



ISSN 2499-9768 print

МОРСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 8 № 3
2023



**МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL**

Выпуск посвящён 300-летию Российской академии наук.

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

Журнал реферирован 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

Васильева Е. Д., д. б. н., 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

Санжарова Н. И., чл.-корр. РАН, д. б. н., ВНИИРАЭ

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

Фесенко С. В., д. б. н., проф., ВНИИРАЭ

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-т 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, Russia

Assistant Editor

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

Managing Editor

Korneychuk Yu. M., PhD, IBSS, Russia

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, Russia

Fesenko S. V., D. Sc., Prof., RIRAE, Russia

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, Russia

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

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

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

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

Rudneva I. I., D. Sc., Prof., MHI RAS, Russia

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

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

Sanjharova N. I., Corr. Member of RAS, D. Sc., RIRAE, Russia

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

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

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

Vasil'eva E. D., D. Sc., MSU, Russia

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

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

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.

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2023 Том 8 № 3

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Научные сообщения

Горбунова С. Ю., Чекушкин А. А.

Технология выращивания морской микроводоросли *Tetraselmis viridis*
при естественном освещении и минимальных технических затратах 3–11

Егоров В. Н., Мирзоева Н. Ю., Артёмов Ю. Г., Проскурнин В. Ю., Стецок А. П.,
Марченко Ю. Г., Евтушенко Д. Б., Мосейченко И. Н., Чужикова-Проскурнина О. Д.

Возможность реализации концепции устойчивого развития рекреационного побережья
города Ялта в отношении биогенных элементов, радионуклидов, тяжёлых металлов
и хлорорганических соединений (Крым, Чёрное море) 12–32

Лебедева Д. И., Зайцев Д. О., Алексеева Я. И., Махров А. А.

Многоклеточные паразиты двух видов колюшек
Соловецкого архипелага (Белое море) (in Eng.) 33–46

Маркина Ж. В., Попик А. Ю.

Взаимодействие диатомовых водорослей *Pseudo-nitzschia hasleana*
и *Thalassiosira pseudonana* в смешанной культуре 47–61

Празукин А. В., Ли Р. И., Балычева Д. С., Фирсов Ю. К., Холодов В. В.

Cladophora (Chlorophyta) как «инженер-эколог» в гиперсолёном озере Херсонесском:
распределение диатомовых водорослей в структурированном пространстве
растительных матов (in Eng.) 62–86

Чекалов В. П.

Соотношение процессов аэробной и анаэробной деструкции органического вещества
в донных отложениях прибрежных акваторий Крыма (Чёрное море) 87–96

Айдемир-Чиль Е., Биринчи-Оздемир З., Оздемир С.

Первая находка морской звезды *Asterias rubens* Linnaeus, 1758
у Анатолийского побережья Чёрного моря (город Синоп) (in Eng.) 97–101

Заметки

Кузнецов А. В., Бобко Н. И.

Нарушение координации движений *Noilungia hongkongensis* (Placozoa)
в присутствии ионов Zn^{2+} 102–107

Садогурский С. Е., Белич Т. В., Садогурская С. А.

Флористические находки в прибрежной акватории заповедника «Мыс Мартыан»
(Крым, Чёрное море) 108–110

Хроника и информация

Памяти Александра Викторовича Трапезникова (29.01.1951 – 29.06.2023) 111–112

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2023 Vol. 8 no. 3

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

CONTENTS

Scientific communications

Gorbunova S. Yu. and Chekushkin A. A.

Technology of cultivation of the marine microalga *Tetraselmis viridis*
under natural light and at minimum technical cost (in Russ.) 3–11

Egorov V. N., Mirzoyeva N. Yu., Artemov Yu. G., Proskurnin V. Yu., Stetsiuk A. P.,
Marchenko Yu. G., Evtushenko D. B., Moseichenko I. N., and Chuzhikova-Proskurnina O. D.

The possibility of implementation of the sustainable development concept for the recreational coastline
of Yalta city regarding biogenic elements, radionuclides, heavy metals,
and organochlorine compounds (Crimea, Black Sea) (in Russ.) 12–32

Lebedeva D. I., Zaitsev D. O., Alekseeva Ja. I., and Makhrov A. A.

Metazoan parasites of two stickleback species at the Solovetsky Archipelago (White Sea) 33–46

Markina Zh. V. and Popik A. Yu.

Interactions of the diatom algae *Pseudo-nitzschia hasleana*
and *Thalassiosira pseudonana* in the mixed culture (in Russ.) 47–61

Prazukin A. V., Lee R. I., Balycheva D. S., Firsov Yu. K., and Kholodov V. V.

Cladophora (Chlorophyta) as an ecological engineer in hypersaline lake Chersonesskoye:
Distribution of diatom algae in the structured space of plant mats 62–86

Chekalov V. P.

Relationship of the processes of aerobic oxidation and anaerobic destruction of organic matter
in the bottom sediments of coastal waters of Crimea (Black Sea) (in Russ.) 87–96

Aydemir-Çil E., Birinci-Özdemir Z., and Özdemir S.

First find of the starfish, *Asterias rubens* Linnaeus, 1758,
off the Anatolian coast of the Black Sea (Sinop) 97–101

Notes

Kuznetsov A. V. and Bobko N. I.

Discoordination of *Hoilungia hongkongensis* (Placozoa) movements
in the presence of Zn²⁺ ions (in Russ.) 102–107

Sadogurskiy S. Ye., Belich T. V., and Sadogurskaya S. A.

Floristic finds in the coastal marine water area of the nature reserve “Cape Martyan”
(Crimea, Black Sea) (in Russ.) 108–110

Chronicle and information

In memoriam: Alexander Trapeznikov (29.01.1951 – 29.06.2023) (in Russ.) 111–112

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 582.263:57.083.13

**ТЕХНОЛОГИЯ ВЫРАЩИВАНИЯ
МОРСКОЙ МИКРОВОДОРОСЛИ *TETRASELMIS VIRIDIS*
ПРИ ЕСТЕСТВЕННОМ ОСВЕЩЕНИИ
И МИНИМАЛЬНЫХ ТЕХНИЧЕСКИХ ЗАТРАТАХ**

© 2023 г. С. Ю. Горбунова¹, А. А. Чекушкин

¹ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: svetlana_8423@mail.ru

Поступила в редакцию 28.12.2020; после доработки 23.03.2021;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 21.09.2023.

Главной причиной медленного внедрения научных разработок морской альготехнологии в промышленную практику является отсутствие систем, позволяющих получать биомассу микроводорослей в количествах, которые необходимы для исследования потенциальных продуктов и для отработки промышленной технологии их производства. Такие системы позволяют значительно снизить экономические затраты на создание и поддержание благоприятных абиотических условий для выращивания микроводорослей в промышленных масштабах, поскольку в качестве источника освещения используется энергия солнца. В статье предложен способ выращивания морской микроводоросли *Tetraselmis viridis* при естественном освещении и минимальных технических затратах. Авторами разработана мобильная установка для культивирования морских микроводорослей и для исследования их ростовых характеристик в условиях естественного освещения. Данную установку предлагается использовать при переходе от лабораторных масштабов культивирования микроводорослей к промышленным. Приведены основные требования, которым должна удовлетворять мобильная установка, и обоснованы её конструкции для промышленного выращивания альгологически чистой культуры *T. viridis*. Разработана технология, позволяющая обеспечить организацию процесса культивирования *T. viridis* с максимальной производительностью культуры $5,7 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ и плотностью $271,6 \text{ млрд кл.} \cdot \text{м}^{-2}$ ($R^2 = 0,99$). Дана сравнительная оценка биохимического состава и кинетических характеристик роста *T. viridis* при выращивании в мобильной установке в условиях естественного освещения и в лабораторных культиваторах при постоянном искусственном освещении.

Ключевые слова: микроводоросли, *Tetraselmis viridis*, накопительная культура, продуктивность, промышленное культивирование

Интенсивное культивирование микроводорослей в открытых водоёмах проводят в основном для получения биомассы и использования её в пищу [Гудвилевич, Боровков, 2012; Venemann, 1992; Chaumont, 1993], для применения в качестве источника сырья для производства химических веществ и использования их в фармацевтической промышленности [Жондарева, Тренкеншу, 2019; Demmig-Adams, Adams, 2002], а также для очистки сточных вод [de la Noüe et al., 1992; Dobrojan, 2010; Markou, 2015]. Главной причиной медленного внедрения научных

разработок альготехнологии в практику является отсутствие промышленных систем, позволяющих получать биомассу микроводорослей в количествах, которые необходимы для исследования потенциальных продуктов и для отработки технологий их производства.

Технология массового культивирования микроводорослей в большинстве случаев предполагает применение открытых систем с естественным освещением, состоящих из бассейнов и прудов. Чаще всего это бассейны небольшой глубины, выстланные плёнкой, реже — цементированные траншеи, лотки различной формы, цистерны. Такие системы позволяют значительно снизить экономические затраты на создание и поддержание благоприятных условий для выращивания микроводорослей в промышленных масштабах, поскольку в качестве источника освещения используется энергия солнца. Однако при применении открытых систем существует вероятность загрязнения биомассы бактериями и другими инвазивными организмами. Кроме того, производства целесообразно размещать в районах, где мало облачных и дождливых дней и невелики суточные перепады температур. Одним из таких регионов является юг России, что обусловлено благоприятными климатическими условиями, позволяющими выращивать микроводоросли с использованием только солнечной энергии непрерывно 2–3 сезона в течение года [Абдулагатов и др., 2018; Borovkov et al., 2020; Peel et al., 2007].

Задача данной работы заключалась в разработке дешёвого варианта мобильной установки, условия в которой приближены к промышленным условиям выращивания морских микроводорослей на примере *Tetraselmis viridis* (Rouchijajnen) R. E. Norris, Hori & Chihara, 1980, а также в сравнительной оценке биохимического состава и кинетических характеристик роста водоросли при выращивании в лабораторных условиях при круглосуточном искусственном освещении и в мобильной установке в условиях естественного освещения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследования использовали зелёную микроводоросль *T. viridis* — штамм IBSS-25 из коллекции ФИЦ ИнБЮМ. Питательную среду готовили на основе нестерильной черноморской воды солёностью 1,4–1,8 ‰. Состав среды для культивирования *T. viridis* в плотной культуре приведён ранее [Тренкеншу и др., 1981]. С целью сохранения альгологически чистой культуры микроводорослей уровень солёности в среде доводили до средиземноморского путём добавления 15 г·л⁻¹ NaCl [Горбунова, Тренкеншу, 2020]. Для получения инокулята *T. viridis* в течение 5 сут выращивали в лабораторных условиях накопительным методом в культиваторах объёмом 3 л при освещённости 10 клк на питательной среде Тренкеншу. Для засева бассейна использовали активно делящуюся культуру с начальной плотностью 0,08 г·л⁻¹ сухого вещества.

Установка для культивирования микроводорослей была размещена на причале лабораторного корпуса ФИЦ ИнБЮМ в период с 26 августа по 7 сентября 2020 г. Она представляет собой бассейн размером 1 × 1 м и высотой 0,1 м (рис. 1). Так как установка круглосуточно находилась под открытым небом, необходимо было поддерживать в ней температуру в пределах оптимума культивирования *T. viridis*. С этой целью была подключена система охлаждения. По всему периметру дна бассейна был уложен лист пенопласта, а на него — полиуретановая трубка, по которой непрерывно циркулировала морская вода. Трубку засыпали песком, дно бассейна выстлали полиэтиленовой плёнкой.

С помощью водяного насоса Air Pump АСО-008 мощностью 120 Вт и давлением менее 0,032 МПа воду подавали из моря на причал. Дневная температура суспензии в бассейне была ниже температуры воздуха на 3–7 °С. В течение всего эксперимента ежесуточную температуру в установке поддерживали в диапазоне +23...+28 °С. Без системы охлаждения культура перегревалась и за 36–48 ч погибала. Во избежание попадания в бассейн мусора и возможных осадков была установлена скошенная крыша, обтянутая полиэтиленовой плёнкой (рис. 1); это обеспечивало

естественную вентиляцию установки. Рабочий объём бассейна составлял 70 л. С целью компенсации испарения воды такой объём поддерживали на протяжении всего эксперимента, доливая перед измерениями дистиллированную воду до отметки 7 см.



Рис. 1. Бассейн с системой охлаждения

Fig. 1. The pool with a cooling system

Непрерывное перемешивание микроводорослей в бассейне осуществляли при помощи водяной помпы со скоростью прокачки суспензии $2800 \text{ л}\cdot\text{ч}^{-1}$, что обеспечивало круглосуточный газообмен культуры и равномерное освещение клеток по всему объёму установки. Освещённость на поверхности бассейна контролировали 2 раза в сутки люксметром Ю-116. До запуска установки культура находилась в иных световых условиях: в лаборатории освещённость была постоянной, её интенсивность была ниже естественной максимальной суточной освещённости более чем в 6 раз. Первые трое суток, пока плотность культуры была небольшой, крышу бассейна закрывали сеткой. В противном случае в условиях безоблачной погоды клетки *T. viridis* полностью обесцвечивались. В среднем, за всё время эксперимента, максимальная суточная освещённость в области фотосинтетически активной радиации составляла $300 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$; для расчётов использовали данные, представленные в работе [Чекушкин и др., 2020]. Значение освещённости указано с учётом поглощения 25 % солнечной энергии крышей бассейна.

Параллельно *T. viridis* выращивали в лабораторном культиваторе при тех же условиях, что и инокулят для засева бассейна. Оптическую плотность рассчитывали по формуле $D = -\lg(T)$, где T — величина пропускания, определяемая на Unico 2100 (United Products & Instruments, США) при длине волны 750 нм, в кюветах с рабочей длиной 0,5 см. Абсолютная погрешность не превышала 1,0 %.

Для удобства сравнения полученных результатов с данными, представленными в работе [Жондарева, Тренкеншу, 2019], оптическую плотность слоя суспензии (7 см) определяли путём умножения значений плотности в кювете (0,5 см) на 14.

При пересчёте единиц оптической плотности на сухую массу микроводорослей (далее — СМ) использовали эмпирически определённый коэффициент k , равный $0,8 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{ед. опт. пл}^{-1}$: $\text{СМ} = k \times D_{750}$ [Боровков, Геворгиз, 2005]. Концентрацию клеток определяли прямым подсчётом в камере Горяева под микроскопом в восьмикратной повторности. Микроскопический контроль культуры производили с помощью светового микроскопа Carl Zeiss Axiostar Plus (Германия).

Пигменты (хлорофилл *a*, хлорофилл *b*, каротиноиды) экстрагировали из клеток микроводорослей ацетоном (100 %) [Копытов и др., 2015]. Спектры поглощения ацетоновых экстрактов фиксировали в диапазоне от 400 до 800 нм в кварцевых кюветах с длиной оптического пути 1 см. Оценку пигментного состава по спектру поглощения ацетонового экстракта проводили

в трёх повторностях по стандартной методике, с использованием линейных уравнений по трём точкам в спектре поглощения экстракта [Wellburn, 1994]. Все расчёты проводили для уровня значимости $\alpha = 0,05$. Математическую обработку и моделирование экспериментальных данных осуществляли с помощью компьютерных программ Grapher 3, MS Excel и MATLAB.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рост культуры *T. viridis* в бассейне при круглосуточном освещении контролировали в течение 12 суток. Линейный рост культуры зарегистрирован со 2-х по 10-е сутки эксперимента (рис. 2А). За это время плотность культуры увеличилась в 7,5 раза.

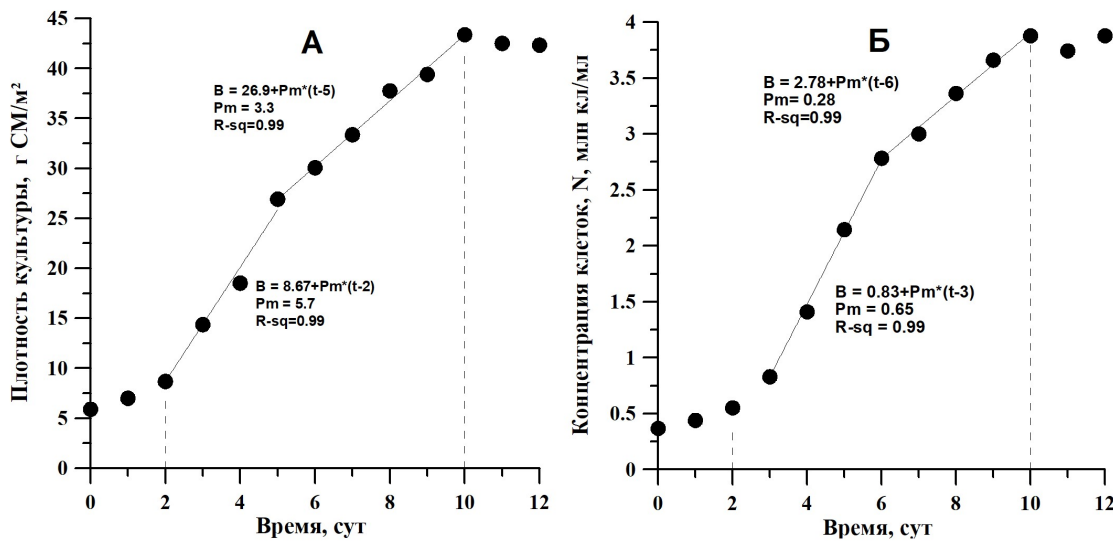


Рис. 2. Динамика плотности (А) и роста (Б) клеток культуры *Tetraselmis viridis* при выращивании в бассейне в условиях естественного освещения

Fig. 2. Dynamics of *Tetraselmis viridis* density (А) and growth (Б) in the pool under natural light

На 5-е сутки продуктивность культуры по биомассе (P_m) уменьшилась с 5,7 до 3,3 г $СМ \cdot м^{-2}$ ($R^2 = 0,99$); это, видимо, является следствием начала лимитирования роста микроводорослей по углероду или световым условиям, поскольку на линейном участке скорость роста определяется величиной внешнего потока (света или углекислого газа), который полностью поглощается культурой и ограничивает её продуктивность [Тренкеншу, 2005]. На 11-е сутки рост *T. viridis* прекратился. Окончание линейной фазы роста свидетельствует о смене лимитирующего фактора [Лелеков, Тренкеншу, 2007]; ограничивать рост микроводорослей могут как световые, так и минеральные условия среды. В нашем эксперименте минеральная составляющая не может быть лимитирующим фактором, так как питательная среда Тренкеншу, на которой выращивали *T. viridis*, рассчитана на достижение плотности культуры 4–6 г $СМ$ с литра [Тренкеншу и др., 1981]. Таким образом, мы можем предположить, что рост культуры был ограничен световыми условиями.

Полученные характеристики сравнили с результатами, представленными в [Жондарева, Тренкеншу, 2019]. В этой работе линейная фаза роста *T. viridis* была в два раза короче, чем по нашим данным, и была отмечена только с 1-х по 5-е сутки. С 6-х суток рост микроводорослей прекращается, в то время как в нашем эксперименте выделен участок линейной фазы роста с 5-х по 10-е сутки, на котором максимальная продуктивность составила 3,3 г $СМ \cdot м^{-2}$. Таким образом, мы получили урожай микроводорослей, равный 43,4 г $СМ \cdot м^{-2}$, и данное значение в 2 раза выше, чем в [Жондарева, Тренкеншу, 2019]. Это можно объяснить созданием оптимальных условий

для выращивания *T. viridis* — наличием системы охлаждения, повышением уровня солёности культуральной среды до средиземноморского, слоем микроводорослей в бассейне 7 см, эффективной системой перемешивания. Аналогичную картину наблюдали для динамики концентрации клеток *T. viridis* в культуре (рис. 2Б).

Установлено, что линейный рост культуры происходит с 3-х по 10-е сутки эксперимента, со сменой угла наклона кривой на 6-е сутки, что подтверждает теорию о начале лимитирования роста микроводорослей по углероду или световым условиям. Продуктивность *T. viridis* на первом участке линейной фазы роста составила 650 тыс. кл.·сут⁻¹, на втором участке (6–10-е сутки) — 280 тыс. кл.·сут⁻¹. За время эксперимента концентрация клеток практически достигла значения 4 млн кл.·мл⁻¹. На рис. 3 представлен внешний вид бассейна в момент запуска и в конце эксперимента (через 12 сут).



Рис. 3. Бассейн с культурой *Tetraselmis viridis* в начале эксперимента (слева) и в конце (справа)

Fig. 3. The pool with *Tetraselmis viridis* culture at the beginning of the experiment (left) and at the end (right)

Показано, что при использовании элементарного оборудования и минимальных капиталовложениях возможна организация процесса культивирования *T. viridis* с производительностью до 5,7 г СМ·м⁻²·сут⁻¹. При запуске процесса выращивания микроводорослей в больших объёмах в условиях естественного освещения показатели продуктивности далеки от теоретического максимума; также они могут отличаться от характеристик, определённых в лабораторных условиях [Béchet et al., 2017; Bonnefond et al., 2016].

Данные по биохимическому составу и кинетическим характеристикам *T. viridis*, полученные при выращивании в лабораторном культиваторе при круглосуточном освещении и в бассейне при естественном освещении, приведены в табл. 1.

В обоих случаях культуру выращивали на одной и той же питательной среде и без использования дополнительных источников углерода. Отбор проб для анализа осуществляли в одно и то же время. На рис. 4 представлен внешний вид лабораторных культиваторов в начале эксперимента и на 12-е сутки.

Для оценки биологической ценности полученного урожая микроводорослей и быстрого расчёта концентраций пигментов в культуре использовали модели нативных форм хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и суммарных каротиноидов [Чернышев и др., 2020]. Полученные результаты по химическому составу *T. viridis* при выращивании в лабораторных условиях хорошо согласуются с данными [Харчук, Береговая, 2019].

Таблица 1. Биохимический состав и кинетические характеристики роста микроводоросли *Tetraselmis viridis* (конец линейной фазы роста)

Table 1. Biochemical composition and kinetic characteristics of the microalga *Tetraselmis viridis* growth (the end of the linear growth phase)

Параметр	<i>Tetraselmis viridis</i> в лабораторном культиваторе	<i>Tetraselmis viridis</i> в бассейне
Хлорофилл <i>a</i> , %	1,05 ± 0,05	1,01 ± 0,01
Хлорофилл <i>b</i> , %	0,58 ± 0,07	0,52 ± 0,01
Суммарные каротиноиды, %	0,23 ± 0,01	0,21 ± 0,004
Максимальная плотность, г СМ·л ⁻¹	1,00 ± 0,05	0,62 ± 0,03
Максимальная продуктивность, г СМ·л ⁻¹ ·сут ⁻¹ ($R^2 = 0,99$)	0,122	0,08

Значительных отличий в биохимическом составе микроводорослей в зависимости от условий выращивания обнаружено не было. При этом отмечена тенденция к снижению концентрации биохимических компонентов в клетках *T. viridis* при выращивании в бассейне при естественном освещении. Это можно объяснить сменой физико-химических параметров, отсутствием возможности соблюдения стерильных условий выращивания из-за больших объёмов бассейнов, а также суточными изменениями освещённости, сопровождающимися потерями части биомассы микроводорослей в темновой период [Авсиян, 2018; Bonnefond et al., 2016; Xu et al., 2016].

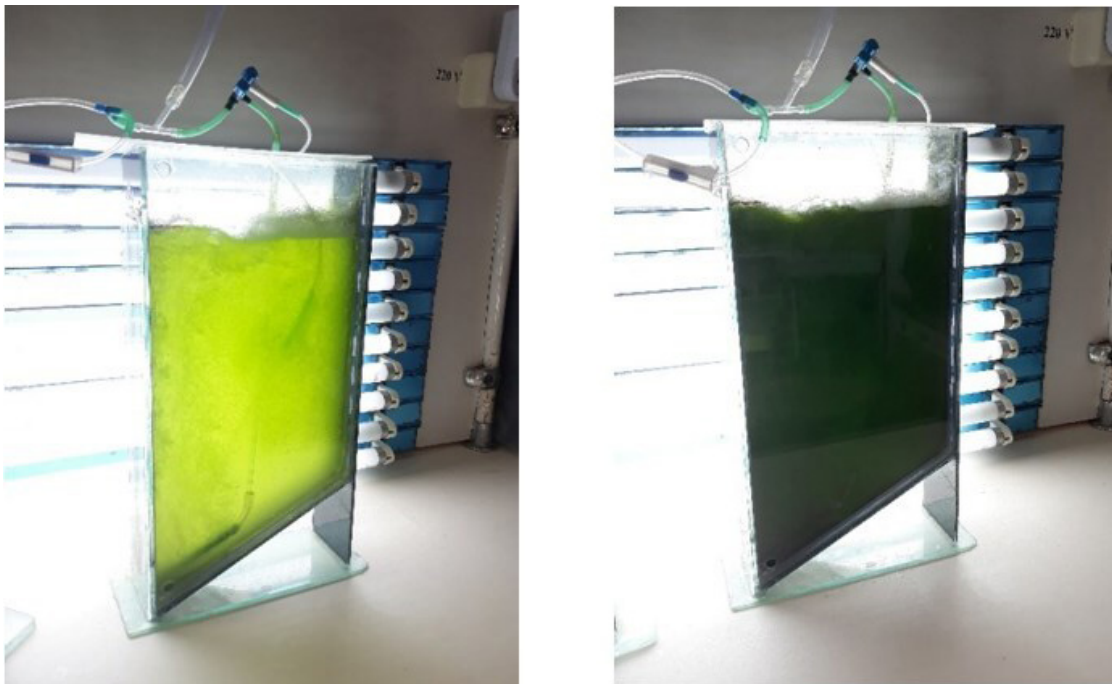


Рис. 4. Фото лабораторного культиватора с микроводорослью *Tetraselmis viridis* в начале эксперимента (слева) и на 12-е сутки (справа)

Fig. 4. Photo of the laboratory photobioreactor with the microalga *Tetraselmis viridis* at the beginning of the experiment (left) and after 12 days (right)

Вывод. Разработана мобильная установка для культивирования морских микроводорослей. Исследованы их ростовые характеристики в условиях естественного освещения. Данную установку предлагается использовать при переходе от лабораторных масштабов культивирования морских микроводорослей к промышленным. Экспериментально показано, что минимизация капиталовложений обеспечивается: наличием элементарного оборудования и системы охлаждения, повышением солёности культуральной среды до средиземноморского уровня, выбором оптимального слоя микроводорослей в бассейне, отсутствием дополнительных источников углерода, наличием эффективной системы перемешивания, а также энергии солнца в качестве источника освещения. Предложенный подход позволяет обеспечить культивирование *Tetraselmis viridis* с максимальной производительностью $5,7 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ и плотностью культуры $271,6 \text{ млрд кл.} \cdot \text{м}^{-2}$. Установлено отсутствие значимых отличий биохимических и кинетических характеристик роста *T. viridis* при выращивании в мобильной установке в условиях естественного освещения и в лабораторных культиваторах при постоянном искусственном освещении.

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. Абдулагатов И. М., Алхасов А. Б., Догеев Г. Д., Тумалаев Н. Р., Алиев Р. М., Бадавов Г. Б., Алиев А. М., Салихова А. С. Микроводоросли и их технологические применения в энергетике и защите окружающей среды // *Юг России: экология, развитие*. 2018. Т. 13, № 1. С. 166–183. [Abdulagatov I. M., Alkhasov A. B., Dogeev G. D., Tumalaev N. R., Aliev R. M., Badavov G. B., Aliev A. M., Salikhova A. S. Technological application of microalgae in power industry and environmental protection. *Yug Rossii: ekologiya, razvitie*, 2018, vol. 1, no. 13, pp. 166–183. (in Russ.). <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2018-1-166-183>
2. Авсиян А. Л. Влияние суточного светового режима на продуктивность культуры *Arthrospira platensis* Gomont // *Вопросы современной альгологии*. 2018. № 3 (18). [Avsiyan A. L. Influence of diurnal light regimen on *Arthrospira platensis* Gomont culture productivity. *Voprosy sovremennoi algologii*, 2018, no. 3 (18). (in Russ.). <http://algology.ru/1374>
3. Боровков А. Б., Геворгиз Р. Г. Продуктивность *Spirulina platensis* и *Tetraselmis viridis* при использовании различных методов культивирования // *Экология моря*. 2005. Вып. 70. С. 9–13. [Borovkov A. B., Gevorgiz R. G. Production of *Spirulina platensis* and *Tetraselmis viridis* by different methods of cultivation. *Ekologiya morya*, 2005, iss. 70, pp. 9–13. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4698>
4. Горбунова С. Ю., Тренкеншу Р. П. Опыт получения альгологически чистой культуры *Tetraselmis viridis* Rouch. в нестерильных условиях // *Вопросы современной альгологии*. 2020. № 1 (22). С. 94–100. [Gorbunova S. Yu., Trenkenshu R. P. Experiment on obtaining an algologically pure culture of *Tetraselmis viridis* in non-sterile conditions. *Voprosy sovremennoi algologii*, 2020, no. 1 (22), pp. 94–100. (in Russ.). [https://doi.org/10.33624/2311-0147-2020-1\(22\)-94-100](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2020-1(22)-94-100)
5. Гудвилевич И. Н., Боровков А. Б. Биологическая ценность БАД на основе спирулины // *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2012. Вып. 105. С. 130–133. [Gudvilovich I. N., Borovkov A. B. Biological value of BAS on the base of *Spirulina* supplements. *Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*, 2012, iss. 105, pp. 130–133. (in Russ.)]
6. Жондарева Я. Д., Тренкеншу Р. П. Рост *Tetraselmis viridis* (Rouchi) (Jajnen) R. E. Norris, Hori et Chihara, 1980 в тепличном бассейне при естественном освещении и аэрации воздухом // *Вопросы современной альгологии*. 2019. № 3 (21). С. 76–87. [Zhondareva Ya. D.,

- Trenkenshu R. P. Growth of *Tetraselmis viridis* (Rouchijajnen) R. E. Norris, Hori & Chihara, 1980 in the greenhouse pool under natural light and aeration. *Voprosy sovremennoi algologii*, 2019, no. 3 (21), pp. 76–87. (in Russ.). [https://doi.org/10.33624/2311-0147-2019-3\(21\)-76-87](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2019-3(21)-76-87)
7. Копытов Ю. П., Лелеков А. С., Геворгиз Р. Г., Нехорошев М. В., Новикова Т. М. Методика комплексного определения биохимического состава микроводорослей // *Альгология*. 2015. Т. 25, № 1. С. 35–40. [Kopytov Yu. P., Lelekov A. S., Gevorgiz R. G., Nekhoroshev M. V., Novikova T. M. Method of complex analysis of biochemical composition of microalgae. *Al'gologiya*, 2015, vol. 25, no. 1, pp. 35–40. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v17.i4.70>
 8. Лелеков А. С., Тренкеншу Р. П. Простейшие модели роста микроводорослей. 4. Экспоненциальная и линейная фазы роста // *Экология моря*. 2007. Вып. 74. С. 47–49. [Lelekov A. S., Trenkenshu R. P. Simplest models of microalgae growth. 4. Exponential and linear growth phases of microalgae culture. *Ekologiya morya*, 2007, iss. 74, pp. 47–49. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4780>
 9. Тренкеншу Р. П., Терсков И. А., Сидько Ф. Я. Плотные культуры морских микроводорослей // *Известия Сибирского отделения Академии наук СССР. Серия биологических наук*. 1981. № 15, вып. 3. С. 75–82. [Trenkenshu R. P., Terskov I. A., Sidko F. Ya. Plotnye kul'tury morskikh mikrovodoroslei. *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskikh nauk*, 1981, no. 15, iss. 3, pp. 75–82. (in Russ.)]
 10. Тренкеншу Р. П. Простейшие модели роста микроводорослей. 1. Периодическая культура // *Экология моря*. 2005. Вып. 67. С. 89–97. [Trenkenshu R. P. Simplest models of microalgae growth. 1. Batch culture. *Ekologiya morya*, 2005, iss. 67, pp. 89–97. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4658>
 11. Харчук И. А., Береговая Н. М. Содержание биохимических компонентов в морской микроводоросли *Tetraselmis viridis* при длительном хранении в состоянии холодого анабиоза // *Вопросы современной альгологии*. 2019. № 1 (19). С. 88–95. [Kharchuk I. A., Beregovaya N. M. The content of biochemical components in the marine microalgae *Tetraselmis viridis* during long-term storage in a state of cold hibernation. *Voprosy sovremennoi algologii*, 2019, no. 1 (19), pp. 88–95. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.33624/2311-0147-2019-1\(19\)-88-95](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2019-1(19)-88-95)
 12. Чекушкин А. А., Лелеков А. С., Геворгиз Р. Г. Сезонная динамика предельной продуктивности в горизонтальном фотобиореакторе // *Актуальные вопросы биологической физики и химии*. 2020. Т. 5, № 3. С. 405–411. [Chekushkin A. A., Lelekov A. S., Gevorgiz R. G. Seasonal dynamics of limit productivity in a horizontal photobioreactor. *Aktual'nye voprosy biologicheskoi fiziki i khimii*, 2020, vol. 5, no. 3, pp. 405–411. (in Russ.)]
 13. Чернышев Д. Н., Горбунова С. Ю., Тренкеншу Р. П. Разделение спектров поглощения культуры и ацетонового экстракта микроводоросли *Tetraselmis viridis* на спектры отдельных пигментов // *Актуальные вопросы биологической физики и химии*. 2020. Т. 5, № 2. С. 232–238. [Chernyshev D. N., Gorbunova S. Yu., Trenkenshu R. P. Decomposition of cultural absorption spectra and the acetone extract of microalgae *Tetraselmis viridis* into spectrum of individual pigments. *Aktual'nye voprosy biologicheskoi fiziki i khimii*, 2020, vol. 5, no. 2, pp. 232–238. (in Russ.)]
 14. Béchet Q., Moussion P., Bernard O. Calibration of a productivity model for the microalgae *Dunaliella salina* accounting for light and temperature. *Algal Research*, 2017, vol. 21, pp. 156–160. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2016.11.001>
 15. Benemann J. R. Microalgae aquaculture feeds. *Journal of Applied Phycology*, 1992, vol. 4, iss. 3, pp. 233–245. <https://doi.org/10.1007/BF02161209>
 16. Bonnefond H., Moelants N., Talec A., Bernard O., Sciandra A. Concomitant effects of light and temperature diel variations on the growth rate and lipid production of *Dunaliella salina*. *Algal Research*, 2016, vol. 14, pp. 72–78. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2015.12.018>
 17. Borovkov A. B., Gudvilovich I. N., Avsiyan A. L. Scale-up of *Dunaliella salina* cultivation: From strain selection to open ponds. *Journal*

- of *Applied Phycology*, 2020, vol. 32, iss. 3, pp. 1545–1558. <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02104-5>
18. Chaumont D. Biotechnology of algal biomass production: A review of systems for outdoor mass culture. *Journal of Applied Phycology*, 1993, vol. 5, iss. 6, pp. 593–604. <https://doi.org/10.1007/BF02184638>
19. de la Noüe J., Laliberté G., Proulx D. Algae and waste water. *Journal of Applied Phycology*, 1992, vol. 4, iss. 3, pp. 247–254. <https://doi.org/10.1007/BF02161210>
20. Demmig-Adams B., Adams W. Antioxidants in photosynthesis and human nutrition. *Science*, 2002, vol. 298, no. 5601, pp. 2149–2153. <https://doi.org/10.1126/science.1078002>
21. Dobrojan S. Obținerea substanțelor biologice active din biomasa microalgei *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl crescută pe ape reziduale. *Mediul Ambient [Scientific Journal of Information and Ecological Culture]*, 2010, no. 2 (50), pp. 24–28. (in Moldavian).
22. Markou G. Fed-batch cultivation of *Arthrospira* and *Chlorella* in ammonia-rich wastewater: Optimization of nutrient removal and biomass production. *Bioresource Technology*, 2015, vol. 193, pp. 35–41. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2015.06.071>
23. Peel M. C., Finlayson B., McMahon T. A. Updated world map of the Köppen–Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2007, vol. 11, iss. 5, pp. 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
24. Wellburn R. W. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology*, 1994, vol. 144, iss. 3, pp. 307–313. [http://dx.doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)
25. Xu Y., Ibrahim I. M., Harvey P. J. The influence of photoperiod and light intensity on the growth and photosynthesis of *Dunaliella salina* (Chlorophyta) CCAP 19/30. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, vol. 106, pp. 305–315. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.05.021>

TECHNOLOGY OF CULTIVATION OF THE MARINE MICROALGA *TETRASELMIS VIRIDIS* UNDER NATURAL LIGHT AND AT MINIMUM TECHNICAL COST

S. Yu. Gorbunova¹ and A. A. Chekushkin

¹A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: svetlana_8423@mail.ru

The main reason for slow implementation of scientific developments of marine algotechnology into industrial practice is the lack of systems that allow obtaining microalgae biomass in quantities that are necessary for practical study of potential products and development of industrial technology for their production. Such systems can significantly reduce the economic cost of creating and maintaining favorable abiotic conditions for growing microalgae on an industrial scale, since solar energy is used as a light source. The article proposes a method for growing marine microalgae *Tetraselmis viridis* in natural light and at minimum technical cost. The authors developed a mobile unit for cultivating marine microalgae and studying their growth characteristics in natural light. This unit is proposed to be used in the transition from laboratory cultivation to cultivation on an industrial scale. The basic requirements for the mobile unit for industrial cultivation of algologically pure *T. viridis* are specified. The technology ensuring the organization of *T. viridis* cultivation process with a maximum productivity of $5.7 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{day}^{-1}$ and a maximum culture density of $271.6 \text{ billion cells}\cdot\text{m}^{-2}$ ($R^2 = 0.99$) has been developed. The authors provide a comparative assessment of the biochemical composition and kinetic growth characteristics of *T. viridis* depending on growing conditions using either the mobile unit in natural light or the laboratory photobioreactor in constant artificial light.

Keywords: marine microalgae, *Tetraselmis viridis*, batch culture, productivity, industrial cultivation

УДК [502.1:556.545](292.471-75)

**ВОЗМОЖНОСТЬ РЕАЛИЗАЦИИ КОНЦЕПЦИИ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ
РЕКРЕАЦИОННОГО ПРИБРЕЖЬЯ ГОРОДА ЯЛТА
В ОТНОШЕНИИ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ, РАДИОНУКЛИДОВ,
ТЯЖЁЛЫХ МЕТАЛЛОВ И ХЛОРОРГАНИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ
(КРЫМ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)**

© 2023 г. **В. Н. Егоров, Н. Ю. Мирзоева, Ю. Г. Артёмов, В. Ю. Проскурнин,
А. П. Стецюк, Ю. Г. Марченко, Д. Б. Евтушенко, И. Н. Мосейченко,
О. Д. Чужикова-Проскурнина**

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

Поступила в редакцию 10.05.2023; после доработки 10.05.2023;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 21.09.2023.

Проведено гидроакустическое зондирование, определены площадь и объём вод приустьевой зоны реки Водопадная до глубины 40 м в акватории города Ялта (Крым, Чёрное море). Концентрации биогенных элементов (NO_2 , NO_3 , NH_4 и PO_4) и тяжёлых металлов (Cu, Zn, Fe, Co, Ni, Mo, Cd, Pb и Hg) в пресной воде устья реки превышают их концентрации в прибрежной морской воде в 3–64 раза. Выявлено влияние стока реки на эвтрофикацию вод изучаемой морской акватории. С использованием постчернобыльских радиоизотопов ^{90}Sr и ^{137}Cs выполнена датировка донных осадков и определена скорость седиментации с исследованной площади акватории региона. Рассчитаны потоки поступления загрязняющих веществ со стоком реки и периоды их оборота в рекреационном прибрежье города Ялта. Полученные результаты использованы для обоснования концепции устойчивого развития рекреационной зоны города Ялта по факторам загрязнения морской среды.

Ключевые слова: Чёрное море, Крым, вода, биогенные элементы, стронций-90, цезий-137, тяжёлые металлы, хлорорганические соединения, датировка донных отложений

Акватория города Ялта (Крым) относится к критическим зонам Чёрного моря [Зайцев, Поликарпов, 2002], в которых содержание загрязняющих веществ в морской среде может превышать природные уровни или достигать предельно допустимых концентраций (далее — ПДК) для населения и биотических компонентов экосистем. Основная прибрежная рекреационная территория города, расположенная на юго-западе Ялтинского залива, подвергается воздействию морского порта, рекреационно-туристической, муниципальной и аграрной деятельности на побережье, а также влиянию реки Водопадная (Учан-Су), имеющей паводковый режим стока. Река берёт начало у подножия горы Ай-Петри, её длина составляет 7,0 км, площадь водосбора — 28,9 км², уклон — 94,3 м·км⁻¹. Одними из наиболее значимых экологических проблем региона являются гиперэвтрофикация, вызываемая биогенными элементами [Егоров и др., 2021], и загрязнение вод тяжёлыми металлами и хлорорганическими соединениями [Егоров и др., 2018].

Необходимость минимизации негативных последствий антропогенного воздействия на рекреационную зону города Ялта требует разработки и применения мероприятий по реализации устойчивого развития.

Целью настоящих исследований было нормирование предельно допустимых потоков поступления загрязняющих веществ в рекреационную зону города Ялта (Крым, Чёрное море) по биогеохимическим критериям и обоснование концепции устойчивого развития по факторам загрязнения морской среды изучаемой акватории. Для достижения данной цели решали следующие задачи:

- определение концентраций биогенных элементов в воде и оценка лимитирования первичной продукции фитопланктона в приустьевой зоне реки Водопадная;
- датировка донных отложений по пикам максимумов радиоактивных выпадений ^{90}Sr и ^{137}Cs на морскую поверхность и определение потоков седиментационного депонирования загрязняющих веществ в толще донных отложений рекреационной зоны города Ялта;
- оценка загрязнения пресной воды устья реки и морской воды акватории города радионуклидами и тяжёлыми металлами, определение по результатам собственных наблюдений биогеохимических характеристик самоочищения рекреационной зоны города Ялта от $\Sigma\text{ПХБ}$ и $\Sigma\text{ДДТ}$ по данным [Малахова, Лобко, 2022], а также от радионуклидов и тяжёлых металлов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Рекреационная зона города Ялта расположена на юго-западном побережье Ялтинского залива (Крым, Чёрное море) (рис. 1). К северу от неё находятся пристань для яхт, причалы для каботажных судов обслуживания туристических маршрутов и морской порт. С востока и с запада с ней граничит открытая часть Чёрного моря.

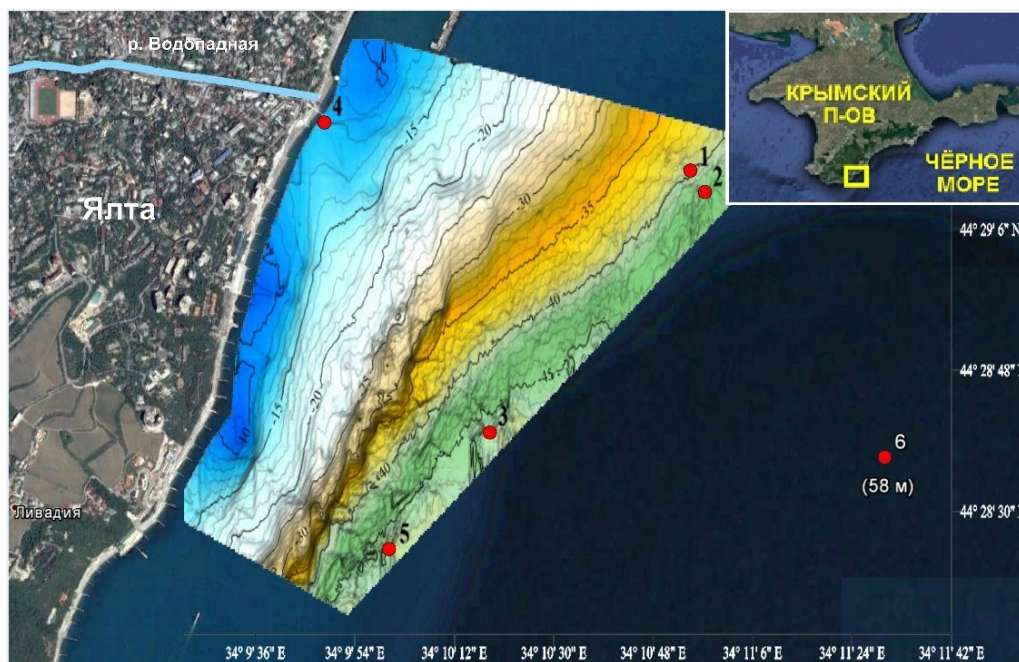


Рис. 1. Батиметрическая карта акватории города Ялта и приустьевой зоны реки Водопадная. Красными кружками отмечено расположение станций отбора проб воды и грунта. Побережье от устья реки до посёлка Ливадия занимает городской пляж, относящийся к рекреационной зоне города Ялта

Fig. 1. Bathymetric map of the Yalta city water area and the Vodopadnaya River estuarine zone. Red circles denote the sampling stations. The coastline from the Vodopadnaya River estuary to Livadia settlement is occupied by a city beach, which is included in the Yalta city recreational zone

Методика океанографических работ. Для гидроакустических наблюдений использовали маломерные суда, оснащённые эхолотами Lowrance Elite-7 Ti со встроенным GPS-приёмником. Воду отбирали 10-литровым батометром, а грунт — гравитационным трубчатым пробоотборником. Для геохронологического анализа колонки грунта отобраны на станциях 5 и 6. Ст. 6 располагалась вне полигона, и материалы исследований на ней использовали для сравнительных целей. Батиметрическая карта акватории города Ялта и приустьевой зоны реки Водопадная представлена на рис. 1. Характеристика заборных работ приведена в табл. 1.

Таблица 1. Даты, координаты и глубина станций отбора проб воды и донных отложений в Ялтинском заливе

Table 1. Dates, coordinates, and depths of water and sediment sampling stations in the Yalta Bay

№ станции	Дата	Координаты		Глубина, м
		N	E	
1	19.07.2019	44°29.2234′	34°10.9130′	35
2	19.07.2019	44°29.1806′	34°10.9530′	37
3	19.07.2019	44°28.6701′	34°10.3051′	40
4	19.04.2017	44°29.3294′	34°09.8040′	1
	28.06.2017			
	19.07.2019			
	22.06.2020			
5	19.07.2019	44°28.4208′	34°10.0072′	41
6	15.10.2020	44°28.565′	34°11.512′	58

Концентрацию нитритов, нитратов и аммония в пресной воде устья реки Водопадная и в морской воде её приустьевой зоны определяли стандартным методом [Руководство по методам, 1977]. Поглощение биогенных элементов в процессе биосинтеза устанавливали из соотношения [Хатчинсон, 1969; Redfield, 1958]:

$$1P : 7N : 40C, \quad (1)$$

из которого следовало, что коэффициент поглощения фосфора по отношению к углероду составляет 0,025, а азота — 0,175. Степень лимитирования продуцирования фитопланктона биогенными элементами определяли из стехиометрического отношения $N : P = 16 : 1$ по молярной концентрации или $7 : 1$ по весовой. Для нахождения лимитирующего продукционные процессы биогенного фактора использовали стехиометрическое соотношение Редфилда (PR_{at}), которое при выраженной в $мкг \cdot л^{-1}$ размерности входящих в него параметров имело следующий вид [Redfield, 1958]:

$$PR_{at}(N/P) = 1,53(1,35NO_2 + NO_3 + 3,44NH_4)/PO_4. \quad (2)$$

При $PR_{at} > 16$ — лимитирование по фосфору; при $PR_{at} < 16$ — по азоту.

Для геохронологических исследований отбор проб колонок донных отложений проводили с помощью грунтовой трубки (внутренний диаметр — 58 мм) с вакуумным затвором. Полученные колонки нарезали на слои толщиной 1 см с использованием винтового экструдера, описанного в работе [Parrucci, 1997]. Сразу после нарезки пробы взвешивали, сушили при температуре +40...+50 °С и затем вновь взвешивали, определяя количество выпаренной воды. Для оценки исходной влажности донных отложений рассчитывали содержание солей, растворённых в поровой воде [Schafer et al., 1980]. В качестве радиотрассеров для датировки донных отложений использовали искусственные радионуклиды ^{90}Sr и ^{137}Cs [Гулин и др., 1994; Мирзоева и др., 2005; Радиоэкологический отклик Чёрного моря, 2008]. Концентрацию ^{90}Sr и ^{137}Cs определяли для каждого слоя колонок донных отложений отдельно.

Измерение активности ^{90}Sr производили по черенковскому излучению его дочернего продукта ^{90}Y с использованием низкофонового жидкостного сцинтилляционного счётчика (low background liquid scintillation counter, LSC) LKB Quantulus 1220 [Радиоэкологический отклик Чёрного моря, 2008; Harvey et al., 1989]. Нижний предел определяемой активности (lower limit of detection, LLD) составляет 0,01–0,04 Бк·кг⁻¹ или Бк·м⁻³ пробы. Относительная погрешность полученных результатов не превышала 20 %. Результаты подвергали математической обработке радиоспектрометрических данных [Радиоэкологический отклик Чёрного моря, 2008]. Контроль за корректностью применяемой методики и достоверностью полученных результатов осуществляли путём постоянного участия в международной интеркалибрации под эгидой МАГАТЭ (Вена, Австрия) и Национальной лаборатории (Рисё, Дания). Данные по интеркалибрации методов определений, полученные по результатам измерений эталонных проб и полевых параллельных определений между ФИЦ ИнБЮМ и другими институтами, свидетельствовали о том, что использованная методическая база позволяла с необходимой и достаточной степенью достоверности оценивать загрязнение изучаемых экосистем долгоживущим радионуклидом ^{90}Sr [Радиоэкологический отклик Чёрного моря, 2008]. Содержание ^{137}Cs в высушенных пробах определяли с использованием сцинтилляционного детектора NaI(Tl). Его калибровку осуществляли с помощью стандартных образцов донных отложений IAEA-306 и IAEA-315, поставляемых МАГАТЭ [Радиоэкологический отклик Чёрного моря, 2008]; они имели форму и размеры, аналогичные таковым исследованным нами образцов донных отложений. Средняя относительная погрешность в пробах не превышала 27 %.

Тяжёлые металлы (далее — ТМ) из морской воды выделяли методом экстракционного концентрирования в соответствии с РД 52.10.243-92 [1993]. Он основан на экстракции четырёххлористым углеродом комплексов определяемых элементов с использованием диэтилдитиокарбамата натрия (Na-ДДК) с последующим разрушением комплексов концентрированной азотной кислотой и реэкстракцией элементов в водный раствор меньшего объёма. Количественное экстрагирование при этом достигается для Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Mo, Cd и Pb [Mirzoeva et al., 2022]. Выделение ТМ из проб донных отложений проводили в соответствии с ПНД Ф 16.2.2:2.3.71-2011 [2011]. Метод выделения основан на кислотной минерализации сухого вещества отложений и выщелачивании в раствор определяемых элементов.

Определение ТМ в экстрактах из морской воды и в минерализатах донных отложений проводили на базе ЦКП «Спектрометрия и хроматография» ФИЦ ИнБЮМ методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой на масс-спектрометре PlasmaQuant MS Elite (Analytik Jena AG, Германия) в соответствии с ГОСТ Р 56219-2014 [2015] и руководством по эксплуатации прибора [PlasmaQuant MS, 2014]. По измеряемым элементам прибор калибровали с использованием специального мультиэлементного стандартного раствора IV-28 (Inorganic Ventures, США). Ошибка определения ТМ в пробах воды и донных отложений для всех элементов не превышала 10 % при их концентрациях в воде более 0,01 мкг·л⁻¹ и в донных отложениях более 0,1 мг·кг⁻¹. При более низких концентрациях ошибка достигала 60 %.

Пробы воды и донных отложений на определение в них концентрации ртути отбирали одновременно. Для разделения растворённой и взвешенной форм ртути пробы морской воды фиксировали сразу после отбора концентрированной азотной кислотой (10 мл HNO₃ на 1 л воды); затем в лаборатории производили фильтрацию через предварительно взвешенные нуклеопоровые фильтры с диаметром пор 0,45 мкм. Концентрацию ртути в пробах взвешенного вещества определяли в соответствии с ГОСТ 26927-86 [2002]. Измерение проводили методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии с помощью ртутного анализатора «Хиранума-1». Для калибровки прибора и контроля качества анализа использовали аттестационные стандартные образцы ртути. Ошибка измерения не превышала 2 %.

Среднюю скорость осадконакопления рассчитывали по формуле [Гулин и др., 1994]:

$$S = h / (T_0 - T), \tag{3}$$

где S — средняя скорость осадконакопления, см·год⁻¹;
T — абсолютный возраст слоя, годы;
T₀ — год отбора пробы;
h — средняя глубина слоя, см.

Возраст слоёв донных отложений в колонках определяли по формуле [Gulin et al., 1997]:

$$T = T_0 - h / S, \tag{4}$$

где T (возраст слоя) — год накопления слоя донных отложений;
T₀ — год отбора пробы;
h — средняя глубина слоя донных отложений, см;
S — средняя скорость осадконакопления, см·год⁻¹.

Метод определения скорости осадконакопления в весовых единицах (г·м⁻²·год⁻¹) описан в работе [Гулин и др., 1994]. Теоретический анализ результатов наблюдений выполняли с учётом современных представлений о радиоизотопном и химическом гомеостазе морских экосистем [Egorov, 2021].

РЕЗУЛЬТАТЫ

По материалам эхолотной съёмки с использованием пакета программ WaveLens [Artemov, 2006] для обработки данных определено, что площадь (S) акватории города Ялта в приустьевой зоне реки Водопадная до глубины 40 м (рис. 1) составляет 2,82 км², а объём вод (V) — 0,08 км³. По данным регулярных измерений гидропоста города Ялта, средний сток реки в её устье (V_p) — 0,384 м³·с⁻¹, или 12,11 × 10⁶ м³·год⁻¹.

Датировка донных отложений. Первичные данные для датировки донных отложений представлены в табл. 2 и 3.

Таблица 2. Концентрация ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs в различных слоях колонки донных отложений (д. о.) на станции 5

Table 2. ⁹⁰Sr and ¹³⁷Cs activity concentration in different layers of the bottom sediment (д. о.) core at station 5

Слой д. о., см	Масса слоя, г		Концентрация ⁹⁰ Sr, Бк·кг ⁻¹ сухой массы		Концентрация ¹³⁷ Cs, Бк·кг ⁻¹ сухой массы	
	сырая	сухая	⁹⁰ Sr	±	¹³⁷ Cs	±
0–1	46,0	30,5	н. д.	н. д.	26,6	3,0
1–2	56,5	41,0	н. д.	н. д.	14,6	1,5
2–3	42,5	32,0	н. д.	н. д.	15,6	2,2
3–4	22,0	16,5	н. д.	н. д.	0	0
4–5	62,0	52,5	н. д.	н. д.	0	0
5–6	27,0	18,5	1,91	0,52	0	0
6–7	33,5	23,0	5,99	0,87	26,0	4,0
7–8	36,0	25,0	н. д.	н. д.	0	0
8–9	45,0	31,5	2,19	0,51	0	0
9–10	44,5	31,0	1,97	0,43	0	0
10–11	45,5	31,0	н. д.	н. д.	19,3	3,1
11–12	45,5	29,5	5,18	0,64	17,2	1,9
12–13	35,0	22,0	4,6	1,0	0	0

Продолжение на следующей странице...

