



ISSN 2499-9768 print

МОРСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 8 № 4
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 реферируется международной библиографической и реферативной базой данных Scopus (Elsevier), международной информационной системой по водным наукам и рыболовству ASFA (ProQuest), Всероссийским институтом научно-технической информации (ВИНИТИ),

а также Российским индексом научного цитирования (РИНЦ) на базе Научной электронной библиотеки elibrary.ru.

Все материалы проходят независимое двойное слепое рецензирование.

Редакционная коллегия

Главный редактор

Егоров В. Н., акад. РАН, д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Заместитель главного редактора

Солдатов А. А., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Ответственный секретарь

Корнийчук Ю. М., к. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Адрианов А. В., акад. РАН, д. б. н., проф.,
ННЦМБ ДВО РАН

Азовский А. И., д. б. н., проф., МГУ

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

Korniyuchuk 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 № 4

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Научные сообщения

- Болтачева Н. А., Подзорова Д. В., Лисицкая Е. В.*
Распространение полихет семейства Spionidae (Annelida)
на шельфе северо-западной части Чёрного моря 3–22
- Бондарев И. П.*
Функциональная морфология и морфологическая изменчивость оперкулума
Rapana venosa (Gastropoda, Muricidae) 23–39
- Зайцев А. А., Трошичев А. Р., Пахомов М. В., Яковлев А. П.*
Морские млекопитающие Кольского залива Баренцева моря 40–51
- Ковалёва И. В., Финенко З. З., Суслин В. В.*
Пространственная и временная динамика биомассы фитопланктона
в поверхностном слое Чёрного моря 52–63
- Мельник Л. А., Мельник А. В., Машукова О. В., Мельников В. В.*
Использование метода вертикального зондирования для регистрации биолюминесценции
в антарктическом секторе Атлантического океана 64–73
- Мухаметова О. Н.*
Структура прибрежного ихтиопланктона в районе впадения реки Дудинка
(Восточный Сахалин) 74–93
- Сазыкина Т. Г., Крышев А. И.*
Оценка радиационного воздействия ^{137}Cs , ^{134}Cs , ^{90}Sr на биоту Баренцева моря
вблизи источника загрязнения при гипотетической аварии
с затонувшей атомной подводной лодкой К-159 94–105

Заметки

- Брунетти Дж., Де Мадалена А., Эличече Константины М. А., Калатаюд К.*
О крупной акуле-мако *Isurus oxyrinchus* (Lamnidae), замеченной в Кабо-Сан-Лукас,
Мексика (восточно-центральная часть Тихого океана) (in Eng.) 106–109
- Королесова Д. Д.*
Восстановление фитоценоза *Chara aculeolata* Kützinger в Тендровском заливе (Чёрное море) ... 110–115
- Селиванова О. Н., Жигадлова Г. Г.*
Находка в Авачинском заливе новой для Камчатки водоросли
Acrosorium yendoi Yamada (Delesseriaceae, Rhodophyta) 116–120

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2023 Vol. 8 no. 4

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

CONTENTS

Scientific communications

- Boltachova N. A., Podzorova D. V., and Lisitskaya E. V.*
Distribution of polychaetes of the family Spionidae (Annelida)
on the shelf of the northwestern part of the Black Sea (in Russ.) 3–22
- Bondarev I. P.*
Functional morphology and morphological variability of the operculum
of *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) (in Russ.) 23–39
- Zaytsev A. A., Troshichev A. R., Pakhomov M. V., and Yakovlev A. P.*
Marine mammals of the Kola Bay, Barents Sea (in Russ.) 40–51
- Kovalyova I. V., Finenko Z. Z., and Suslin V. V.*
Spatial and temporal dynamics of the phytoplankton biomass
in the surface layer of the Black Sea (in Russ.) 52–63
- Melnik L. A., Melnik A. V., Mashukova O. V., and Melnikov V. V.*
Using the vertical sounding method for recording bioluminescence
in the Antarctic sector of the Atlantic Ocean (in Russ.) 64–73
- Mukhametova O. N.*
The structure of coastal ichthyoplankton in the area of the Dudinka River confluence
(Eastern Sakhalin) (in Russ.) 74–93
- Sazykina T. G. and Kryshev A. I.*
Assessment of radiation effect of ^{137}Cs , ^{134}Cs , and ^{90}Sr on biota of the Barents Sea
in the vicinity of hypothetical accident with the sunken nuclear submarine K-159 (in Russ.) 94–105

Notes

- Brunetti J., De Maddalena A., Eliceche Constantini M. A., and Calatayud C.*
On a large shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* (Lamnidae) observed at Cabo San Lucas,
Mexico (eastern central Pacific Ocean) 106–109
- Koroliesova D. D.*
Restoration of the *Chara aculeolate* Kützing phytocenosis
in the Tendrovsky Bay (Black Sea) (in Russ.) 110–115
- Selivanova O. N. and Zhigadlova G. G.*
Finding of *Acrosorium yendoii* Yamada (Delesseriaceae, Rhodophyta),
a new to Kamchatka species, in Avacha Gulf (in Russ.) 116–120

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК [595.142.241:551.462.32](262.5-16)

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОЛИХЕТ СЕМЕЙСТВА SPIONIDAE (ANNELIDA)
НА ШЕЛЬФЕ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ**

© 2023 г. **Н. А. Болтачева, Д. В. Подзорова, Е. В. Лисицкая**

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

Севастополь, Российская Федерация

E-mail: nboltacheva@mail.ru

Поступила в редакцию 09.03.2021; после доработки 14.09.2021;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 01.12.2023.

Северо-западная часть Чёрного моря (СЗЧМ) — обширная мелководная акватория, биоценозы которой являются важной частью экосистемы Чёрного моря. Поскольку в последние десятилетия бентос этого региона практически не был исследован, сведения о его современном состоянии актуальны. Существенный вклад в таксономический состав макрозообентоса вносят полихеты семейства Spionidae, которые представлены большим количеством видов и характеризуются высокими показателями численности. Цель исследования — изучить видовой состав, распределение и количественное развитие полихет семейства Spionidae в СЗЧМ на глубинах более 10–15 м. Материалом послужили пробы макрозообентоса, собранные с 160 станций (230 проб) в рейсах НИС Maria S. Merian и «Профессор Водяницкий» в 2010–2017 гг. на глубинах от 10 до 137 м. Отбор донных осадков осуществляли с помощью дночерпателей «Океан-25» (площадь захвата 0,25 м²) и box corer (S = 0,1 м²). Грунт промывали через сита с наименьшим диаметром 1 мм. На обследованной части шельфа СЗЧМ обнаружено 83 вида Polychaeta, в том числе 12 Spionidae. Полихеты отмечены на всех выполненных станциях, спиониды — на 66 % их общего количества. На отдельных станциях зарегистрировано до 6 видов спионид, но чаще встречалось 2–3 вида. Идентифицировано 11 видов: *Aonides paucibranchiata* Southern, 1914, *Dipolydora quadrilobata* (Jacobi, 1883), *Microspio mecznikowiana* (Claparède, 1869), *Prionospio* cf. *cirrifera* Wirén, 1883, *Polydora cornuta* Bosc, 1802, *Pygospio elegans* Claparède, 1863, *Scolelepis tridentata* (Southern, 1914), *Scolelepis (Scolelepis) cantabra* (Rioja, 1918), *Spio decorata* Bobretzky, 1871, *Laonice* cf. *cirrata* (M. Sars, 1851) и *Marenzelleria neglecta* Sikorski & Bick, 2004. Зарегистрированы не идентифицированные до вида экземпляры *Prionospio* sp. Распределение спионид в акватории СЗЧМ неравномерно, что обусловлено реакцией отдельных видов на различные экологические факторы. Максимальная плотность Spionidae достигала 2984 экз.·м⁻², средняя составляла (477 ± 126) экз.·м⁻². Наиболее высокую плотность спионид наблюдали в диапазоне глубин 20–40 м. По плотности доминировали *P.* cf. *cirrifera*, *A. paucibranchiata* и *D. quadrilobata*. Из идентифицированных видов три (*M. neglecta*, *P. cornuta* и *D. quadrilobata*) являются вселенцами в Чёрное море. В таксономическом составе полихет СЗЧМ Spionidae занимали 14 %, тогда как в количественном развитии их вклад достигал 42 % суммарной плотности Polychaeta, что свидетельствует о существенной роли этого семейства в функционировании донной экосистемы СЗЧМ.

Ключевые слова: Polychaeta, Spionidae, *Dipolydora quadrilobata*, плотность, распределение, северо-западная часть Чёрного моря

Во второй половине XX в. в составе фауны Polychaeta Чёрного моря было известно 192 вида [Мордухай-Болтовской, 1972], затем — 195 [Киселева, 2004]. В последние десятилетия интенсификация исследований бентоса (особенно в турецких водах), развитие систематики, а также вселение в Чёрное море чужеродных видов привели к стремительному увеличению числа видов до 238 [Kurt-Şahin, Çinar, 2012], а после — до 256 [Kurt Şahin et al., 2019]. Полихеты отмечены на всех обитаемых для макрозообентоса глубинах в Чёрном море — от 0 до 150 м. По количеству видов одним из наиболее представленных в Чёрном море является семейство Spionidae Grube, 1850: в 1972 г. было известно 19 видов (9,7 % фауны полихет), к концу XX в. — 34 (13,3 %) [Мордухай-Болтовской, 1972; Kurt-Şahin, Çinar, 2012; Kurt Şahin et al., 2019].

Spionidae — семейство мелких преимущественно детритоядных полихет, которые встречаются в самых разных биотопах от приливной до глубоководной зоны моря, однако основная часть видов обитает на мелководье. Большинство спионид живут на рыхлых грунтах, свободно перемещаясь в отложениях у поверхности либо обитая во временных или постоянных трубках. Плотность таких обитателей трубок может достигать тысяч особей на м² [Blake, 1996; Radashevsky, 2012]. Некоторые виды рода *Polydora* Bosc, 1802 являются перфораторами различных субстратов. Большинство спионид обитает в морской среде с океанической солёностью, но ряд видов успешно переносит пониженную солёность, а некоторые представители родов *Prionospio* Malmgren, 1867, *Pseudopolydora* Czerniavsky, 1881 и *Streblospio* Webster, 1879 встречаются только в эстуариях или озёрах [Blake, 1996; Radashevsky, 2012]. Личиночное развитие спионид разнообразно — от пелагического и планктотрофного до почти полностью проходящего в капсулах и лецитотрофного [Blake, Arnofsky, 1999]. Личинки мелководных sublitorальных видов, особенно тех, которые встречаются в эстуариях (часто используемых в качестве портовых зон), легко выживают в балластных водах и переносятся по всему миру [Radashevsky, 2012; Surugiu, 2012]. В результате среди полихет-вселенцев в различных районах Мирового океана значительную долю составляют спиониды [Boltachova et al., 2015; Dağlı et al., 2011; Radashevsky, Selifonova, 2013]. Для северной части Чёрного моря известны 11 чужеродных видов полихет, из которых 5 относятся к семейству Spionidae [Boltachova et al., 2021].

Северо-западная часть Чёрного моря (далее — СЗЧМ) является его наиболее обширным мелководным заливом, ограниченным берегами Румынии, Украины и Крыма. Её южную границу проводили по-разному: по линии, соединяющей мыс Калиакра (Болгария) с мысом Тарханкут на крымском побережье [Биология, 1967], по краю материковой отмели или изобате 100 м [Самышев, Золотарев, 2018], по параллели 44°40' с. ш. [Северо-западная часть, 2006]. Донная поверхность СЗЧМ равнинна, с небольшим наклоном к югу; её пересекают желоба Одесской, Днепровской и Каркинитской котловин, палеорусл рек, песчаные валы. Преобладающий тип грунта СЗЧМ — ракушечники с разной степенью заиленности, занимающие центральную часть района (глубины 10–30 м). На севере для Одесско-Тендровской впадины и на востоке для Каркинитской характерным типом осадков являются мелкоалевритовые илы. В южной части района на глубинах 50–100 м распространены илы с высоким содержанием пелитовой фракции [Самышев, Золотарев, 2018]. Для СЗЧМ свойственны колебания температуры и солёности воды в более широких пределах, чем для остальной части Чёрного моря. На горизонте 20 м минимальная температура составляет +4 °С зимой и +10 °С летом. Солёность воды на глубинах более 10 м в тёплое время года изменяется от 16,6 ‰ на западе до 19,5 ‰ на востоке. Содержание кислорода в осенне-зимний период близко к норме; в летнее время концентрация может понижаться, вызывая заморы [Биология, 1967; Самышев, Золотарев, 2018].

К началу 1960-х гг. для СЗЧМ было известно 63 вида полихет, в том числе 7 видов спионид [Биология, 1967]. В дальнейшем многочисленные исследования мелководья румынского шельфа, лиманов и заливов Одесского региона и западного побережья Крыма привели к увеличению фаунистического списка полихет до 132 видов (из них 12 — спиониды) [Киселева, 2004; Маринов, 1977].

Глубокие нарушения экосистемы Чёрного моря в 1970–1980-х гг., связанные с антропогенным эвтрофированием бассейна и его последствиями (понижением прозрачности вод и формированием зон с придонной гипоксией), а также с заилением донного субстрата в результате промысла морепродуктов, наиболее пагубно сказались на СЗЧМ. Это привело к уменьшению видового богатства в донных сообществах, резким колебаниям плотности и биомассы бентоса, изменению роли некоторых массовых видов, исчезновению одних видов и появлению новых в донной фауне региона [Лосовская, 1977; Северо-западная часть, 2006; Revkov et al., 2018]. Так, в 1980-х гг., по сравнению с 1953–1960 гг., в районах междуречий Дуная и Днепра число видов полихет сократилось с 29 до 17, однако при этом в количественном отношении было зарегистрировано массовое развитие некоторых видов, в том числе представителей родов *Spio*, *Prionospio* и *Polydora*, идентифицированных как *Spio filicornis*, *Prionospio cirrifera* и *Polydora limicola* соответственно [Лосовская, 1991; Северо-западная часть, 2006]. Начавшаяся в середине 1990-х гг. деэвтрофикация бассейна Чёрного моря [Заика, 2011], запрещение в Украине в конце 1980-х гг. донного промысла шпрота и драгирования мидии, а впоследствии и более жёсткий контроль использования придонных орудий лова определили улучшение общих показателей развития зообентоса [Revkov et al., 2018]. Большая часть исследований бентоса в последнее десятилетие XX в. — первые десятилетия XXI в. в СЗЧМ проведена в мелководных прибрежных районах: заливах, бухтах, лиманах. Это же касается специальных исследований фауны полихет: основная их часть выполнена в регионе Одессы, севастопольских бухтах, мелководном побережье Румынии [Болтачева, Лисицкая, 2007; Бондаренко, 2009, 2017; Boltachova et al., 2015; Surugiu, 2005, 2012]. В центральном районе СЗЧМ на глубинах более 10–15 м работы по изучению бентоса были редкими. Так, в районе филофорного поля Зернова (центральный район СЗЧМ) в 2012 г. в составе макробентоса обнаружено 14 видов полихет (в том числе 2 вида спионид) [Ковалишина, Качалов, 2015]. В 2003 г. при изучении мейобентоса вдоль западного побережья Чёрного моря (у берегов Румынии и Украины) в сборах идентифицировано 24 вида полихет (в том числе 5 видов спионид) [Vorobyova, Bondarenko, 2009]. В 2006–2007 гг. было проведено детальное исследование донной фауны на небольшом участке румынского шельфа, охватывающем все обитаемые для макробентоса глубины, которое позволило зарегистрировать 43 вида полихет (в том числе 10 спионид). При этом было обнаружено массовое развитие нового для Чёрного моря вида-вселенца *Dipolydora quadrilobata* (Jacobi, 1883) [Begun et al., 2010; Surugiu, 2012].

Таким образом, приходится констатировать, что донная фауна самой обширной части черноморского шельфа, находящейся под всё усиливающимся антропогенным воздействием, в течение последних 30 лет оставалась практически вне внимания исследователей. Значительную часть макробентоса, а по плотности часто и преобладающую, составляют *Polychaeta*, среди которых, в свою очередь, нередко доминируют представители *Spionidae*. Цель нашего исследования — изучить видовой состав, распределение и количественное развитие полихет семейства *Spionidae* в северо-западной части Чёрного моря на глубинах более 10–15 м.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили пробы макробентоса, собранные в рейсе 15/2 НИС *Maria S. Merian* (май 2010 г.) и в 64, 68, 70, 72, 84, 86, 90 и 96-м рейсах НИС «Профессор Водяницкий» (июль и ноябрь 2010 г., август 2011 г., май 2013 г., апрель, июнь и октябрь 2016 г., июль 2017 г.) в СЗЧМ. Станции выполнены в диапазоне глубин от 10 до 137 м (табл. 1). С борта НИС «Профессор Водяницкий» отбор донных осадков осуществляли с помощью дночерпателей «Океан-25» (площадь захвата 0,25 м²), с борта НИС *Maria S. Merian* — коробчатым пробоотборником (box corer) (площадь захвата 0,1 м²). Грунт промывали через сита с наименьшим диаметром 1 мм. Материал фиксировали 4%-ным раствором формалина, дальнейшую обработку проводили в лаборатории. Всего собрано и обработано 230 проб с 160 станций. Для построения карт распределения видов применяли программу Golden Software Surfer 2011.

Таблица 1. Координаты станций в северо-западной части Чёрного моря, выполненных в 2010–2017 гг. на НИС *Maria S. Merian* (*) и «Профессор Водяницкий», на которых обнаружены *Spionidae***Table 1.** Coordinates of stations in the northwestern part of the Black Sea, performed in 2010–2017 on the RV “*Maria S. Merian*” (*) and “*Professor Vodyanitsky*,” where *Spionidae* were found

№ рейса, дата	№ ст.	Координаты		Глубина, м	№ рейса, дата	№ ст.	Координаты		Глубина, м
		°N	°E				°N	°E	
15/2*, 05.2010	361	44.8123	31.9220	82	70, 07.2011	35	45.9822	33.2445	10
	362	44.8000	31.9167	83		36	45.8966	33.1836	11
	533	44.6427	33.0012	137		37	45.9187	33.2030	11
64, 07.2010	10	44.5637	33.3487	87		39	45.6855	32.7660	27
	14	44.9425	33.1562	93		43	45.0499	33.0611	87
	15	45.0163	33.2269	70		25	45.3927	30.9839	44
	16	45.0639	33.2757	30	27	45.5261	32.4353	29	
68, 11.2010	16a	45.0602	33.2408	46	28	45.5008	32.4574	30	
	1	45.2987	30.4802	39	29	45.5513	32.5885	25	
	2	45.2991	30.7001	37	33	46.0380	31.5362	17	
	3	45.2917	30.9250	41	34	45.5929	31.6435	41	
	4	45.2986	31.3889	52	35	45.2912	32.6741	38	
	5	45.2937	31.6469	48	42	45.2904	32.9596	19	
	6	45.6448	31.7874	39	43	44.9267	33.1849	86	
	7	45.6351	31.5076	43	46	45.1206	33.2371	12	
	8	45.6365	31.2552	44	47	45.0747	33.2365	33	
	9	45.6290	31.0414	36	48	45.0397	33.4934	18	
	10	45.6356	30.8020	36	84, 04.2016	6	32.7348	45.3332	25
	11	45.6403	30.6059	27		7	33.1420	45.1580	22
	12	45.8440	30.7423	19		9	33.4366	44.9882	31
	13	45.8467	30.8700	23	86, 06.2016	1	33.1095	45.2032	18
	14	45.9829	30.8871	21		2	32.8980	45.2643	44
	15	46.0883	31.0988	34		4	32.7493	45.6053	22
	16	45.9818	31.0895	35		5	32.7767	45.6183	21
	17	45.8706	31.0942	35		6	32.7617	45.6407	22
	18	45.7575	31.1146	36		7	33.0298	45.7457	20
	19	45.5013	31.1370	46		8	33.0653	45.7542	15
	20	45.4717	31.3650	48		9	33.0360	45.7805	18
	21	45.7565	31.3578	41		10	33.0725	45.7917	14
	22	45.8446	31.3595	25		11	33.0402	45.8167	15
	23	45.9671	31.3588	22		12	32.5667	45.4955	23
	24	46.0685	31.3507	20		46	32.8333	44.8667	117
	25	46.0675	31.5848	20	90, 10.2016	5	45.0898	32.5528	81
	26	45.9552	31.5824	23		7	45.0375	32.2256	72
	27	45.8411	31.9533	26		8	45.1638	32.1172	57
	28	45.8470	31.5804	26		9	45.2914	32.0502	50
	29	45.7458	31.5857	33		12	44.9757	31.9271	59
30	45.4820	31.5827	49	2		32.7175	45.6037	27	
70, 07.2011	18	45.5061	31.4006	46	96, 07.2017	3	32.7698	45.5877	20
	19	45.5074	30.7159	38		4	32.7602	45.6324	20
	20	45.6205	30.6288	24		5	32.7684	45.6963	27
	21	45.6237	30.8368	35		6	32.9815	45.7229	20
	22	45.7381	30.9173	32		7	33.0648	45.7547	19
	23	45.6188	31.0552	35		8	32.9976	45.7855	19
	24	46.0582	31.2220	31		9	32.7175	45.7372	28
	25	46.4474	31.3842	15		14	33.3472	45.0042	30
	26	46.0482	31.5383	20		15	33.3581	44.8797	74
	27	46.6195	31.6360	45		41	32.2197	45.6271	34
	28	45.7008	31.9797	33		42	31.9658	45.5478	40
	30	45.8130	32.4892	31		44	31.6527	45.2310	59
	32	45.9190	33.0002	11		45	31.4489	45.1643	61
	33	45.9690	33.2062	11		48	32.5612	45.0892	79
34	45.9224	33.2708	11						

РЕЗУЛЬТАТЫ

Представители семейства Spionidae были встречены практически во всей обследованной части шельфа — на 105 из 160 выполненных станций (рис. 1). Обнаружено 20 263 экз. Spionidae. Идентифицировано 11 видов: *Aonides paucibranchiata* Southern, 1914, *Dipolydora quadrilobata* (Jacobi, 1883), *Microspio mecznikowiana* (Claparède, 1869), *Prionospio* cf. *cirrifera* Wirén, 1883, *Polydora cornuta* Bosc, 1802, *Pygospio elegans* Claparède, 1863, *Scolelepis tridentata* (Southern, 1914), *Scolelepis (Scolelepis) cantabra* (Rioja, 1918), *Laonice* cf. *cirrata* (M. Sars, 1851), *Marenzelleria neglecta* Sikorski & Bick, 2004 и *Spio decorata** Bobretzky, 1871. Отмечены также не идентифицированные до вида *Prionospio* sp.

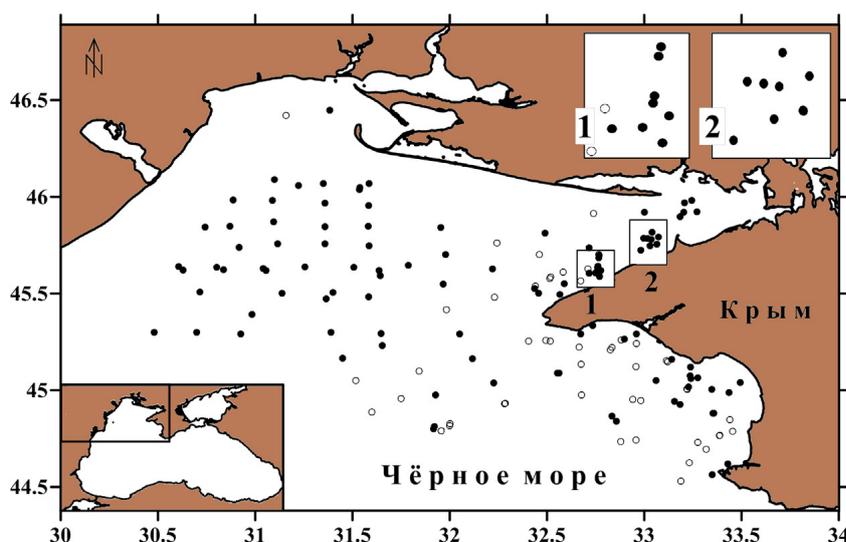


Рис. 1. Распространение Spionidae на шельфе северо-западной части Чёрного моря в 2010–2017 гг.: ○ — бентосные станции; ● — станции, где обнаружены представители Spionidae

Fig. 1. Spionidae distribution on the shelf of the northwestern part of the Black Sea in 2010–2017: ○, benthic stations; ●, stations where Spionidae representatives were found

Spionidae обнаружены на всех исследованных глубинах — до 137 м. Известно, что в Чёрном море предельные глубины, пригодные для обитания макрозообентоса, ограничены изобатами 150–170 м, а в СЗЧМ — 110–125 м [Киселева, 1981, 2004]. Таким образом, представители данного семейства обитают во всём диапазоне глубин СЗЧМ. Спиониды были зарегистрированы на различных грунтах, но предпочитали крупный песок с ракушечником; там их средняя плотность составляла 729 экз.·м⁻², в то время как на более мелком заиленном песке — 399 экз.·м⁻². На алеврито-пелитовых илах они встречались реже и их плотность была минимальна — 33 экз.·м⁻². На отдельных станциях плотность Spionidae достигала 2984 экз.·м⁻², а в среднем составляла (477 ± 126) экз.·м⁻². Особенно большие значения плотности спионид отмечены на западе центрального района СЗЧМ и в некоторых прибрежных участках Каркинитского и Каламитского заливов (рис. 2).

