаются существенные отличия от фитопланктона по качественному и количественному составу МВ.

В зимний период продукция МВ в ледовых пробах может составлять до 7,5 % от общей первичной продукции акватории (Dupont, 2012). Во время таяния ледового покрова МВ выступают основным источником пищи для организмов, стоящих на более высоких ступенях трофических

отношений. Уже этим обусловлена важность исследования структуры ледовых сообществ в акваториях с сезонно образующимся ледовым покровом. Залив Петра Великого представляет научный интерес в области изучения МВ морских льдов, поскольку на данной географической широте только в этой акватории способен формироваться ледовый покров, устойчивый в течение продолжительного времени.

Исследования сообществ МВ во льдах Японского моря ограничены в основном изучением физико-химических и продукционных характеристик льда и анализом закономерностей формирования ледовых условий. Первое описание ледовых условий было выполнено Л. И. Шренком в 1869 г. и касалось только Татарского пролива. Публикацией, наиболее близкой в контексте исследуемого объекта в регионе залива Петра Великого, является работа по изучению хлорофилла и первичной продукции МВ, связанных со льдом Амурского залива (Кузнецов, 1980), где автором не только проведён анализ состава фотосинтетических пигментов, но и приведены некоторые данные по видовому составу МВ, а также по их численности. В совместной работе сотрудников Тихоокеанского океанологического института имени В. И. Ильичёва (ТОИ ДВО РАН) и Национального научного центра морской биологии имени А. В. Жирмунского (ННЦМБ ДВО РАН) по изучению продукционных характеристик льда эстуария реки Раздольная в период ледостава указано, что лёд характеризовался значительно меньшим видовым богатством, чем фитопланктон (Звалинский и др., 2010).

Исследования отечественных и зарубежных авторов по сообществам МВ, связанных со льдом, в основном охватывают полярные районы (Рябушко, 2016 ; Arrigo et al., 2014 ; Kauko et al., 2018 ; Werner et al., 2007). Изучение акваторий залива Петра Великого, как и других акваторий российского побережья Японского моря, преимущественно сконцентрировано либо на флористическом составе вод, либо на физико-химических параметрах льда и на его продукционных характеристиках. В настоящее время почти отсутствуют научные сведения о количественных характеристиках связанных со льдом сообществ МВ для российского побережья Японского моря, особенно в различных ледовых горизонтах, что особенно актуально для льдов значительной толщины. Бухты Воевода и Новик представляют большой интерес в связи с наличием там определённых проблем экологического характера. Так, в бух. Воевода действуют марикультурные хозяйства, которые оказывают влияние на функционирование произрастающего в этой акватории взморника *Zostera marina* Linnaeus, 1753 — одного из растений, формирующих местные экологические условия (Барабанщиков и др., 2018). Бух. Новик подвергается антропогенному стрессу, обусловленному бытовыми стоками кампуса Дальневосточного федерального университета. По указанным проблемам существует ряд исследований гидрологической, гидрохимической и экологической направленности, которые, в совокупности с полученными нами данными, могли бы быть расширены в контексте изучения динамики данных акваторий под антропогенным влиянием. На этом основании возник фундаментальный интерес к анализу количественной структуры МВ морского льда в двух близлежащих бухтах острова Русский в течение двух зимних сезонов.

Цель настоящего исследования заключалась в изучении количественной структуры сообщества микроводорослей морского льда в двух бухтах острова Русский (Японское море) в течение зимних периодов 2020 и 2021 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили керны льда и пробы подлёдной воды, которые были отобраны 18.02.2020 в бух. Воевода (43°00'05.6"N, 131°79'30.8"E), 19.02.2020 — в бух. Новик (43°01'38.9"N, 131°88'16.3"E), 25.02.2021 — в обеих бухтах в тех же координатных точках (рис. 1).

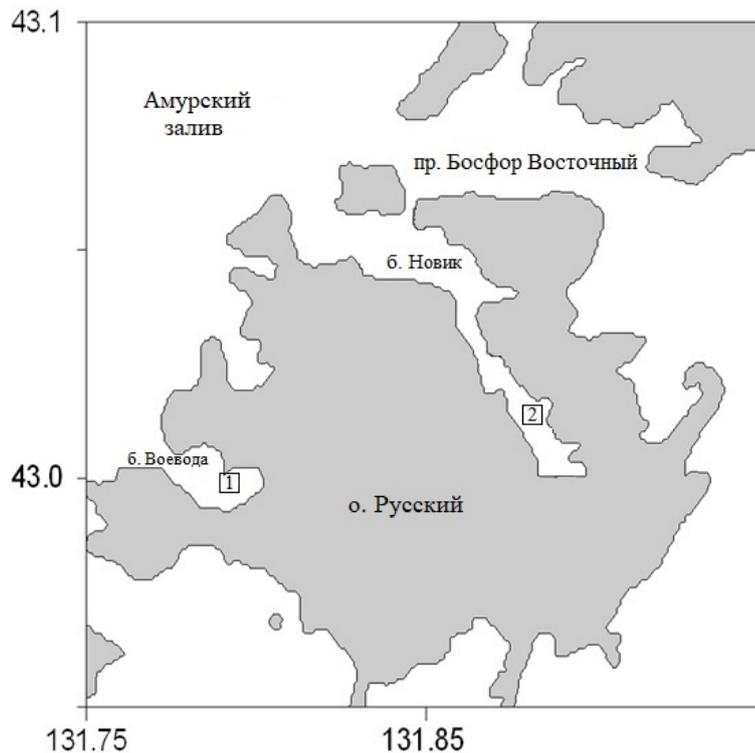


Рис. 1. Станции отбора проб кернов льда и подлёдной воды: 1 — бухта Воевода; 2 — бухта Новик
Fig. 1. Ice core and under-ice water sampling stations: 1, the Voevoda Bay; 2, the Novik Bay

Метеорологические условия в дни отбора проб: безоблачная погода и температура воздуха около $-0,3$ °С. В 2020 г. в акватории бух. Воевода зарегистрировано наличие снежного покрова глубиной около 10 см, в 2021 г. — около 3 см. В акватории бух. Новик в периоды сбора материала снежный покров отсутствовал. Глубина до дна в бух. Воевода в 2020 г. составляла 3 м, в 2021 г. — около 2,5 м. Глубина до дна в бух. Новик в 2020 г. — 7 м, в 2021 г. — 7,5 м.

Ледовые керны отбирали кольцевым буром диаметром 15 см. Затем их распиливали на слои длиной по 10 см и помещали в стерильные пластиковые контейнеры. Длина ледовых кернов в 2020 г. в бух. Воевода составляла 44 см, в бух. Новик — 38 см. Длина в 2021 г. в бух. Воевода — 62 см, в бух. Новик — 64 см (рис. 2).

Кроме отбора кернов, был произведён отбор подлёдной воды с помощью пятилитрового батометра Нискина. Гидрохимический состав проб проанализирован в ТОИ ДВО РАН. Видовая идентификация и определение количественных характеристик МВ проведены в лаборатории морской микробиоты ННЦМБ ДВО РАН.

Керны растапливали при температуре $+24$ °С, затем талую воду разливали в стерильную посуду. Пробы фиксировали 5%-ным раствором йодистого калия в соотношении 2,5 мл йода на 1 л талой воды. В соответствии с методикой Радченко (Радченко и др., 2010), по прошествии 12 дней избыток воды сливали до 100–200 мл остатка с каждого слоя.

Видовую идентификацию МВ проводили с использованием светового микроскопа проходящего света Olympus BX41 с объективом UPLanF1 100×/1.30 (Япония). Для уточнения видового состава материал исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа Sigma 300 VP (Великобритания). Очистку панцирей диатомовых водорослей от органических веществ проводили «холодным» и «горячим» способами обработки концентрированной серной кислотой с последующей отмывкой в дистиллированной воде (Рябушко и Бегун, 2015).