Слой д. о., см	Масса слоя, г		Концентрация ^{90}Sr , Бк·кг $^{-1}$ сухой массы		Концентрация ^{137}Cs , Бк·кг $^{-1}$ сухой массы	
	сырая	сухая	^{90}Sr	±	^{137}Cs	±
13–14	39,0	23,0	н. д.	н. д.	0	0
14–15	39,0	22,5	3,13	0,87	13,5	3,3
15–16	38,0	22,0	7,86	1,26	31,8	2,5
16–17	41,5	24,5	13,17	1,41	22,7	1,8
17–18	43,0	27,5	10,67	1,48	12,1	0
18–19	42,5	28,5	6,7	0,95	0	0
19–20	55,5	37,5	н. д.	н. д.	17,5	1,7
21–22	44,5	29,0	3,22	0,69	0	0
22–23	41,5	27,0	н. д.	н. д.	0	0

Примечание: н. д. — ниже предела детектирования.

Note: н. д. denotes values below the detection limit.

Таблица 3. Концентрация ^{137}Cs в различных слоях колонки донных отложений (д. о.) на станции 6

Table 3. ^{137}Cs activity concentration in different layers of the bottom sediment (д. о.) core at station 6

Слой д. о., см	Масса слоя, г		Концентрация ^{137}Cs , Бк·кг $^{-1}$ сухой массы	
	сырая	сухая	^{137}Cs	±
0–1	64,0	42,3	12,0	1,5
1–2	49,5	31,4	11,0	1,0
2–3	45,5	28,6	0	0
3–4	50,0	34,4	0	0
4–5	36,0	23,2	5,0	0,7
5–6	50,5	31,1	0	0
6–7	42,5	25,9	2,5	0,25
7–8	45,0	28,8	32,5	1,6
8–9	45,5	30,3	12,5	1,0
9–10	44,5	29,6	0	0
10–11	51,0	34,0	0	0
11–12	44,5	29,0	0	0
12–13	47,0	30,7	0	0
13–14	41,5	26,1	0	0
14–15	42,5	25,5	0	0
15–16	44,5	27,0	23,0	1,6
16–17	46,5	28,5	14,0	2,1
17–18	43,0	26,5	0	0
18–19	45,0	28,0	0	0
19–20	45,0	29,0	0	0

Графическое изображение метода датировки донных отложений приведено на рис. 2.

Выделены горизонты (рис. 2), к которым сделаны привязки слоёв, отнесённых к периоду запрещения испытаний ядерного оружия в открытых средах (1963) и к году ядерной аварии на Чернобыльской атомной электростанции (1986). Привязка к этим датам позволяет оценить скорость осадконакопления и использовать «радиогеохимические часы» для датировки донных осадков. Как и во всех случаях экспериментальных и природных измерений, результаты наблюдений всегда отягощены ошибками. В данном случае основные ошибки определяются погрешностями разрезки колонок на слои, неучётом изменения плотности осадков в колонке (по глубине), а также тем фактом, что датировки привязываются к отдельным датам, хотя каждый выделенный слой может относиться к нескольким годам осадконакопления.

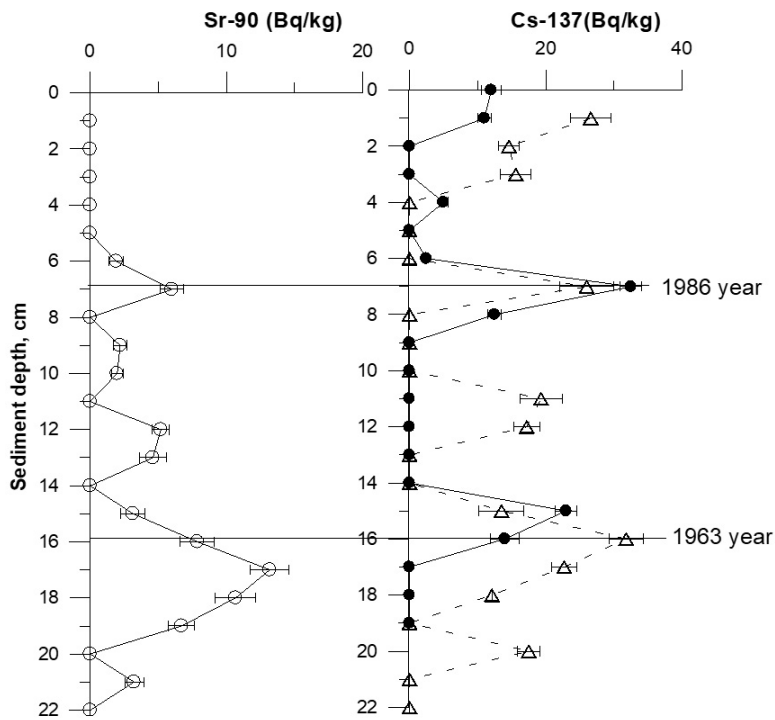


Рис. 2. Профили вертикального распределения ^{90}Sr (○) в донных отложениях на станции 5 и ^{137}Cs на станциях 5 (Δ) и 6 (●)

Fig. 2. Bottom sediment vertical distribution profiles of ^{90}Sr (○) at station 5 and ^{137}Cs at stations 5 (Δ) and 6 (●)

Все три верхних пика в профилях вертикального распределения ^{90}Sr и ^{137}Cs в толще донных отложений практически совпадали, и слой донных осадков на глубине 7 см в колонках грунта может быть приурочен к 1986 г. (рис. 2). При этом скорость осадконакопления, определённая по верхнему пику, за 1986–2019 гг. составит $70 \text{ мм} / 33 \text{ года} = 2,12 \text{ мм}\cdot\text{год}^{-1}$. Нижние пики в профилях вертикального распределения ^{90}Sr и ^{137}Cs в толще донных отложений были близки к совпадению. Если каждый из них привязать к 1963 г., то получим, что скорость осадконакопления, оценённая по профилю вертикального распределения ^{137}Cs на ст. 6, составит за 1963–2020 гг. $150 \text{ мм} / 57 \text{ лет} = 2,63 \text{ мм}\cdot\text{год}^{-1}$; по профилю ^{137}Cs на ст. 5 за 1963–2019 гг. — $160 \text{ мм} / 56 \text{ лет} = 2,86 \text{ мм}\cdot\text{год}^{-1}$; по профилю ^{90}Sr за 1963–2019 гг. — $170 \text{ мм} / 56 \text{ лет} = 3,036 \text{ мм}\cdot\text{год}^{-1}$. Средняя величина скорости осадконакопления составляет $10,646 / 4 = 2,66 \text{ мм}\cdot\text{год}^{-1}$ с разбросом от 2,12 до 3,036 $\text{мм}\cdot\text{год}^{-1}$. Поэтому равновероятно, что истинное значение скорости осадконакопления попадёт в интервал 2,12–3,036 $\text{мм}\cdot\text{год}^{-1}$. Так, если средняя скорость осадконакопления — 2,66 $\text{мм}\cdot\text{год}^{-1}$, то практически каждый слой соответствовал четырём годам осадконакопления, и пик, например, 1986 г. мог попасть в любое место этого слоя.

Можно отметить, что ^{90}Sr и ^{137}Cs содержались и в более глубоководных слоях колонок (рис. 2). Зная, что ядерная эра началась в июле 1945 г., можно проверить соответствие возраста этих слоёв сделанным датировкам. Для этого достаточно соотнести глубину слоёв с минимальными и максимальными значениями скоростей осадконакопления. ^{90}Sr обнаружен в колонке в слое 21 см, а ^{137}Cs — в слое 20 см. Это позволило сделать оценки интервалов времени, к которым можно отнести их локализацию с учётом погрешностей измерений. Оценка по ^{90}Sr : при максимальной скорости осадконакопления $T_{\text{в}}(\text{max}) = 210 / 3,036 = 69 \text{ лет}$; при минимальной $T_{\text{в}}(\text{min}) = 210 / 2,12 = 99 \text{ лет}$. Таким образом, по ^{90}Sr возраст этого слоя соответствует

интервалу Тв 1920–1950 гг. Оценка по ^{137}Cs : при максимальной скорости осадконакопления $T_v(\text{max}) = 200 / 3,036 = 66$ лет; при минимальной $T_v(\text{min}) = 200 / 2,12 = 94$ года. Таким образом, по ^{137}Cs возраст этого слоя соответствует интервалу Тв 1925–1953 гг.

Очевидно, что все неучтённые погрешности входят в диапазоны интервалов оценок значений Тв. Именно поэтому из представленных материалов следует, что в эти интервалы входит и год начала ядерного века (1945). Анализ профилей вертикального распределения ^{90}Sr и ^{137}Cs в колонках донных отложений в целом показал, что выбранная привязка к пикам максимумов концентраций 1986 и 1963 гг. однозначно соответствует скорости осадконакопления, лежащей в интервале значений $V_{oc} = 2,12 \dots 3,036$ мм·год $^{-1}$ (в среднем 2,66 мм·год $^{-1}$), а оценки возраста наиболее глубоких слоёв грунтов, содержащих ненулевые концентрации измеренных радионуклидов, охватывают начало ядерной эры.

В целом с использованием радиоизотопных датировок определено, что в приустьевой зоне реки Водопадная на ст. 5 и 6 седиментация составляет 2,120–3,036 мм·год $^{-1}$ (в среднем 2,66 мм·год $^{-1}$), а удельная величина $\text{MAR}_{\text{уд}}$ — 3072,3 г·м $^{-2}$ ·год $^{-1}$, или 8663,9 т·год $^{-1}$ для всей акватории до глубины 40 м (MAR_{Σ}).

Биогенные элементы. Результаты определений концентрации биогенных элементов и расчёты параметров уравнений Редфилда представлены в табл. 4 [Егоров и др., 2021].

Таблица 4. Концентрация азота в форме аммония (NH_4), нитритов (NO_2) и нитратов (NO_3), концентрация суммы минеральных соединений азота (ΣN), концентрация фосфора (PO_4) и параметр Редфилда (R_{at}) в 2020 г. в эстуарной зоне реки Водопадная [Егоров и др., 2021]

Table 4. Concentration of nitrogen in form of ammonium (NH_4), nitrites (NO_2), and nitrates (NO_3); concentration of total mineral nitrogen compounds (ΣN); concentration of phosphorus (PO_4); and Redfield factor (R_{at}) in 2020 in the Vodopadnaya River estuarine zone [Egorov et al., 2021]

№	Дата	Морская вода в приустьевой зоне (станция 4)						Пресная вода в устье (44°29'22.0"N, 34°09'46.6"E)				
		$\text{NH}_4 \pm$ СКО, мкг·л $^{-1}$	$\text{NO}_2 \pm$ СКО, мкг·л $^{-1}$	$\text{NO}_3 \pm$ СКО, мкг·л $^{-1}$	ΣN , мкг·л $^{-1}$	$\text{PO}_4 \pm$ СКО, мкг·л $^{-1}$	R_{at}	$\text{NH}_4 \pm$ СКО, мкг·л $^{-1}$	$\text{NO}_2 \pm$ СКО, мкг·л $^{-1}$	$\text{NO}_3 \pm$ СКО, мкг·л $^{-1}$	ΣN , мкг·л $^{-1}$	$\text{PO}_4 \pm$ СКО, мкг·л $^{-1}$
1	16.01.2020	11,50 ± 0,60	2,70 ± 0,04	32,00 ± 0,96	46,2	17,00 ± 0,26	6,77	72,50 ± 3,74	19,50 ± 0,29	1860 ± 56	1952	44,50 ± 0,67
2	05.03.2020	9,10 ± 0,44	2,90 ± 0,04	20,30 ± 0,61	32,3	12,20 ± 0,18	6,96	23,10 ± 1,20	10,40 ± 0,16	960 ± 29	994	31,30 ± 0,47
3	23.06.2020	24,30 ± 1,17	1,60 ± 0,02	8,30 ± 0,25	34,2	3,40 ± 0,05	42,32	147,20 ± 7,07	43,80 ± 0,66	586 ± 18	777	53,40 ± 0,80
4	14.08.2020	19,10 ± 0,92	4,60 ± 0,07	10,50 ± 0,32	32,2	9,70 ± 0,15	13,00	9,40 ± 0,35	16,50 ± 0,25	690 ± 21	716	86,30 ± 1,50
5	02.10.2020	6,80 ± 0,33	1,90 ± 0,03	10,50 ± 0,32	19,2	10,90 ± 0,16	5,12	23,00 ± 1,0	21,30 ± 0,32	755 ± 22	799	92,80 ± 1,40
6	15.10.2020	11,90 ± 0,36	2,90 ± 0,04	12,80 ± 0,38	27,6	6,10 ± 0,09	14,46	12,70 ± 0,61	10,30 ± 0,15	1005 ± 30	1028	70,00 ± 1,05
7	26.11.2020	14,00 ± 1,58	2,30 ± 0,03	11,60 ± 0,35	27,9	6,50 ± 0,10	14,80	24,00 ± 1,1	11,32 ± 0,17	555 ± 17	590	43,90 ± 0,66
8	17.12.2020	10,00 ± 0,48	2,00 ± 0,03	8,00 ± 0,24	20,0	7,50 ± 0,11	9,20	22,00 ± 1,06	16,40 ± 0,25	766 ± 23	792	74,80 ± 1,12
Среднее		13,34	2,61	14,25	30,2	9,16	14,08	40,24	18,69	897,12	956	62,12

Тяжёлые металлы и микроэлементы. Результаты аналитических определений концентраций ТМ в пресной воде устья реки Водопадная и в морской воде её приустьевой зоны представлены в табл. 5.

Таблица 5. Концентрации тяжёлых металлов и микроэлементов в воде (C_B) и относительное (по отношению к ПДК [Об утверждении нормативов качества воды, 2016]) загрязнение вод

Table 5. Concentration of heavy metals and trace elements in water (C_B) and relative (considering MPC [Ob utverzhdenii normativov kachestva vody]) contamination of waters

№	Дата	Район отбора	Наименование компонента	Концентрация элемента, $C_B \pm \text{СКО}$, $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$	ПДК, $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$	$C_B / \text{ПДК}$, %
1	22.06.2020	Ялта, река Водопадная, пресная вода в устье, $C_{\text{ВП}}$	Fe	$5,220 \pm 0,230$	100	5,22
			Co	$0,015 \pm 0,001$	5	0,30
			Ni	$0,596 \pm 0,020$	10	5,96
			Cu	$1,728 \pm 0,044$	5	34,56
			Zn	$23,408 \pm 0,593$	50	4,68
			Mo	$0,067 \pm 0,005$	1	6,70
			Cd	< 0,025	10	< 0,25
2	22.06.2020	Ялта, солёная вода в приустьевой зоне, $C_{\text{ВМ}}$	Pb	$0,157 \pm 0,007$	10	1,57
			Fe	$2,453 \pm 0,158$	100	2,45
			Co	$0,001 \pm 0,001$	5	0,02
			Ni	$0,518 \pm 0,024$	10	5,18
			Cu	$0,628 \pm 0,028$	5	12,56
			Zn	$5,818 \pm 0,206$	50	11,64
			Mo	$1,312 \pm 0,047$	1 (300)	131,20 (0,44)
			Cd	$0,123 \pm 0,005$	10	1,23
Pb	$0,097 \pm 0,004$	10	0,97			

Примечание: в скобках приведено значение ПДК для морских вод согласно [Warmer, van Dokkum, 2002].

Note: in parentheses, MPC values for seawater are given according to [Warmer, van Dokkum, 2002].

Результаты аналитических определений ТМ в донных отложениях представлены в табл. 6.

Таблица 6. Концентрации тяжёлых металлов (ТМ) в донных отложениях на станции 5 (табл. 1)

Table 6. Concentrations of heavy metals (TM) in the bottom sediments at station 5 (Table 1)

№	Слой донных отложений, см	Датировка слоя, год	Концентрация ТМ в донных осадках, $C_{\text{до}} \pm \text{СКО}$, $\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$ сухой массы							
			Cr	Co	Ni	Cu	Zn	Mo	Cd	Pb
1	0,0–0,5	2019	$19,39 \pm 0,51$	$7,37 \pm 0,09$	$25,9 \pm 0,51$	$17,28 \pm 0,26$	$63,35 \pm 1,22$	$0,35 \pm 0,05$	$1,35 \pm 0,04$	$12,77 \pm 0,36$
2	1,5–2,0	2013	$23,07 \pm 0,90$	$8,09 \pm 0,07$	$28,88 \pm 0,37$	$17,73 \pm 0,15$	$58,06 \pm 1,57$	$0,30 \pm 0,01$	$0,03 \pm 0,02$	$13,86 \pm 0,17$
3	4,0–4,5	2003	$22,58 \pm 0,47$	$8,06 \pm 0,09$	$32,75 \pm 0,23$	$14,82 \pm 0,09$	$54,46 \pm 0,43$	$0,25 \pm 0,02$	< 0,01	$13,96 \pm 0,17$
4	8,5–9,0	1989	$26,67 \pm 0,43$	$9,41 \pm 0,09$	$33,19 \pm 0,29$	$19,24 \pm 0,09$	$57,94 \pm 0,91$	$0,57 \pm 0,01$	$0,02 \pm 0,01$	$11,68 \pm 0,38$
5	11,0–11,5	1977	$25,94 \pm 0,29$	$8,71 \pm 0,08$	$31,83 \pm 0,29$	$17,76 \pm 0,25$	$56,08 \pm 1,03$	$0,25 \pm 0,01$	$0,02 \pm 0,01$	$11,15 \pm 0,29$
6	14,5–15,0	1964	$19,30 \pm 0,44$	$6,75 \pm 0,09$	$24,67 \pm 0,44$	$13,89 \pm 0,19$	$45,83 \pm 0,99$	$0,35 \pm 0,05$	< 0,01	$7,49 \pm 0,19$
7	18,5–19,0	1949	$23,51 \pm 0,23$	$7,80 \pm 0,08$	$27,47 \pm 0,25$	$13,65 \pm 0,07$	$43,22 \pm 0,41$	$0,24 \pm 0,01$	< 0,01	$7,61 \pm 0,20$
8	23,5–24,0	1930	$25,25 \pm 0,27$	$9,56 \pm 0,10$	$30,36 \pm 0,17$	$16,01 \pm 0,14$	$48,32 \pm 0,59$	$0,12 \pm 0,01$	< 0,01	$9,10 \pm 0,22$

Ртуть. Оценки концентрирующей способности взвесей в отношении ртути в воде акватории города Ялта представлены в табл. 7.

Таблица 7. Результаты измерений концентрации ртути в воде (C_B) и во взвешенном веществе ($C_{ВЗВ}$), а также коэффициенты накопления ртути (K_H) взвесью в акватории города Ялта

Table 7. Results of mercury concentration measurement in water (C_B) and suspended matter ($C_{ВЗВ}$) and mercury concentration factor (K_H) for suspended matter in the Yalta city water area

№	Место отбора пробы	Дата отбора пробы	Вес взвеси, г·м ⁻³	C_B , нг·л ⁻¹			$C_{общ} /$ ПДК, %	$C_{ВЗВ}$, нг·г ⁻¹ сухой массы	$K_H, \times 10^5$
				Растворённая	Взвешенная	Общая, $C_{общ}$			
1	Морская вода (поверхность)	22.06.2020	1,3	40	5	45	45	3846,15	0,96
2	Морская вода (придонная)	15.10.2020	6,9	60	8	68	68	1159,42	0,19
3	Морская вода (поверхность)	28.04.2021	4	30	24	54	54	6000,00	2,00
4		09.07.2021	40,7	30	5	35	35	122,85	0,04
5		07.10.2021	31,7	30	120	150	150	3785,49	1,26
	Среднее					60	60		
6	Пресная вода в устье	22.06.2020	3,1	53	10	63	63	3225,81	0,61
7		28.04.2021	2,2	20	100	120	120	45 454,55	22,73
8		09.07.2021	546,8	40	230	270	270	420,63	0,11
9		07.10.2021	1,8	35	70	105	105	38 888,89	11,11
	Среднее					140	140		

Результаты аналитических определений ртути в донных отложениях приведены в табл. 8.

В третьей графе табл. 8 показан возраст слоёв. В пятой графе представлены оценки потока Hg в донные осадки акватории города Ялта на ст. 6.

Таблица 8. Концентрация ртути в слоях донных осадков ($C_{ДО}$) на станции 6 (табл. 1)

Table 8. Mercury concentration in bottom sediment layers ($C_{ДО}$) at station 6 (Table 1)

№	Слой донных осадков, см	Датировка слоя, год	$C_{ДО}$, мкг·кг ⁻¹ сухой массы	Удельный поток ртути в донные осадки, $P_{уд} = MAR \cdot C_{ДО}$, мкг·м ⁻² ·год ⁻¹	Поток ртути в донные осадки, $P_{Hg} = P_{уд} \cdot S$, кг·год ⁻¹
1	0–1	2020	62	264,2	0,75
2	1–2	2018	68	289,8	0,82
3	2–3	2014	66	281,2	0,79
4	3–4	2011	53	225,8	0,64
5	4–5	2007	63	268,5	0,76
6	5–6	2003	141	600,8	1,69
7	6–7	1999	63	268,5	0,76
8	7–8	1996	67	285,5	0,81
9	8–9	1992	80	340,9	0,96

ОБСУЖДЕНИЕ

Биогенные элементы. Графические материалы, представленные на рис. 3, отражают закономерности изменения концентрации биогенных элементов в устье и приустьевой зоне реки Водопадная. Пресная вода устья реки характеризуется повышенным содержанием азота в составе нитритов (в 7,2 раза), аммония (в 3,0 раза), нитратов (в 62,9 раза) и минерального фосфора (в 13,2 раза) по сравнению с их концентрациями в морской воде её приустьевой зоны. Эти данные свидетельствуют о статистически достоверном влиянии стока реки на изменение концентраций суммарного содержания соединений азота, а также минерального фосфора в морской воде её эстуарной зоны. Поступление биогенных элементов из реки в летний период может изменять лимитирование первичной продукции с азотного на фосфорное.

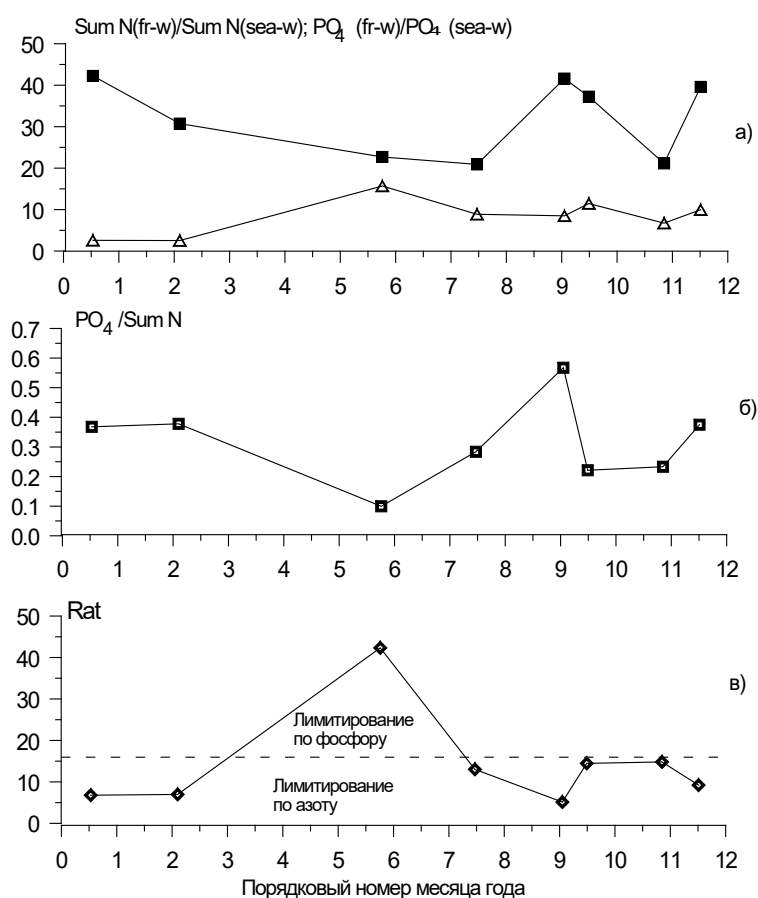


Рис. 3. Отношение суммарных концентраций соединений азота (■) и минерального фосфора (Δ) в пресной воде устья и в морской воде приустьевой зоны реки Водопадная (а); отношение концентраций минерального фосфора к суммарной концентрации соединений азота в морской воде приустьевой зоны реки (б); расчётные значения параметра Редфилда для морской акватории приустьевой зоны реки (в)

Fig. 3. Ratio of total nitrogen (■) and mineral phosphorus (Δ) concentrations in freshwater of the Vodopadnaya River estuary to the values in seawater of its estuarine zone (a); ratio of mineral phosphorus concentration to the total nitrogen concentration in seawater in the Vodopadnaya River estuarine zone (б); calculated values of the Redfield factor for the sea area of the Vodopadnaya River estuarine zone (в)

В 2019 г. концентрация биогенных элементов в устье реки на ст. 4 в 14–16 раз превышала их содержание в приустьевой зоне по сумме соединений азота, а концентрация фосфатов могла иметь тот же порядок величин или быть до 25 раз выше. Это указывало на эвтрофирующее влияние стока реки на прибрежные воды ялтинской акватории моря. В тот год со стоком

реки в приустьевую акваторию города ежедневно поступало $330,66 \text{ кг}\cdot\text{сут}^{-1}$ соединений азота и $7,35 \text{ кг}\cdot\text{сут}^{-1}$ минерального фосфора. При азотном лимитировании продукционных процессов поступление биогенных элементов со стоком реки могло приводить к гипертрофности вод на площади $531\,000 \text{ м}^2$, а при фосфорном — на площади $88\,000 \text{ м}^2$ [Egorov, 2021].

В 2020 г. при среднегодовом стоке реки $33,18 \text{ м}^3\cdot\text{сут}^{-1}$ концентрация суммы соединений азота ($\sum N_i$) в пресной воде составляла $956 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$, а минерального фосфора (PO_4) — $62,12 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ (табл. 4). При этом суточное поступление $\sum N_i$ в приустьевую зону акватории города Ялта составило около $31,717 \text{ кг}\cdot\text{сут}^{-1}$, а минерального фосфора — до $2,060 \text{ кг}\cdot\text{сут}^{-1}$. Известно, что для синтеза 1000 г органического вещества по массе требуется 80 г углерода, 2 г фосфора и 14 г азота [Зилов, 2009]. Отсюда следует, что при азотном лимитировании продукционных процессов новая продукция может составить $(31,717 / 14) \cdot 80 = 181,240 \text{ кг } C_{\text{орг}}\cdot\text{сут}^{-1}$, а при фосфорном — $(2,060 / 2) \cdot 80 = 82,400 \text{ кг } C_{\text{орг}}\cdot\text{сут}^{-1}$. Эти данные свидетельствуют о том, что в условиях эвтрофности вод по фитопланктону, равной $100 \text{ мг } C_{\text{орг}}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1}$, и расположении летнего ядра первичной продукции в слое $0\text{--}10 \text{ м}$ за счёт поступления соединений азота гиперэвтрофикация вод распространится на акваторию $181\,240 \text{ м}^2$, а при фосфорном лимитировании — на $82\,400 \text{ м}^2$. С учётом ранее опубликованных данных за 2019 г. [Egorov, 2021] это означает, что при превалирующем азотном лимитировании первичных продукционных процессов темпы суточного прироста гиперэвтрофированных по биогенным элементам вод в акватории города Ялта в различные годы могут составлять от 6 до 18% в сутки от площади полигона.

Водные массы полигона обмениваются с открытым морем через жидкие границы, особенно с северо-востока на юго-запад [Egorov и др., 2018], вдоль основной прибрежной рекреационной зоны города Ялта. Это может приводить к повышению первичной продукции акватории, вспышкам развития желетелого планктона [*Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778) и *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758)] и цветению вод. Поэтому поступление биогенных элементов со стоком реки является значимым фактором снижения санитарно-гигиенического качества вод рекреационной зоны акватории города.

Тяжёлые металлы и ртуть. В пресной воде устья реки концентрации Fe, Co, Ni, Cu, Zn и Cd не превышали ПДК, а в солёной воде приустьевой зоны содержание Mo в отдельные годы могло быть выше ПДК (табл. 5, 7), установленных для водоёмов рыбохозяйственного назначения [Об утверждении нормативов качества воды, 2016]. При этом содержание Mo оставалось на два порядка ниже ПДК, рекомендованных для морских вод [Чужикова-Проскурнина и др., 2022; Warner, van Dokkum, 2002]. В акватории города Ялта концентрации растворённой формы ртути в пресной и солёной воде приустьевой зоны не превышали ПДК (табл. 7). В то же время концентрация взвешенной формы ртути в пресной и морской воде, как правило, была выше и могла превышать ПДК. Были установлены высокие уровни накопления ртути взвесями — коэффициенты концентрирования от $0,11 \times 10^5$ до $22,73 \times 10^5$; это свидетельствовало о высокой значимости взвесей в миграции Hg в водной среде.

Распределение ТМ в толще донных осадков с учётом радиотрассерных датировок (рис. 2) их возраста с 1930 по 2020 г. на ст. 5 и ст. 6 представлено на рис. 4.

За период с 1930 по 2020 г. (рис. 4) содержание Cr, Fe (после 2000 г.) и Cu (после 1990 г.) при наличии вариабельности данных всё-таки проявило тенденцию к уменьшению в донных осадках. В то же время концентрации Co (с 1990 г.), Mo (с 2000 г.), Cd (после 2010 г.) и Hg (с 2010 г.) в донных отложениях возрастали. Оцениваемые коэффициентами детерминации тенденции увеличения загрязнения донных отложений Zn и Pb с 1950-х гг. по настоящее время имели высокую степень статистической значимости ($R^2 = 0,715$ и $R^2 = 0,729$ соответственно).

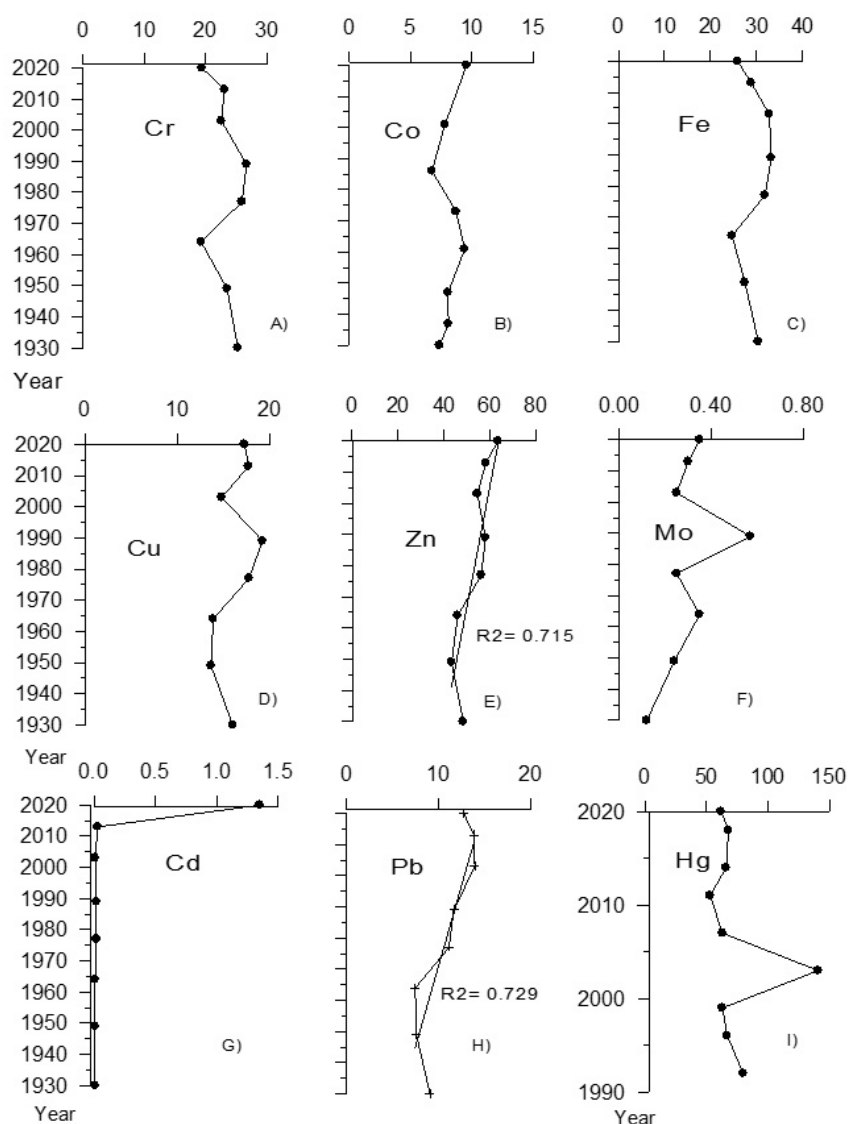


Рис. 4. Профили вертикального распределения Cr (A), Co (B), Fe (C), Cu (D), Zn (E), Mo (F), Cd (G), Pb (H) и Hg (I), $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ сухой массы, в толще донных отложений в акватории города Ялта

Fig. 4. Vertical distribution profiles for Cr (A), Co (B), Fe (C), Cu (D), Zn (E), Mo (F), Cd (G), Pb (H), and Hg (I), $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ dry weight, in the thickness of the bottom sediments in the Yalta city water area

Интенсивность биогеохимических процессов миграции тяжёлых металлов и хлор-органических соединений в рекреационной акватории города Ялта. Показатели интенсивности биогеохимических процессов в акватории города Ялта приведены в табл. 9.

Во втором и четвёртом столбцах табл. 9 представлены данные по концентрации загрязняющих веществ (далее — ЗВ) в морской воде и в верхнем слое донных отложений акватории города Ялта. Во втором столбце даны результаты расчётов пулов ЗВ в акватории (объём — $80 \cdot 10^6 \text{ м}^3$). В пятом и шестом столбцах приведены оценки суммарного седиментационного потока и периодов депонирования ЗВ в толщу донных отложений. В восьмом и девятом столбцах представлены результаты расчётов поступления ЗВ в акваторию со стоком реки и оценки периодов их оборота в воде акватории города Ялта за счёт стока реки. В целом они свидетельствуют о высокой значимости факторов загрязнения вод анализируемой акватории со стоком реки и её седиментационного самоочищения в результате протекания биогеохимических процессов.

Данные показывают (табл. 9), что оборот ЗВ в акватории города Ялта в результате влияния седиментационных процессов протекает на масштабах времени от суточного до синоптического, а за счёт стока реки — от годового до многолетнего. При этом периоды оборота этих элементов за счёт процессов седиментационного самоочищения на 1–2 порядка величин меньше, чем за счёт стока реки.

Таблица 9. Биогеохимические характеристики оборота загрязняющих веществ (ЗВ) в приустьевой зоне реки Водопадная и акватории города Ялта

Table 9. Biogeochemical characteristics of turnover of pollutants (ЗВ) in the Vodopadnaya River estuarine zone and in the Yalta city water area

ЗВ	Концентрация ЗВ в морской воде акватории города Ялта, $C_{\text{вм}}$, $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$	Пул ЗВ в акватории города Ялта, $Q_{\text{акв}} = C_{\text{вм}} \cdot V$, кг	Концентрация ЗВ в верхнем слое донных отложений, $C_{\text{до}}$, $\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$ сухой массы	Седиментационный поток ЗВ в донные отложения, $P_{\text{сед}} = C_{\text{до}} \cdot \text{MAR} \cdot S$, $\text{кг}\cdot\text{год}^{-1}$	Период седиментационного оборота ЗВ в акватории города Ялта, $T_{\text{сед}} = Q_{\text{акв}} / P_{\text{сед}}$, сут	Концентрация ЗВ в пресной воде реки Водопадная, $C_{\text{вр}}$, $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$	Поступление ЗВ со стоком реки Водопадная, $P_{\text{р}} = C_{\text{вр}} \cdot V_{\text{р}}$, $\text{кг}\cdot\text{год}^{-1}$	Период оборота ЗВ за счёт стока реки Водопадная, $T_{\text{р}} = Q_{\text{акв}} / P_{\text{р}}$, сут
Cu	0,628	50,240	17,280	149,712	122,5	1,728	8,23	$2,2 \cdot 10^3$
Zn	5,818	465,440	63,350	548,857	309,5	23,408	111,47	$1,5 \cdot 10^3$
Fe	2,453	196,240	н. д.	н. д.*	н. д.	5,220	24,86	$2,9 \cdot 10^3$
Co	0,001	0,080	7,370	63,853	0,5	0,015	0,07	408,8
Ni	0,518	41,440	25,900	224,395	67,4	0,596	2,84	$5,3 \cdot 10^3$
Mo	1,312	104,960	0,350	3,032	$1,2 \cdot 10^4$	0,067	0,32	$1,2 \cdot 10^5$
Cd	1,123	9,840	1,350	11,696	307,0	< 0,025	< 0,12	$> 3,0 \cdot 10^4$
Pb	0,097	7,760	12,770	110,638	25,6	0,157	0,75	$3,8 \cdot 10^3$
Hg	0,071	5,700	0,063	0,546	$2,9 \cdot 10^{-2}$	0,14	1,689	$9,2 \cdot 10^{-3}$
^{90}Sr	8,5 $\text{Бк}\cdot\text{м}^{-3}$	680,0 МБк	1,6 $\text{Бк}\cdot\text{кг}^{-1}$	13,9 МБк·год $^{-1}$	$1,8 \cdot 10^4$	н. д.	н. д.	н. д.
$\Sigma\text{ДДТ}^*$	$1,42 \cdot 10^{-3}$	0,114	0,036	0,312	132,9	$0,32 \cdot 10^{-3}$	0,002	$2,7 \cdot 10^4$
$\Sigma\text{БПХБ}^*$	$6,80 \cdot 10^{-3}$	0,544	0,010	0,088	2244,7	$1,09 \cdot 10^{-3}$	0,005	$3,8 \cdot 10^4$

Примечание: н. д. — нет данных; * — данные по [Малахова, Лобко, 2022].

Note: н. д. denotes no data; * denotes data according to [Malakhova, Lobko, 2022].

Рассмотрение представленных материалов по распределению ТМ в акватории города Ялта в целом показало (табл. 5), что в пресной воде приустьевой зоны реки концентрация Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Mo, Cd и Pb составляла от 0,25 до 34,5 % от ПДК для соответствующих элементов. В солёной воде приустьевой зоны концентрация Mo могла превышать ПДК, установленные для водоёмов рыбохозяйственного назначения [Об утверждении нормативов качества воды, 2016], достигая 131,2 % ПДК, а содержание других ТМ лежало в пределах от 0,02 до 12,56 % ПДК. Следует, однако, отметить, что в природоохранном законодательстве РФ отсутствует ПДК Mo для морских вод. Вместе с тем величины концентраций Mo в морской акватории города Ялта были на нижней границе значений, характерных для вод Мирового океана [Mirzoeva et al., 2022], а также на 2 порядка величин ниже ПДК, рекомендованных для морских вод документом [Warner, van Dokkum, 2002]. Данные по распределению ртути в акватории города Ялта (табл. 7) свидетельствовали, что концентрации её растворённой формы в пресной и солёной воде приустьевой зоны в период наблюдений не превышали ПДК [Об утверждении нормативов качества воды, 2016]. В то же время концентрация взвешенной формы ртути в пресной и морской воде, как правило, выше, и общее содержание ртути в воде достигало 140 % от ПДК.

Следует особо отметить, что оценки (табл. 9) предельно допустимых потоков нормированы на среднегодовой уровень стока реки Водопадная (рис. 5).



Рис. 5. Устье реки Водопадная при среднегодовой интенсивности стока

Fig. 5. The Vodopadnaya River estuary at the average annual discharge intensity

Между тем река Водопадная имеет также паводковые режимы. Так, 18.06.2021 у истоков реки на горе Ай-Петри выпало 84 мм осадков, что превысило месячную норму, 72 мм. В результате расход воды в реке достиг $9,9 \text{ м}^3 \cdot \text{с}^{-1}$, превысив средний уровень почти в 28 раз. Плюм от паводковых вод стока реки распространялся далеко за пределы рекреационной зоны города Ялта, ухудшая качество вод пляжей Южного берега Крыма (рис. 6). Для отклонения плюма от берега, видимо, кроме возведения берегозащитных молов (рис. 1), требуется строительство соответствующих гидротехнических сооружений.

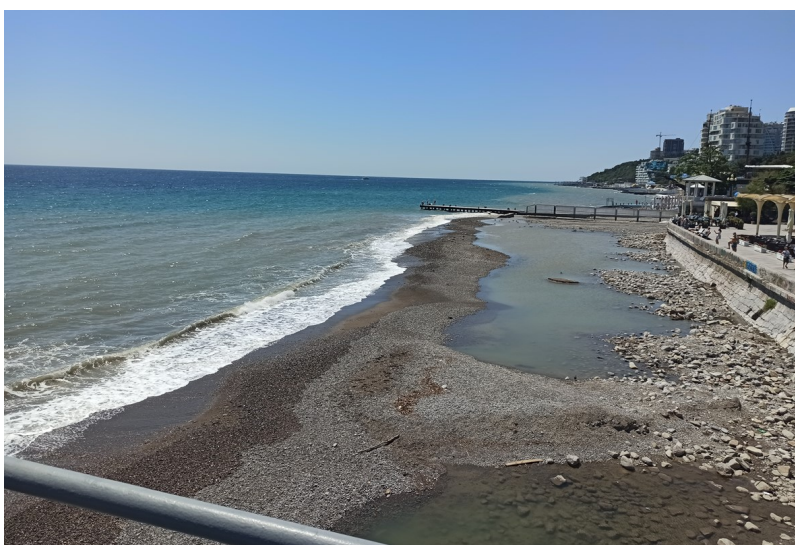


Рис. 6. Устье и морская приустьевая зона акватории города Ялта во время паводка на реке Водопадная

Fig. 6. Estuary and marine estuarine zone in the Yalta city water area during the high water in the Vodopadnaya River

Как известно, оптимальной стратегией природопользования является реализация концепции устойчивого развития, в рамках которой соблюдается баланс между потреблением и воспроизводством природных ресурсов регионов. В настоящей работе как критерии потребления и воспроизводства ресурсов качества вод в отношении загрязняющих веществ использованы результаты изучения закономерностей взаимодействия живого и косного вещества с радиоактивными и химическими компонентами морской среды и современные теоретические представления о биогеохимических механизмах радиоизотопного и химического гомеостаза морских экосистем [Egorov, 2021]. Как известно, показателем качества вод является величина ПДК загрязнителя в водной среде. В соответствии с размерностью этого параметра, ПДК — лишь диагностическая оценка. Очевидно, что анализ отношения $C_b / \text{ПДК}$ (%) позволяет оценивать относительную экологическую опасность от загрязнения вод различными контаминантами. Также мониторинг этого отношения может на определённом масштабе времени характеризовать тенденции изменения санитарно-гигиенического качества вод, поскольку с уменьшением величины $C_b / \text{ПДК}$ экологическая ситуация в акватории в отношении рассматриваемого загрязнителя будет улучшаться, а с увеличением — ухудшаться. Очевидно, что для управления экологической обстановкой акваторий по радиоактивному и химическому загрязнению необходима разработка показателя потребления и воспроизводства качества вод, имеющего размерность потоков.

Из представленных данных следует (табл. 9), что в условиях стационарности состояния экосистемы рекреационной зоны города Ялта поток поступления ЗВ в акваторию с водами реки Водопадная на годовом масштабе времени был показателем снижения (то есть потребления) качества вод. При такой интерпретации механизмов формирования стационарности экосистемы компенсирующий загрязнение седиментационный поток, обусловленный биогеохимическими процессами, очевидно, является мерой природного воспроизводства качества вод, а содержащиеся в колонке 6 табл. 9 данные по периодам оборота ЗВ в акватории за счёт седиментационных процессов отражают его относительную интенсивность. Естественно, что представленные в колонках 8 и 9 данные в рамках принятых допущений отражают относительную интенсивность процессов снижения качества вод рекреационной зоны города Ялта в результате стока реки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Самоочищение вод от консервативных загрязняющих веществ (ЗВ) в результате воздействия биогеохимических процессов обязательно связано с депо их элиминации. В качестве водных депо могут выступать смежные акватории и подстилающие слои вод, а в качестве геологических депо — донные осадки. Источником седиментов может быть живое, косное и терригенное вещество. Коэффициенты накопления ЗВ различными компонентами седиментов ($K_{\text{сед}}$) различаются и могут зависеть от концентрации ЗВ в водной среде. Для радионуклидов $K_{\text{сед}} = \text{const}$ в диапазоне радиоактивного загрязнения вод вплоть до $10^{-6} \dots 10^{-3}$ моль·л⁻¹ [Поликарпов, 1964]. Для других ЗВ $K_{\text{сед}}$ зависят от размерных спектров частиц седиментов, а также от их сорбционных, метаболических и трофических характеристик, которые описываются закономерностями Михаэлиса — Ментен, Ленгмюра или Френдлиха. Если $K_{\text{сед}} = \text{const}$, то максимально допустимый поток самоочищения вод за счёт поступления в депо, равный экологической ёмкости акватории, может быть определён как результат произведения предельно допустимой концентрации ЗВ в водной среде (ПДК) на величину $K_{\text{сед}}$ и на интенсивность седиментационного потока. В то же время если ЗВ поступают в толщу донных осадков, то поток их элиминации, называемый ассимиляционной способностью морской среды, зависит также и от степени насыщения адсорбционной способности грунтов в отношении изучаемого ЗВ [Egorov, 2021]. Поэтому сорбционные свойства донных отложений должны изучаться и учитываться при нормировании предельно допустимых антропогенных нагрузок на морские экосистемы.

Представленные данные свидетельствуют о статистически достоверном влиянии стока реки на изменение концентраций суммарного содержания соединений азота, а также минерального фосфора в морской воде её эстуарной зоны. Поступление биогенных элементов из реки в летний период могло изменять режим лимитирования первичной продукции с азотного на фосфорный. В результате стока реки оборот Co и Zn в воде акватории города Ялта протекает на масштабах времени от часового до синоптического, а периоды оборота Ni, Cu, Σ 6ПХБ, Pb, Hg и Mo оценены в $81,8 \div 17,2 \cdot 10^3$ сут. Процессы седиментационного оборота Co и Hg идут на масштабах времени от суточного до месячного, а для Cu, Pb, Cd, ^{90}Sr и Mo они лежат в пределах от $1,1 \cdot 10^3$ до $185,2 \cdot 10^3$ сут.

Анализ профилей распределения ЗВ в толще донных отложений показал, что за период с 1930 по 2020 г. в содержании Cr, Fe (после 2000 г.) и Cu (после 1990 г.) при наличии вариабельности данных проявилась тенденция к уменьшению концентрации этих тяжёлых металлов в донных осадках. В то же время концентрации Co (с 1990 г.), Mo (с 2000 г.), Cd (после 2010 г.) и Hg (с 2010 г.) в донных отложениях возрастали. Тенденции увеличения загрязнения донных отложений Zn и Pb с 1950-х гг. по настоящее время имели высокую степень статистической значимости. Результаты наблюдений и аналитических оценок в целом свидетельствовали, что при общей благоприятной экологической ситуации в отношении загрязнения вод тяжёлыми металлами содержание различных ЗВ в отдельные годы могло превышать ПДК и значительно ухудшать качество рекреационной акватории города Ялта. В связи с этим требуется разработка нормативов регулирования качества вод рекреационных зон.

Выводы:

1. Удельная седиментация акватории прибрежно-морского рекреационного побережья города Ялта оценена в 2,120–3,036 (в среднем 2,66) мм·год⁻¹, а по массе — 3072,3 г·м⁻²·год⁻¹, или 8663,9 т·год⁻¹ для всей площади до глубины 40 м.
2. Пресная вода устья реки Водопадная характеризуется повышенным содержанием азота в составе нитритов (в 7,2 раза), аммония (в 3,0 раза), нитратов (в 62,9 раза) и минерального фосфора (в 13,2 раза) по сравнению с их концентрациями в морской воде её приустьевой зоны. В прибрежной рекреационной зоне города Ялта преобладает азотное лимитирование первичной продукции фитопланктона. Поступление биогенных элементов из реки может изменять режим лимитирования первичной продукции фитопланктона с азотного на фосфорный. За счёт поступления биогенных элементов со стоком реки новая продукция в акватории города Ялта при азотном лимитировании продукционных процессов может составить 181,240 кг C_{орг}·сут⁻¹, а при фосфорном — 82,400 кг C_{орг}·сут⁻¹. При азотном лимитировании продукционных процессов темпы прироста гиперэвтрофированных вод в летний период могут составлять от 6 до 18 % в сутки от площади рекреационной акватории города Ялта.
3. В пресной воде приустьевой зоны реки концентрации Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Mo, Cd и Pb составляли от 0,25 до 34,5 % от ПДК. В солёной воде приустьевой зоны относительные концентрации тяжёлых металлов изменялись от 0,02 до 12,56 % от ПДК. Концентрация общей ртути в среднем в пресной воде составляла 60 %, а в морской — 140 % от ПДК.
4. В результате стока реки оборот Co и Zn в воде акватории города Ялта протекает на масштабах времени от часового до синоптического; периоды оборота Ni, Cu, Pb, Hg и Mo оценены в $81,8 \div 17,2 \cdot 10^3$ сут. Процессы седиментационного оборота Co и Hg идут на масштабах времени от суточного до месячного, а для Cu, Pb, Cd, ^{90}Sr и Mo они лежат в пределах от $1,1 \cdot 10^3$ до $185,2 \cdot 10^3$ сут.
5. За период с 1930 по 2020 г. содержание Cr, Fe (после 2000 г.) и Cu (после 1990 г.) в донных осадках проявило тенденцию к уменьшению. Концентрации Co (с 1990 г.), Mo (с 2000 г.), Cd (после 2010 г.) и Hg (с 2010 г.) в донных отложениях более молодого возраста увеличивались.

6. На примере приустьевой зоны реки города Ялта продемонстрирована разработка методологии реализации концепции устойчивого развития акваторий в условиях, когда потребление качества вод в отношении загрязняющих веществ не превышает их воспроизводство в результате биогеохимических процессов. Для реализации устойчивого развития акватории города Ялта по фактору современного уровня загрязнения морской среды допустимое поступление в её приустьевую зону не должно превышать: для Cu — 149,7 кг·год⁻¹; Zn — 548,9 кг·год⁻¹; Co — 63,9 кг·год⁻¹; Ni — 224,4 кг·год⁻¹; Mo — 3,0 кг·год⁻¹; Cd — 11,7 кг·год⁻¹; Pb — 110,6 кг·год⁻¹; Hg — 0,546 кг·год⁻¹; ΣДДТ — 0,3 кг·год⁻¹; ΣБПХБ — 0,1 кг·год⁻¹.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Молискологические и биогеохимические основы гомеостаза морских экосистем» (№ гос. регистрации 121031500515-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Гулин С. Б., Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н., Стокозов Н. А. Использование природных и искусственных радиотрассеров для изучения биогеохимических процессов переноса и депонирования радиоактивных и химических загрязнений в условиях окислительно-восстановительной водной толщи Чёрного моря // *Радиоэкология: успехи и перспективы* : материалы научного семинара, Севастополь, 3–7 окт. 1994 г. Севастополь : [б. и.], 1994. С. 103–104. [Gulin S. B., Polikarpov G. G., Egorov V. N., Stokozov N. A. Ispol'zovanie prirodnykh i iskusstvennykh radiotrasserov dlya izucheniya biogekhimicheskikh protsessov perenosa i deponirovaniya radioaktivnykh i khimicheskikh zagryaznenii v usloviyakh okislitel'no-vosstanovitel'noi vodnoi tolshchi Chernogo morya. In: *Radioekologiya: uspekhi i perspektivy* : materialy nauchnogo seminara, Sevastopol, 3–7 Oct., 1994. Sevastopol : [s. n.], 1994, pp. 103–104. (in Russ.)]
2. ГОСТ Р 56219-2014. *Вода. Определение содержания 62 элементов методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой*. Москва : Стандартинформ, 2015. 36 с. [GOST R 56219-2014. *Voda. Opredelenie sodержaniya 62 elementov metodom mass-spektrometrii s induktivno-svyazannoi plazmoi*. Moscow : Standartinform, 2015, 36 p. (in Russ.)]
3. ГОСТ 26927-86. *Сырьё и продукты пищевые. Методы определения ртути*. Москва : ИПК Изд-во стандартов, 2002. 12 с. [GOST 26927-86. *Syr'e i produkty pishchevye. Metody opredeleniya rtuti*. Moscow : IPK Izd-vo standartov, 2002, 12 p. (in Russ.)]
4. Егоров В. Н., Бобко Н. И., Марченко Ю. Г., Садогурский С. Е. Содержание биогенных элементов и лимитирование первичной продукции фитопланктона в устьевой области реки Водопадной (Южный берег Крыма) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря*. 2021. № 3. С. 37–51. [Egorov V. N., Bobko N. I., Marchenko Yu. G., Sadogurskiy S. Ye. Nutrient content and limitation of the phytoplankton primary production in the estuary area of the Vodopadnaya River (south coast of Crimea). *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon morya*, 2021, no. 3, pp. 37–51. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2021-3-37-51>
5. Егоров В. Н., Плугатарь Ю. В., Малахова Л. В., Мирзоева Н. Ю., Гулин С. Б., Поповичев В. Н., Садогурский С. Е., Малахова Т. В., Щуров С. В., Проскурнин В. Ю., Бобко Н. И., Марченко Ю. Г., Стецюк А. П. Экологическое состояние акватории особо охраняемой природной территории «Мыс Мартьян» и проблема реализации её устойчивого развития по факторам эвтрофикации, радиоактивного и химического загрязнения вод // *Сохранение биологического разнообразия и заповедное дело в Крыму* : материалы науч.-практ. конф. с междунар. участием, Ялта, 23–26 октября 2018 г. Ялта : НБС – ННЦ, 2018. С. 36–40. (Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян» ; вып. 9). [Egorov V. N., Plugatar Yu. V., Malakhova L. V., Mirzoeva N. Yu., Gulin S. B., Popovichev V. N., Sadogurskiy S. E., Malakhova T. V., Shchurov S. V., Proskurnin V. Yu., Bobko N. I., Marchenko Yu. G., Stetsyuk A. P. Ekologicheskoe sostoyanie akvatorii osobo okhranyaemoi prirodnoi territorii «Mys Mart'yan» i problema realizatsii ee ustoichivogo razvitiya

- po faktoram evtrofikatsii, radioaktivnogo i khimicheskogo zagryazneniya vod. In: *Sokhranenie biologicheskogo raznoobraziya i zapovednoe delo v Krymu* : materialy nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, Yalta, 23–26 Oct., 2018. Yalta : NBG – NSC, 2018, pp. 36–40. (Nauchnye zapiski prirodnogo zapovednika “Mys Mart’yan” ; iss. 9). (in Russ.)). <https://doi.org/10.25684/NBG.scnote.009.2018.04>
6. Зайцев Ю. П., Поликарпов Г. Г. Экологические процессы в критических зонах Чёрного моря (синтез результатов двух направлений исследований с середины XX до начала XXI века) // *Морской экологический журнал*. 2002. Т. 1, № 1. С. 35–55. [Zaitsev Ju. P., Polikarpov G. G. Ecological processes in critical zones of the Black Sea (results synthesis of two research directions, middle of the XX – beginning of the XXI century). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2002, vol. 1, no. 1, pp. 35–55. (in Russ.)). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/686>
 7. Зилов Е. А. *Гидробиология и водная экология (организация, функционирование и загрязнение водных экосистем)*. Иркутск : Изд-во Иркутского гос. ун-та, 2009. 147 с. [Zilov E. A. *Gidrobiologiya i vodnaya ekologiya (organizatsiya, funktsionirovanie i zagryaznenie vodnykh ekosistem)*. Irkutsk : Izd-vo Irkutskogo gos. un-ta, 2009, 147 p. (in Russ.)]
 8. Малахова Л. В., Лобко В. В. Оценка загрязнённости хлороорганическими ксенобиотиками компонентов экосистемы Ялтинского залива // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря*. 2022. № 3. С. 104–116. [Malakhova L. V., Lobko V. V. Assessment of pollution of the Yalta Bay ecosystem components with organochlorine xenobiotics. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon morya*, 2022, no. 3, pp. 104–116. (in Russ.)]
 9. Мирзоева Н. Ю., Егоров В. Н., Поликарпов Г. Г. Содержание ^{90}Sr в донных отложениях Чёрного моря после аварии на Чернобыльской АЭС и его использование в качестве радиотрассера для оценки скорости осадконакопления // *Системы контроля окружающей среды: средства и мониторинг*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. Вып. 8. С. 276–282. [Mirzoeva N. Yu., Egorov V. N., Polikarpov G. G. Soderzhanie ^{90}Sr v donnykh otlozheniyakh Chernogo morya posle avarii na Chernobyl'skoi AES i ego ispol'zovanie v kachestve radiotrassera dlya otsenki skorosti osadkonakopleniya. In: *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy: sredstva i monitoring*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2005, iss. 8, pp. 276–282. (in Russ.)]
 10. Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения : приказ Минсельхоза России от 13.12.2016 № 552 [в ред. от 10.03.2020]. [Ob utverzhdenii normativov kachestva vody vodnykh ob'ektov rybokhozyaistvennogo znacheniya, v tom chisle normativov predel'no dopustimyykh kontsentratsiy vrednykh veshchestv v vodakh vodnykh ob'ektov rybokhozyaistvennogo znacheniya : prikaz Minsel'khoza Rossii ot 13.12.2016 no. 552 [v red. ot 10.03.2020]. (in Russ.)]. URL: <https://docs.cntd.ru/document/420389120> [accessed: 04.05.2023].
 11. ПНД Ф 16.2.2:2.3.71-2011. *Методика измерений массовых долей металлов в осадках сточных вод, донных отложениях, образцах растительного происхождения спектральными методами*. Москва : Федеральная служба по надзору в сфере природопользования, 2011. 45 с. [PND F 16.2.2:2.3.71-2011. *Metodika izmerenii massovykh dolei metallov v osadkakh stochnykh vod, donnykh otlozheniyakh, obraztsakh rastitel'nogo proiskhozhdeniya spektral'nymi metodami*. Moscow : Federal'naya sluzhba po nadzoru v sfere prirodopol'zovaniya, 2011, 45 p. (in Russ.)]
 12. Поликарпов Г. Г. *Радиоэкология морских организмов*. Москва : Атомиздат, 1964. 295 с. [Polikarpov G. G. *Radioekologiya morskikh organizmov*. Moscow : Atomizdat, 1964, 295 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/12748>
 13. *Радиоэкологический отклик Чёрного моря на чернобыльскую аварию* / под ред. Г. Г. Поликарпова, В. Н. Егорова. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. 667 с. [*Radioekologicheskii otklik Chernogo morya na chernobyl'skuyu avariyu* / G. G. Polikarpov, V. N. Egorov (Eds). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2008, 667 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/9280>
 14. *Руководство по химическому анализу морских вод* : руководящий документ РД 52.10.243-92.