***Aonides paucibranchiata* Southern, 1914.** Материал — 619 экз. НИС «Профессор Водяницкий»: 64-й рейс — ст. 14; 68-й рейс — ст. 2–4, 7–10, 12, 14, 19, 24, 25, 28, 30; 70-й рейс — ст. 19–22, 26, 43; 72-й рейс — ст. 25, 47; 84-й рейс — ст. 6, 7; 86-й рейс — ст. 5, 12, 46; 90-й рейс — ст. 8, 12; 96-й рейс — ст. 14, 44, 45. НИС Maria S. Merian: рейс 15/2 — ст. 361, 362.

*Тщательное рассмотрение полихет рода *Spio*, относимых ранее нами, как и большинством других исследователей, к виду *S. filicornis* (Müller, 1776), привело к заключению, что это *S. decorata* Bobretzky, 1871 [Болтачева, Лисицкая, 2019]. Мнения о том, что в Чёрном море обитает именно последний вид, придерживается в настоящее время ряд авторов [В. И. Радашевский, устное сообщение; Surugiu, 2005].

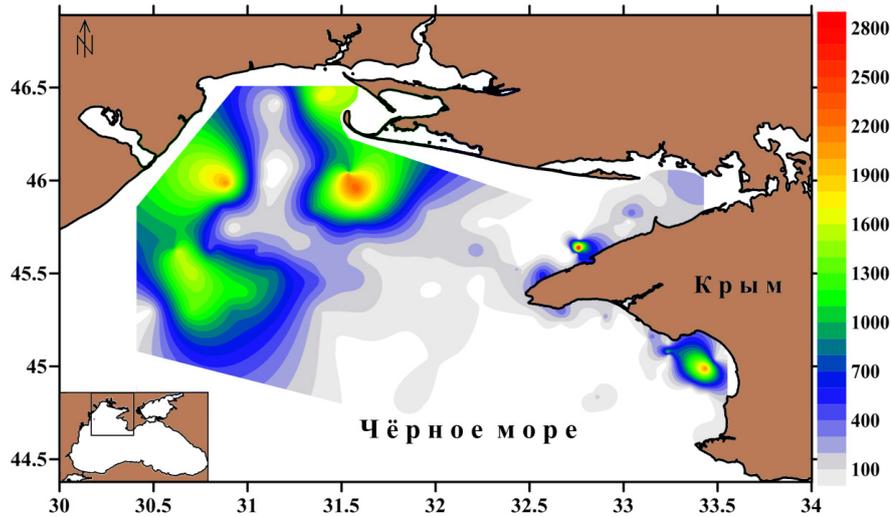


Рис. 2. Плотность *Spionidae* на шельфе северо-западной части Чёрного моря в 2010–2017 гг.
Fig. 2. *Spionidae* density on the shelf of the northwestern part of the Black Sea in 2010–2017

Амфиатлантический вид, распространён в Белом и Северном морях, у Атлантического побережья Европы, в Средиземном море, в Мексиканском заливе [Dauvin et al., 2003; Fauchald et al., 2009; Fauvel, 1927]. В Чёрном море встречается повсеместно — у берегов Болгарии, Румынии и Турции [Маринов, 1977; Kurt-Şahin, Çinar, 2012; Surugi, 2005], в СЗЧМ [Биология, 1967], у крымского и кавказского побережья [Виноградов, Лосовская, 1968; Киселева, 2004].

Нами вид был обнаружен на 35 станциях в широком диапазоне глубин (19–117 м) на песке, ракушечнике, их смеси, иногда немного заиленной (рис. 3). Более высокая встречаемость отмечена на глубинах 20–60 и 80–100 м. Плотность колебалась в диапазоне 2–260 экз.·м⁻², в среднем составляя (44 ± 20) экз.·м⁻². Максимальные значения плотности *A. paucibranchiata* зарегистрированы в западном районе СЗЧМ — 260 и 192 экз.·м⁻² (70-й рейс, ст. 21, глубина 35 м; 72-й рейс, ст. 25, глубина 44 м). Относительно низкие показатели плотности и частоты встречаемости вид имел на самых малых (менее 20 м) и самых больших (более 100 м) глубинах.

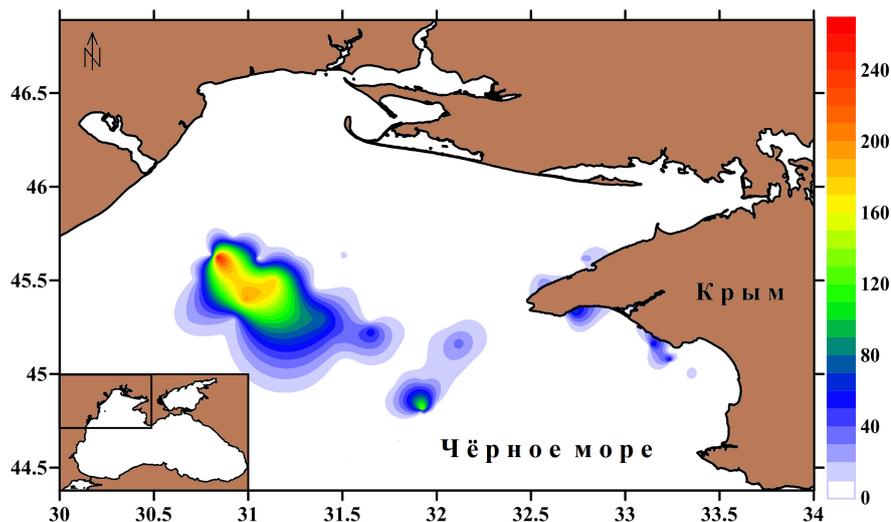


Рис. 3. Распространение *Aonides paucibranchiata* на шельфе северо-западной части Чёрного моря в 2010–2017 гг.
Fig. 3. *Aonides paucibranchiata* distribution on the shelf of the northwestern part of the Black Sea in 2010–2017

В отношении приуроченности *A. paucibranchiata* к различным глубинам и грунтам имеются противоречивые сведения. По данным К. А. Виноградова, вид встречается преимущественно на крупном песке с ракушечником на глубинах 10–22 м [Виноградов, Лосовская, 1968]. В то же время большие скопления вида отмечены М. Бэческу у побережья Румынии на илистых грунтах на глубине 110 и 124 м, где его плотность достигала 1000 и 3000 экз. \cdot м⁻² соответственно [Киселева, 2004]. Наши данные подтверждают широкий экологический диапазон распространения *A. paucibranchiata* в Чёрном море.

***Dipolydora quadrilobata* (Jacobi, 1883).** Материал — 2560 экз. НИС «Профессор Водяницкий»: 64-й рейс — ст. 10, 14, 15; 68-й рейс — ст. 1–4, 9–13, 16–20, 22–24, 28–30; 70-й рейс — ст. 18–24, 43; 72-й рейс — ст. 33, 34, 43; 90-й рейс — ст. 5. НИС Maria S. Merian: рейс 15/2 — ст. 362.

Арктическо-бореальный вид, известный для Атлантического побережья Европы и Северной Америки [Blake, 1969; Dauvin et al., 2003; Fauvel, 1927], Охотского, Японского и Берингова морей [Ушаков, 1955; Radashevsky, 1993], Тихоокеанского побережья Северной Америки [Blake, 1996], Адриатического моря [Castelli et al., 1995]. Недавний вселенец в Чёрное море [Todorova, Panayotova, 2006, цит. по: Surugiu, 2012].

Нами вид обнаружен на 36 станциях в широком диапазоне глубин (17–93 м) на песчаных и ракушечных грунтах разной степени заиленности. Наиболее часто встречался в центральном районе СЗЧМ, там же отмечено максимальное значение его плотности (70-й рейс, ст. 2, глубина 37 м) (рис. 4). Частота встречаемости *D. quadrilobata* была выше на глубинах 20–40 и 80–100 м (рис. 5). При этом высокие значения плотности зарегистрированы в диапазоне 20–60 м, в то время как на глубине более 80 м она была низкой. В целом плотность изменялась в пределах от 4 до 1184 экз. \cdot м⁻², средняя составляла (177 ± 99) экз. \cdot м⁻².

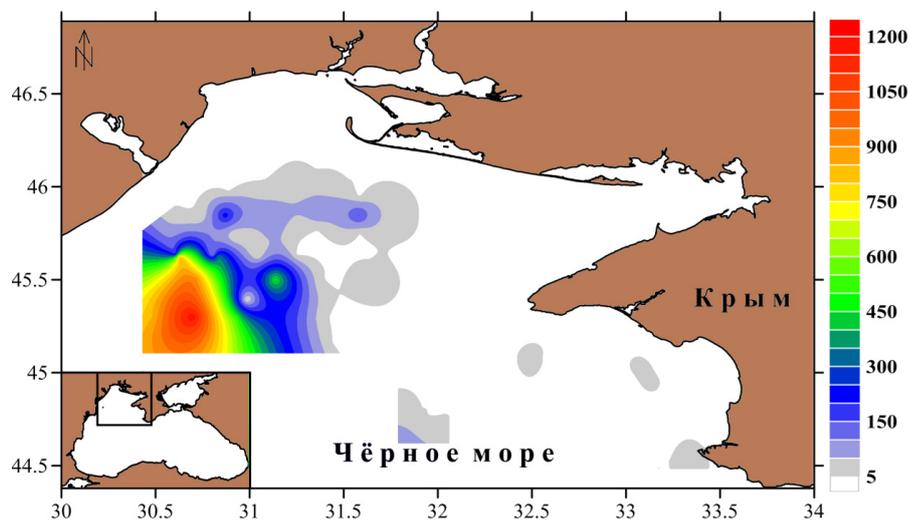


Рис. 4. Распространение *Dipolydora quadrilobata* на шельфе северо-западной части Чёрного моря в 2010–2017 гг.

Fig. 4. *Dipolydora quadrilobata* distribution on the shelf of the northwestern part of the Black Sea in 2010–2017

Несмотря на то, что *D. quadrilobata* встречался на различных грунтах, его распределение было неравномерным. Так, на илистых осадках отмечена минимальная плотность, в среднем 14 экз. \cdot м⁻²; на заиленном ракушечнике она была выше на порядок, 142 экз. \cdot м⁻²; на песчаном ракушечнике среднее значение составляло 277 экз. \cdot м⁻².

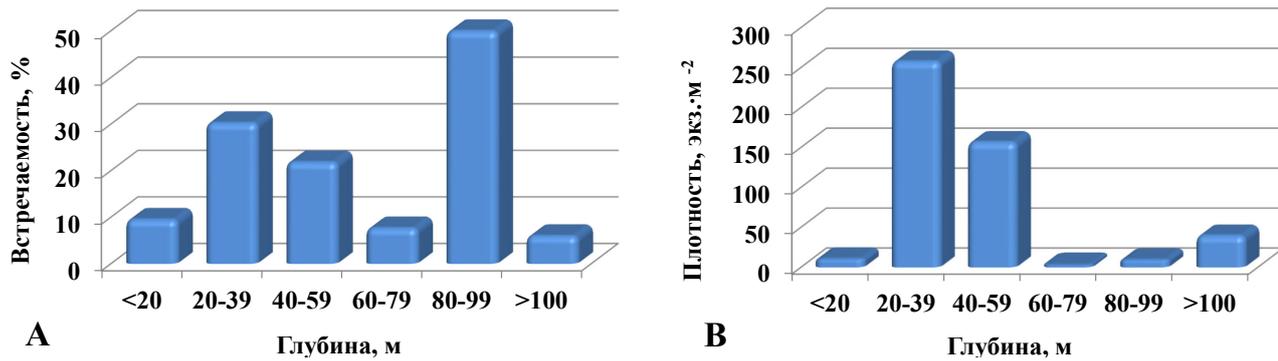


Рис. 5. Встречаемость (А) и плотность (В) *Dipolydora quadrilobata* на шельфе северо-западной части Чёрного моря в 2010–2017 гг.

Fig. 5. *Dipolydora quadrilobata* frequency of occurrence (А) and density (В) on the shelf of the northwestern part of the Black Sea in 2010–2017

Вызывает интерес высокая (50 %) встречаемость *D. quadrilobata* на больших глубинах. Исследования данного вида у Атлантического побережья Северной Америки показали существование двух экологических форм, отличающихся типом личиночного развития [Blake, 1969]. Они характеризовались различными температурными оптимумами роста личинок — +6...+10 и +10...+15 °С [Blake, 1969]. В Чёрном море на глубине более 50–55 м температура воды постоянная — около +8 °С, тогда как на меньших глубинах (30–40 м) значение поднимается до +11...+13 °С [Иванов, Белокопытов, 2011]. Такие температуры соответствуют оптимальным для указанных экологических форм *D. quadrilobata*. В самом поверхностном слое вода может прогреваться до +28...+29 °С, что, вероятно, и объясняет отсутствие этого вида на глубинах менее 20 м. Можно предположить, что в Чёрном море обитают обе экологические формы *D. quadrilobata*, таксономический статус которого требует дальнейших исследований.

***Laonice cf. cirrata* (M. Sars, 1851).** Материал — 2 экз. НИС «Профессор Водяницкий»: 96-й рейс — ст. 2, 5.

Распространён в арктических морях, северной части Тихого океана, Атлантике, Средиземном и Мраморном морях [Жирков, 2001; Blake, 1996; Fauvel, 1927; Rullier, 1963; Sikorski, 2003; Çinar et al., 2014]. В Чёрном море единичные находки известны для акватории Карадага [Виноградов, 1949], прибосфорского района и побережья Болгарии [Kurt-Şahin, Çinar, 2012; Rullier, 1963].

Нами *L. cf. cirrata* обнаружен у побережья Крыма в Каркинитском заливе (рис. 6) на глубине 27 м на заиленном ракушечнике.

***Marenzelleria neglecta* Sikorski & Bick, 2004.** Материал — 1 экз. НИС «Профессор Водяницкий»: 84-й рейс — ст. 6.

Вид указан для Атлантического побережья Северной Америки, канадской Арктики, Северного и Балтийского морей [Sikorski, Bick, 2004]. *M. neglecta* — инвазивный вид, широко распространившийся в Балтийском море; в 2014 г. он был зарегистрирован в Азовском море, куда попал, по-видимому, с балластными водами судов, идущих из Северной Атлантики и Балтийского моря через Волго-Балтийский и Волго-Донской каналы [Syomin et al., 2016]. Вид быстро распространяется в Азовском море и уже отмечен в Керченском проливе и у побережья Таманского полуострова [Syomin et al., 2017].

Нами *M. neglecta* обнаружен у полуострова Тарханкут (западное побережье Крыма) на глубине 25 м на песке с ракушечником (рис. 6). Настоящая находка — первая для СЗЧМ. Учитывая быстроту распространения этого вида, видимо, уже в ближайшие годы следует ожидать его натурализации по всему Азово-Черноморскому бассейну.

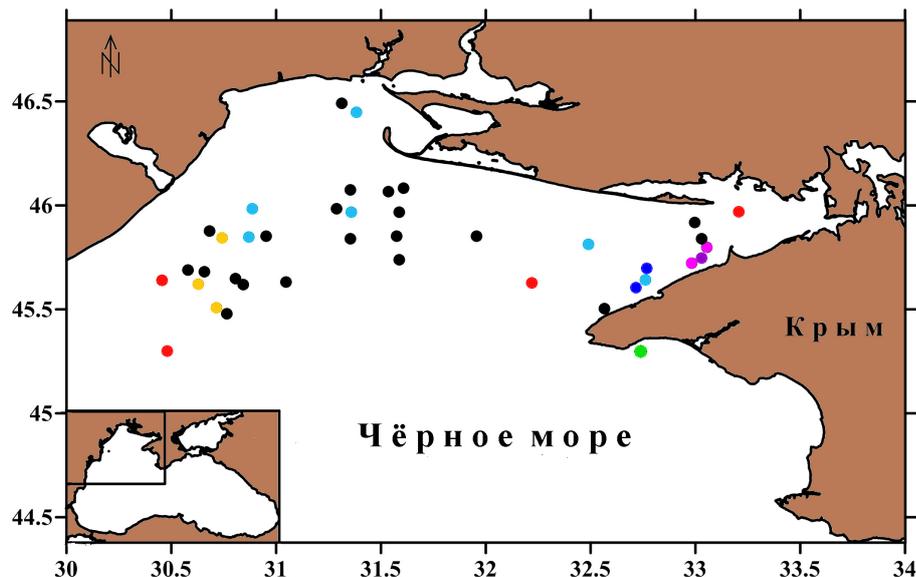


Рис. 6. Находки на шельфе северо-западной части Чёрного моря в 2010–2017 гг.: ● — *Polydora cornuta*; ● — *Laonice cf. cirrata*; ● — *Microspio mecznikowiana*; ● — *Marenzelleria neglecta*; ● — *Scolelepis tridentata*; ● — *Pygospio elegans*; ● — *Scolelepis (Scolelepis) cantabra*; ● — *Spio decorata*

Fig. 6. Finds on the shelf of the northwestern part of the Black Sea in 2010–2017: ●, *Polydora cornuta*; ●, *Laonice cf. cirrata*; ●, *Microspio mecznikowiana*; ●, *Marenzelleria neglecta*; ●, *Scolelepis tridentata*; ●, *Pygospio elegans*; ●, *Scolelepis (Scolelepis) cantabra*; ●, *Spio decorata*

***Microspio mecznikowiana* (Claparède, 1869).** Материал — 15 экз. НИС «Профессор Водяницкий»: 68-й рейс — ст. 1, 11; 70-й рейс — ст. 33; 96-й рейс — ст. 41 (рис. 6).

Вид встречается у Атлантического побережья Европы, в Средиземном, Красном, Мраморном, Чёрном и Азовском морях [Киселева, 2004; Dauvin et al., 2003; Çinar et al., 2014]. В Чёрном море зарегистрирован в разных районах на глубинах 0–49 м [Виноградов, 1949; Виноградов, Лосовская, 1968; Киселева, 1981, 2004; Маринов, 1977; Самышев, Золотарев, 2018].

M. mecznikowiana обнаружен нами на глубинах 11–39 м на заиленном ракушечнике, его плотность не превышала 20 экз.·м⁻² (рис. 6). Поскольку данный вид предпочитает мелководные зоны [Виноградов, 1949], он крайне редко бывает отмечен в рейсовых материалах.

***Polydora cornuta* Bosc, 1802.** Материал — 30 экз. НИС «Профессор Водяницкий»: 68-й рейс — ст. 13, 14, 23; 70-й рейс — ст. 25, 30; 86-й рейс — ст. 6.

Широко распространённый вид, космополит. Особенно многочислен в эстуариях и морских портах, в эвтрофированных акваториях [Blake, 1996; Radashevsky, Selifonova, 2013]. Один из первых массово распространившихся в Чёрном море вселенцев [Болтачева, Лисицкая, 2007; Лосовская, Нестерова, 1964; Boltachova et al., 2021; Radashevsky, Selifonova, 2013; Surugiu, 2005].

В наших сборах *P. cornuta* встречался единично на глубинах 15–31 м на заиленном ракушечнике и на песке с примесью ила. Его плотность не превышала 30 экз.·м⁻². Это можно объяснить тем, что наши исследования выполнены преимущественно на глубинах более 20 м в открытой акватории, удалённой от бухт, лиманов и портов (см. рис. 6). Между тем известно, что в мелководных заливах, на глубинах 0–33 м, *P. cornuta* — массовый вид; у румынского побережья, в заливе Мангалия, его плотность достигала 150 тыс. экз.·м⁻² [Surugiu, 2012].

***Prionospio cf. cirrifera* Wiren, 1883.** Материал — 15 611 экз. НИС «Профессор Водяницкий»: 64-й рейс — ст. 14, 15, 16, 16а; 68-й рейс — ст. 1–30; 70-й рейс — ст. 18–21, 23–28, 32–37, 39, 43; 72-й рейс — ст. 25–29, 33–35, 42, 46–48; 84-й рейс — ст. 6, 7, 9; 86-й рейс — ст. 1, 2, 4–8, 10–12; 90-й рейс — ст. 7, 9, 12; 96-й рейс — ст. 3, 4, 6–9, 14, 15, 41, 42, 44, 48. НИС Maria S. Merian: рейс 15/2 — ст. 533.

Длительное время вид считали широко распространённым, космополитом. Впервые описан из Северного Ледовитого океана, известен для Северной Атлантики [Жирков, 2001; Dauvin et al., 2003], берегов Азии и Южной Африки [Day, 1967; Shen et al., 2010], Средиземного моря [Castelli et al., 1995; Çinar, Ergen, 1999]. Некоторые исследователи считают вид холодноводным и подвергают сомнению факт его обитания в водах бассейна Средиземного моря [Faulwetter et al., 2017; Maciolek, 1985; Mackie, 1984]. В Чёрном море *P. cf. cirrifera* отмечен повсеместно — у берегов Болгарии, Румынии, Турции [Маринов, 1977; Kurt-Şahin, Çinar, 2012; Surugiu, 2005; Çinar et al., 2014], у крымского и кавказского побережья [Биология, 1967; Виноградов, Лосовская, 1968; Киселева, 1981, 2004].

Нами вид был обнаружен на 92 станциях во всём диапазоне исследованных глубин (10–137 м) на разнообразных грунтах (ракушечник, песок, их смесь, заиленный песок или ракушечник, ил). Особенно широко *P. cf. cirrifera* распространён в центральном районе СЗЧМ, а также в Каркинитском и Каламитском заливах (рис. 7).

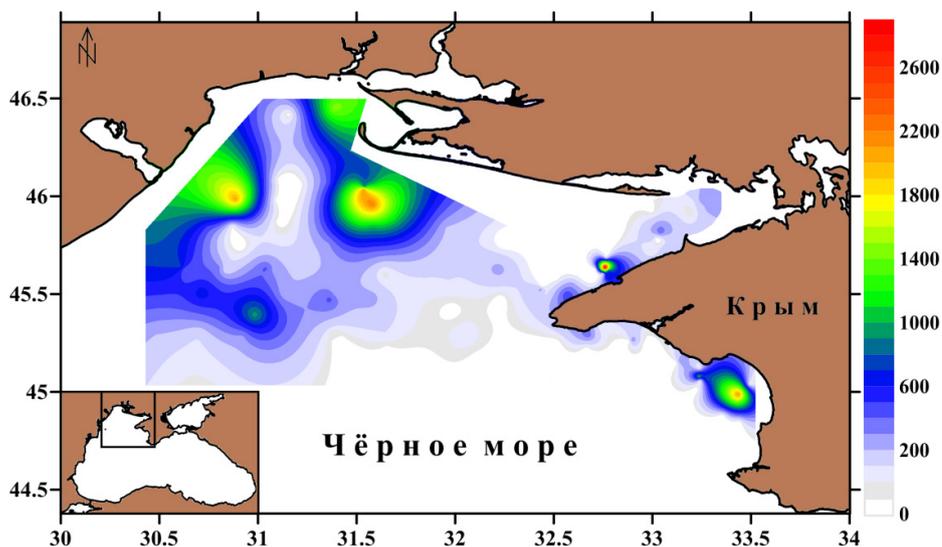


Рис. 7. Распространение *Prionospio cf. cirrifera* на шельфе северо-западной части Чёрного моря в 2010–2017 гг.

Fig. 7. *Prionospio cf. cirrifera* distribution on the shelf of the northwestern part of the Black Sea in 2010–2017

Анализ батиметрического распространения *P. cf. cirrifera* показал: несмотря на то, что вид присутствует на всех исследованных глубинах, частота его встречаемости уменьшается с увеличением глубины. Встречаемость более 50 % (показатель того, что вид вошёл в число руководящих в сообществах) отмечена на глубине до 60 м (рис. 8).