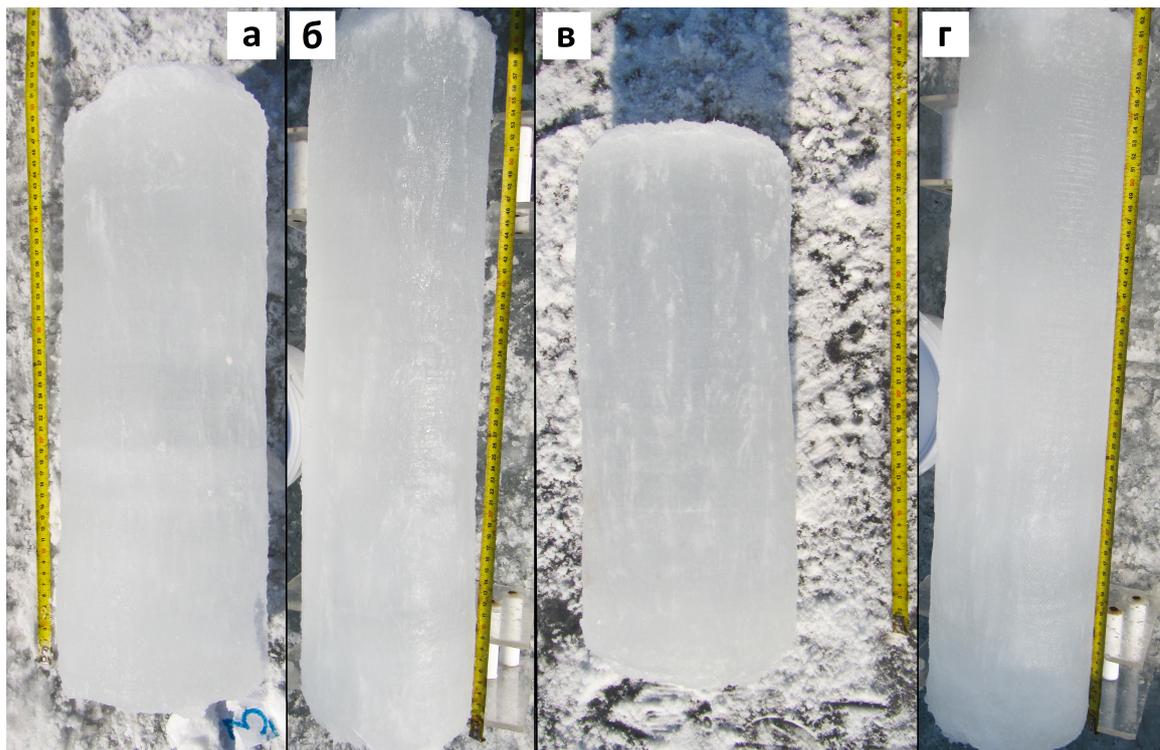


Рис. 2. Ледовые керны из бухт Воевода (а — 2020 г.; б — 2021 г.) и Новик (в — 2020 г.; г — 2021 г.)

Fig. 2. Ice cores from the Voevoda Bay (а, 2020; б, 2021) and the Novik Bay (в, 2020; г, 2021)

Подсчёт клеток проводили в камере Седжвика — Рафтера (Sedgewick–Rafter counting cells) объёмом 1 мл. Биомассу МВ оценивали объёмным методом, используя оригинальные и литературные данные измерений объёма клеток каждого вида (Biovolumes and Size-Classes, 2006 ; Sun & Liu, 2003). Отделы МВ расположены по системе, принятой в работе Г. В. Коноваловой с соавторами (1989). Доминирующими считали виды, плотность которых составляла не менее 20 % от общей плотности (Коновалова, 1984).

Для статистического анализа данных использовали индексы Шеннона и Пиелу. Индекс Шеннона – Винера (H) рассчитывали следующим способом:

$$H = - \sum p_i \ln p_i ,$$

где p_i — доля i -го вида в суммарной плотности.

Индекс выровненности Пиелу (e) вычисляли по формуле:

$$e = H / \ln S ,$$

где H — индекс Шеннона;

S — общее число видов (Мэгарран, 1992).

РЕЗУЛЬТАТЫ

МВ бухт острова Русский были представлены 88 видами из 7 отделов. В ледовом биотопе отмечено большее видовое богатство, чем в биотопе фитопланктона: во льду обнаружено 80 видов из 7 отделов, в фитопланктоне — 40 видов из 5 отделов. По числу видов преобладали роды диатомовых водорослей *Navicula* Bory, 1822, *Nitzschia* Hassall, 1845 и *Protoperidinium* Bergh, 1881, а также динофлагеллята *Gyrodinium* Kofoid & Swezy, 1921.

Анализ количественной структуры МВ льда показал, что наибольшей по численности и биомассе была доля диатомей (табл. 1). Об этом также свидетельствовало повышенное содержание силикатов в пробах воды и льда: значение достигало $3,05 \text{ мкмоль} \cdot \text{л}^{-1}$ в 2020 г. и $5,53 \text{ мкмоль} \cdot \text{л}^{-1}$ — в 2021 г.

Таблица 1. Количественные характеристики представителей отделов микроводорослей (N — численность, кл.·мл⁻¹; B — биомасса, мг·м⁻³)

Table 1. Quantitative characteristics of algal divisions representatives (N, abundance, cells·mL⁻¹; B, biomass, mg·m⁻³)

Отдел	Бухта Воевода				Бухта Новик			
	2020 г.		2021 г.		2020 г.		2021 г.	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Chrysophyta	15,5	52,6	76,2	243,4	0,3	1,1	0,2	1,7
Bacillariophyta	1861,2	9327,5	6846,3	53 457,8	751,2	9851,4	17 143,1	165 143,0
Cryptophyta	0,0	0,0	4500,0	121,5	0,0	0,0	1714,3	46,3
Dinophyta	11,8	1490,3	1,7	15,1	40,5	438,9	2,6	36,3
Chlorophyta	0,0	0,0	578,0	83,0	0,0	0,0	493,6	71,0
Euglenophyta	0,0	0,0	20,4	211,2	3,8	39,3	1,9	20,0
Harptophyta	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	47,9	4,2
Сумма	1888,5	10 870,4	12 022,6	54 132,0	795,8	10 330,7	19 403,6	165 322,5

Доминирующими видами диатомовых водорослей в ледовой флоре были *Chaetoceros socialis* f. *radians* (F. Schütt) Proshkina-Lavrenko, 1963, *Nitzschia frigida* Grunow in Cleve & Grunow, 1880 и *Thalassiosira nordenskiöldii* Cleve, 1873, а также неидентифицированный мелкоклеточный вид рода *Nitzschia*. Менее существенно в 2020 г. были представлены динофлагелляты, среди которых выделялись виды *Amphidinium sphenoides* Wulff, 1919 и *Protoperidinium depressum* (Bailey) Valech, 1974, а в 2021 г. — зелёные водоросли (неидентифицированные виды прازیнофитовых). Наименьший вклад вносили золотистая водоросль *Octactis speculum* (Ehrenberg) F. H. Chang, J. M. Grieve & J. E. Sutherland, 2017 и эвгленовая *Eutreptiella braarudii* Throndsen, 1969. В фитопланктоне обеих бухт в 2021 г. отмечено доминирование криптофитовой водоросли рода *Plagioselmis* Butcher, 1994. Гаптофитовые с относительно невысокими количественными значениями зарегистрированы только в верхних слоях льда в бух. Новик в 2021 г.

Анализ количественного распределения МВ по слоям льда показал: в 2020 г. в бух. Воевода численность клеток была максимальной в верхнем слое ледового керна и постепенно снижалась ближе к границе с подлёдной водой (рис. 3а). В бух. Новик численность была распределена приблизительно равномерно по всему керну (рис. 3б).

При этом численность ледовых МВ в бух. Новик была почти на порядок ниже, чем в бух. Воевода, а в фитопланктоне, напротив, на порядок выше.

В 2021 г. в бух. Воевода зафиксирована в целом противоположная предыдущему году закономерность: в верхних слоях керна численность клеток была минимальной, но с приближением к границе с подлёдной водой она постепенно росла (рис. 4а). Численность МВ во льду превышала этот показатель для предыдущего года почти в 3 раза, а в фитопланктоне — на 3 порядка.

В бух. Новик численность МВ была максимальной в верхнем слое керна, но при этом она относительно равномерно распределилась по всем слоям (рис. 4б). По сравнению со значениями 2020 г., численность во льду и фитопланктоне была выше на порядок. При этом численность клеток во льду на порядок превышала значения в бух. Воевода, а в фитопланктоне она была сопоставимой.