- Санкт-Петербург : Гидрометеиздат, 1993. 264 с. [*Rukovodstvo po khimicheskomu analizu morskikh vod* : rukovodyashchii dokument RD 52.10.243-92. Saint Petersburg : Gidrometeoizdat, 1993, 264 p. (in Russ.)]. URL: <https://meganorm.ru/Data2/1/4293815/4293815261.pdf> [accessed: 04.05.2023].
15. *Руководство по методам химического анализа морских вод*. Ленинград : Гидрометеиздат, 1977. 208 с. [*Rukovodstvo po metodam khimicheskogo analiza morskikh vod*. Leningrad : Gidrometeoizdat, 1977, 208 p. (in Russ.)]
 16. Хатчинсон Д. *Лимнология: географические, физические и химические характеристики озёр* : пер. с англ. Москва : Прогресс, 1969. 591 с. [Hutchinson D. *Limnologiya: geograficheskie, fizicheskie i khimicheskie kharakteristiki ozer* : transl. from Engl. Moscow : Progress, 1969, 591 p. (in Russ.)]
 17. Чужикова-Проскурнина О. Д., Проскурнин В. Ю., Терещенко Н. Н., Кобечинская В. Г. Тяжёлые металлы в прибрежных водах российского сектора Чёрного и Азовского морей // *Экосистемы*. 2022. № 31. С. 111–122. [Chuzhikova-Proskurnina O. D., Proskurnin V. Yu., Tereshchenko N. N., Kobechinskaya V. G. Heavy metals in the coastal waters of Russian sector of the Black Sea and the Sea of Azov. *Ekosistemy*, 2022, no. 31, pp. 111–122. (in Russ.)]
 18. Artemov Yu. G. Software support for investigation of natural methane seeps by hydroacoustic method. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2006, vol. 5, no. 1, pp. 57–71. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/850>
 19. Egorov V. N. *Theory of Radioisotopic and Chemical Homeostasis of Marine Ecosystems*. Cham, Switzerland : Springer, 2021, 320 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-80579-1>
 20. Gulin S. B., Aarkrog A., Polikarpov G. G., Nielsen S. P., Egorov V. N. Chronological study of ¹³⁷Cs input to the Black Sea deep and shelf sediments. In: *Radionuclides in the Oceans : RADOS 96–97* : [intern. symp., Octeville – Cherbourg, France, 7–11 Oct., 1996] : proceedings / Eds: P. Germain [et al.]. Les Ulis : Éd. de Physique, 1997, pt 1: Inventories, behaviour and processes, pp. 257–262. (Radioprotection ; vol. 32, spec. iss. C2).
 21. Harvey B. K., Ibbett R. D., Lovett M. B., Williams K. J. *Analytical Procedures for the Determination of Strontium Radionuclides in Environmental Materials*. Lowestoft : [s. n.], 1989, 33 p. (Aquatic Environment Protection: Analytical Methods / MAFF, Direct. Fish. Res. ; no. 5).
 22. Mirzoeva N., Polyakova T., Samyshev E., Churilova T., Mukhanov V., Melnik A., Proskurnin V., Sakhon E., Skorokhod E., Chuzhikova-Proskurnina O., Chudinovskih E., Minkina N., Moiseeva N., Melnikov V., Paraskiv A., Melnik L., Efimova T. Current assessment of water quality and biota characteristics of the pelagic ecosystem of the Atlantic sector of Antarctica: The multidisciplinary studies by the Institute of Biology of the Southern Seas. *Water*, 2022, vol. 14, iss. 24, art. no. 4103 (20 p.). <https://doi.org/10.3390/w14244103>
 23. Papucci C. Sampling marine sediments for radionuclide monitoring. In: *Strategies and Methodologies for Applied Marine Radioactivity Studies*. Vienna : IAEA, 1997, chap. 13, pp. 279–297. (Training Course Series ; no. 7).
 24. *PlasmaQuant MS and PlasmaQuant MS Elite Mass-spectrometers With Inductively Coupled Plasma (ICP-MS)*. User's Manual. Analytik Jena AG, 2014, 143 p.
 25. Redfield A. C. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 1958, vol. 46, no. 3, pp. 205–221.
 26. Schafer C. T., Smith J. N., Loring D. H. Recent sedimentation events at the head of Saguenay Fjord, Canada. *Environmental Geology*, 1980, vol. 3, iss. 3, pp. 139–150. <https://doi.org/10.1007/BF02473489>
 27. Warmer H., van Dokkum R. *Water Pollution Control in the Netherlands: Policy and Practice 2021* / [Institute for Inland Water Management and Waste Water Treatment. RIZA]. The Netherlands : RIZA, 2002, 76 p. (RIZA report 2002.009).

**THE POSSIBILITY OF IMPLEMENTATION
OF THE SUSTAINABLE DEVELOPMENT CONCEPT
FOR THE RECREATIONAL COASTLINE OF YALTA CITY
REGARDING BIOGENIC ELEMENTS, RADIONUCLIDES,
HEAVY METALS, AND ORGANOCHLORINE COMPOUNDS (CRIMEA, BLACK SEA)**

**V. N. Egorov, N. Yu. Mirzoyeva, Yu. G. Artemov, V. Yu. Proskurnin,
A. P. Stetsiuk, Yu. G. Marchenko, D. B. Evtushenko, I. N. Moseichenko,
and O. D. Chuzhikova-Proskurnina**

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

E-mail: egorov.ibss@yandex.ru

In the Yalta city water area (Crimea, Black Sea), hydroacoustic sounding was carried out, and area and volume of waters of the Vodopadnaya River estuarine zone were determined down to a depth of 40 m. Concentration of biogenic elements (NO_2 , NO_3 , NH_4 , and PO_4) and heavy metals (Cu, Zn, Fe, Co, Ni, Mo, Cd, Pb, and Hg) in freshwater of the river estuary exceeds their content in coastal seawater by 3–64 times. The effect of the river discharge on seawater eutrophication was assessed. Using post-Chernobyl radioisotopes ^{90}Sr and ^{137}Cs , bottom sediments dating was carried out, and the sedimentation rate in the studied water area was determined. Fluxes of pollutants with the Vodopadnaya River runoff and the periods of their turnover in the Yalta city recreational coastline were calculated. The obtained results were used to substantiate the sustainable development concept for the Yalta city recreational zone in terms of the factors of pollution of its marine environment.

Keywords: Black Sea, Crimea, water, biogenic elements, strontium-90, cesium-137, heavy metals, organochlorine compounds, bottom sediments dating

UDC 597.556.253-169[470.116:28]

METAZOAN PARASITES OF TWO STICKLEBACK SPECIES AT THE SOLOVETSKY ARCHIPELAGO (WHITE SEA)

© 2023 D. I. Lebedeva¹, D. O. Zaitsev², Ja. I. Alekseeva³, and A. A. Makhrov^{4,5}

¹Karelian Research Centre of RAS, Petrozavodsk, Russian Federation

²Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russian Federation

³State Biological Museum named after K. A. Timiryazev, Moscow, Russian Federation

⁴Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, Moscow, Russian Federation

⁵Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russian Federation

E-mail: daryal78@gmail.com

Received by the Editor 26.12.2022; after reviewing 20.01.2023;
accepted for publication 04.08.2023; published online 21.09.2023.

The Solovetsky Archipelago, situated in the White Sea, comprises six large islands. Out of them, the two largest ones, Bolshoy Solovetsky and Anzersky islands, possess an extensive system of lakes, streams, and canals, which are connected with each other and with the sea. The study of hydrobionts, including fish, from freshwater bodies of the Solovetsky Archipelago is of great importance for understanding historical processes of fauna formation. The freshwater ichthyofauna of the Solovetsky Islands has been monitored for almost 30 years. As a result of these long-term observations, two sticklebacks were recognized as the most abundant native fish species of the Solovetsky Archipelago: the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* and the nine-spined stickleback *Pungitius pungitius*. These fish play an important role in inshore and offshore communities of the White Sea, being a common prey of predatory fish species and marine mammals. There have been few parasitological studies of the White Sea sticklebacks. Most parasitological data available on sticklebacks from the White Sea concern its marine forms from various areas and sticklebacks from the river mouth areas at the White Sea coast. So far, there is no information on parasites of sticklebacks of the Solovetsky Archipelago. In this paper, we present data on parasites of two stickleback species, *P. pungitius* (freshwater and marine forms) and *G. aculeatus* (marine form), caught in the Solovetsky Archipelago waters (the White Sea). Standard parasitological investigation methods were implemented. *Diplostomum spathaceum* metacercariae were additionally identified with the use of mitochondrial marker *cox1*. The parasitic fauna of both stickleback species from two study sites at the Solovetsky Archipelago was poor. Ten parasite species belonging to Copepoda, Monogenea, Nematoda, Cestoda, and Trematoda were found. The marine three-spined stickleback caught off the coast of the archipelago was infected with 6 helminth species. The parasitic fauna of the nine-spined stickleback from a freshwater stream on Bolshoy Solovetsky Island comprised 4 helminth species, while the marine form harbored 5 species. *Cryptocotyle* sp. metacercariae were the most abundant and widespread parasites recorded during our study. Most of the parasite species were acquired by sticklebacks through various invertebrate food items. Zoonotic species (nematodes *Eustrongylides excisus*, cestodes *Diphyllobothrium* spp., and trematodes *Cryptocotyle* spp.) were revealed in fish analyzed. Further research is needed on the parasites of various fish species of the Solovetsky Archipelago, *inter alia* applying molecular methods.

Keywords: Bolshoy Solovetsky Island, Anzersky Island, *Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius pungitius*, parasites, *Diplostomum*, *cox1*

The Solovetsky Archipelago, situated in the White Sea, comprises 6 large islands with a total area of 295.23 km² and more than 110 small islands. The largest 2 islands, Bolshoy Solovetsky and Anzersky, possess an extensive system of lakes connected by streams and canals with each other and with the sea [Prirodnaya sreda Solovetskogo arhipelaga, 2007].

The study of hydrobionts, including fish, from freshwater bodies of the Solovetsky Archipelago is of certain interest for understanding historical processes of fauna formation [Bolotov, 2014]. Firstly, the freshwater ichthyofauna of the Solovetsky Islands was investigated by A. Zakhvatkin [1927a]. Then, it was monitored in 1989–2016, and 40 lakes located on these islands were examined. As a result of this long-term monitoring, 15 fish species have been classified into two groups: aboriginal and introduced ones (see the review of Ja. Alekseeva *et al.*, 2014). The changes in the condition of lake ichthyofauna have been identified and shown to be associated mainly with natural factors [Alekseeva, Makhrov, 2018; Alekseeva *et al.*, 2014].

The most numerous aboriginal fish species on the Solovetsky Archipelago are the perch (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) and two sticklebacks: the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) and the nine-spined stickleback *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) [Alekseeva *et al.*, 2014]. The three-spined stickleback is also the most abundant fish species in the White Sea in general, playing a significant role in inshore and offshore communities and being a common prey of predatory fish species [Lajus *et al.*, 2020]. Moreover, both sticklebacks are a common component of the diet of marine mammals in the White Sea [Svetochev, Svetocheva, 2010; Svetocheva, Svetochev, 2015].

Recent genetic data indicate that the three-spined stickleback arrived in the White Sea basin from both Europe and North America after glacial recession [Artamonova *et al.*, 2022]. Therefore, one may expect it to harbor a diverse parasitic fauna. However, there have been few parasitological studies of sticklebacks in the White Sea. Most parasitological information available on stickleback from the White Sea concerns its marine forms from various areas [Isakov, 1970, 1974; Rybkina *et al.*, 2016; Shulman, Shulman-Albova, 1953]. There are also some parasitological data on sticklebacks from the river mouth areas at the White Sea coast [Lumme *et al.*, 2016; Mitenev, Shulman, 2005]. So far, there is no information on the parasites of sticklebacks of the Solovetsky Archipelago.

In this study, we present the first data on the parasites of freshwater and marine forms of *Pungitius pungitius* and marine form of *Gasterosteus aculeatus* from the Solovetsky Archipelago.

MATERIAL AND METHODS

The material for the study was sampled in July 2016 and 2022 in two sampling sites situated on the watershed of Bolshoy Solovetsky Island of the Solovetsky Archipelago (Fig. 1).

The first sampling site was the so-called Filippovskie cages (N65.03°, E35.68°), a narrow bay separated from the sea by an artificial dam. It is thought to have served as enclosure for keeping marine fish in cages. Three-spined sticklebacks (14 specimens on 3 July, 2016, and 6 specimens on 3 July, 2022) and nine-spined sticklebacks (5 specimens on 3 July, 2022) were caught in the bay with a dip net. Three-spined sticklebacks were 60–70 mm long, while nine-spined sticklebacks were 40–60 mm.

The second sampling site was a small freshwater stream near the Solovetsky Settlement (N65.03°, E35.71°) flowing into the White Sea. Nine-spined sticklebacks were caught in the stream with a dip net on 2 July, 2016 (14 specimens), and on 3 July, 2022 (11 specimens). Their length ranged from 25 to 65 mm.

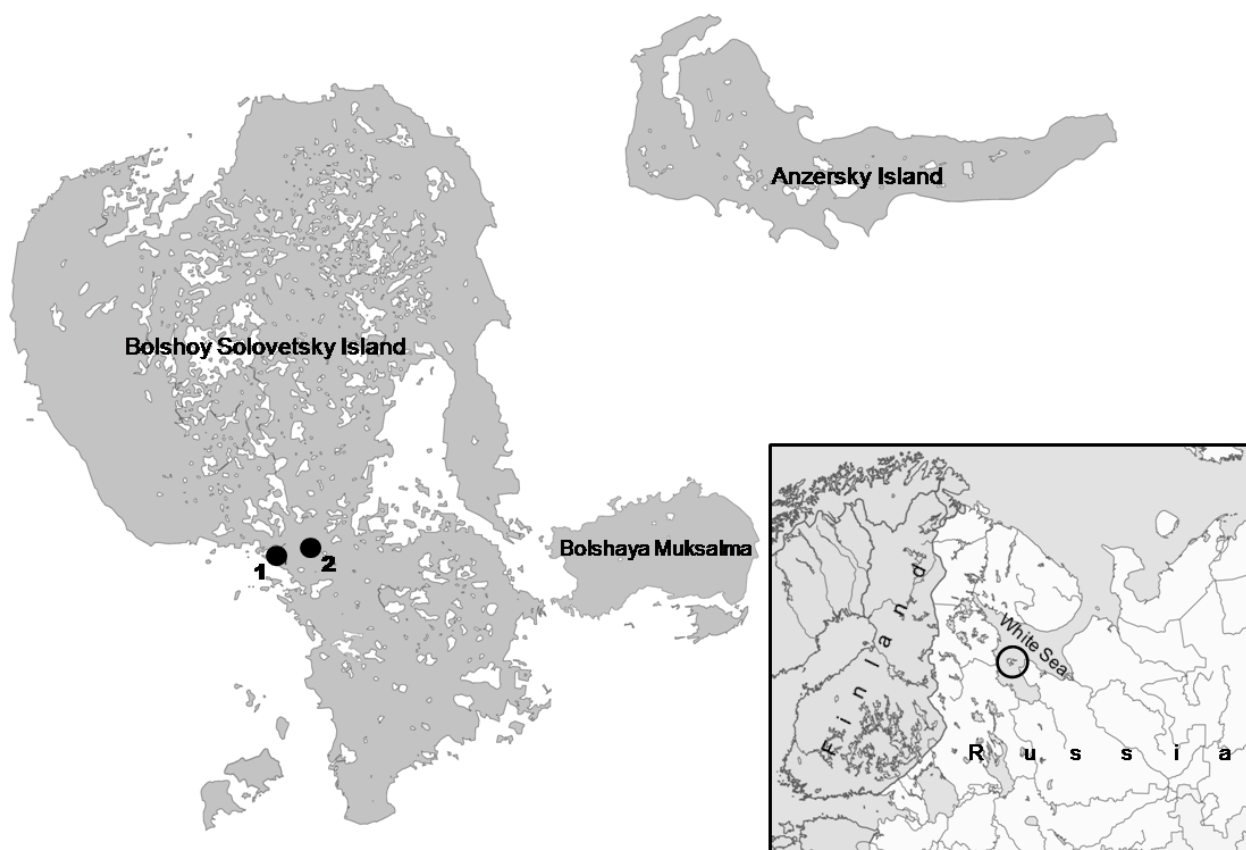


Fig. 1. Sampling sites: 1, Philippovskie cages; 2, a stream near the Solovetsky Settlement

Рис. 1. Места сбора материала: 1 — Филипповские садки; 2 — ручей около посёлка Соловецкий

All specimens were examined macroscopically for the presence of ectoparasites immediately after capture and then dissected and studied for endoparasitic helminths and other metazoan parasites using a standard parasitological method [Bykhovskaya-Pavlovskaya, 1985]. All parasites were preserved in 70% and 96% ethanol. Nematodes were cleared in 80% lactic acid, and temporary glycerol preparations were made. Parasitic copepods were fixed in 70% alcohol and mounted on slides with Faure–Berlese mounting medium. Monogeneans were cut into two parts. The opisthaptors were prepared for morphological examination, and then partially digested by proteinase K in a final concentration of $60 \mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ prior to their preservation in ammonium picrate-glycerin [Zietara, 2004]. Cestodes were stained with iron acetocarmine, dehydrated through a graded ethanol series, clarified in clove oil, and finally mounted in Canada balsam [Georgiev et al., 1986].

Trematodes were stained with acetocarmine, dehydrated, contrasted (cleared) with dimethyl phthalate, and finally mounted in Canada balsam. Trematodes of the genus *Diplostomum* von Nordmann, 1832 were sampled for an integrative study with the use of both molecular and morphological approach. Several metacercariae were stained with acetocarmine and mounted in Canada balsam. Measurements and morphological identification of parasites were made under an Olympus CX41 microscope according to the keys of S. Delyamure et al. [1985]; A. Shigin [1986]; A. Gusev [1987]; R. Bray and R. Campbell [1996]; F. Moravec [1994]; T. Scholz et al. [2007]; and O. Pugachev et al. [2010].

Ecological parameters characterizing fish infection, prevalence, and mean abundance were calculated according to A. Bush *et al.* [1997].

Diplostomum metacercariae were investigated applying molecular method. Genomic DNA was isolated from an ethanol-fixed specimen (in total, two metacercaria from two different fish species were studied this way) using DNA-Extran kits (Syntol, Russia). The fragment of the mtDNA *cox1* gene was amplified using the primers Cox1_schist_5' (5'-TCTTTRGATCATAAGCG-3') and Cox1_schist_3' (5'-TAATGCATMGGAAAAAACA-3') of A. Lockyer *et al.* [2003]. PCR assay was carried out in 25 μ L of reaction mixture containing 10 ng of total DNA, 75 mM of Tris-HCl (pH 8.8), 20 mM of $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 0.01% Tween 20, 5 mM of MgCl_2 , 0.25 mM of each dNTP, 1.5 pmol of each primer, and 0.6–0.7 U of Taq DNA polymerase. Cycling parameters of PCR amplification followed those of [Lockyer *et al.*, 2003].

PCR products were purified using ColGen Extraction Kit (Syntol) following the manufacturer's instructions and then sequenced directly using the same primers of PCR reactions with MegaBACE 1000 DNA Analysis System (Beagle, Saint Petersburg, Russia) (<https://biobeagle.com/>). Consensus sequences (404 bp) were assembled in MEGA v. 10 [Kumar *et al.*, 2018]. The sequences were deposited in GenBank with accession numbers ON995624 and ON995625.

Identity of newly-generated sequences was checked with the Basic Local Alignment Search Tool (BLAST, <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). The novel sequences were aligned with the representative sequences of *Diplostomum* spp. previously reported from different places with MUSCLE algorithms implemented in MEGA v. 10 [Kumar *et al.*, 2018] and edited manually. The *cox1* alignment (353 nt) comprised 2 novel and 44 sequences of *Diplostomum* spp. from GenBank. *Tydelodelphys clavata* (JX986908) were used as an outgroup.

Bayesian Inference analysis was conducted using MrBayes software (v. 3.2.3) [Ronquist *et al.*, 2012] with TN93 + I + G model assigned in jModelTest 2.1.2 [Darriba *et al.*, 2012]. Markov chain Monte Carlo (MCMC) simulations were run for 3,000,000 generations, log-likelihood scores were plotted, and only the final 75% of trees were used to produce the consensus trees by setting the “burn in” parameter at 7,500. FigTree v. 1.4 software [Rambaut, 2018] was used to visualize the trees.

RESULTS

The parasitic fauna of the two stickleback species examined in our study was represented by 10 species (Tables 1, 2) from 5 systematic groups: Copepoda, Monogenea, Nematoda, Cestoda, and Trematoda. Six of these species were found in sticklebacks caught in the sea: *Thersitina gasterostei* (Pagenstecher, 1861); *Bothriocephalus scorpii* (Müller, 1776) Cooper, 1917; *Diphyllobothrium* sp.; *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) Deardorff & Overstreet, 1981; *Podocotyle reflexa* (Creplin, 1825) Odhner, 1905; and *Cryptocotyle* sp. The monogenean *Gyrodactylus arcuatus* Bychowsky, 1933 was registered in both marine and freshwater sticklebacks. Three species were recorded in sticklebacks caught in the freshwater stream: *Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909; *Proteocephalus ambiguus* (Dujardin, 1845) Weinland, 1858; and *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819) Olsson, 1876.

The morphological taxonomy of the genus *Diplostomum* is rather complex; so, we barcoded the metacercariae with the mitochondrial marker *cox1* (Fig. 2). The sequences formed a well-supported clade with representatives of *D. spathaceum* from different host species and geographical locations, with the *p*-distance values ranging from –0.2 to 1.1%. The *p*-distance value for metacercariae sequences from *P. pungitius* and *G. aculeatus* was 0.2%.

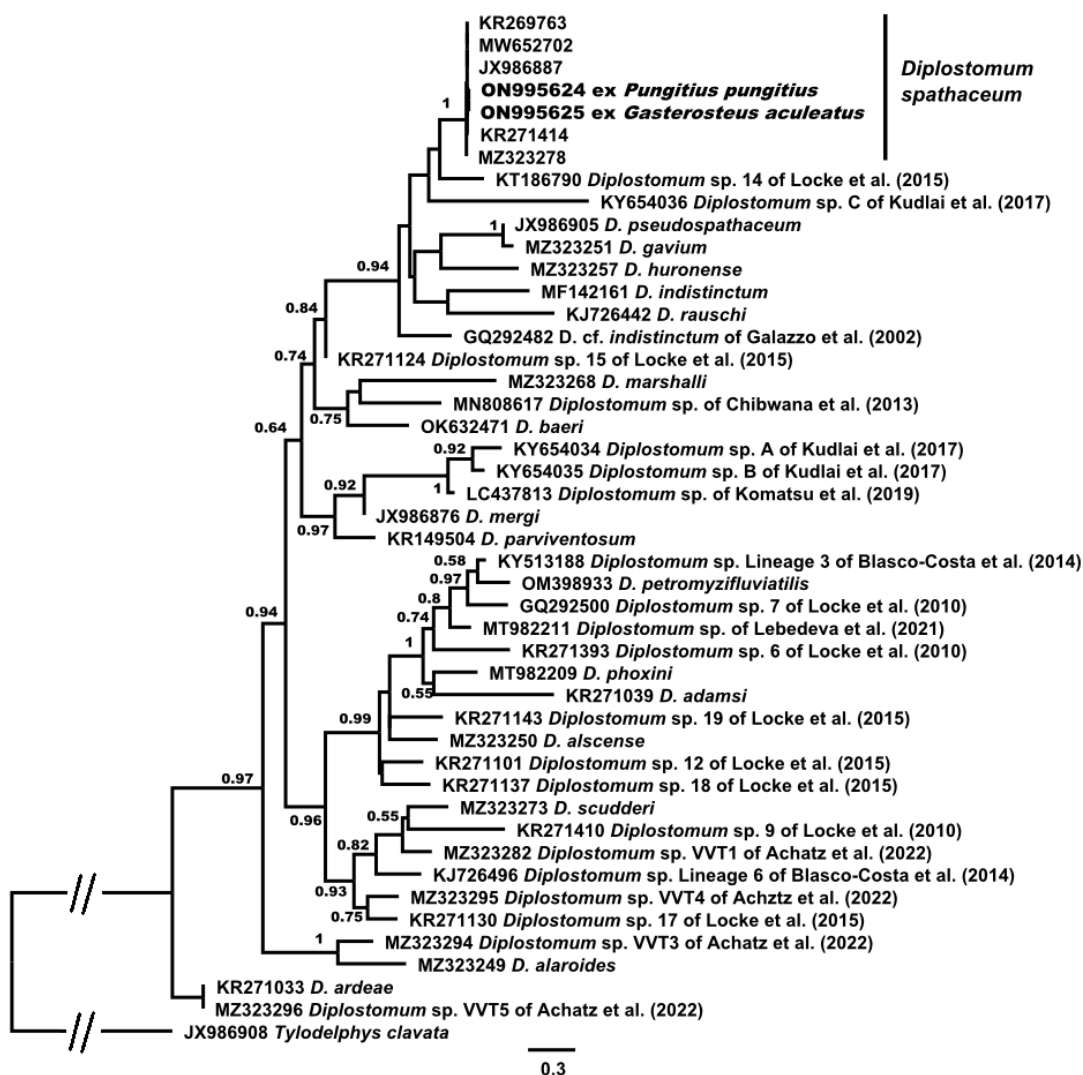


Fig. 2. Phylogenetic tree of *Diplostomum* spp. based on the partial *cox1* mtDNA sequences (353 bp) inferred using Bayesian Inference analysis. Values lower than 0.5 are not shown. New sequences are in bold

Рис. 2. Филограмма представителей рода *Diplostomum*, построенная по частичным последовательностям участка *cox1* митохондриальной ДНК на основании метода Байеса. Значения ниже 0,5 не показаны. Вновь полученные последовательности выделены жирным шрифтом

The nine-spined stickleback harbored representatives of all 5 systematic groups recorded in our study (Table 1). Ectoparasites were represented by the crustacean *T. gasterostei* and the monogenean *G. arcuatus*. The latter parasite was the most common, although not numerous. The most species-rich group of endoparasites were cestodes: 3 species, each represented by 1 individual, were found (see Table 1). The cestode *P. ambiguus* was observed in the intestines of *P. pungitius* freshwater form, while *B. scorpii* was noted in the intestines of the marine form. Several plerocercoids of *Diphyllobothrium* sp. were registered on the intestinal wall of two marine nine-spined sticklebacks. The larvae of nematodes *E. excisus* were found on the intestinal wall in almost half of the fish specimens from the stream, though only 1 larva *per* fish was recorded in all the cases. Speaking about trematodes, *Cryptocotyle* spp. metacercariae infected all individuals of the marine stickleback, and the infection was high. In contrast, *D. spathaceum* larvae were found only in several individuals of the freshwater fish (Table 1).

Table 1. Parasites of the nine-spined stickleback *Pungitius pungitius* of Bolshoy Solovetsky Island
Таблица 1. Паразиты девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* острова Большой Соловецкий

Parasite species	Freshwater locality				Marine locality	
	2016		2022		2022	
	P, %	M (min–max)	P, %	M (min–max)	P, %	M (min–max)
Copepoda						
<i>Thersitina gasterostei</i> (Pagenstecher, 1861)	–	–	–	–	4 / 5*	1.4 (1–3)
Monogenea						
<i>Gyrodactylus arcuatus</i> Bychowsky, 1933	14	1.3 (8–10)	82	4.7 (1–18)	4 / 5	1.5 (1–3)
Nematoda						
<i>Eustrongylides excisus</i> Jägerskiöld, 1909, l.	43	0.5 (1–2)	–	–	–	–
Cestoda						
<i>Bothriocephalus scorpii</i> (Müller, 1776) Cooper, 1917	–	–	–	–	1 / 5	0.4 (2)
<i>Proteocephalus ambiguus</i> (Dujardin, 1845) Weinland, 1858	–	–	27	0.45 (1–3)	–	–
<i>Diphyllobothrium</i> sp., pl.	–	–	–	–	2 / 5	1.0 (1–4)
Trematoda						
<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819) Olsson, 1876, mtc	29	0.5 (1–3)	–	–	–	–
<i>Cryptocotyle</i> sp., l.	–	–	–	–	5 / 5	4.6 (1–9)
Number of fish examined	14		11		5	
Number of parasite species	4		2		5	

Note: P, prevalence; M, mean abundance; min–max, minimum and maximum number of parasite individuals *per* fish; l., larva; pl., plerocercoid; mtc, metacercaria; *, number of invaded hosts / number of investigated hosts.

Примечание: P — экстенсивность инвазии; M — средняя численность; min–max — минимальное и максимальное количество особей паразита на одну рыбу; l — личинка; pl — плероцеркоид; mtc — метацеркарии; * — количество заражённых хозяев / количество исследованных хозяев.

The parasitic fauna of three-spined sticklebacks, all of which were caught in the sea, was represented by 6 species belonging to 4 systematic groups: Copepoda, Monogenea, Nematoda, and Trematoda. In contrast with the nine-spined stickleback, no Cestoda species were found in the three-spined stickleback (Table 2).

Metacercariae of *Cryptocotyle* sp., the most numerous and widespread parasites of marine *G. aculeatus*, were found on the skin, fins, and gills. Ectoparasites *T. gasterostei* from the gills and operculum were less numerous. Single specimens of *G. arcuatus* were observed on the gills of several fish. Larvae of nematodes *H. aduncum* were detected on the intestinal wall in 4 out of 6 fish examined. A metacercaria recorded in the lens of one stickleback belonged to *D. spathaceum*, which was also confirmed by molecular methods (Fig. 2). One specimen of the trematode *P. reflexa* was registered in the intestine. In our study, all the parasite species found in the three-spined stickleback were parasites of marine fish, except for *D. spathaceum*.

Table 2. Parasites of *Gasterosteus aculeatus* of Bolshoy Solovetsky Island**Таблица 2.** Паразиты трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* острова Большой Соловецкий

Parasite species	Marine locality			
	2016		2022	
	P, %	M (min–max)	P, %	M (min–max)
Соперода				
<i>Thersitina gasterostei</i> (Pagenstecher, 1861)	93	5.9 (1–31)	5 / 6*	4.2 (1–9)
Моногенея				
<i>Gyrodactylus arcuatus</i> Bychowskyi, 1933	14	1.3 (8–10)	6 / 6	3.8 (1–8)
Нематода				
<i>Hysterothylacium aduncum</i> (Rudolphi, 1802) Deardorff & Overstreet, 1981, l.	–	–	4 / 6	2.5 (2–6)
Трематода				
<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819) Olsson, 1876, mtc	7	0.1 (1)	–	–
<i>Podocotyle reflexa</i> (Creplin, 1825) Odhner, 1905	–	–	1 / 6	0.2 (1)
<i>Cryptocotyle</i> spp., mtc	100	3.1 (1–5)	6 / 6	5.4 (3–12)
Number of fish examined	14		6	
Number of parasite species	4		5	

Note: P, prevalence; M, mean abundance; min–max, minimum and maximum number of parasite individuals *per* fish; l., larva; mtc, metacercaria; *, number of invaded hosts / number of investigated hosts.

Примечание: P — экстенсивность инвазии; M — средняя численность; min–max — минимальное и максимальное количество особей паразита на одну рыбу; l. — личинка; mtc — метациркаррии; * — количество заражённых хозяев / количество исследованных хозяев.

DISCUSSION

The parasitic fauna of *G. aculeatus* (marine form) and *P. pungitius* (marine and freshwater forms) obtained from two study sites at the Solovetsky Archipelago comprised 10 species. Marine forms of these two sticklebacks had only 3 parasite species in common: *T. gasterostei*, *G. arcuatus*, and *Cryptocotyle* sp. (see Tables 1, 2). Their other helminths were different, which reflected the differences in their life styles.

Two parasites, *G. arcuatus* and *D. spathaceum*, were recorded both in marine and freshwater sticklebacks. This finding agrees with the literature data. According to L. Isakov [1970] and J. Lumme *et al.* [2016], *G. arcuatus* can parasitize both marine and freshwater fish. *D. spathaceum* metacercariae have been found in fish from brackish waters [Karvonen, Marcogliese, 2020].

The finding of the trematode *P. reflexa* in *G. aculeatus* intestines is very interesting, even though only 1 specimen was recorded. This species has never been registered in the sticklebacks of the White Sea before, while a close species, *Podocotyle atomon* (Rudolphi, 1802) Odhner, 1905, has been observed [Rybkina *et al.*, 2016; Shulman, Shulman-Albova, 1953].

Sticklebacks become infected with various parasites found in our study in several ways. Only 2 species, *G. arcuatus* and *T. gasterostei*, have direct life cycles. Those are transmitted from one host to another or reproduce on the same host. This infection mode suggests that there is a constant source of infection in both marine and freshwater fish populations.

Other parasite species were acquired by the sticklebacks through various invertebrate food objects. We found chitinous odds of insects and crustaceans, small gastropod, and bivalves in the intestines of freshwater nine-spined stickleback. The gut of marine nine-spined sticklebacks contained only amorphous contents. In the intestines of marine three-spined stickleback, odds of insect larvae, crustaceans, small bivalves, and algae were recorded.

The presence of large number of helminths registered in our study indicates that sticklebacks feed on benthos. We found the larvae of nematodes *E. excises*, whose development is associated with benthic oligochaetes *Lumbriculus* Grube, 1844, *Tubifex* Lamarck, 1816, and *Limnodrilus* Claparède, 1862 [Baruš et al., 1978]. Species of these 3 genera have been recorded in the Solovetsky Islands waters [Popchenko, 1972].

The same fish was infected with *D. spathaceum* metacercariae, whose larvae leave their first intermediate host and actively penetrate the second intermediate host through the skin [Shigin, 1986]. In all probability, while feeding on benthos, the sticklebacks were infected with diplostomes from *Lymnaea* spp. These molluscs were noted in water bodies of the Solovetsky Archipelago, in particular, in the small lake, through which the stream where we caught sticklebacks flows [Bespalaya et al., 2021; Zakhvatkin, 1927b]. The nematode *H. aduncum* infects fish feeding on marine invertebrates, such as polychaetes, amphipods, copepods, and chaetognaths. The trematode *P. reflexa* infects fish through various crustaceans [Køie, 1981; Moravec, 1994].

Marine forms of both stickleback species were infected by *Cryptocotyle* spp. metacercariae that actively penetrated the host after they left their intermediate host, the mudsnail *Peringia ulvae* (Pennant, 1777) [Golovin et al., 2021; Gonchar, 2020]. This finding indicates that the fish keep close to the littoral shallows.

The nine-spined sticklebacks from the stream examined in 2022 mostly fed on plankton. It is evidenced by the infection with the cestode *P. ambiguus*, which occurs through eating planktonic crustaceans *Eudiaptomus gracilis* (Sars G. O., 1863) and *Cyclops strenuus* Fischer, 1851 [Scholz, 1999], common on Bolshoy Solovetsky Island [Zakhvatkin, 1927a]. Moreover, these fish were not infested with diplostomids (see Table 1).

In the sea, the nine-spined stickleback is also more likely to feed on plankton, as evidenced by infection with the cestodes *B. scorpii* and *Diphyllobothrium* sp. The fish become infected with the former parasite by eating planktonic crustaceans *Acartia (Acartiura) longiremis* (Lilljeborg, 1853), which was described for the White Sea as an intermediate host of *B. scorpii* [Grozdilova, Makrushin, 1985].

The parasitic fauna of both stickleback species from two study sites at the Solovetsky Archipelago included parasites common for these fish in nearby northern ecosystems of the White and Barents seas [Isakov, 1974; Mitenev, Shulman, 2005; Rybkina et al., 2016; Shulman, Shulman-Albova, 1953] but was poorer in general. It was also poorer than the parasitic fauna of sticklebacks from Onega and Ladoga, large lakes situated further to the south [Rumyantsev, 2007]. Some of the helminths found in all the above-mentioned water bodies, such as *Schistocephalus solidus* (Müller, 1776) Steenstrup, 1857 and *Diplostomum pungitii* Shigin, 1965, are absent in the sticklebacks from the Solovetsky Archipelago. Apparently, this is due to the absence of the first intermediate hosts necessary for the helminth development or due to a local habitat separation from definitive hosts, fish-eating birds, though the latter ones are numerous and diverse at the Solovetsky Archipelago [Cherenkov et al., 2014]. To the north, V. Mitenev and B. Shulman [2005] recorded only *Schistocephalus pungitii* Dubinina, 1959 in *P. pungitius*, and the closest locality of *S. solidus* in *G. aculeatus* is Mashinnoe Lake, Karelian coast of the White Sea [Borvinskaya et al., 2021]. Besides, the parasitic fauna of freshwater sticklebacks of the Solovetsky Archipelago does not include numerous nonspecific species, especially larval forms of trematodes

Ichthyocotylurus Odening, 1969, *Apatemon* Szidat, 1928, *Tylodelphys* Diesing, 1850, and *Diplostomum*, noted in many northern water bodies [Kuhn et al., 2015; Mitenev, Shulman, 2005; Rumyantsev, 2007; Soldánová et al., 2017].

Zoonotic species found in our material deserve special mention. Those were represented by larvae of the nematode *E. excisus* in freshwater *P. pungitius*, plerocercoids of *Diphyllbothrium* spp. in marine *P. pungitius*, and metacercariae of *Cryptocotyle* spp. in all marine fish. These parasites may cause diseases of birds and mammals, possibly including humans [Duflot et al., 2021; Guardone et al., 2021; Waeschenbach et al., 2017]. Their presence in our material is a consequence of the fact that both stickleback species are an integral part of the diet of ringed seal [Svetochev, Svetocheva, 2010; Svetocheva, Svetochev, 2015], which probably promotes the abundance and dispersal of these parasites.

Nematodes *Eustrongylides* spp. are cosmopolitan parasites using several freshwater fish species as intermediate or paratenic hosts. These nematodes have not been found in either of the two stickleback species before [Moravec, 1994]. In all likelihood, their invasion is related to their ubiquitous distribution and temporary contact with the final host, the cormorant *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758), which forms large colonies on the Solovetsky Archipelago [Cherenkov et al., 2014]. Similarly, *E. excisus* was shown to infect the large-scale sand smelt (*Atherina boyeri* A. Risso, 1810) in the lake Massaciuccoli (Italy) [Guardone et al., 2021].

Another exciting finding is the discovery on the intestinal wall of the marine nine-spined stickleback of plerocercoids of the genus *Diphyllbothrium* Cobbold, 1921. According to A. Waeschenbach et al. [2017], this genus now includes only the worms whose development ends in marine mammals and, probably, in humans. Those are a threat to human health, and their investigation is very important. The larvae found in our study presumably belong to 1 of 4 *Diphyllbothrium* spp. previously noted in marine mammals in the White Sea: *Diphyllbothrium cordatum* (Leuckart, 1863) Gedoelst, 1911; *D. lanceolatum* (Krabbe, 1865) Cooper, 1921; *D. roemeri* (Zschokke, 1903) Meggitt, 1924; and *D. tetrapterum* (von Siebold, 1848) [Delyamure et al., 1985]. However, taking into account the species composition and migratory pathways of marine mammals from the White Sea to the Barents Sea and back [Lukin, Ogetov, 2009; Stenson et al., 2020; Svetochev et al., 2017], it cannot be ruled out that we found *Diphyllbothrium schistochilos* (Germanos, 1895) Cooper, 1858, which has been identified in the Barents Sea, but has never been recorded in the White Sea before [Schaeffner et al., 2018].

High infection levels of sticklebacks by *Cryptocotyle* spp. metacercariae, which were noted during our study and in different spots of the White Sea [Golovin et al., 2021; Rybkina et al., 2016], are associated with favorable conditions for the implementation of the life cycle of this trematode. Its first intermediate hosts are mudsnails *P. ulvae*, and its final hosts are fish-eating birds or marine mammals [Duflot et al., 2021]. *P. ulvae* are numerous in the White Sea [Golovin et al., 2021; Gonchar, 2020]; moreover, fish-eating birds (for example, the cormorant) and marine mammals (including the ringed seal) are widespread in the White Sea and around the Solovetsky Islands [Cherenkov et al., 2014; Chernetsky et al., 2011; Lukin et al., 2006; Surkov, 1957].

Future research of the fish parasites from the Solovetsky Archipelago, *inter alia* molecular studies, will be expanded for several reasons. Firstly, the data on parasites of various freshwater fish species of the Solovetsky Islands, which are now lacking, would be useful to explore the historical processes of formation of the islands' fauna. Secondly, the systematics of many parasite groups (e. g., *Diphyllbothrium* and *Diplostomum*) is currently being revised with the use of the integrative method, and any information on these helminths is in demand. Finally, fish play a significant role in maintaining populations of epizootically important species (*Eustrongylides excisus*, *Cryptocotyle* spp., and *Diphyllbothrium* sp.).

This work was carried out within the framework of the state research assignment No. 122032100130-3 and the Russian Science Foundation grant No. 19-14-00066-P (<https://rscf.ru/project/19-14-00066/>).

Acknowledgement. The authors are grateful to D. Sc. Anna Suschuk for her help with the identification of free-living benthic nematodes from fish food.

REFERENCES

- Alekseeva Ja. A., Andreeva A. P., Gruzdeva M. A., Dvoryankin G. A., Kuzishchin K. V., Makhrov A. A., Novoselov A. P., Popov I. Yu. Freshwater ichthyofauna of Solovetsky Islands (White Sea): Natural colonization and recent introductions. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2014, vol. 5, iss. 3, pp. 125–133. <https://doi.org/10.1134/S2075111714030023>
- Alekseeva Ya. A., Makhrov A. A. Monitoringovyе issledovaniya ikhtiofauny ozer Solovetskogo arhipelaga (1995–2016 gg.). *Solovetskii sbornik*, 2018, vol. 14, pp. 137–149. (in Russ.)
- Artamonova V. S., Bardukov N. V., Ak-senova O. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kirillova E. A., Koulish A. V., Lajus D. L., Maljutina A. M., Pashkov A. N., Reshet-nikov S. I., Makhrov A. A. Round-the-world voyage of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*): Phylogeographic data covering the entire species range. *Water*, 2022, vol. 14, iss. 16, art. no. 2484 (23 p.). <https://doi.org/10.3390/w14162484>
- Bespalaya Y. V., Aksenova O. V., Bolotov I. N., Aksenov A. S. Freshwater mollusks in lakes of the Solovetsky Islands (the White Sea). In: *Lake Water: Properties and Uses (Case Studies of Hydrochemistry and Hydrobiology of Lakes in North-west Russia)* / O. S. Pokrovsky, Y. Bespalaya, T. Y. Vorobyeva, L. S. Shirokova (Eds). New York, USA : Nova Science Publishers, 2021, pp. 249–265.
- Baruš V., Sergeeva T. P., Sonin M. D., Ryzhikov K. M. *Helminths of Fish-Eating Birds of the Palaearctic Region I. Nematoda*. Prague : Academia, 1978, 318 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-9972-5>
- Bolotov I. N. Pathways of formation of the fauna of the Solovetsky Archipelago, the White Sea, Northwest Russia. *Entomological Review*, 2014, vol. 94, iss. 4, pp. 562–578. <https://doi.org/10.1134/S0013873814040095>
- Borvinskaya E. V., Kochneva A. A., Drozdova P. B., Balan O. V., Zgoda V. G. Temperature-induced reorganisation of *Schistocephalus solidus* (Cestoda) proteome during the transition to the warm-blooded host. *Biology Open*, 2021, vol. 10, iss. 11, art. no. bio058719 (11 p.). <https://doi.org/10.1242/bio.058719>
- Bray R. A., Campbell R. A. New plagioporines (Digenea: Opecoelidae) from deep-sea fishes of the North Atlantic Ocean. *Systematic Parasitology*, 1996, vol. 33, iss. 2, pp. 101–113. <https://doi.org/10.1007/BF00009426>
- Bush A. O., Lafferty K. D., Lotz J. M., Shostak A. W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology*, 1997, vol. 83, no. 4, pp. 575–583. <https://doi.org/10.2307/3284227>
- Bykhovskaya-Pavlovskaya I. E. *Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniyu*. Leningrad : Nauka, 1985, 121 p. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/9748>
- Cherenkov A. E., Semashko V. Yu., Tertitsky G. M. *Ptitsy Solovetskikh ostrovov i Onezhskogo zaliva Belogo morya : materialy issledovaniya (1983–2013 gg.)*. Arkhangelsk : [s. n.], 2014, 383 p. (in Russ.)
- Chernetsky A. D., Krasnova V. V., Bel'kovich V. M. Studies of the structure of the Solovetsky reproductive gathering of beluga whales (*Delphinapterus leucas*) in the White Sea using the photo identification method. *Oceanology*, 2011, vol. 51, no. 2, pp. 275–280. <https://doi.org/10.1134/S0001437011020044>
- Darriba D., Taboada G. L., Doallo R., Posada D. jModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nature Method*, 2012, vol. 9, no. 8, pp. 772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- Delyamure S. L., Skryabin A. S., Serdiukov A. M. Difillobotriidy – lentochnye gel'minty cheloveka, mlekopitayushchikh i ptits. In: *Osnovy tsestodologii*. Moscow : Nauka, 1985, vol. 11, 200 p. (in Russ.)
- Dufflot M., Gay M., Midelet G., Kania P. W., Buchmann K. Morphological and molecular identification of *Cryptocotyle lingua* metacercariae

- isolated from Atlantic cod (*Gadus morhua*) from Danish seas and whiting (*Merlangius merlangus*) from the English Channel. *Parasitology Research*, 2021, vol. 120, iss. 10, pp. 3417–3427. <https://doi.org/10.1007/s00436-021-07278-6>
16. Georgiev B. B., Biserkov V., Genov T. *In toto* staining method for cestodes with iron acetocarmine. *Helminthologia*, 1986, vol. 23, pp. 279–281.
17. Golovin P. V., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Rybkina E. V., Lajus D. L. Characteristics of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) infection with metacercariae of *Cryptocotyle* spp. trematodes during the spawning season in the White Sea. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk. Ekologicheskie issledovaniya*, 2021, no. 5, pp. 93–108. (in Russ.). <https://doi.org/10.17076/eco1299>
18. Gonchar A. Genetic diversity in monoxenous and trixenous digeneans sharing one molluscan host species. *Parazitologiya*, 2020, vol. 54, iss. 6, pp. 491–503. <https://doi.org/10.31857/S1234567806060036>
19. Guardone L., Ricci E., Susini F., Polsinelli E., Guglielmo G., Armani A. First detection of *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatidae) in big-scale sand smelt (*Atherina boyeri*) from the lake Massaciucoli (Northwest Tuscany, Italy): Implications for public health and seafood quality. *Food Control*, 2021, vol. 120, art. no. 107517 (8 p.). <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2020.107517>
20. Gusev A. V. Podklass Veslonogie rakoobraznye. Copepoda. In: *Opredelitel' parazitov presnovodnykh ryb fauny SSSR. Vol. 3: Paraziticheskie mnogokletochnye*. (Chast' vtoraya) / O. N. Bauer (Ed.). Leningrad : Nauka, 1987, pp. 382–515. (Opredeliteli po faune SSSR, izdavaenye Zoologicheskim institutom AN SSSR : iss. 149). (in Russ.)
21. Grozdilova T. A., Makrushin A. V. *Acartia* (Copepoda, Crustacea) – promezhutochnyi khozyain *Brachyphallus crenatus* (Trematoda). In: *Ekologicheskie issledovaniya perspektivnykh ob'ektov marikul'tury v Belom more : sbornik* / V. G. Kulachkova (Ed.). Leningrad : Zoologicheskii institut, 1985, pp. 84–86. (in Russ.)
22. Isakov L. S. On resistance of some specific ectoparasites of *Gasterosteus* to changes in the regime of salinity. *Parazitologiya*, 1970, vol. 4, iss. 1, pp. 18–24. (in Russ.)
23. Isakov L. S. Analysis of parasitofauna of sticklebacks of genus *Gasterosteus* and *Pungitius*. In: *VI Vsesoyuznoe soveshchanie po boleznyam i parazitam ryb : tezisy dokladov*. Moscow : [s. n.], 1974, pp. 97–100.
24. Karvonen A., Marcogliese D. J. Diplostomiasis (*Diplostomum spathaceum* and related species). In: *Climate Change and Infectious Fish Diseases* / P. T. K. Woo, J.-A. Leong, K. Buchmann (Eds). Wallingford : CABI, 2020, pp. 434–456. <https://doi.org/10.1079/9781789243277.0434>
25. Kuhn J. A., Kristoffersen R., Knudsen R., Jakobsen J., Marcogliese D. J., Locke S. A., Primicerio R., Amundsen P.-A. Parasite communities of two three-spined stickleback populations in subarctic Norway—effects of a small spatial-scale host introduction. *Parasitology Research*, 2015, vol. 114, iss. 4, pp. 1327–1339. <https://doi.org/10.1007/s00436-015-4309-2>
26. Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz Ch., Tamura K. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 2018, vol. 35, iss. 6, pp. 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
27. Kjøie M. On the morphology and life-history of *Podocotyle reflexa* (Creplin, 1825) Odhner, 1905, and a comparison of its developmental stages with those of *P. atomon* (Rudolphi, 1802) Odhner, 1905 (Trematoda, Opecoelidae). *Ophelia*, 1981, vol. 20, iss. 1, pp. 17–43. <https://doi.org/10.1080/00785236.1981.10426560>
28. Lajus D. L., Golovin P. V., Zelenskaia A. E., Demchuk A. S., Dorgham A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Murzina S. A., Polyakova N. V., Rybkina E. V., Yurtseva A. O. Threespine stickleback of the White Sea: Population characteristics and role in the ecosystem. *Contemporary Problems of Ecology*, 2020, vol. 13, iss. 2, pp. 132–145. <https://doi.org/10.1134/S1995425520020079>
29. Lockyer A. E., Olson P. D., Østergaard P., Rollinson D., Johnston D. A., Attwood S. W., Southgate V. R., Horak P., Snyder S. D., Le T. H., Agatsuma T., McManus D. P., Carmichael A. C., Naem S., Littlewood D. T. J. The phylogeny of the Schistosomatidae based on three genes with emphasis on the interrelationships of *Schistosoma* Weinland, 1858. *Parasitology*, 2003, vol. 126, iss. 3, pp. 203–224. <https://doi.org/10.1017/S0031182002002792>

30. Lukin L. R., Ognetrov G. N., Boyko N. S. *Ekologiya kol'chatoi nerpy v Belom more / Rossiiskaya akademiya nauk, Ural'skoe otdelenie*. Ekaterinburg : [s. n.], 2006, 166 p. (in Russ.)
31. Lukin L. R., Ognetrov G. N. *Morskije mleko-pitayushchie Rossiiskoi Arktiki: ekologo-faunisticheski analiz / Rossiiskaya akademiya nauk, Ural'skoe otdelenie*. Ekaterinburg : Nauka, Ural'skoe otdelenie, 2009, 201 p. (in Russ.)
32. Lumme J., Mäkinen H., Ermolenko A. V., Gregg J. L., Ziętara M. S. Displaced phylogeographic signals from *Gyrodactylus arcuatus*, a parasite of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*, suggest freshwater glacial refugia in Europe. *International Journal for Parasitology*, 2016, vol. 46, iss. 9, pp. 545–554. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2016.03.008>
33. Mitenev V. K., Shulman B. S. Parasite fauna in sticklebacks (Gasterosteidae) from water bodies of the Kola Region. *Parazitologiya*, 2005, vol. 39, iss. 1, pp. 16–24. (in Russ.)
34. Moravec F. *Parasitic Nematodes of Freshwater Fishes of Europe*. Dordrecht : Springer, 1994, 470 p.
35. Popchenko V. I. Maloshchetinkovye chervi ozer Solovetskogo arhipelaga. In: *Vodnyye maloshchetinkovye chervi (sistematika, ekologiya, issledovaniya fauny SSSR)*. Moscow : Nauka, 1972, pp. 42–50. (Trudy Vsesoyuznogo gidrobiologicheskogo obshchestva ; vol. 17). (in Russ.)
36. *Prirodnaya sreda Solovetskogo arhipelaga v usloviyakh menyayushchegosya klimata / Yu. G. Shvartsman, I. N. Bolotov (Eds.) ; Rossiiskaya akademiya nauk, Ural'skoe otdelenie*. Ekaterinburg : [s. n.], 2007, 184 p. (in Russ.)
37. Pugachev O. N., Gerasev P. I., Gussev A. V., Ergens R., Khotenowsky I. *Guide to Monogenoidea of Freshwater Fish of Palaeartic and Amur Regions*. Milano : LediPublishing, 2010, 567 p.
38. Rambaut A. *FigTree v1.4. Molecular Evolution, Phylogenetics and Epidemiology* : [site]. 2018. URL: <https://github.com/rambaut/figtree/releases> [accessed: 15.10.2022].
39. Ronquist F., Teslenko M., van Der Mark P., Ayres D. L., Darling A., Höhna S., Huelsenbeck J. P. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 2012, vol. 61, iss. 3, pp. 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
40. Rummyantsev E. A. *Parazity ryb v ozerakh Evropeiskogo Severa (fauna, ekologiya, evolyutsiya)*. Petrozavodsk : Petrozavodskii gos. un-t, 2007, 249 p. (in Russ.)
41. Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Galaktionov K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Evolutionary Ecology Research*, 2016, vol. 17, pp. 335–354.
42. Schaeffner B. C., Ditrich O., Kuchta R. A century of taxonomic uncertainty: Re-description of two species of tapeworms (Diphyllobothriidea) from Arctic seals. *Polar Biology*, 2018, vol. 41, iss. 12, pp. 2543–2559. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2396-0>
43. Scholz T. Life cycles of species of *Proteocephalus*, parasites of fishes in the Palearctic Region: A review. *Journal of Helminthology*, 1999, vol. 73, iss. 1, pp. 1–19. <https://doi.org/10.1017/S0022149X99000013>
44. Scholz T., Hanzelová V., Škeříková A., Shimazu T., Rolbiecki L. An annotated list of species of the *Proteocephalus* Weinland, 1858 aggregate *sensu de Chambrier et al. (2004)* (Cestoda: Proteocephalida), parasites of fishes in the Palearctic Region, their phylogenetic relationships and a key to their identification. *Systematic Parasitology*, 2007, vol. 67, iss. 2, pp. 139–156. <https://doi.org/10.1007/s11230-006-9089-8>
45. Shigin A. A. *Trematody fauny SSSR. Rod Diplostomum. Metatserkarii*. Moscow : Nauka, 1986, 255 p. (in Russ.)
46. Shulman S. S., Shulman-Albova P. E. *Parazity ryb Belogo morya*. Moscow : Izd-vo Akademii nauk SSSR, 1953, 199 p. (in Russ.)
47. Soldánová M., Georgieva S., Roháčová Ja., Knudsen R., Kuhn J. A., Henriksen E. H., Siwertson A., Shaw J. C., Kuris A. M., Amundsen P.-A., Scholz T., Lafferty K. D., Kostadinova A. Molecular analyses reveal high species diversity of trematodes in a sub-Arctic lake. *International Journal of Parasitology*, 2017, vol. 47, iss. 6, pp. 327–345. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2016.12.008>
48. Stenson G. B., Haug T., Hammill M. O. Harp seals: Monitors of change in differing ecosystems. *Frontiers in Marine Science*, 2020, vol. 7, art. no. 569258 (20 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.569258>

49. Surkov S. S. *Raspredeleniye i zapasy lysuna v Belom more*. Murmansk : PINRO, 1957, 60 p. (in Russ.)
50. Svetochev V. N., Svetocheva O. N. Winter feeding of the ringed seal (*Pusa hispida*) in the White Sea. In: *Marine Mammals of the Holarctic* : collection of scientific papers after the Sixth International Conference (Kaliningrad, Russia, October 11–15, 2010). Kaliningrad : Kapros, 2010, pp. 507–511.
51. Svetochev V. N., Svetocheva O. N., Kavtsevich N. N. Raspredelenie i migratsii nerpy (*Pusa hispida*) v Belom more po dannym sputnikovoi telemetrii. *Evraziiskoe nauchnoe ob'edinenie*, 2017, vol. 2, no. 11 (33), pp. 90–93. (in Russ.)
52. Svetocheva O. N., Svetochev V. N. Analysis of seasonality in trophic relationships of true seals (Phocidae) in the White Sea. *Czech Polar Reports*, 2015, vol. 5, no. 2, pp. 230–240. <https://doi.org/10.5817/CPR2015-2-20>
53. Waeschenbach A., Brabec J., Scholz T., Littlewood D. T. J., Kuchta R. The catholic taste of broad tapeworms – multiple routes to human infection. *International Journal of Parasitology*, 2017, vol. 47, iss. 13, pp. 831–843. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2017.06.004>
54. Zakhvatkin A. A. *Solovetskie ozera : kratkii gidrobiologicheskii ocherk* / Solovetskoe obshchestvo kraevedeniya ; Biologicheskaya stantsiya. Solovki : Izdanie Byuro pechati USLON, 1927a, 142 p. (Materialy / Solovetskoe obshchestvo kraevedeniya ; iss. 9). (in Russ.)
55. Zakhvatkin A. A. Izmenchivost' *Limnea stagnalis* L. v Solovetskikh ozerakh. In: Zakhvatkin A. A., Yurkanskii V. N., Shershevskaya E. G. *K poznaniyu fauny Solovetskikh ostrovov* / Solovetskoe obshchestvo kraevedeniya ; Biologicheskaya stantsiya. Solovki : Izdanie Byuro pechati USLON, 1927b, pp. 7–16. (Materialy / Solovetskoe obshchestvo kraevedeniya ; iss. 7). (in Russ.)
56. Zietara M. S., Lumme J. Comparison of molecular phylogeny and morphological systematics in fish parasite genus *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (Monogenea, Gyrodactylidae). *Zoologica Poloniae*, 2004, vol. 49, no. 1–4, pp. 5–28.

МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ПАРАЗИТЫ ДВУХ ВИДОВ КОЛЮШЕК СОЛОВЕЦКОГО АРХИПЕЛАГА (БЕЛОЕ МОРЕ)

Д. И. Лебедева¹, Д. О. Зайцев², Я. И. Алексеева³, А. А. Махров^{4,5}

¹Карельский научный центр РАН, Петрозаводск, Российская Федерация

²Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, Российская Федерация

³Государственный биологический музей имени К. А. Тимирязева, Москва, Российская Федерация

⁴Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация

⁵Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Российская Федерация

E-mail: daryal78@gmail.com

Соловецкий архипелаг, расположенный в Белом море, состоит из шести крупных островов. Среди них два самых больших острова, Большой Соловецкий и Анзерский, характеризуются наличием обширной системы озёр, ручьёв и каналов, которые связаны между собой и с морем. Изучение гидробионтов, в том числе рыб, из пресноводных водоёмов Соловецкого архипелага необходимо для понимания исторических процессов формирования фауны. Мониторинг пресноводной ихтиофауны Соловецких островов ведётся более 30 лет. В результате этих наблюдений наиболее многочисленными аборигенными видами рыб на Соловецком архипелаге были признаны два вида колюшек — трёхиглая *Gasterosteus aculeatus* и девятииглая *Pungitius pungitius*. Эти рыбы играют важную роль в прибрежных и морских сообществах Белого моря, являясь обычной добычей хищных видов рыб и морских млекопитающих. Паразитологических исследований колюшек в Белом море проведено немного. Большинство имеющихся паразитологических сведений по колюшке из Белого моря касаются её морских форм из разных районов и колюшки из устьев рек на побережье Белого моря. До настоящего времени не было данных о паразитах колюшки Соловецкого архипелага. Нами получены первые сведения по паразитам двух видов колюшек, *P. pungitius* (пресноводная и морская форма) и *G. aculeatus* (морская форма), выловленных в водах Соловецкого архипелага (Белое море). Были применены стандартные

методы паразитологического исследования. Метацеркарии *Diplostomum spathaceum* были дополнительно молекулярно идентифицированы с использованием митохондриального маркера *cox1*. Паразитофауна обоих видов колюшек из двух мест исследования на Соловецком архипелаге была бедной. Обнаружено 10 видов паразитов, относящихся к группам Copepoda, Monogenea, Nematoda, Cestoda и Trematoda. Морская трёхиглая колюшка, выловленная у береговой зоны архипелага, была заражена 6 видами гельминтов. Паразитофауна пресноводной девятиглай колюшки из ручья на Большом Соловецком острове включала 4 вида гельминтов; морская форма была инвазирована 5 видами. Метацеркарии *Cryptocotyle* sp. были самыми многочисленными и широко распространёнными паразитами, зарегистрированными в нашем исследовании. Большинство видов паразитов приобретаются колюшками через различных беспозвоночных как объектов питания. У проанализированных рыб выявлены имеющие важное значение зоонозные виды паразитов (нематоды *Eustrongylides excisus*, цестоды *Diphyllobothrium* spp. и трематоды *Cryptocotyle* spp.). Необходимы дальнейшие исследования паразитов различных видов рыб Соловецкого архипелага, в том числе с использованием молекулярных методов.

Ключевые слова: остров Большой Соловецкий, остров Анзерский, *Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius pungitius*, паразиты, *Diplostomum*, *cox1*

УДК 582.261.1-152.4

**ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ
PSEUDO-NITZSCHIA HASLEANA И *THALASSIOSIRA PSEUDONANA*
В СМЕШАННОЙ КУЛЬТУРЕ**

© 2023 г. **Ж. В. Маркина¹, А. Ю. Попик²**

¹Национальный научный центр морской биологии имени А. В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток, Российская Федерация

²Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Российская Федерация
E-mail: zhannav@mail.ru

Поступила в редакцию 16.05.2022; после доработки 08.06.2022;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 21.09.2023.

Представители рода *Pseudo-nitzschia* (Bacillariophyta) вызывают цветения в разных районах Мирового океана, поэтому важно знать экологические особенности этих видов, в том числе то, как они взаимодействуют с другими видами одноклеточных водорослей. Кроме того, необходима методика быстрой идентификации данных водорослей в среде. В связи с этим нами оценена динамика численности клеток *Pseudo-nitzschia hasleana* и *Thalassiosira pseudonana* в моно- и смешанных культурах путём их прямого подсчёта в камере Нажотта. Также проанализированы температурные кривые флуоресценции хлорофилла *a*, полученные методом лазерно-индуцированной флуоресценции в температурной камере. Опыты проводили в течение 14 суток. Показано, что *P. hasleana* оказывала различное действие на *T. pseudonana* в зависимости от начальной численности *T. pseudonana*. При начальной концентрации $0,8 \times 10^4$ кл.·мл⁻¹ происходила выраженная стимуляция роста этой диатомовой водоросли. При начальных концентрациях $1,6 \times 10^4$ и $3,2 \times 10^4$ кл.·мл⁻¹ отмечено ингибирование её роста. В смешанной культуре *T. pseudonana* оставалась в стационарной фазе роста, тогда как в монокультуре популяция входила в фазу отмирания к 14-м суткам опыта. *T. pseudonana* ингибировала рост *P. hasleana*. Эксперимент с совместным культивированием *P. hasleana* и *T. pseudonana* показал, что на флуоресценцию хлорофилла *a* смеси оказывает большее воздействие та микроводоросль, концентрация которой значительно выше. Флуоресцентный сигнал двух культивируемых отдельно монокультур потенциально может быть использован для их поиска в смеси.

Ключевые слова: *Pseudo-nitzschia hasleana*, *Thalassiosira pseudonana*, аллелопатия, флуоресценция хлорофилла *a*, идентификация микроводорослей

На природные фитопланктонные сообщества воздействует множество экологических факторов. Они способны вызывать цветения или, наоборот, препятствовать им [Lima-Mendez et al., 2015]. Показано, что доминирование токсического комплекса *Pseudo-nitzschia* spp. связано со снижением соотношения N:Si при наличии стоков канализационных вод. *Pseudo-nitzschia australis* Frenguelli, 1939 способна к осмотрофному потреблению мочевины и активному росту на ней, что является причиной цветений этого вида [Burkholder et al., 2008]. Влияние биотических факторов, в частности взаимодействие микроводорослей друг с другом, остаётся менее исследованной проблемой [Long et al., 2018]. Оценка роста смешанных культур микроводорослей в лабораторном эксперименте — один из способов

анализа биотических взаимодействий. При этом исследуют отношения популяция — популяция, определяют границы устойчивости сосуществующих видов, условия их доминирования и элиминации [Mikheev et al., 2018]. Однако до сих пор отсутствует стандартизованная методология изучения воздействий популяций водорослей друг на друга, как например, при токсикологических исследованиях [Long et al., 2018].

Представители рода *Pseudo-nitzschia* повсеместно распространены в водах Мирового океана [Huang et al., 2009; Sobrinho et al., 2017; Trainer et al., 2012; Yasakova, 2013]. Интерес к ним вызван не только их периодическими цветениями, но и наличием в них домоевой кислоты, являющейся токсичной для теплокровных животных [Trainer et al., 2012]. Численность *Pseudo-nitzschia* в моновидовом цветении может достигать 1×10^6 кл.·мл⁻¹ [Louw et al., 2017], а продолжительность цветения — двух месяцев [Bates et al., 1989]. При этом *Pseudo-nitzschia* spp. может составлять 99 % общего количества фитопланктона [Lundholm et al., 2005].

В фитопланктонном сообществе совместно с *Pseudo-nitzschia* spp. регулярно регистрируют представителей другого рода диатомовых водорослей — *Thalassiosira* [Balzano et al., 2017; Orlova et al., 2009]. Показано, что у этих родов одинаковая потребность в железе [Cohen et al., 2017]. *Thalassiosira pseudonana* участвует в сукцессионном цикле фитопланктона и имеет важное экологическое значение как вид, влияющий на формирование цветений фитопланктона [Ianora et al., 2011]. Интерес к данной микроводоросли обусловлен в том числе случаями гибели лососей во время её массового размножения [Mardones, 2020]. Виды этого рода часто встречаются в водах умеренных и полярных морей [Harris et al., 1995].

Как правило, оценку действия культур друг на друга проводят на аллелопатически агрессивных видах, в меньшей степени — на сосуществующих видах [Phatarpekar et al., 2000]. Ранее нами показано, что флуоресцентные характеристики *Pseudo-nitzschia* могут быть использованы для её идентификации в воде [Popik et al., 2022]. Однако вследствие воздействия водорослей друг на друга при совместном культивировании возникает вопрос о том, может ли совместный рост разных видов оказывать влияние и на флуоресценцию хлорофилла *a* микроводорослей, затрудняя их идентификацию в естественной среде. Именно поэтому цель настоящей работы — исследовать рост и температурные кривые флуоресценции хлорофилла *a* диатомей *Pseudo-nitzschia hasleana* и *Thalassiosira pseudonana* в смешанной культуре.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объекты исследования — штаммы культур одноклеточных водорослей *Pseudo-nitzschia hasleana* Lundholm, 2012 MBRU_PH18 и *Thalassiosira pseudonana* Hasle & Heimdal, 1970 (Bacillariophyta) MBRU_TSP-02. Водоросли выращивали на среде f [Guillard, Ryther, 1962], приготовленной на основе фильтрованной и стерилизованной морской воды солёностью 32 ‰, в 250-мл колбах Эрленмейера с объёмом культуральной среды 100 мл, при температуре +18 °С, интенсивности освещения 70 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ и свето-темновом периоде 14 ч : 10 ч (свет : темнота). В качестве инокулята использовали культуры на экспоненциальной стадии роста. Начальные концентрации клеток — $0,1 \times 10^4$ кл.·мл⁻¹ для *P. hasleana* и $0,8 \times 10^4$, $1,6 \times 10^4$ и $3,2 \times 10^4$ кл.·мл⁻¹ для *T. pseudonana*. Соотношение биообъёмов клеток *P. hasleana* : *T. pseudonana* составляло 1:1, 1:2 и 1:4. Биообъём *P. hasleana* — 210 мкм³, *T. pseudonana* — 26,5 мкм³. Расчёт биообъёмов водорослей произведён по формулам [Hillebrand et al., 1999].

Эксперименты проводили в два этапа. На первом исследовали динамику численности микроводорослей в монокультурах при разных начальных концентрациях, на втором изучали рост микроводорослей в смешанной культуре *P. hasleana* и *T. pseudonana*. Продолжительность экспериментов составляла 14 суток. Пробы для подсчёта клеток отбирали на 3, 7, 10 и 14-е сутки.

Численность клеток микроводорослей подсчитывали в камере Нажотта. Спектры флуоресценции микроводорослей, а также температурные кривые интенсивности флуоресценции хлорофилла *a* и температурные кривые длины волны флуоресценции хлорофилла *a* определяли согласно методам, описанным ранее [Popik et al., 2022; Voznesenskiy et al., 2019]. Эксперименты проведены в трёх повторностях. Статистическая обработка выполнена с помощью программы MS Excel. На графиках представлены средние значения и стандартные отклонения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рост *Pseudo-nitzschia hasleana* и *Thalassiosira pseudonana* в монокультурах. Концентрация клеток *P. hasleana* 3 суток оставалась на низком уровне, а к 7-м суткам увеличилась до 1×10^4 кл.·мл⁻¹ (рис. 1). За период с 10-х по 14-е сутки число клеток возросло с $3,8 \times 10^4$ до $32,4 \times 10^4$ кл.·мл⁻¹.

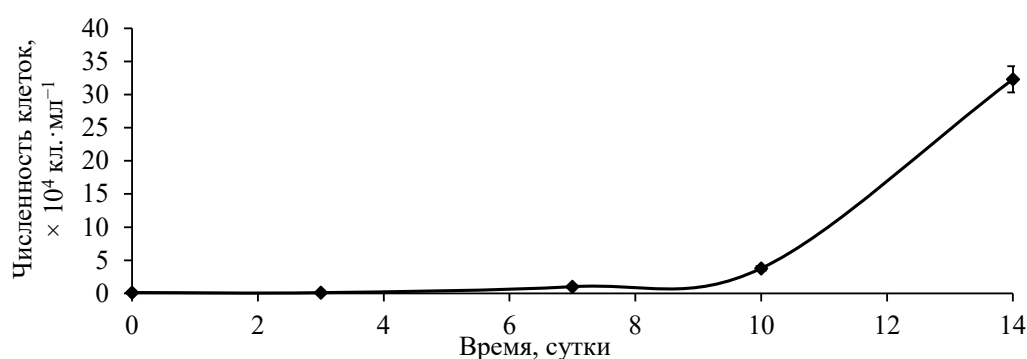


Рис. 1. Кривая роста *Pseudo-nitzschia hasleana* в монокультуре

Fig. 1. Growth curve of *Pseudo-nitzschia hasleana* in the monoculture

К 3-м суткам число клеток *T. pseudonana* достоверно не отличалось при всех начальных концентрациях клеток (рис. 2). Максимальная численность отмечена на 10-е сутки опыта. В последние дни эксперимента число клеток в культурах снижалось.

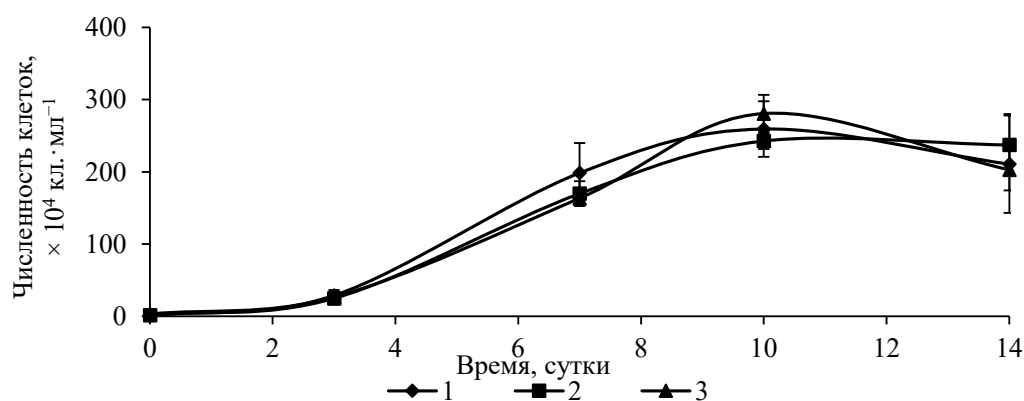


Рис. 2. Кривые роста *Thalassiosira pseudonana* в монокультуре. Начальная концентрация клеток, кл.·мл⁻¹: 1 — $0,8 \times 10^4$; 2 — $1,6 \times 10^4$; 3 — $3,2 \times 10^4$

Fig. 2. Growth curve of *Thalassiosira pseudonana* in the monoculture. Initial concentration of cells, cells·mL⁻¹: 1, $0,8 \times 10^4$; 2, $1,6 \times 10^4$; 3, $3,2 \times 10^4$

Рост *Pseudo-nitzschia hasleana* и *Thalassiosira pseudonana* в смешанных культурах. Количество клеток *P. hasleana* увеличивалось после 3 суток эксперимента (рис. 3). При начальной концентрации клеток *T. pseudonana* $0,8 \times 10^4$ кл.·мл⁻¹ отмечен выход *P. hasleana* в стационарную фазу роста на 7-е сутки, а при более высоких начальных концентрациях *T. pseudonana* число клеток *P. hasleana* увеличивалось даже в последние сутки.

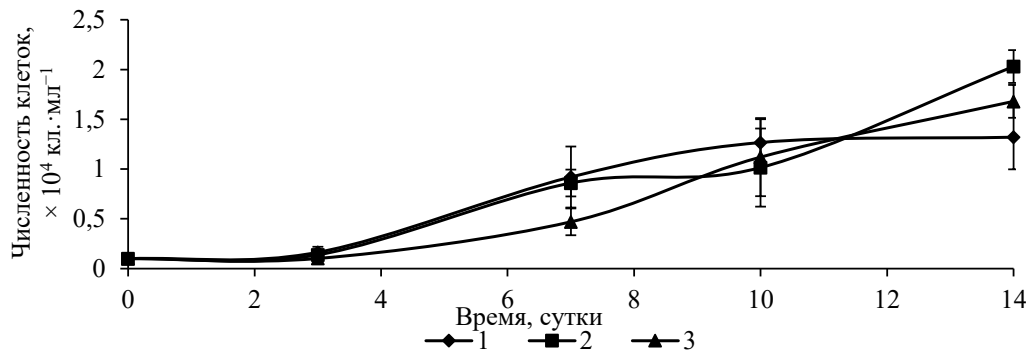


Рис. 3. Кривая роста *Pseudo-nitzschia hasleana* в смешанной с *Thalassiosira pseudonana* культуре. Начальная концентрация клеток *T. pseudonana*, кл.·мл⁻¹: 1 — $0,8 \times 10^4$; 2 — $1,6 \times 10^4$; 3 — $3,2 \times 10^4$

Fig. 3. Growth curve of *Pseudo-nitzschia hasleana* in the mixed culture with *Thalassiosira pseudonana*. Initial concentration of *T. pseudonana* cells, cells·mL⁻¹: 1, $0,8 \times 10^4$; 2, $1,6 \times 10^4$; 3, $3,2 \times 10^4$

Численность клеток *T. pseudonana* в смеси увеличивалась с начала эксперимента при всех её начальных концентрациях (рис. 4). При концентрации $3,2 \times 10^4$ кл.·мл⁻¹ рост водоросли после 7-х суток ингибировался: количество клеток составляло 137×10^4 кл.·мл⁻¹, а в монокультуре — 203×10^4 кл.·мл⁻¹.

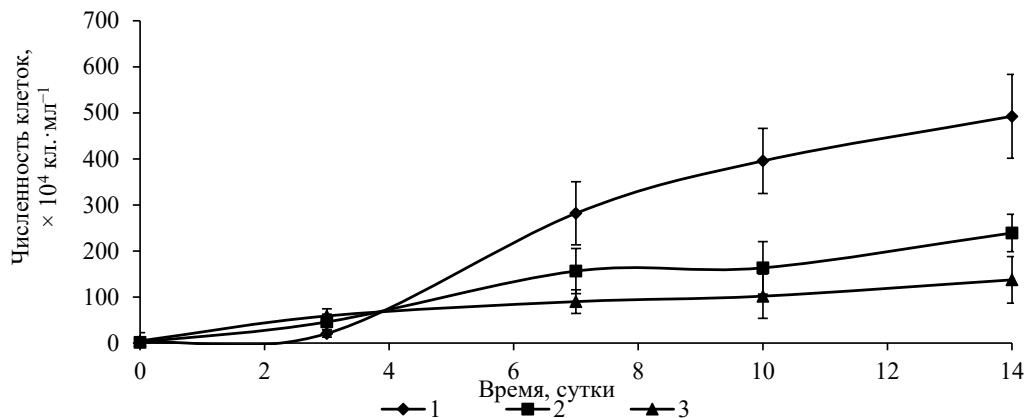


Рис. 4. Кривая роста *Thalassiosira pseudonana* в смешанной культуре с *Pseudo-nitzschia hasleana*. Начальная концентрация клеток *T. pseudonana*, кл.·мл⁻¹: 1 — $0,8 \times 10^4$; 2 — $1,6 \times 10^4$; 3 — $3,2 \times 10^4$

Fig. 4. Growth curve of *Thalassiosira pseudonana* in the mixed culture with *Pseudo-nitzschia hasleana*. Initial concentration of *T. pseudonana* cells, cells·mL⁻¹: 1, $0,8 \times 10^4$; 2, $1,6 \times 10^4$; 3, $3,2 \times 10^4$

Флуоресценция клеток *P. hasleana* в течение первой недели коррелирует с их концентрацией. По мере роста культур *Pseudo-nitzschia* sp. размер клеток уменьшается [Lelong et al., 2012; Trainer et al., 2012]; следовательно, количество хлорофилла на клетку снижается, что приводит к уменьшению флуоресценции. Данный эффект должен наблюдаться при более длительном культивировании, но даже в нашем эксперименте отмечено снижение интенсивности флуоресценции хлорофилла *a* клеток на 14-й день по сравнению с таковой на 7-й день (рис. 5, 6).

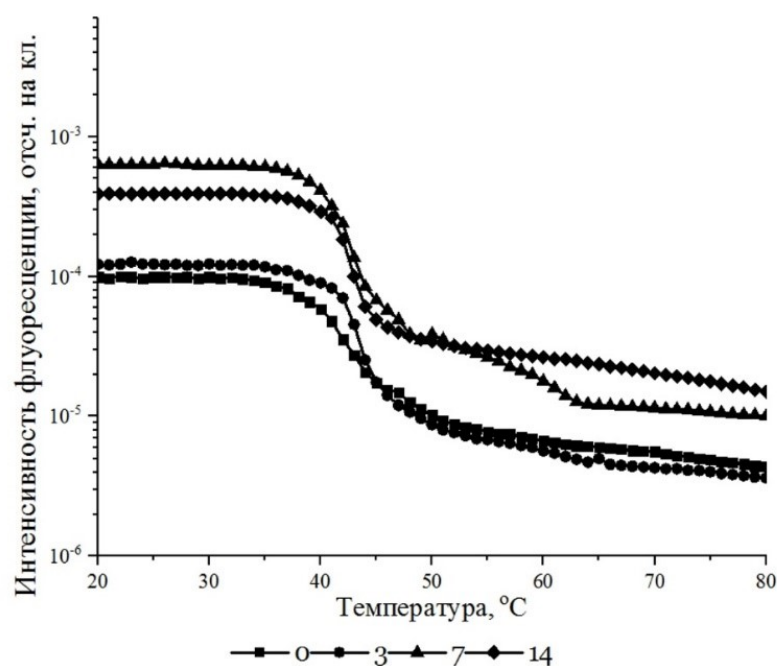


Рис. 5. Температурные кривые флуоресценции клеток *Pseudo-nitzschia hasleana* при культивировании в течение двух недель: 0 — начало эксперимента; 3 — 3-й день; 7 — 7-й день; 14 — последний день

Fig. 5. Fluorescence temperature curves of *Pseudo-nitzschia hasleana* cells during cultivation for two weeks: 0, the beginning of the experiment; 3, the 3rd day; 7, the 7th day; 14, the last day

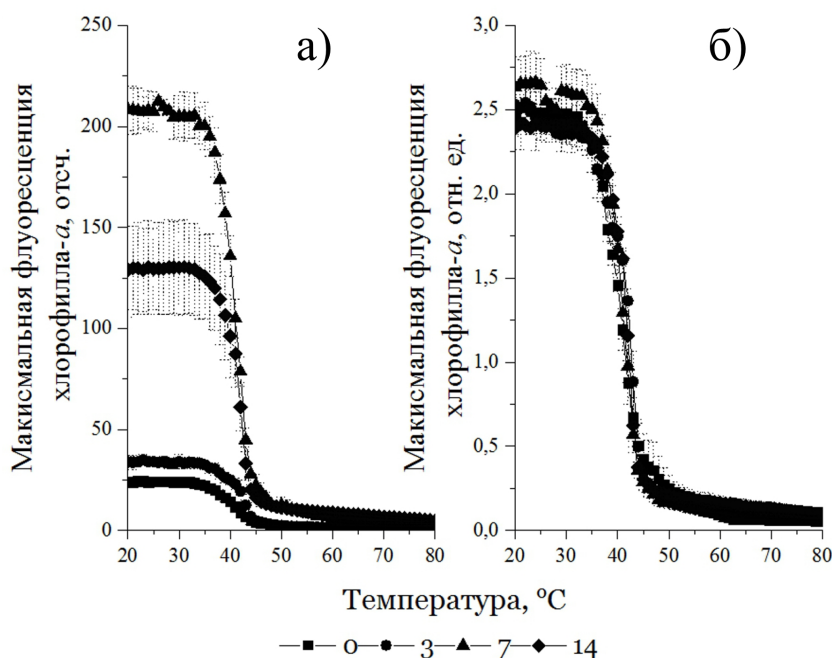


Рис. 6. Температурные кривые флуоресценции хлорофилла *a* *Pseudo-nitzschia hasleana*: а — абсолютные значения; б — нормированные на среднюю интенсивность. Время эксперимента: 0 — начало; 3 — 3-й день; 7 — 7-й день; 14 — последний день

Fig. 6. Temperature curves of *Pseudo-nitzschia hasleana* chlorophyll *a* fluorescence: а, absolute values; б, normalized to mean intensity. The time of the experiment: 0, the beginning; 3, the 3rd day; 7, the 7th day; 14, the last day

Анализ формы температурных кривых флуоресценции хлорофилла *a* микроводорослей *P. hasleana* (рис. 6) проведён нами ранее [Popik et al., 2022]. Полученные в ходе эксперимента температурные кривые длины волны флуоресценции хлорофилла *a* монокультуры *P. hasleana* показывают, что в диапазоне +20...+40 °С максимум интенсивности флуоресценции хлорофилла *a* находится на длине волны 682,5 нм (рис. 7).

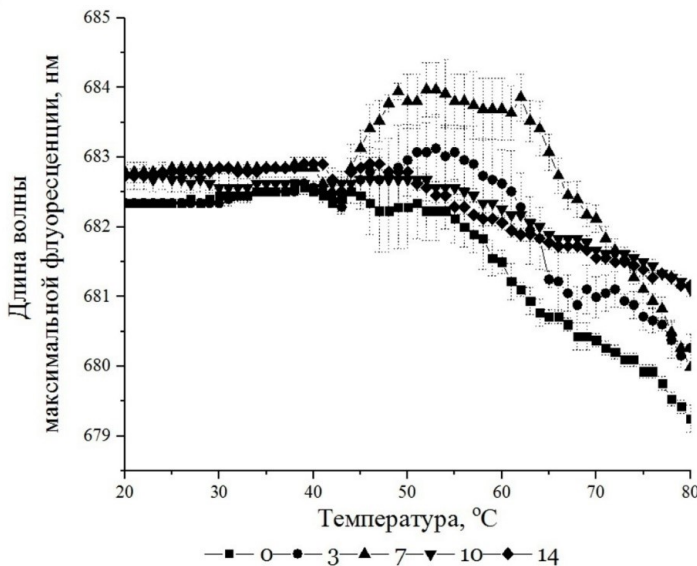


Рис. 7. Изменение длины волны максимума флуоресценции хлорофилла *a* для монокультур *Pseudo-nitzschia hasleana*. Время эксперимента: 0 — начало; 3 — 3-й день; 7 — 7-й день; 10 — 10-й день; 14 — последний день

Fig. 7. Changes in the wavelength of chlorophyll *a* fluorescence maximum for *Pseudo-nitzschia hasleana* monocultures. The time of the experiment: 0, the beginning; 3, the 3rd day; 7, the 7th day; 10, the 10th day; 14, the last day

Монокультура *T. pseudonana*, отсеянная с концентрацией $0,8 \times 10^4$ кл.·мл⁻¹, достигает пределов роста (стационарная фаза) в течение 10 дней. После начинается отмирание культуры. Это может проявляться в уменьшении интенсивности флуоресценции отдельных клеток (рис. 8).

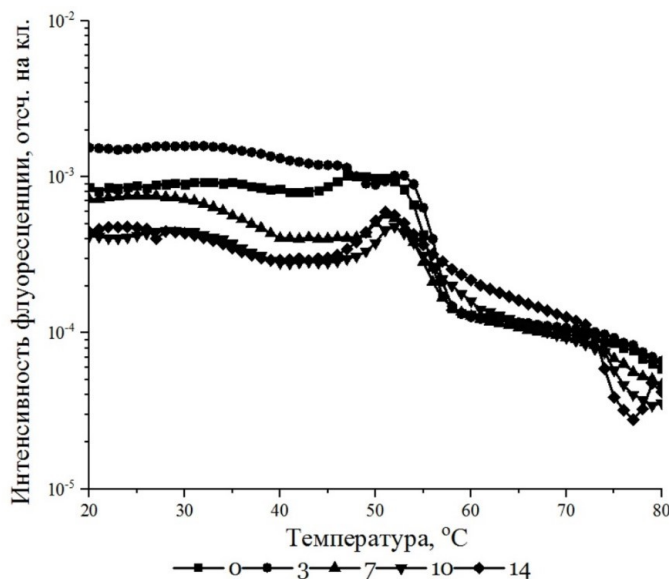


Рис. 8. Температурные кривые флуоресценции клеток *Thalassiosira pseudonana* при культивировании в течение двух недель. Время эксперимента: 0 — начало; 3 — 3-й день; 7 — 7-й день; 10 — 10-й день; 14 — последний день

Fig. 8. Fluorescence temperature curves of *Thalassiosira pseudonana* cells during cultivation for two weeks. The time of the experiment: 0, the beginning; 3, the 3rd day; 7, the 7th day; 10, the 10th day; 14, the last day

Можно заключить, что микроводоросль в лабораторной культуре находится примерно в таком же состоянии, что и микроводоросли во время реального цветения. Нормированная температурная кривая флуоресценции (далее — НТКФ) культуры при этом видоизменяется (рис. 9), и различие её форм соответствует трём этапам: НТКФ при низких концентрациях (0-й день), НТКФ растущей культуры (3-й день) и НТКФ «стагнирующей» культуры (7–14-й дни) с высокой

концентрацией (рис. 10). Если не брать в расчёт увеличение флуоресценции хлорофилла *a* клеток, наблюдающееся у *T. pseudonana* на 3-й день эксперимента, можно сделать вывод об обратной корреляции роста концентрации культуры и флуоресценции хлорофилла *a* клеток. Увеличение флуоресценции хлорофилла *a* после пересева может быть вызвано связанным с ним стрессом культуры.

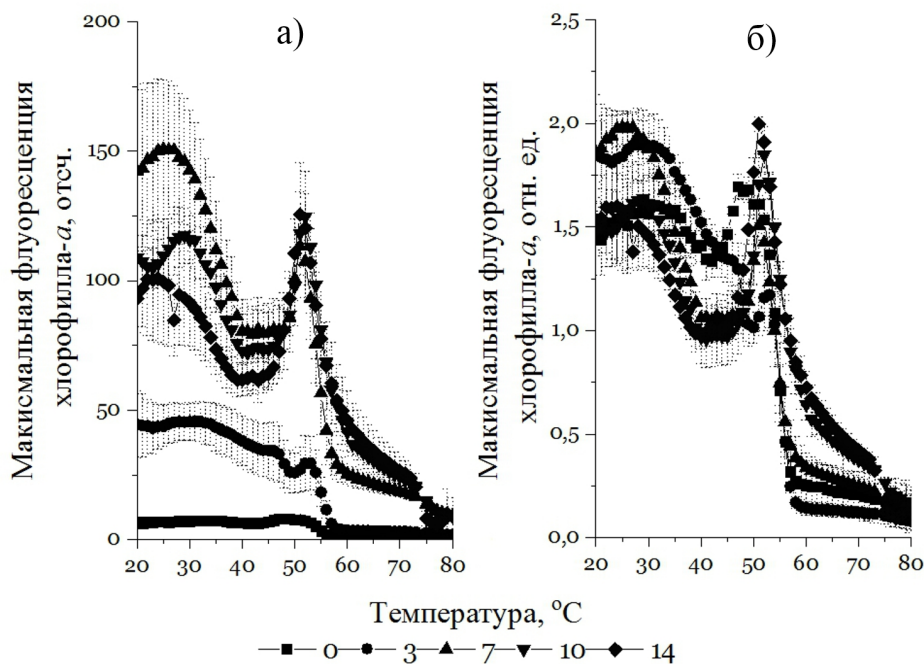


Рис. 9. Температурные кривые флуоресценции хлорофилла *a* культуры микроводоросли *Thalassiosira pseudonana*: а — абсолютные значения; б — нормированные на среднюю интенсивность. Время эксперимента: 0 — начало; 3 — 3-й день; 7 — 7-й день; 14 — последний день

Fig. 9. Fluorescence temperature curves of chlorophyll *a* for the culture of the microalga *Thalassiosira pseudonana*: а, absolute values; б, normalized to mean intensity. The time of the experiment: 0, the beginning; 3, the 3rd day; 7, the 7th day; 14, the last day

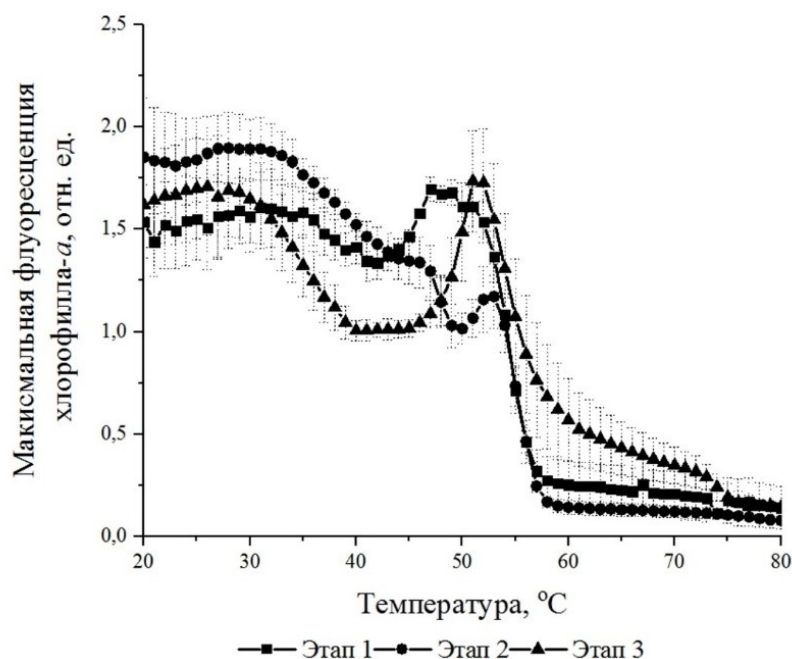


Рис. 10. Температурные кривые флуоресценции хлорофилла *a* культуры микроводоросли *Thalassiosira pseudonana*, соответствующие разным этапам развития. Этап 1 — начальный, во время которого не происходит сильный рост; этап 2 соответствует быстрому, экспоненциальному росту; этап 3 — этап «стагнации»

Fig. 10. Fluorescence temperature curves of chlorophyll *a* for the culture of the microalga *Thalassiosira pseudonana* corresponding to different stages of development. Stage 1 is the initial one, during which there is no significant growth; stage 2 corresponds to rapid, exponential growth; stage 3 is the stage of “stagnation”

Температурные кривые флуоресценции *T. pseudonana* для всех трёх этапов имеют сходства. Это стабильная высокая флуоресценция хлорофилла *a* в диапазоне +20...+32 °С, наличие локального максимума его флуоресценции при +50...+53 °С и стабилизация флуоресценции хлорофилла *a* на низком уровне при температурах выше +60 °С. При этом для начального этапа роста характерно более высокое значение флуоресценции хлорофилла *a* в локальном максимуме, чем для нормальных температур. Для этапа роста локальный максимум флуоресценции хлорофилла *a* значительно ниже по интенсивности, чем флуоресценция на начальных этапах. Локальный максимум интенсивности флуоресценции хлорофилла *a* на этапе «стагнации» сопоставим с интенсивностью при температуре +20 °С.

Температурные кривые флуоресценции хлорофилла *a* монокультуры на всех стадиях культивирования остаются относительно стабильными (рис. 11); при +20...+45 °С длина волны максимума флуоресценции хлорофилла *a* составляет 685,5 нм. Отличие в длине волны максимума в 1-й день от таковой в остальные дни может быть связано с адаптацией монокультуры во время её пересева. Также стабильны температурные кривые длины волны флуоресценции хлорофилла *a* для всех дней культивирования в диапазоне +45...+52 °С. В этом диапазоне происходит резкое уменьшение длины волны максимума флуоресценции хлорофилла *a* с 685,5 до 680,5 нм. Далее наблюдается незначительный рост длины волны в течение 2–3 мин ($dT = 2...3$ °С) с последующим медленным монотонным её уменьшением. При этом в диапазоне +55...+80 °С температурные кривые длины волны флуоресценции хлорофилла *a* культуры на разных этапах культивирования начинают отличаться друг от друга. Это может быть связано с различной композицией пигмент-белковых комплексов для культуры, которая проходит все этапы роста.

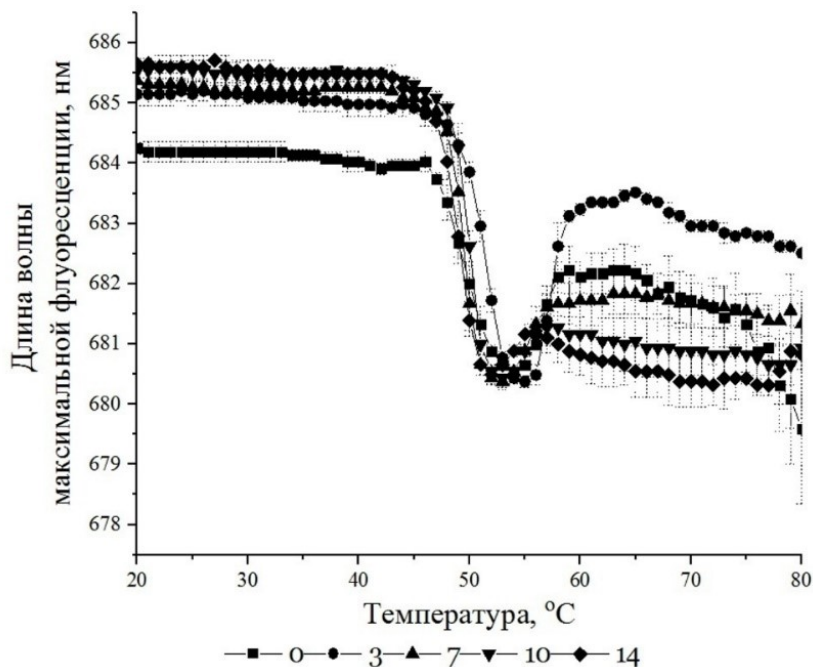


Рис. 11. Изменение максимума флуоресценции хлорофилла *a* для монокультур микроводоросли *Thalassiosira pseudonana*. Время эксперимента: 0 — начало; 3 — 3-й день; 7 — 7-й день; 10 — 10-й день; 14 — последний день

Fig. 11. Changes in chlorophyll *a* fluorescence maximum for monocultures of the microalga *Thalassiosira pseudonana*. The time of the experiment: 0, the beginning; 3, the 3rd day; 7, the 7th day; 10, the 10th day; 14, the last day

Так как микроводоросли *Pseudo-nitzschia* способны формировать красные приливы [Trainer et al., 2012] и часто развиваются совместно с другими диатомовыми водорослями, изучение флуоресцентных характеристик смесей *Pseudo-nitzschia* и других диатомей представляет особый интерес для дальнейшего их использования в экологическом мониторинге. Из-за разной скорости роста на 7-й день эксперимента микроводоросли в смеси *P. hasleana* : *T. pseudonana* находились в концентрациях 1 : 30. При таком соотношении воздействие флуоресценции культуры *P. hasleana* в смеси становится незначительным, поскольку основной вклад в сигнал флуоресценции вносит *T. pseudonana*. Так как флуоресцентные характеристики планируется использовать для экологического мониторинга, изучение смесей, в которых нельзя измерять флуоресцентный сигнал хлорофилла *a* *P. hasleana*, не имеет перспектив. Поэтому решено не измерять флуоресценцию хлорофилла *a* смесей при дальнейшем культивировании. В температурных кривых длины волны флуоресценции хлорофилла *a* исследованных смесей преобладали водоросли *T. pseudonana* (рис. 12). Форма НТКФ смесей сильно коррелирует с формой НТКФ микроводорослей *T. pseudonana*, что видно при сравнении НТКФ смеси и НТКФ, полученной как сумма НТКФ монокультур.

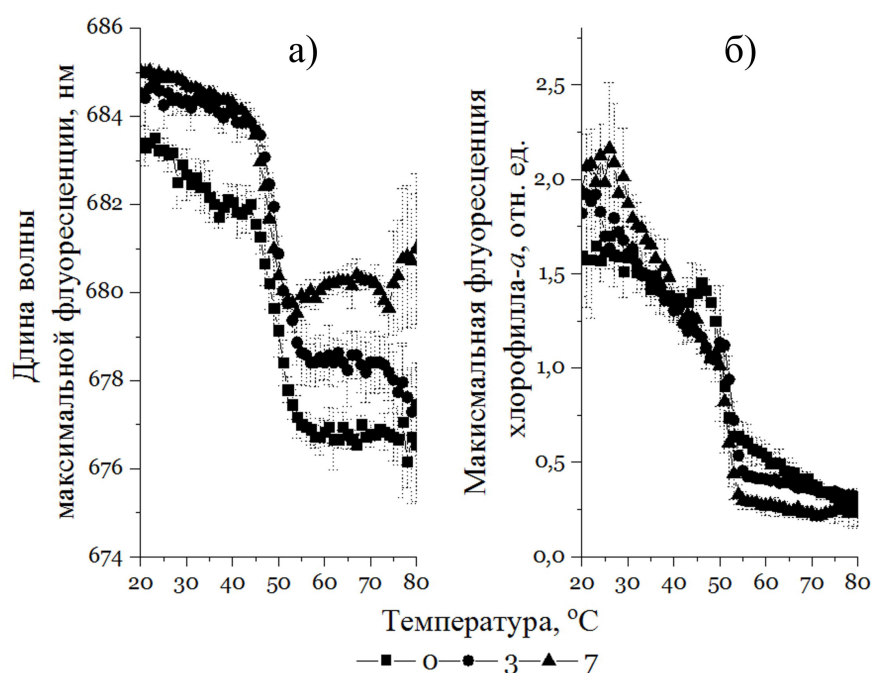


Рис. 12. Флуоресцентные характеристики смеси культур *Pseudo-nitzschia hasleana* и *Thalassiosira pseudonana*: а — температурные кривые длины волны флуоресценции хлорофилла *a* смеси; б — нормированные температурные кривые флуоресценции (НТКФ) смеси. Время эксперимента: 0 — начало; 3 — 3-й день; 7 — 7-й день

Fig. 12. Fluorescent characteristics of the mixed culture of *Pseudo-nitzschia hasleana* and *Thalassiosira pseudonana*: а, temperature curves of chlorophyll *a* fluorescence wavelength of the mixture; б, normalized fluorescence temperature curves of the mixture. The time of the experiment: 0, the beginning; 3, the 3rd day; 7, the 7th day

На рис. 13 представлены сравнения НТКФ смесей и суммированных монокультур. Суммирование НТКФ осуществляли исходя из пропорционального соотношения клеток в культуре смеси. При суммировании НТКФ для 0-х суток использовали НТКФ *T. pseudonana* начального этапа, а при суммировании НТКФ для 3-х и 7-х суток — НТКФ *T. pseudonana* экспоненциального этапа роста.

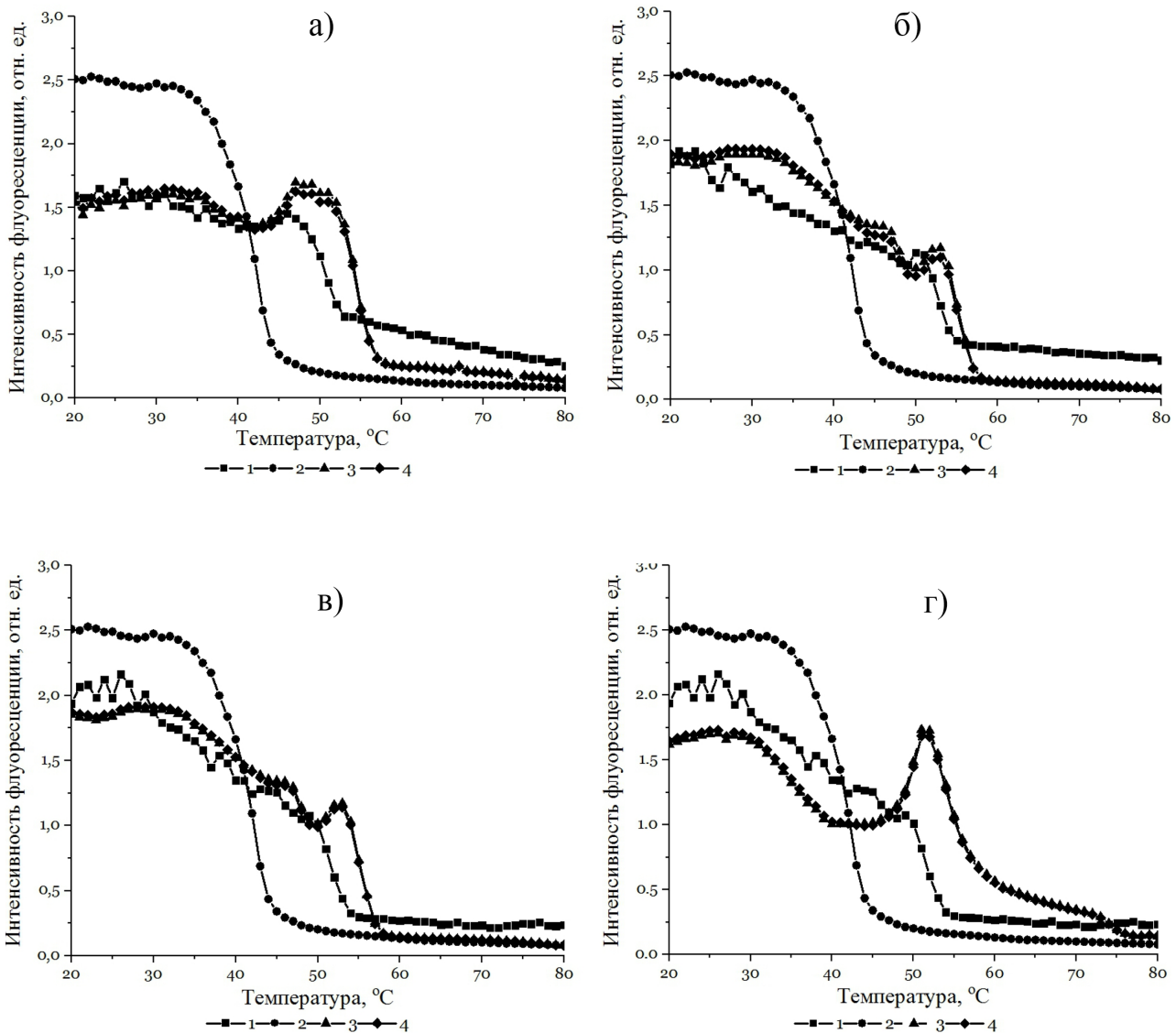


Рис. 13. Температурные кривые флуоресценции хлорофилла *a* смеси культур *Pseudo-nitzschia hasleana* и *Thalassiosira pseudonana* в сравнении с температурными кривыми флуоресценции соответствующих монокультур и их математической суммы: а — нормированные температурные кривые флуоресценции (НТКФ) *Thalassiosira pseudonana* на начальной стадии; б — НТКФ *Thalassiosira pseudonana* в начале стадии роста; в — НТКФ *Thalassiosira pseudonana* в конце стадии роста; г — НТКФ *Thalassiosira pseudonana* на стадии «стагнации»; 1 — измеренная характеристика смеси; 2 — характеристика монокультуры *Pseudo-nitzschia hasleana*; 3 — характеристика монокультуры *Thalassiosira pseudonana*; 4 — характеристика смеси монокультур

Fig. 13. Fluorescence temperature curves of the mixed culture of *Pseudo-nitzschia hasleana* and *Thalassiosira pseudonana* compared to fluorescence temperature curves of the corresponding monocultures and their mathematical sum: а, normalized fluorescence temperature curves (NFTC) of *Thalassiosira pseudonana* at the initial stage; б, *Thalassiosira pseudonana* NFTC at the beginning of the growth stage; в, *Thalassiosira pseudonana* NFTC at the end of the growth stage; г, *Thalassiosira pseudonana* NFTC in the “stagnation” stage; 1, measured characteristic of the mixture; 2, characteristics of *Pseudo-nitzschia hasleana* monoculture; 3, characteristics of *Thalassiosira pseudonana* monoculture; 4, characteristics of monoculture mixture

ОБСУЖДЕНИЕ

Конкуренция за лимитирующий ресурс (эксплуатационная конкуренция) является одним из биотических факторов, определяющих структуру фитопланктонного сообщества. При таких условиях организм с меньшим потреблением может быть успешнее других организмов в данном сообществе, становясь новым доминантом. Другая стратегия — интерференционная конкуренция: один организм ингибирует рост других организмов прямо или опосредованно через секрецию химических веществ, межклеточные взаимодействия и т. д. В эвтрофных акваториях на первый план выходит интерференционная конкуренция [Zhao et al., 2018]. Искусственные среды, на которых выращивают микроводоросли, богаты питательными веществами, на основании чего можно предположить, что при совместном культивировании *P. hasleana* и *T. pseudonana* имеет место в большей степени интерференционная конкуренция, чем конкуренция за ресурсы.