Средняя плотность *P. cf. cirrifera* на полигоне составила (419 ± 126) экз. \cdot м $^{-2}$. Максимальная плотность вида зарегистрирована в Каркинитском заливе, в районе малого филофорного поля — 2984 экз. \cdot м $^{-2}$ (96-й рейс, ст. 4, глубина 20 м). Наиболее многочисленным *P. cf. cirrifera* был на мелководье, а на глубинах более 60 м его плотность была крайне низкой. Такое распределение, возможно, связано с тем, что эти полихеты предпочитают более плотные грунты, которые залегают на меньшей глубине. При сравнении плотности *P. cf. cirrifera* на разных грунтах оказалось, что на ракушечнике с примесью ила обнаружена максимальная плотность [(653 ± 213) экз. \cdot м $^{-2}$], а на чисто илистых грунтах — минимальная [(104 ± 61) экз. \cdot м $^{-2}$]. Приуроченность этого вида к заиленным пескам отмечена и для Восточного Средиземноморья [Dağlı et al., 2011]. Полученные в рамках наших исследований значения максимальной плотности *P. cf. cirrifera* превышают

известные для Чёрного моря. Так, у крымских берегов на песчаном грунте плотность этого вида составляла 396 экз. \cdot м⁻², а в СЗЧМ у побережья Болгарии на ракушечно-песчаном грунте — 267 экз. \cdot м⁻² [Киселева, 2004; Маринов, 1977].

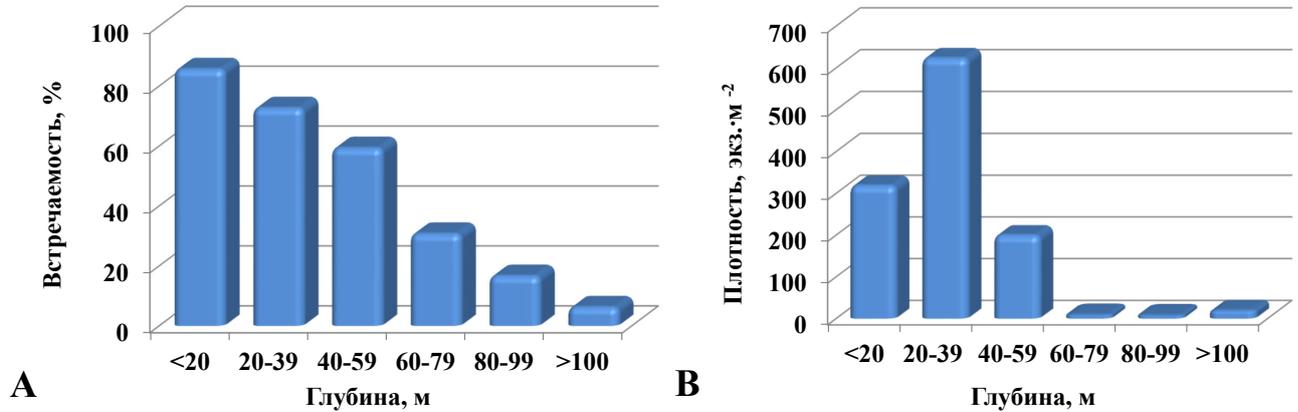


Рис. 8. Встречаемость (А) и плотность (В) *Prionospio cf. cirrifera* на шельфе северо-западной части Чёрного моря в 2010–2017 гг.

Fig. 8. *Prionospio cf. cirrifera* frequency of occurrence (А) and density (В) on the shelf of the northwestern part of the Black Sea in 2010–2017

***Pygospio elegans* Claparède, 1863.** Материал — 15 экз. НИС «Профессор Водяницкий»: 68-й рейс — ст. 12; 70-й рейс — ст. 19, 20. Глубины — 19–24 м; грунт — песок с ракушей.

Распространён очень широко — моря Арктики, Балтийское море, Атлантическое побережье Европы и Северной Америки [Жирков, 2001; Dauvin et al., 2003; Radashevsky et al., 2016], Тихоокеанское побережье Азии и Северной Америки [Ушаков, 1955; Blake, 1996], Средиземное, Мраморное, Чёрное и Азовское моря [Киселева, 2004; Rullier, 1963]. Генетические исследования подтвердили, что *P. elegans* — амфибореальный вид [Radashevsky et al., 2016].

Нами вид обнаружен в центральном районе СЗЧМ на глубинах 19–38 м на песке и заиленном ракушечнике, его плотность не превышала 52 экз. \cdot м⁻² (рис. 6). Известно, что в Чёрном море *P. elegans* обитает на песчано-илистых грунтах на глубинах 0–100 м [Киселева, 1981]. Больших скоплений не образует. Переносит широкий диапазон солёности и чаще встречается в опреснённых зонах [Виноградов, Лосовская, 1968].

***Scolelepis (Scolelepis) cantabra* (Rioja, 1918).** Материал — 1 экз. НИС «Профессор Водяницкий»: 86-й рейс — ст. 7.

Распространён в Атлантике у побережья Португалии, Франции и Ирландии [Киселева, 2004; Dauvin et al., 2003; Rioja, 1918] и в Средиземном море. В Чёрном море редкий вид, отмечен только у западного побережья Крыма и у берегов Румынии [Маринов, 1977; Мокиевский, 1949; Boltachova et al., 2022].

Нами *S. cantabra* обнаружен на глубине 16 м на заиленном песке в южной части Каркинитского залива, западнее Бакальской косы (рис. 6). В Чёрном море вид характерен для песчаного мелководья. По данным О. Б. Мокиевского [1949], *S. cantabra* был массовым на псевдолиторали западного побережья Крыма, где его плотность достигала 325 экз. \cdot м⁻².

***Scolelepis tridentata* (Southern, 1914).** Материал — 5 экз. НИС «Профессор Водяницкий»: 86-й рейс — ст. 9; 96-й рейс — ст. 6.

Распространён у берегов Ирландии, в северной части Атлантического океана, в Средиземном море [Dauvin et al., 2003; Faulwetter et al., 2017; Southern, 1914; Çinar et al., 2014]. В Чёрном и Азовском морях указан практически для всех районов на глубине до 27 м,

однако его встречаемость и плотность невелики [Киселева, 2004; Маринов, 1977; Kurt-Şahin, Çinar, 2012; Vorobyova, Bondarenko, 2009].

Нами *S. tridentata* обнаружен на глубине 18–20 м на заиленном песке с ракушечником в южной части Каркинитского залива, в районе малого филофорного поля (рис. 6).

Spio decorata Bobretzky, 1871. Материал — 1404 экз. НИС «Профессор Водяницкий»: 68-й рейс — ст. 9, 11–14, 22–29; 70-й рейс — ст. 19–21, 25, 26, 32; 86-й рейс — ст. 10, 12.

Распространён у Атлантического побережья Европы [Bick et al., 2010; Dauvin, 1989; Dauvin et al., 2003], в Средиземном море [Faulwetter et al., 2017; Giordanella, 1969; Simboura, Nicolaidou, 2001], в Чёрном море у берегов Кавказа [Чернявский, 1880], Турции [Kurt Şahin et al., 2017; Çinar, Gönlügür-Demirci, 2005] и Румынии [Surugiu, 2005]. Если предположить, что долгое время исследователи в Чёрном море ошибочно относили *Spio decorata* к виду *Spio filicornis* [Болтачева, Лисицкая, 2019], то следует считать, что *S. decorata* широко распространён у всех берегов Чёрного моря и в Азовском море [Виноградов, Лосовская, 1968; Киселева, 2004; Маринов, 1977].

Нами вид обнаружен на 21 станции на глубинах от 11 до 38 м на песчано-ракушечных грунтах (рис. 6). Наибольшая встречаемость *S. decorata* зарегистрирована на глубине 20–30 м (рис. 10). Плотность вида колебалась в пределах 2–556 экз.·м⁻², составляя в среднем (136 ± 72) экз.·м⁻². Особенно широко он распространён в центральной части СЗЧМ, в районе расположения филофорного поля Зернова; там же (68-й рейс, ст. 12, глубина 19 м) отмечена его максимальная плотность. Наибольшая плотность, в отличие от встречаемости, зафиксирована в диапазоне 10–20 м, с возрастанием глубины значение уменьшалось (рис. 9).

Известно, что *S. decorata* (указанный как *S. filicornis*) обычен в Чёрном море на глубинах до 30 м при солёности 10,5–18,08 ‰ [Виноградов, Лосовская, 1968; Киселева, 2004]. Учитывая, что размножение *S. decorata* происходит при температуре воды выше +8 °С, можно предположить, что нижняя граница распространения вида определяется положением термоклина [Болтачева, Лисицкая, 2019]. В мелководной СЗЧМ граница верхнего слоя, прогреваемого в летний сезон до +28...+29 °С, лежит на глубине около 30 м; глубже залегает квазиоднородный слой с температурой воды около +8 °С [Иванов, Белокопытов, 2011].

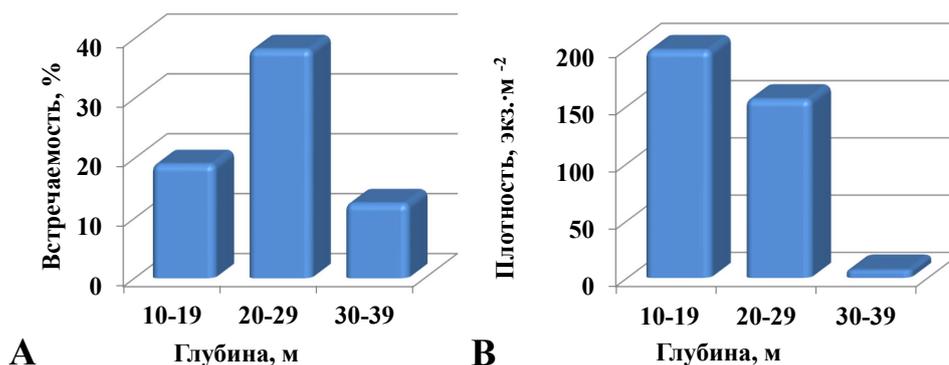


Рис. 9. Встречаемость (А) и плотность (В) *Spio decorata* на шельфе северо-западной части Чёрного моря в 2010–2017 гг.

Fig. 9. *Spio decorata* frequency of occurrence (А) and density (В) on the shelf of the northwestern part of the Black Sea in 2010–2017

ОБСУЖДЕНИЕ

В последние годы проведены многочисленные исследования в области систематики семейства Spionidae. Выделены новые виды, некоторые из описанных ранее переописаны, проводится уточнение их ареалов. Так, переописание *Spio filicornis* Müller, 1776 [Bick et al., 2010] привело,

как указано ранее, к пересмотру черноморских образцов рода *Spio* и к заключению, что это *S. decorata* Bobretzky, 1871 [Болтачева, Лисицкая, 2019]. Также вызывают вопросы особенности систематического статуса черноморских спионид *Prionospio* cf. *cirrifera* и *Laonice* cf. *cirrata*. Оба вида ранее считались широко распространёнными, однако некоторые авторы придерживаются мнения, что это холодноводные виды, и, как отмечено выше, подвергают сомнению факт их обитания в водах Средиземного моря [Maciolek, 1985; Mackie, 1984; Sikorski, 2003]. В настоящее время систематический статус у *P. cirrifera* и *L. cirrata* из морей Средиземноморского бассейна — неопределённый (questionable) [Faulwetter et al., 2017]. Находки *L. cirrata* в Средиземноморье могут принадлежать к другому виду — *Laonice bahusiensis* Söderström, 1920 [Sikorski, 2003]. Распространение первого вида ограничено приполярными территориями, при этом очень похожий на него *L. bahusiensis* имеет более южное распространение, а также присутствует в Центральном и Восточном Средиземноморье [Sikorski, 2003; Çinar et al., 2014]. Обнаруженные нами экземпляры этого рода имели недостаточно хорошую сохранность, и мы предварительно отнесли их к *L. cf. cirrata*.

Некоторые авторы считают, что *P. cirrifera* — вид из морей Северного Ледовитого океана, который вряд ли встречается южнее Португалии [Maciolek, 1985]. А. S. Y. Mackie [1984] предположил, что средиземноморские образцы принадлежат к другим, эндемичным видам. Из средиземноморских экземпляров *Prionospio* был выделен новый вид — *Prionospio maciolekae* Dağlı & Çinar, 2011. Другие образцы *P. cirrifera*, из Италии, были пересмотрены Dağlı и Çinar [2011] и отнесены к чужеродному *Prionospio pulchra* Imajima, 1990. Однако *P. cirrifera* сохраняет статус массового вида *Prionospio* в регионе [Çinar et al., 2014]. В последнее время у турецкого побережья Чёрного моря отмечено несколько видов рода *Prionospio* (группы *Minuspio*) [Kurt Şahin et al., 2017; Çinar et al., 2014]. Тем не менее *P. cirrifera* до сих пор рассматривается как один из наиболее массовых представителей семейства Spionidae в Чёрном море [Киселева, 2004; Kurt-Şahin, Çinar, 2012; Surugiu, 2005]. Последние исследования образцов *Prionospio*, собранных у побережья Кавказа, привели авторов к заключению о присутствии двух видов — *P. pulchra* и *Prionospio* cf. *multibranchiata* Berkeley, 1927 [Семин, Симакова, 2020]. В наших материалах зарегистрировано небольшое количество не идентифицированных до вида *Prionospio* sp., которые по морфологическим признакам были скорее близки к *P. maciolekae*, однако точно определить их не удалось. Основная масса *Prionospio* (группы *Minuspio*) никак не могла быть отнесена к этим трём видам (*P. pulchra*, *P. multibranchiata* и *P. maciolekae*), и мы, в ожидании дальнейших, более детальных исследований, в том числе генетических, оставили за ними название *P. cf. cirrifera*.

В макрозообентосе Чёрного моря группа полихет, как правило, является наиболее многочисленной среди всех таксонов как по числу видов, так и в количественном отношении — по числу экземпляров. На обследованной части шельфа СЗЧМ нами обнаружено 83 вида Polychaeta, из них 12 видов Spionidae (14 % таксономического состава данной группы). Полихеты отмечены на всех выполненных станциях, спиониды — на 66 % их общего количества. На большинстве станций зарегистрировано 2–3 вида, а на отдельных станциях — до 6 видов спионид. Плотность полихет на станциях колебалась от 66 до 17 708 экз.·м⁻², составляя в среднем 1 127 экз.·м⁻². При этом плотность спионид варьировала в пределах от 4 до 2984 экз.·м⁻² при среднем значении (477 ± 126) экз.·м⁻². Таким образом, если в таксономическом составе многощетинковых червей СЗЧМ спиониды занимали всего 14 %, то в количественном развитии их вклад достигал 42 %, что может свидетельствовать о значительной роли полихет этого семейства в функционировании донной экосистемы СЗЧМ.

Распределение спионид в акватории СЗЧМ неравномерно, что обусловлено реакцией отдельных видов на различные экологические факторы. В Чёрном море такие важные для жизнедеятельности гидробионтов факторы, как температура воды, а в прибрежных районах и солёность воды,

а также состав грунтов, меняются закономерно с изменением глубины. Следовательно, фиксация батиметрических границ обитания видов представляет определённый интерес, хотя не всегда ясно, какой именно экологический фактор ограничивает распространение по глубине того или иного вида. В СЗЧМ спиониды были зарегистрированы на глубине 10–137 м. Глубинами 11–40 м, которые хорошо прогреваются в тёплое время года, было ограничено распространение атлантико-средиземноморских видов *M. mecznikowiana*, *S. decorata*, *S. tridentata* и *S. cantabra*, а также амфибореального *P. elegans*, обитающих в тёплых водах умеренных широт. В самом широком диапазоне глубин в СЗЧМ встречены виды арктическо-бореального происхождения — *D. quadrilobata* (17–93 м) и *A. paucibranchiata* (19–117 м).

Наибольшая плотность спионид отмечена в диапазоне 20–40 м — (721 ± 206) экз.·м⁻² (рис. 10). На глубинах более 60 м спиониды были немногочисленны — от (15 ± 10) экз.·м⁻² на 60–80 м до (44 ± 38) экз.·м⁻² на 80–100 м. Доля теплолюбивых видов (*S. decorata*, *M. mecznikowiana*, *S. tridentata* и *S. cantabra*) в общей плотности спионид составляла 33 % на глубине 10–20 м и 12 % на глубине 21–40 м. Максимумы плотности спионид определялись небольшим числом видов. Плотность холодноводного *A. paucibranchiata* на глубине до 60 м не превышала 15 %, однако глубже 60 м составляла от 30 до 60 % суммарной плотности.

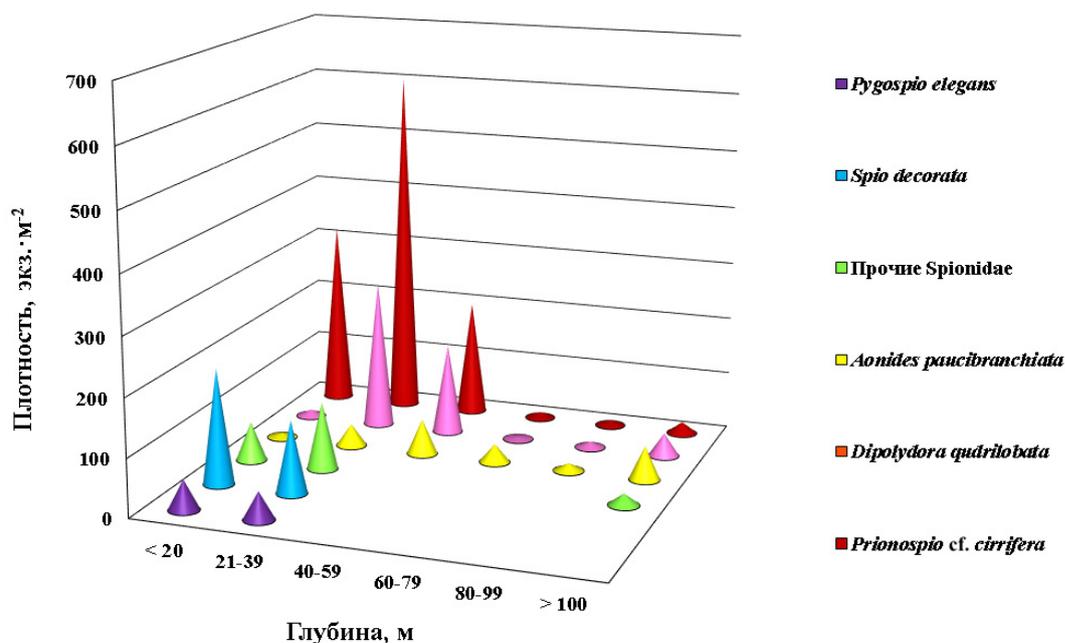


Рис. 10. Плотность массовых видов Spionidae на разных глубинах на шельфе северо-западной части Чёрного моря в 2010–2017 гг.

Fig. 10. Density of common Spionidae species at different depths on the shelf of the northwestern part of the Black Sea in 2010–2017

Плотность наиболее массового вида, *P. cf. cirrifera*, на глубинах до 60 м составляла около 50 %, глубже — 15–30 % общей плотности спионид. Плотность другого массового вида, *D. quadrilobata*, была максимальной на глубине 20–60 м [(232 ± 127) экз.·м⁻²], однако его встречаемость была относительно высокой как на 20–39 м [30 %], так и на 80–99 м [50 %]. Такое широкое батиметрическое распространение *P. cf. cirrifera* и *D. quadrilobata*, а также обсуждаемые ранее сложности систематического статуса *P. cf. cirrifera* и особенности биологии размножения *D. quadrilobata* позволяют предположить, что в СЗЧМ обитают несколько видов родов *Prionospio* и *Dipolydora*.

Заключение:

1. В период исследований, в 2010–2017 гг., на шельфе северо-западной части Чёрного моря обнаружено 12 видов полихет, относящихся к семейству Spionidae. Идентифицировано 11 видов: *Aonides paucibranchiata*, *Dipolydora quadrilobata*, *Microspio mecznikowiana*, *Prionospio* cf. *cirrifera*, *Polydora cornuta*, *Pygospio elegans*, *Scolelepis tridentata*, *Scolelepis (Scolelepis) cantabra*, *Spio decorata*, *Laonice* cf. *cirrata* и *Marenzelleria neglecta*. Отмечен также не идентифицированный до вида *Prionospio* sp.
2. Спиониды зафиксированы на глубинах от 10 до 137 м, на разных грунтах, в составе разнообразных сообществ. Наибольшие значения их плотности и частоты встречаемости зарегистрированы в диапазоне глубин 20–40 м. Максимальная плотность Spionidae достигала 2984 экз.·м⁻², среднее значение составляло (477 ± 126) экз.·м⁻². По плотности доминировали *P.* cf. *cirrifera*, *A. paucibranchiata* и *D. quadrilobata*.
3. Из отмеченных нами видов три являются вселенцами: *P. cornuta* — вид, известный с середины XX в. и к настоящему времени массово распространившийся по всему Чёрному морю; *D. quadrilobata* — вид, вселившийся в начале XXI в., быстро расселяющийся от берегов Румынии в восточном направлении; *M. neglecta* — вид, обнаруженный в Чёрном море в 2017 г. и ещё не получивший широкого распространения.
4. В таксономическом составе полихет северо-западной части Чёрного моря Spionidae занимали только 14 %, тогда как в количественном развитии их вклад достигал 42 % суммарной плотности Polychaeta, что свидетельствует о существенной роли этого семейства в функционировании донной экосистемы исследуемой акватории.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации 121030100028-0) и «Исследование механизмов управления производственными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации 121030300149-0).