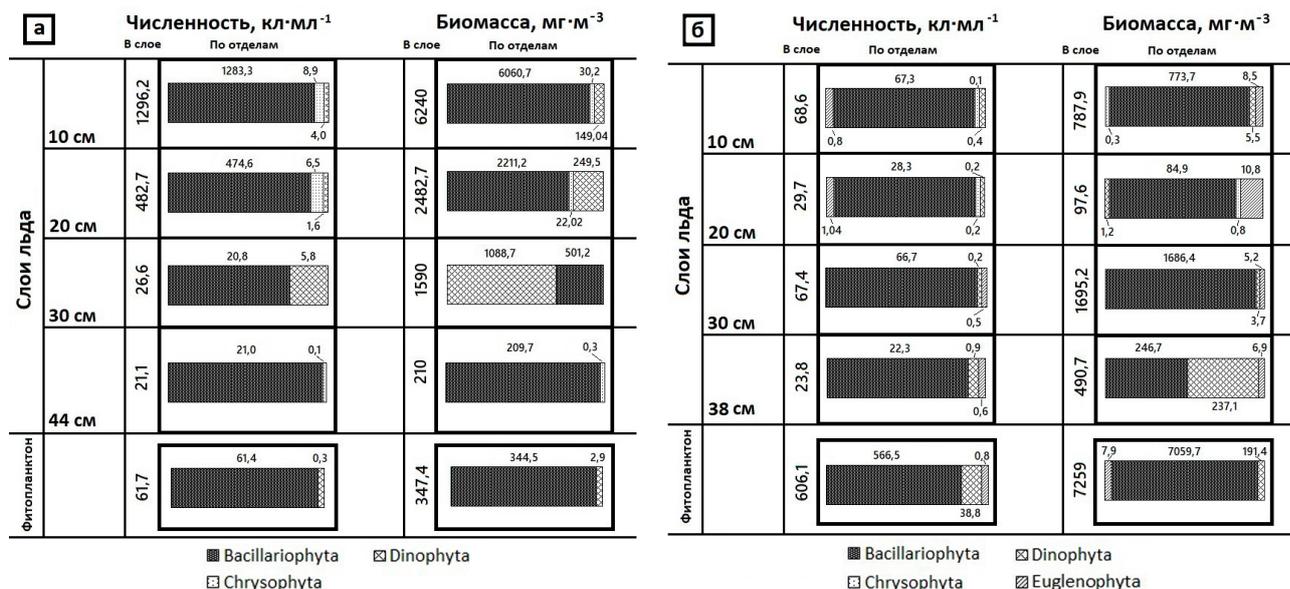


Рис. 3. Диаграммы распределения численности и биомассы отделов микроводорослей по слоям льда и в фитопланктоне в бухтах Воевода (а) и Новик (б) в 2020 г.

Fig. 3. Diagrams of the distribution of microalgal divisions abundance and biomass by ice layers and in phytoplankton in the Voevoda Bay (a) and the Novik Bay (б) in 2020

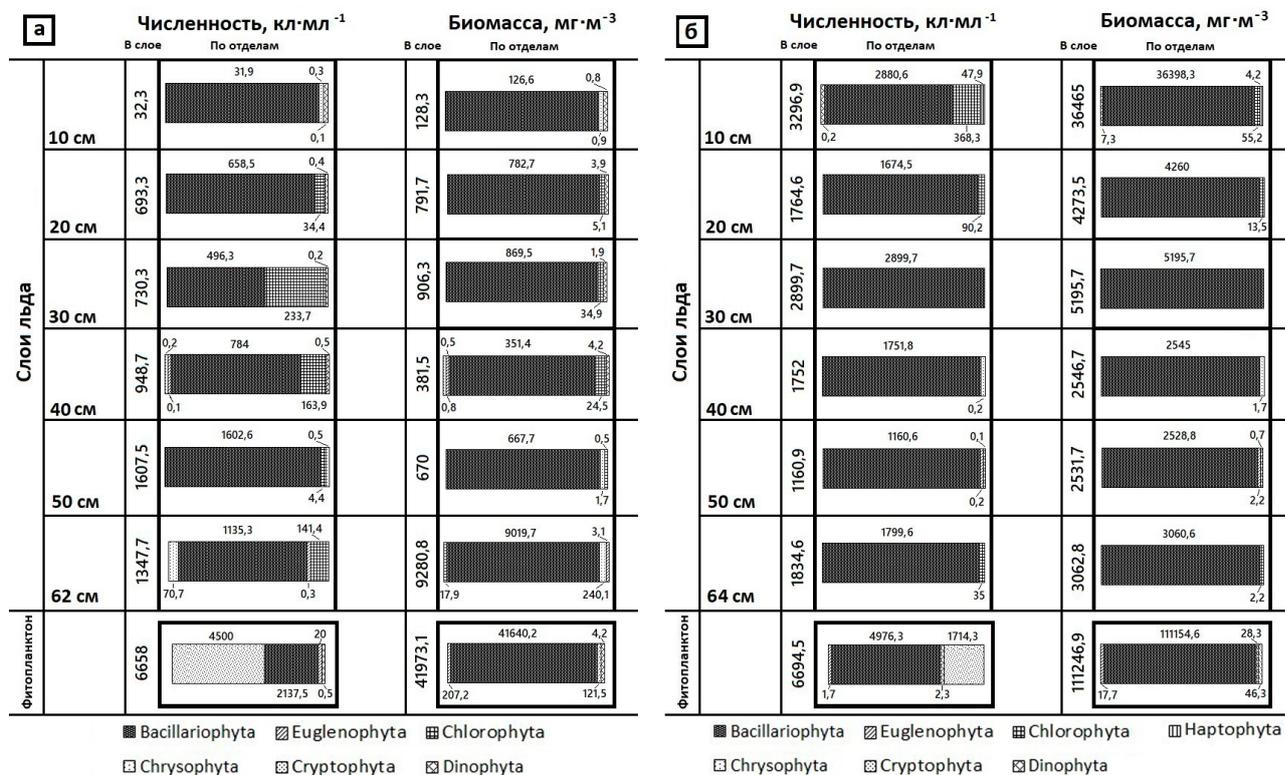


Рис. 4. Диаграммы распределения численности и биомассы отделов микроводорослей по слоям льда и в фитопланктоне в бухтах Воевода (а) и Новик (б) в 2021 г.

Fig. 4. Diagrams of the distribution of microalgal divisions abundance and biomass by ice layers and in phytoplankton in the Voevoda Bay (a) and the Novik Bay (б) in 2021

Анализ количественной структуры МВ льда двух бухт острова Русский в 2020 и 2021 гг. показал более или менее существенные различия в величинах общей численности и биомассы основных доминирующих видов (рис. 5–8).

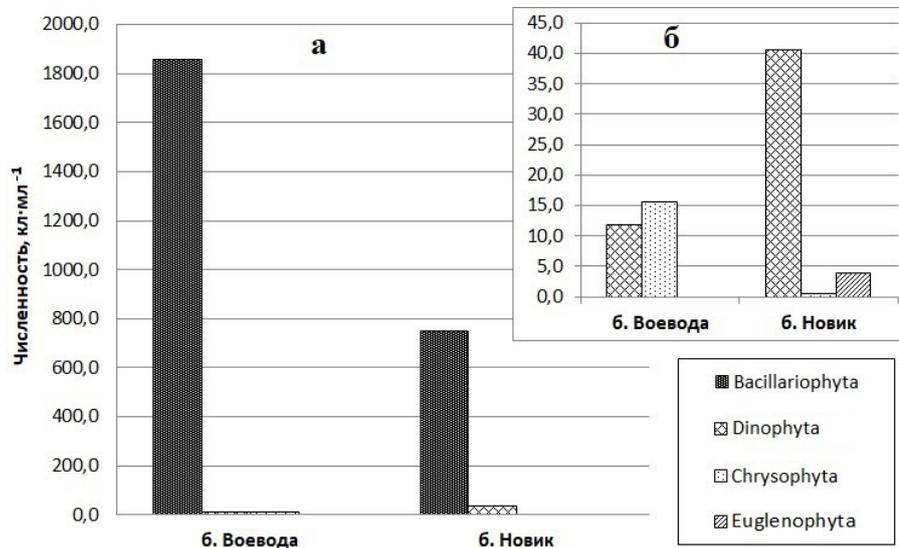


Рис. 5. Диаграммы численности отделов микроводорослей в 2020 г.: а — представителей преобладающих отделов; б — представителей малочисленных отделов

Fig. 5. Diagrams of microalgal divisions abundance in 2020: а, for representatives of prevailing divisions; б, for representatives of small divisions

Численность МВ в ледовых пробах из бух. Воевода в 2020 г. составляла 1826 кл·мл⁻¹, доминировала диатомовая водоросль *N. frigida* (93,12 % от общей численности). Значение в фитопланктоне — 62 кл·мл⁻¹; преобладали диатомеи *Nitzschia* sp. (40,91 %) и *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & J. C. Lewin, 1964 (31,25 %), субдоминировал вид *N. frigida* (10,80 %). Биомасса в ледовом керне составляла 10522,8 мг·м⁻³, в фитопланктоне — 347,5 мг·м⁻³.