При совместном культивировании водорослей не обнаружено изменений размеров и морфологии клеток ни у одного из видов. В то же время при исследовании действия макрофитов *Pyropia haitanensis* (T. J. Chang & B. F. Zheng) N. Kikuchi & M. Miyata, 2011 на *Pseudo-nitzschia multiseriis* (Hasle) Hasle, 1995 и *Pseudo-nitzschia pungens* (Grunow ex Cleve) G. R. Hasle, 1993 отмечены искривление створок и конденсация хлоропласта [Patil et al., 2020]. Также в экспериментах на представителях динофитовых рода *Alexandrium* Halim, 1960 при совместном культивировании с другими микроводорослями, в том числе диатомеями, зафиксировано негативное воздействие динофлагеллят на численность и морфологию клеток целевых видов. Кроме того, под действием выделяемых динофлагеллятами метаболитов изменялось физиологическое состояние: происходили ингибирование работы фотосистемы II, повышение содержания активных форм кислорода в клетках, изменение липидного состава, повреждение мембран, иммобилизация и осаждение клеток [Long et al., 2018; Tan et al., 2019; Zheng et al., 2016].

В период, когда *P. hasleana* начинала более интенсивно расти, происходило подавление роста *T. pseudonana* с начальными концентрациями $1,6 \times 10^4$ и $3,2 \times 10^4$ кл.·мл⁻¹. Однако в это же время отмечена стимуляция роста *T. pseudonana* с наименьшей начальной концентрацией — $0,8 \times 10^4$ кл.·мл⁻¹. Ранее показано, что начальная концентрация клеток монокультуры в смеси влияет на отклик микроводорослей на метаболиты другого вида: при культивировании *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, 1873 на фильтраатах *Heterosigma akashiwo* (Y. Hada) Y. Hada ex Y. Hara & M. Chihara, 1987 рост *S. costatum* ингибировался при низкой концентрации клеток и не подвергался изменениям при высокой [Yamasaki et al., 2009]. Такое же явление наблюдали при культивировании *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin, 1898 с *Prorocentrum donghaiense* D. Lu, 2001 [Cai et al., 2014]. Считается, что мелкие виды водорослей подвержены большему воздействию аллелопатических веществ, чем крупные [Felpeto et al., 2019; Prasetya et al., 2016]. В то же время мелкие виды получают конкурентное преимущество за счёт быстрого роста [Mikheev et al., 2018]. В целом то, какой вид будет иметь преимущество — токсичный или чувствительный к токсину, определяется тем, какой вид начнёт доминировать в среде [Hulot, Huisman, 2004]. В эксперименте с *P. hasleana* и *T. pseudonana* оба вида в смешанных культурах оказывали друг на друга воздействие, в основном ингибирующее, за исключением *T. pseudonana* при самой низкой начальной концентрации клеток в среде. Можно предположить, что взаимодействия между водорослями зависят от их вида, и в настоящий момент сложно увидеть универсальную схему взаимодействия микроводорослей. На сегодняшний день наиболее изученными токсичными водорослями в плане воздействия на другие виды являются динофлагелляты рода *Alexandrium* [Long et al., 2018; Zheng et al., 2016].

В экспериментах по совместному культивированию *Pseudo-nitzschia multiseriis* и *Bacillaria* sp. показано, что у *Bacillaria* sp. численность снижалась на 50–70 % [Sobrinho et al., 2017]. Ингибирование роста *T. pseudonana* в смешанной культуре с *P. hasleana* зафиксировано на 3-и сутки опыта.

Численность клеток *Rhodomonas salina* (Wislouch) D. R. A. Hill & R. Wetherbee, 1989, *Chattonella marina* (Subrahmanyam) Hara & Chihara, 1982 и *Akashiwo sanguinea* (K. Hirasaka) Gert Hansen & Moestrup, 2000 как за счёт лизиса, так и за счёт ингибирования роста уменьшалась при совместном культивировании с *P. pungens*, в то время как у *Prorocentrum minimum* (Pavillard) J. Schiller, 1933 и *Phaeocystis globosa* Scherffel, 1899 численность клеток в смешанной культуре с *P. pungens* оставалась такой же, как в монокультуре [Xu et al., 2015].

Домоевая кислота не оказывает токсичного влияния на микроводоросли [Lundholm et al., 2005; Poulin et al., 2018]. В связи с этим можно предположить, что ингибирование роста *T. pseudonana* обусловлено выделением других веществ. Известно, что диатомовые водоросли производят большое количество полиненасыщенных альдегидов [Pichierri et al., 2017], которые запускают каскад реакций, вызывающих гибель клеток микроводорослей путём апоптоза [Janora et al., 2011].

Согласно теории парадокса планктона, огромное разнообразие планктонных видов в экосистеме с ограниченными ресурсами возможно только при балансе концентраций их клеток, а также доступности света и питательных веществ [Hutchinson, 1961]. В настоящее время аллелопатия считается основным, ключевым компонентом в конкуренции между микроводорослями [Ternon et al., 2018]. Можно предположить, что в природных сообществах взаимодействие видов рода *Thalassiosira* и *Pseudo-nitzschia* является одним из ограничителей их размножения при высоком содержании биогенных элементов. Ранее на примере *S. costatum* и *H. akashiwo* показано, что взаимодействие между этими видами — один из факторов формирования моноцветения [Yamasaki et al., 2007]. Увеличение численности одних видов в фитопланктонном сообществе может снижать прессинг «выедателей» на другие виды сообщества. Так, в Южно-Китайском море в случае роста численности *S. costatum* уменьшается прессинг зоопланктона на *P. pungens*, а это второй важный фактор (после температуры) для данного вида [Huang et al., 2009].

Заключение. *Pseudo-nitzschia hasleana* и *Thalassiosira pseudonana* оказывали друг на друга влияние в смешанной культуре. Воздействие *P. hasleana* на *T. pseudonana* зависело от начальной концентрации клеток *T. pseudonana*. В частности, при $0,8 \times 10^4$ кл.·мл⁻¹ происходила выраженная стимуляция её роста. При начальных концентрациях $1,6 \times 10^4$ и $3,2 \times 10^4$ кл.·мл⁻¹ отмечено ингибирование роста *T. pseudonana*; эффект возрастал с повышением её начальной концентрации. Между тем в смешанной культуре *T. pseudonana* находилась в стационарной фазе роста, тогда как в монокультуре популяция входила в фазу отмирания. *T. pseudonana* оказывала ингибирующее влияние на рост *P. hasleana*, и численность *P. hasleana* в смешанной культуре к концу опыта была ниже таковой в монокультуре в 16 раз. Эксперимент с совместным культивированием микроводорослей *P. hasleana* и *T. pseudonana* показал, что на флуоресценцию хлорофилла *a* смеси оказывает большее воздействие та микроводоросль, концентрация которой значительно выше. Видоизменение кривых отдельных культур в смесях не происходит.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФ № 21-74-30004.

Благодарность. Культуры микроводорослей *Pseudo-nitzschia hasleana* MBRU_PH18 и *Thalassiosira pseudonana* MBRU_TSP-02 (Bacillariophyta) предоставлены ресурсным центром «Морской биобанк» ННЦМБ ДВО РАН (<http://marbank.dvo.ru>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Balzano S., Percopo I., Siano R., Gourvil P., Chanoine M., Marie D., Vaulot D., Sarno D. Morphological and genetic diversity of Beaufort Sea diatoms with high contributions from the *Chaetoceros neogracilis* species complex. *Journal of Phycology*, 2017, vol. 53, iss. 1, pp. 161–187. <https://doi.org/10.1111/jpy.12489>
- Bates S. S., Bird C. J., de Freitas A. S. W., Foxall R., Gilgan M., Hanic L. A., Johnson G. R., McCulloch A. W., Odense P., Pocklington R.,

- Quilliam M. A., Sim P. G., Smith J. C., Subba Rao D. V., Todd E. C. D., Walter J. A., Wright J. L. C. Pennate diatom *Nitzschia pungens* as the primary source of domoic acid, a toxin in shellfish from eastern Prince Edward Island, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1989, vol. 46, no. 7, pp. 1203–1215. <https://doi.org/10.1139/f89-156>
3. Burkholder J. A. M., Glibert P. M., Skelton H. M. Mixotrophy, a major mode of nutrition for harmful algal species in eutrophic waters. *Harmful Algae*, 2008, vol. 8, iss. 1, pp. 77–93. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.08.010>
 4. Cai Z., Zhu H., Duan S. Allelopathic interactions between the red-tide causative dinoflagellate *Prorocentrum donghaiense* and the diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Oceanologia*, 2014, vol. 56, iss. 3, pp. 639–650. <https://doi.org/10.5697/oc.56-3.639>
 5. Cohen N. R., Ellis K. A., Lampe R. H., McNair H., Twining B. S., Maldonado M. T., Brzezinski M. A., Kuzminov F. I., Thamatrakoln K., Till C. P., Bruland K. W., Sunda W. G., Bargu S., Marchetti A. Diatom transcriptional and physiological responses to changes in iron bioavailability across ocean provinces. *Frontiers in Marine Science*, 2017, vol. 4, art. no. 360 (20 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00360>
 6. Guillard R. R. L., Ryther J. H. Studies of marine planktonic diatoms: I. *Cyclotella nana* Hustedt, and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. *Canadian Journal of Microbiology*, 1962, vol. 8, no. 2, pp. 229–239. <https://doi.org/10.1139/m62-029>
 7. Harris A. S. D., Medlin L. K., Lewis J., Jones K. J. *Thalassiosira* species (Bacillariophyceae) from a Scottish sea-loch. *European Journal of Phycology*, 1995, vol. 30, iss. 2, pp. 117–131. <https://doi.org/10.1080/09670269500650881>
 8. Hillebrand H., Dürselen C. D., Kirschtel D., Pollinger U., Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 1999, vol. 35, iss. 2, pp. 403–424. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x>
 9. Huang C., Lin X., Lin J., Du H., Dong Q. Population dynamics of *Pseudo-nitzschia pungens* in Zhelin Bay, China. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2009, vol. 89, iss. 4, pp. 663–668. <https://doi.org/10.1017/S0025315408002919>
 10. Hulot F., Huisman J. Allelopathic interactions between phytoplankton species: The roles of heterotrophic bacteria and mixing intensity. *Limnology and Oceanography*, 2004, vol. 49, iss. 4, pt 2, pp. 1424–1434. https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.4_part_2.1424
 11. Hutchinson G. E. The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 1961, vol. 95, no. 882, pp. 137–145. <https://doi.org/10.1086/282171>
 12. Felpeto A. B., Śliwińska-Wilczewska S., Klin M., Konarzewska Z., Vasconcelos V. Temperature-dependent impacts of allelopathy on growth, pigment, and lipid content between a subpolar strain of *Synechocystis* sp. CCBA MA-01 and coexisting microalgae. *Hydrobiologia*, 2019, vol. 835, iss. 1, pp. 117–128. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-3933-8>
 13. Ianora A., Bentley M. G., Caldwell G. S., Cossotti R., Cembella A. D., Engström-Öst J., Halsband C., Sonnenschein E., Legrand C., Llewellyn C. A., Paldavičienė A., Pilkaityte R., Pohnert G., Razinkovas A., Romano G., Tillmann U., Vaiciute D. The relevance of marine chemical ecology to plankton and ecosystem function: An emerging field. *Marine Drugs*, 2011, vol. 9, iss. 9, pp. 1625–1648. <https://doi.org/10.3390/md9091625>
 14. Lelong A., Hégaret H., Soudant P., Bates S. S. *Pseudo-nitzschia* (Bacillariophyceae) species, domoic acid and amnesic shellfish poisoning: Revisiting previous paradigms. *Phycologia*, 2012, vol. 51, iss. 2, pp. 168–216. <https://doi.org/10.2216/11-37.1>
 15. Lima-Mendez G., Faust K., Henry N., Decelle J., Colin S., Carcillo F., Chaffron S., Ignacio-Espinosa J. C., Roux S., Vincent F., Bittner L., Darzi Y., Wang J., Audic S., Berline L., Bontempi G., Cabello A. M., Coppola L., Cornejo-Castillo F. M., D'Ovidio F., de Meester L., Ferrera I., Garet-Delmas M.-J., Guidi L., Lara E., Pesant S., Royo-Llonch M., Alazar G., Sánchez P., Sebastian M., Souffreau C., Dimier C., Picheral M., Searson S., Kandels-Lewis S., Tara Oceans Coordinators, Gorsky G., Not F., Ogata H., Speich S., Stemmann L., Weisenbach J., Wincker P., Acinas S. G., Sunagawa S., Bork P., Sullivan M. B., Karsenti E., Bowler C., de Vargas C., Raes J. Determinants of community structure in the global plankton interactome. *Science*, 2015, vol. 348, no. 6237, art. no. 1262073 (10 p.). <https://doi.org/10.1126/science.1262073>

16. Long M., Tallec K., Soudant P., Le Grand F., Donval A., Lambert C., Sarthou G., Jolley D. F., Hégaret H. Allelochemicals from *Alexandrium minutum* induce rapid inhibition of metabolism and modify the membranes from *Chaetoceros muelleri*. *Algal Research*, 2018, vol. 35, pp. 508–518. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2018.09.023>
17. Louw D. C., Doucette G. J., Voges E. Annual patterns, distribution and long-term trends of *Pseudo-nitzschia* species in the northern Benguela upwelling system. *Journal of Plankton Research*, 2017, vol. 39, iss. 1, pp. 35–47. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbw079>
18. Lundholm N., Hansen P. J., Kotaki Y. Lack of allelopathic effects of the domoic acid-producing marine diatom *Pseudo-nitzschia multiseriata*. *Marine Ecology Progress Series*, 2005, vol. 288, pp. 21–33. <https://doi.org/10.3354/meps288021>
19. Mardones J. I. Screening of Chilean fish-killing microalgae using a gill cell-based assay. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 2020, vol. 48, iss. 2, pp. 329–335. <https://dx.doi.org/10.3856/vol48-issue2-fulltext-2400>
20. Mikheev M. A., Ipatova V. I., Spirkina N. E. Biotic interactions between two species of microalgae in mixed culture. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 2018, vol. 73, iss. 2, pp. 63–68. <https://doi.org/10.3103/S0096392518020062>
21. Orlova T. Yu., Stonik I. V., Shevchenko O. G. Flora of planktonic microalgae of Amursky Bay, Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology*, 2009, vol. 35, iss. 1, pp. 60–78. <https://doi.org/10.1134/S106307400901009X>
22. Patil V., Abate R., Wu W., Zhang J., Lin H., Chen C., Liang J., Sun L., Li X., Li Y., Gao Y. Allelopathic inhibitory effect of the macroalga *Pyropia haitanensis* (Rhodophyta) on harmful bloom-forming *Pseudo-nitzschia* species. *Marine Pollution Bulletin*, 2020, vol. 161, pt A, art. no. 111752 (12 p.). <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111752>
23. Phatarpekar P. V., Sreepada R. A., Pednekar C., Achuthankutty C. T. A comparative study on growth performance and biochemical composition of mixed culture of *Isochrysis galbana* and *Chaetoceros calcitrans* with monocultures. *Aquaculture*, 2000, vol. 181, iss. 1–2, pp. 141–155. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00227-6](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00227-6)
24. Pichierrì S., Accoroni S., Pezolesi L., Guerriini F., Romagnoli T., Pistocchi R., Totti C. Allelopathic effects of diatom filtrates on the toxic benthic dinoflagellate *Ostreopsis cf. ovata*. *Marine Environmental Research*, 2017, vol. 131, pp. 116–122. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.09.016>
25. Popik A., Gamayunov E., Voznesenskiy S., Markina Zh., Orlova T. The study of fluorescence features of microalgae from the genus *Pseudo-nitzschia* and the possibility of their detection in water. *Algal Research*, 2022, vol. 64, art. no. 102662 (10 p.). <https://doi.org/10.1016/j.algal.2022.102662>
26. Poulin R. X., Poulson-Ellestad K. L., Roy J. S., Kubanek J. Variable allelopathy among phytoplankton reflected in red tide metabolome. *Harmful Algae*, 2018, vol. 71, pp. 50–56. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2017.12.002>
27. Prasetya F. S., Safitri I., Widowati I., Cognie B., Decottignies P., Gastineau R., Morançais M., Windarto E., Tremblay R., Mouget J. L. Does allelopathy affect co-culturing *Haslea ostrearia* with other microalgae relevant to aquaculture? *Journal of Applied Phycology*, 2016, vol. 28, iss. 4, pp. 2241–2254. <https://doi.org/10.1007/s10811-015-0779-y>
28. Sobrinho B. F., De Camargo L. M., Sandrini-Neto L., Kleemann C. R., da Costa Machado E., Mafra L. L. Growth, toxin production and allelopathic effects of *Pseudo-nitzschia multiseriata* under iron-enriched conditions. *Marine Drugs*, 2017, vol. 15, iss. 10, art. no. 331 (16 p.). <https://doi.org/10.3390/md15100331>
29. Tan K., Huang Z., Ji R., Qiu Y., Wang Z., Liu J. A review of allelopathy on microalgae. *Microbiology*, 2019, vol. 165, iss. 6, pp. 587–592. <https://doi.org/10.1099/mic.0.000776>
30. Ternon E., Pavaux A. S., Marro S., Thomas O. P., Lemée R. Allelopathic interactions between the benthic toxic dinoflagellate *Ostreopsis cf. ovata* and a co-occurring diatom. *Harmful Algae*, 2018, vol. 75, pp. 35–44. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.04.003>
31. Trainer V. L., Bates S. S., Lundholm N., Thessen A. E., Cochlan W. P., Adams N. G., Trick C. G. *Pseudo-nitzschia* physiological ecology, phylogeny, toxicity, monitoring and impacts on ecosystem health. *Harmful Algae*, 2012, vol. 14, pp. 271–300. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.10.025>
32. Voznesenskiy S. S., Gamayunov E. L., Popik A. Y.,

- Markina Zh. V., Orlova T. Yu. Temperature dependence of the parameters of laser-induced fluorescence and species composition of phytoplankton: The theory and the experiments. *Algal Research*, 2019, vol. 44, art. no. 101719 (11 p.). <https://doi.org/10.1016/j.algal.2019.101719>
33. Yamasaki Y., Shikata T., Nukata A., Ichiki S., Nagasoe S., Matsubara T., Shimasaki Y., Nakao M., Yamaguchi K., Oshima Y., Oda T., Ito T., Jenkinson I. R., Asakawa M., Honjo T. Extracellular polysaccharide-protein complexes of a harmful alga mediate the allelopathic control it exerts within the phytoplankton community. *The ISME Journal*, 2009, vol. 3, iss. 7, pp. 808–817. <https://doi.org/10.1038/ismej.2009.24>
 34. Yamasaki Y., Nagasoe S., Matsubara T., Shikata T., Shimasaki Y., Oshima Y., Honjo T. Allelopathic interactions between the bacillariophyte *Skeletonema costatum* and the raphidophyte *Heterosigma akashiwo*. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, vol. 339, pp. 83–92. <https://doi.org/10.3354/meps339083>
 35. Yasakova O. N. The seasonal dynamics of potentially toxic and harmful phytoplankton species in Novorossiysk Bay (Black Sea). *Russian Journal of Marine Biology*, 2013, vol. 39, iss. 2, pp. 107–115. <https://doi.org/10.1134/S1063074013020090>
 36. Xu N., Tang Y. Z., Qin J., Duan S., Gobler C. J. Ability of the marine diatoms *Pseudo-nitzschia multiseriata* and *P. pungens* to inhibit the growth of co-occurring phytoplankton via allelopathy. *Aquatic Microbial Ecology*, 2015, vol. 74, no. 1, pp. 29–41. <https://doi.org/10.3354/ame01724>
 37. Zhao M., Chen X., Ma N., Zhang Q., Qu D., Li M. Overvalued allelopathy and overlooked effects of humic acid-like substances on *Microcystis aeruginosa* and *Scenedesmus obliquus* competition. *Harmful Algae*, 2018, vol. 78, pp. 18–26. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.07.003>
 38. Zheng J.-W., Li D.-W., Lu Y., Chen J., Liang J.-J., Zhang L., Yang W.-D., Liu J.-S., Lu S.-H., Li H.-Y. Molecular exploration of algal interaction between the diatom *Phaeodactylum tricoratum* and the dinoflagellate *Alexandrium tamarense*. *Algal Research*, 2016, vol. 17, pp. 132–141. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2016.04.019>

**INTERACTIONS OF THE DIATOM ALGAE
PSEUDO-NITZSCHIA HASLEANA AND THALASSIOSIRA PSEUDONANA
IN THE MIXED CULTURE**

Zh. V. Markina¹ and A. Yu. Popik²

¹A. V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation

²Institute of Automation and Control Processes, FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation

E-mail: zhannav@mail.ru

Representatives of the genus *Pseudo-nitzschia* (Bacillariophyta) cause blooms in different areas of the World Ocean. Therefore, it is necessary to know their ecological features, including the way those interact with other species of unicellular algae. Moreover, for rapid identification of these algae in the environment, a certain technique is needed. Thus, we assessed the dynamics of cell abundance for *Pseudo-nitzschia hasleana* and *Thalassiosira pseudonana* in mono- and mixed cultures by their direct counting in a Nageotte chamber. Temperature curves of chlorophyll *a* fluorescence obtained by laser-induced fluorescence in a temperature chamber were also analyzed. The experiments lasted for 14 days. As shown, *P. hasleana* had different effect on *T. pseudonana* depending on initial abundance of *T. pseudonana*. At initial concentration of 0.8×10^4 cells·mL⁻¹, a pronounced stimulation of the growth of this diatom occurred. At initial concentrations of 1.6×10^4 and 3.2×10^4 cells·mL⁻¹, *T. pseudonana* growth was inhibited. In the mixed culture, *T. pseudonana* remained at the stationary growth phase, while in a monoculture, the population entered the dying phase by the 14th day of the experiment. *T. pseudonana* had an inhibitory effect on *P. hasleana* growth. The experiment with *P. hasleana* and *T. pseudonana* co-cultivation showed as follows: chlorophyll *a* fluorescence of the mixture is more affected by the microalga with much higher concentration. The fluorescent signal of two separately cultivated monocultures can potentially be used to search for these cultures in a mixture.

Keywords: *Pseudo-nitzschia hasleana*, *Thalassiosira pseudonana*, allelopathy, chlorophyll *a* fluorescence, microalgae identification

UDC 582.263-152.6(292.471:285.2)

**CLADOPHORA (CHLOROPHYTA) AS AN ECOLOGICAL ENGINEER
IN HYPERSALINE LAKE CHERSONESSKOYE:
DISTRIBUTION OF DIATOM ALGAE
IN THE STRUCTURED SPACE OF PLANT MATS**

© 2023 A. V. Prazukin, R. I. Lee, D. S. Balycheva, Yu. K. Firsov, and V. V. Kholodov

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

Received by the Editor 05.05.2021; after reviewing 09.09.2021;
accepted for publication 04.08.2023; published online 21.09.2023.

The genus *Cladophora* is one of the largest genera of green algae, representatives of which are found in all water bodies throughout the world. *Cladophora* creates habitats for different groups of organisms, including epiphytic unicellular algae. The aim of the article is to examine the vertical distribution of diatoms in the structured space of *Cladophora* mats and in benthic sediments of a hypersaline lake in Crimea. In the vertical structure of the *Cladophora* mat, the floating and benthic mats were distinguished, each having a characteristic structure. The total of 20 diatom species of 12 genera were observed throughout this study. The total abundance of diatoms and their biomass on *Cladophora* (per unit of dry biomass) and in benthic sediments (per unit of dry mass) varied over a wide range. On *Cladophora*, the abundance varied from 1.85×10^6 to 69.52×10^6 cells·g⁻¹, and the biomass, from 7.77 to 157.43 mg·g⁻¹. In the bottom sediment, the abundance varied from 6.05×10^6 to 16.87×10^6 cells·g⁻¹, and the biomass, from 7.76 to 36.39 mg·g⁻¹. The share of the diatom biomass in the wet mass of the entire *Cladophora* mat averaged 1.06%.

Keywords: diatoms, epibionts, filamentous green algae, floating mats, hypersaline lake

The genus *Cladophora* Kützing, 1843 is one of the largest genera of green algae, representatives of which are found in all water bodies worldwide: freshwater, marine, and hypersaline ones [Dodds, Gudder, 1992; Higgins et al., 2008; Prazukin et al., 2020; Zulkify et al., 2013]. Due to morphological features of *Cladophora* thallus and the ability of these algae to form extensive benthic and floating mats [Bootsma et al., 2004; Higgins et al., 2008; Gubelit, Berezina, 2010; Messyasz et al., 2015; Prazukin et al., 2008, 2018, 2019], *Cladophora* can be characterized as an ecological engineer [Zulkify et al., 2012, 2013]. This organism creates, changes, and maintains the habitat [Jones et al., 1994]. *Cladophora* creates habitats for various groups of organisms, *inter alia* epiphytic unicellular algae. On its surface, communities of unicellular algae are formed, with a great variety of taxonomic groups [Hardwick et al., 1992; Malkin et al., 2009; Mpawenayo, Mathooko, 2005; Zulkify et al., 2012, 2013]; those create high density and biomass of cells [Bergey et al., 1995; Malkin et al., 2009; Marks, Power, 2001; Stevenson, Stoermer, 1982; Young et al., 2010].

In Crimea, there are many saline lakes [Anufrieva, 2018; Shadrin et al., 2017] where floating and benthic *Cladophora* mats are formed constantly or with a certain periodicity, covering large parts of lake water areas [Ivanova et al., 1994; Prazukin et al., 2008, 2018, 2019].

Unicellular algae of Crimean saline lakes and, in particular, epiphytic unicellular algae on *Cladophora* remain poorly studied [Nevrova, Petrov, 2008; Senicheva et al., 2008]. There is the question: how are microepiphytes distributed along the vertical component of *Cladophora* mats? To answer, we chose a small hypersaline lake, Lake Chersonesskoye, where a biogeochemical cycle of substances with *Cladophora* participation occurs annually. We hypothesized that *Cladophora* mats are ecological engineers in Lake Chersonesskoye during the spring–autumn period. To test this hypothesis, we considered the vertical distribution of diatom algae in the structured space of *Cladophora* mats formed in different parts of the lake shoreline.

MATERIAL AND METHODS

Study area. For 20 years (2000–2020), investigations were carried out on Lake Chersonesskoye (44°35′09″N, 33°23′39″E), located at Cape Khersones, Crimean Peninsula [Gubanov, Bobko, 2012; Mukhanov et al., 2004; Pavlovskaya et al., 2009; Prazukin, 2015; Prazukin et al., 2008, 2018, 2019, 2021a, b; Senicheva et al., 2008; Shadrin et al., 2008, 2017]. The above-mentioned works portrayed a detailed description of the water body and its inhabitants, which allows us to restrict ourselves to a brief representation. It is a small lake with a surface area of 0.05 km², a catchment area of 0.92 km², an average depth of 0.38 m, and a maximum depth of 1.5 m. The lake is separated from the sea by a narrow boulder–pebble isthmus; it is fed mainly due to the filtration of seawater and its inflow during severe storms (Fig. 1A–C). In some years, the maximum values of water temperature (+43 °C) were registered in July and August in the lake upper layer; the minimum temperatures were down to –0.5 and –0.7 °C (December 2004). The maximum salinity value for the observation period was 340 g·L⁻¹ (August 2009), and the minimum was 27 g·L⁻¹ (May 2018). Throughout the entire study period, 61 algal species were found in the lake phytoplankton [Senicheva et al., 2008]. Macrophytes were represented by 6 species, 5 of them belonging to green filamentous algae of the phylum Chlorophyta (*Cladophora vadorum* (Areschoug) Kützing, 1849; *C. siwachensis* C. J. Meyer, 1922; *C. echinus* (Biasoletto) Kützing, 1849; *Ulothrix implexa* (Kützing) Kützing, 1849; and *Rhizoclonium tortuosum* (Dillwyn) Kützing, 1845) and 1 belonging to the seagrass phylum Angiospermae (*Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande, 1918) [Prazukin et al., 2008]. Macrophytic vegetation of the lake is characterized by seasonal dynamics of biomass [Prazukin et al., 2008]. In winter months, macrophytic vegetation can be preserved in small, narrow, and intermittent strands of filamentous algae along the entire lake shoreline and in small thickets of *R. cirrhosa* in the southwestern part of the lake. However, three times during the observation period (2000–2020), a complete absence of *Cladophora* in the lake was recorded in winter. In mid-March, *Cladophora* mats begin their formation along the shoreline; by mid-August, those can occupy up to 60–90% of the lake area. In autumn months, floating mats are destroyed; they lose their ability to stay afloat and sink to the lake bottom; and active destruction processes occur.

Our previous studies showed that *Cladophora* mats have a well-defined vertical structure, which changes during the vegetative cycle [Prazukin et al., 2008, 2018]. In late summer and autumn, a great variety of mat conditions is observed in different parts of the lake. Moreover, in a small lake area, one can find mats with clear signs of destruction and mats that retain their juvenile and mature structure.

In May and June 2017, practically every day, daytime air temperature in the lake area exceeded +20 °C; early to mid-July, the values varied from +26 to +35 °C. There was no precipitation during these months. *Cladophora* mats were formed only in the shore area of the lake. Apparently, due to high temperatures, those began to deteriorate in late July, and a wide range of their states was observed.

We selected two sites: at the southeastern (*D*) and northeastern (*E*) shores of the lake (Fig. 1). At each site, two visually different biotopes were identified (*D1*, *D2* and *E3*, *E4*) (Fig. 2). There were no obvious signs of mat destruction at *D1*, and the same could be said about the mat at *E3*, while the mats at *D2* and *E4* were aging.

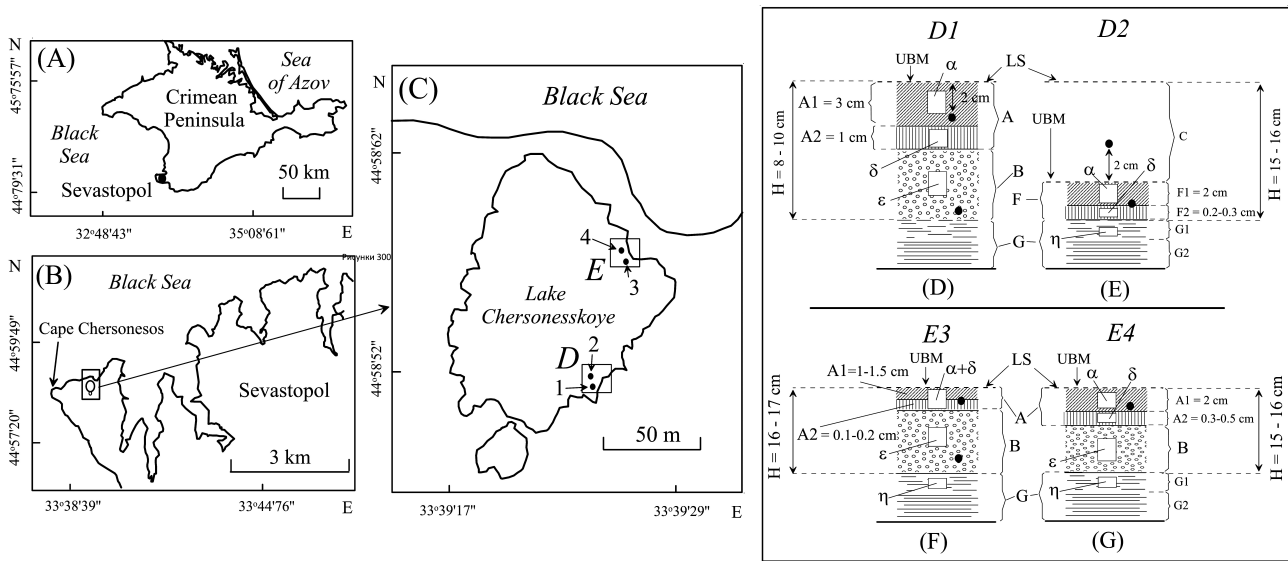


Fig. 1. Lake Chersonesskoye on Crimean Peninsula in various scales (A–C) with the layout of sampling stations (C) and algal mat layers (D–G); sampling stations near the southeastern (D1, D2) and northeastern (E3, E4) shores of the lake. On D–G: the upper (A1) and lower (A2) layers of the floating mat (A); the algal layer under the floating mat (B); the upper (F1) and lower (F2) layers of the benthic mat (F); the “liquid” (G1) and “solid” (G2) layers of the bottom sediments (G); H, depth; UBM, the upper boundary of the *Cladophora* mat; LS, the upper boundary of the lake; C, the water layer between the bottom mat and the upper boundary of the lake; α , δ , ϵ , η , sampling points within the boundaries of the mat and in the bottom sediments. Spots of water temperature measurements within the boundaries of the mat and beyond it are marked with black dots

Рис. 1. Озеро Херсонесское на Крымском полуострове в разных масштабах (А–С) со схемой расположения станций отбора проб (С) и слоёв водорослевого мата (D–G); станции отбора проб у восточного (D1, D2) и северного (E3, E4) берегов озера. На D–G: верхний (A1) и нижний (A2) слои плавучего мата (A); слой водорослей под плавучим матом (B); верхний (F1) и нижний (F2) слои донного мата (F); «жидкий» (G1) и «твёрдый» (G2) слои донных отложений (G); H — глубина; UBM — верхняя граница мата *Cladophora*; LS — верхняя граница озера; C — слой воды между донным матом и верхней границей озера; α , δ , ϵ , η — места отбора проб в границах мата и в донных отложениях. Чёрными точками обозначены места измерения температуры воды в границах мата и за его пределами

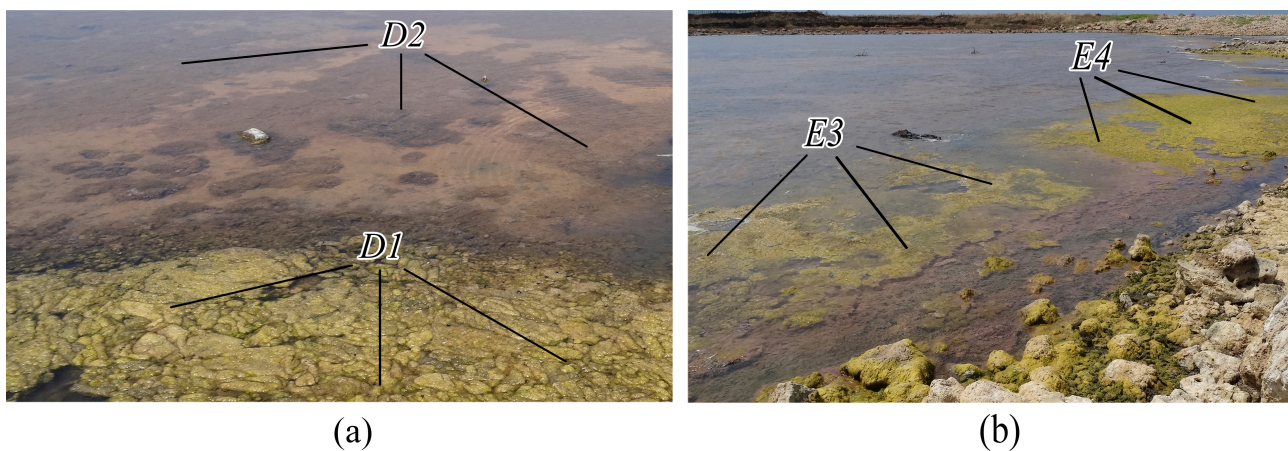


Fig. 2. Stations (D1, D2, E3, E4) and sampling points at the southeastern (a) and northeastern (b) shores of the lake. The sampling points are marked by lines

Рис. 2. Станции (D1, D2, E3, E4) и места отбора проб у восточного (a) и западного (b) берегов озера. Места отбора проб указаны линиями

Sampling and sample processing. On 26 July, 2017, 30 samples of the *Cladophora* mat and 9 samples of benthic sediments were taken from the southeastern (sta. *D1* and *D2*) and northeastern (sta. *E3* and *E4*) shores of the lake (Figs 1C, 2) to analyze the species structure and biomass of diatoms. From each horizontal mat layer (α , δ , ϵ , see Fig 1D–G), 0.5–1 g (wet mass) of *Cladophora* were sampled with tweezers. Each algae sample was placed in a 10-mL glass container.

Benthic sediments were sampled in triplicate from the upper 1-cm layer using a cylindrical plastic sampler with a working section area of 7.1 cm². Soil was placed in a glass container and mixed with 3 mL of 40% formalin solution.

At all the stations, algae were sampled in triplicate to assess the vertical structure of *Cladophora* mats. A cylindrical sampler with a cross-sectional area $S_0 = 0.0452$ m² was used: this allowed algae sampling in layers throughout the entire water column, as described earlier [Kühl, Jørgensen, 1992]. When sampling, algae of each horizontal layer of the *Cladophora* mat were placed in separate plastic bags.

At sta. *D1*, *E3*, and *E4*, water temperature and salinity were measured directly in the floating mat (in the middle of the layer) and in the algal layer underneath (near the bottom) using a mercury thermometer with an accuracy of 0.1 °C and a Kelilong WZ212 refractometer; at sta. *D2*, measurements were carried out at a 2-cm distance above the benthic mat and in it. At sta. *D1* and *D2*, water temperature within the mat and beyond it was measured at short time intervals for 6.5 h, from 10:00 a.m. to 04:40 p.m.

Sample processing in the laboratory. Samples of the *Cladophora* mat taken to assess its vertical structure were washed in freshwater, dried on filter paper, and weighed on a WT-250 electronic balance (Techniprot, Poland) (sample wet mass, W_{wet}). To determine dry mass (W_{dry}), the samples were dried at a temperature of +105 °C to constant weight and weighed on the same balance.

Fragments of *Cladophora* thalli sampled from different horizons of the mat to determine microphytocolony were quickly delivered to the laboratory. There, the state of their fouling was assessed under a microscope, and diameters of *Cladophora* thalli were measured. Then, samples were fixed by adding 1.5 mL of 40% formalin solution and maintained for 1–3 weeks. After that, *Cladophora* thalli were placed in a Petri dish, and epiphytic algae were carefully removed with tweezers and a scalpel or a plastic spatula. Then, *Cladophora* was washed and squeezed into the dish. The process was monitored under a microscope; the washing of microalgae was continued until they were completely absent on a randomly taken fragment of macrophyte thalli (Fig. 3).

To determine the species composition of diatom algae, their shells were cleaned from organic matter by the “cold” method, and permanent preparations were made according to the technique described in [Diatoms of the USSR, 1992]. Species were identified in accordance with literature sources, including species guides [Diatomovyi analiz. Kniga 2, 1949; Diatomovyi analiz. Kniga 3, 1950; Guslyakov et al., 1992; Lange-Bertalot, 2001; Proshkina-Lavrenko, 1963; Witkowski et al., 2000] and numerous publications. Nomenclature names of microalgal taxa are given according to the Internet database <https://www.algaebase.org/> [2020]. Microphotography and identification of diatoms were carried out under an Olympus BX53F light microscope using a $\times 100$ immersion objective (Olympus immersion oil, $n = 1.518$), with a Jenoptik ProgRes Gryphax Arktur camera and Gryphax Arktur software. Moreover, to analyze fine structures of diatom shells, those were photographed under a Hitachi SU3500 scanning electron microscope (magnification factor 5–300,000; resolution up to 3 nm; and depth of field 0.5 mm).

The sample volume (V_{sus}), obtained as a result of the above manipulations, was measured with an accuracy of 0.1 mL; from it, a quota ($V_{\text{qu}} = 0.02$ mL) was taken to determine the quantitative characteristics of diatom algae. Removed *Cladophora* thalli of each sample were washed in freshwater, dried on filter paper, and weighed on a microanalytical balance with an accuracy of 10^{-4} g. Then, these samples were dried at +105 °C to constant weight (W_{C1}) and weighed on the same balance.

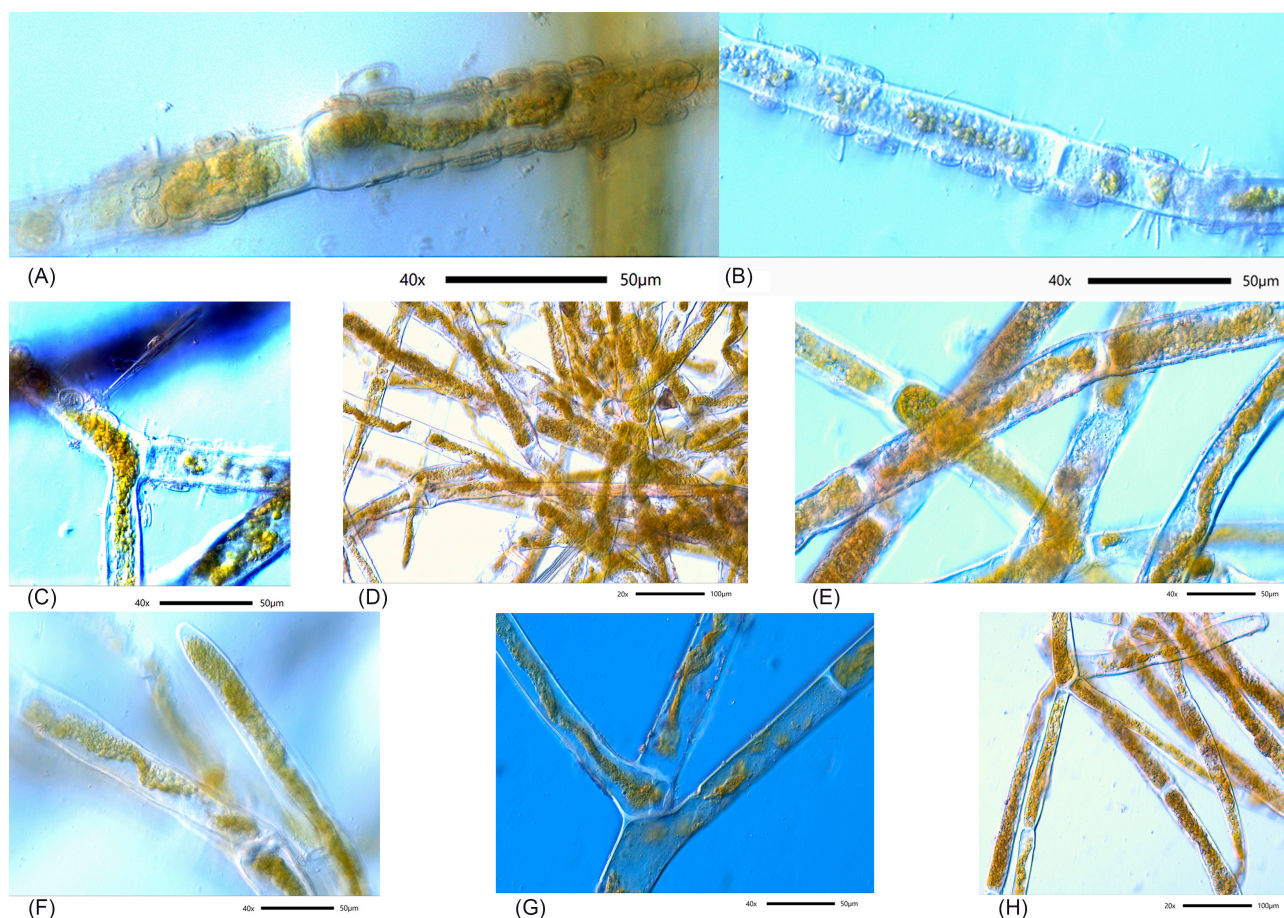


Fig. 3. Fragments of *Cladophora* thalli as seen under a light microscope (Olympus BX53F): A–C, before cleaning, overgrown with diatoms; D–H, after cleaning (processing)

Рис. 3. Фрагменты талломов *Cladophora* под световым микроскопом (Olympus BX53F): А–С — до очистки, обросшие диатомовыми водорослями; D–H — после очистки (обработки)

In case when *Cladophora* thalli were subject to significant destruction, a sample was vigorously shaken. The contents were homogenized and diluted with water to required suspension density (sample volume, V_{sus}); from it, a quota ($V_{\text{qu}} = 0.02$ mL) was taken with a dispenser to determine the quantitative characteristics of diatoms.

To analyze the species structure of diatom algae in benthic sediments, a soil sample was diluted with water to obtain an arbitrary volume (V_{sus} was measured with an accuracy of 0.1 mL) and thoroughly mixed; from this suspension, a 0.02-mL quota (V_{qu}) was taken with a dispenser for subsequent measurements of diatom characteristics under a microscope. The remaining soil suspension was centrifuged for 3 min at 500 rpm. The precipitate was placed on a metal foil, dried at a temperature of $+105$ °C to constant weight (W_{sed}), and weighed on a microanalytical balance. The above operation was also carried out when working with suspension obtained from destroyed *Cladophora* thalli.

Diatom cells were counted under a LOMO Mikmed-2 light microscope (magnification from $\times 40$ to $\times 1,500$) on special lined counting glasses; on their surface, a few drops of suspension from a thoroughly mixed test sample were applied with a 0.02-mL dispensing pipette. To calculate the cell mass of diatoms, we used the true volume method (formulas for the geometric similarity of cells) proposed by I. Kiselev [1956]. The calculation of biomass and abundance was carried out according to standard techniques [Vodorosli, 1989].

Calculation of indicators and statistical processing of data. Based on the data obtained, certain indicators were calculated.

A. The volumetric concentration of *Cladophora* biomass at different sampling points was calculated using the equation:

$$C_W = W_{dry}/V_{mat} , \quad (1)$$

where C_W is the amount of dry mass of algae *per unit volume* of the mat, $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$ (dry weight);

W_{dry} is dry weight of the *Cladophora* mat sample, kg;

V_{mat} is the mat volume, m^3 .

The value of V_{mat} was calculated by the formula:

$$V_{mat} = S_0 \cdot h , \quad (2)$$

where V_{mat} is the volume of a floating or bottom mat, m^3 ;

S_0 is the cross-sectional area of a cylindrical sampler equal to 0.0452 m^2 ;

h is the thickness of a floating or bottom mat, m.

B. Dry and wet mass of the *Cladophora* mat algae *per unit* of the lake area at the sampling point were calculated applying the following formulas:

$$m_{dry} = W_{dry}/S_0 , \quad (3)$$

$$m_{wet} = W_{wet}/S_0 , \quad (4)$$

where m_{dry} is dry mass of the *Cladophora* mat algae *per unit* of the lake area at the sampling point, $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ (dry mass);

m_{wet} is wet mass of the *Cladophora* mat algae *per unit* of the lake area at the sampling point, $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ (wet mass);

W_{dry} is dry weight of the mat sample, g;

W_{wet} is wet weight of the mat sample, g;

S_0 is the surface area of the lake from which the sample was taken, m^2 .

C. The abundance of the i species of diatom algae *per unit* of dry *Cladophora* mass or dry mass of benthic sediment was calculated by the formulas as follows:

$$N_i = (N_{i(qu)}/V_{qu}) \cdot (V_{sus}/W_{Cl}) , \quad (5)$$

$$N_i = (N_{i(qu)}/V_{qu}) \cdot (V_{sus}/W_{sed}) , \quad (6)$$

where N_i is the abundance of the i species of diatoms *per unit* of dry mass of benthic sediment, $\text{cells}\cdot\text{g}^{-1}$ (dry mass);

$N_{i(qu)}$ is the abundance of the i species of diatom algae in the volume of a sample quota ($V_{qu} = 0.02 \text{ mL}$), cells;

V_{sus} is the sample volume, mL;

W_{Cl} is dry mass of *Cladophora* in the sample, g;

W_{sed} is dry mass of benthic sediment in the sample, g.

D. The amount of biomass of the i species of diatoms *per unit* of dry *Cladophora* mass or dry mass of benthic sediment was calculated according to the formula:

$$W_i = N_i \cdot B_{mid} , \quad (7)$$

where W_i is the amount of biomass of the i diatom species *per unit* of dry *Cladophora* mass, $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (dry mass);

B_{mid} is mean cell mass of each diatom species, mg.

The individual cell mass for the i species (B_{mid}) was calculated as follows:

$$B_{mid} = v_i \cdot \rho, \quad (8)$$

where v_i is the mean cell volume of the i diatom species, μm^{-3} (it was calculated using the formulas for the geometric similarity of cells);

ρ is the specific weight of a diatom cell ($\rho = 1.2 \times 10^{-9} \text{ mg} \cdot \mu\text{m}^{-3}$ [Oxiyuk, Yurchenko, 1971]).

E. The total abundance of diatom cells in the *Cladophora* mat per unit of the lake area at the sampling point was calculated using the formula (the number of algal species in samples varied from 3 to 13):

$$N_D/S_0 = \sum_{n=3}^{13} (m_{dry} \cdot N_i)_n, \quad (9)$$

where N_D/S_0 is the total abundance of diatom cells in the *Cladophora* mat per unit of the lake area at the sampling point, $\text{cells} \cdot \text{m}^{-2}$;

m_{dry} is dry mass of the *Cladophora* mat algae per unit of the lake area at the sampling point, $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ (dry mass);

N_i is the abundance of the i diatom species per unit of *Cladophora* dry mass, $\text{cells} \cdot \text{g}^{-1}$ (dry mass);

n is the number of algal species in samples.

F. The total biomass of diatom algae in the *Cladophora* mat per unit of the lake area at the sampling point was calculated applying the formula:

$$W_D/S_0 = \sum_{n=3}^{13} (m_{dry} \cdot W_i)_n, \quad (10)$$

where W_D/S_0 is the total biomass of diatom cells in the *Cladophora* mat per unit of the lake area at the sampling point, $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$;

W_i is the amount of the i diatom species per unit of dry *Cladophora* mass, $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (dry mass);

n is the number of algal species in samples.

G. The calculation of mean values, their standard deviations (SD), correlation coefficients (R), and variability (CV), as well as the parameters of the regression equations, was carried out in MS Excel 2007. To compare the species composition of the communities of unicellular algae, the indices of similarity of Jaccard and Czekanowski–Sørensen–Dice were used [Semkin, 2009]:

$$K_J = c/(a + b - c), \quad (11)$$

$$K_{CSD} = 2c/(a + b), \quad (12)$$

where K_J and K_{CSD} are the indices of similarity of Jaccard and Czekanowski–Sørensen–Dice, respectively;

c is the number of species common for both sites or time periods;

a is the number of species found in the first case;

b is the number of species found in the second case.

The threshold values for making a conclusion about the similarity of the species composition are 0.42 (Jaccard) and 0.59 (Czekanowski–Sørensen–Dice) [Semkin, 2009].

RESULTS

Temperature and salinity inside and outside the mat. In the upper mat layer at sta. *D1*, salinity was $71 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$; at sta. *E3* and *E4*, the values were 67 and $67.3 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$, respectively.

Air temperature at 2:40 p.m. at a height of 1 m from the mat was $+32.8 \text{ }^\circ\text{C}$. Water temperature in the floating mat and in the algal layer underneath (sta. *D1*), as well as in the benthic mat and above it (sta. *D2*), changed regularly throughout the day (from 10 a.m. to 04:40 p.m.) (Fig. 4A, B). As a function of the time of day (t), at this time interval, it is described by the equations as follows.

Variation of water temperature (T) in the floating mat (sta. *D1*):

$$T = 28.984 + 0.042t - 0.000086t^2$$

(the standard error of approximation, $s = 0.51$; $R^2 = 0.95$).

Variation of water temperature (T) in the algal layer under the mat (sta. *D1*):

$$T = 27.107 + 0.038t - 0.000066t^2 (s = 0.29; R^2 = 0.99).$$

Variation of water temperature (T) in the water layer above the benthic mat (sta. *D2*):

$$T = 28.157 + 0.042t - 0.000079t^2 (s = 0.38; R^2 = 0.98).$$

Variation of water temperature (T) in the benthic mat (sta. *D2*):

$$T = 28.202 + 0.042t - 0.000076t^2 (s = 0.48; R^2 = 0.97).$$

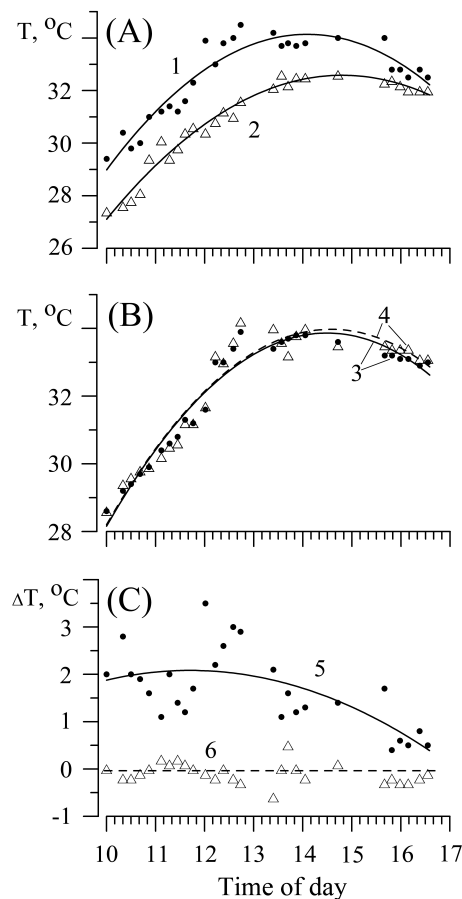


Fig. 4. A, water temperature variations in the floating mat (1) and in the algal layer underneath (2) at station *D1*; B, water temperature variations in the bottom mat (4) and above it (3) at station *D2*; C, difference (ΔT) between water temperature in the floating mat and in the algal layer underneath (5) and water temperature within the bottom mat and above it (6)

Рис. 4. А — изменения температуры воды в плавучем мате (1) и в слое водорослей под ним (2) на станции *D1*; В — изменения температуры воды в границах донного мата (4) и над ним (3) на станции *D2*; С — разница (ΔT) между температурой воды в плавучем мате и в слое водорослей под ним (5) и между температурой воды в границах донного мата и над ним (6)

The values of water temperature in the floating mat (sta. *D1*) throughout the considered time period were higher than in the algal layer underneath. The temperature difference in the first half of the day averaged 2 °C; in the second half, it decreased to 0.5–1 °C (Fig. 4A, C). Water temperature values in the benthic mat and in 2 cm above it (sta. *D2*) almost did not differ (Fig. 4B, C); the temperature difference was 0.1–0.3 °C. For one hour, from 03:40 p.m. to 04:40 p.m., water temperature in the benthic mat was higher than above it.