Благодарность. Благодарим за помощь в сборе материала участников научных рейсов: Н. Г. Сергееву, Н. К. Ревкова, В. А. Тимофеева, И. П. Бондарева, В. Г. Копий, Х. О. Харкевич, А. А. Надольного, М. В. Макарова; за участие в разборе материала — Л. Ф. Лукьянову, В. Н. Копытову, И. Н. Аннинскую, Г. А. Добротину. Также выражаем благодарность глубокоуважаемым рецензентам за детальный анализ нашей работы и ценные советы по улучшению финального варианта статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Биология северо-западной части Чёрного моря / отв. ред. К. А. Виноградов. Киев : Наукова думка, 1967, 266 с. [*Biologiya severozapadnoi chasti Chernogo morya* / К. А. Vиноградов (Ed). Kyiv : Naukova dumka, 1967, 266 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1107>
2. Болтачева Н. А., Лисицкая Е. В. О видовой принадлежности *Polydora* (Polychaeta: Spionidae) из Балаклавской бухты (Чёрное море) // *Морской экологический журнал*. 2007. Т. 4, № 3. С. 33–35. [Boltachova N. A., Lisitskaya E. V. About species of *Polydora* (Polychaeta: Spionidae) from the Balaklava Bay (the Black Sea). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2007, vol. 4, no. 3, pp. 33–35. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/917>
3. Болтачева Н. А., Лисицкая Е. В. К вопросу о видовой принадлежности *Spio* (Annelida, Spionidae) из Азово-Черноморского бассейна // *Морской биологический журнал*. 2019. Т. 4, № 3. С. 26–36. [Boltachova N. A., Lisitskaya E. V. On the taxonomic classification of *Spio* (Annelida, Spionidae) species from the Sea of Azov – Black Sea basin. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2019, vol. 4, no. 3, pp. 26–36. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.3.03>

4. Бондаренко А. С. Видовой состав и особенности распределения полихет в западной части Чёрного моря // *Экология моря*. 2009. Вып. 78. С. 22–27. [Bondarenko A. S. Species composition and features of polychaete distribution in the western Black Sea. *Ekologiya morya*, 2009, iss. 78, pp. 22–27. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4852>
5. Бондаренко О. С. Структура та багаторічна динаміка таксоцену поліхет Одеського морського регіону (Чорне море) // *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: біологія*. 2017. № 3 (70). С. 70–74. [Bondarenko O. S. Structure and long-term dynamics of polychaete taxocene of Odesa Sea region (Black Sea). *Naukovi zapysky Ternopil'skoho natsionalnoho pedahohichnoho universytetu imeni Volodymyra Hnatiuka. Seriya: biolohiia*, 2017, no. 3 (70), pp. 70–74. (in Russ.)]
6. Виноградов К. А. К фауне кольчатых червей (Polychaeta) Чёрного моря // *Труды Карадагской биологической станции*. 1949. Вып. 8. С. 3–84. [Vinogradov K. A. K faune kol'chatykh chervei (Polychaeta) Chernogo morya. *Trudy Karadagskoi biologicheskoi stantsii*, 1949, iss. 8, pp. 3–84. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/6859>
7. Виноградов К. А., Лосовская Г. В. Тип кольчатые черви – Annelida // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Т. 1 : Свободноживущие беспозвоночные. Киев : Наукова думка, 1968. С. 251–405. [Vinogradov K. A., Losovskaya G. V. Tip kol'chatye chervi – Annelida. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Vol. 1 : *Svobodnozhivushchie bespozvonochnye*. Kyiv : Naukova dumka, 1968, pp. 251–405. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/6076>
8. Заика В. Е. Де-эвтрофикация Чёрного моря и влияние климатических осцилляций // *Состояние экосистемы шельфовой зоны Чёрного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия* : сб. ст., посвящ. 90-летию Новороссийской морской биологической станции им. проф. В. М. Арнольди. Краснодар, 2011. С. 88–93. [Zaika V. E. De-evtrofikatsiya Chernogo morya i vliyanie klimaticheskikh ostsillyatsii. In: *Sostoyanie ekosistemy shel'fovoi zony Chernogo i Azovskogo morei v usloviyakh antropogennogo vozdeistviya* : sb. st., posvyashch. 90-letiyu Novorossiiskoi morskoi biologicheskoi stantsii im. prof. V. M. Arnol'di. Krasnodar, 2011, pp. 88–93. (in Russ.)]
9. Жирков И. А. *Полухеты Северного Ледовитого океана*. Москва : Янус-К, 2001. 632 с. [Zhirkov I. A. *Polikhety Severnogo Ledovitogo okeana*. Moscow : Yanus-K, 2001, 632 p. (in Russ.)]
10. Иванов В. А., Белокопытов В. Н. *Океанография Чёрного моря*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. 212 с. [Ivanov V. A., Belokopytov V. N. *Oceanography of the Black Sea*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, 212 p. (in Russ.)]
11. Киселева М. И. *Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1981. 165 с. [Kiseleva M. I. *Bentos rykhlykh gruntov Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1981, 165 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8133>
12. Киселева М. И. *Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей*. Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 2004. 409 с. [Kiseleva M. I. *Mnogoshchetinkovye chervi (Polychaeta) Chernogo i Azovskogo morei*. Apatity : Izd-vo KNTs RAN, 2004, 409 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5647>
13. Ковалишина С. П., Качалов О. Г. Макрозообентос филлофорного поля Зернова в мае – июне 2012 г. // *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: біологія*. 2015. № 3–4 (64). С. 309–313. [Kovalishina S. P., Kachalov O. G. Makrozoobentos fillofornogo polya Zernova v мае – iyune 2012. *Naukovi zapysky Ternopil'skoho natsionalnoho pedahohichnoho universytetu imeni Volodymyra Hnatiuka. Seriya: biolohiia*, 2015, no. 3–4 (64), pp. 309–313. (in Russ.)]
14. Лосовская Г. В. *Экология полихет Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1977. 90 с. [Losovskaya G. V. *Ekologiya polikhet Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1977, 90 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5662>
15. Лосовская Г. В. Мелкие детритоядные полихеты в донных сообществах северо-западной

- части Чёрного моря // *Гидробиологический журнал*. 1991. Т. 27, № 6. С. 24–29. [Losovskaya G. V. Small detritivorous polychaetes in benthic communities of the north-western part of the Black Sea. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1991, vol. 27, no. 6, pp. 24–29. (in Russ.)]
16. Лосовская Г. В., Нестерова Д. А. О массовом развитии новой для Чёрного моря формы многощетинкового кольчатого червя *Polydora ciliata* ssp. *limicola* Annenkova в Сухом лимане (северо-западная часть Чёрного моря) // *Зоологический журнал*. 1964. Т. 43, № 10. С. 1559–1560. [Losovskaya G. V., Nesterova D. A. On the mass development of a form of Polychaeta, *Polydora ciliata* ssp. *limicola* Annenkova, new for the Black Sea in Sukhoi liman (north-western part of the Black Sea). *Zoologicheskii zhurnal*, 1964, vol. 43, no. 10, pp. 1559–1560. (in Russ.)]
 17. Маринов Т. М. *Многочетинести червеи (Polychaeta)*. София : Изд-во Бълг. АН, 1977. 258 с. (Фауна на България ; т. 6). [Marinov T. M. *Mnogochetinessi chervei (Polychaeta)*. Sofia : Izd-vo B'lg. AN, 1977, 258 p. (Fauna na B'lgariya ; vol. 6). (in Bulg.)]
 18. Мокиевский О. Б. Фауна рыхлых грунтов литорали западных берегов Крыма // *Труды Института океанологии*. 1949. Т. 4. С. 124–159. [Mokievsky O. B. Fauna rykhlykh gruntov litorali zapadnykh beregov Kryma. *Trudy Instituta okeanologii*, 1949, vol. 4, pp. 124–159. (in Russ.)]
 19. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Общая характеристика фауны Чёрного и Азовского морей // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Т. 3 : *Членистоногие (кроме ракообразных), моллюски, иглокожие, щетинкочелюстные, хордовые*. Киев : Наукова думка, 1972. С. 316–324. [Mordukhai-Boltovskoi F. D. Obshchaya kharakteristika fauny Chernogo i Azovskogo morei. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Vol. 3 : *Chlenistonogie (krome rakoobraznykh), mollyuski, iglokozhiye, shchetinkochelyustnye, khordovyye*. Kyiv : Naukova dumka, 1972, pp. 316–324. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/6078>
 20. Самышев Э. З., Золотарев П. Н. *Механизмы антропогенного воздействия на бенталь и структуру донных биоценозов северо-западной части Чёрного моря* / Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН. Севастополь : ООО «Колорит», 2018. 208 с. [Samyshev E. Z., Zolotarev P. N. *Pattern of Anthropogenic Impact on Benthos and Structure of Bottom Biocenoses in the North-West Part of the Black Sea* / Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of RAS. Sevastopol : ООО “Kolorit”, 2018, 208 p. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/978-5-6042012-2-0>
 21. *Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология* / под ред. Ю. П. Зайцева, Б. Г. Александрова, Г. Г. Миничевой. Киев : Наукова думка, 2006. 703 с. [*Severo-zapadnaya chast' Chernogo morya: biologiya i ekologiya* / Yu. P. Zaitsev, B. G. Aleksandrov, G. G. Minicheva (Eds). Kyiv : Naukova dumka, 2006, 703 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/10163>
 22. Семин В. Л., Симакова У. В. Полихеты родов *Spio* и *Prionospio* кавказского шельфа Чёрного моря // *Морские исследования и образование (MARESEDU-2019)* : труды VIII Международной научно-практической конференции, Москва, 28–31 октября 2019 г. Тверь : ООО «ПолиПРЕСС», 2020. Т. II (III). С. 356–359. [Syomin V. L., Simakova U. V. Polikhety rodov *Spio* i *Prionospio* kavkazskogo shel'fa Chernogo morya. In: *Marine Research in Education (MARESEDU-2019)* : proceedings of the VIII International Conference, Moscow, 28–31 October, 2019. Tver : ООО “Poli-PRESS”, 2020, vol. II (III), pp. 356–359. (in Russ.)]
 23. Ушаков П. В. *Многощетинковые черви дальневосточных морей СССР*. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1955. 445 с. (Определители по фауне СССР ; т. 56). [Ushakov P. V. *Mnogoshchetinkovyye chervi dal'nevostochnykh morei SSSR*. Moscow ; Leningrad : Izd-vo AN SSSR, 1955, 445 p. (Opredeliteli po faune SSSR ; vol. 56). (in Russ.)]
 24. Чернявский В. Н. Материалы для сравнительной зоографии Понта = Materialia ad Zoographiam Ponticam Comparatam. Вып. 3. Черви // *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. 1880. Т. 55, № 4. С. 213–363. [Chernyavskii V. I. Materialy dlya sravnitel'noi zoografii Ponta = Materialia ad Zoographiam Ponticam Comparatam. Fasc. 3.

- Vermes. *Bulletin Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 1880, vol. 55, no. 4, pp. 213–363. (in Russ.)]
25. Begun T., Teacă A., Gomoiu M. T. State of the macrobenthos within *Modiolus phaseolinus* biocoenosis from Romanian Black Sea continental shelf. *Geo-Eco-Marina*, 2010, vol. 16, pp. 5–18. <https://doi.org/10.5281/zenodo.56945>
 26. Bick A., Otte K., Meißner K. A contribution to the taxonomy of *Spio* (Spionidae, Polychaeta, Annelida) occurring in the North and Baltic seas, with a key to species recorded in this area. *Marine Biodiversity*, 2010, vol. 40, iss. 3, pp. 161–180. <http://doi.org/10.1007/s12526-010-0040-5>
 27. Blake J. A. Reproduction and larval development of *Polydora* from northern New England (Polychaeta: Spionidae). *Ophelia*, 1969, vol. 7, pp. 1–63. <https://doi.org/10.1080/00785326.1969.10419288>
 28. Blake J. A. Family Spionidae Grube, 1850. Including a review of the genera and species from California and a revision of the genus *Polydora* Bosc, 1802. In: *Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. The Annelida* / J. A. Blake, B. Hilbig, P. H. Scott (Eds), Santa Barbara, California : Santa Barbara Museum of Natural History, 1996, vol. 6, pt 3: Polychaeta: Orbiniidae to Cosuridae, pp. 81–223.
 29. Blake J. A., Arnofsky P. L. Reproduction and larval development of the spioniform Polychaeta with application to systematics and phylogeny. *Hydrobiologia*, 1999, vol. 402, pp. 57–106. <https://doi.org/10.1023/A:1003784324125>
 30. Boltachova N. A., Lisitskaya E. V., Podzorova D. V. The population dynamics and reproduction of *Streblospio gynobranchiata* (Annelida, Spionidae), an alien polychaete worm, in the Sevastopol Bay (the Black Sea). *Ecologica Montenegrina*, 2015, vol. 4, pp. 22–28. <https://doi.org/10.37828/em.2015.4.5>
 31. Boltachova N. A., Lisitskaya E. V., Podzorova D. V. Distribution of alien polychaetes in biotopes of the northern part of the Black Sea. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2021, vol. 12, no. 1, pp. 11–26. <https://doi.org/10.1134/S2075111721010033>
 32. Boltachova N. A., Lisitskaya E. V., Revkov N. K., Podzorova D. V. Polychaetes in benthos of Karkinit Bay, northwestern Black Sea. *Ekosistemy*, 2022, no. 30, pp. 5–21.
 33. Castelli A., Abbiati M., Badalamenti F., Bianchi C. N., Cantone G., Gambi M. C., Giangrande A., Gravina M. F., Lanera P., Lardicci C., Somaschini A., Sordino P. Annelida: Polychaeta, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. In: *Checklist delle specie della fauna italiana* / A. Minelli, S. Ruffo, S. La Posta (Eds). Bologna : Edizioni Calderini, 1995, vol. 19, pp. 1–45.
 34. Çinar M. E., Ergen Z. Occurrence of *Prionospio saccifera* (Spionidae: Polychaeta) in the Mediterranean Sea. *Cahiers de Biologie Marine*, 1999, vol. 40, pp. 105–112.
 35. Çinar M. E., Gönlügür-Demirci G. Polychaete assemblage on shallow water benthic habitats along the Sinop Peninsula (Black Sea, Turkey). *Cahiers de Biologie Marine*, 2005, vol. 46, pp. 253–263.
 36. Çinar M. E., Dağlı E., Kurt Şahin G. Checklist of Annelida from the coasts of Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 2014, vol. 38, no. 6, pp. 734–764. <https://doi.org/10.3906/zoo-1405-72>
 37. Day J. H. *A Monograph on the Polychaeta of Southern Africa*. Pt 2 : *Sedentaria*. London : The British Museum (Natural History), 1967, pp. 459–878. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.8596>
 38. Dağlı E., Çinar M. E., Ergen Z. Spionidae (Annelida: Polychaeta) from the Aegean Sea (eastern Mediterranean). *Italian Journal of Zoology*, 2011, vol. 78, iss. sup1, pp. 49–64. <https://doi.org/10.1080/11250003.2011.567828>
 39. Dauvin J.-C. Sur la présence de *Spio decoratus* Bobretzky, 1871 en Manche et remarques sur *Spio martinensis* Mesnil, 1896 et *Spio filicomis* (O. F. Müller, 1776). *Cahiers de Biologie Marine*, 1989, vol. 30, pp. 167–180.
 40. Dauvin J.-C., Dewarumez J.-M., Gentil F. Liste actualisée des espèces d'Annélides Polychètes présentes en Manche. *Cahiers de Biologie Marine*, 2003, vol. 44, pp. 67–95.
 41. Fauchald K., Granados-Barba A., Solís-Weiss V. Polychaeta (Annelida) of the Gulf of Mexico. In: *Gulf of Mexico. Origin, Waters, and Biota*. Vol. 1 : *Biodiversity* / D. L. Felder, D. K. Camp (Eds). Texas : Texas A&M University Press, 2009, pp. 751–788.
 42. Faulwetter S., Simboura N., Katsiaras N., Chatzigeorgiou G., Arvanitidis C. Polychaetes of Greece: An updated and annotated checklist. *Biodiversity Data Journal*, 2017, vol. 5, art. no. e20997 (230 p.). <https://doi.org/10.3897/BDJ.5.e20997>

43. Fauvel P. *Polychetes sedentaires. Addenda aux Errantes, Archiannelides, Myzostomaires*. Paris : Paul Lechevalier Editeur, 1927, 494 p. (Faune de France ; vol. 16).
44. Giordanella E. Contribution a l'étude de quelques *Spionidae*. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 1969, bull. 45, fasc. 61, pp. 325–349.
45. Kurt-Şahin G., Çınar M. E. A check-list of polychaete species (Annelida: Polychaeta) from the Black Sea. *Journal of the Black Sea / Mediterranean Environment*, 2012, vol. 18, no. 1, pp. 10–48.
46. Kurt Şahin G., Dağlı E., Sezgin M. Spatial and temporal variations of soft bottom polychaetes of Sinop Peninsula (southern Black Sea) with new records. *Turkish Journal of Zoology*, 2017, vol. 41, no. 1, pp. 89–101. <https://doi.org/10.3906/zoo-1510-15>
47. Kurt Şahin G., Çınar M. E., Dağlı E. New records of polychaetes (Annelida) from the Black Sea. *Cahiers de Biologie Marine*, 2019, vol. 60, no. 2, pp. 153–165. <https://doi.org/10.21411/cbm.a.2d8cec7b>
48. Maciolek N. J. A revision of the genus *Prionospio* Malmgren, with special emphasis on species from the Atlantic Ocean, and new records of species belonging to the genera *Apoprionospio* Foster and *Paraprionospio* Caullery (Polychaeta: Spionidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 1985, vol. 84, iss. 4, pp. 325–383. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1985.tb01804.x>
49. Mackie A. S. Y. On the identity and zoogeography of *Prionospio cirrifera* Wirén, 1883 and *Prionospio multibranchiata* Berkeley, 1927 (Polychaeta: Spionidae). In: *Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney, 1983* / P. A. Hutchings (Ed.). Sydney : The Linnean Society of New South Wales, 1984, pp. 35–47.
50. Radashevsky V. I. Revision of the genus *Polydora* and related genera from the northwest Pacific (Polychaeta: Spionidae). *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 1993, vol. 36, no. 1–2, pp. 1–60. <https://doi.org/10.5134/176224>
51. Radashevsky V. I. Spionidae (Annelida) from shallow waters around the British Islands: An identification guide for the NMBAQC Scheme with an overview of spionid morphology and biology. *Zootaxa*, 2012, vol. 3152, no. 1, pp. 1–35. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3152.1.1>
52. Radashevsky V. I., Selifonova Zh. P. Records of *Polydora cornuta* and *Streblospio gynobranchiata* (Annelida, Spionidae) from the Black Sea. *Mediterranean Marine Science*, 2013, vol. 14, no. 2, pp. 261–269. <http://dx.doi.org/10.12681/mms.415>
53. Radashevsky V. I., Pankova V. V., Neretina T. V., Stupnikova A. N., Tzetlin A. B. Molecular analysis of the *Pygospio elegans* group of species (Annelida: Spionidae). *Zootaxa*, 2016, vol. 4083, no. 2, pp. 239–250. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4083.2.4>
54. Revkov N. K., Boltacheva N. A., Timofeev V. A., Bondarev I. P., Bondarenko L. V. Macrozoobenthos of the Zernov's *Phyllophora* Field, northwestern Black Sea: Species richness, quantitative representation and long-term variations. *Nature Conservation Research*, 2018, vol. 3, no. 4, pp. 32–43. <https://doi.org/10.24189/ncr.2018.045>
55. Rioja E. Adiciones a la fauna de anélidos del Cantábrico. *Revista de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Madrid*, 1918, vol. 17, pp. 54–79.
56. Rullier F. Les annelides polychetes du Bosphore, de la Mer de Marmara et de la Mer Noire, en relation avec celles de la Mediterranee. *Rapports et Procès-verbaux des réunions de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée*, 1963, vol. 17, no. 2, pp. 161–260.
57. Shen P. P., Zhou H., Gu J.-D. Patterns of polychaete communities in relation to environmental perturbations in a subtropical wetland of Hong Kong. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2010, vol. 90, iss. 5, pp. 923–932. <https://doi.org/10.1017/S0025315410000068>
58. Sikorski A. V. *Laonice* (Polychaeta, Spionidae) in the Arctic and the North Atlantic. *Sarsia*, 2003, vol. 88, iss. 5, pp. 316–345. <https://doi.org/10.1080/00364820310002551>
59. Sikorski A. V., Bick A. Revision of *Marenzelleria* Mesnil, 1896 (Spionidae, Polychaeta). *Sarsia*, 2004, vol. 89, iss. 4, pp. 253–275. <https://doi.org/10.1080/00364820410002460>
60. Simboura N., Nicolaidou A. *The Polychaetes (Annelida, Polychaeta) of Greece: Checklist, Distribution and Ecological Characteristics*. Athens : National Centre for Marine Research, 2001, 115 p. (Monographs on Marine Sciences ; no. 4).

61. Southern R. Archannelida and Polychaeta. In: *Proceedings of the Royal Irish Academy*, [1914], vol. 31, sec. 2 : A biological survey of Clare Island in the county of Mayo, Ireland and of the adjoining district, pt 47, pp. 3–160.
62. Surugiu V. Inventory of inshore polychaetes from Romanian coast (Black Sea). *Mediterranean Marine Science*, 2005, vol. 6, no. 1, pp. 51–73. <https://doi.org/10.12681/mms.193>
63. Surugiu V. Systematics and ecology of species of the *Polydora*-complex (Polychaeta: Spionidae) of the Black Sea. *Zootaxa*, 2012, vol. 3518, no. 1, pp. 45–65. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3518.1.3>
64. Syomin V. L., Sikorski A. V., Kovalenko E. P., Bulysheva N. I. Introduction of species of genus *Marenzelleria* Mensil, 1896 (Polychaeta: Spionidae) in the Don River delta and Taganrog Bay. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2016, vol. 7, no. 2, pp. 174–181. <https://doi.org/10.1134/S2075111716020107>
65. Syomin V., Sikorski A., Bastrop R., Köhler N., Stradomsky B., Fomina E., Matishov D. The invasion of the genus *Marenzelleria* (Polychaeta: Spionidae) into the Don River mouth and the Taganrog Bay: Morphological and genetic study. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2017, vol. 97, spec. iss. 5, pp. 975–984. <https://doi.org/10.1017/S0025315417001114>
66. Vorobyova L. V., Bondarenko O. S. Meiobenthic bristle worms (Polychaeta) of the western Black Sea shelf. *Journal of the Black Sea / Mediterranean Environment*, 2009, vol. 15, no. 2, pp. 109–121.

DISTRIBUTION OF POLYCHAETES OF THE FAMILY SPIONIDAE (ANNELIDA) ON THE SHELF OF THE NORTHWESTERN PART OF THE BLACK SEA

N. A. Boltachova, D. V. Podzorova, and E. V. Lisitskaya

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

The northwestern part of the Black Sea (NWBS) is a vast shallow water area, biocenoses of which are an important component of the Black Sea ecosystem. Since the benthos of this region has not been studied in recent decades, data on its current state are relevant. A significant contribution to the taxonomic composition of macrozoobenthos is made by polychaetes of the family Spionidae, which are represented by a large number of species and are characterized by high abundance rates. The aim of the research is to study the species composition, distribution, and quantitative representation of polychaetes of the family Spionidae in the NWBS at depths of more than 10–15 m. The material used was macrozoobenthos sampled from 160 stations (230 samples) during research cruises of the RV “Maria S. Merian” and the RV “Professor Vodyanitsky” in 2010–2017 at depths from 10 to 137 m. Bottom sediments were sampled with an Ocean-25 bottom grab (capture area of 0.25 m²) and a box corer (S = 0.1 m²). Bottom sediments were washed through sieves with the smallest mesh diameter of 1 mm. On the surveyed shelf area of the NWBS, 83 Polychaeta species were found, including 12 Spionidae species. Polychaetes were recorded at all the stations performed, while spionids were noted at 66% of their total number. At single stations, up to 6 Spionidae species were registered, but more often, there were 2–3 species. In total, 11 species were identified: *Aonides paucibranchiata* Southern, 1914, *Dipolydora quadrilobata* (Jacobi, 1883), *Microspio mecznikowiana* (Claparède, 1869), *Prionospio* cf. *cirrifera* Wirén, 1883, *Polydora cornuta* Bosc, 1802, *Pygospio elegans* Claparède, 1863, *Scolelepis tridentata* (Southern, 1914), *Scolelepis (Scolelepis) cantabra* (Rioja, 1918), *Spio decorata* Bobretzky, 1871, *Laonice* cf. *cirrata* (M. Sars, 1851), and *Marenzelleria neglecta* Sikorski & Bick, 2004. Non-identified specimens of the genus *Prionospio* were registered as well. Spionidae distribution in the water area of the NWBS is uneven, which is due to the response of certain species to various environmental factors. The maximum density of spionids was 2,984 ind.·m⁻², and the average density was (477 ± 126) ind.·m⁻². The highest density of Spionidae was observed in the depth range of 20–40 m. In terms of density, *P. cf. cirrifera*, *A. paucibranchiata*, and *D. quadrilobata* predominated. Out of identified species, three (*M. neglecta*, *P. cornuta*, and *D. quadrilobata*) are non-native for the Black Sea. In the taxonomic composition of Polychaeta of the NWBS, Spionidae accounted for 14%, while in the quantitative representation, their contribution reached 42% of the total density of polychaetes. This indicates a significant role of this family in the functioning of the benthic ecosystem of the NWBS.

Keywords: Polychaeta, Spionidae, *Dipolydora quadrilobata*, density, distribution, northwestern part of the Black Sea

УДК 594.329.65-147.124(262.2)

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ
И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
ОПЕРКУЛУМА *RAPANA VENOSA* (GASTROPODA, MURICIDAE)**

© 2023 г. **И. П. Бондарев**

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

Поступила в редакцию 29.03.2021; после доработки 05.08.2021;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 01.12.2023.

Брюхоногий моллюск *Rapana venosa* распространился из западной части Тихого океана в Чёрное и Средиземное моря и прибрежные районы по обе стороны Атлантического океана во многом благодаря своей экологической и морфологической пластичности. Исследованию вариативности раковины рапаны посвящены многочисленные работы. Функциональная морфология и морфологическая изменчивость оперкулума *R. venosa* изучены недостаточно, описание этого экзосоматического органа приводится только схематично. На основе анализа выборки из 190 экз. *R. venosa*, собранных в двух районах Чёрного моря, дано детальное описание и показаны тренды морфологической изменчивости оперкулума в зависимости от возраста и размера особей. Оценены характеристики, определяющие нормальное и aberrantное развитие оперкулума. Впервые показано, что *R. venosa* имеет регенеративные возможности, вплоть до восстановления утраченной крышечки, и морфогенетический адаптационный потенциал оперкулума. Проявлением такого потенциала является формирование гипертрофированно крупной крышечки, форма которой не характерна ни для одного другого вида мурицид и гастропод в целом. Аномальный размер и форма крышечки, вероятно, являются защитной реакцией на давление хищников, прежде всего крабов. Ранее неизвестная способность регенерировать оперкулум расширяет представления о физиологических возможностях рапаны. Феномен формирования крышечки уникальной среди гастропод формы — ещё одно проявление морфологической пластичности, позволившей *R. venosa* занять место среди наиболее успешных видов-вселенцев в современной морской среде.

Ключевые слова: вариативность, крышечка, морфология, регенерация, *Rapana venosa*

Западнотихоокеанский хищный брюхоногий моллюск *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), будучи перемещённым на судах, вселился в Чёрное море в начале 1940-х гг. и успешно адаптировался [Бондарев, 2010; Драпкин, 1953; Чухчин, 1961, 1984; Bondarev, 2014]. Затем этот вид распространил свою экспансию на Средиземное море и воды Атлантического океана у берегов Европы, а также Северной и Южной Америки [Бондарев, 2010; Alien Species Alert, 2004; Xue et al., 2018].