О низком видовом богатстве и структурной выровненности сообщества МВ в обоих биотопах свидетельствуют значения индексов видового разнообразия (1,7 для льда и 1,6 для фитопланктона) и выровненности (0,4 и 0,5 соответственно).

В бух. Новик в 2020 г. во льду отмечена на порядок более низкая численность МВ, чем в бух. Воевода, — 189 кл·мл⁻¹. Доминировала диатомовая водоросль *T. nordenskiöldii* с долей в 22,63 % от общей численности, что оказалось выше доли этого вида в бух. Воевода (5 %). Субдоминирующее положение занимали диатомея *Pseudo-nitzschia pungens* (Grunow ex Cleve) Hasle, 1993 (19,12 %), а также виды *N. frigida* (16,32 %) и *C. closterium* (12,90 %). В фитопланктоне численность клеток составляла 606 кл·мл⁻¹, что на порядок выше значения в бух. Воевода; доминировала диатомея *Thalassiosira gravida* Cleve, 1896 (88,83 % от общей численности).

Суммарная биомасса МВ в ледовом керне и фитопланктоне в бух. Новик в 2020 г. была сходна с биомассой в бух. Воевода. В ледовом керне биомасса составляла 3071,7 мг·м⁻³, что гораздо ниже, чем в бух. Воевода. Биомасса в фитопланктоне бухты — 7259,1 мг·м⁻³, что на порядок выше значений, полученных по бух. Воевода.

Видовое богатство МВ в бух. Новик оказалось существенно выше во льду, чем в фитопланктоне, что подтверждено значениями индекса Шеннона — Винера (2,6 для льда и 0,6 для фитопланктона). Существенное различие отмечено и по индексу Пиелу (0,8 и 0,2 соответственно), что говорит о более высоком уровне структурной выровненности во льду по сравнению с таковым в фитопланктоне.

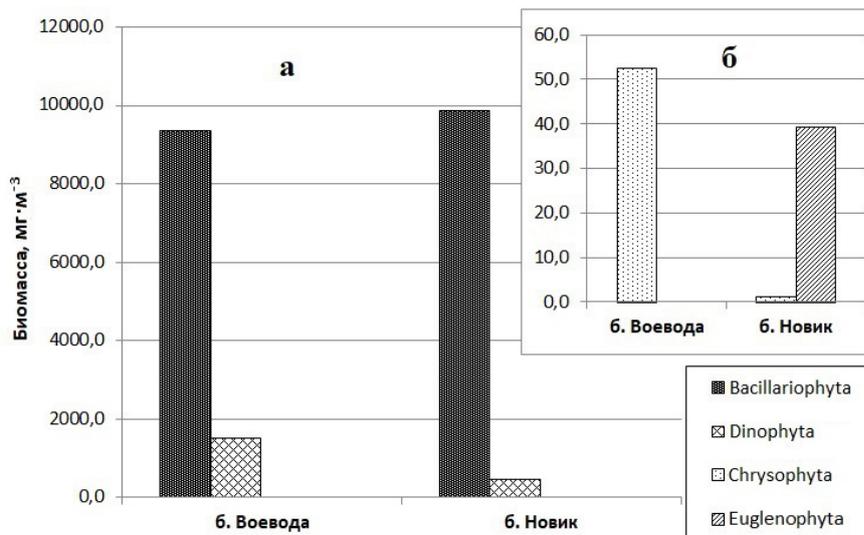


Рис. 6. Диаграммы биомассы отделов микроводорослей в 2020 г.: а — представителей преобладающих отделов; б — представителей отделов с низким обилием

Fig. 6. Diagrams of microalgal divisions biomass in 2020: a, for representatives of prevailing divisions; б, for representatives of small divisions

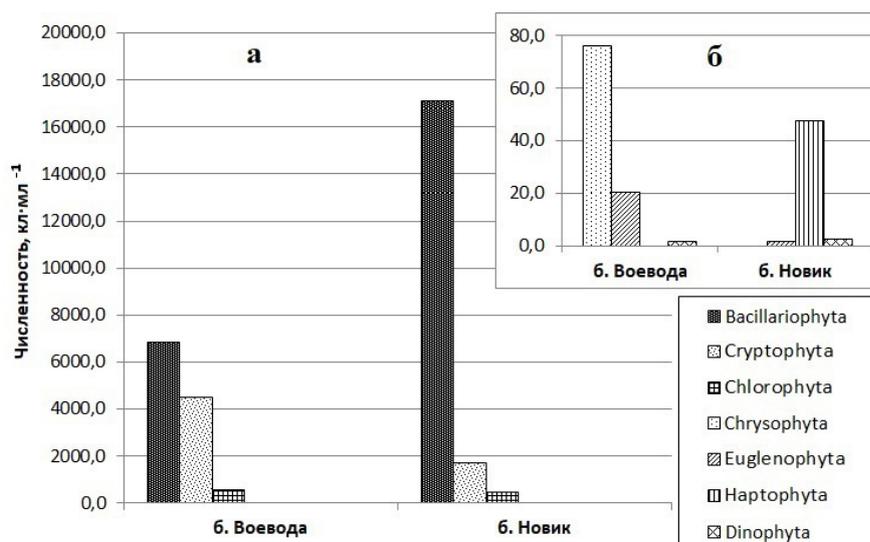


Рис. 7. Диаграммы численности отделов микроводорослей в 2021 г.: а — представителей преобладающих отделов; б — представителей малочисленных отделов

Fig. 7. Diagrams of microalgal divisions abundance in 2021: a, for representatives of prevailing divisions; б, for representatives of small divisions

В 2021 г. в бух. Воевода общая численность клеток оказалась на порядок выше, чем в 2020 г. Так, в ледовом керне она составила $5360 \text{ кл.}\cdot\text{мл}^{-1}$, что на порядок больше значений, полученных для льда бухты в 2020 г. Доминировала диатомовая водоросль *Chaetoceros socialis* f. *radians* (46,22 % от общей численности); среди субдоминантов отмечены *Navicula granii* (Jørgensen) Gran, 1908 (12,29 %), *Nitzschia* sp. (11,34 %) и неидентифицированные празиофитовые водоросли (9,93 %). Численность клеток в фитопланктоне достигла $6658 \text{ кл.}\cdot\text{мл}^{-1}$, что на два порядка превысило показатели для этого биотопа в 2020 г. Доминирующим видом стала криптофитовая водоросль *Plagioselmis* sp. (67,59 %); заметный вклад внесли диатомеи *T. nordenskiöldii* (11,26 %) и *Nitzschia* sp. (7,5 %).

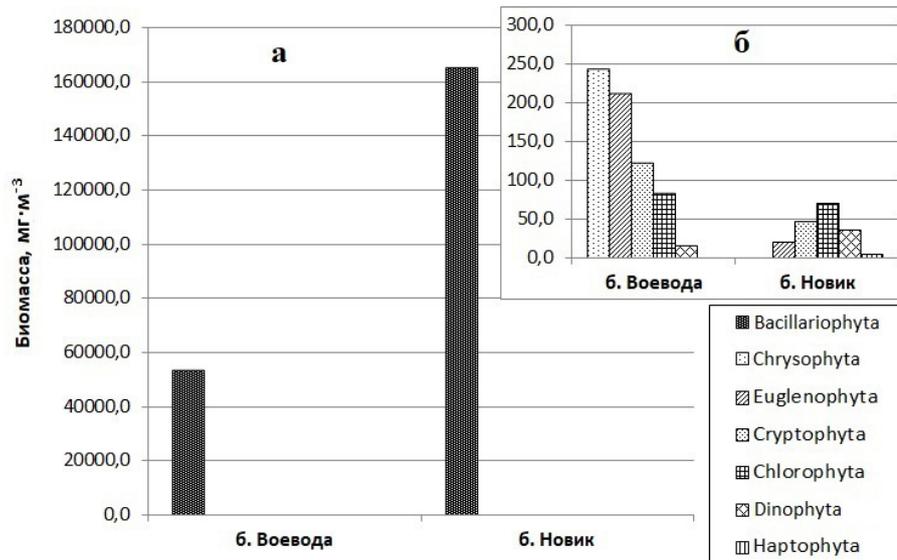


Рис. 8. Диаграммы биомассы отделов микроводорослей в 2021 г.: а — представителей преобладающих отделов; б — представителей отделов с низким обилием

Fig. 8. Diagrams of microalgal divisions biomass in 2021: a, for representatives of prevailing divisions; б, for representatives of small divisions

Биомасса МВ в ледовых пробах составляла 12158,8 мг·м⁻³, в фитопланктоне — 41973,1 мг·м⁻³. Лёд, по сравнению с фитопланктоном, характеризовался более высоким видовым богатством (значения индекса Шеннона — Виннера составили 2,8 и 1,2 соответственно) и выровненностью (значения индекса Пиелу — 0,7 и 0,4, соответственно).