Water temperature measured in the floating mat and in the algal layer underneath at sta. *E3* at 05 p.m. was +31.2 and +31.5 °C, respectively.

Structure of the *Cladophora* mat. At sta. *D1*, *E3*, and *E4*, in the vertical structure of the *Cladophora* mat, a floating mat (A) and the algal layer underneath (B) are distinguished (Fig. 1D, F, G). In all these cases, the floating mat was a dense accumulation of *Cladophora* near the water surface (3.6–15.2 kg·m⁻³ of dry mass, Table 1), where two horizontal layers were clearly distinguished: the upper (A1), relatively thick (1–3 cm), dirty green or yellow, and the lower (A2), thin (0.1–1 cm), green or dark green (Fig. 5). The algal layer under the floating mat, freely floating in water of *Cladophora* thalli, was characterized by a low bulk density (0.2–1.4 kg·m⁻³ of dry mass, see Table 1), and the algae forming it differed in color at various stations. Thus, at sta. *D1*, those were dark green; at sta. *E3*, dirty green; and at sta. *E4*, pink. In the latter case, the algae were in a state of decomposition; on their surface, purple bacteria *Chromatium* Perty, 1852 and *Ectothiorhodospira* Pelsh, 1936 developed, giving them the appropriate color. Within the entire algal mat, the floating mat accounted for 86.9% of *Cladophora* biomass at sta. *D1* and 62.2 and 66% at sta. *E3* and *E4*, respectively; the share of the upper layer in the floating mat ranged from 75 to 86.7% of its mass (Table 1, Fig. 6a–c).

At sta. *D2*, the benthic mat of algae, a mat lying on the bottom, was structurally similar to the floating mat; on the bottom surface, it occurred in separate “spots” of different sizes (Figs 1E, 2A). The upper mat layer was no more than 2 cm thick and was dirty orange, which indicated the presence of purple bacteria in high abundance. The bottom layer was thin, 0.2–0.3 cm, and dark green.

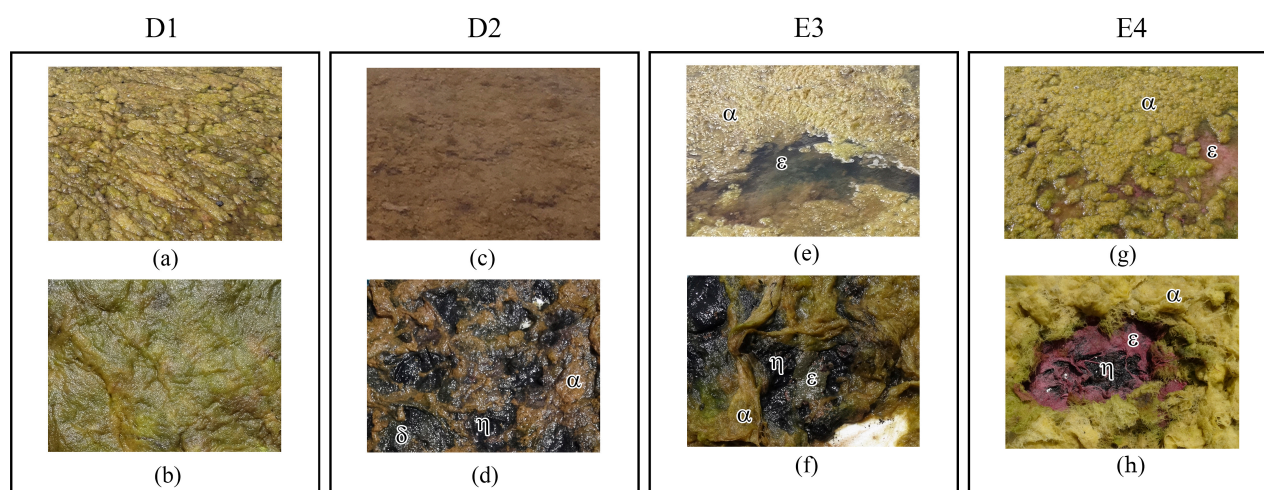


Fig. 5. View of *Cladophora* mats and their separate elements at sampling stations (*D1*, *D2*, *E3*, *E4*). Top (a) and bottom view (b) of the floating mat at station *D1*. Top view (c, d) of the bottom mat at station *D2*. On d: the bottom mat upper layer is partially removed (α), uncovering underlying layers (δ , η). Top view of the floating mat at stations *E3*, *E4* (e, g). On f, h: the floating mat upper layer is partially removed (α), uncovering underlying layers (ϵ , η)

Рис. 5. Внешний вид матов *Cladophora* и их отдельных элементов на станциях отбора проб (*D1*, *D2*, *E3*, *E4*). Вид сверху (a) и снизу (b) на плавучий мат на станции *D1*. Вид сверху (c, d) на донный мат на станции *D2*. На d: верхний слой донного мата частично снят (α), что позволяет увидеть нижележащие слои (δ , η). Вид сверху на плавучий мат на станциях *E3*, *E4* (e, g). На f, h: верхний слой плавучего мата частично снят (α), что позволяет увидеть нижележащие слои (ϵ , η)

Table 1. Quantitative characteristics of the *Cladophora* mat and epiphytic diatoms, Lake Chersonesskoye, 26.07.2017
Таблица 1. Количественные характеристики мата *Cladophora* и эпифитных диатомовых водорослей, озеро Херсонесское, 26.07.2017

Sta.	Vertical layer	<i>Cladophora</i>					Diatoms					
		$m_{dry}, g \cdot m^{-2}$ (dry mass)	SD	CV	$C_w, kg \cdot m^{-3}$ (dry weight)	SD	CV	per unit of <i>Cladophora</i> dry biomass		per unit of the lake area		
							$N_D/W_{Cl}, \times 10^6$ cells $\cdot g^{-1}$	$W_D/W_{Cl}, mg \cdot g^{-1}$ (wet mass)	$N_D/S_0, \times 10^8$ cells $\cdot m^{-2}$	$W_D/S_0, g \cdot m^{-2}$ (wet mass)		
D1	The floating mat (A)	441.740	40.719	0.092	11.044	1.018	0.092	24.892	55.284	109.959	24.421	
	Algae under the floating mat (B)	66.369	5.967	0.090	1.368	0.317	0.232	30.907	73.263	20.513	4.862	
E3	A + B	508.109	42.673	0.084	—	—	—	—	—	130.472	29.284	
	The floating mat (A)	54.646	12.978	0.237	3.643	0.865	0.237	20.559	45.802	11.234	2.503	
E4	Algae under the floating mat (B)	33.181	9.113	0.275	0.222	0.052	0.233	10.124	21.746	3.359	0.722	
	A + B	87.827	22.040	0.251	—	—	—	—	—	14.594	3.224	
E4	The floating mat (A)	342.035	33.135	0.097	15.202	1.473	0.097	2.881	13.291	10.073	4.647	
	Algae under the floating mat (B)	176.564	16.031	0.091	1.315	0.084	0.064	3.108	10.319	5.488	1.822	
	A + B	518.600	49.149	0.095	—	—	—	—	—	15.560	6.469	

Note: m_{dry} , dry *Cladophora* biomass per unit of the lake surface; SD, standard deviation; CV, coefficient of variation; C_w , concentration of dry mass of *Cladophora* in the mat volume; N_D/W_{Cl} , the abundance of diatom cells per unit of dry *Cladophora* biomass; W_D/W_{Cl} , wet mass of diatom cells per unit of dry *Cladophora* biomass; N_D/S_0 , the abundance of diatom cells per unit of the lake surface area; W_D/S_0 , wet biomass of diatom cells per unit of the lake surface area.

Примечание: m_{dry} — сухая биомасса *Cladophora* в расчёте на единицу поверхности озера; SD — стандартное отклонение; CV — коэффициент вариации; C_w — концентрация сухой массы *Cladophora* в объёме мата; N_D/W_{Cl} — количество клеток диатомовых водорослей в расчёте на единицу сухой биомассы *Cladophora*; W_D/W_{Cl} — сырая масса клеток диатомовых водорослей в расчёте на единицу сухой биомассы *Cladophora*; N_D/S_0 — количество клеток диатомовых водорослей в расчёте на единицу площади поверхности озера; W_D/S_0 — сырая биомасса клеток диатомовых водорослей в расчёте на единицу площади поверхности озера.

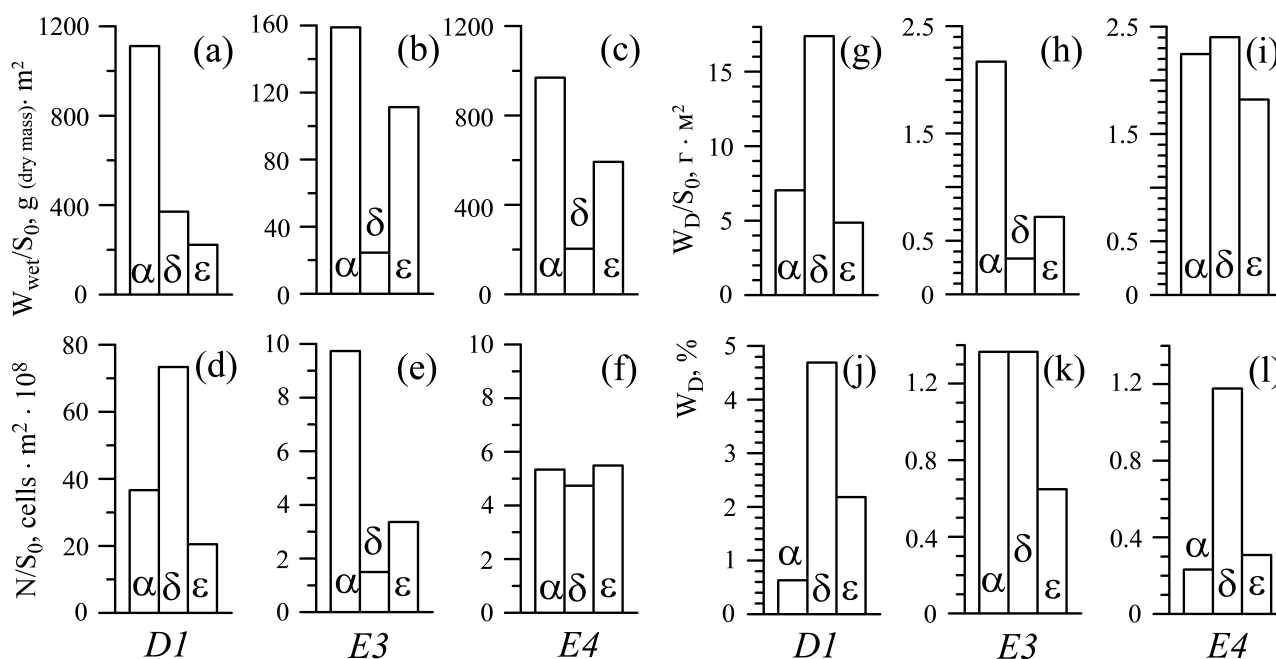


Fig. 6. *Cladophora* biomass per unit of the lake bottom surface at various horizons of the mat (a–c). The total abundance (d–f) and biomass (g–i) of diatoms per unit of the lake bottom surface at various horizons of the mat. The share of diatom mass in the total mass of the *Cladophora* mat (j–l). D1, E3, E4, sampling stations; α, δ, ε, sampling points

Рис. 6. Биомасса *Cladophora* в расчёте на единицу поверхности дна озера на разных горизонтах мата (a–c). Общая численность (d–f) и биомасса (g–i) диатомовых водорослей в расчёте на единицу поверхности дна озера на разных горизонтах мата. Доля массы диатомовых водорослей от общей массы мата *Cladophora* (j–l). D1, E3, E4 — станции отбора проб; α, δ, ε — места отбора проб

The species composition of diatom algae in *Cladophora* mats and benthic sediments.

At the time of the study, 23 microalgal species were found on *Cladophora* and in bottom sediments in the area of the stations surveyed: Chromista (Ochrophyta, Bacillariophyceae), 20 species (Table 2, Fig. 7); Chromista (Myzozoa, Dinophyceae), 3 species (*Gymnodinium* sp.; *Kryptoperidinium foliaceum* (F. Stein) Lindemann, 1924; and *Protoceratium reticulatum* (Claparède & Lachmann) Bütschli, 1885). Within this article, we are going to limit ourselves to considering the species composition and quantitative characteristics of diatom algae of *Cladophora* mats and benthic sediments. Out of the diatoms identified, only one species (*Cocconeis kujalnitzkensis* Gusliakov et Gerasimiuk, 1992) was recorded in all the samples studied (see Supplement s1). Frequency of occurrence of *Nitzschia inconspicua* Grunow, 1862 in the samples was 92%, and the value for *Halampora coffeiformis* (C. A. Agardh) Levkov, 2009 and *Mastogloia braunii* Grunow, 1863 was 85%. Four species (*Achnanthes brevipes* C. A. Agardh, 1824; *Mastogloia lanceolata* Thwaites ex W. Smith, 1856; *Navicula cancellata* Donkin, 1872; and *Nitzschia pusilla* Grunow, 1862), accounting for 20% of the species number, were identified only in 2 samples out of 13. Other four species (*Amphora* sp. 1; *Neosynedra provincialis* (Grunow) D. M. Williams & Round, 1986; *Nitzschia sigma* (Kützing) W. Smith, 1853; and *Thalassiosira eccentrica* (Ehrenberg) Cleve, 1904) were registered just in 1 sample. The maximum species diversity, 14 species, was observed in the benthic mat. In the floating mat, the value varied from 3 to 8, averaging 5.7 ($SD = 2.517$; $CV = 0.444$); in the algal layer under the floating mat, it varied from 4 to 10, averaging 6.3 ($SD = 3.25$; $CV = 0.507$). In terms of species richness, the samples of benthic sediments were less variable ($CV = 0.143$); the number of species in these samples ranged within 6–8, averaging 7 ($SD = 1.000$).

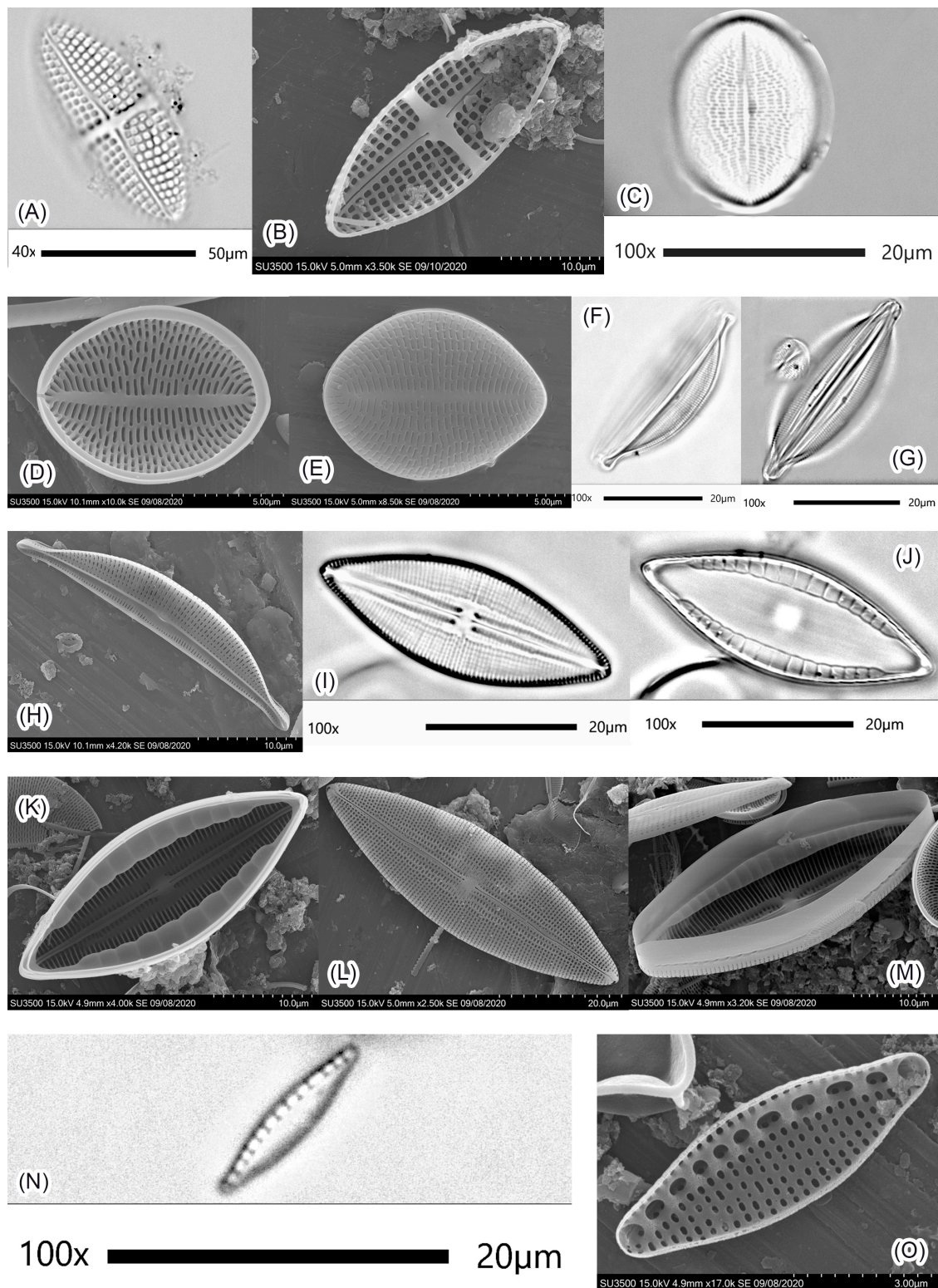


Fig. 7. Diatom species to be frequently found on *Cladophora* thalli in Lake Chersonesskoye as seen from different angles: A, B, *Achnanthes brevipes*; C–E, *Cocconeis kujalnitzkensis*; F–H, *Halamphora coffeiformis*; I–M, *Mastogloia braunii*; N–O, *Nitzschia inconspicua*. A, C, F, G, L, J, N, under a light microscope (Olympus BX53F); B, D, E, H, K–M, O, under a scanning electron microscope (Hitachi SU3500)

Рис. 7. Часто встречающиеся виды диатомовых водорослей на талломах *Cladophora* в озере Херсонесском, разные ракурсы: А, В — *Achnanthes brevipes*; С–Е — *Cocconeis kujalnitzkensis*; F–H — *Halamphora coffeiformis*; I–M — *Mastogloia braunii*; N–O — *Nitzschia inconspicua*. А, С, F, G, L, J, N — под световым микроскопом (Olympus BX53F); В, D, E, H, K–M, O — под сканирующим электронным микроскопом (Hitachi SU3500)

Table 2. Average, minimum, and maximum values of the individual cell mass for diatoms identified in the samples (Lake Chersonesskoye, 26.07.2017)**Таблица 2.** Средние, минимальные и максимальные значения индивидуальной массы клеток диатомовых водорослей, идентифицированных в пробах (озеро Херсонесское, 26.07.2017)

Species	Individual cell mass, $B_i \times 10^{-6}$, mg		
	average	minimum	maximum
<i>Achnanthes brevipes</i> C. A. Agardh, 1824	3.842	3.458	4.226
<i>Achnanthes longipes</i> C. A. Agardh, 1824	5.795	2.151	8.904
<i>Amphora</i> sp. 1	4.421	–	–
<i>Cocconeis kujalnitzkensis</i> Gusliakov et Gerasimiuk, 1992	2.082	1.345	2.954
<i>Cyclotella caspia</i> Grunow, 1878	0.467	0.111	0.926
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reimann et J. C. Lewin, 1964	0.128	0.095	0.178
<i>Halamphora coffeiformis</i> (C. A. Agardh) Levkov, 2009	2.239	0.342	4.746
<i>Halamphora hyalina</i> (Kützing) Rimet et R. Jahn in Rimet et al., 2018	3.824	3.455	4.521
<i>Mastogloia braunii</i> Grunow, 1863	6.802	5.469	9.260
<i>Mastogloia lanceolata</i> Thwaites ex W. Smith, 1856	8.619	7.988	9.250
<i>Navicula cancellata</i> Donkin, 1872	0.452	0.415	0.490
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i> Mereschkowsky, 1902	1.061	0.381	2.355
<i>Navicula ramosissima</i> (C. Agardh) Cleve, 1895	0.231	0.117	0.283
<i>Neosynedra provincialis</i> (Grunow) D. M. Williams & Round, 1986	0.227	–	–
<i>Nitzschia inconspicua</i> Grunow, 1862	0.192	0.118	0.286
<i>Nitzschia pusilla</i> Grunow, 1862	0.116	0.100	0.132
<i>Nitzschia sigma</i> (Kützing) W. Smith, 1853	7.438	–	–
<i>Nitzschia tenuirostris</i> Mereschkowsky, 1902	0.186	0.132	0.235
<i>Parlibellus delognei</i> (Van Heurck) E. J. Cox, 1988	1.845	1.082	2.628
<i>Thalassiosira eccentrica</i> (Ehrenberg) Cleve, 1904	1.654	–	–

The values of the similarity coefficients of the species composition (K_J and K_{CSD}) between the samples are given in Table 3. K_J and K_{CSD} values, calculated when comparing the diatoms of plant mats at sta. *E3* and *E4* (the northeastern shore of the lake), were 0.67 and 0.80, respectively. This means a lack of clear dissimilarity in the species composition of the compared objects. Comparison of the species composition of diatoms at sta. *D1* and *D2* (the southeastern shore of the lake) showed their similarity as well; however, the values of the coefficients were close to the threshold ones (0.44 and 0.62, respectively), exceeding them only slightly. A pairwise comparison of diatoms in plant mats of the stations on the southeastern and northeastern shores revealed a noticeable dissimilarity between them (see Table 3). A more detailed comparison of diatoms, separately for the floating mat and for the algal layer underneath at different stations, also revealed a clear similarity between stations on the same shore and a dissimilarity between stations on the northeastern and southeastern shores (Table 3). Comparison of the species composition of the benthic mat, its upper and lower layers (sta. *D2*), with that of similar layers of the floating mat at sta. *D1* and *E4* did not reveal any similarity for diatom communities. A pairwise comparison of benthic sediment samples from different stations showed as follows: in benthic sediments at each station, the composition of diatoms peculiar to them alone is formed. Another type of comparison, comparison of the samples by the vertical component of the mat at all the stations studied, revealed that the upper and lower layers of the floating mat, the algal layer underneath, and benthic sediments do not differ in diatom species composition. There is an exception, a slight dissimilarity at sta. *D2* between the benthic mat and benthic sediments; K_J and K_{CSD} values are in the threshold zone, accounting for 0.40 and 0.57, respectively.

Table 3. The similarity coefficients of the diatom species composition in the considered objects under pairwise comparison (Lake Chersonesskoye, 26.07.2017)**Таблица 3.** Коэффициенты сходства видового состава диатомовых водорослей в рассматриваемых объектах при их парном сравнении (озеро Херсонесское, 26.07.2017)

Pairwise comparison objects	K_J	K_{CSD}
Comparison of the upper and lower layers of the mat at different stations		
$1\alpha - 1\delta$	0.44	0.62
$2\alpha - 2\delta$	0.71	0.83
$4\alpha - 4\delta$	0.67	0.80
Comparison of the upper layer of the floating mat and the algal layer underneath at different stations		
$1\alpha - 1\varepsilon$	0.55	0.71
$4\alpha - 4\varepsilon$	1.00	1.00
Comparison of the floating mat and the algal layer underneath at different stations		
$1(\alpha + \delta) - 1\varepsilon$	0.73	0.84
$3(\alpha + \delta) - 3\varepsilon$	0.75	0.86
$4(\alpha + \delta) - 4\varepsilon$	0.83	0.91
Comparison of the floating mat and the soil layer underneath at different stations		
$2(\alpha + \delta) - 2\eta$	0.40	0.57
$3(\alpha + \delta) - 3\eta$	0.50	0.67
$4(\alpha + \delta) - 4\eta$	0.56	0.71
Comparison of the algal layer under the floating mat and the soil layer underneath at different stations		
$3\varepsilon - 3\eta$	0.67	0.80
$4\varepsilon - 4\eta$	0.63	0.77
Comparison of the upper layer of the floating mat at sta. <i>D1</i> and <i>E4</i>		
$1\alpha - 4\alpha$	0.33	0.50
Comparison of the upper layer of the bottom mat at sta. <i>D2</i> with the upper layer of the floating mat at sta. <i>D1</i> and <i>D4</i>		
$2\alpha - 1\alpha$	0.38	0.56
$2\alpha - 4\alpha$	0.33	0.50
$2\alpha - (1 + 4)\alpha$	0.33	0.50
Comparison of the lower layer of the floating mat at sta. <i>D1</i> and <i>E4</i>		
$1\delta - 4\delta$	0.38	0.55
Comparison of the lower layer of the bottom mat at sta. <i>D2</i> with the lower layer of the floating mat at sta. <i>D1</i> and <i>D4</i>		
$2\delta - 1\delta$	0.36	0.53
$2\delta - 4\delta$	0.29	0.44
$2\delta - (1 + 4)\delta$	0.40	0.57
Comparison of the bottom mat under the floating mat at different stations with each other		
$1\varepsilon - 3\varepsilon$	0.40	0.57
$1\varepsilon - 4\varepsilon$	0.36	0.53
$3\varepsilon - 4\varepsilon$	0.80	0.89
Comparison of floating mats at different stations with each other		
$1(\alpha + \delta) - 3(\alpha + \delta)$	0.20	0.33
$1(\alpha + \delta) - 4(\alpha + \delta)$	0.25	0.40
$3(\alpha + \delta) - 4(\alpha + \delta)$	0.80	0.89
Comparison of the bottom mat at sta. <i>D2</i> with the floating mat at different stations		
$2(\alpha + \delta) - 1(\alpha + \delta)$	0.35	0.52
$2(\alpha + \delta) - 3(\alpha + \delta)$	0.21	0.35
$2(\alpha + \delta) - 4(\alpha + \delta)$	0.33	0.50
$2(\alpha + \delta) - (1 + 3 + 4)(\alpha + \delta)$	0.50	0.67

Continue on the next page...

Pairwise comparison objects	K_j	K_{CSD}
Comparison of soils under the mat at different stations with each other		
2η – 3η	0.18	0.31
2η – 4η	0.36	0.53
3η – 4η	0.40	0.57
Comparison of entire plant mats at different stations with each other		
D1 – D2	0.44	0.62
D1 – E3	0.33	0.50
D1 – E4	0.29	0.44
D2 – E3	0.29	0.44
D2 – E4	0.33	0.50
E3 – E4	0.67	0.80

Average, minimum, and maximum values of the individual cell mass for diatoms identified in the samples. These values are given in Table 2. The total row of cell biomass values fits into two orders of magnitude, with the minimum registered cell biomass in *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann et J. C. Lewin, 1964 (0.095×10^{-6} mg) and the maximum recorded in *M. braunii* (9.26×10^{-6} mg). Each algal species occurred within its characteristic range of B_i values, and it was relatively narrow for most species (Fig. 8A). Four algae stood out (*Achnanthes longipes* C. A. Agardh, 1824; *Cyclotella caspia* Grunow, 1878; *H. coffeiformis*; and *N. pennata* var. *pontica* Mereschkowsky, 1902): their individual cell mass varied within a relatively wide range. Moreover, there were four species (*Amphora* sp. 1; *N. sigma*; *N. provincialis*; and *T. eccentrica*) represented by single specimens in the samples. The range of variation of the individual cell mass (ΔB_i) expands with an increase in the average cell size (B_{mid}), characteristic of each algal species (Fig. 8B), and this relationship is described by the equation:

$$\log \Delta B_i = -0.578 + 0.944 \log B_{mid} \quad (s = 0.361; R^2 = 0.87) .$$

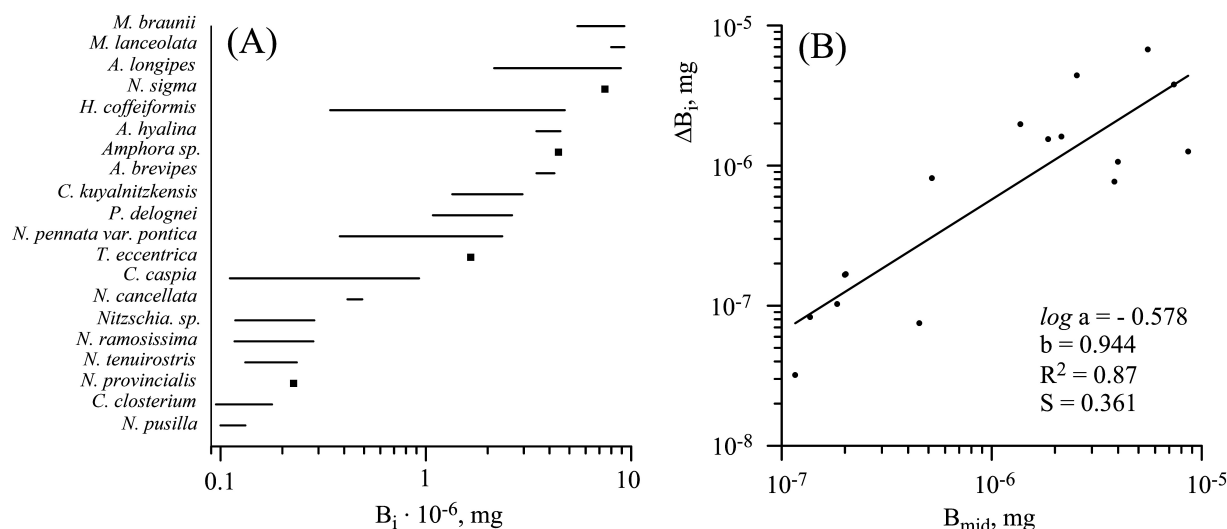


Fig. 8. A, the individual cell mass (B_i) variation ranges in different diatom species identified in the samples (Lake Chersonesskoye, 26.07.2017); B, dependence of the individual cell mass (ΔB_i) variation range on the average cell size (B_{mid}) characteristic of each algal species

Рис. 8. А — диапазоны варьирования индивидуальной массы клеток (B_i) у разных видов диатомовых водорослей, идентифицированных в пробах (озеро Херсонесское, 26.07.2017); В — зависимость диапазона варьирования индивидуальной массы клетки (ΔB_i) от средних размеров клеток (B_{mid}), характерных для каждого вида водорослей

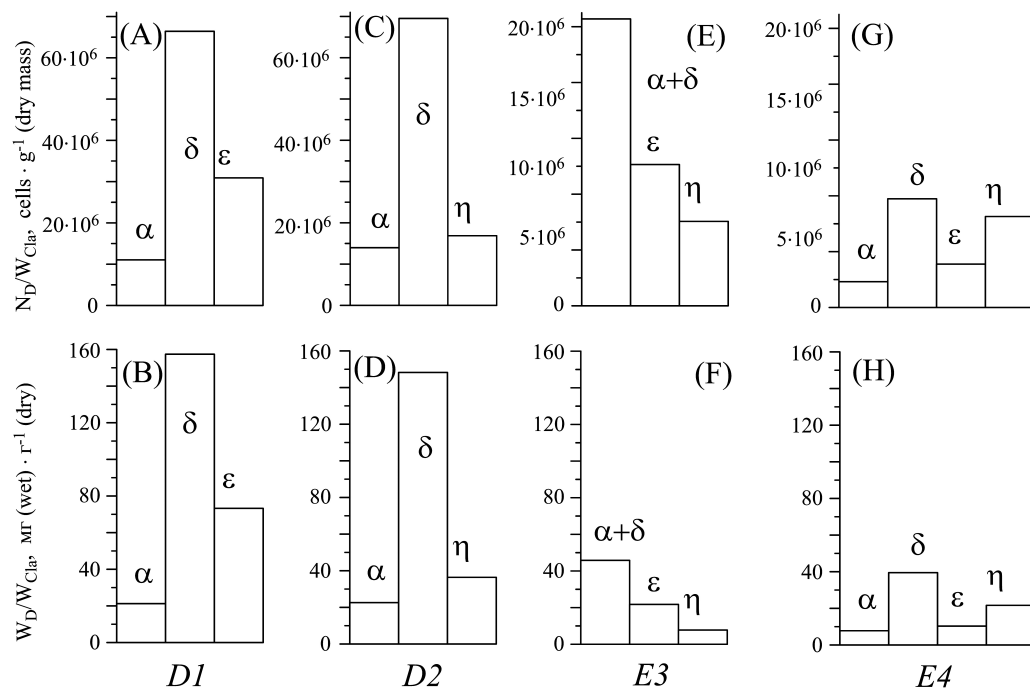


Fig. 9. Total abundance (A, C, E, G) and biomass (B, D, F, H) of diatom algae *per unit of dry Cladophora* mass and bottom sediments at stations *D1, D2, E3, E4*; $\alpha, \delta, \varepsilon, \eta$, sampling points

Рис. 9. Общая численность (A, C, E, G) и биомасса (B, D, F, H) диатомовых водорослей на поверхности талломов *Cladophora* на станциях *D1, D2, E3, E4*; $\alpha, \delta, \varepsilon, \eta$ — места отбора проб

The total abundance and biomass of diatoms *per unit of dry mass of Cladophora* and benthic sediments. At the sampling points, the total abundance of diatoms and their biomass on *Cladophora* (*per unit of dry biomass*) and in benthic sediments (*per unit of dry mass*) varied over a wide range (see Supplements [s1](#), [s2](#), Fig. 9). On *Cladophora*, the abundance varied from 1.85×10^6 to 69.52×10^6 cells·g⁻¹; the biomass, from 7.77 to 157.43 mg·g⁻¹. In benthic sediments, the abundance varied from 6.05×10^6 to 16.87×10^6 cells·g⁻¹; the biomass, from 7.76 to 36.39 mg·g⁻¹. At all the stations, high values of the cell abundance and biomass *per unit of Cladophora* mass were recorded in the lower layer of the floating mat: 47.911×10^6 cells·g⁻¹ ($SD = 34.783$; $CV = 0.726$) and 115.06 mg·g⁻¹ ($SD = 65.599$; $CV = 0.570$), respectively. Low values were registered in its upper layer: 8.957×10^6 cells·g⁻¹ ($SD = 6.329$; $CV = 0.707$) and 17.21 mg·g⁻¹ ($SD = 8.197$; $CV = 0.476$), respectively. In the algal layer under the floating mat, mean values of the abundance and biomass were 14.713×10^6 cells·g⁻¹ ($SD = 14.457$; $CV = 0.983$) and 35.11 mg·g⁻¹ ($SD = 33.532$; $CV = 0.955$), respectively. The values of the characteristics studied at sta. *D1* and *D2* (the southeastern shore of the lake) were approximately the same and noticeably higher than those observed at sta. *E3* and *E4* (the northeastern shore of the lake), with the lowest values at sta. *E4*. In terms of the cell abundance *per unit of dry mass of benthic sediment*, sta. *E3* and *E4* did not differ much from one another, but the values were 3 times lower than those determined at sta. *D2*. At the same time, in terms of cell mass *per unit of dry mass of benthic sediment*, sta. *E3* and *E4* differed from one another by 3 times, while sta. *D2* exceeded them by 5 and 3 times, respectively.

At sta. *D1, D2*, and *E3*, one species, *C. kujalnitzkensis*, prevailed in the abundance in both the upper and lower mat layers. At sta. *D1* and *E3*, it averaged 96.1% ($SD = 1.9$; $CV = 0.02$); at sta. *D2*, 54.1%. At sta. *E4*, two species, *M. braunii* and *C. kujalnitzkensis*, contributed much to the total abundance of the floating mat diatoms. There, in the upper mat layer, *M. braunii* accounted for 67.5% of the total abundance, and *C. kujalnitzkensis*, for 20.2%. In the lower mat layer, their contribution was approximately the same: 44.8 and 54.1%, respectively.

At all the stations studied, *C. kujalnitzkensis* prevailed in the abundance in the algal layer under the floating mat, where its share averaged 72.2% ($SD = 15.33$; $CV = 0.212$). At sta. *D2* and *E4*, this species prevailed in the abundance in benthic sediments as well (70.3 and 66.8%, respectively); at sta. *E3*, the prevailing species was *N. inconspicua* (76.3%).

The distribution of various diatom species taking into account their contribution to the total mass at different stations is largely repeated in the samples with their distribution by the abundance. The main contributor to the total biomass of diatoms (from 63 to 99%) in the upper and lower mat layers at sta. *D1*, *D2*, and *E3* was *C. kujalnitzkensis*. This species also prevailed (79.2% of the diatom mass) in the algal layer under the mat at sta. *D1* and *E3*. At sta. *E4*, *M. braunii* prevailed in the floating mat and in the algal layer underneath (84.7 and 55.2% of the diatom mass, respectively). At the same station, in the algal layer under the floating mat, the contribution of *C. kujalnitzkensis* to the total diatom biomass was 38.5%. In the upper and lower layers of the floating mat, its contribution was even less, 6.47 and 18%, respectively.

In benthic sediments at sta. *D2*, *C. kujalnitzkensis* accounted for 66.4% of the total diatom biomass, while at sta. *E4* and *E3*, its value dropped to 38 and 4.97%, respectively. At sta. *E4*, 58.3% of the diatom biomass in benthic sediments was formed by *M. braunii*. At sta. *E3*, the main contributors to its formation were two algal species, *H. coffeiformis* and *M. braunii* (40.9 and 43.1%, respectively).

The total abundance and biomass of diatoms of the *Cladophora* mat per unit of the lake bottom surface. The total abundance of diatoms of the *Cladophora* mat per unit of the lake bottom surface varied from 14.59×10^8 cells·m⁻² at sta. *E3* to 130.47×10^8 cells·m⁻² at sta. *D1* and averaged 53.54×10^8 cells·m⁻² ($SD = 66.63 \times 10^8$; $CV = 1.24$). Their total biomass ranged from 3.22 to 29.28 g·m⁻² (wet weight), with average value of 12.99 g·m⁻² ($SD = 14.20$; $CV = 1.09$) (see Table 1, Fig. 6d–i). The share of the diatom biomass in the wet mass of the entire *Cladophora* mat averaged 1.06% ($SD = 0.68$; $CV = 0.64$), while in separate mat layers, it differed noticeably. For example, in the lower layer of the floating mat (δ) at sta. *D1*, it reached 4.69% with average values of 2.41% ($SD = 1.98$; $CV = 0.82$) calculated for three stations (Fig. 6j–l). In the upper layer of the floating mat (α), this indicator varied widely as well, but average value was low, 0.74% ($SD = 0.57$; $CV = 0.77$). The same was observed in the *Cladophora* layer under the floating mat (ϵ), 1.05% ($SD = 0.99$; $CV = 0.95$).

The absolute values of the abundance and biomass of diatoms calculated per unit of the lake bottom surface in relation to various mat layers at sta. *D1* were many times higher than those observed at sta. *E3* and *E4* (Fig. 6d–i). The nature of the distribution of diatoms over the layers of the *Cladophora* mat is peculiar to each station. In terms of diatom mass and abundance, the lower layer of the floating mat stands out at sta. *D1*, and the upper layer, at sta. *E3*. At sta. *E4*, the distribution of diatoms over the *Cladophora* mat layers was relatively uniform.

DISCUSSION

This investigation is one of the areas of our activity in studying Crimean hypersaline lakes and, in particular, Lake Chersonesskoye near the city of Sevastopol. The research is driven by the hypothesis that *Cladophora* mats in Lake Chersonesskoye are the main habitat-forming elements in spring–autumn and that they spatially structure communities of epiphytic unicellular algae.

In literature, different numbers of diatom species found as epiphytes on *Cladophora* are published. Specifically, in [Malkin et al., 2009], the number is 17; that is how many species were identified on 26 May on *Cladophora* (*Cladophora glomerata* (L.) Kützing, 1843), which begins its vegetative growth in the Great Lakes. Interestingly, 57 species belonging to 26 genera were identified by [Mpawenayo, Mathooko, 2005] on *Cladophora* sampled in various areas of the Niero River in Kenya.

Moreover, on *Cladophora* sampled from the Colorado River, there were 78 diatom species representing 20 genera [Hardwick et al., 1992]. On *Cladophora albida* (Nees) Kützing, 1843 in two Black Sea areas, 24 diatom species were recorded [Ryabushko et al., 2013].

As shown in the present study, in Lake Chersonesskoye in July 2017, on *Cladophora* organized in mats, 20 diatom species belonging to 12 genera were identified; in benthic sediments, 13 diatom species representing 10 genera were registered. In the same lake, during the observation period from August 2002 to March 2006, 61 species of unicellular algae belonging to 7 divisions, 10 classes, 22 orders, and 41 genera were found and described in a water column outside the *Cladophora* mat [Senicheva et al., 2008]. The first place in the species number was occupied by dinophytes (19 species); the second place, diatoms (15 species). Out of diatoms, benthic forms prevailed (*Nitzschia tenuirostris* Mereschkowsky, 1902; *Nitzschia* sp.; *Cocconeis scutellum* Ehrenberg, 1838; and *Pleurosigma elongatum* W. Smith, 1852); there were practically no planktonic species, except for individual finds of *C. caspia* and *T. eccentrica*. In Crimean saline lakes, 68 species and 69 intraspecific taxa of bottom diatoms were recorded [Nevrova, Shadrin, 2008]; off the Crimean coast, 465 species, *inter alia* 769 intraspecific taxa, were registered [Nevrova, Petrov, 2008]. To date, more than 1,000 species of all benthic microalgae have been found in the Black Sea, including about 650 species of diatoms [Ryabushko, 2013].

Our study also reveals that epiphytic communities of diatoms in various areas of *Cladophora* mats differ in species composition, total abundance, and biomass, as well as in the significance of certain algal species in the community structure. Most taxa show overlapping distributions in the vertical component of a vegetation mat, while some are found in its specific horizons alone. For example, *Amphora* sp. 1 and *N. provincialis* were registered only in lower layers of the floating mat; *N. sigma*, in bottom sediments alone.

Based on information in literature, we are going to discuss the possible causes of the observed distributions of epiphytic unicellular algae within the *Cladophora* mat.

The upper and lower layers of the floating mat and the algal layer underneath are biotopes with pronounced environmental conditions, both for *Cladophora* and its epiphytes. The floating mat, especially its upper layer, experiences strong daily temperature fluctuations [Prazukin et al., 2008]; moreover, a high level of solar radiation is observed there. According to our previous studies [Prazukin et al., 2018], in the upper thin layer of the floating mat, algae can undergo drying (dehydration); in other cases, a dense layer of salt can be formed on the mat surface. B. Ibelings and L. Mur [1992] found out that the absorption of carbon dioxide and nitrogen by algal cells decreases as those become dehydrated. High levels of ultraviolet radiation can cause photoinhibition, degradation of photosynthetic pigments, and cell death in the upper mat layers [Jiang, Qiu, 2005]; as a consequence, in this part of the mat, there are relatively low values of the intensity of photosynthesis compared to the values in the underlying layer [Prazukin et al., 2019]. In the daytime, oxygen content can be 200% of saturation in the upper mat layer against the backdrop of a lack of oxygen in the lower mat [Shadrin, Anufrieva, 2018]. Insects and their larvae actively develop on the mat surface, and they graze on epiphytic algae [Furey et al., 2012]. Algae of the floating mat may be limited in their access to biogenic elements from bottom sediments, as noted for pelagic phytoplankton populations [Bootsma et al., 2004].

For the communities of unicellular algae in the lower layer of the floating mat and the algal layer of the benthic mat, habitat conditions are completely different from those observed in the upper layer of the floating mat. Thus, even in thin periphyton films of unicellular algae, there is a strong vertical gradient of light [Kühl, Jørgensen, 1992]. In the floating mat of *Pithophora* Wittrock, 1877, only 1% of the incident light reaches a 1-cm depth [O'Neal, Lembi, 1983], while in the *Cladophora* mat, the value is 2% [Eiseltová, Pokorný, 1994]. In dense mats of *Chaetomorpha linum* (O. F. Müller)

Kützing, 1845, the light zone is limited to 8 cm [Krause-Jensen et al., 1996]. In turn, the floating mat in relation to the benthic mat is a screen that prevents the passage of light into benthic layers, causing a deterioration in photosynthesis conditions and a decrease in water temperature [Goldsborough, Robinson, 1996; Prazukin, 2015; Prazukin et al., 2008, 2019]. G. Hardwick *et al.* [1992] associate vertical zoning of epiphytic diatoms on *C. glomerata* in the Colorado River (Arizona) (a decrease in cell density) with the weakening of light as the depth increases.

The fact of the mutual metabolic effect of epiphytes and the host plant [Young et al., 2010] cannot be excluded either. This may be reflected in the vertical distribution of epiphytic unicellular algae in the space of *Cladophora* mats.

Conclusion. Each of the factors considered, in varying degrees, can determine the vertical distribution of microalgae within the *Cladophora* mat, but none of them can be called the only determining one. *Cladophora*, forming mats that occupy in some years 80–100% of the surface area of Lake Chersonesskoye, acts here as an ecological engineer. In the space of the mat, a multiplicity of biotic and abiotic gradients is formed, generating a great variety of habitat conditions, which can naturally or accidentally be manifested in time.

Field work, sample processing, data analysis, and this manuscript writing were supported by the Russian Science Foundation (grant No. 18-16-00001 for Aleksander Prazukin and Daria Balycheva). The study of the diatom species composition was carried out within the framework of IBSS state research assignment No. 121041500203-3, 121030300149-0, and 121041400077-1.

Acknowledgement. The authors are grateful to the head of IBSS laboratory of microscopy V. Lishaev for preparing the micrographs.

Supplement [s1](#). Species composition and abundance of diatoms on *Cladophora* threads and in biogenic sediments (Lake Chersonesskoye, 26.07.2017).

Supplement [s2](#). Biomass of diatoms on *Cladophora* threads and in biogenic sediments (Lake Chersonesskoye, 26.07.2017).

REFERENCES

1. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway / M. D. Guiry, G. M. Guiry (Eds) : [site], 2020. URL: <http://www.algaebase.org> [accessed: 29.08.2020].
2. Anufrieva E. V. How can saline and hypersaline lakes contribute to aquaculture development? A review. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2018, vol. 36, no. 6, pp. 2002–2009. <https://doi.org/10.1007/s00343-018-7306-3>
3. Bergey E. A., Boettiger C. A., Resh V. H. Effects of water velocity on the architecture and epiphytes of *Cladophora glomerata* (Chlorophyta). *Journal of Phycology*, 1995, vol. 31, iss. 2, pp. 264–271. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1995.00264.x>
4. Bootsma H. A., Young E. B., Berges J. A. Temporal and spatial patterns of *Cladophora* biomass and nutrient stoichiometry in Lake Michigan. In: *Cladophora Research and Management in the Great Lakes* : proceedings of a workshop held at the Great Lakes WATER Institute, University of Wisconsin-Milwaukee, December 8, 2004. Milwaukee, Wisconsin, USA : [University of Wisconsin-Milwaukee], 2004, pp. 81–88.
5. *Diatomovyi analiz. Kniga 2: Opredeletel' iskopayemykh i sovremennykh diatomovykh vodoroslei. Poryadki Centrales i Mediales*. Moscow : Gosudarstvennoe izdatel'stvo geologicheskoi literatury, 1949, 238 p., [206] p. tabl. (in Russ.)
6. *Diatomovyi analiz. Kniga 3: Opredeletel' iskopayemykh i sovremennykh diatomovykh vodoroslei. Poryadok Pennales*. Moscow : Gosudarstvennoe izdatel'stvo geologicheskoi literatury, 1950, 398 p., [220] p. tabl. (in Russ.)
7. *Diatoms of the USSR. Fossils and Modern*. Vol. 2, iss. 2 / I. V. Makarov (Ed.). St. Petersburg : Nauka, 1992, 125 p. (in Russ.)
8. Dodds W. K., Gudder D. A. The ecology of *Cladophora*. *Journal of Phycology*, 1992,

- vol. 28, iss. 4, pp. 415–427. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0022-3646.1992.00415.x>
9. Eiselová M., Pokorný J. Filamentous algae in fish ponds of the Třeboň Biosphere Reserve—ecophysiological study. *Vegetatio*, 1994, vol. 113, iss. 2, pp. 155–170. <https://doi.org/10.1007/BF00044232>
 10. Furey P. C., Lowe R. L., Power M. E., Campbell-Craven A. M. Midges, *Cladophora*, and epiphytes: Shifting interactions through succession. *Freshwater Science*, 2012, vol. 31, no. 1, pp. 93–107. <http://dx.doi.org/10.1899/11-021.1>
 11. Goldsborough L. G., Robinson G. G. C. Pattern in wetlands. In: *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems* / R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, R. L. Lowe (Eds). San Diego, CA : Academic Press, 1996, pp. 77–117.
 12. Gubanov V. I., Bobko N. I. Hydrological and hydrochemical characteristics in the hypersalt Lake Krugloe (Crimea, Cape Hersones). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2012, vol. 11, no. 4, pp. 18–26. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1241>
 13. Gubelit Yu. I., Berezina N. A. The causes and consequences of algal blooms: The *Cladophora glomerata* bloom and the Neva estuary (eastern Baltic Sea). *Marine Pollution Bulletin*, 2010, vol. 61, iss. 4–6, pp. 183–188. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.02.013>
 14. Guslyakov N. E., Zakordonets O. A., Gerasimyuk V. P. *Atlas diatomovykh vodoroslei bentosa severo-zapadnoi chasti Chernogo morya i prilegayushchikh vodoemov*. Kyiv : Naukova dumka, 1992, 112 p., [140] p. tabl. (in Russ.)
 15. Hardwick G. G., Blinn D. W., Usher H. D. Epiphytic diatoms on *Cladophora glomerata* in the Colorado River, Arizona: Longitudinal and vertical distribution in a regulated river. *The Southwestern Naturalist*, 1992, vol. 37, no. 2, pp. 148–156. <https://doi.org/10.2307/3671663>
 16. Higgins S. N., Malkin S. Y., Todd Howell E., Guildford S. J., Campbell L., Hiriart-Baer V., Hecky R. E. An ecological review of *Cladophora glomerata* (Chlorophyta) in the Laurentian Great Lakes. *Journal of Phycology*, 2008, vol. 44, iss. 4, pp. 839–854. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00538.x>
 17. Ibelings B. W., Mur L. R. Microprofiles of photosynthesis and oxygen concentration in *Microcystis* sp. scums. *FEMS Microbiology Letters*, 1992, vol. 86, iss. 3, pp. 195–203. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1992.tb04810.x>
 18. Ivanova M. B., Balushkina E. V., Basova S. L. Structural-functional reorganization of ecosystem of hyperhaline Lake Saki (Crimea) at increased salinity. *Russian Journal of Aquatic Ecology*, 1994, vol. 3, no. 2, pp. 111–126. (in Russ.)
 19. Jiang H., Qiu B. Photosynthetic adaptation of a bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* (Cyanophyceae) to prolonged UV-B exposure. *Journal of Phycology*, 2005, vol. 41, iss. 5, pp. 983–992. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.00126.x>
 20. 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>
 21. Kiselev I. A. Metody issledovaniya planktona. In: *Zhizn' presnykh vod SSSR*. Moscow ; Leningrad : Izd-vo AN SSSR, 1956, vol. 4, pt 1, pp. 183–265. (in Russ.)
 22. Krause-Jensen D., McGlathery K., Rysgaard S., Christensen P. B. Production within dense mats of the filamentous macroalga *Chaetomorpha linum* in relation to light and nutrient availability. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, vol. 134, pp. 207–216. <https://doi.org/10.3354/meps134207>
 23. Kühl M., Jørgensen B. B. Spectral light measurements in microbenthic phototrophic communities with a fiber-optic microprobe coupled to a sensitive diode array detector. *Limnology and Oceanography*, 1992, vol. 37, iss. 8, pp. 1813–1823. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.8.1813>
 24. Lange-Bertalot H. *Navicula sensu stricto*, 10 genera separated from *Navicula sensu lato*. *Frustralia*. Ruggell : A. R. G. Cantner Verlag K. G., 2001, 526 p. : 140 pls. (Diatoms of Europe: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats / H. Lange-Bertalot (Ed.) ; vol. 2).
 25. Malkin S. Y., Sorichetti R. J., Wiklund J. A., Hecky R. E. Seasonal abundance, community composition, and silica content of diatoms epiphytic on *Cladophora glomerata*. *Journal of Great Lakes Research*, 2009, vol. 35, iss. 2, pp. 199–205. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2008.12.008>
 26. Marks J. C., Power M. E. Nutrient induced changes in the species composition of epiphytes on *Cladophora glomerata*