Успех колонизации венозной рапаной обширного ареала связан с особенностями биологии вида: высокой плодовитостью, развитием яиц в прочных капсулах, возможностью длительного пребывания в планктонной фазе и толерантностью к абиотическим факторам среды [Драпкин, 1953; Чухчин, 1984; Alien Species Alert, 2004]. Успешная адаптация к новым условиям среды

обитания и к их изменениям во многом определяется не только экологической, но и морфологической пластичностью *R. venosa* [Бондарев, 2010, 2016; Чухчин, 1961; Bondarev, 2013, 2015; Kosyan, 2013]. Наиболее исследованы функциональная морфология и морфологическая изменчивость раковины *R. venosa* [Бондарев, 2010, 2016; Чухчин, 1961, 1970; Bondarev, 2013; Kosyan, 2013]. Изучению оперкулума уделено гораздо меньше внимания. В монографии, посвящённой функциональной морфологии рапаны [Чухчин, 1970], содержится лишь упоминание о наличии роговой крышечки, и на рисунке показано её положение на ноге моллюска. В «Определителе фауны Чёрного и Азовского морей» [Голиков и др., 1972] приведено краткое описание крышечки для рода *Rapana* Schumacher, 1817, а в диагностике вида *R. venosa* описания оперкулума нет. Особенности морфологии оперкулума рапаны обсуждаются в нескольких работах в связи с возможностью определения возраста особей по ростовым линиям («кольцам») [Чухчин, 1961; Choi, Ryu, 2009; Kosyan, Antipushkina, 2011]. Детальное исследование в этой области проведено для мурициды *Hexaplex trunculus* (Linnaeus, 1758) [Vasconcelos et al., 2012]. Вариабельность и функциональность оперкулума в различных экологических условиях рассмотрены у мурициды *Nucella lapillus* (Linnaeus, 1758). На основе исследований сделан вывод о том, что оперкулум *N. lapillus* играет более существенную роль в защите от хищников, особенно крабов, чем в защите от высыхания на литорали [Keppens et al., 2008].

Оперкулум *R. venosa* также выполняет важную защитную функцию, но его функциональная морфология и вариабельность изучены недостаточно и не описаны. Целью данного исследования является восполнение этого пробела на основе анализа материала, который позволяет проследить возрастные изменения, различия, связанные с полом, и аномалии в развитии оперкулума под воздействием внешних факторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в летне-осенний период, 28.06.2020–28.11.2020, с помощью легководолазного оборудования на глубинах 1,0–6,0 м в заливе Донузлав (Северо-Западный Крым) и в бухтах Севастополя (Юго-Западный Крым) Чёрного моря (рис. 1). В Донузлаве собрано 49 экз. (14 самок и 35 самцов), в бухтах Севастополя — 145 экз. (10 ювенильных особей, 48 самок и 87 самцов). Выборка *R. venosa* для статистического анализа характеристик оперкулума состоит из 190 экз. (10 ювенильных особей, 62 самки и 118 самцов) высотой раковины от 10,4 до 135,0 мм и возрастом от 5–6 месяцев до 15 лет.



Рис. 1. Карта-схема районов отбора проб: 1 — залив Донузлав; 2 — бухты Севастополя
Fig. 1. Schematic map of sampling areas: 1, the Donuzlav Bay; 2, Sevastopol bays

Основные морфологические параметры раковины и оперкулума *R. venosa* показаны на рис. 2А и 3А: Hs — высота раковины; Ds — ширина или максимальный диаметр последнего оборота раковины; Ha — высота устья; Da — ширина устья; Ho — высота оперкулума; Do — ширина оперкулума. Пол особей (F — женский; M — мужской; J — ювенильные особи) устанавливали по наличию/отсутствию пениса у самцов и самок соответственно и по цвету гонад (рис. 2Б); возраст определяли по нерестовым меткам [Бондарев, 2010; Чухчин, 1961, 1970; Bondarev, 2015; Kosyan, Antipushkina, 2011].

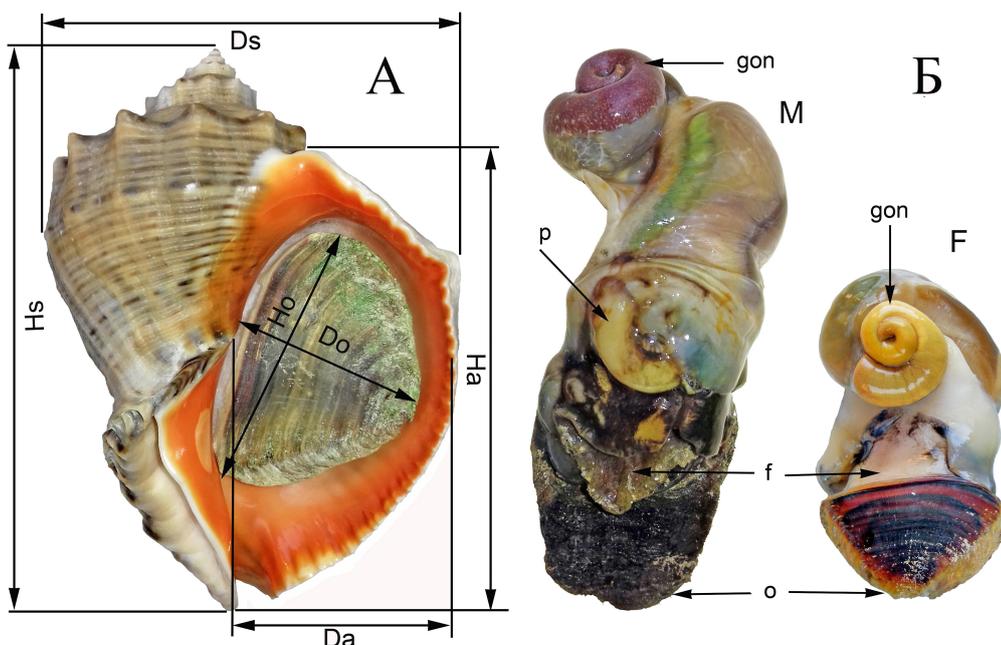


Рис. 2. А — основные морфологические параметры раковины и оперкулума *Rapana venosa* (в скобках даны размеры сфотографированного экземпляра, самец, 3 года): Hs — высота раковины (108,8 мм); Ds — ширина или максимальный диаметр последнего оборота раковины (77 мм); Ha — высота устья (91 мм); Da — ширина устья (39 мм); Ho — высота оперкулума (50,3 мм); Do — ширина оперкулума (33,8 мм). Б — мягкое тело *R. venosa* с оперкулумом (о): М — самца, 12 лет, с вентральной стороны (р — пенис; f — нога; gon — гонада); F — самки, 3 года, с дорсальной стороны

Fig. 2. A, main morphological parameters of *Rapana venosa* shell and operculum (in parentheses, there are the dimensions of the pictured specimen, male, 3 years old): Hs, shell height (108.8 mm); Ds, width or maximum diameter of the last whorl (77 mm); Ha, aperture height (91 mm); Da, aperture width (39 mm); Ho, operculum height (50.3 mm); Do, operculum width (33.8 mm). Б, *R. venosa* soft body with operculum (o): M, male, 12 years old, ventral view (p, penis; f, foot; gon, gonad); F, female, 3 years old, dorsal view

Линейные размеры раковин и оперкулума измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Толщину (Tho) оперкулума определяли с помощью крумциркуля с точностью до 0,01 мм в месте, указанном стрелкой (Th_m) на рис. 3А. Для изучения изменчивости Tho использованы 60 экз. рапаны (10 ювенильных особей, 20 самок и 30 самцов), представляющие весь размерный и возрастной диапазон генеральной выборки и отражающие структуру современной черноморской метапопуляции *R. venosa*, где доля самцов обычно превышает долю самок [Бондарев, 2010, 2016; Bondarev, 2014].

Морфометрические характеристики оперкулумов, регенерированных после повреждения хищниками, не включены в анализ данных.

Построение графиков и статистическую обработку исходных данных проводили на основе стандартных алгоритмов параметрического и рангового анализа с применением пакета SigmaPlot для Windows [2023] и программ пакета MS Office Excel (v10).

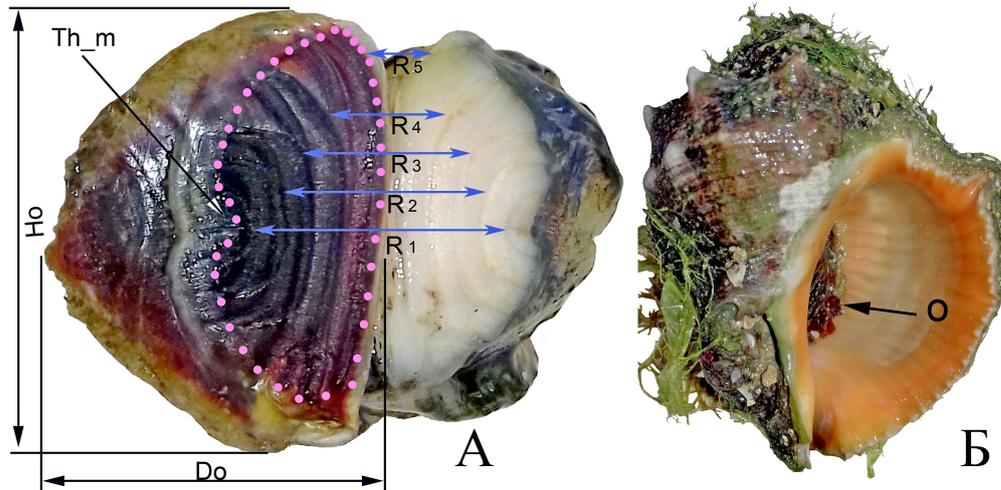


Рис. 3. А — внутренняя сторона оперкула *Rapana venosa* (Ho — 28,5 мм, Do — 23 мм) с 5 «кольцами» (показаны стрелками R1–R5) и отпечаток места его крепления (поверхность светлого тона) на дорсальной стороне ноги. Стрелкой показано место измерения толщины оперкула (Th_m); контуром из светлых (розовых) точек — зона прикрепления оперкула. Б — экземпляр *R. venosa* (M, 4 года, Hs — 68 мм, Ds — 48 мм) с оперкулом (параметры даны выше, см. А), втянутым внутрь устья

Fig. 3. A, the inner side of *Rapana venosa* operculum (Ho, 28.5 mm; Do, 23 mm) with 5 “rings” (shown by arrows R1–R5) and the imprint of its attachment site (light-colored surface) on the dorsal side of the foot. The arrow indicates the point of measurement of the operculum thickness (Th_m); the outline of light (pink) dots shows the area of the operculum attachment. Б, *R. venosa* specimen (M; 4 years old; Hs, 68 mm; Ds, 48 mm) with the operculum (the parameters are given above, see A) retracted inside the aperture

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состоящий из рогоподобного вещества оперкулум *R. venosa* расположен на дорсальной стороне массивной ноги моллюска (рис. 2Б, 3А). Оперкулум прикреплен к ноге рапаны не всей внутренней поверхностью, а только её частью (рис. 3А). Наибольшую толщину оперкулум имеет за пределами зоны прикрепления, где наслоение рогового вещества максимально (указано стрелкой на рис. 3А). Толщина крышечки естественным образом увеличивается по мере увеличения размера раковины (Hs) и возраста моллюска (рис. 4).

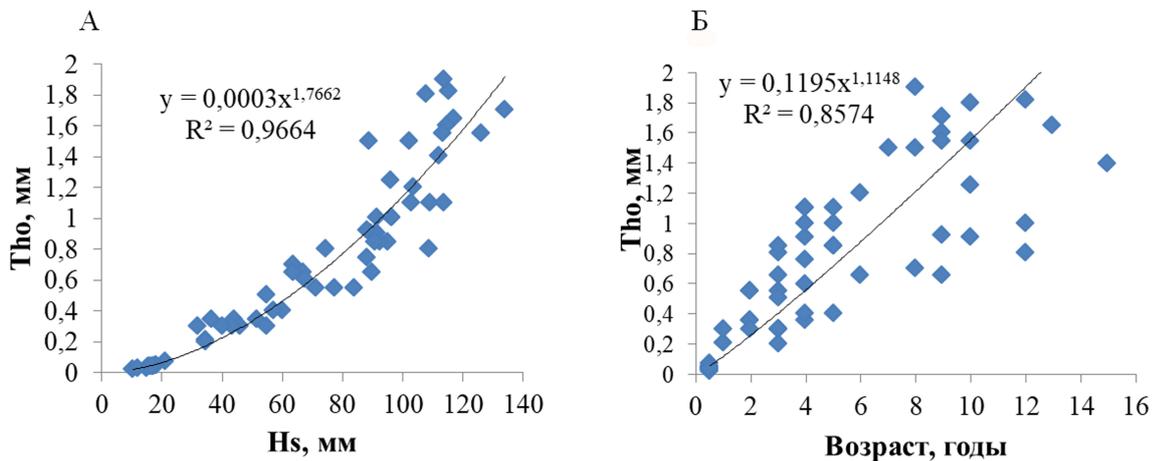


Рис. 4. Графики зависимости толщины оперкула *Rapana venosa*: А — от размера раковины (Hs); Б — от возраста моллюска

Fig. 4. Graphs of the dependence of *Rapana venosa* operculum thickness: A, on the shell height (Hs); Б, on the age of the mollusc

Зависимость толщины оперкула *R. venosa* от высоты раковины хорошо аппроксимируется степенной функцией ($R^2 = 0,9664$) (рис. 4А). График зависимости от высоты устья (не приводится) имеет аналогичный вид, но коэффициент детерминации немного ниже ($R^2 = 0,9627$). Толщина оперкула хорошо коррелирует с возрастом ($R^2 = 0,8474$), однако есть выраженные индивидуальные отклонения (рис. 4Б).

Значения Tho в нашей выборке изменялись от 0,02 мм у ювенильной особи размером (Hs) 10,4 мм до 1,9 мм у 8-летнего самца с высотой раковины (Hs) 114,0 мм. Толщина оперкула ювенильных *R. venosa* возрастом около 5–6 месяцев с Hs от 10,4 до 21,3 мм составляла 0,02–0,07 мм. У самой крупной особи нашей выборки (Hs — 135 мм), самца возрастом 12 лет, значение Tho составило 1,62 мм. Средняя толщина и диапазон изменения толщины оперкула у самок меньше, чем у самцов (табл. 1).

Таблица 1. Показатели толщины оперкула (Tho) *Rapana venosa* по половым и возрастным группам (N — количество особей; F — женские особи; M — мужские; J — ювенильные; Hs — высота раковины, мм; M — средние значения; σ — стандартное отклонение)

Table 1. Indicators of *Rapana venosa* operculum thickness (Tho) by sex and age groups (N , number of individuals; F, females; M, males; J, juveniles; Hs, shell height, mm; M , mean values; σ , standard deviation)

Пол	N	Возраст, годы (min–max)	Hs, мм (min–max)	Tho			
				min	max	M	σ
J	10	0,5	10,4–21,3	0,02	0,07	0,04	0,014
F	20	1–15	34,6–126,0	0,2	1,55	0,76	0,46
M	30	1–12	36,8–135,0	0,3	1,90	0,97	0,50
J + F + M	60	0,5–15	10,4–135,0	0,02	1,90	0,74	0,55

К периферии крышечка по толщине уменьшается до тонкой гибкой плёнки, которая в зоне прироста на внутреннем крае минимальна — тоньше 0,01 мм. Гибкость и гладкая поверхность периферической зоны обеспечивают плотное примыкание краёв оперкула к внутренней поверхности устья раковины. Кроме того, такое строение оперкула позволяет моллюску втягивать его глубоко внутрь раковины (рис. 3Б) и эффективнее перекрывать доступ хищникам к мягкому телу.

Внешняя поверхность оперкула испещрена различными по рельефности ростовыми линиями (рис. 2А, Б (F), 5А, Г, 6А).

На внутренней стороне оперкула зона прикрепления имеет рельеф из концентрических подковообразных валиков, зеркально отпечатанных на соответствующем участке дорсальной стороны ноги моллюска (рис. 3А). Количество этих валиков, в литературе обычно называемых «кольцами» [Чухчин, 1961; Choi, Ryu, 2009; Kosyan, Antipushkina, 2011], увеличивается с возрастом по мере роста моллюска, как показано в табл. 2.

Таблица 2. Количество «колец» (RN) на внутренней стороне оперкула *Rapana venosa* у особей различного возраста (age, годы) и размера (Hs, мм) (N — количество особей выборки)

Table 2. The number of “rings” (RN) on the inner side of *Rapana venosa* operculum for individuals of different age (years) and size (Hs, mm) (N , the number of individuals in the sample)

RN	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Age	0,5	0,5	2–4	1–8	2–9	3–12	4–9	10–12	8–13	9–15	8–12
Hs	10,4–16,4	16,8–21,3	36,8–60,8	35,2–96,5	44–114	64–109,5	88,2–103	74,5–91,5	63,3–117,3	112,2–126	91,5–135
N	5	5	3	85	47	23	3	3	9	3	4

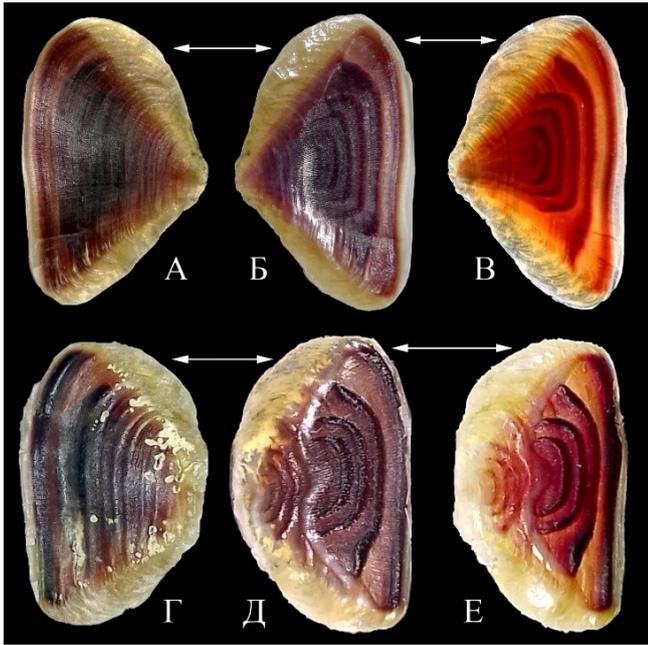


Рис. 5. А–Е — оперкулы двух разновозрастных особей *Rapana venosa*. А–В — 2+ года, Hs — 64,2 мм, Ho — 27 мм, Do — 16,5 мм, количество «колец» (RN) — 6. Г–Е — 4 года, Hs — 36,8 мм, Ho — 15,2 мм, Do — 9,3 мм, RN — 4. А, Г — внешняя поверхность; Б, В, Д, Е — внутренняя поверхность (Б, Д — в отражённом свете; В, Е — в проходящем свете)

Fig. 5. А–Е, operculums of two different-aged individuals of *Rapana venosa*. А–В, 2+ years; Hs, 64.2 mm; Ho, 27 mm; Do, 16.5 mm; number of “rings” (RN), 6. Г–Е, 4 years; Hs, 36.8 mm; Ho, 15.2 mm; Do, 9.3 mm; RN, 4. А, Г, outer surface; Б, В, Д, Е, inner surface (Б, Д, in reflected light; В, Е, in transmitted light)

Как следует из табл. 2, крышечка ювенильных особей имеет 2–3 «кольца». У большей части (82 %) обследованных *R. venosa* на оперкуле присутствует от 5 до 7 «колец», из них у 55 % — 5. Возраст таких особей варьирует от 1 до 12 лет, а размер (Hs) — от 35,2 до 114 мм. Наибольшее число «колец» (8–12) характерно для крупных старых особей (табл. 2). У моллюсков до 5-летнего возраста включительно «кольца» на внутренней стороне оперкула обычно различаются достаточно явно (рис. 3А, 5Б, В, Д, Е). Особенно чётко «кольца» видны в проходящем свете за счёт утолщения относительно базовой поверхности оперкула (рис. 5В, Е). На оперкуле особей старших возрастов линии «колец» чаще «переплетаются» (рис. 6Б), иногда они неразличимы, реже различимы явно (рис. 6В).

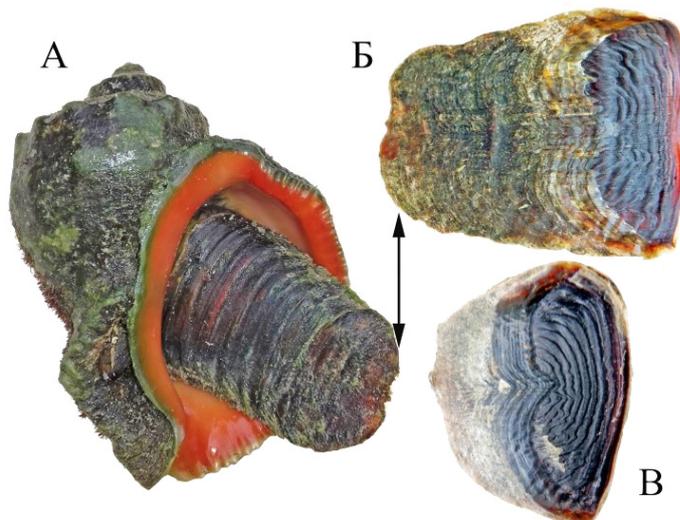


Рис. 6. А — *Rapana venosa*, самец, 12 лет, Hs — 91,5 мм, с аномально широким оперкулом. Б — его оперкулум (Ho — 45 мм, Do — 50,2 мм, RN — 12) с внутренней стороны. В — оперкулум (Ho — 62,5 мм, Do — 55,5 мм, RN — 10) 12-летнего самца *R. venosa* (Hs — 115,7 мм), вид с внутренней стороны

Fig. 6. А, *Rapana venosa*; male; 12 years old; Hs, 91.5 mm; with an abnormally wide operculum. Б, its operculum (Ho, 45 mm; Do, 50.2 mm; RN, 12), inner view. В, operculum (Ho, 62.5 mm; Do, 55.5 mm; RN, 10) of 12-year-old male *R. venosa* (Hs, 115.7 mm), inner view

Оперкулум ювенильных *R. venosa* имеет изначально форму треугольника с закруглёнными углами; такая форма характерна для особей возрастом до 2–3 лет (рис. 2А, 5А–В). Длинная (внутренняя) сторона треугольника, ориентированная вдоль столбика раковины, является зоной прироста оперкула, а его ядро расположено на противоположной вершине внешнего края. С увеличением возраста моллюска вершины углов становятся всё более скруглёнными (рис. 5Г–Е), форма оперкула изменяется от субтреугольной до неправильно овальной, соответствуя форме устья. Такое изменение формы происходит за счёт истирания зоны ядра и постепенного снижения темпов роста моллюска и оперкула по мере старения.

Высота и ширина оперкула увеличиваются по мере роста раковины моллюска. Высота оперкула (H_o) лучше коррелирует с высотой устья (H_a) (рис. 7А), чем с высотой раковины, где коэффициент детерминации несколько ниже ($R^2 = 0,9764$) (график не приводится). Ширина оперкула (D_o) теснее ($R^2 = 0,9497$) связана с шириной последнего оборота раковины (D_s) (рис. 7Б), чем с шириной устья (D_a) ($R^2 = 0,9199$) (график не приводится).

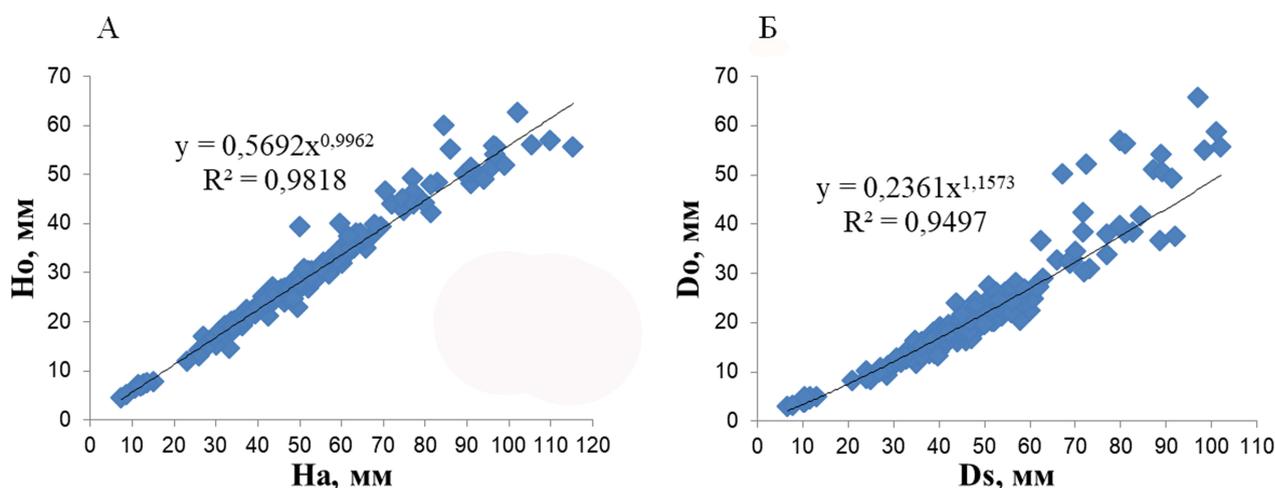


Рис. 7. Графики соответствия размера оперкула размерам раковины *Rapana venosa*: А — высоты оперкула (H_o) высоте устья (H_a); Б — ширины оперкула (D_o) диаметру последнего оборота (D_s)

Fig. 7. Graphs of correspondence between the size of the operculum and the size of *Rapana venosa* shell: А, between the operculum height (H_o) and the aperture height (H_a); Б, between the operculum width (D_o) and the diameter of the last whorl (D_s)

При высоком уровне соответствия параметров оперкула размеру раковины *R. venosa* существуют индивидуальные и повторяющиеся отклонения. Наибольшие значения H_o (62,5 мм) отмечены у особи с H_s 115,5 мм, H_a 102,0 мм, D_s 102,0 мм, D_a 57,8 мм и D_o 55,5 мм. У особи максимального размера из нашей выборки (с H_s 135,0 мм, H_a 115,2 мм и D_s 101,0 мм) H_o имеет значение 56,8 мм, но D_o наибольший — 58,6 мм. У этих и ряда других особей обнаружен феномен гипертрофированно широкого оперкула (рис. 6А, Б, 8А–В, 10Г). Такая аномалия зарегистрирована только у самцов *R. venosa* и характерна для особей старших возрастов из залива Донузлав, а в других районах встречается редко и гораздо менее выражена (рис. 8В).