В бух. Новик в 2021 г. общая численность клеток во льду и фитопланктоне оказалась на порядок выше, чем в 2020 г. В ледовом керне численность составляла 12709 кл·мл⁻¹; доминировали *Nitzschia* sp. (51,90 %) и *N. frigida* (28,43 %). Менее значительно были представлены *Entomoneis gigantea* var. *decussata* (Grunow) Nizamuddin, 1982 (5,96 %), *Navicula septentrionalis* Cleve, 1896 (4,59 %) и неидентифицированные прازیнофитовые (3,61 %). В фитопланктоне численность составляла 6694 кл·мл⁻¹; доминировали *T. nordenskiöldii* (34,14 %) и *Plagioselmis* sp. (25,61 %), субдоминировали *N. septentrionalis* (11,95 %), *N. granii* (7,34 %) и *N. frigida* (5,12 %).

Биомасса МВ во льду — 54075,6 мг·м⁻³, в фитопланктоне — 111247 мг·м⁻³. Как и в 2020 г., в 2021 г. в ледовом биотопе видовое богатство и его выровненность оказались выше (значения индексов — 2,8 и 0,8 соответственно), чем в биотопе фитопланктона (значения индексов — 1,8 и 0,6 соответственно).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование морского льда и подлёдного фитопланктона бухт острова Русский, проведённое в течение двух зимних периодов, показало более или менее существенные различия в количественной структуре сообщества МВ. Наиболее значительные различия в количественной структуре отмечены по годам анализа: в 2020 г. сообщества МВ характеризовались в целом низким видовым богатством. Также зарегистрировано различие в количественных характеристиках биотопов льда и фитопланктона между исследуемыми бухтами. В частности, в бух. Воевода численность и биомасса МВ во льду существенно превышали показатели для фитопланктона, а в бух. Новик наблюдалась противоположная ситуация. Общая численность клеток в бух. Новик была вдвое ниже, чем в бух. Воевода, при этом общая биомасса была сходной.

Видовое богатство и коэффициент выровненности, как и количественная структура, в 2021 г. характеризовались более высокими значениями в обеих бухтах. Различия величин численности МВ в бух. Воевода были несущественными между биотопами льда и фитопланктона, тогда как значение биомассы в подлёдной воде было в 3 раза выше, чем во льду. Несколько иная ситуация наблюдалась в бух. Новик: численность клеток во льду была вдвое выше, чем в фитопланктоне, при этом значение биомассы в фитопланктоне в 2 раза превышало значение во льду. Флора МВ в бух. Новик имела в целом более высокие количественные показатели в обоих биотопах, чем в бух. Воевода. Исключение составлял фитопланктон: его численность была сходной в двух бухтах.

Следует отметить, что в период сбора материала (февраль) ледовые керны не имели визуальной окраски, свидетельствующей о массовом развитии МВ. Однако, по данным В. Х. Буйницкого (1973), проводившего аналогичные работы в Антарктике в 1962 г., численность МВ не всегда отражается на интенсивности окраски льда. В нашем случае отсутствие окраски можно объяснить значительной толщиной ледового покрова, по которому водоросли распределяются в период его формирования. В 2020 и 2021 гг. зарегистрирована существенная толщина ледового покрова бухт острова Русский (от 38 до 64 см), и такие значения нетипичны для большинства исследований молодого льда в полярных регионах. Например, согласно данным недавнего анализа норвежскими учёными молодого арктического льда (Kauko et al., 2018), толщина ледового покрова составляла около 27 см.

Полученные результаты согласуются с литературными данными по количественной структуре сообществ МВ залива Петра Великого в зимний период. По опубликованным материалам, основу ледового и подлёдного сообщества водорослей составляют диатомовые — как по видовому составу, так и по количественной структуре. В разных работах, ввиду различий в метеорологических, гидрохимических и прочих условиях для конкретных акваторий, приведены разные данные об их количественной доле в сообществе (от 50 до 100 % от общей численности). Менее существенно в ледовом биотопе обычно представлены жгутиковые водоросли, преимущественно динофлагелляты; их количественный вклад в 2020 г. был сходен с таковым по литературным данным (Kauko et al., 2018). В 2021 г. вторыми по обилию (после диатомей) были представители зелёных водорослей. Наименьшей была доля золотистых и эвгленовых водорослей, что также сходится с результатами оригинального исследования.

Многие из доминирующих и субдоминирующих видов МВ льда бухт острова Русский были отмечены и в других работах по фитопланктону в зимний период. Так, планктонная диатомовая водоросль *Chaetoceros socialis* f. *radians* неоднократно зарегистрирована в массе в феврале в юго-восточной части Японского моря (Коновалова и др., 1989), в том числе в Амурском заливе (Орлова и др., 2009). Бенто-планктонная диатомея *Cylindrotheca closterium* ранее была указана для фитопланктона (Коновалова и др., 1989) и микрофитобентоса залива Петра Великого (Рябушко, 1990; Ryabushko et al., 2019). Ещё один доминант ледовой флоры — планктонная диатомовая водоросль *Nitzschia frigida* — тоже зафиксирован в числе преобладающих видов ледового биотопа Арктики (Kauko et al., 2018). Массовое развитие этого вида отмечено в акваториях залива Петра Великого (Бегун и др., 2011; Пономарева, 2017). Кроме того, представитель этого рода *Nitzschia* sp. упомянут среди доминирующих видов МВ, связанных со льдом, в Амурском заливе Японского моря (Кузнецов, 1980).

В составе доминирующих МВ морского льда акваторий острова Русский следует выделить планктонную диатомею *Thalassiosira nordenskioeldii*. Этот вид преобладал в подлёдном фитопланктоне в зимне-весенний период, достигая максимальной силы цветения при низких и отрицательных температурах воды в некоторых акваториях залива Петра Великого (Бегун и др., 2011; Коновалова и др., 1989; Шевченко и др., 2020), включая бух. Парис (Пономарева, 2017).

Диатомовые водоросли *Thalassiosira gravida* и виды рода *Pseudo-nitzschia* в зимнее время отмечены в составе доминантов в прибрежных районах залива Петра Великого (Коновалова и др., 1989 ; Орлова и др., 2009 ; Пономарева, 2017), а также в молодом арктическом льду (Kauko et al., 2018). Менее многочисленные в ледовом и планктонном биотопах острова Русский динофлагеллята *Protoperidinium depressum* и диатомея *Coscinodiscus oculus-iridis* Ehrenberg, 1840 ранее были зарегистрированы в акваториях залива Петра Великого в конце зимы и весной (Коновалова и др., 1989).

Впервые для фитопланктона залива Петра Великого зафиксировано доминирование представителей отдела CRYPTOPHYTA — видов из рода *Plagioselmis*. Согласно литературным материалам, криптофитовые водоросли этого рода преобладали в бух. Золотой Рог в сентябре (Стоник, 2018). Виды *Plagioselmis* были отмечены также среди МВ планктона Амурского залива, но в число доминирующих они не входили (Орлова и др., 2009).

Другие встреченные в ходе исследования МВ льда упомянуты в составе доминирующих в работе Л. Л. Кузнецова по МВ Амурского залива, связанным со льдом (1980). Среди них золотистая водоросль *Octactis speculum*, а также вид диатомовых *Entomoneis paludosa* (W. Smith) Reimer, 1975, который является представителем того же рода, что и обнаруженный нами в незначительном объёме *Entomoneis gigantea* var. *decussata*.

По литературным данным (Kauko et al., 2018), при формировании морского льда клетки МВ, присутствующие в толще воды, становятся включёнными в состав льда в результате сложных процессов турбулентного перемешивания. Однако рядом исследователей показано, что не только фитопланктон, но и бентос является источником пополнения ледового биотопа (Olsen et al., 2017 ; Ratkova & Wassmann, 2005). Как считают некоторые учёные (Okolodkov, 1992 ; Niemi et al., 2011), по мере формирования молодого льда центральных диатомей становится больше, чем пеннатных. По другим данным (Campbell et al., 2018 ; Galindo et al., 2017), в период образования морского льда центральные диатомовые водоросли начинают количественно преобладать над пеннатными или над динофлагеллятами. Также есть наблюдения, свидетельствующие о том, что в целом доминирование пеннатных диатомей является основной стадией сукцессии во время цветения представителей сообществ ледовой флоры (Leeuwe et al., 2018 ; Leu et al., 2015).