- Kütz. (Chlorophyta). *Hydrobiologia*, 2001, vol. 450, iss. 1–3, pp. 187–196. <https://doi.org/10.1023/A:1017596927664>
27. Messyas B., Leska B., Fabrowska J., Pikosz M., Roj E., Cieslak A., Schroeder G. Biomass of freshwater *Cladophora* as a raw material for agriculture and the cosmetic industry. *Open Chemistry*, 2015, vol. 13, iss. 1, pp. 1108–1118. <https://doi.org/10.1515/chem-2015-0124>
 28. Mpawenayo B., Mathooko J. M. The structure of diatom assemblages associated with *Cladophora* and sediments in a highland stream in Kenya. *Hydrobiologia*, 2005, vol. 544, iss. 1, pp. 55–67. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-8333-y>
 29. Mukhanov V. S., Naidanova O. G., Shadrin N. V., Kemp R. B. The spring energy budget of the algal mat community in a Crimean hypersaline lake determined by microcalorimetry. *Aquatic Ecology*, 2004, vol. 38, iss. 3, pp. 375–385. <https://doi.org/10.1023/B:AECO.0000035169.08581.10>
 30. Nevrova E. L., Petrov A. N. Taksonomicheskoe raznoobrazie diatomovykh bentosa Chernogo morya. In: *The Black Sea Microalgae: Problems of Biodiversity Preservation and Biotechnological Usage* / Yu. N. Tokarev, Z. Z. Finenko, N. V. Shadrin (Eds) ; NAS of Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2008, pp. 60–84. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5521>
 31. Nevrova E. L., Shadrin N. V. Donnye diatomovye vodorosli gipersolenykh vodoev Kryma. In: *The Black Sea Microalgae: Problems of Biodiversity Preservation and Biotechnological Usage* / Yu. N. Tokarev, Z. Z. Finenko, N. V. Shadrin (Eds) ; NAS of Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2008, pp. 112–118. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5521>
 32. Oxiyuk O. P., Yurchenko V. V. On the weight of the diatomeae algae. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1971, vol. 7, no. 3, pp. 116–119. (in Russ.)
 33. O’Neal S. W., Lembi C. A. Effect of simazine on photosynthesis and growth of filamentous algae. *Weed Science*, 1983, vol. 31, iss. 6, pp. 899–903. <https://doi.org/10.1017/S0043174500070958>
 34. Pavlovskaya T. M., Prazukin A. V., Shadrin N. V. Seasonal phenomena in Infusoria community in hypersaline lake Khersonesskoye (Crimea). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 2, pp. 53–63. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1009>
 35. Prazukin A. V. *Ecological Phytosystemology*. Moscow : “Pero” Publishers, 2015, 375 p. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1358>
 36. Prazukin A. V., Anufrieva E. V., Shadrin N. V. *Cladophora* mats in a Crimean hypersaline lake: Structure, dynamics, and inhabiting animals. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2018, vol. 36, iss. 6, pp. 1930–1940. <https://doi.org/10.1007/s00343-018-7313-4>
 37. Prazukin A. V., Anufrieva E. V., Shadrin N. V. Photosynthetic activity of green filamentous algae mats in the hypersaline lake Chersonesskoye (Crimea). *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: biologiya i ekologiya*, 2019, no. 2 (54), pp. 87–102. (in Russ.). <https://doi.org/10.26456/vtbio74>
 38. Prazukin A. V., Anufrieva E. V., Shadrin N. V. Is biomass of filamentous green algae *Cladophora* spp. (Chlorophyta, Ulvophyceae) an unlimited cheap and valuable resource for medicine and pharmacology? A review. *Reviews in Aquaculture*, 2020, vol. 12, iss. 4, pp. 2493–2510. <https://doi.org/10.1111/raq.12454>
 39. Prazukin A. V., Bobkova A. N., Evstigneeva I. K., Tankovska I. N., Shadrin N. V. Structure and seasonal dynamics of the phytocomponent of the bioinert system marine hypersaline lake on cape of Chersonesus (Crimea). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2008, vol. 7, no. 1, pp. 61–79. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/945>
 40. Prazukin A. V., Firsov Yu. K., Gureeva E. V., Kapranov S. V., Zheleznova S. N., Maoka T., Nekhoroshev M. V. Biomass of green filamentous alga *Cladophora* (Chlorophyta) from a hypersaline lake in Crimea as a prospective source of lutein and other pigments. *Algal Research*, 2021a, vol. 54, art. no. 102195 (9 p.). <https://doi.org/10.1016/j.algal.2021.102195>
 41. Prazukin A., Shadrin N., Balycheva D., Firsov Yu., Lee R., Anufrieva E. *Cladophora* spp. (Chlorophyta) modulate environment and create a habitat for microalgae in hypersaline waters. *European Journal of Phycology*, 2021b, vol. 56, iss. 3, pp. 231–243. <https://doi.org/10.1080/09670262.2020.1814423>

42. Proshkina-Lavrenko A. I. *Diatomovye vodorosli bentosa Chernogo morya*. Moscow ; Leningrad : Nauka, 1963, 243 p. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/12747>
43. Ryabushko L. I. *Microphytobenthos of the Black Sea*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2013, 416 p. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8301>
44. Ryabushko L. I., Balicheva D. S., Strijak A. V. Diatoms epiphyton of some green algae and periphyton of anthropogenic substrates of the Crimean coastal of the Black Sea. *Algologia*, 2013, vol. 23, no. 4, pp. 419–437.
45. Senicheva M. I., Gubelit Yu. I., Prazukin A. V., Shadrin N. V. Fitoplankton gipersolenykh ozer Kryma ; Tablitsa 4. Vidovoi sostav fitoplanktona gipersolenykh ozer Kryma. In: *The Black Sea Microalgae: Problems of Biodiversity Preservation and Biotechnological Usage* / Yu. N. Tokarev, Z. Z. Finenko, N. V. Shadrin (Eds) ; NAS of Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2008, pp. 93–100, 163–165. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5521>
46. Shadrin N. V., Anufrieva E. V. Ecosystems of hypersaline waters: Structure and trophic relations. *Zhurnal obshchei biologii*, 2018, vol. 79, no. 6, pp. 418–427. (in Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0044459618060076>
47. Shadrin N. V., Anufrieva E. V., Belyakov V. P., Bazhora A. I. Chironomidae larvae in hypersaline waters of the Crimea: Diversity, distribution, abundance and production. *The European Zoological Journal*, 2017, vol. 84, iss. 1, pp. 61–72. <https://doi.org/10.1080/11250003.2016.1273974>
48. Shadrin N. V., Mikhodyuk O. S., Naidanova O. G., Voloshko L. N., Gerasimenko L. M. Donnye tsianobakterii gipersolenykh ozer Kryma. In: *The Black Sea Microalgae: Problems of Biodiversity Preservation and Biotechnological Usage* / Yu. N. Tokarev, Z. Z. Finenko, N. V. Shadrin (Eds) ; NAS of Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2008, pp. 100–112. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5521>
49. Stevenson R. J., Stoermer E. F. Seasonal abundance patterns of diatoms on *Cladophora* in Lake Huron. *Journal of Great Lakes Research*, 1982, vol. 8, iss. 2, pp. 169–183. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(82\)71955-0](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(82)71955-0)
50. Semkin B. I. On the relation between mean values of two measures of inclusion and measures of similarity. *Byulleten' Botanicheskogo sada DVO RAN*, 2009, iss. 3, pp. 91–101. (in Russ.)
51. *Vodorosli* : spravochnik / S. P. Vasser (Ed.). Kyiv : Naukova dumka, 1989, 608 p. (in Russ.)
52. Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. *Diatom Flora of Marine Coasts. 1*. Ruggell ; Königstein : Gantner Verlag : Koeltz Scientific Books, 2000, 925 p. (Iconographia Diatomologica : Annotated Diatom Micrographs ; vol. 7: Diversity-Taxonomy-Identification / H. Lange-Bertalot (Ed.))
53. Young E. B., Tucker R. C., Pansch L. A. Alkaline phosphatase in freshwater *Cladophora*-epiphyte assemblages: Regulation in response to phosphorus supply and localization. *Journal of Phycology*, 2010, vol. 46, iss. 1, pp. 93–101. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2009.00782.x>
54. Zulkify S. B., Graham J. M., Young E. B., Mayer R. J., Piotrowski M. J., Smith I., Graham L. E. The genus *Cladophora* Kützing (Ulvo-phyceae) as a globally distributed ecological engineer. *Journal of Phycology*, 2013, vol. 49, iss. 1, pp. 1–17. <https://doi.org/10.1111/jpy.12025>
55. Zulkify S., Hanshew A., Young E. B., Lee Ph., Graham M. E., Graham M. E., Piotrowski M., Graham L. E. The epiphytic microbiota of the globally widespread macroalga *Cladophora glomerata* (Chlorophyta, Cladophorales). *American Journal of Botany*, 2012, vol. 99, iss. 9, pp. 1541–1552. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200161>

Supplement 1. Species composition and abundance of diatoms on *Cladophora* threads and in biogenic sediments (Lake Chersonesskoye, 26.07.2017)
Приложение 1. Видовой состав и численность диатомовых водорослей на матах *Cladophora* и в биогенных отложениях (озеро Херсонесское, 26.07.2017)

Species	Sampling station and position in the <i>Cladophora</i> mats and bottom biogenic sediments																FO, %	
	D1			D2			E3			E4			ε	η	FO, %			
	α	δ	ε	α	δ	η	α + δ	ε	η	α	δ	ε				η		
	Abundance per unit of <i>Cladophora</i> dry biomass and bottom biogenic sediments, × 10 ⁴ cells·g ⁻¹																	
Kingdom Chromista																		
Phylum Ochrophyta																		
Class Bacillariophyceae																		
<i>Achnanthes brevipes</i>	-	-	6	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	15
<i>Achnanthes longipes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	7	-	-	23
<i>Amphora</i> sp. 1	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8
<i>Cocconeis kujalnitzkensis</i>	1,039	6,506	1,970	731	3,882	1,187	1,982	910	19	37	421	195	435	100	-	-	-	100
<i>Cyclotella caspia</i>	-	-	-	-	248	46	-	-	-	-	-	-	7	23	-	-	-	23
<i>Cylindrotheca closterium</i>	6	-	70	-	-	65	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	23
<i>Halamphora coffeiformis</i>	10	20	70	54	175	-	-	15	74	10	3	7	3	85	-	-	-	85
<i>Halamphora hyalina</i>	-	-	122	86	769	122	-	-	-	-	-	-	4	38	-	-	-	38
<i>Mastogloia braunii</i>	-	-	96	17	180	91	53	53	45	125	349	100	189	85	-	-	-	85
<i>Mastogloia lanceolata</i>	-	-	-	-	116	-	-	-	-	-	-	-	1	15	-	-	-	15
<i>Navicula cancellata</i>	-	-	-	29	146	-	-	-	-	-	-	-	-	15	-	-	-	15
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	-	-	-	123	96	26	-	-	-	-	-	-	-	23	-	-	-	23
<i>Navicula ramosissima</i>	-	36	141	51	589	150	-	-	-	-	-	-	-	38	-	-	-	38
<i>Neosynedra provincialis</i>	-	-	-	-	26	-	-	-	-	-	-	-	-	8	-	-	-	8
<i>Nitzschia inconspicua</i>	22	29	531	30	474	-	21	35	462	11	5	4	5	92	-	-	-	92
<i>Nitzschia pusilla</i>	-	-	-	177	-	-	-	-	-	-	1	-	-	15	-	-	-	15
<i>Nitzschia sigma</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	8	-	-	-	8
<i>Nitzschia tenuirostris</i>	11	-	23	81	126	-	-	-	-	-	-	-	-	31	-	-	-	31
<i>Parlibellus delognei</i>	5	46	62	18	125	-	-	-	-	-	-	-	-	38	-	-	-	38
<i>Thalassiosira eccentrica</i>	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	-	-	-	8
Species number in a sample	7	6	10	11	13	7	3	4	6	5	5	5	8	-	-	-	-	-
Total abundance of diatoms in a sample, × 10 ⁶ cells·g ⁻¹	11.05	66.43	30.91	13.98	69.52	16.87	20.56	10.12	6.05	1.85	7.79	3.11	6.52	-	-	-	-	-

Note: α, the upper layer of the floating mat; δ, the lower layer of the floating mat; ε, the algal layer under the floating mat; η, layer of bottom biogenic sediments; and FO, frequency of occurrence.

Примечание: α — верхний слой плавучего мата; δ — нижний слой плавучего мата; ε — слой водорослей под плавучим матом; η — слой донных биогенных отложений; FO — частота встречаемости.

Supplement 2. Biomass of diatoms on *Cladophora* threads and in biogenic sediments (Lake Chersonesskoye, 26.07.2017)
Приложение 2. Биомасса диатомовых водорослей на матах *Cladophora* и в биогенных отложениях (озеро Херсонесское, 26.07.2017)

Species	Sampling station and position in the <i>Cladophora</i> mats and bottom biogenic sediments														
	D1				D2				E3				E4		
	α	δ	ε	η	α	δ	ε	η	$\alpha + \delta$	ε	η	α	δ	ε	η
Kingdom Chromista Phylum Ochrophyta Class Bacillariophyceae															
<i>Achnanthes brevipes</i>	-	-	0.27	-	-	-	-	0.11	-	-	-	-	-	-	-
<i>Achnanthes longipes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.05	-	0.38	0.42
<i>Amphora</i> sp. 1	-	0.23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cocconeis kujalnitzensis</i>	20.88	155.94	58.20	16.47	93.52	24.15	42.50	17.18	0.39	0.39	7.09	0.50	7.09	3.97	8.22
<i>Cyclotella caspia</i>	-	-	-	-	0.28	0.43	-	-	-	-	-	-	-	-	0.03
<i>Cylindrotheca closterium</i>	0.006	-	0.12	-	-	0.07	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Halamphora coffeiformis</i>	0.06	0.08	0.28	0.18	0.83	-	-	0.70	3.17	3.17	0.11	0.37	0.11	0.27	0.05
<i>Halamphora hyalina</i>	-	-	4.34	3.21	26.56	4.70	-	-	-	-	-	-	-	-	0.18
<i>Mastogloia braunii</i>	-	-	7.32	1.15	10.73	6.09	3.28	3.83	3.35	3.35	32.28	6.82	32.28	5.69	12.62
<i>Mastogloia lanceolata</i>	-	-	-	-	10.76	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.11
<i>Navicula cancellata</i>	-	-	-	0.12	0.72	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	-	-	-	0.47	0.43	0.60	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Navicula ramosissima</i>	-	0.10	0.36	0.06	1.67	0.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Neosynedra provincialis</i>	-	-	-	-	0.06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia inconspicua</i>	0.04	0.04	1.00	0.07	1.05	-	0.03	0.05	0.60	0.60	0.01	0.03	0.01	0.005	0.01
<i>Nitzschia pusilla</i>	-	-	-	0.23	-	-	-	-	-	-	0.001	-	-	-	-
<i>Nitzschia sigma</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0.15	0.15	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia tenuirostris</i>	0.01	-	0.04	0.16	0.30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parlibellus delognei</i>	0.06	1.04	1.33	0.48	1.36	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Thalassiosira eccentrica</i>	0.18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total biomass of diatoms, mg·g ⁻¹	21.24	157.43	73.26	22.61	148.25	36.39	45.80	21.75	7.76	7.76	39.50	7.77	39.50	10.32	21.64

Note: α , the upper layer of the floating mat; δ , the lower layer of the floating mat; ε , the algal layer under the floating mat; and η , layer of bottom biogenic sediments.

Примечание: α — верхний слой плавучего мата; δ — нижний слой плавучего мата; ε — слой водорослей под плавучим матом; η — слой донных биогенных отложений.

**CLADOPHORA (CHLOROPHYTA) КАК «ИНЖЕНЕР-ЭКОЛОГ»
В ГИПЕРСОЛЁНОМ ОЗЕРЕ ХЕРСОНЕССКОМ:
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ
В СТРУКТУРИРОВАННОМ ПРОСТРАНСТВЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ МАТОВ**

А. В. Празукин, Р. И. Ли, Д. С. Балычева, Ю. К. Фирсов, В. В. Холодов

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

Род *Cladophora* — один из крупнейших родов зелёных водорослей, представители которого встречаются во всех водоёмах мира. Кладофора организует среду обитания для разных групп организмов, в том числе для эпифитных одноклеточных водорослей. Цель работы — изучить вертикальное распределение диатомей в структурированном пространстве матов *Cladophora* и в донных отложениях гиперсолёного озера в Крыму. В вертикальном строении мата кладофоры различали плавучий и донный маты, каждый из которых имел характерную структуру. Всего в ходе данного исследования зарегистрированы 20 видов диатомовых водорослей из 12 родов. Общая численность диатомей и их биомасса на *Cladophora* (в расчёте на единицу сухой биомассы) и в донных отложениях (в расчёте на единицу сухой массы) варьировали в широком диапазоне. На кладофоре численность изменялась от $1,85 \times 10^6$ до $69,52 \times 10^6$ кл. \cdot г $^{-1}$, а биомасса — от 7,77 до 157,43 мг \cdot г $^{-1}$. В донных осадках численность варьировала от $6,05 \times 10^6$ до $16,87 \times 10^6$ кл. \cdot г $^{-1}$, биомасса — от 7,76 до 36,39 мг \cdot г $^{-1}$. Доля биомассы диатомовых водорослей в сырой массе всего мата *Cladophora* в среднем составила 1,06 %.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, эпибионты, нитчатые зелёные водоросли, плавучие маты, гиперсолёное озеро

УДК [551.351:577.121.2](262.5)

**СООТНОШЕНИЕ ПРОЦЕССОВ АЭРОБНОЙ И АНАЭРОБНОЙ ДЕСТРУКЦИИ
ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА
В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ПРИБРЕЖНЫХ АКВАТОРИЙ КРЫМА
(ЧЁРНОЕ МОРЕ)**

© 2023 г. **В. П. Чекалов**

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

Поступила в редакцию 25.02.2021; после доработки 11.06.2021;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 21.09.2023.

Взаимосвязь водных масс с донными отложениями является очевидной, в первую очередь в вопросах формирования кислородного режима и, как следствие, самоочищения водоёмов. Зная скорость потребления кислорода, с помощью стехиометрических соотношений можно оценить ряд сопряжённых параметров энергетического обмена. Цель настоящей работы — посредством интерпретации данных кислородного потребления рассчитать возможный вклад аэробных и анаэробных процессов в деструкцию органических веществ в донных осадках различных районов крымского побережья Чёрного моря. Измерение суммарной скорости потребления кислорода проводили с помощью респирометрической камеры, герметично соединённой с кислородным датчиком LDO-оксиметра HQ40D. Для подавления бактериальной активности и выявления темпов окисления восстановленных продуктов анаэробноза использовали антибиотик стрептомицин. Вертикальное зондирование толщи грунта в палеорусле реки Бельбек показало рост с глубиной окислительного потенциала и подповерхностный пик анаэробной активности. Вследствие ограниченной диффузии кислорода, скорость окисления сероводорода в поверхностном слое была сопоставима с темпами его образования в нижележащей толще грунта. Непосредственно на участке палеорула реки Чёрная, прилегающем к устью Севастопольской бухты, донные отложения отличались от грунтов на склоне большим уровнем аэробного потребления кислорода, а также содержанием восстановленных соединений, которое обусловлено более высокой скоростью их образования при относительно низких темпах окисления. Поглощение кислорода единицей донной поверхности в 0,6-см слое осадков Севастопольской бухты в среднем составляло $2,18 \text{ мкг} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$. В бухте Круглая наблюдали различия по динамике восстановленных соединений (H_2S) между окисленными фоновыми участками и зонами восстановленных грунтов (сульфурет). В сульфуретах расчётные данные концентрации, темпов окисления и образования сероводорода выше на 32, 29 и 57 % соответственно. Максимальной, до $4,05 \text{ мкг} \cdot \text{см}^{-3} \cdot \text{ч}^{-1}$, скорость утилизации органического вещества была в Севастопольской бухте и в прилегающей к ней акватории. Большая доля приходилась на анаэробную составляющую. Достаточно высокой она оказалась и в бухте Круглая, но здесь преобладала аэробная деструкция. Это связано с различиями как в целевом использовании бухт, так и в гранулометрическом составе донных осадков. В грунтах сульфуреты при скорости окисления органических веществ, равной таковой фонового участка, анаэробная утилизация протекала более чем в 2 раза интенсивнее. Её абсолютное значение было ближе к уровню, характерному для прибрежных участков открытого моря, в частности для палеорула реки Бельбек.

Ключевые слова: донные отложения, потребление кислорода, деструкция органического вещества, Чёрное море

При оценке состояния окружающей среды, в том числе донных отложений Чёрного моря, обычно приводят данные о содержании как органических веществ (далее — ОВ), так и возможных их окислителей [Горшкова, 1974; Орехова, 2010]. В частности, сообщалось, что доля органической составляющей в осадках бухт Гераклеяского полуострова колеблется в пределах 0,51–5,41 % [Орехова и др., 2018]. В широком диапазоне изменяется и концентрация кислорода. Так, было отмечено практически полное его отсутствие в донных отложениях Севастопольской бухты в тёплое время года: его содержание в придонном слое воды могло снижаться до 30 мкмоль·л⁻¹, что в 10 раз меньше концентраций в зимний период [Орехова, Коновалов, 2018a]. Если в Севастопольской бухте [Игнатъева и др., 2008; Моисеенко, Орехова, 2011; Osadchaya et al., 2003] регулярный мониторинг ещё позволяет выявлять определённые тренды, то в остальных акваториях единичные замеры дают возможность только констатировать уровень веществ в данный момент времени. Тем не менее их содержание является результирующей разнонаправленных процессов, интенсивность которых может сместить баланс в ту или иную сторону. Именно поэтому исследование таких динамических характеристик позволяет осуществлять как краткосрочное, так и долговременное прогнозирование. Пересчёт некоторых производных параметров скорости потребления кислорода даёт возможность представить интегральную картину происходящих в биоценозах процессов. Это, с одной стороны, формирование условий окружающей среды и способность к самоочищению, а с другой — состояние и устойчивость входящих в неё элементов. На основании стехиометрических уравнений предложены варианты расчёта возможных коэффициентов для перехода между различными показателями биологической активности сообщества [Сапожников, Метревели, 2015]. Таким образом, по изменению одного параметра можно отследить целый спектр характеристик. С целью изучения соотношения возможных темпов аэробной и анаэробной утилизации ОВ в различных районах крымского побережья была предпринята попытка проанализировать полученные автором данные по потреблению кислорода донными отложениями.

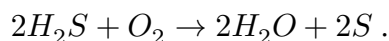
МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В большинстве обследованных акваторий (бухта Двужкорная, палеоруло реки Чёрная, Севастопольская и Балаклавская бухты) отбор проб производили с помощью дночерпателя Петерсена. Материалом для исследования служил поверхностный слой донных осадков толщиной 2 см, которым доверху заполняли ёмкости для транспортировки проб, исключая попадание в них воздуха. В бухте Круглая забор материала с этого же слоя из сульфуреты и фонового участка осуществлял водолаз шприцевыми трубками. Пробы в чистой прибрежной зоне заповедника «Мыс Мартыан» и в палеоруле реки Бельбек извлекали с глубины 4–6 м трубчатым пробоотборником типа «Румалот», снабжённым прозрачной акриловой трубкой диаметром 54 мм и высотой 30 см с запорным клапаном на обратном конце и грузом с крепёжной арматурой. Поднятые колонки грунта сохраняли, как правило, ненарушенное строение, что позволяло исследовать их послойно. Координаты точек и даты отбора проб приведены в табл. 1.

Содержание кислорода и Eh-потенциал (окислительно-восстановительный потенциал) измеряли, используя датчики LDO-оксиметра HQ40D и Sension 1 (Hach, США). Точность определения растворённого кислорода составляла $\pm 0,1$ мг·л⁻¹ в интервале 0,1–8,0 мг·л⁻¹. С целью стабилизации показаний Eh-потенциала датчик погружали в пробу на 10 мин, после этого фиксировали результат. Скорость потребления кислорода (далее — СПК) определяли в респирометрической камере объёмом 60 мл, заполненной морской водой и герметично соединённой с кислородным датчиком. Исходная концентрация кислорода в воде составляла 7–8 мг·л⁻¹. Пробу объёмом 0,2 см³ вносили в камеру, где она распределялась на площади 20 см², что соответствовало толщине слоя примерно 0,01 см. Результаты фиксировали с интервалом 1 ч в автоматическом режиме в течение 20–24 ч. На основании полученных данных в дальнейшем вычисляли среднюю СПК.

Из колонок грунта, извлечённых в районе мыса Мартьян, пробы отобраны с горизонтов 0–2 и 3–5 см, а в палеорусле реки Бельбек — 0–2, 2–4 и 4–6 см. Для каждого слоя применяли унифицированную схему расчёта СПК. Она предполагает проведение измерений в условиях максимальной доступности кислорода в поверхностном слое толщиной 0,01 см с последующей экстраполяцией на толщину 0,6 см с учётом особенности его диффузии в донные отложения [Чекалов, 2016].

Определение скорости кислородной нейтрализации восстановленных соединений (далее — КНВС) проводили аналогичным образом, предварительно подавив жизнедеятельность бактерий. Для этого в измерительную ёмкость вносили стрептомицин из расчёта конечной концентрации 0,1 мг·мл⁻¹; затем проводили инкубацию ёмкости при +8...+10 °С в течение всего периода измерения. С помощью 0,1N раствора серной кислоты снижали pH до 5 с целью смещения соотношения сернистых соединений в воде (S²⁻, HS⁻, H₂S) в сторону преобладания наиболее активно окисляемого сероводорода. Измерение содержания кислорода производили каждый час. На основании полученных данных рассчитывали среднюю скорость окисления сероводорода, учитывая, что в водных растворах H₂S окисляется, как правило, до серы и воды:



Скорость аэробного поглощения кислорода (далее — АПК) получали путём вычитания из соответствующих уровней суммарного поглощения КНВС. АПК и КНВС представлены в виде средних с доверительным интервалом ($p = 0,95$).

Для определения скорости обогащения (продукции) восстановленными соединениями сразу же после отбора пробы в лабораторных условиях проводили измерение КНВС до выхода на плато кривой изменения содержания кислорода, то есть стабилизации примерно на одном уровне показаний в течение более чем трёх измерений. По объёму израсходованного при этом кислорода вычисляли возможное содержание сероводорода. Параллельно часть пробы помещали, исключая попадание кислорода, в герметичные ёмкости, которые сохраняли в условиях близких к естественным. Продолжительность инкубации определяли экспериментально, в пределах 30–60 сут, по истечении которых повторно измеряли КНВС. Разность между исходным значением и повторным замером с учётом временного интервала позволяла рассчитать скорость образования восстановленных соединений.

Результаты по аэробному потреблению кислорода и динамике восстановленных соединений (H₂S) согласно стехиометрическим формулам [Орехова, Коновалов, 2018а; Сапожников, Метревели, 2015] выражены в виде скорости утилизации ОВ:



Концентрацию ОВ в донных отложениях определяли гравиметрическим методом после высушивания при +105 °С и дальнейшего прокалывания навесок при +500 °С [ГОСТ 26213-91, 1992; ПНД Ф 16.2.2:2.3:3.32-02, 2002].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В зависимости от степени изоляции исследованных акваторий точки отбора проб можно объединить в две группы — расположенные внутри относительно замкнутых бухт и в прибрежной зоне открытых участков моря. В первую группу включены станции в Севастопольской и Балаклавской бухтах и в бухте Круглая, с масштабным поступлением взвеси в донные отложения.

Так, в Севастопольской бухте скорость осадконакопления составляла 2,4 мм·год⁻¹, а в прибрежных районах Крыма — лишь 0,35 мм·год⁻¹ [Денисов, 1998]. Полученная нами СПК в первой группе изменялась в диапазоне 2,63–4,36 мкг·см⁻³·ч⁻¹, тогда как во второй, куда вошли станции в бухте Двужорная, у мыса Мартьян и в палеорусле реки Бельбек, значения не превышали 2,90 мкг·см⁻³·ч⁻¹ (табл. 1).

Таблица 1. Потребление кислорода и производные данные по динамике восстановленных соединений (H₂S) в донных отложениях прибрежных акваторий Крыма

Table 1. Oxygen consumption and derived data on the dynamics of reduced compounds (H₂S) in the bottom sediments of coastal waters of Crimea

Координаты точек отбора проб, дата	Слой, см	Eh, мВ	O ₂ , мкг·см ⁻³ ·ч ⁻¹		Восстановленные соединения (H ₂ S)		
			АПК	КНВС	Содержание, мкг·см ⁻³	Окисление, мкг·см ⁻³ ·ч ⁻¹	Продукция, мкг·см ⁻³ ·ч ⁻¹
Бухта Двужорная, 44.990°N, 35.36°E, 07.07.2012	0–0,6	–182	2,20 ± 1,00	0,70 ± 0,20	38	1,49	0,77
Мыс Мартьян, 44.509°N, 34.256°E, 13.08.2014	0–0,6	14	2,40 ± 0,19	0,27 ± 0,23	574	0,57	0,17
	3–3,6	–199	3,36 ± 1,07	0,35 ± 0,28	567	0,74	0,62
Палеорусло реки Бельбек, 44.631°N, 33.418°E, 21.05.2013	0–0,6	–193	1,27 ± 0,52	0,61 ± 0,13	609	1,30	0,34
	2–2,6	–176	2,46 ± 0,86	0,84 ± 0,60	777	1,79	0,54
	4–4,6	–184	9,43 ± 5,48	1,35 ± 0,99	1011	2,87	0,17
Палеорусло реки Чёрная, 44.618°N, 33.474°E, 26.05.2013	Русло, 0–0,6	–68	2,41 ± 0,78	0,28 ± 0,09	1320	0,60	1,07
	Склон, 0–0,6	–140	1,25 ± 0,43	0,43 ± 0,15	797	0,91	0,71
Севастопольская бухта, 44.615°N, 33.520°E, 12.06.2012	0–0,6	–	2,00 ± 0,59	0,63 ± 0,19	1345	1,34	1,00
Бухта Круглая, 44.602°N, 33.441°E, 27.07.2020	Фон, 0–0,6	30	3,39 ± 0,49	0,35 ± 0,18	750	0,75	0,15
	Сульфурета, 0–0,6	–72	3,14 ± 0,25	0,50 ± 0,21	1097	1,06	0,35
Балаклавская бухта, 44.496°N, 33.595°E, 23.10.2008	0–0,6	–209	3,98 ± 0,78	0,38 ± 0,03	703	0,81	–

Примечание: АПК — аэробное поглощение кислорода; КНВС — кислородная нейтрализация восстановленных соединений.

Note: АПК, aerobic oxygen consumption; КНВС, oxygen neutralization of reduced compounds.

На формирование осадков в палеорусле реки Чёрная оказывает влияние Севастопольская бухта, находящаяся под значительным антропогенным давлением [Орехова и др., 2013]. Этим, по-видимому, объясняется сходство между ними по ряду параметров, что не позволяет отнести район палеорусла ни к одной из групп. Как специфический объект палеорусла рек вблизи Севастополя рассмотрены в работе [Гулин, Коваленко, 2010]. Донные отложения в обеих группах представлены слабо заиленными песками и мелкодисперсными илами. Илистая фракция

характерна для осадков Севастопольской и Балаклавской бухт, палеорусел рек Чёрная и Бельбек. Остальные пробы представлены песками с незначительными следами заиления. В подавляющем большинстве проб зафиксированы отрицательные показания редокс-потенциала, указывающие на восстановленные условия среды.

Осадки у мыса Мартьян, являющегося заповедной территорией, и палеоруслу реки Бельбек различаются гранулометрическими характеристиками, антропогенным воздействием и, как следствие, концентрацией органических соединений. В то же время вертикальное зондирование толщи грунта в этих точках выявило рост с глубиной окислительного потенциала и подповерхностный пик анаэробной активности (см. табл. 1).

В 2008 г. в донных отложениях центральной части бухты Круглая был определён ряд параметров, включая суммарную СПК. Повторные исследования СПК и содержания ОВ, проведённые в ходе настоящей работы, не выявили существенных изменений этих параметров за прошедшее время. Скорость СПК колебалась в пределах $3,25\text{--}3,66 \text{ мкг}\cdot\text{см}^{-3}\cdot\text{ч}^{-1}$, а содержание ОВ составляло $33 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$.

Темпы образования восстановленных соединений зависели в том числе от гранулометрического состава донных отложений: в илах они были в 1,5–2 раза выше, чем в песках. Максимальные значения, более $1 \text{ мкг}\text{H}_2\text{S}\cdot\text{см}^{-3}\cdot\text{ч}^{-1}$, получены в илистых грунтах Севастопольской бухты. В целом в бухтах отмечен и более высокий уровень концентрации H_2S — до $1,4 \text{ мг}\cdot\text{см}^{-3}$. В пробах прибрежных участков открытых акваторий содержание H_2S не превышало в поверхностном слое $0,6 \text{ мг}\cdot\text{см}^{-3}$, а скорость образования — $0,77 \text{ мкг}\text{H}_2\text{S}\cdot\text{см}^{-3}\cdot\text{ч}^{-1}$. Исключением являлись донные отложения в палеорусле реки Чёрная, что можно объяснить влиянием Севастопольской бухты. Так, интенсивность сульфатредукции в поверхностном слое грунта в бухтах Севастополя достигала $93 \text{ мкМ}\cdot\text{дм}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1}$, или $0,132 \text{ мкг}\cdot\text{см}^{-3}\cdot\text{ч}^{-1}$ [Егоров и др., 2012]. Величины бактериального восстановления сульфатов в осадках северо-западного шельфа Чёрного моря составляли от 28,3 до $427,0 \text{ мг}\text{H}_2\text{S}\cdot\text{кг}^{-1}$ влажного осадка в сутки [Карначук, 1989].

Гидрологические особенности относительно замкнутых акваторий бухт, связанные с ограниченным водообменом, ослабленным волновым воздействием и, как правило, значительным поступлением органических и биогенных веществ, способствуют интенсивному осадконакопению [Ломакин, Попов, 2014; Орехова и др., 2013]. При достаточной аэрации это приводит к повышенной активности биохимических процессов в поверхностном слое грунтов.

Поступление кислорода в толщу восстановленных осадков также инициирует окислительные процессы, интенсивность которых может быть даже выше, чем на поверхности осадков. Так, в колонке грунта из палеоруслу реки Бельбек АПК возрастало с $1,27 \text{ мкг}\text{O}_2\cdot\text{см}^{-3}\cdot\text{ч}^{-1}$ на поверхности до $9,43 \text{ мкг}\text{O}_2\cdot\text{см}^{-3}\cdot\text{ч}^{-1}$ на глубине 4 см. Отмеченный здесь подповерхностный пик продукции восстановленных соединений связан, очевидно, с активацией сульфатредукции. Относительно поверхностного горизонта она повышается в 1,5–3,5 раза. В то же время окисление продуктов анаэробного разложения в грунтах палеоруслу вследствие недостаточной диффузии кислорода в илы ограничено лишь поверхностным слоем. Соответственно, послойное суммирование темпов образования H_2S и скорость его окисления в поверхностном слое оказываются вполне сопоставимыми. У мыса Мартьян, в более аэрированных песчаных грунтах, слой окисления восстановленных соединений получается несколько толще, и в сумме масштаб этого процесса превалирует над масштабом их продуцирования, что определяет положительные значения Eh.

Как уже отмечено выше, на формирование донных отложений в палеорусле реки Чёрная оказывает влияние близость устья Севастопольской бухты [Орехова и др., 2013]. Непосредственно в русле они отличались от грунтов на склоне бóльшим максимальным уровнем аэробного потребления кислорода, а также содержанием восстановленных соединений, которое обусловлено более высокой скоростью их образования при относительно низких темпах окисления.

Экспериментально измеренная СПК в 0,01-см слое осадков Севастопольской бухты в среднем составила $0,96 \text{ мкг}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{ч}^{-1}$ [Чекалов, 2016]. С учётом предполагаемой глубины проникновения кислорода (0,6 см) это соответствует $2,18 \text{ мкг}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{ч}^{-1}$. Ранее сообщалось [Орехова, Коновалов, 2018a], что рассчитанная согласно первому закону Фика величина потока кислорода через поверхность донных отложений бухты в холодное время года изменялась незначительно, составляя в среднем $2 \text{ моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$. Это значение соответствует $0,73 \text{ мкг}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{ч}^{-1}$, что несколько ниже полученного нами, однако, как отмечают сами авторы, не были учтены ряд геофизических факторов и высокая скорость протекания биохимических процессов. В другой работе [Орехова, Коновалов, 2018b] рассчитанные для крымского шельфа величины потока кислорода возрастали с $2,85 \text{ М}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$ в западной части до $3,55 \text{ М}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$ у южного побережья и далее до $4,26 \text{ М}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$ в восточной акватории, что соответствует 1,05; 1,31 и 1,56 $\text{мкг O}_2\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{ч}^{-1}$.

Совпадение настоящих и полученных ранее значений суммарного поглощения кислорода донными отложениями в бухте Круглая позволяет говорить о возможном сбалансированном состоянии этой системы. Несмотря на интенсивное рекреационное использование бухты, определяющую роль здесь, вероятно, играют гидрохимический режим и рыхлый состав песчаных грунтов, что обеспечивает свободное проникновение в их толщу кислорода. В целом донные отложения, в отличие от водных масс, являются более консервативной средой, инертность которой сглаживают как сезонные, так и межгодовые колебания гидрохимических параметров. В бухте выявлены зоны восстановленных грунтов с отрицательными значениями редокс-потенциала, называемые сульфуретами. Нами отмечены различия в динамике восстановленных соединений (H_2S) между осадками сульфурет и соседних окисленных участков. В сульфуретах расчётные данные концентрации, темпов окисления и образования H_2S были выше на 32, 29 и 57 % соответственно.

Исходя из полученных данных о СПК, в том числе при окислении восстановленных соединений, произведён расчёт возможных темпов деструкции ОВ (табл. 2). Сумма аэробной и анаэробной утилизации органических соединений оказалась максимальной, до $4,05 \text{ мкг}\cdot\text{см}^{-3}\cdot\text{ч}^{-1}$, в Севастопольской бухте и в прилегающей к ней акватории. При этом большая доля приходилась на анаэробную составляющую. Достаточно высокой она была и в бухте Круглая, но здесь преобладала аэробная деструкция. Это связано с различиями как в целевом использовании бухт, так и в гранулометрическом составе донных осадков. Рыхлые грунты, как правило, более аэрированы, что определяет преобладание окислительного типа метаболизма. Даже в сульфуретах песчаных грунтов бухты Круглая уровень аэробного окисления оказался так же высок, как и в фоновой точке. При этом интенсивность анаэробной утилизации ОВ различалась между ними вдвое, хотя её абсолютные значения оставались ближе к уровню, характерному для прибрежных участков открытого моря, в частности для палеоруслы реки Бельбек.

При вертикальном зондировании толщи грунта у мыса Мартьян и в палеорусле реки Бельбек отмечено повышение с глубиной способности как к аэробной, так и к анаэробной деструкции, что закономерно повторяет кислородный профиль. Так, в районе мыса Мартьян величины возрастали в слое 0–3 см с 1,93 до 2,70 и с 0,34 до 1,22 $\text{мкг}\cdot\text{см}^{-3}\cdot\text{ч}^{-1}$ соответственно. Абсолютные значения скоростей окисления ОВ в осадках палеоруслы реки Бельбек были несколько ниже — 1,02–1,98 $\text{мкг}\cdot\text{см}^{-3}\cdot\text{ч}^{-1}$. Разложение ОВ за счёт сульфатредукции в поверхностном горизонте здесь оказалось вдвое выше; значение, формируя пик 1,06 $\text{мкг}\cdot\text{см}^{-3}\cdot\text{ч}^{-1}$ на глубине 2 см, снижалось до 0,34 $\text{мкг}\cdot\text{см}^{-3}\cdot\text{ч}^{-1}$. В донных осадках Севастопольской бухты в поверхностном слое темпы анаэробной деструкции превысили темпы аэробной утилизации органики, достигнув 1,97 против 1,61 $\text{мкг}\cdot\text{см}^{-3}\cdot\text{ч}^{-1}$. Таким образом, большая вариативность присуща анаэробной составляющей. Проникновение кислорода в слои грунта глубже 1 см обычно весьма незначительно, в частности в Севастопольской бухте — не более чем на 0,5 см [Орехова и др., 2013]. В таком случае при отсутствии кислорода аэробная деструкция органики, в отличие от анаэробной, в нижележащих слоях практически прекращается. Отсюда, приняв во внимание интенсивность

анаэробных процессов во всей толще грунта, получаем приблизительно равный, а иногда и более высокий вклад анаэробнобиоза в суммарную деструкцию ОВ. Установлено, что сульфатредукция обеспечивает до 50 % минерализации органического углерода в морских отложениях [Jørgensen, 1982]. При этом за её счёт разлагается до 99 % органического углерода, расходуемого на сульфатредукцию и метаногенез [Карначук, 1989]. Всё это свидетельствует о важности участия сульфатредукторов как в глобальном цикле серы, так и в цикле углерода.

Таблица 2. Содержание органического вещества и расчётные скорости его аэробной и анаэробной деструкции в донных отложениях прибрежных акваторий Крыма

Table 2. Content of organic matter and calculated rates of its aerobic and anaerobic destruction in the bottom sediments of coastal waters of Crimea

Точка отбора проб	Т, °С	Слой, см	Органическое вещество, мг·см ⁻³	Деструкция органического вещества, мкг·см ⁻³ ·ч ⁻¹	
				аэробная	анаэробная
Бухта Двужорная	+24	0–0,6	25	1,77	1,52
Мыс Мартъян	+24	0–0,6	17	1,93	0,34
		3–3,6	24	2,70	1,22
Палеоруло реки Бельбек	+21	0–0,6	45	1,02	0,67
		2–2,6	54	1,98	1,06
		4–4,6	46	7,58	0,34
Палеоруло реки Чёрная	+20	Руло, 0–0,6	68	1,94	2,11
		Склон, 0–0,6	51	1,01	1,40
Севастопольская бухта	+21	0–0,6	60	1,61	1,97
Бухта Круглая	+25	Фон, 0–0,6	41	2,73	0,30
		Сульфурета, 0–0,6	34	2,52	0,69
Балаклавская бухта	+19	0–0,6	61	3,18	–

Вывод. Зарегистрированы определённые различия по темпам использования кислорода и утилизации органики в донных отложениях относительно замкнутых бухт и открытых акваторий. Прежде всего это связано с особенностями гидрологии, осадконакопления и интенсивности использования акваторий человеком. Так, в зависимости от уровня антропогенной нагрузки и состава донных отложений преобладает либо аэробная деструкция органического вещества, как в бухте Круглая, либо анаэробная, что характерно для грунтов Севастопольской бухты. В ложе палеорула реки Чёрная отмечен более высокий уровень потребления кислорода и содержания восстановленных соединений, чем на склонах. Это можно объяснить превалированием процессов их образования над окислением. Зафиксированы различия по динамике восстановленных соединений (H₂S) между участками восстановленных грунтов (сульфуреты) и окисленными фоновыми. В сульфурете расчётные данные концентрации, темпов окисления и образования сероводорода выше на 32, 29 и 57 % соответственно. В ней более чем в 2 раза интенсивнее происходит анаэробное разложение органики, тогда как по скорости её окисления различия выявлены не были. В толще грунта у мыса Мартъян и в палеоруле реки Бельбек установлены рост окислительного потенциала с глубиной и подповерхностный пик анаэробной активности. При этом, вследствие ограниченной диффузии кислорода, скорость окисления сероводорода в поверхностном горизонте и послонная сумма темпов его образования во всей толще грунта оказались сопоставимы. По этой же причине вклад в деструкцию органического вещества процессов анаэробнобиоза зачастую равен, а иногда и больше доли, приходящейся на аэробный путь.

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).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Горшкова Т. И. Биогеохимия современных морских осадков и их биологическое значение // *Труды ВНИРО*. 1974. Т. 48, вып. 1, ч. 2. С. 135–144. [Gorshkova T. I. Biogeochemistry of modern marine sediments and their biological significance. *Trudy VNIRO*, 1974, vol. 48, iss. 1, pt 2, pp. 135–144. (in Russ.)]
2. ГОСТ 26213-91. Почвы. Методы определения органического вещества : взамен ГОСТ 26213-84; введ. 1993-07-01. Москва : Издательство стандартов, 1992. 8 с. [GOST 26213-91. *Pochvy. Metody opredeleniya organicheskogo veshchestva* : vzamen GOST 26213-84; vved. 1993-07-01. Moscow : Izdatel'stvo standartov, 1992, 8 p. (in Russ.)]
3. Гулин М. Б., Коваленко М. В. Палеоруслы рек Чёрная и Бельбек на шельфе юго-западного Крыма – новый объект экологических исследований // *Морской экологический журнал*. 2010. Т. 9, № 1. С. 23–31. [Gulin M. B., Kovalenko M. V. Paleo-rivers Chernaya and Belbek at the continental shelf of southwestern Crimea – new object of ecological researches. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2010, vol. 9, no. 1, pp. 23–31. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1051>
4. Денисов В. И. Закономерности образования взвешенного материала на шельфе Чёрного моря : дис. ... канд. геогр. наук : 11.00.01. Ростов-на-Дону, 1998. 299 с. [Denisov V. I. *Zakonomernosti obrazovaniya vzveshennogo materiala na shel'fe Chernogo morya*. [dissertation]. Rostov-on-Don, 1998, 299 p. (in Russ.)]
5. Егоров В. Н., Пименов Н. В., Малахова Т. В., Канапацкий Т. А., Артёмов Ю. Г., Малахова Л. В. Биогеохимические характеристики распределения метана в воде и донных осадках в местах струйных газовыделений в акватории Севастопольских бухт // *Морской экологический журнал*. 2012. Т. 11, № 3. С. 41–52. [Egorov V. N., Pimenov N. V., Malakhova T. V., Artemov Yu. G., Kanapatsky T. A., Malakhova L. V. Biogeochemical characteristics of methane distribution in sediment and water at the gas seepage site of Sevastopol bays. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2012, vol. 11, no. 3, pp. 41–52. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1230>
6. Игнатьева О. Г., Овсяный Е. И., Романов А. С., Коновалов С. К., Орехова Н. А. Оценка состояния карбонатной системы вод и изменения содержания органического углерода в донных осадках Севастопольской бухты по данным наблюдений за 1998–2005 годы // *Морской гидрофизический журнал*. 2008. № 2. С. 57–67. [Ignat'eva O. G., Ovsyanyi E. I., Romanov A. S., Konovalov S. K., Orekhova N. A. Analysis of state of the carbonate system of waters and variations of the content of organic carbon in bottom sediments of the Sevastopol Bay in 1998–2005. *Morskoi gidrofizicheskii zhurnal*, 2008, no. 2, pp. 57–67. (in Russ.)]
7. Карначук О. В. Бактериальная сульфатредукция в прибрежных морских осадках : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.07. Абовян, 1989. 23 с. [Karnachuk O. V. *Bakterial'naya sul'fatreduksiya v pribrezhnykh morskikh osadkakh* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.07. Abovyan, 1989, 23 p. (in Russ.)]
8. Ломакин П. Д., Попов М. А. Оценка степени загрязнения и перспектива экологических исследований вод Балаклавской бухты // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 2014. Вып. 28. С. 195–213. [Lomakin P. D., Popov M. A. Otsenka stepeni zagryazneniya i perspektiva ekologicheskikh issledovaniy vod Balaklavskoi bukhty. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*, 2014, iss. 28, pp. 195–213. (in Russ.)]
9. Моисеенко О. Г., Орехова Н. А. Исследование механизма многолетней эволюции цикла углерода в экосистеме Севастопольской бухты // *Морской гидрофизический журнал*. 2011. № 2. С. 72–83. [Moiseenko O. G., Orekhova N. A. Investigation of the mechanism of the long-term evolution of the carbon cycle in the ecosystem of the Sevastopol Bay. *Morskoi gidrofizicheskii zhurnal*, 2011, no. 2, pp. 72–83. (in Russ.)]
10. Орехова Н. А. Гипоксия и аноксия в донных осадках крымского побережья // *География та туризм : науковий збірник / відп. ред. Я. Б. Олійник*. Київ : Альтерпрес, 2010. Вип. 4. С. 146–152. [Orekhova N. A. Gipoksiya i anoksiya v donnykh osadkakh krymskogo

- poberezh'ya. In: *Neohrafiia ta turyzm : naukovyi zbirnyk* / Ya. B. Oliinyk (Ed.). Kyiv : Al'terpres, 2010, iss. 4, pp. 146–152. (in Russ.)]
11. Орехова Н. А., Моисеенко О. Г., Коновалов С. К. Исследование геохимических характеристик Севастопольской бухты // *Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона* : материалы VIII Международной конференции, 26–27 июня 2013 г. Керчь : ЮгНИРО, 2013. С. 55–58. [Orekhova N. A., Moiseenko O. G., Konovalov S. K. Study of the Sevastopol Bay geochemical features. *Current Fishery and Environmental Problems of the Azov and Black Seas Region* : materials of VIII International Conference. Kerch, 26–27 June, 2013. Kerch : YugNIRO Publishers, pp. 55–58. (in Russ.)]
 12. Орехова Н. А., Коновалов С. К. Кислород и сульфиды в донных отложениях прибрежных районов Севастопольского региона // *Океанология*. 2018а. Т. 58, № 5. С. 739–750. [Orekhova N. A., Konovalov S. K. Oxygen and sulfides in bottom sediments of the coastal Sevastopol region of Crimea. *Okeanologiya*, 2018a, vol. 58, no. 5, pp. 739–750. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0030157418050106>
 13. Орехова Н. А., Коновалов С. К. Кислород и сульфиды в верхнем слое донных отложений Чёрного моря // *Система Чёрного моря* / ред. А. П. Лисицын. Москва : Научный мир, 2018b. С. 542–559. [Orekhova N. A., Konovalov S. K. Kislород i sul'fidy v verkhnem sloe donnykh otlozhenii Chernogo morya. In: *Sistema Chernogo morya* / A. P. Lisitsyn (Ed.). Moscow : Nauchnyi mir, 2018b, pp. 542–559. (in Russ.)]
 14. Орехова Н. А., Овсяный Е. И., Гуров К. И., Попов М. А. Органическое вещество и гранулометрический состав современных донных отложений Балаклавской бухты (Чёрное море) // *Морской гидрофизический журнал*. 2018. № 6. С. 523–533. [Orekhova N. A., Ovsyany E. I., Gurov K. I., Popov M. A. Organic matter and grain-size distribution of the modern bottom sediments in the Balaklava Bay (the Black Sea). *Morskoi gidrofizicheskii zhurnal*, 2018, no. 6, pp. 523–533. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2018-6-523-533>
 15. ПНД Ф 16.2.2:2.3:3.32-02. *Количественный химический анализ почв. Методика выполнения измерений содержания сухого и прокалённого остатка в твёрдых и жидких отходах производства и потребления, осадках, шламах, активном иле, донных отложениях гравиметрическим методом* / Государственный комитет РФ по охране окружающей среды. Москва, 2002. 15 с. [PND F 16.2.2:2.3:3.32-02. *Kolichestvennyi khimicheskii analiz pochv. Metodika vypolneniya izmerenii sodержaniya sukhogo i prokalennogo ostatka v tverdykh i zhidkikh otkhodakh proizvodstva i potrebleniya, osadkakh, shlamakh, aktivnom ile, donnykh otlozheniyakh gravimetricheskim metodom* / Gosudarstvennyi komitet RF po okhrane okruzhayushchei sredy. Moscow, 2002, 15 p. (in Russ.)]
 16. Сапожников В. В., Метревели М. П. Стехиометрическая модель органического вещества – основа количественного изучения продукционно-деструкционных процессов в океане // *Труды ВНИРО*. 2015. Т. 155. С. 137–141. [Sapozhnikov V. V., Metrevely M. P. Organic matter stoichiometry as a basis for quantitative studies of production and destruction processes in the oceans. *Trudy VNIRO*, 2015, vol. 155, pp. 137–141. (in Russ.)]
 17. Чекалов В. П. Абсорбция кислорода донными осадками прибрежных районов Севастополя (Чёрное море) в процессе утилизации органического вещества // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 4. С. 44–52. [Chekalov V. P. Oxygen absorption in the oxidation of organic compounds in the coastal sediments of Sevastopol (the Black Sea). *Morskoi biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 4, pp. 44–52. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.4.06>
 18. Jørgensen B. B. Mineralization of organic matter in the sea bed—the role of sulphate reduction. *Nature*, 1982, vol. 296, pp. 643–645. <https://doi.org/10.1038/296643a0>
 19. Osadchaya T. S., Ovsyany E. I., Kemp R., Romanov A. S., Ignatieva O. G. Organic carbon and oil hydrocarbons in bottom sediments of Sevastopol Bay (the Black Sea). *Morskoi ekologicheskij zhurnal*, 2003, vol. 2, no. 2, pp. 94–101. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/711>

**RELATIONSHIP OF THE PROCESSES
OF AEROBIC OXIDATION AND ANAEROBIC DESTRUCTION
OF ORGANIC MATTER
IN THE BOTTOM SEDIMENTS OF COASTAL WATERS OF CRIMEA
(BLACK SEA)**

V. P. Chekalov

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

The relationship between water masses and bottom sediments is obvious. This primarily refers to the formation of oxygen regime and self-purification of water bodies. Stoichiometric ratios allow assessing certain parameters of energy metabolism associated with oxygen consumption. The aim of this work is to determine the possible contribution of aerobic and anaerobic processes to the destruction of organic matter in bottom sediments of various areas of the Crimean coast by interpreting the data on oxygen consumption. The total oxygen consumption rate was measured using a respirometry camera hermetically connected to an HQ40D oxygen sensor with LDO oximeter. To suppress bacterial activity and reveal the rate of oxidation of reduced anaerobiotic products, the antibiotic streptomycin was used. Vertical sounding of the bottom sediment strata in the Belbek River paleochannel showed an increase with depth of oxidative potential and a subsurface peak of anaerobic activity. Due to the limited diffusion of oxygen, the rate of hydrogen sulfide oxidation in the surface layer was comparable to the rate of its formation in the underlying sediment layer. A higher level of aerobic oxygen consumption and content of reduced compounds was observed in the bottom sediments of the Chernaya River paleochannel in contrast to its slopes. Increased concentration of hydrogen sulfide is due to the higher rate of its formation at relatively low rates of oxidation. In the Sevastopol Bay, the experimentally measured oxygen consumption by a unit of the bottom surface in the 0.6-cm sediment layer averaged $2.18 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$. In the Kruglaya Bay, certain differences in the dynamics of reduced compounds (H_2S) were registered between the oxidized background areas and the zones of reduced bottom sediments (sulfurettes). In sulfurettes, the calculated values for concentration, oxidation rate, and formation of hydrogen sulfide were higher by 32, 29, and 57%, respectively. The maximum rate of organic matter decomposition, up to $4.05 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$, was recorded in the Sevastopol Bay and the adjacent water areas, with the anaerobic component accounting for a larger share. The share turned out to be quite high in the Kruglaya Bay as well, but there, aerobic destruction prevailed. This is due to differences in both the targeted use of the bays and the granulometric composition of bottom sediments. In sulfurette sediments, against the backdrop of the rate of oxidation of organic substances equal to that of the background area, anaerobic utilization occurred more than 2 times more intensive. Its absolute value corresponded to the level characteristic of the open-sea coastal areas, in particular, the Belbek River paleochannel.

Keywords: bottom sediments, oxygen consumption, destruction of organic matter, Black Sea

UDC 593.933.7-045.35(262.5.04:560)

**FIRST FIND OF THE STARFISH, *ASTERIAS RUBENS* LINNAEUS, 1758,
OFF THE ANATOLIAN COAST OF THE BLACK SEA (SINOP)**

© 2023 E. Aydemir-Çil¹, Z. Birinci-Özdemir²,
and S. Özdemir³

¹Environmental Engineering Department, Faculty of Engineering and Architecture
of Sinop University, Sinop, Turkey

²Marine Biology Department, Fisheries Faculty of Sinop University, Sinop, Turkey

³Fishing Technology Department, Fisheries Faculty of Sinop University, Sinop, Turkey
E-mail: eylemaydemir@sinop.edu.tr

Received by the Editor 08.07.2022; after reviewing 25.01.2023;
accepted for publication 04.08.2023; published online 21.09.2023.

Starfish *Asterias rubens* was found as the first record from the Anatolian coast of the Black Sea (Sinop). This alien starfish was reported in 1996 in the Bosphorus Strait (the Marmara Sea). In 2009, *A. rubens* was registered off Karasu and Sakarya coasts in the Western Black Sea. *A. rubens* (8 cm in diameter; wet weight 12.970 g) was sampled by a commercial demersal trawl on the sandy-mud bottom at 85.5-m depth on 12 February, 2022, on the Anatolian coast of the Black Sea, which indicates further expansion of its areal in the sea.