Наибольшее значение D_o/H_o — 1,19 (57,0/48,0 мм) — зафиксировано у самца 9 лет из залива Донузлав с H_s 107,8 мм, H_a 91,0 мм, D_s 80,1 мм и D_a 42,0 мм (рис. 8А). В бухтах Севастополя соотношение D_o/H_o не превышает 0,9 (23,8/26,5 мм) (табл. 3), как у 8-летнего самца с H_s 64,5 мм (рис. 8В). В бухтах Севастополя морфологические параметры раковин *R. venosa* являются характерными для крымского побережья; оперкулум также имеет характерные форму и пропорции. Значения $D_o/H_o = 0,7$ рапаны этого района (табл. 3) можно считать средними

для Крыма. Особи *R. venosa* из Донузлава возрастом до 5 лет также имеют близкие средние значения Do/Но. Примером может служить Do/Но = 0,67 (33,8/50,3 мм) довольно крупного (Hs — 108,8 мм) 3-летнего самца *R. venosa* (рис. 2А).

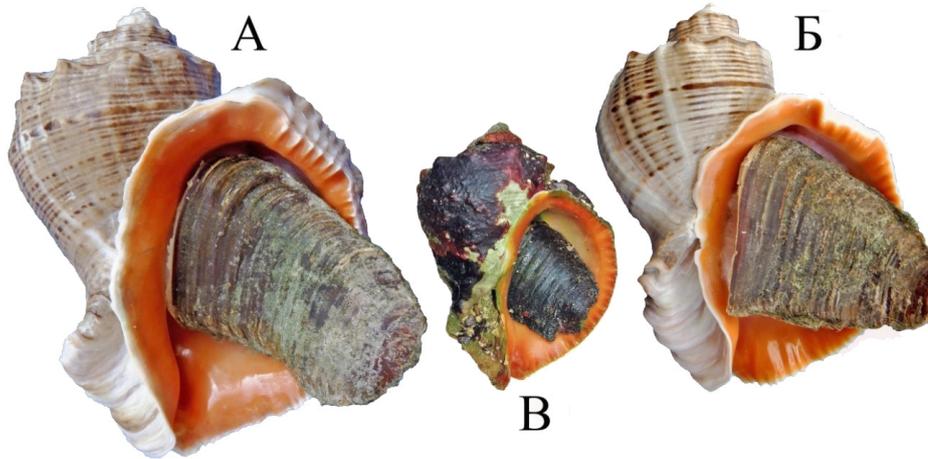


Рис. 8. Экземпляры самцов *Rapana venosa* с аномально широким оперкулумом. А, Б — раковины из залива Донузлав, возраст — 10 лет. А: Hs — 107,8 мм, Но — 48 мм, Do — 57 мм. Б: Hs — 96,3 мм, Но — 46 мм, Do — 52,2 мм. В — особь из бухты Солёная (Севастополь), возраст — 8 лет, Hs — 64,5 мм, Но — 26,5 мм, Do — 23,8 мм

Fig. 8. Specimens of *Rapana venosa* males with an abnormally wide operculum. А, Б, shells from the Donuzlav Bay; 10 years old. А: Hs, 107.8 mm; Но, 48 mm; Do, 57 mm. Б, Hs, 96.3 mm; Но, 46 mm; Do, 52.2 mm. В, living specimen from the Solenaya Bay (Sevastopol); 8 years old; Hs, 64.5 mm; Но, 26.5 mm; Do, 23.8 mm

Количественно пропорции оперкулума и феномен его аномальной ширины можно оценить по соотношению показателей Do и Но (табл. 3).

Таблица 3. Показатели отношения ширины к высоте оперкулума (Do/Но) у *Rapana venosa* районов залива Донузлав (DB) и бухт Севастополя (SB) и всей выборки (DB + SB) по половым группам (*N* — количество особей; F — женские особи; M — мужские; J — ювенильные; *M* — средние значения; σ — стандартное отклонение)

Table 3. Indicators of the width-to-height ratio of *Rapana venosa* operculum (Do/Но) of the areas of the Donuzlav Bay (DB) and Sevastopol bays (SB) and the entire sample (DB + SB) by sex groups (*N*, number of individuals; F, females; M, males; J, juveniles; *M*, mean values; σ , standard deviation)

Пол	Район											
	Залив Донузлав (DB)				Бухты Севастополя (SB)				DB + SB			
	Min-max	<i>N</i>	<i>M</i>	σ	Min-max	<i>N</i>	<i>M</i>	σ	Min-max	<i>N</i>	<i>M</i>	σ
J	—	—	—	—	0,54–0,7	10	0,61	0,04	0,54–0,7	10	0,61	0,04
F	0,66–0,81	14	0,71	0,05	0,48–0,76	48	0,67	0,06	0,48–0,81	62	0,68	0,055
M	0,63–1,13	31	0,81	0,14	0,53–0,9	87	0,72	0,07	0,53–1,13	118	0,74	0,07
F + M	0,63–1,13	45	0,77	0,14	0,48–0,9	135	0,70	0,07	0,48–1,13	180	0,72	0,09
J + F + M	0,63–1,13	45	0,77	0,14	0,48–0,9	145	0,69	0,07	0,48–1,13	190	0,71	0,09

Соотношение Do/Но для самок имеет меньшие значения, чем для самцов, что особенно явно выражено у рапаны из залива Донузлав (табл. 3). С возрастом «расширенность» оперкулума *R. venosa* увеличивается, но у особей старших возрастов сильнее проявляются индивидуальные особенности (рис. 9А, Б). Связь Do/Но с возрастом у самцов ($R^2 = 0,4325$) (рис. 9Б) сильнее, чем у самок ($R^2 = 0,0365$) (график не приводится).

Если основываться на данных табл. 3, anomalно широким следует считать оперкулум половозрелых особей с соотношением $Do/No > 0,81$ ($M + \sigma$). Такие значения Do/No имеют только самцы возрастом 6 и более лет, доля которых составляет 11,6 % (22 экз.) общей выборки, 37,8 % (17 экз.) выборки из Донузлава и 3,5 % (5 экз.) рапаны из бухт Севастополя. Результаты дисперсионного анализа показали, что распределение Do/No в генеральной выборке по полам не является нормальным (Shapiro–Wilcoxon test, уровень критерия значимости $P < 0,05$), поэтому для сравнения двух групп (все самцы vs. все самки) применён ранговый Mann–Whitney test. Различия между выборками по медианным значениям показателя Do/No статистически высоко достоверны (при $P < 0,001$) и составляют 0,715 и 0,672 для самцов и самок соответственно, то есть половые различия по индексу Do/No очевидны.

По результатам морфометрического анализа оперкулума самок из двух районов (Донузлав и Севастополь), средние значения индекса Do/No между группами статистически достоверно не различаются (параметрический тест, $P > 0,05$). При этом соблюдается нормальный характер распределения вариантов в выборках (пройден Shapiro–Wilcoxon test, $P = 0,096$), варианты достаточно равномерно и компактно группируются вокруг среднего значения (рис. 10А–В). Вариационные показатели Do/No , $M \pm \sigma$, составляют $0,71 \pm 0,05$ для Донузлава и $0,67 \pm 0,06$ для бухт Севастополя (табл. 3).

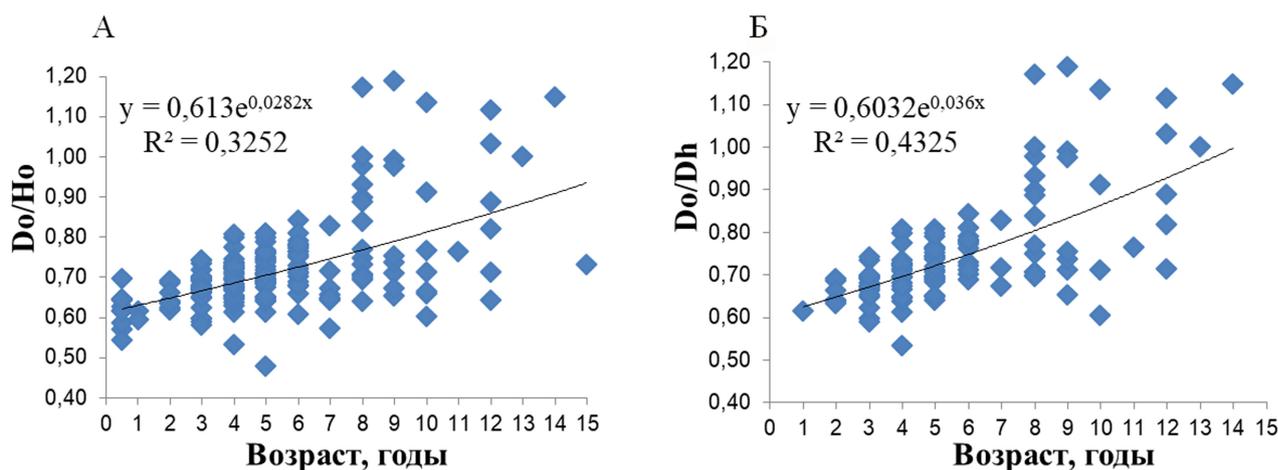


Рис. 9. Графики зависимости Do/No *Rapana venosa* от возраста особей: А — для всей выборки; Б — для самцов

Fig. 9. Plots of Do/No dependence of *Rapana venosa* on the age of individuals: А, for the entire sample; Б, for males

При анализе выборок самцов из разных районов установлено, что медианные значения достоверно различаются (ранговый тест, $P < 0,001$) за счёт особого соотношения морфометрических характеристик оперкулума у особей из Донузлава. Медиана индекса Do/No для самцов *R. venosa* из Донузлава составляет 0,826; для самцов из бухт Севастополя — 0,710. Это позволяет говорить, что морфологические отклонения в пропорциях оперкулума присущи только самцам. Проявляются они сильнее в экологических условиях Донузлава: верхний предел значений Do/No (95-й перцентиль) превышает 1,1 (табл. 3; рис. 9, 10Г). Результаты тестирования по методу квантилей на принадлежность к выборке крайних вариантов (возможных статистических выбросов) показали, что все резко выделяющиеся значения индекса Do/No у части особей рапан из Донузлава статистически принадлежат к выборке (для $P = 0,05$) и не могут быть отброшены в ходе вариационного анализа как случайные аномалии.

Коэффициент вариации (CV) индекса Do/Ho для выборки самцов из залива Донузлав составил 21,2 %, для выборки из бухт Севастополя — 9,1 %. Для выборок самок значения CV ещё меньше: из Донузлава — 6,6 %, из Севастополя — 8,4 %. Полученные результаты позволяют считать, что, несмотря на значительную вариативность исходных данных, мы имеем дело с единой выборкой самцов из Донузлава. Для остальных групп (как самок, так и самцов) утверждение о том, что в каждом случае это целостная выборка, тем более подтверждается.

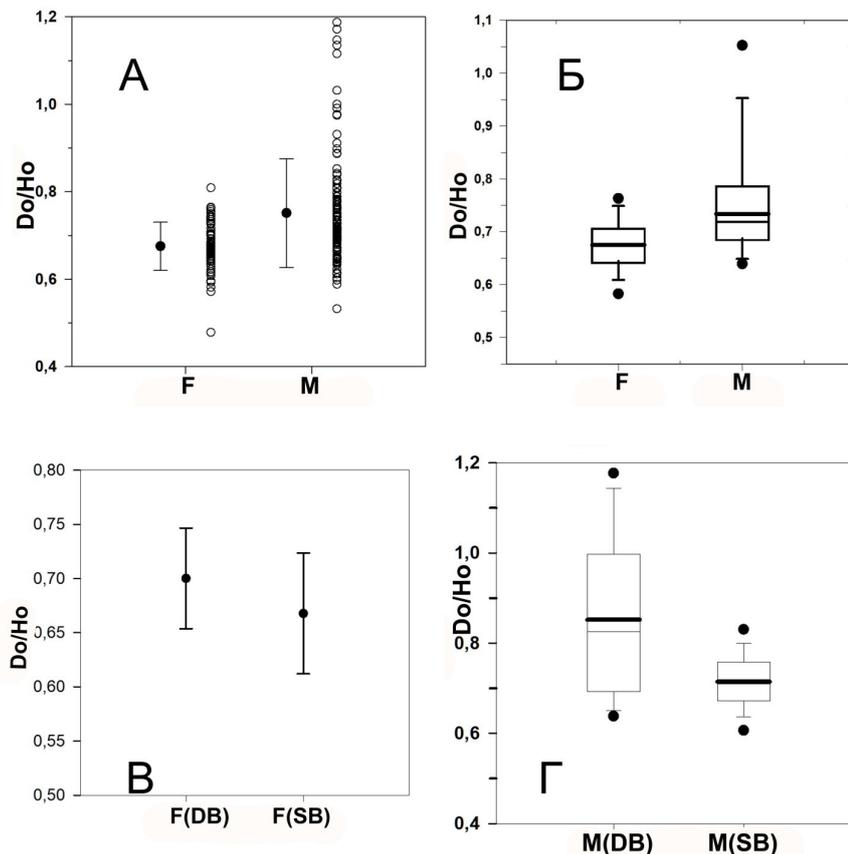


Рис. 10. Графики вариационных характеристик индекса Do/Ho *Rapana venosa*: А, Б — для самок (F) и самцов (M) всей выборки; В — для самок (F); Г — для самцов (M) залива Донузлав (DB) и бухт Севастополя (SB). А: вертикальные ряды «кружков» соответствуют ряду значений индекса Do/Ho . А, В: жирные точки — средние значения (M); «усы» — диапазоны от средних значений ($M \pm \sigma$). Б, Г: нижняя и верхняя границы боксов соответствуют 25 % и 75 % всего числа измерений; «усы» — интервалы дисперсионного разброса; жирные точки — перцентили всего числа измерений [5-й (низ) и 95-й (верх)]; жирная линия внутри боксов — среднее значение; тонкая линия — медиана

Fig. 10. Graphs of variation characteristics of Do/Ho for *Rapana venosa*: А, Б, for females (F) and males (M) of the entire sample; В, for females (F); Г, for males (M) of the Donuzlav Bay (DB) and Sevastopol bays (SB). А: vertical rows of “circles” correspond to a row of Do/Ho values. А, В: bold points show mean values (M); “whiskers” show ranges from mean values ($M \pm \sigma$). Б, Г: the lower and upper boundaries of the boxes correspond to 25% and 75% of the total number of measurements; “whiskers” are the intervals of the dispersion spread; bold points are the percentiles of the total number of measurements [5th (bottom) and 95th (top)]; the bold line inside the boxes is the mean value; the thin line is the median

Форма оперкулула *R. venosa* меняется в соответствии с изменением темпов роста моллюска. Особенно явно эту связь можно проследить по нерестовым годовым меткам на раковине (рис. 11). Они хорошо заметны на поверхности очищенной от обрастаний раковины по оранжево-красной окраске, подчёркивающей рельеф осевого рёбрышка, который соответствует этапу остановки роста и утолщению края устья, связанному с нерестом. Уменьшение расстояния между метками

на раковине и ростовыми линиями на оперкулуме соответствует снижению темпов роста, и наоборот, что отражает возрастные изменения и (или) обеспеченность питанием. Особи *R. venosa* на рис. 11 демонстрируют аномально высокий прирост раковины и оперкулума в год вылова на фоне обычного снижения темпов прироста раковины с возрастом. Линия внешнего края от ядра к внутренней стороне оперкулума является условным графиком темпа роста моллюска. Увеличение крутизны наклона этой линии относительно воображаемой средней линии, проходящей от ядра к центру внутреннего края, соответствует этапу ускорения прироста и увеличению высоты оперкулума (рис. 11Б–Г).

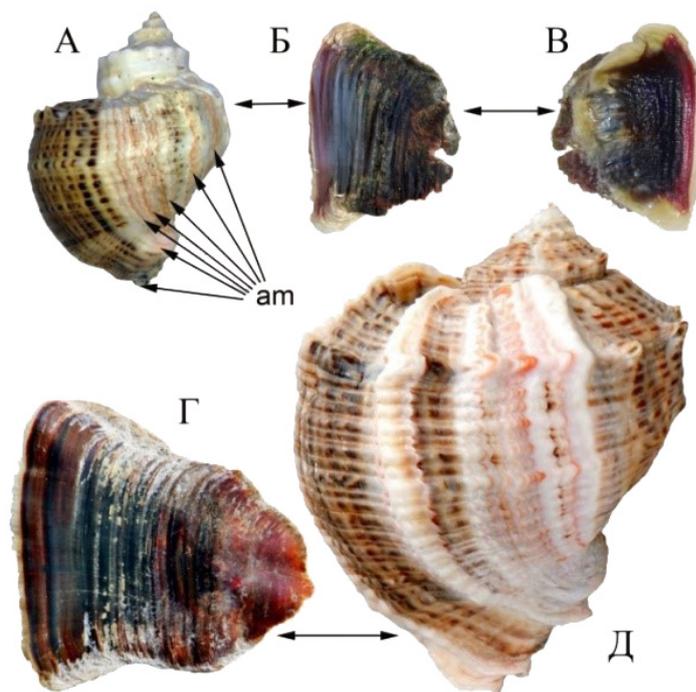


Рис. 11. Раковины (А, Д) *Rapana venosa* (М, 9 лет) с нерестовыми годовыми метками (am) и их оперкулумы (Б–Г). А — экземпляр из Казачьей бухты (Севастополь), Hs — 64 мм. Б, В — его оперкулум (Ho — 26,5 мм, Do — 19,5 мм): Б — внешняя сторона, В — внутренняя. Г — внешняя сторона оперкулума (Ho — 55,5 мм, Do — 54,1 мм) экземпляра из залива Донузлав, Hs — 115,5 мм, Д

Fig. 11. Shells (A, D) of *Rapana venosa* (M, 9 years old) with annual spawning marks (am) and their operculums (Б–Г). A, the specimen from the Kazachya Bay (Sevastopol); Hs, 64 mm. Б, В, its operculum (Ho, 26.5 mm; Do, 19.5 mm): Б, outer side; В, inner side. Г, outer side of operculum (Ho, 55.5 mm; Do, 54.1 mm) of the specimen from the Donuzlav Bay, Hs, 115.5 mm, Д

Морфологические изменения оперкулума *R. venosa* происходят в результате атак хищников и повреждения защитных покровов моллюска (рис. 12, 13). В Чёрном море такими хищниками являются крабы *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847 и *Eriphia verrucosa* (Forskål, 1775). На раковине повреждения сохраняются в виде шрамов, даже если они нанесены на ранних стадиях её формирования (рис. 12А). При этом оперкулуму, а также ноге моллюска и железé, формирующей оперкулум, могут быть нанесены повреждения разной степени. В результате на ноге моллюска рядом с оперкулумом может сформироваться роговая «жемчужина» — округлое образование с выпуклой поверхностью и овальной впадинкой на внутренней стороне, обеспечивающей крепление к ноге (рис. 12Б). На внутренней стороне оперкулума может формироваться «блистер» — наплыв неправильной формы (рис. 12В, 13Б).

Повреждение раковины, произошедшее в первый год, может проявляться на протяжении всей жизни моллюска посредством формирования на внешней поверхности оперкулума лучевого «трассирования» (рис. 13А). В результате сильного повреждения раковины (рис. 13В) и почти полного отрыва оперкулума от места крепления на ноге моллюск может сформировать новый, скреплённый с исходным, дублирующий оперкулум (рис. 13Г, Д). При сильном повреждении оперкулума или его полном отрыве он может быть регенерирован в aberrантной форме (рис. 13Е, Ж).

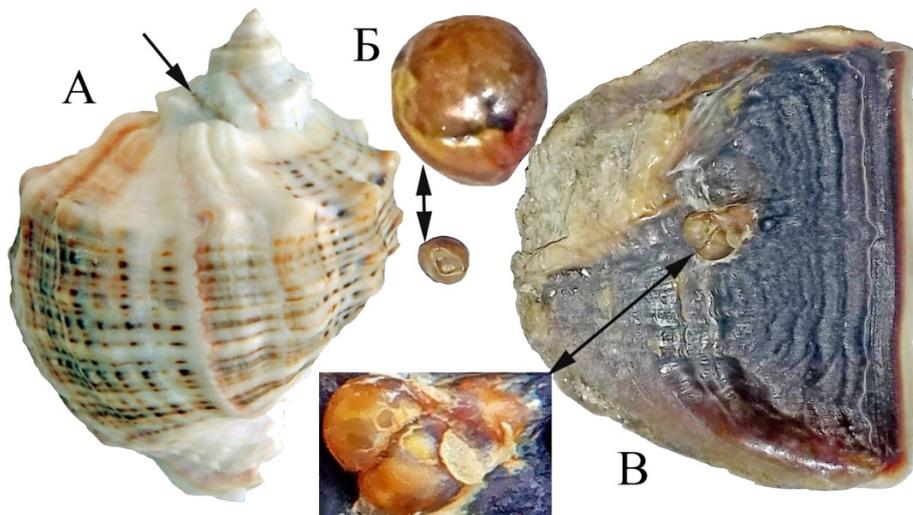


Рис. 12. А — экземпляр самца *Rapana venosa*, 8 лет, Hs — 88,2 мм, с повреждением на вершине (показано стрелкой). Б — роговая «жемчужина» 4,2 × 3,3 × 2,9 мм [вид сверху дан с увеличением; вид снизу (ниже на рис.) дан в одном масштабе с оперкулом]. В — оперкулум (внутренняя сторона) этой особи (Ho — 43,1 мм, Do — 32,3 мм) с «блистером» 5,2 × 3,8 мм

Fig. 12. A, specimen of *Rapana venosa* male; 8 years old; Hs, 88.2 mm; with damage at the apex (shown by the arrow). Б, horny "pearl" of 4.2 × 3.3 × 2.9 mm [enlarged view from above; bottom view (below) on the same scale as the operculum]. B, operculum (inner side) of this individual (Ho, 43.1 mm; Do, 32.3 mm) with a "blister" of 5.2 × 3.8 mm

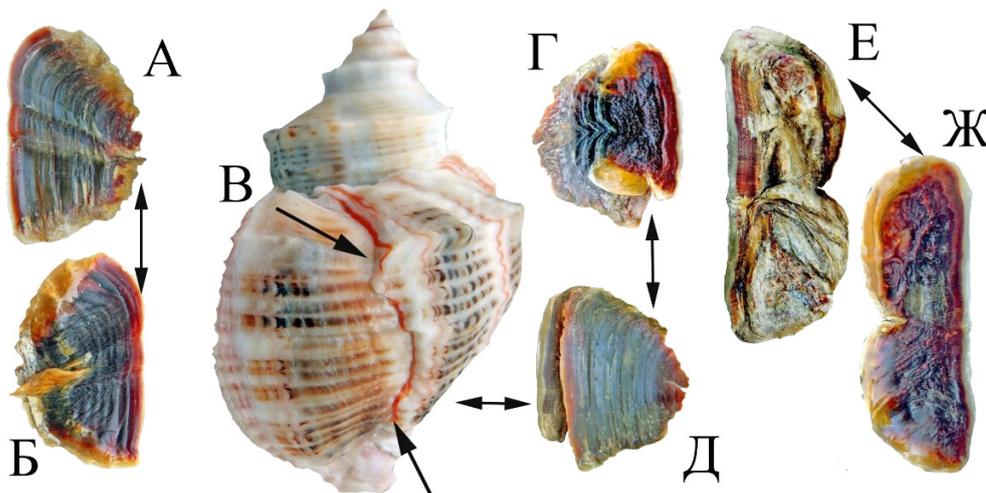


Рис. 13. А, Б — оперкулум самки *Rapana venosa*, 12 лет, Hs — 74,5 мм, Ho — 34,2 мм, Do — 22 мм, с двойным лучевым «трассированием» повреждения по внешней поверхности (А) и «блистером» на внутренней стороне (Б). В — особь *R. venosa*, М, 7 лет, Hs — 74,3 мм, с сильным повреждением на последнем обороте (показано стрелками). Г — внутренняя, Д — внешняя сторона её регенерированного «дублированного» оперкулула (Ho — 28,6 мм, Do — 21,8 мм). Е — внешняя, Ж — внутренняя сторона регенерированного оперкулула (Ho — 50 мм, Do — 18,5 мм) самца *R. venosa*, 9 лет, Hs — 122 мм

Fig. 13. А, Б, operculum of *Rapana venosa* female; 12 years old; Hs, 74.5 mm; Ho, 34.2 mm; Do, 22 mm; with double-ray "tracing" of damage along the outer surface (А) and a "blister" on the inner side (Б). В, *R. venosa* individual; M, 7 years old; Hs, 74.3 mm; with rough damage on the last whorl (shown by arrows). Г, inner; Д, outer side of its regenerated "duplicated" operculum (Ho, 28.6 mm; Do, 21.8 mm). Е, outer; Ж, inner side of the regenerated operculum (Ho, 50 mm; Do, 18.5 mm) of *R. venosa*; male; 9 years old; Hs, 122 mm

ОБСУЖДЕНИЕ

Крышечка *R. venosa* в общих чертах соответствует описанию для представителей рода *Rapana*: крупная, роговая, с ядром, смещённым к наружному краю, и концентрическими линиями нарастания [Голиков и др., 1972]. Более детальное рассмотрение морфологии оперкулула *R. venosa* позволяет полнее оценить функциональность и вариабельность этого экзосоматического органа.