В заливе Восток Японского моря в январе 1980 г. на глубине 0,5 м при температуре воды $-1,2$ °С при образовании ледового покрова на каменистых грунтах максимальная биомасса диатомовых водорослей достигала 2576 мг·м⁻² за счёт бенто-планктонных видов *Odontella aurita* (Lyngbye) C. Agardh, 1832 и *Melosira moniliformis* (O. F. Müller) C. Agardh, 1824, которые, вместе с пеннатными диатомеями *Tabularia tabulata* (C. Agardh) Snoeijs, 1992 и *Licmophora abbreviata* C. Agardh, 1831 и мелкоклеточным видом *Diatomella salina* var. *septata* (Nikolaev) I. V. Makarova, 1968, формировали массовое скопление у самой кромки льда (Рябушко, 1990). Перечисленные виды также обнаружены нами в составе сообществ МВ исследованных бухт, но наш анализ, в противоположность вышеупомянутым результатам, показывает, что основу МВ льда в бухтах острова Русский составляют планктонные диатомовые водоросли из классов Coscinodiscophyceae и Bacillariophyceae. По-видимому, это связано с климатическими особенностями в разные годы, проявляющимися в периоды льдообразования, а также со спецификой факторов абиотической среды локальных местообитаний в каждой из исследуемых акваторий.

Данные нашей работы не позволяют делать выводы о сукцессионных процессах морского льда, поскольку материал был отобран однократно, только в феврале. Вместе с тем в ледовой флоре акваторий острова Русский можно наблюдать смешанный состав жизненных форм МВ, составляющих основу количественной структуры исследуемого льда.

Таким образом, в результате проведённого исследования в ледовый период 2020 и 2021 гг. отмечены различия в количественной структуре МВ морского льда и подлёдной воды бухт Воевода и Новик (иногда — более чем на один порядок). Различия в общей численности и биомассе МВ ледового биотопа зависели от года исследования, изучаемой акватории и слоя льда. Они могли быть связаны с особенностями гидрометеорологического режима, формирующегося в акваториях залива Петра Великого в разные годы, а также со спецификой гидролого-гидрохимических параметров водной среды в каждой из анализируемых акваторий.

Заключение. Впервые для широты залива Петра Великого Японского моря исследована количественная структура сообществ микроводорослей морского льда в двух бухтах острова Русский — Воевода и Новик; идентифицировано 88 видов из 50 родов и 7 отделов. Ледовый биотоп характеризовался более высоким видовым богатством по сравнению с биотопом фитопланктона: во льду отмечено 80 видов из 7 отделов, в фитопланктоне — 40 видов из 5 отделов.

Доминирующими видами диатомовых водорослей в сообществах МВ льда были *Chaetoceros socialis* f. *radians*, *N. frigida*, *T. nordenskioldii* и *Nitzschia* sp. Впервые для залива Петра Великого зарегистрировано преобладание в подлёдном фитопланктоне криптофитовой водоросли рода *Plagioselmis*.

Исследованы основные количественные характеристики МВ двух биотопов и горизонтов ледовых кернов в двух бухтах острова Русский. Установлен достаточно высокий уровень количественного обилия в ледовом покрове бухт Воевода и Новик. В первый год анализа сообщества МВ характеризовались существенно более низкими значениями численности и биомассы МВ, чем во второй. Диатомовые водоросли составляли основу количественной структуры сообщества, достигая в 2020 г. численности 1861,2 кл.·мл⁻¹ для бух. Воевода и 751,2 кл.·мл⁻¹ для бух. Новик; в 2021 г. — 6846,3 и 17143,1 кл.·мл⁻¹ соответственно.

В бух. Воевода в 2020 г. максимальная численность клеток отмечена в верхнем слое ледового керна; она постепенно снижалась ближе к границе с подлёдной водой. В бух. Новик численность была распределена приблизительно равномерно по всему керну. В 2021 г. в бух. Воевода зафиксирована в целом противоположная закономерность: в верхних слоях керна численность МВ была минимальной, а по ходу продвижения вниз, к границе с подлёдной водой, она постепенно возрастала. В бух. Новик максимум численности МВ зарегистрирован в верхнем слое керна, при этом распределение по всем слоям было относительно равномерным.

Таким образом, показаны различия в количественной структуре МВ ледовых проб двух бухт в зависимости от слоя ледового керна, года и места исследования. Требуется продолжение изучения морского льда в заливе Петра Великого, прежде всего в сезонном аспекте: на данной географической широте только в этой акватории способен формироваться ледовый покров, устойчивый в течение продолжительного времени.

Благодарность. Авторы выражают признательность сотрудникам ТОИ ДВО РАН Тищенко П. Я., Семкину П. Ю., Барабанщикову Ю. А. и Сагалаеву С. Г. за помощь в организации и проведении полевых работ. Также авторы благодарят Орлову Т. Ю. и Лазарюка А. Ю. за научную консультацию. Работа проведена на базе ЦКП РК «Морской биобанк» ННЦМБ ДВО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Барабанщиков Ю. А., Тищенко П. Я., Семкин П. Ю., Михайлик Т. А., Косьяненко А. А. Условия образования лечебных грязей в бухте Воевода (Амурский залив, Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2018. Т. 192. С. 167–176. [Barabanshchikov Yu. A., Tishchenko P. Ya., Semkin P. Yu., Mikhailik T. A., Kos'yanenko A. A. Conditions of forming for therapeutic mud in the Voevoda Bay (Amur Bay, Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2018, vol. 192, pp. 167–176. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-192-167-176>

2. Бегун А. А., Маслеников С. И., Звягинцев А. Ю. Фитопланктон в районе очистных сооружений г. Владивостока (Амурский залив, Японское море) // *Научные труды Дальрыбвтуза*. 2011. Т. 24. С. 3–12. [Begun A. A., Maslennikov S. I., Zvyagintsev A. Yu. Phytoplankton in treatment facilities area near Vladivostok (Amurskii Bay, Japan Sea). *Nauchnye trudy Dal'rybvтуza*, 2011, vol. 24, pp. 3–12. (in Russ.)]
3. Буйницкий В. Х. *Морские льды и айсберги Антарктики*. Ленинград : Изд-во ЛГУ, 1973. 256 с. [Buinitskii V. Kh. *Morskie l'dy i aisbergi Antarktiki*. Leningrad : Izd-vo LGU, 1973, 256 p. (in Russ.)]
4. Звалинский В. И., Марьяш А. А., Стоник И. В., Швецова М. Г., Сагалаев С. Г., Бегун А. А., Тищенко П. Я. Продукционные и гидрохимические характеристики льда, подлёдной воды и донных осадков эстуария реки Раздольной (Амурский залив, Японское море) в период ледостава // *Биология моря*. 2010. Т. 36, № 3. С. 186–195. [Zvalinsky V. I., Maryash A. A., Stonik I. V., Shvetsova M. G., Sagalaeв S. G., Begun A. A., Tishchenko P. Ya. Production and hydrochemical characteristics of ice, under-ice water and sediments in the Razdolnaya River estuary (Amursky Bay, Sea of Japan) during ice cover period. *Biologiya morya*, 2010, vol. 36, no. 3, pp. 186–195. (in Russ.)]
5. Коновалова Г. В. Структура планктонного фитоценоза залива Восток Японского моря // *Биология моря*. 1984. № 1. С. 13–23. [Konovalova G. V. The structure of plankton phytocenosis of the Vostok Bay in the Sea of Japan. *Biologiya morya*, 1984, no. 1, pp. 13–23. (in Russ.)]
6. Коновалова Г. В., Орлова Т. Ю., Паутова Л. А. *Атлас морского фитопланктона Японского моря*. Ленинград : Наука, 1989. 160 с. [Konovalova G. V., Orlova T. Yu., Pautova L. A. *Atlas morskogo fitoplanktona Yaponskogo morya*. Leningrad : Nauka, 1989, 160 p. (in Russ.)]
7. Кузнецов Л. Л. Хлорофиллы и первичная продукция микроводорослей, связанных со льдом Амурского залива Японского моря // *Биология моря*. 1980. № 5. С. 72–74. [Kuznetsov L. L. Chlorophylls and primary production of microalgae connected with ice of the Amur Bay (Sea of Japan). *Biologiya morya*, 1980, no. 5, pp. 72–74. (in Russ.)]
8. Мельников И. А. *Экосистема арктического морского льда*. Москва : АН СССР, 1989. 192 с. [Mel'nikov I. A. *Ekosistema arkticheskogo morskogo l'da*. Moscow : AN SSSR, 1989, 192 p. (in Russ.)]
9. Мэгарран Э. *Экологическое разнообразие и его измерение*. Москва : Мир, 1992. 184 с. [Megarran E. *Ekologicheskoe raznoobrasie i ego izmerenie*. Moscow : Mir, 1992, 184 p. (in Russ.)]
10. Орлова Т. Ю., Стоник И. В., Шевченко О. Г. Флора микроводорослей планктона Амурского залива Японского моря // *Биология моря*. 2009. Т. 35, № 1. С. 48–61. [Orlova T. Yu., Stonik I. V., Shevchenko O. G. Flora of planktonic microalgae of Amursky Bay, Sea of Japan. *Biologiya morya*, 2009, vol. 35, no. 1, pp. 48–61. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S106307400901009X>
11. Пономарева А. А. *Структура и динамика фитопланктона в бухте Парис (залив Петра Великого, Японское море)* : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10. Владивосток : НИЦМБ ДВО РАН, 2017. 171 с. [Ponomareva A. A. *Struktura i dinamika fitoplanktona v bukhte Paris (zaliv Petra Velikogo, Yaponskoe more)* : dis. ... kand. biol. nauk : 03.02.10. Vladivostok : NNTsMB DVO RAN, 2017, 171 p. (in Russ.)]
12. Радченко И. Г., Капков В. И., Федоров В. Д. *Практическое руководство по сбору и анализу проб морского фитопланктона* : учебно-методическое пособие для студентов биологических специальностей университетов. Москва : Мордвинцев, 2010. 60 с. [Radchenko I. G., Kapkov V. I., Fedorov V. D. *Prakticheskoe rukovodstvo po sboru i analizu prob morskogo fitoplanktona* : uchebno-metodicheskoe posobie dlya studentov biologicheskikh spetsial'nostei universitetov. Moscow : Mordvintsev, 2010, 60 p. (in Russ.)]
13. Рябушко Л. И. Видовой состав, сезонная динамика плотности и биомассы диатомовых водорослей твёрдых грунтов верхней сублиторали залива Восток Японского моря // *Биология моря*. 1990. № 5. С. 3–11. [Ryabushko L. I. Species composition, seasonal dynamics of density and biomass of diatoms on hard rock in the upper sublittoral zone of Vostok Bay (Sea of Japan). *Biologiya morya*, 1990, no. 5, pp. 3–11. (in Russ.)]
14. Рябушко Л. И., Бегун А. А. *Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря* :