Keywords: starfish, *Asterias rubens*, alien species, Black Sea, Turkey

Asterias rubens Linnaeus, 1758 is a fairly common species in the northeastern Atlantic Ocean [Budd, 2008]. Most of the species in the Black Sea are migrants of Atlantic origin that reached the Pontiac basin with the reopening of the Bosphorus 7,000–10,000 years ago [Öztürk B., Öztürk A., 1996]. Some of the migrant species [such as *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1865, *Beroe ovata* Bruguière, 1789, and *Anadara inaequalis* (Bruguière, 1789)] have arrived with ship ballast waters. The Bosphorus Strait of Istanbul provided the connection between the Mediterranean Sea and the Atlantic Ocean, as well as the Black Sea. Mediterranean migrants are the largest community of organisms in the Black Sea biota and account for 80% of the total number of species [Exotic Species, 2001].

Although the Black Sea has a great habitat diversity, species diversity is low due to low salinity. This provides favorable conditions for the spread of alien species [CIESM, 2010]. The phylum Echinodermata is represented by approximately 7,000 living species [Pawson, 2007]. Species of this phylum have been recorded in the Sea of Marmara since 1990 [Albayrak, 1996; Karhan et al., 2007; Yüce, Sadler, 2000].

The release of ballast waters from ships facilitates the inter-sea migration of planktotrophic larvae of non-native species. It is thought that *A. rubens* was transported to the Sea of Marmara that way [Zibrowius, 2002]. Nevertheless, it should be considered that current systems affect the dynamics of the spread of alien species [Jaspers et al., 2018].

The aim of this article is to report the Atlantic starfish *Asterias rubens* on Turkish Black Sea coast, which can be considered an indicator of the spread of this species along the coast of the Black Sea from Marmara. It is the first record of this alien species from the Anatolian coast of the Black Sea.

MATERIAL AND METHODS

A single specimen of *A. rubens* (8 cm in diameter; weight 12.970 g) (Fig. 1) was sampled by a commercial demersal trawl (codend mesh size 40 mm) off İnceburun (42°08'765"N, 34°51'895"E) and Sarikum (42°06'886"N, 34°52'274"E), Sinop area of the Anatolian Turkey coast (Fig. 2), on the sandy-mud bottom, at average depth 85.5 m and temperature +8.4 °C, on 12 February, 2022. The sample was preserved in 96% ethanol.

The analysis of morphological characteristics and description of the starfish were carried out in the Laboratory of the Fisheries Faculty of Sinop University.

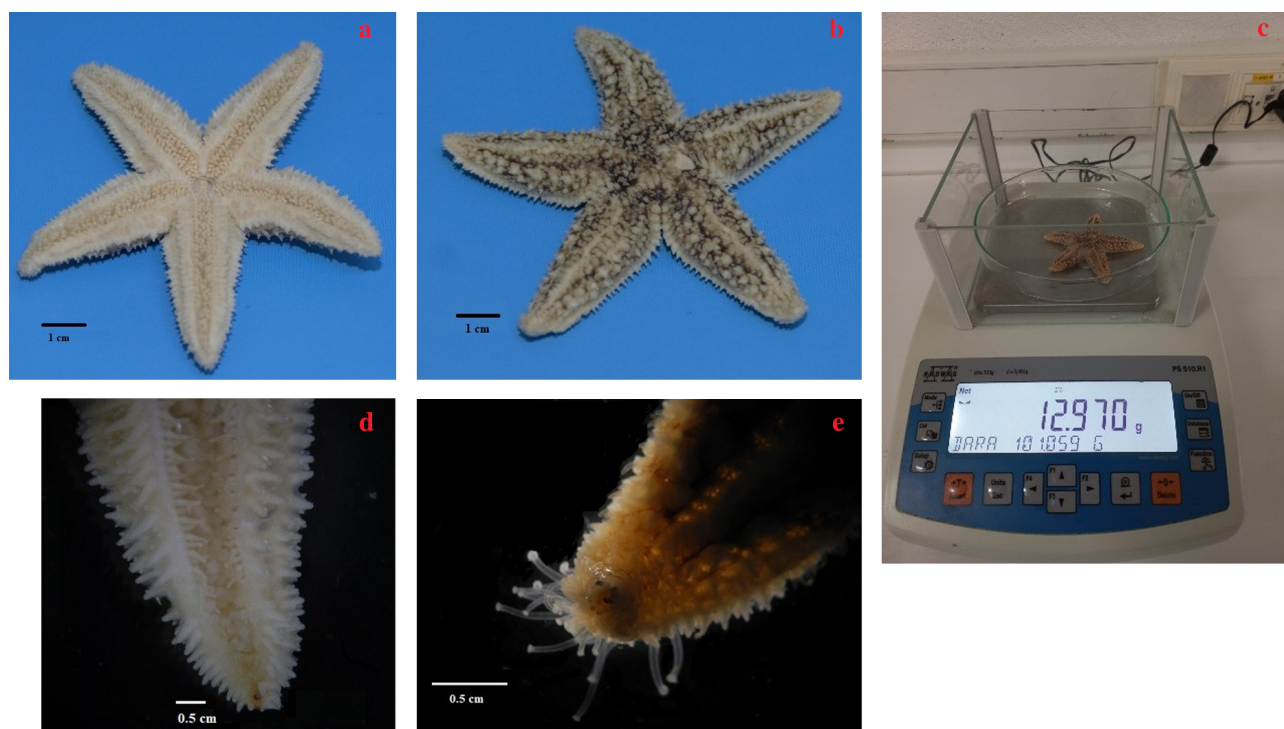


Fig. 1. *Asterias rubens* (8 cm in diameter) captured at Sinop, the Black Sea (original photos)

Рис. 1. *Asterias rubens* (8 см в диаметре), выловленная в районе Синопа, Чёрное море (оригинальные фотографии)

Body of the starfish is generally small and disc-shaped. The five arms begin to narrow at the base; the average diameter is 35 mm. On the aboral side, there are small cream spots at the base of the spines, while the arms are cream-colored, with a brown spot at the tips. The body wall is soft and flexible. There are numerous papules on the surface [Müller, Troschel, 1842].

The bottom of the starfish is covered with hundreds of tube feet that are used to walk, cling to rocks, and catch prey. With these tiny legs, *A. rubens* moves at speeds of 30 cm per minute, or 60 feet per hour [Dale, 1997].

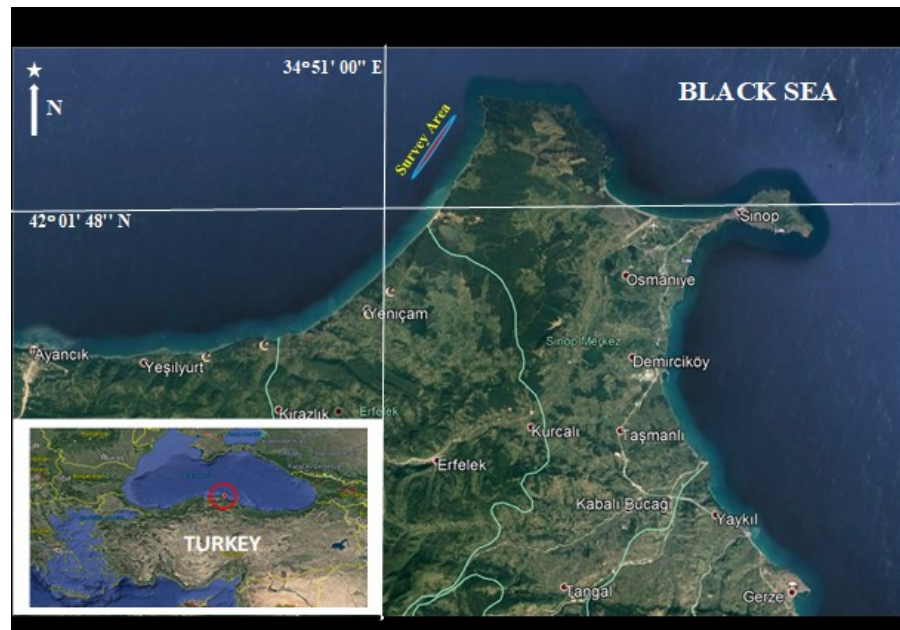


Fig. 2. Location of the survey area

Рис. 2. Карта района исследований

RESULTS AND DISCUSSION

Habitat. *Asterias* species are found on hard, rocky, sandy, or soft substrates, with most species preferring rocky sea bottoms. In winter, *A. rubens* activity is confined to the bottom. Sea stars are able to attach to hard surfaces and move well [Hennebert et al., 2010], but the movement and attachment systems are dysfunctional on non-adhesive, *i. e.* soft, substrates [Anger et al., 1977]. Physical parameters significantly constrain species abundance, physical activity, and predation rates [Hancock, 1955].

It is known that environmental conditions, such as temperature, salinity, and hydrodynamic regime, affect distribution, life cycle, nutrition, abundance, and performance of *A. rubens* [Menge et al., 1994].

In a study conducted by Y. Ceylan and S. Gül [2021], based on current *A. rubens* distribution, it was reported that temperature is the most restrictive environmental variable.

Feeding. *A. rubens* feeds on a wide range of living organisms and carcasses, most of which are composed of macroinvertebrates, including molluscs, polychaetes, and other echinoderms. Sometimes, small crustaceans are caught by suction discs of tube feet. *A. rubens* feeds mainly on molluscs, especially bivalves and snails. Digestive enzymes enter the hunt along with the everted stomach lining to further aid digestion. The starfish can also use its tube feet to open a bivalve [Pearse et al., 1987]. However, their food seems to consist largely of bivalve molluscs [Budd, 2008; Chadwick, 1923]. Therefore, there is no problem for this species to find food in the Black Sea, because *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, a mytilid bivalve, forms very large populations on the coast of this sea [Hancock, 1958]. *M. galloprovincialis* is a species of high economic significance which is cultivated in countries bordering the Black Sea, and it is important in terms of creating habitats for many hydrobionts [Zaitsev, Mamaev, 1997].

While the spread of *A. rubens* has been reported around Marmara and in the Bosphorus system for more than 20 years, it is detected for the first time in the current research area.

As a result, new studies are needed to understand the current state of *A. rubens* in the Black Sea and its effects on the ecosystem. For the Black Sea, which responds quickly to changes in the ecosystem, the existence and spread of the species is important. The spread of *A. rubens* to the shores of Karasu and Sakarya in the Sea of Marmara, the Bosphorus system, and the Western Black Sea has been reported for more than two decades [Albayrak, 1996; Ceylan, Gül, 2021; Dalgıç et al., 2009; Karhan et al., 2007;

Öztoprak et al., 2014; Yüce, Sadler, 2000], and it was detected for the first time on the shores of Sinop in this study. As a result of this research, it has been proved that this species has spread to the Anatolian coast of the Black Sea region.

REFERENCES

- Albayrak S. Echinoderm fauna of the Bosphorus (Turkey). *Oebalia: International Journal of Marine Biology and Oceanography*, 1996, vol. 22, pp. 25–32.
- Anger K., Rogal U., Schriever G., Valentin C. *In-situ* investigations on the echinoderm *Asterias rubens* as a predator of softbottom communities in the Western Baltic Sea. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 1977, vol. 29, pp. 439–459. <https://doi.org/10.1007/BF01609982>
- Budd G. C. *Asterias rubens*. Common starfish. In: Tyler-Walters H. *Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information Reviews* : [site]. Plymouth : Marine Biological Association of the United Kingdom, 2008. URL: <https://www.marlin.ac.uk/species/detail/1194> [accessed: 07.03.2022].
- Chadwick H. C. *Asterias*. In: *L. M. B. C. Memoirs on Typical British Marine Plants and Animals*, 1923, vol. 25, 63 p.
- Ceylan Y., Gül S. Potential habitats of an alien species (*Asterias rubens* Linnaeus, 1758) in the Black Sea: Its current and future distribution patterns. *Environmental Science and Pollution Research*, 2021, vol. 29, pp. 19563–19571. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-17171-5>
- CIESM, 2010. *Climate Forcing and Its Impacts on the Black Sea Marine Biota*. Monaco : CIESM Publisher, 2010, 152 p. (CIESM Workshop Monographs / [F. Briand (Ed.)] ; no. 39).
- Dale J. *How Starfish Move – And the Water Vascular System* : [site], 1997. URL: <http://www.madrepore.com/science/movement.htm> [accessed: 07.04.2000].
- Dalgıç G., Ceylan Y., Şahin C. The Atlantic starfish, *Asterias rubens* Linnaeus, 1758 (Echinodermata: Asteroidea: Asteroidea) spreads in the Black Sea. *Aquatic Invasions*, 2009, vol. 4, iss. 3, pp. 485–486. <https://doi.org/10.3391/ai.2009.4.3.7>
- Exotic Species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas* / Y. Zaitsev, B. Öztürk (Eds). Istanbul, Turkey : Turkish Marine Research Foundation, 2001, 267 p.
- Hancock D. A. The feeding behavior of starfish on Essex oyster beds. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1955, vol. 34, iss. 2, pp. 313–331. <https://doi.org/10.1017/S0025315400027685>
- Hancock D. A. Notes on starfish on an Essex oyster bed. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1958, vol. 37, iss. 3, pp. 565–589. <https://doi.org/10.1017/S0025315400005622>
- Hennebert E. D., Haesaerts P., Dubois P., Flammang P. Evaluation of the different forces brought into play during tube foot activities in sea stars. *Journal of Experimental Biology*, 2010, vol. 213, iss. 7, pp. 1162–1174. <https://doi.org/10.1242/jeb.037903>
- Jaspers C., Huwer B., Antajan E., Hosia A., Hinrichsen H.-H., Biastoch A., Angel D., Asmus R., Augustin Ch., Bagheri S., Beggs S. E., Balsby Th. J. S., Boersma M., Bonnet D., Christensen J. T., Dänhardt A., Delpy F., Falkenau T., Finenko G., Fleming N. E. C., Fuentes V., Galil B., Gittenberger A., Griffin D. C., Haslob H., Javidpour J., Kamburska L., Kube S., Langenberg V. T., Lehtiniemi M., Lombard F., Malzahn A., Marambio M., Mihneva V., Møller L. F., Niermann U., Okyar M. I., Özdemir Z. B., Pitois S., Reusch Th. B. H., Robbens J., Stefanova K., Thibault D., van der Veer H. W., Vansteenbrugge L., van Walraven L., Woźniczka A. Ocean current connectivity propelling the secondary spread of a marine invasive comb jelly across western Eurasia. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, vol. 27, iss. 7, pp. 814–827. <https://doi.org/10.1111/geb.12742>
- Karhan S. Ü., Kalkan E., Yokeş B. First record of the Atlantic starfish, *Asterias rubens* (Echinodermata: Asteroidea) from the Black Sea. *Marine Biodiversity Records*, 2007, vol. 1, article no. 63 (3 p.).
- Menge B. A., Berlow E. L., Blanchette C. A., Navarrete S. A., Yamada S. B. The keystone species concept: Variation in interaction strength

- in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monographs*, 1994, vol. 64, iss. 3, pp. 249–286. <http://dx.doi.org/10.2307/2937163>
16. Müller J., Troschel F. H. *System der Asteriden, 1. Asteroidea, 2. Ophiuroidea*. Braunschweig : F. Vieweg und Sohn, 1842, 134 p., 12 pls. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.11715>
17. Öztürk B., Öztürk A. A. On the biology of the Turkish straits system. In: *Dynamics of Mediterranean Straits and Channels* / F. Briand (Ed.). Monaco : Musée océanographique, 1996, pp. 205–221. (CIESM Science Series ; no. 2). (Bulletin de l'Institut océanographique ; no. special 17). https://ciesm.org/online/monographs/CSS-2/CSS_2_205_221.pdf
18. Öztoprak B., Doğan A., Dağlı E. Checklist of Echinodermata from the coasts of Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 2014, vol. 38, no. 6, pp. 892–900. <https://doi.org/10.3906/zoo-1405-82>
19. Pawson D. L. Phylum Echinodermata. *Zootaxa*, 2007, vol. 1668, no. 1, pp. 749–764. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1668.1.31>
20. Pearse V., Pearse J., Buchsbaum M., Buchsbaum R. *Living Invertebrates*. Boston, Massachusetts : Blackwell Scientific Publications, 1987, 848 p.
21. Yüce Ö., Sadler K. C. Boğaz ve Marmara'da bulunan iki baskın denizyıldızı türünün üreme periodlarının saptanması. In: *Proceedings of SBT, 4th National Meeting of Underwater Science and Technology* / S. Hamarat, V. Evrin (Eds). İstanbul, Turkey, 2000, pp. 45–49. (in Turkish).
22. Zaitsev Y., Mamaev V. *Marine Biological Diversity in the Black Sea: A Study of Change and Decline*. New York : United Nations Publications, 1997, 208 p.
23. Zibrowius H. Assessing scale and impact of ship-transported alien fauna in the Mediterranean. In: CIESM, 2002. *Alien Marine Organisms Introduced by Ships in the Mediterranean and Black Sea*. Monaco : CIESM Publisher, 2002, pp. 63–68. (CIESM Workshop Monographs ; no. 20).

ПЕРВАЯ НАХОДКА МОРСКОЙ ЗВЕЗДЫ *ASTERIAS RUBENS* LINNAEUS, 1758 У АНАТОЛИЙСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЧЁРНОГО МОРЯ (ГОРОД СИНОП)

Е. Айдемир-Чиль¹, З. Биринчи-Оздемир², С. Оздемир³

¹Кафедра инженерной защиты окружающей среды, инженерно-архитектурный факультет Синопского университета, Синоп, Турция

²Кафедра морской биологии, факультет рыболовства Синопского университета, Синоп, Турция

³Кафедра технологии рыболовства, факультет рыболовства Синопского университета, Синоп, Турция
E-mail: eylemaydemir@sinop.edu.tr

Атлантическая морская звезда *Asterias rubens* впервые обнаружена у Анатолийского побережья Чёрного моря (город Синоп). В 1996 г. этот вид-вселенец был найден в проливе Босфор (Мраморное море). В 2009 г. морская звезда зарегистрирована у берегов Карасу и Сакарья в западной части Чёрного моря. Особь *A. rubens* (диаметр — 8 см; сырой вес — 12,97 г) поймана 12 февраля 2022 г. донным тралом на песчано-илистом дне на глубине 85,5 м у Анатолийского побережья Чёрного моря. Это свидетельствует о дальнейшем расширении ареала морской звезды в море.

Ключевые слова: морская звезда, *Asterias rubens*, виды-вселенцы, Чёрное море, Турция

ЗАМЕТКИ

УДК 593.1-14:[57.044:546.47]

**НАРУШЕНИЕ КООРДИНАЦИИ ДВИЖЕНИЙ
HOILUNGIA HONGKONGENSIS (PLACAZOZA)
В ПРИСУТСТВИИ ИОНОВ Zn^{2+}**

© 2023 г. А. В. Кузнецов, Н. И. Бобко

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: kuznet61@gmail.com

Поступила в редакцию 24.05.2021; после доработки 26.06.2023;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 21.09.2023.

Hoilungia hongkongensis принадлежит к типу пластинчатые (Placozoa) — простейшим многоклеточным организмам с динамическим планом строения тела. В поддержании целостности этих животных важную роль играют ионы кальция. В настоящей работе экспериментально изучено влияние ионов цинка на взаимодействие клеток *H. hongkongensis*. При увеличении концентрации ионов Zn^{2+} на 20–25 мкМ нарушается согласованность амёбоидного движения, что приводит к образованию «ветвистых» форм животного. Локомоторные реснитчатые клетки двигаются хаотично и независимо друг от друга. Эксперименты показали, что контактное взаимодействие клеток *H. hongkongensis* важно для скоординированных движений организма, в то время как ионы цинка могут конкурировать с ионами кальция, нарушая регуляцию и разрушая связь между клетками.

Ключевые слова: пластинчатые, локомоция, ионы кальция и цинка

Возможно, что микроэлементы сыграли важную роль как катализаторы зарождения жизни на Земле. Изменение состава микроэлементов в океанах в течение геологического времени позволяет предполагать, как их доступность в морской среде влияла на ранние этапы биологической эволюции [Dupont et al., 2006]. Так, избыток Fe, Co и Cu в архейской эре способствовал их широкому использованию прокариотами. В палеопротерозое-мезопротерозое происходило увеличение содержания Mo в океане и заметное снижение Fe, Co и Cu, что способствовало появлению альтернативных путей метаболизма и возникновению эукариот. Общее увеличение концентрации таких элементов, как Mo, Zn, Ni и Cu, в неопротерозое и кембрии было благоприятным для усложнения и диверсификации древней биоты [Robbins et al., 2016]. Высказано мнение, что появление первых пластинчатых организмов связано с отношением концентраций ионов Mg^{2+} и Ca^{2+} в арагонитовом океане в эдиакарский или криогенный периоды [Erwin, 2015; Mayorova et al., 2018].

Гонконгская хойлунгия *Hoilungia hongkongensis* Eitel, Schierwater & Wörheide, 2018 (гаплотип H13), как и трихоплакс *Trichoplax adhaerens* Schulze, 1883 (гаплотип H1), является простейшим многоклеточным организмом, имеющим размер до 1–2 мм, и состоит примерно из 50 тыс. клеток, которые образуют трёхслойную пластинку [Smith et al., 2014]. Движение животного осуществляется за счёт биения ресничек вентрального эпителия и сокращения

пластинки [Armon et al., 2018]. Считается, что целостность организма поддерживается за счёт Ca^{2+} -мостиков, так как трихоплакс разрушается под действием хелатирующих агентов, которые связывают ионы кальция [Ruthmann, Terwelp, 1979].

Известно, что ионы металлов конкурируют за места связывания с белками согласно ряду устойчивости комплексов Ирвинга — Вильямса, $\text{Mg}^{2+}/\text{Ca}^{2+} < \text{Mn}^{2+} < \text{Fe}^{2+} < \text{Co}^{2+} < \text{Ni}^{2+} < \text{Cu}^{2+} \sim \text{Zn}^{2+}$ [Rosenzweig, 2002], а ионы Zn^{2+} замещают ионы Ca^{2+} при адсорбции [Zachara et al., 1988]. В предыдущем исследовании показано [Kuznetsov et al., 2021], что ионы Zn^{2+} , как и ионы Ca^{2+} , располагаются в специфических сайтах связывания молекул клеточной адгезии кадгеринов и, таким образом, разрушают кальциевые мостики, что приводит к диссоциации тела трихоплакса на отдельные клетки. В данной статье акцент сделан на рассмотрении нарушения взаимодействия между клетками хойлунгии под действием ионов цинка.

Цель работы — изучить морфологические изменения *Hoilungia hongkongensis* при воздействии ионов Zn^{2+} .

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

H. hongkongensis культивировали в стеклянных чашках Петри диаметром 90 мм на матах одноклеточной зелёной микроводоросли *Tetraselmis marina* (Cienkowski) R. E. Norris, Hori & Chihara, 1980. Чашки находились в термостате при температуре +25 °C. Животных пересеивали на свежий мат каждые три недели, а искусственную морскую воду (artificial seawater, ASW) с солёностью 35 ‰ меняли один раз в неделю [Кузнецов и др., 2022; Kuznetsov et al., 2021]. Для каждого опыта отбирали не менее 20 особей хойлунгии. В серии из трёх экспериментов использовано более 500 животных. За 30–45 мин до начала опыта хойлунгий пересеивали в пластиковые чашки Петри с ASW без водорослей для адаптации. К особям, которые находились в 50 мл ASW, добавляли раствор ZnCl_2 так, чтобы конечная концентрация ионов Zn^{2+} увеличилась на 10–25 мкМ, и изучали подопытных животных в течение разных промежутков времени: 15 и 30 мин; 1, 2, 4 и 24 ч. Исследования проводили под световыми микроскопами Zeiss Stemi 305 (Германия) и Nikon Eclipse Ts2R (Япония), оборудованными цифровыми камерами, при увеличении от $\times 40$ до $\times 400$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Инкубация хойлунгий в течение 2 ч после добавления 15–25 мкМ ионов Zn^{2+} вызывала изменение структуры и формы пластинки, что проявлялось в её утолщении, а также в появлении у отдельных особей множественных отростков, напоминающих щупальца. Отростки не двигались, в то время как тело организма перемещалось вперёд. Животные сохраняли вихревые движения групп клеток в центре пластинки и были способны перемещаться поступательно.

Дальнейшая экспозиция хойлунгий в течение суток с дополнительными 15 мкМ ионов Zn^{2+} в ASW вызывала увеличение доли животных с «ветвистой» структурой (68,1 %) или частично разрушенных организмов (2,8 %), причём части разрушающихся особей продолжали двигаться хаотично и независимо друг от друга за счёт биения ресничек клеток вентрального эпителия (рис. 1б, г). Добавление 25 мкМ ионов цинка приводило к градуальному росту доли «ветвистых» и разрушенных животных до 77,1 и 16,3 % соответственно (рис. 2).

Известны такие механизмы токсичности цинка, как вытеснение меди из внутриклеточных белков [Plum et al., 2010], генерация супероксида [Ninsontia et al., 2016] и связывание с тиоловыми группами [Gazaryan et al., 2002]. Ионы Zn^{2+} способны взаимодействовать с сайтами связывания ионов Ca^{2+} на кадгерине и кальмодулине [Kuznetsov et al., 2021]. Отметим, что при последовательном увеличении концентрации ионов Zn^{2+} , которые могут замещать ионы Ca^{2+} , доля «ветвистых» и разрушающихся животных росла пропорционально. Описанные

морфологические изменения, вероятно, возникают из-за первоначального нарушения передачи сигналов между отдельными клетками [Jékely, 2021; Senatore et al., 2017; Varoqueaux et al., 2018] и последующего разрушения непосредственных физических контактов между ними [Ruthmann, Terwelp, 1979], так как ионы Ca^{2+} , помимо клеточной адгезии, участвуют в проведении сигналов внутрь клетки [Berridge et al., 2003].

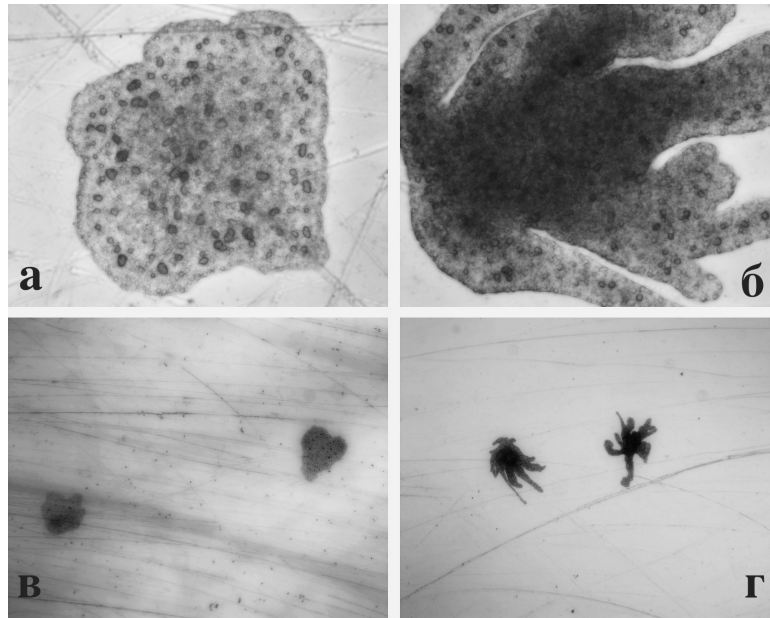


Рис. 1. Морфологические изменения *Hoilungia hongkongensis* после инкубации в течение суток в присутствии ионов цинка: а, в — контроль без реагентов; б, г — 20 мкМ Zn^{2+} . Увеличение: а, б — 400 раз; в, г — 40 раз

Fig. 1. *Hoilungia hongkongensis* morphological changes following a day of incubation with zinc ions: а, в, control without reagents; б, г, $20 \text{ }\mu\text{M Zn}^{2+}$. Magnification: а, б, 400 times; в, г, 40 times

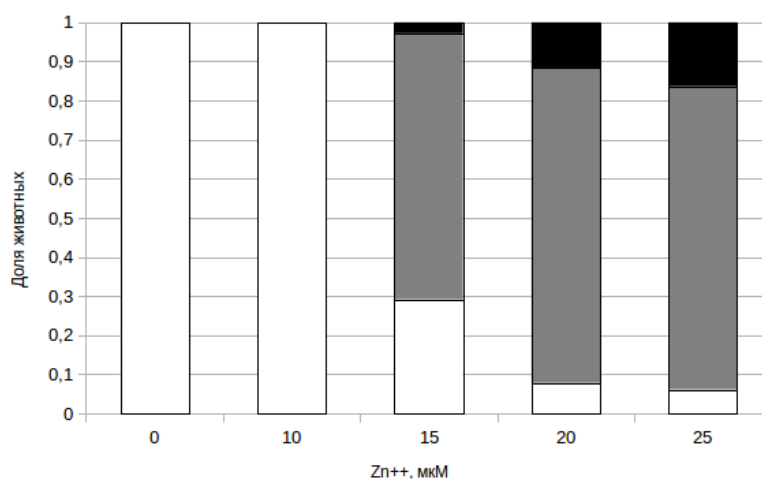


Рис. 2. Количественный анализ аномалий, возникших в результате инкубации *Hoilungia hongkongensis* в течение суток с добавлением разных концентраций ионов цинка. Интактные особи — белый цвет; «ветвистые» — серый; неподвижные, повреждённые или полностью разрушенные особи — чёрный. В опыте использовано 245 животных

Fig. 2. Quantitative examination of abnormalities that occurred when *Hoilungia hongkongensis* was incubated with zinc ions at various doses for a day. Intact individuals are shown in white color; “branched” individuals are shown in gray; motionless, damaged, or completely destroyed individuals are shown in black. There were 245 animals used in the experiment

Обратим внимание на токсичность цинка для пресноводной губки *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759) в концентрации, превышающей 0,1 мкМ [John, Harrison, 1988], что сравнимо с данными наших экспериментов на Placozoa, а также с данными для двух видов гидр, *Hydra vulgaris* Pallas, 1766 и *Hydra viridissima* Pallas, 1766, у которых 96-часовые значения ЛД₅₀ составляют примерно 35 и 14 мМ соответственно [Holdway et al., 2001]. Показано, что у актинии *Nematostella vectensis* Stephenson, 1935 уже через час после воздействия ионов Hg, Cu, Cd и Zn происходит активация генов факторов ранней транскрипции Egr1, AP1 и NF-κB с последующей экспрессией генов стрессового ответа, включая *Hsp*, *ABC* и *CYP* [Elran et al., 2014], что может компенсировать токсический эффект ионов тяжёлых металлов. У *Trichoplax* sp. H2, геном которого достаточно хорошо аннотирован [Kamm et al., 2018], присутствуют ортологи Egr1 (RDD41957.1), NF-κB (RDD44621.1) и Hsp (RDD46759.1). Возможно, что и у *H. hongkongensis* существуют подобные защитные системы.

Таким образом, экспериментальное воздействие ионами Zn²⁺ приводит к рассогласованию амёбоидного движения у *H. hongkongensis*, выражающемуся в появлении неуправляемых «щупалец», что согласуется с результатами экспериментов на *Trichoplax* sp. H2 [Kuznetsov et al., 2021]. Отдельные области пластинки хойлунгии начинают двигаться без координации, независимо друг от друга. Позднее тело животного диссоциирует на отдельные клетки, что может быть результатом вмешательства ионов Zn²⁺ в регуляцию ионами Ca²⁺ двух фундаментальных процессов, таких как координация совместного функционирования клеток и поддержание целостной структуры тела животного.

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).

Благодарность. Авторы благодарят профессора А. У. Игамбердиева за ценные рекомендации при выполнении работы, Ю. С. Баяндину, А. В. Пиркову, Э. С. Челебиеву, О. В. Кривенко, С. В. Капранова и В. И. Рябушко — за полезные советы при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Кузнецов А. В., Вайнер В. И., Волкова Ю. М., Цыганкова В. М., Бочко Д. Н., Муханов В. С. Культивирование и регенерация трихоплакса *Trichoplax* sp. H2 из фрагментов тела и агрегатов диссоциированных клеток: перспективы генетической модификации // *Морской биологический журнал*. 2022. Т. 7, № 3. С. 60–79. [Kuznetsov A. V., Vainer V. I., Volkova Yu. M., Tsygankova V. M., Bochko D. N., Mukhanov V. S. *Trichoplax* sp. H2 cultivation and regeneration from body fragments and dissociated cell aggregates: Outlook for genetic modification. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2022, vol. 7, no. 3, pp. 60–79. (in Russ.)]. <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/353>
2. Armon S., Bull M. S., Aranda-Diaz A., Prakash M. Ultrafast epithelial contractions provide insights into contraction speed limits and tissue integrity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, vol. 115, no. 44, pp. E10333–E10341. <https://doi.org/10.1073/pnas.1802934115>
3. Berridge M. J., Bootman M. D., Roderick H. L. Calcium signalling: Dynamics, homeostasis and remodelling. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2003, vol. 4, iss. 7, pp. 517–529. <https://doi.org/10.1038/nrm1155>
4. Dupont C. L., Yang S., Palenik B., Bourne P. E. Modern proteomes contain putative imprints of ancient shifts in trace metal geochemistry. *The Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, vol. 103, no. 47, pp. 17822–17827. <https://doi.org/10.1073/pnas.0605798103>
5. Elran R., Raam M., Kraus R., Brekhman V., Sher N., Plaschkes I., Chalifa-Caspi V., Lotan T. Early and late response of *Nematostella vectensis* transcriptome to heavy metals. *Molecular Ecology*, 2014, vol. 23, iss. 19, pp. 4722–4736. <https://doi.org/10.1111/mec.12891>

6. Erwin D. H. Early metazoan life: Divergence, environment and ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological Sciences*, 2015, vol. 370, iss. 1684, art. no. 20150036 (7 p.). <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0036>
7. Gazaryan I. G., Krasnikov B. F., Ashby G. A., Thorneley R. N., Kristal B. S., Brown A. M. Zinc is a potent inhibitor of thiol oxidoreductase activity and stimulates reactive oxygen species production by lipoamide dehydrogenase. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, vol. 277, iss. 12, pp. 10064–10072. <https://doi.org/10.1074/jbc.M108264200>
8. Holdway D. A., Lok K., Semaan M. The acute and chronic toxicity of cadmium and zinc to two hydra species. *Environmental Toxicology*, 2001, vol. 16, iss. 6, pp. 557–565. <https://doi.org/10.1002/tox.10017>
9. Jékely G. The chemical brain hypothesis for the origin of nervous systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological Sciences*, 2021, vol. 376, iss. 1821, art. no. 20190761 (13 p.). <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0761>
10. John C. F., Harrison F. W. Copper and zinc toxicity in *Ephydatia fluviatilis* (Porifera: Spongillidae). *Transactions of the American Microscopical Society*, 1988, vol. 107, no. 1, pp. 67–78. <https://doi.org/10.2307/3226409>
11. Kamm K., Osigus H. J., Stadler P. F., DeSalle R., Schierwater B. *Trichoplax* genomes reveal profound admixture and suggest stable wild populations without bisexual reproduction. *Scientific Reports*, 2018, vol. 8, iss. 1, art. no. 11168 (11 p.). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-29400-y>
12. Kuznetsov A. V., Vainer V. I., Volkova Yu. M., Kartashov L. E. Motility disorders and disintegration into separate cells of *Trichoplax* sp. H2 in the presence of Zn²⁺ ions and L-cysteine molecules: A systems approach. *BioSystems*, 2021, vol. 206, art. no. 104444 (11 p.). <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2021.104444>
13. Mayorova T. D., Smith C. L., Hammar K., Winters C. A., Pivovarova N. B., Aronova M. A., Leapman R. D., Reese T. S. Cells containing aragonite crystals mediate responses to gravity in *Trichoplax adhaerens* (Placozoa), an animal lacking neurons and synapses. *PLoS One*, 2018, vol. 13, iss. 1, art. no. e0190905 (20 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190905>
14. Ninsontia Ch., Phiboonchaiyanan P. P., Chanvorachote P. Zinc induces epithelial to mesenchymal transition in human lung cancer H460 cells via superoxide anion-dependent mechanism. *Cancer Cell International*, 2016, vol. 16, art. no. 48 (16 p.). <https://doi.org/10.1186/s12935-016-0323-4>
15. Plum L. M., Rink L., Haase H. The essential toxin: Impact of zinc on human health. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2010, vol. 7, iss. 4, pp. 1342–1365. <https://doi.org/10.3390/ijerph7041342>
16. Robbins L. J., Lalonde S. V., Planavsky N. J., Partin C. A., Reinhard Ch. T., Kendall B., Scott C., Hardisty D. S., Gill B. C., Alessi D. S., Dupont Ch. L., Saito M. A., Crowe S. A., Poulton S. W., Bekker A., Lyons T. W., Konhauser K. O. Trace elements at the intersection of marine biological and geochemical evolution. *Earth-Science Reviews*, 2016, vol. 163, pp. 323–348. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.10.013>
17. Rosenzweig A. C. Metallochaperones: Bind and deliver. *Chemistry & Biology*, 2002, vol. 9, iss. 6, pp. 673–677. [https://doi.org/10.1016/s1074-5521\(02\)00156-4](https://doi.org/10.1016/s1074-5521(02)00156-4)
18. Ruthmann A., Terwelp U. Disaggregation and reaggregation of cells of the primitive metazoan *Trichoplax adhaerens*. *Differentiation*, 1979, vol. 13, iss. 3, pp. 185–198. <https://doi.org/10.1111/j.1432-0436.1979.tb01581.x>
19. Senatore A., Reese T. S., Smith C. L. Neuropeptidergic integration of behavior in *Trichoplax adhaerens*, an animal without synapses. *Journal of Experimental Biology*, 2017, vol. 220, iss. 18, pp. 3381–3390. <https://doi.org/10.1242/jeb.162396>
20. Smith C. L., Varoqueaux F., Kittelmann M., Azzam R. N., Cooper B., Winters C. A., Eitel M., Fasshauer D., Reese T. S. Novel cell types, neurosecretory cells, and body plan of the early-diverging metazoan *Trichoplax adhaerens*. *Current Biology*, 2014, vol. 24, iss. 14, pp. 1565–1572. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.05.046>
21. Varoqueaux F., Williams E. A., Grandemange S., Truscello L., Kamm K., Schierwater B.,

- Jékely G., Fasshauer D. High cell diversity and complex peptidergic signaling underlie placozoan behavior. *Current Biology*, 2018, vol. 28, iss. 21, pp. 3495–3501. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.08.067>
22. Zachara J. M., Kittrick J. A., Harsh J. B. The mechanism of Zn^{2+} adsorption on calcite. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1988, vol. 52, iss. 9, pp. 2281–2291. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(88\)90130-5](https://doi.org/10.1016/0016-7037(88)90130-5)

**DISCOORDINATION
OF *HOILUNGIA HONGKONGENSIS* (PLACOZOA) MOVEMENTS
IN THE PRESENCE OF Zn^{2+} IONS**

A. V. Kuznetsov and N. I. Bobko

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: kuznet61@gmail.com

Placozoa are the simplest multicellular organisms with a dynamic body plan. Calcium ions play a significant role in maintaining the integrity of these animals. We studied the effect of zinc ions on the interaction of *Hoilungia hongkongensis* cells. The coordination of amoeboid movement was disrupted by the addition of 20–25 μM Zn^{2+} ions, which led to the formation of “branched” forms of animals. Locomotor ciliated cells moved without coordination and independently of each other. Experimental research showed that the contact interaction of *H. hongkongensis* cells is important for coordinated movements of the organism, whereas zinc ions can compete with calcium ions, disrupting the regulation and destroying the connection between cells.

Keywords: Placozoa, locomotion, calcium and zinc ions

УДК 581.526.323(262.5-751.2)

**ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ
В ПРИБРЕЖНОЙ АКВАТОРИИ ЗАПОВЕДНИКА «МЫС МАРТЬЯН»
(КРЫМ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)**

© 2023 г. С. Е. Садогурский, Т. В. Белич, С. А. Садогурская

ФГБУН «Никитский ботанический сад — Национальный научный центр РАН»,
Ялта, Российская Федерация
E-mail: ssadogurskij@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.07.2023; после доработки 02.08.2023;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 21.09.2023.

Для флоры территориально-аквального заповедника «Мыс Мартьян», расположенного на Южном берегу Крыма (ЮБК), по материалам 2020 и 2023 гг. указаны три новых вида морских макроводорослей: *Punctaria latifolia* Grev., *Compsothamnion gracillimum* De Toni и *Dasya hutchinsiae* Harv. (последний — впервые для гидрботанического района Чёрного моря «ЮБК»). Список макрофитов заповедника теперь включает 163 вида, или около 37 % общего количества, известного для Чёрного моря. Полученные результаты расширяют представления об уровне природного фиторазнообразия заповедника, гидрботанического района и региона в целом.

Ключевые слова: макрофитобентос, флористические находки, заповедник «Мыс Мартьян», Чёрное море

Особо охраняемая природная территория (далее — ООПТ) «Мыс Мартьян» расположена на Южном берегу Крыма (ЮБК), омываемом водами, которые относятся к одноимённому гидрботаническому району (далее — ГБР) Чёрного моря [Калугина-Гутник, 1975]. Здесь с момента создания (с 1973 г. как государственный заповедник, ныне в статусе природного парка) проводится гидрботанический мониторинг, цель которого — уточнение представлений о составе и структуре макрофитобентоса территориально-аквальной ООПТ в связи с оптимизацией природопользования в границах заповедных и рекреационных участков ЮБК.

Пробы макрофитобентоса отбирали вдоль двух профилей в интервале глубин (h) 0–8 м на расстоянии (l) до 200 м от берега — у мыса Мартьян (26.02.2020; 44°30′20.3″N, 34°14′40.4″E) и у мыса Монтедор (22.06.2023; 44°30′14.7″N, 34°13′59.0″E) — в ходе самостоятельных погружений по общепринятой гидрботанической методике [Калугина-Гутник, 1975]. Номенклатура, таксономия и общее распространение макрофитов даны по [AlgaeBase, 2020], эколого-флористические характеристики — по [Калугина-Гутник, 1975]. В пробах выявлены регионально редкие виды макроводорослей, ранее для флоры заповедника не указанные.

Punctaria latifolia Greville, 1830 — пунктария широколистная (Ectocarpales Bessey, 1907, Acinetosporaceae G. Hamel ex J. Feldmann, 1937). В СБЛ* у мыса Мартьян; h = 3 м; l = 60...70 м. Эпифитно на талломах представителей *Cystoseira* s. l. СЗ, ШБ, ОС, МР.

*СБЛ — сублитораль; СЗ — сезонный зимний, ОД — однолетний, СЛ — сезонный летний; ШБ — широкобореальный, НБ — нижнебореальный; ОС — олигосапробный, МС — мезосапробный; МР — морской, СМ — солоноватоводно-морской.

Общее распространение: берега Атлантического океана, в том числе субполярные районы и острова; моря Средиземноморского бассейна и Балтийское море; северная и южная части Тихого океана. У берегов Крыма встречается относительно редко (7 локалитетов в ГБР № 3, 6–8), в небольшом количестве [Евстигнеева, Танковская, 2010, 2015, 2018; Евстигнеева и др., 2015; Костенко и др., 2004; Миронова, Панкеева, 2021].

Compsothamnion gracillimum De Toni, 1903 — компсотамнион изящнейший (Ceramiales Nägeli, 1847, Wrangeliaceae J. Agardh, 1851). В СБЛ у мыса Мартьян; h = 8 м; l = 200 м. Эпифитно на листьях *Zostera noltei* Hornemann, 1832. ОД, НБ, МС, СМ. Общее распространение: берега Атлантического океана от Скандинавии до Марокко, в том числе острова; моря Средиземноморского бассейна и Балтийское море. У берегов Крыма встречается редко (3 локалитета в ГБР № 6–7), в небольшом количестве [Калугина-Гутник, 1975; Костенко и др., 2004].

Dasya hutchinsiae Harvey, 1833 — дазия Хатчинса (Ceramiales Nägeli, 1847, Delesseriaceae Bory, 1828). В СБЛ у мыса Монтедор; h = 4,5 м; l = 30 м. Эпифитно на талломах *Cladostephus hirsutus* (Linnaeus) Boudouresque & M. Perret-Boudouresque ex Heesch et al., 2020 и *Cystoseira* s. l. СЛ, НБ, ОС, МР. Общее распространение: берега Атлантического океана, в том числе острова; моря Средиземноморского бассейна. У берегов Крыма встречается редко (3 локалитета в ГБР № 3, 6–7), в небольшом количестве [Евстигнеева, Танковская, 2010; Калугина-Гутник, 1975]; для ГБР «ЮБК» указан впервые.

В результате флора морских макрофитов ООПТ «Мыс Мартьян» ныне насчитывает 163 вида, что составляет около 37 % от общего количества, известного для Чёрного моря [Minicheva et al., 2014]. Полученные данные расширяют представления об уровне природного фиторазнообразия ООПТ, ГБР «ЮБК» и региона в целом.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН НБС-ННЦ № 1023042800079-0-1.6.11;1.5.8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Евстигнеева И. К., Гринцов В. А., Лисицкая Е. В., Макаров М. В., Танковская И. Н. Биоразнообразие сообществ макрофитов бухты Казачья (Севастополь, Чёрное море) // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 2015. Т. 120, вып. 6. С. 51–64. [Evstigneeva I. K., Grintsov V. A., Lisitskaja E. V., Makarov M. V., Tankovskaya I. N. Biodiversity of macrophytes communities Kasachia Bay. *Bulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2015, vol. 120, iss. 6, pp. 51–64. (in Russ.)]
2. Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Макрофитобентос и макрофитоперифитон заповедника «Лебяжий острова» (Чёрное море, Украина) // *Альгология*. 2010. Т. 20, № 2. С. 176–191. [Evstigneeva I. K., Tankovskaya I. N. Macrophytobenthos and macrophytoperiphyton of reserve “Swan Islands” (Black Sea, Ukraine). *Algologia*, 2010, vol. 20, no. 2, pp. 176–191. (in Russ.)]
3. Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Альгocenозы искусственного и естественного субстратов прибрежной зоны Феодосийского залива (Чёрное море) // *100 лет Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского* : сборник научных трудов / под ред. А. В. Гаевской, А. Л. Морозовой. Симферополь : Н.Орианда, 2015. С. 493–506. [Evstigneeva I. K., Tankovskaya I. N. Algocenoses of artificial and natural substrates in coastal zone of Feodosiya Bay (Black Sea). In: *100 Years of the T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station* : issue of scientific papers / A. V. Gaevskaya, A. L. Morozova (Eds). Simferopol : N.Orianda, 2015, pp. 493–506. (in Russ.)]
4. Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Макрофитобентос прибрежной зоны Батилимана (Чёрное море, заказник «Мыс Айя») // *Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология*. 2018. № 4. С. 100–117. [Evstigneeva I. K., Tankovskaya I. N. Macrophytobenthos of the Batiliman seashore

- region (Black Sea, “Cape Ajja” reserve). *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya i ekologiya*, 2018, no. 4, pp. 100–117. (in Russ.). <https://doi.org/10.26456/vtbio31>
5. 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.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5645>
 6. Костенко Н. С., Евстигнеева И. К., Дикий Е. А. Водоросли-макрофиты // *Карадаг. Гидробиологические исследования* : сборник научных трудов, посвящённый 90-летию Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины / под ред. А. Л. Морозовой, В. Ф. Гнубкина. Симферополь : СОНАТ, 2004. С. 275–307. [Kostenko N. S., Evstigneeva I. K., Dikii E. A. In: *Karadag. Gidrobiologicheskie issledovaniya* : sbornik nauchnykh trudov, posvyashchennyi 90-letiyu Karadagskoi nauchnoi stantsii imeni T. I. Vyazemskogo i 25-letiyu Karadagского prirodnogo zapovednika NAN Ukrainy / A. L. Morozova, V. F. Gnyubkin (Eds). Simferopol : SONAT, 2004, pp. 275–307. (in Russ.)]
 7. Миронова Н. В., Панкеева Т. В. Пространственно-временные изменения макрофитобентоса прибрежной зоны заказника «Караньский» (Севастополь, Чёрное море) // *Поволжский экологический журнал*. 2021. № 1. С. 47–63. [Mironova N. V., Pankeeva T. V. Spatial-temporal changes of macrophytobenthos in the coastal zone of the reserve “Karan’sky” (Sevastopol city, Black Sea). *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2021, no. 1, pp. 47–63. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-1-47-63>
 8. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway / M. D. Guiry, G. M. Guiry (Eds) : [site], 2020. URL: <http://www.algaebase.org> [accessed: 26.07.2023].
 9. Minicheva G., Afanasyev D., Kurakin A. *Black Sea Monitoring Guidelines. Macrophytobenthos*. [S. l. : s. n.], 2014, 92 p. URL: https://emblasproject.org/wp-content/uploads/2013/12/Manual_macrophytes_EMBLAS_ann.pdf [accessed 26.07.2023].

**FLORISTIC FINDS
IN THE COASTAL MARINE WATER AREA
OF THE NATURE RESERVE “CAPE MARTYAN” (CRIMEA, BLACK SEA)**

S. Ye. Sadogurskiy, T. V. Belich, and S. A. Sadogurskaya

Nikitsky Botanical Gardens – National Scientific Center of RAS, Yalta, Russian Federation
E-mail: ssadogurskiy@yandex.ru

Based on the samples of 2020 and 2023, three new species of marine macroalgae are indicated for the flora of the territorial-aquatic nature reserve “Cape Martyan,” located on the Southern Coast of Crimea (SCC): *Punctaria latifolia* Grev., *Compsothamnion gracillimum* De Toni, and *Dasya hutchinsiae* Harv. (the last one is recorded for the Black Sea hydrobotanical area “SCC” for the first time). The list of macrophytes of the reserve now includes 163 species, or 37% of the total number of taxa known for the Black Sea. The obtained results expand the understanding of the level of natural phytodiversity of the reserve, hydrobotanical area, and the region as a whole.

Keywords: macrophytobenthos, floristic finds, nature reserve “Cape Martyan”, Black Sea

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

**ПАМЯТИ АЛЕКСАНДРА ВИКТОРОВИЧА ТРАПЕЗНИКОВА
(29.01.1951 – 29.06.2023)**



29 июня 2023 г. ушёл из жизни Александр Викторович Трапезников — выдающийся радиоэколог, профессор, доктор биологических наук, заведующий отделом континентальной радиоэкологии Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН и руководитель Биофизической станции в городе Заречном (Свердловская область).

Родился А. В. Трапезников 29 января 1951 г. в городе Перми. В 1973 г. окончил биологический факультет Пермского государственного университета. С 1974 г. работал на Биофизической станции ИЭРиЖ УрО РАН, а с 1993 г. был заведующим этой станцией. В 1990 г. защитил кандидатскую диссертацию на тему «Накопление, распределение и миграция ^{60}Co в компонентах пресноводной экосистемы», в 2001 г. — докторскую диссертацию на тему «Радиоэкология пресноводных экосистем (на примере Уральского региона)». Основными направлениями научной деятельности Александра Викторовича, которой он посвятил 50 лет, были: радио-

экология пресноводных экосистем, подверженных воздействию предприятий ядерного топливного цикла; исследование миграции ^3H , ^{60}Co , ^{90}Sr , ^{137}Cs и $^{239,240}\text{Pu}$ в речных и озёрных экосистемах и водохранилищах; построение моделей миграции техногенных радионуклидов в крупных речных экосистемах. Его труды имеют большое фундаментальное и прикладное значение для радиоэкологии. Научная, организационная и просветительская деятельность Александра Викторовича сделала отдел континентальной радиоэкологии ИЭРиЖ УрО РАН в городе Екатеринбурге и Биофизическую станцию в городе Заречном признанным международным научным радиоэкологическим центром.

А. В. Трапезников опубликовал более 460 научных работ, в том числе 14 монографий, 10 патентов. Среди его трудов следует отметить фундаментальные монографии — «Пресноводная радиоэкология» (2012) и «Радиоэкологический мониторинг пресноводных экосистем» в трёх томах (2014, 2016 и 2018).

Александр Викторович был членом бюро Научного совета РАН по радиобиологии. Ему было присвоено звание «Заслуженный эколог РФ». Он награждён премиями имени Н. В. Тимофеева-Ресовского УрО РАН и I Международного конкурса научных работ в области радиоэкологии имени В. М. Ключковского, а также медалью имени академика Е. Н. Аврорина УрО РАН.

В течение многих лет А. В. Трапезников входил в состав редакционной коллегии «Морского биологического журнала».

Отдел радиационной и химической биологии ФИЦ ИнБЮМ успешно и плодотворно сотрудничал с отделом континентальной радиоэкологии под руководством Александра Викторовича. Были проведены совместные научно-исследовательские работы в рамках проекта МАГАТЭ и гранта РФФИ, организованы стажировки молодых учёных. Результаты этих исследований доложены на международных конференциях и семинарах и отражены в коллективных научных публикациях. Коллеги запомнили А. В. Трапезникова не только как замечательного учёного, талантливого организатора и руководителя, но и как доброго, душевного, отзывчивого и внимательного человека, прекрасного семьянина.

Сотрудники ОРХБ глубоко скорбят и выражают искренние соболезнования и поддержку коллегам и близким Александра Викторовича Трапезникова.

Сотрудники ОРХБ ФИЦ ИнБЮМ

IN MEMORIAM: ALEXANDER TRAPEZNIKOV
(29.01.1951 – 29.06.2023)

On 29 June, 2023, the outstanding radioecologist Alexander Trapeznikov passed away – D. Sc., Professor, and winner of the medal named after academician E. N. Avrorin of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. A. Trapeznikov became the author of more than 460 scientific publications, including a 3-volume fundamental monograph *Radioecological Monitoring of Freshwater Ecosystems*.

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 № 8 от 04.08.2023).

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

Выпускающий редактор номера:

д. б. н. Рябушко В. И.

Корректор:

Копытова О. Ю.

Перевод:

Тренкеншу Т. А., Надточенко И. А.

Компьютерная вёрстка:

Баяндин А. С.

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

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



Подп. к печати 04.08.2023	Дата выхода в свет 21.09.2023	Заказ № 86069	Тираж 100 экз.
Формат 60 × 84/8	Уч.-изд. листов 9,3	Усл. печ. листов 13,02	Печать цифровая

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



Вниманию читателей!

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

*издают
научный журнал*

*Морской биологический журнал
Marine Biological Journal*

- 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-т Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация.
Тел.: +7 8692 54-06-49.
E-mail: mbj@imbr-ras.ru.

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

*publish
scientific journal*

*Морской биологический журнал
Marine Biological Journal*

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

You may order the journal

in the scientific information department of IBSS.
Address: A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, 2 Nakhimov avenue, Sevastopol, 299011, Russian Federation.
Tel.: +7 8692 54-06-49.
E-mail: mbj@imbr-ras.ru.