Гибкие и гладкие, не прирастающие к ноге края крышечки выполняют функцию манжеты и способствуют её плотному примыканию к внутренней поверхности устья, а также обеспечивают возможность втягивания мягкого тела глубоко внутрь раковины (рис. 3). Такая «опция» крайне важна при защите от крабов, которые способны отламывать значительные фрагменты раковины, особенно на этапе активного роста моллюска, когда её толщина недостаточна, чтобы противостоять усилиям хищника [Bondarev, 2013]. Оперкулум позволяет *R. venosa* не только защититься от проникновения хищника, но и сохранить особую среду мантийной жидкости, которая обеспечивает нормальное функционирование организма в неблагоприятных окружающих условиях [Bondarev, 2013].

Ребристая структура внутренней поверхности увеличивает площадь сцепления крышечки и ноги и позволяет более эффективно противостоять механическому напряжению в различных направлениях, предотвращая отрыв. Подковообразные валики, количество которых увеличивается по мере роста, не являются годовыми кольцами. На это обстоятельство первым обратил внимание В. Д. Чухчин [1961], по данным которого, даже у молодки с высотой раковины 10–20 мм на крышечке может быть 5 «колец», как и у взрослых рапан с Нс 70–80 мм. Однако определение возраста *R. venosa*, особенно старых особей, по нерестовым меткам достаточно трудоёмко (в связи с необходимостью очистки поверхности раковин от обрастаний), а иногда и просто невозможно (при её сильном повреждении сверлящими паразитами). Кроме того, в некоторых районах обитания у *R. venosa* нерестовые метки выражены слабо. Эти обстоятельства понуждают исследователей не оставлять попыток использовать ростовые метки на оперкулуле для определения возраста моллюска [Choi, Ryu, 2009]. На основе анализа содержания стабильных изотопов кислорода в карбонатах раковины установлено соответствие полученных данных определения индивидуального возраста результатам подсчёта лет жизни особей *R. venosa* по нерестовым меткам. Высказано предположение, что единичные совпадения количества «колец» оперкулула и установленного возраста моллюска являются случайными [Kosyan, Antipushkina, 2011]. Изучение под микроскопом нарастания слоёв по поперечным срезам, подсчёт количества видимых «колец» оперкулула и оценка их соответствия годовым меткам раковины *H. trunculus* также привели к выводу о невозможности использования этих морфологических элементов крышечки для определения возраста моллюска [Vasconcelos et al., 2012].

Наши данные показывают, что при увеличении с возрастом количества «колец» на внутренней стороне оперкулула *R. venosa* (от 2 до 12) цифровые значения этих показателей могут совпадать, преимущественно для возрастной группы 5–7 лет, поскольку у большей части особей (82 %) насчитывается от 5 до 7 «колец» (табл. 2). По нашим данным, годовалые особи (табл. 2) и даже сеголетки [Чухчин, 1961] могут формировать оперкулум с 5 «кольцами». Доля особей с 5 «кольцами» на оперкулуле составляет 55 % выборки, но их возраст — от 1 до 8 лет. Таким образом, очевидно, соответствие количества «колец» количеству лет жизни носит случайный характер, и определение возраста особей *R. venosa* не может основываться на подсчёте «колец» оперкулула.

На основе сопоставления времени повреждения по раковине и регенерации крышечки можно говорить о способности *R. venosa* к полному восстановлению оперкулула с 6 «кольцами» за год (рис. 13). Как отмечено выше, после сильного повреждения раковины хищником (рис. 13В) и почти полного отрыва оперкулула от места крепления на ноге моллюск способен сформировать новый, дублирующий оперкулум, скреплённый с подорванным старым (рис. 13Д, Е).

У 9-летнего самца (H_s — 122 мм), раковина которого несёт следы жёсткой атаки хищника в 8-летнем возрасте, оперкулум восстановлен не в полном объёме (рис. 13Г, Д). Однако, судя по ширине (18,5 мм) и толщине (0,95 мм), это, вероятно, новообразованный оперкулум, поскольку у самцов такого возраста и размера из Донузлава оперкулум в 2–3 раза шире и до 2 раз толще.

Формирование ранее не описанной роговой «жемчужины» и «блистеров» оперкулула *R. venosa* (рис. 12Б) происходит, очевидно, по тому же принципу, что и образование хорошо известных минерально-органических наплывов у двустворчатых моллюсков при раздражении желёз или тканей, выделяющих слоями твёрдый покровный материал.

Уже в первые месяцы формирования раковины пропорции оперкулула (D_o / H_o) соответствуют форме, присущей половозрелым особям (табл. 3). В первые 3 года темпы роста *R. venosa* максимальны, что определяет субтреугольную форму оперкулула (рис. 2А, 5А–В). Возрастное снижение темпов роста и истирание зоны ядра приводят к изменению формы на более овальную (рис. 5Г–Е). Увеличение относительной ширины оперкулула по мере увеличения возраста сильнее выражено у самцов (рис. 9Б). У самок зафиксированы наименьшие значения D_o / H_o — 0,48 (у 5-летней особи с H_s 62,1 мм из бухт Севастополя). Максимальные значения D_o / H_o — 0,76 для самок этого же района (табл. 3) — также отмечены у 5-летней особи с высотой раковины 64,5 мм. При наличии индивидуальных особенностей роста общая тенденция увеличения относительной ширины оперкулула (D_o / H_o) по мере увеличения размеров раковины *R. venosa* прослеживается для всей выборки (рис. 9).

Особый интерес представляет феномен аномально широкой крышечки, обнаруженный у *R. venosa* преимущественно из залива Донузлав (рис. 6, 8, 11Г). Такая форма оперкулула, при которой его ширина может превышать ширину устья раковины, ранее не была описана ни для одного из представителей Muricidae Rafinesque, 1815 и даже ни для одного из видов гастропод. Толщина оперкулула у аномальных особей (1,0–1,9 мм) в 1,5–2,5 раза превышает средние для выборки значения — 0,74 мм (табл. 1). Поскольку эта аномалия развития обнаружена только у самцов, логично предположить, что она связана с полом. У самцов *R. venosa* достаточно крупный пенис (рис. 2Б), который при процессе совокупления может пострадать от хищников. Такая адаптация, как крышечка с широким свободным, не прикрепленным к телу краем (рис. 2Б), может быть эффективной дополнительной защитой пениса, даже если мягкое тело не втянуто внутрь раковины, что имеет место при копуляции. Травяной краб *C. aestuarii*, самый массовый хищник рапаны в заливе Донузлав, способен нанести значительные повреждения мягкому телу и даже довольно толстостенной раковине *R. venosa* (рис. 13В). Атаки *C. aestuarii* на особей рапаны неоднократно наблюдались автором в процессе сбора материала. Повышенный прессинг крабов на *R. venosa* в Донузлаве является вероятной причиной наличия там большего количества самцов с аномально широким оперкулумом (53 %), чем в бухтах Севастополя (5,8 %). Для формирования широкой крышечки необходимо время, поэтому особи с аномальным D_o / H_o имеют возраст 6 лет и старше, а наибольшие значения зафиксированы у экземпляров 9 лет и старше. Существенная доля (53 %) особей с аномально широкой крышечкой среди самцов Донузлава свидетельствует о том, что этот феномен не является случайным отклонением от нормы, а является результатом инициированного хищниками морфогенеза. Это положение подтверждает анализ на принадлежность к выборке крайних вариантов (возможных статистических выбросов) по методу квантилей: он показал, что все резко выделяющиеся значения (индекс D_o / H_o) принадлежат к выборке *R. venosa* из Донузлава и не могут быть отброшены как случайные аномалии (для $P = 0,05$). Несмотря на значительную вариативность данных в выборке самцов из Донузлава ($CV = 21,2$ %), мы имеем дело с целостной выборкой. Для остальных исследованных групп *R. venosa* коэффициент вариации индекса D_o / H_o не превышает 9,1 %; следовательно, утверждение о том, что в каждом случае выборки являются целостными, тем более подтверждается.

По данным молекулярно-генетических исследований, *R. venosa* в новых районах обитания имеет крайне низкий уровень генетической вариативности по сравнению с таковым у популяций из нативного ареала [Slynko et al., 2020; Xue et al., 2018]. Однако при генетическом мономорфизме в Чёрном море *R. venosa* демонстрирует широкий полиморфизм раковины [Бондарев, 2010, 2016; Чухчин, 1961; Bondarev, 2015; Kosyan, 2013; Slynko et al., 2020] и гонад [Bondarev, 2015]. Появление ранее не описанного варианта «расширенного» оперкулума демонстрирует новую грань потенциала морфологической изменчивости *R. venosa*.

Заключение. Оперкулум *Rapana venosa* — экзосоматический орган, изменяющий морфологию по мере роста и возраста; при этом он демонстрирует как регенеративные возможности, так и морфогенетический потенциал вида. Ярким проявлением такого потенциала является формирование гипертрофированно крупной крышечки, пропорции которой не характерны ни для одного другого вида мурицид и гастропод в целом. Формирование аномально широкого и утолщённого оперкулума у *R. venosa* можно объяснить усиленным прессингом хищников. Наличие аномального оперкулума исключительно у самцов *R. venosa* позволяет предположить, что этот признак связан с полом и является результатом адаптации, способствующей, возможно, защите репродуктивного органа от хищников.

Обнаружение способности к регенерации оперкулума расширяет представления о физиологических возможностях рапаны. Феномен формирования крышечки уникальной среди гастропод формы является ещё одним проявлением морфологической пластичности, позволившим *R. venosa* занять место среди наиболее успешных видов-вселенцев в современной морской среде.

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

Благодарность. Автор благодарен анонимным рецензентам за конструктивные замечания, следование которым позволило повысить качество статьи. Особую признательность автор выражает к. б. н. А. Н. Петрову (ФИЦ ИнБЮМ) за ценные советы и продуктивное обсуждение статистической обработки данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бондарев И. П. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // *Ruthenica*. 2010. Т. 20, № 2. С. 69–90. [Bondarev I. P. The shell morphogenesis and intraspecific differentiation of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846). *Ruthenica*, 2010, vol. 20, no. 2, pp. 69–90. (in Russ.)]
2. Бондарев И. П. Структура популяций *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) севавтопольских бухт (Чёрное море) // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 3. С. 14–21. [Bondarev I. P. Structure of *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) population of Sevastopol bays (the Black Sea). *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 3, pp. 14–21. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.3.02>
3. Голиков А. Н., Старобогатов Я. И., Скарлато О. А. Тип моллюски – Mollusca // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Т. 3 : Членистоногие (кроме ракообразных), моллюски, иглокожие, щетинкочелюстные, хордовые. Киев : Наукова думка, 1972. С. 60–249. [Golikov A. N., Starobogatov Ya. I. Tip mollyuski – Mollusca. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Vol. 3 : Chlenistonogie (krome rakoobraznykh), mollyuski, iglokozhiye, shchetinkochelyustnye, khordovye. Kyiv : Naukova dumka, 1972, pp. 60–249. (in Russ.)]
4. Драпкин Е. И. Новый моллюск в Чёрном море // *Природа*. 1953. № 9. С. 92–95. [Drapkin E. I. Novyi mollyusk v Chernom more. *Priroda*, 1953, no. 9, pp. 92–95. (in Russ.)]
5. Чухчин В. Д. Рост рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Севастопольской бухте // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1961. Т. 14. С. 169–177. [Chukhchin V. D. Rost rapany (*Rapana bezoar* L.) v Sevastopol'skoi

- bukhte. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1961, vol. 14, pp. 169–177. (in Russ.]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5503>
6. Чухчин В. Д. *Функциональная морфология рапаны*. Киев : Наукова думка, 1970. 139 с. [Chukhchin V. D. *Funktsional'naya morfologiya rapany*. Kyiv : Naukova dumka, 1970, 139 p. (in Russ.]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1125>
 7. Чухчин В. Д. *Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1984. 176 с. [Chukhchin V. D. *Ekologiya bryukhonogikh molluskov Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1984, 176 p. (in Russ.]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5646>
 8. *Alien Species Alert: Rapana venosa (Veined Whelk)* / R. Mann, A. Occhipinti, J. M. Harding (Eds). Copenhagen, Denmark : ICES, 2004, 14 p. (ICES Cooperative Research Report ; no. 264). <https://doi.org/10.17895/ices.pub.5471>
 9. Bondarev I. P. Dynamics of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) population in the Black Sea. *International Journal of Marine Science*, 2014, vol. 4, no. 3, pp. 42–56.
 10. Bondarev I. P. Ecomorphological analyses of marine mollusks' shell thickness of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae). *International Journal of Marine Science*, 2013, vol. 3, no. 45, pp. 368–388.
 11. Bondarev I. P. Sexual differentiation and variations sexual characteristics *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846). *International Journal of Marine Science*, 2015, vol. 5, no. 19, pp. 1–10.
 12. Choi J.-D., Ryu D.-K. Age and growth of purple whelk, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) in the West Sea of Korea. *Korean Journal of Malacology*, 2009, vol. 25, no. 3, pp. 189–196.
 13. Keppens M., Dhondt K., Mienis H. K. The variability of the operculum in *Nucella lapillus* (Gastropoda, Muricidae) from a colony in Audresselles, France. *Vita Malacologica*, 2008, vol. 7, pp. 15–20.
 14. Kosyan A. R., Antipushkina Zh. A. Determination of *Rapana venosa* individuals' ages based on the $\delta^{18}\text{O}$ dynamics of the shell carbonates. *Oceanology*, 2011, vol. 51, no. 6, pp. 1021–1028. <http://dx.doi.org/10.1134/S0001437011060075>
 15. Kosyan A. R. Comparative analysis of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) from different biotopes of the Black Sea based on its morphological characteristics. *Oceanology*, 2013, vol. 53, no. 1, pp. 47–53. <https://doi.org/10.1134/S0001437013010074>
 16. SigmaPlot 15.0 : [site]. 2023. URL: <https://sigmaplot.software.informer.com/15.0> [accessed: 07.04.2023].
 17. Slynko E. E., Slynko Y. V., Rabushko V. I. Adaptive strategy of *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) in the invasive population of the Black Sea. *Biosystems Diversity*, 2020, vol. 28, no. 1, pp. 48–52. <https://doi.org/10.15421/012008>
 18. Vasconcelos P., Gharsallah I. H., Moura P., Zamouri-Langar N., Gaamour A., Missaoui H., Jarboui O., Gaspar M. B. Appraisal of the usefulness of operculum growth marks for ageing *Hexaplex trunculus* (Gastropoda: Muricidae): Comparison between surface striae and adventitious layers. *Marine Biology Research*, 2012, vol. 8, iss. 2, pp. 141–153. <https://doi.org/10.1080/17451000.2011.616896>
 19. Xue D. X., Graves J., Carranza A., Sylantyev S., Snigirov S., Zhang T., Liu J.-X. Successful worldwide invasion of the veined rapa whelk, *Rapana venosa*, despite a dramatic genetic bottleneck. *Biological Invasions*, 2018, vol. 20, pp. 3297–3314. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1774-4>

**FUNCTIONAL MORPHOLOGY
AND MORPHOLOGICAL VARIABILITY
OF THE OPERCULUM OF RAPANA VENOSA (GASTROPODA, MURICIDAE)**

I. P. Bondarev

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

The gastropod *Rapana venosa* has spread from the Western Pacific to the Black Sea, Mediterranean Sea, and coastal areas on both sides of the Atlantic Ocean largely due to its ecological and morphological plasticity. Numerous works have been devoted to the study of the variability of the rapa

whelk shell. The functional morphology and morphological variability of the *R. venosa* operculum have been insufficiently studied, and the description of this exosomatic organ is given only schematically. Based on the analysis of 190 *R. venosa* specimens sampled in two areas of the Black Sea, detailed description is given, and trends in the morphological variability of the operculum are shown depending on the specimen age and size. The characteristics determining the normal and aberrant development of the operculum are evaluated. It is shown for the first time that *R. venosa* has regenerative capabilities, up to the restoration of the lost operculum, and morphogenetic adaptive potential. A manifestation of this potential is the formation of a hypertrophied large operculum, with the shape that is not characteristic of any other Muricidae species and gastropods in general. Apparently, the abnormal size and shape of the operculum are a defensive response to pressure from predators, especially crabs. The previously unknown ability to regenerate the operculum broadens the understanding of the physiological capabilities of the rapa whelk. The phenomenon of operculum formation with a unique shape for gastropods is another manifestation of morphological plasticity, which made *R. venosa* one of the most successful invasive species in the modern marine environment.

Keywords: variability, operculum, morphology, regeneration, *Rapana venosa*

УДК [599.5:502.172](268.45.04)

МОРСКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ КОЛЬСКОГО ЗАЛИВА БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2023 г. А. А. Зайцев, А. Р. Трошичев, М. В. Пахомов, А. П. Яковлев

Мурманский морской биологический институт Российской академии наук,
Мурманск, Российская Федерация
E-mail: yanmos@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.02.2022; после доработки 24.06.2022;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 01.12.2023.

Несмотря на то, что публикации, посвящённые морским млекопитающим Баренцева моря, встречаются достаточно часто, актуальные данные об их численности в прибрежных водах Кольского залива довольно скудны. Последняя работа, подробно описывающая этот аспект, датирована 1997 г. В то же время в воды залива заходят в том числе и охраняемые (занесённые в Красную книгу России) виды морских млекопитающих. Учитывая то, что по мере осуществления проекта «Комплексное развитие Мурманского транспортного узла» антропогенная нагрузка на акваторию Кольского залива и всего мурманского побережья может многократно возрасти, исследования морских млекопитающих, встречающихся в местных водах, приобретают большую актуальность. В работе представлены данные о видовом составе и частоте встречаемости различных видов морских млекопитающих в Кольском заливе, собранные на основе литературных источников и наблюдений авторов.

Ключевые слова: Кольский залив, Баренцево море, морские млекопитающие, охраняемые виды

В Кольском заливе располагается самый северный незамерзающий порт России, здесь находятся крупнейшие в регионе портово-промышленный и военно-морской комплексы. Порт Мурманск является местом базирования атомного ледокольного флота, здесь берёт начало Северный морской путь. Несмотря на вышесказанное, интенсивность судоходства в данном районе сравнительно невелика [Серова, 2018], но со временем, в связи с нарастающим интересом к арктическому региону, картина может измениться. В рамках выполнения проекта «Комплексное развитие Мурманского транспортного узла» планируется создание круглогодичного морского транспортного хаба на базе порта Мурманск. Осуществление проекта подразумевает проведение дноуглубительных работ, реконструкцию и модернизацию существующей портовой инфраструктуры на восточном берегу Кольского залива, а также строительство нефтяного терминала и угольного перевалочного комплекса на западном берегу [Скуфьина, Серова, 2017]. На данный момент ведётся активное строительство угольного терминала «Лавна», происходит устройство буронабивных свай будущих пересыпных станций, проводится водолазное обследование дна с удалением посторонних предметов, идёт отсыпка скальным грунтом, выполнено крепление откоса крупногабаритным камнем [Чекунов, 2022]. Возведённый в посёлке Белокаменка Центр строительства крупнотоннажных морских сооружений (ЦСКМС) является ключевым объектом для создаваемой в России отрасли — производства СПГ-оборудования. ЦСКМС состоит из пяти

основных секторов: площадки ОГТ, включая два сухих дока; площадки верхних строений; объектов морской инфраструктуры; объектов инженерного обеспечения; жилого комплекса и административных объектов [ЦСКМС, 2022].

Вышесказанное позволяет предположить, что со временем антропогенная нагрузка на акваторию Кольского залива, а соответственно, и на его биоту будет только возрастать. Несмотря на то, что исследования этого залива имеют более чем вековую историю, публикации, посвящённые встречающимся в его водах морским млекопитающим, немногочисленны [Дерюгин, 1915; Плеске, 1887; Смирнов, 1903; Zyryanov, Egorov, 2010]. Единственной относительно современной работой, в которой приведено описание видов морских млекопитающих, зарегистрированных в Кольском заливе, является монография «Кольский залив» [Горяев, 1997]. Во многом такая картина сложилась ввиду отсутствия промысла морских млекопитающих в данном районе, а также из-за спорадичности их появления.

Наличие антропогенного пресса и малая изученность вопроса говорят о необходимости проведения регулярных исследований морских млекопитающих Кольского залива. Особенно это касается видов, занесённых в Красную книгу Российской Федерации и в Красный список МСОП (Международного союза охраны природы и природных ресурсов).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В распоряжении Мурманского морского биологического института РАН (ММБИ РАН) имеются два биотехнических аквакомплекса, которые расположены на берегу Кольского залива — вблизи городов Гаджиево и Полярный. На этих стационарах сотрудники института проводят круглогодичные исследования настоящих тюленей. Наличие лодочно-моторных средств и возможность выхода в воды залива позволили осуществлять наблюдение за дикими морскими млекопитающими как в близлежащих, так и в относительно отдалённых частях акватории. Первые попытки проведения исследований были предприняты нами в 2011 г., а систематический характер наблюдения приняли в 2018 г. Представленные в данной работе результаты получены в период с 2011 по 2021 г. Районами исследований преимущественно являлись северная и центральная части Кольского залива, в которых чаще всего наблюдаются морские млекопитающие. Регистрацию животных проводили с берега и в ходе маршрутных наблюдений. С берега, как правило, морских млекопитающих регистрировали случайно, при выполнении не связанных с наблюдением исследовательских работ. Маршрутные наблюдения проводили в двух направлениях — от мыса Тоня до острова Торос и от мыса Тоня до острова Сальный (рис. 1). В силу погодных условий и ограниченного судоходства маломерных судов в Кольском заливе в период полярной ночи наблюдения в это время не были строго периодическими.

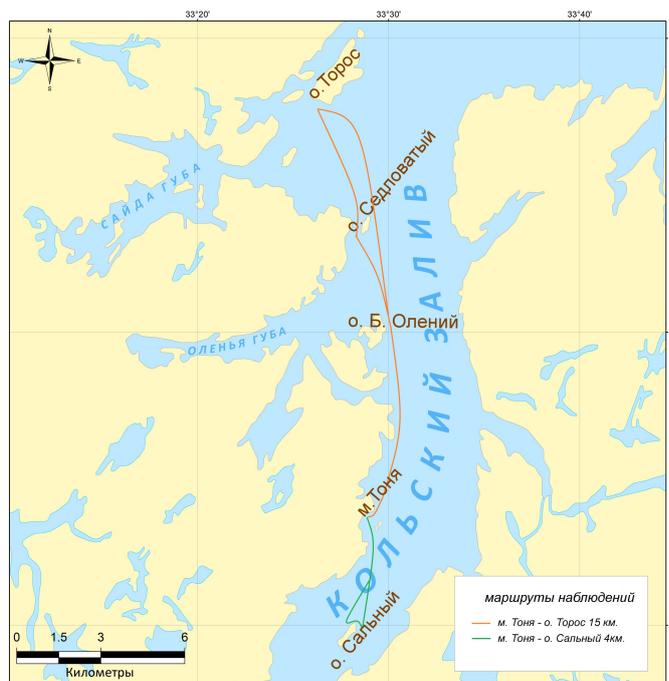


Рис. 1. Схема маршрутов наблюдений

Fig. 1. Scheme of observation routes

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Литературные данные и наши наблюдения [Горяев, 1997; Дерюгин, 1915; Плеске, 1887; Смирнов, 1903; Томилин, 1957, 1962; Zaytsev et al., 2018; Zyryanov, Egorov, 2010] говорят о том, что в водах Кольского залива и прилегающей акватории могут быть встречены 14 видов морских млекопитающих, относящихся к пяти семействам.