- в 2-х т. Симферополь ; Севастополь : Н. Орианда, 2015. Т. 1. 288 с. [Ryabushko L. I., Begun A. A. *Diatoms of Microphytobenthos of the Sea of Japan* : in 2 vols. Simferopol ; Sevastopol : N. Orianda, 2015, vol. 1, 288 p. (in Russ.)]
15. Рябушко Л. И. Состояние изученности микрофитобентоса Аргентинских островов Южного океана (Антарктика) // *Природная среда Антарктики: современное состояние изученности* : материалы II Международной научно-практической конференции, Нарочь, 18–21 мая 2016 г. Минск : Конфидо, 2016. С. 307–311. [Ryabushko L. I. Sostoyanie izuchennosti mikrofitobentosa Argentinskikh ostrovov Yuzhnogo okeana (Antarktika). In: *Prirodnaya sreda Antarktiki: sovremennoe sostoyanie izuchennosti* : materialy II Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, Naroch, 18–21 May, 2016. Minsk : Konfido, 2016, pp. 307–311. (in Russ.)]
 16. Стоник И. В. Качественный и количественный состав фитопланктона бухты Золотой Рог Японского моря // *Известия ТИНРО*. 2018. Т. 194. С. 167–174. [Stonik I. V. Qualitative and quantitative composition of phytoplankton in the Golden Horn Bay, Japan Sea. *Izvestiya TINRO*, 2018, vol. 194, pp. 167–174. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-194-167-174>
 17. Шевченко О. Г., Тевс К. О., Шулькин В. М. Комплексный мониторинг фитопланктона в мелководной бухте залива Петра Великого (Японское море): динамика хлорофилла «а» и биогенных элементов // *Известия ТИНРО*. 2020. Т. 200, вып. 1. С. 141–154. [Shevchenko O. G., Tevs K. O., Shul'kin V. M. Integrated monitoring of phytoplankton in a shallow inlet of Peter the Great Bay (Japan Sea): Dynamics of chlorophyll *a* and nutrients. *Izvestiya TINRO*, 2020, vol. 200, iss. 1, pp. 141–154. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-141-154>
 18. Arrigo K. R., Brown Z. W., Mills M. M. Sea ice algal biomass and physiology in the Amundsen Sea, Antarctica. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 2014, vol. 2, art. no. 000028 (15 p.). <https://doi.org/10.12952/journal.elementa.000028>
 19. *Biovolumes and Size-Classes of Phytoplankton in the Baltic Sea*. Helsinki : Helsinki Commission, 2006, 144 p. (HELCOM Baltic Sea Environment Proceedings ; no. 106).
 20. Campbell K., Mundy Ch. J., Belzile C., Delaforge A., Rysgaard S. Seasonal dynamics of algal and bacterial communities in Arctic sea ice under variable snow cover. *Polar Biology*, 2018, vol. 41, pp. 41–58. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2168-2>
 21. Dupont F. Impact of sea-ice biology on overall primary production in a biophysical model of the pan-Arctic Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2012, vol. 117, iss. S8, pp. 1–18. <https://doi.org/10.1029/2011JC006983>
 22. Galindo V., Gosselin M., Lavaud J., Mundy Ch. J., Else B., Ehn J., Babin M., Rysgaard S. Pigment composition and photoprotection of Arctic sea ice algae during spring. *Marine Ecology Progress Series*, 2017, vol. 585, pp. 49–69. <https://doi.org/10.3354/meps12398>
 23. Kauko H. M., Olsen L. M., Duarte P., Peeken I., Granskog M. A., Johnsen G., Fernández-Méndez M., Pavlov A. K., Mundy Ch. J., Assmy Ph. Algal colonization of young Arctic sea ice in spring. *Frontiers in Marine Science*, 2018, no. 5, art. no. 199 (20 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00199>
 24. Leeuwe M. A. van, Tedesco L., Arrigo K. R., Assmy Ph., Campbell K., Meiners K. M. Microalgal community structure and primary production in Arctic and Antarctic sea ice: A synthesis. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 2018, vol. 6, art. no. 4 (25 p.). <https://doi.org/10.1525/elementa.267>
 25. Leu E., Mundy Ch. J., Assmy Ph., Campbell K., Gabrielsen T. M., Gosselin M. Arctic spring awakening – Steering principles behind the phenology of vernal ice algal blooms. *Progress in Oceanography*, 2015, vol. 139, pp. 151–170. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.07.012>
 26. Okolodkov Y. B. Cryopelagic flora of the Chukchi, East Siberian and Laptev Sea. *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology*, 1992, vol. 5, pp. 28–43.
 27. Olsen L. M., Laney S. R., Duarte P., Kauko H. M., Fernández-Méndez M., Mundy Ch. J., Rösel A., Meyer A., Itkin P., Cohen L., Peeken I., Tatarek A., Róžańska-Pluta M., Wiktor J., Taskjelle T., Pavlov A. K., Hudson S. R., Granskog M. A., Hop H., Assmy Ph. The seeding of ice algal blooms in Arctic pack ice: The multiyear ice seed repository hypothesis.

- Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2017, vol. 122, iss. 7, pp. 1529–1548. <https://doi.org/10.1002/2016JG003668>
28. Niemi A., Michel C., Hille K., Poulin M. Protist assemblages in winter sea ice: Setting the stage for the spring ice algal bloom. *Polar Biology*, 2011, vol. 34, pp. 1803–1817. <https://doi.org/10.1007/s00300-011-1059-1>
29. Ratkova T. N., Wassmann P. Sea ice algae in the White and Barents seas: Composition and origin. *Polar Research*, 2005, vol. 24, no. 1–2, pp. 95–110. <https://doi.org/10.3402/polar.v24i1.6256>
30. Ryabushko L. I., Balycheva D. S., Bondarenko A. V., Zheleznova S. N., Begun A. A., Stonik I. V. Different aspects of studying a diatom *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann et Lewin 1964 in natural and laboratory conditions. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2019, vol. 4, no. 2, pp. 52–62. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.2.06>
31. Sun J., Liu D. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 2003, vol. 25, iss. 11, pp. 1331–1346. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbg096>
32. Werner I., Ikävalko J., Schünemann H. Sea-ice algae in Arctic pack ice during late winter. *Polar Biology*, 2007, vol. 30, pp. 1493–1504. <https://doi.org/10.1007/s00300-007-0310-2>

QUANTITATIVE STRUCTURE OF THE SEA ICE MICROALGAE COMMUNITY (RUSSKY ISLAND, PETER THE GREAT BAY, SEA OF JAPAN)

E. A. Yurikova and A. A. Begun

A. V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation
E-mail: komcitykat@mail.ru

For the Russian coast of the Sea of Japan, a study of the quantitative structure of sea ice microalgae was carried out for the first time. The investigation covered biotopes of ice core and under-ice phytoplankton of two Russky Island bays during winter season of 2020 and 2021. In total, 88 microalgae species from 50 genera and 7 divisions were identified. As found, the ice microalgae flora was characterized by a greater species richness than the phytoplankton biotope. Out of prevailing species, the most abundant ones were planktonic diatoms *Chaetoceros socialis* f. *radians*, *Nitzschia frigida*, *Thalassiosira nordenskiöldii*, and *Nitzschia* sp. Diatoms formed the basis of the community. Specifically, in 2020, their abundance was 1,861.2 cells·mL⁻¹ in the Voevoda Bay and 751.2 cells·mL⁻¹ in the Novik Bay; in 2021, the values reached 6,846.3 and 17,143.1 cells·mL⁻¹, respectively. In 2020 in the Voevoda Bay, cell abundance was maximum in the upper layer of the ice core and gradually decreased closer to a border with under-ice water; in the Novik Bay, it was distributed approximately evenly throughout the core. In 2021 in the Voevoda Bay, the opposite pattern was observed: microalgae abundance was minimal in the upper layers of the ice core and gradually increased as moving down, to a border with under-ice water. In the Novik Bay, maximum microalgae abundance was recorded in the upper layer of the ice core, with a relatively uniform distribution over all layers. Thus, the differences are shown in the quantitative structure of ice microalgae depending on a layer of the ice core, year, and study area.

Keywords: quantitative structure, microalgae, phytoplankton, Peter the Great Bay, Russky Island, Sea of Japan

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

**ПАМЯТИ ОЛЕГА ГЛЕБОВИЧА МИРОНОВА
(09.03.1933 – 16.03.2022)**



16 марта 2022 г. на 90-м году жизни скончался Олег Глебович Миронов — профессор, доктор биологических и кандидат медицинских наук, организатор первой в СССР (1964) лаборатории морской санитарной гидробиологии, преобразованной в 1971 г. в отдел.

Практически вся научная деятельность Олега Глебовича была связана с Севастопольской биологической станцией и ИнБЮМ. Он работал здесь библиотекарем ещё до поступления в вуз. В 1952 г. он поступил в Военно-медицинскую академию имени С. М. Кирова в Ленинграде и сразу начал специализацию по санитарной экологии моря. В 1963 г., после защиты кандидатской диссертации, он прошёл по конкурсу в ИнБЮМ АН УССР на должность младшего научного сотрудника. В 1964 г., после принятия учёным советом решения о развитии в институте исследований по санитарной биологии моря, О. Г. Миронову поручили организовать соответствующую лабораторию, что было успешно им выполнено и привело к созданию в 1971 г. отдела морской санитарной гидробиологии. В 1970 г. он защитил докторскую диссертацию и развернул экспериментальные и полевые исследования, до сих пор представляющие большой научный и практический интерес.

Им впервые проведено масштабное изучение влияния нефти и нефтепродуктов в различных диапазонах концентраций на массовые виды морских организмов. Это исследование позволило сформулировать рекомендации по биотестированию загрязнённых морских вод и предоставить материал для установления ПДК для морских донных осадков. Олегом Глебовичем получены новые данные о закономерности распространения, численности, биохимических особенностях и видовом составе нефтеокисляющих микроорганизмов в Чёрном, Красном и Средиземном морях, а также в некоторых районах Тихого, Индийского и Атлантического океанов. Подобные исследования были проведены впервые и стали новым этапом в развитии морской и океанической микробиологии. На основании изучения деструкционной активности углеводородокисляющих микроорганизмов была рассчитана потенциальная способность Чёрного моря к самоочищению от нефтяного загрязнения.

Им впервые проведено масштабное изучение влияния нефти и нефтепродуктов в различных диапазонах концентраций на массовые виды морских организмов. Это исследование позволило сформулировать рекомендации по биотестированию загрязнённых морских вод и предоставить материал для установления ПДК для морских донных осадков. Олегом Глебовичем получены новые данные о закономерности распространения, численности, биохимических особенностях и видовом составе нефтеокисляющих микроорганизмов в Чёрном, Красном и Средиземном морях, а также в некоторых районах Тихого, Индийского и Атлантического океанов. Подобные исследования были проведены впервые и стали новым этапом в развитии морской и океанической микробиологии. На основании изучения деструкционной активности углеводородокисляющих микроорганизмов была рассчитана потенциальная способность Чёрного моря к самоочищению от нефтяного загрязнения.

О. Г. Миронов уже к середине 1970-х гг. обосновал фундаментальную концепцию взаимодействия морских организмов и их сообществ с загрязнением как части общеприродного процесса трансформации вещества и передачи энергии в морской среде. Эта концепция не только на десятилетия определила основные направления исследований отдела, но и легла

в основу международной программы по биомониторингу нефтяного загрязнения Средиземноморского бассейна (Совместное изучение Средиземного моря, СИСМ). Актуальность сформулированных им фундаментальных положений была подтверждена привлечением сотрудников отдела морской санитарной гидробиологии к выполнению важнейших государственных программ и проектов: «Мировой океан», «ГИЗМ», «Среда», GESAMP и др. Исследованием были охвачены акватории Чёрного, Каспийского и Баренцева морей, включая отдельные районы Тихоокеанского побережья.



О. Г. Миронов и В. Г. Тыниника, капитан
НИС «Профессор Водяницкий»

Олег Глебович Миронов обосновал основополагающую концепцию целенаправленного использования морских организмов и их сообществ для очистки и санации загрязнённых (нефте-содержащих) морских вод прибрежных акваторий. Её реализация (в форме размещения технических гидробиологических систем в антропогенно напряжённых прибрежных акваториях Севастополя) неоднократно подтверждала прикладную значимость фундаментальных исследований отдела морской санитарной гидробиологии.

О. Г. Миронов внёс неоценимый вклад в становление системы долгосрочных мониторинговых исследований прибрежно-морских зон Севастополя. Впервые организованные по его инициативе в 1973 г., комплексные химико-биологические съёмки практически всех бухт города проводятся до сих пор.

Он опубликовал свыше 400 научных работ. Результаты множества исследований обобщены в ряде монографий под редакцией Олега Глебовича: «Взаимодействие морских организмов с нефтяными углеводородами» (1985), «Санитарно-биологические аспекты экологии сева-стопольских бухт в XX веке» (2003), «Санитарно-биологические исследования в прибрежной акватории региона Севастополя» (2009) и др. Они представляют уникальную, научно обоснованную «антропогенную историю» региона.

О. Г. Миронов, талантливый учёный и прекрасный организатор, создал школу морских санитарных гидробиологов — экологов. Под его руководством защищены более 20 кандидатских диссертаций и 1 докторская. Он был активным популяризатором науки — многократно выступал по телевидению и давал комментарии в других СМИ по актуальным экологическим проблемам города и страны.

Рождённый у моря и влюблённый в него, Олег Глебович посвятил морю всю свою жизнь. Светлая память о замечательном учёном и удивительном человеке навсегда сохранится в наших сердцах.

Ученики, коллеги, друзья

IN MEMORIAM: OLEG MIRONOV (09.03.1933 – 16.03.2022)

On 16 March, 2022, Prof., D. Sc. Oleg Mironov passed away. He organized the first marine sanitary hydrobiology laboratory in the USSR. O. Mironov contributed much in the formation of a system of long-term monitoring studies in Sevastopol coastal and marine areas and published more than 400 scientific papers.

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 № 4 от 03.03.2022).

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

Выпускающий редактор номера:

д. б. н., проф. Довгаль И. В.

Корректор:

Копытова О. Ю.

Перевод:

Тренкеншу Т. А., Надточенко И. А.

Компьютерная вёрстка:

Баяндин А. С.

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

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



Подп. к печати 03.03.2022	Дата выхода в свет 07.06.2022	Заказ № 49993	Тираж 100 экз.
Формат 60 × 84/8	Уч.-изд. листов 9,3	Усл. печ. листов 13,25	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.

- 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.