1. Дельфиновые Delphinidae Gray, 1821 (отряд Cetacea Brisson, 1762, подотряд Odontoceti Flower, 1867). Два вида — беломордый дельфин *Lagenorhynchus albirostris* (Gray, 1846) и косатка *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758).
2. Морские свиньи Phocoenidae Gray, 1825 (отряд Cetacea, подотряд Odontoceti). Один вид — обыкновенная морская свинья *Phocoena phocoena* (Linnaeus, 1758).
3. Нарваловые Monodontidae Gray, 1821 (отряд Cetacea, подотряд Odontoceti). Один вид — белуха *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776).
4. Полосатики Balaenopteridae Gray, 1864 (отряд Cetacea, подотряд Mysticeti Flower, 1864). Пять видов — горбач *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781), финвал *Balaenoptera physalus* (Linnaeus, 1758), сейвал *Balaenoptera borealis* (Lesson, 1828), синий кит *Balaenoptera musculus* (Linnaeus, 1758) и малый полосатик *Balaenoptera acutorostrata* (Lacépède, 1804).
5. Тюленьи Phocidae Gray, 1825 (отряд Carnivora Bowdich, 1821, подотряд Caniformia Kretzoi, 1938). Пять видов — обыкновенный тюлень *Phoca vitulina* (Linnaeus, 1758), серый тюлень *Halichoerus grypus* (Fabricius, 1791), гренландский тюлень *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777), кольчатая нерпа *Pusa hispida* (Schreber, 1775) и морской заяц *Erignathus barbatus* (Erxleben, 1777).

Из представленных выше видов в ходе проводимых нами наблюдений были зарегистрированы только семь.

Delphinidae. Беломордый дельфин — самый северный представитель рода [Kinze, 2018] и один из двух видов данного рода, встречающихся в Баренцевом море [Kovacs et al., 2009]. Является наиболее часто регистрируемым местным видом китообразных (рис. 2) [Горяев, 2017; Клепиковский и др., 2012; Fall, Skern-Mauritzen, 2014]. Обитает в умеренных и субарктических водах Северной Атлантики, встречается как в шельфовых, так и в прибрежных водах [Kinze, 2018]. В Красную книгу РФ занесён как редкий, уязвимый вид [Перечень объектов животного мира, 2020].

В Кольском заливе беломордые дельфины встречаются нерегулярно. В период с 2011 по 2017 г. наблюдались только в летне-осенний сезон [Zaytsev et al., 2018], а с 2018 по 2021 г. не были отмечены ни разу. До 2018 г. в литературе нет упоминаний данного вида в Кольском заливе.



Рис. 2. Беломордые дельфины в Кольском заливе, 15.09.2011 (фото И. А. Габай)

Fig. 2. White-beaked dolphins in the Kola Bay, 15.09.2011 (photo by I. Gabay)

Состояние популяции косатки в Баренцевом море изучено недостаточно, что в первую очередь связано со спорадическим характером появления этого животного [Aars et al., 2016; Kovacs et al., 2009]. Существуют упоминания о том, что косатка является обычным видом для Кольского залива и может быть встречена вблизи острова Кильдин [Горяев, 1997; Дерюгин, 1915]. За весь период проводимых нами наблюдений подтвердить заход этого морского млекопитающего в воды залива не удалось: все сообщения о том, что в местные воды зашли косатки, на проверку оказывались ложными. Чаще всего за них принимали других представителей этого семейства или малых полосатиков.

Phocoenidae. Обыкновенная морская свинья — один из самых мелких видов китообразных Баренцева моря (рис. 3), обитающий преимущественно в прибрежных водах [Aars et al., 2016; Bjørge, Tolley, 2018; Kovacs et al., 2009]. География его распространения достаточно широка и охватывает воды от экватора до Арктики [Lockyer, 2003]. В Баренцевом море обитает североатлантический подвид *P. p. phocoena* (Linnaeus, 1758).

Обыкновенная морская свинья, наряду с малым полосатиком, является наиболее часто встречаемым китообразным в Кольском заливе [Горяев, 1997]. Массовые заходы этого вида зачастую связывают с обилием кормовых объектов (без ярко выраженной сезонной периодичности) [Горяев, 1997; Дерюгин, 1915; Томилин, 1957]. Картина по нашим наблюдениям сходна с таковой по литературным данным: в разные годы животные встречаются в различные сезоны (табл. 1).



Рис. 3. Обыкновенная морская свинья в Кольском заливе, 12.07.2018 (фото А. Р. Трошичева)

Fig. 3. The harbor porpoise in the Kola Bay, 12.07.2018 (photo by A. Troshichev)

Monodontidae. Распространение белухи в Баренцевом море имеет ярко выраженную сезонность, тесно связанную с изменением ледовой обстановки в течение года [Матишов, Огнетов, 2006]. В литературе есть упоминание о заходе представителей этого вида в воды Кольского залива в летние месяцы [Горяев, 1997]. За период проводимых нами наблюдений появление белухи в Кольском заливе не было зафиксировано ни разу.

Balaenopteridae. Представители этого семейства, как правило, заходят в воды Баренцева моря в периоды летнего нагула. Однако некоторые виды могут оставаться здесь на зимовку [Томилин, 1962; Aars et al., 2016]. Чаще всего наблюдаются малый полосатик, финвал и горбач [Aars et al., 2016; Skern-Mauritzen et al., 2011]. Финвал и горбач предпочитают открытые воды, они встречаются в западной, центральной и северной областях Баренцева моря, в то время как малый полосатик нередко может быть отмечен в прибрежье [Бурдин и др., 2009; Морские млекопитающие, 2017; Aars et al., 2016]. Финвал представлен в Баренцевом море северным подвидом *B. p. physalus* (Linnaeus, 1758); он занесён в Красную книгу России как неопределённый по статусу вид [Перечень объектов животного мира, 2020], а в Красный список МСОП — как уязвимый (vulnerable, VU) [Cooke, 2018a]. Горбач занесён в Красную книгу России

как восстанавливающийся вид [[Перечень объектов животного мира, 2020](#)], а в Красный список МСОП — как вызывающий наименьшие опасения (least concern, LC) [[Cooke, 2018b](#)]. Единственным обнаруженным нами литературным упоминанием захода горбача в Кольский залив является публикация Ю. И. Горяева [[1997](#)] со ссылкой на Л. Л. Брейтфуса (1903 г.). Кроме того, К. М. Дерюгин в своей работе «Фауна Кольского залива и условия её существования» [[1915](#)] говорит о вероятности захода сюда этого вида. Есть упоминания и о том, что в прибрежье Мурмана и в Кольском заливе могут быть встречены более редкие для Баренцева моря сейвал и синий кит [[Горяев, 1997](#); [Дерюгин, 1915](#); [Плеске, 1887](#)].

Таблица 1. Результаты регистрации морских млекопитающих при следовании по маршруту мыс Тоня — остров Торос — мыс Тоня

Table 1. The results of the registration of marine mammals when following the route Cape Tonya – Toros Island – Cape Tonya

Дата	Время маршрута	<i>Balaenoptera acutorostrata</i>	<i>Phocoena phocoena</i>	<i>Halichoerus grypus</i>
12.07.2018	17:00–18:00, 20:30–22:20	К северо-западу от острова Седловатый, 1 особь	К северо-западу от острова Седловатый, 10–15 особей	В воде у острова Седловатый, 1 особь
21.07.2018	20:00–21:00, 22:00–23:00	–	–	–
16.08.2018	17:00–18:00, 18:00–19:00	–	–	В воде у острова Большой Олений, 1 особь
08.09.2019	13:35–14:55, 15:00–16:00	Севернее острова Большой Олений, 1 особь	К северо-востоку от мыса Тоня, 15 особей	Северо-восточнее острова Большой Олений, 1 особь
14.06.2020	21:00–22:00, 23:00–00:10	–	–	Северо-восточнее острова Седловатый, 1 особь; Бухта Девкина Пожня, 1 особь

В ходе проводимых нами исследований отмечены только два вида, относящихся к представленному семейству, — малый полосатик и горбач. При этом малый полосатик является единственным видом усатых китов, встречающимся в заливе регулярно (табл. 1). Что же касается горбача (рис. 4), то в марте 2016 г. нам удалось зафиксировать его появление вблизи острова Шуринов Кольского залива.



Рис. 4. Горбач в Кольском заливе, 01.03.2016 (фото А. Р. Трошичева)

Fig. 4. The humpback whale in the Kola Bay, 01.03.2016 (photo by A. Troshichev)

Phocidae. Обыкновенный тюлень — один из самых распространённых представителей ластоногих прибрежных вод [Бурдин и др., 2009; Teilmann, Galatius, 2018]. В России этот вид является охраняемым [Зырянов, Кавцевич, 2014]. В Баренцевом море обитает атлантический подвид обыкновенного тюленя *P. v. vitulina* (Linnaeus, 1758) [Berta, Churchill, 2012]. На побережье Кольского полуострова обыкновенные тюлени встречаются от Варангер-фьорда на западе до губы Ивановская на востоке [Зырянов, Егоров, 2010].

В водах Кольского залива обыкновенного тюленя регистрируют преимущественно весной в северной его части — в губах Пала, Оленья, Сайда и в Екатерининской гавани [Зырянов, Егоров, 2010]. В ходе проводимых нами наблюдений не была достоверно определена ни одна особь этого вида.

Серый тюлень, как и обыкновенные тюлени, является прибрежным видом, однако проводит больше времени вдали от берега [Aars et al., 2016]. В Баренцевом море обитает атлантический подвид серого тюленя *H. g. atlantica* (Nehring, 1866) [Berta, Churchill, 2012; Olsen et al., 2016], занесённый в Красную книгу Мурманской области как редкий вид [Кавцевич, Ерохина, 2014]. Животное встречается на всём протяжении баренцевоморского побережья Кольского полуострова [Вишневская и др., 1990].

Для Кольского залива описаны только единичные случаи встречи этого вида [Горяев, 1997]. Результаты наших учётов показали, что серый тюлень является наиболее часто наблюдаемым представителем ластоногих для данной местности. Его массовые скопления отмечены на северной оконечности острова Сальный и на северо-востоке от острова Домашний; численность одновременно зарегистрированных особей иногда превышает 30. Впервые лёжка этих тюленей на острове Сальный была зафиксирована осенью 2011 г. (табл. 2). Массовые залёжки зарегистрированы лишь в осенне-зимний период (в северной и центральной частях Кольского залива), единичные встречи происходят круглогодично (рис. 5).

Таблица 2. Наблюдения за лёжкой серых тюленей на острове Сальный

Table 2. Observations of the grey seal haulout on Salny Island

Год	Дата	Время	Количество особей	Примечание
2011	01.06	13:30	0	
	17.11	14:10, 15:10	11	На снегу выше полосы прилива отмечены следы тюленей
2018	18.04	15:00	1	Лежал на скале в литоральной зоне
	02.05	15:30	2	Одна особь в воде, другая на литорали
	12.07	16:15	0	
	21.07	04:10	0	
	16.08	14:30	0	
	09.10	13:50	0	
	11.10	12:50	2	Оба животных находились в воде
	14.10	12:00	1	В воде
	09.11	13:00	2	Одна особь в воде, другая на литорали
14.11	12:00	1	В воде	
2019	27.02	11:00	10	Девять особей на берегу, одна особь в воде
	10.04	13:40	0	На свежем снегу следов нет
	26.04	13:40	0	
	24.05	19:40	0	
	03.09	17:00	0	

Продолжение на следующей странице...

Год	Дата	Время	Количество особей	Примечание
2019	08.09	11:00	2	В губе Питькова (2 км к западу от острова Сальный) наблюдали 6–7 серых тюленей
	24.10	11:40	10	Все в воде рядом с берегом
	12.11	14:30	20	15 тюленей на суше, 5 в литоральной зоне
	22.11	11:00	40	Порядка 30 тюленей находились на берегу, в литоральной зоне, ещё несколько тюленей были в воде
2020	09.02	11:20	30	Большая часть животных находилась на берегу
	26.08	12:40	5	Один тюлень замечен в 1–1,5 км севернее острова Сальный, ещё четверо — в губе Питькова
	07.11	12:30	2	Две особи в воде
	11.11	11:20	4	В воде
2021	18.02	13:30	20	Все животные находились в воде



Рис. 5. Серые тюлени в Кольском заливе (фото А. Р. Трошичева)

Fig. 5. Grey seals in the Kola Bay (photo by A. Troshichev)

Гренландский тюлень, кольчатая нерпа и морской заяц — пагофильные виды, и их жизнь тесно связана со льдами. Именно поэтому их распространение в Баренцевом море имеет ярко выраженный сезонный характер (с привязкой к ледовой обстановке) [Огнетов и др., 2003; Светочев, Светочева, 2018].

Появление гренландских тюленей вблизи мурманского побережья, как правило, приходится на период их миграции из Белого моря к местам летнего нагула и обратно [Светочев, Светочева, 2018]. В литературе есть сообщения о массовых заходах гренландского тюленя в Кольский залив — с численностью зарегистрированных особей более 500 [Горяев, 1997]. В ходе наших наблюдений достоверно не удалось определить ни одной особи этого вида.

В отличие от гренландских тюленей, морские зайцы и кольчатые нерпы не образуют массовых скоплений в Баренцевом море. Встречаются на всём протяжении мурманского побережья (чаще всего это одиночные особи), могут заходить в устья и низовья рек [Огнетов и др., 2003; Aars et al., 2016]. В Кольском заливе были отмечены оба вида, но характер таких регистраций — спорадический. Есть упоминания о том, что кольчатые нерпы встречаются в устьях рек Тулома и Кола [Горяев, 1997].

В ходе наших наблюдений морской заяц был встречен дважды, оба раза в летнее время. Оба раза животное находилось на внешних частях вольера аквакомплекса ММБИ и было в стадии линьки.

Кольчатая нерпа была зарегистрирована нами дважды в губе Сайда. Кроме того, согласно фотоматериалам очевидцев, отдельные особи залегали на льдах в устьях рек Тулома и Кола.

Хотя видовой состав морских млекопитающих Кольского залива достаточно разнообразен [Горяев, 1997], виды, которые появляются здесь регулярно или присутствуют на постоянной основе, не так многочисленны, как виды, обитающие в открытых частях Баренцева моря. Среди них можно отметить упомянутых ранее малого полосатика, обыкновенную морскую свинью и серого тюленя. Большинство животных заходят в эту акваторию в поисках пищи; исключение составляют некоторые ластоногие, устраивающие здесь сезонные залёжки. Сравнивая результаты наших наблюдений и литературные данные, можно говорить о том, что за последние два десятилетия видовой состав морских млекопитающих Кольского залива претерпел определённые изменения, в первую очередь касающиеся ластоногих (табл. 3). За весь период наших наблюдений не были встречены обыкновенный тюлень, гренландский тюлень и белуха, хотя в 1996 г. эти виды считались массовыми для Кольского залива [Горяев, 1997].

Таблица 3. Сравнение видового состава морских млекопитающих, зарегистрированных в ходе наблюдений и указанных в литературе

Table 3. Comparison of the species composition of marine mammals recorded during observations and indicated in the literature

Вид	Упоминание в литературе	Регистрация в ходе наблюдений в 1996 г. [Горяев, 1997]	Регистрация в ходе наблюдений 2011–2021 гг.
Беломордый дельфин <i>L. albirostris</i>	–	–	+
Косатка <i>O. orca</i>	+	–	–
Морская свинья <i>P. phocoena</i>	+	+	+
Белуха <i>D. leucas</i>	+	+	–
Горбач <i>M. novaeangliae</i>	+	–	+
Финвал <i>B. physalus</i>	+	–	–
Сейвал <i>B. borealis</i>	+	–	–
Синий кит <i>B. musculus</i>	+	–	–
Малый полосатик <i>B. acutorostrata</i>	+	+	+
Обыкновенный тюлень <i>P. vitulina</i>	+	+	–
Серый тюлень <i>H. grypus</i>	+	+	+
Гренландский тюлень <i>P. groenlandicus</i>	+	+	–
Кольчатая нерпа <i>P. hispida</i>	+	–	+
Морской заяц <i>E. barbatus</i>	+	+	+

В ихтиофауне Кольского залива представлены виды, являющиеся кормовыми объектами для многих морских млекопитающих; среди них молодь трески *Gadus morhua* Linnaeus, 1758, пикша *Melanogrammus aeglefinus* (Linnaeus, 1758), а также сельдь *Clupea harengus* Linnaeus, 1758, которая иногда появляется массово [Карамушко, 2009]. Было отмечено, что в периоды массового захода сельди увеличивается число встреч морских млекопитающих. Примером может служить наблюдение беломордых дельфинов в водах залива в 2011 г.: их появление совпало с поступлением сообщений о массовом заходе сельди. Также в тот период было зарегистрировано неоднократное появление малых полосатиков [Zaytsev et al., 2018].

Появление различных морских млекопитающих в водах Кольского залива зависит не только от изменения их кормовой базы, но и от экологических процессов, происходящих в других частях Баренцева моря. Так, регулярность захода в залив беломордых дельфинов в период с 2011 по 2017 г. могла быть следствием изменения в распределении кормовых объектов и преследования альтернативных видов добычи [Aars et al., 2016]. Увеличение числа встреч серого тюленя

и наличие регулярных сезонных залёжек на острове Сальный являются свидетельствами восстановления численности этого вида в Баренцевом море. В пользу такого предположения можно привести упоминание того, что ранее на острове Сальный регистрировали богатые залёжки тюленей, в труде К. М. Дерюгина [1915].

Вывод. Несмотря на возрастающую антропогенную нагрузку, морские млекопитающие продолжают заходить в воды Кольского залива, в том числе в периоды нагула. За последние два десятилетия частота встречаемости и видовой состав прибрежных морских млекопитающих (прежде всего ластоногих) претерпели явные изменения. Увеличение численности такого хищника, как серый тюлень, в рацион которого могут входить птицы и млекопитающие, способно привести к серьёзным фаунистическим изменениям в прибрежье Кольского залива и всего Баренцева моря. В этой связи возрастает актуальность исследований данного района с целью контроля состояния прибрежных популяций морских млекопитающих баренцевоморского побережья Кольского полуострова.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Экология и физиология морских млекопитающих арктических морей» [№ гос. регистрации 121091600101-6 (16.09.2021), FMEE-2021-0009].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бурдин А. М., Филатова О. А., Хойт Э. *Морские млекопитающие России* : справочник-определитель. Киров : Волго-Вятское книжное издательство, 2009. [215] с. [Burdin A. M., Filatova O. A., Hoyt E. *Marine Mammals of Russia* : a guidebook. Kirov : Volgo-Vyatskoye Publishing House, 2009, [215] p. (in Russ.)]
2. Вишневецкая Т. Ю., Бычков В. А., Кондаков А. А., Мишин В. Л. *Серый тюлень. Биология и современное состояние популяций, содержание в неволе и приручение*. Апатиты : Кольский научный центр АН СССР, 1990. 46 с. (Препринт. Охрана природы / Кольский научный центр АН СССР). [Vishnevskaya T. Yu., Bychkov V. A., Kondakov A. A., Mishin V. L. *Grey Seal. Biology and Present Status of Populations*. Apatity : Kol'skii nauchnyi tsentr AN SSSR, 1990, 48 p. (Preprint. Okhrana prirody / Kol'skii nauchnyi tsentr AN SSSR). (in Russ.)]
3. Горяев Ю. И. Морские млекопитающие // *Кольский залив: океанография, биология, экосистемы, загрязнители* / отв. ред. Г. Г. Матишов. Апатиты : Кольский научный центр РАН, 1997. С. 155–160. [Goryaev Yu. I. *Morskie mlekopitayushchie*. In: *Kol'skii zaliv: okeanografiya, biologiya, ekosistemy, pollyutanty* / G. G. Matishov (Ed.). Apatity : Kol'skii nauchnyi tsentr RAN, 1997, pp. 155–160. (in Russ.)]
4. Горяев Ю. И. Распределение морских млекопитающих в Баренцевом море в апреле – мае 2016 года // *Труды Кольского научного центра РАН*. 2017. Т. 8, № 2–4. С. 88–95. [Goryaev Yu. I. *Distribution of marine mammals in the Barents Sea in April and May 2016*. *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2017, vol. 8, no. 2–4, pp. 88–95. (in Russ.)]
5. Дерюгин К. М. *Фауна Кольского залива и условия её существования*. Петроград : Типография Императорской академии наук, 1915. 929 с. (Записки Императорской академии наук. Сер. 8. 1915. Т. 34, № 1). [Deryugin K. M. *Fauna Kol'skogo zaliva i usloviya ee sushchestvovaniya*. Petrograd : Tipografiya Imperatorskoi akademii nauk, 1915, 929 p. (Zapiski Imperatorskoi akademii nauk, series 8, 1915, vol. 34, no. 1). (in Russ.)]
6. Зырянов С. В., Кавцевич Н. Н. Обыкновенный тюлень *Phoca vitulina* Linnaeus, 1758 (баренцевоморская популяция) // *Красная книга Мурманской области*. Кемерово : Азия-принт, 2014. С. 565–566. [Zyryanov S. V., Kavtsevich N. N. *Obyknovenniy tyulen' Phoca vitulina* Linnaeus, 1758 (barentsevomorskaya populyatsiya). In: *Red Data Book of the Murmansk Region*. Kemerovo : Asia-print, 2014, pp. 565–566. (in Russ.)]
7. Кавцевич Н. Н., Ерохина И. А. Серый тюлень атлантический *Halichoerus grypus* Fabricius, 1791 // *Красная книга Мурманской области*. Кемерово : Азия-принт, 2014. С. 566–567.

- [Kavtsevich N. N., Erokhina I. A. Seryi tyulen' atlanticheskii *Halichoerus grypus* Fabricius, 1791. In: *Red Data Book of the Murmansk Region*. Kemerovo : Asia-print, 2014, pp. 566–567. (in Russ.)]
8. Карамушко О. В. Ихтиофауна залива // *Кольский залив: освоение и рациональное природопользование* / отв. ред. Г. Г. Матишов. Москва : Наука, 2009. С. 249–264. [Karamushko O. V. Ikhtiofauna zaliva. In: *Kol'skii zaliv: osvoenie i ratsional'noe prirodopol'zovanie* / G. G. Matishov (Ed.). Moscow : Nauka, 2009, pp. 249–264. (in Russ.)]
 9. Клепиковский Р. Н., Лукин Н. Н., Мишин Т. В. Результаты наблюдений морских млекопитающих в южной части Баренцева моря в мае – июне 2011 г. // *Морские млекопитающие Голарктики* : сборник научных трудов по материалам VII международной конференции. Москва : Совет по морским млекопитающим, 2012. Т. 1. С. 303–306. [Klepikovskiy R. N., Lukin N. N., Mishin T. V. Observation of marine mammals in the south of the Barents Sea in May–June, 2011. In: *Marine Mammals of the Holarctic* : collection of scientific papers after the seventh international conference. Moscow : Marine Mammal Council, 2012, vol. 1, pp. 303–306. (in Russ.)]
 10. Матишов Г. Г., Огнетов Г. Н. *Белуха Delphinapterus leucas арктических морей России: биология, экология, охрана и использование ресурсов* / отв. ред. А. А. Кондаков. Апатиты : Кольский научный центра РАН, 2006. 295 с. [Matishov G. G., Ognetrov G. N. *White Whale Delphinapterus leucas of the Russia Arctic Seas*. Apatity : Kol'skii nauchnyi tsentr RAN, 2006, 295 p. (in Russ.)]
 11. *Морские млекопитающие Российской Арктики и Дальнего Востока* : атлас. Москва : Арктический научный центр, 2017. С. 91–108. [*Marine Mammals. Russian Arctic and Far East* : atlas. Moscow : Arctic Scientific Center, 2017, pp. 91–108. (in Russ.)]
 12. Огнетов Г. Н., Матишов Г. Г., Воронцов А. В. *Кольчатая нерпа арктических морей России: распределение и оценка запасов* / отв. ред. Н. Н. Кавцевич. Мурманск : МИП-999, 2003. 38 с. [Ognetrov G. N., Matishov G. G., Vorontsov A. V. *Ring Seal of the Russia Arctic Seas* / N. N. Kavtsevich (Ed.). Murmansk : МИП-999, 2003, 38 p. (in Russ.)]
 13. *Перечень объектов животного мира, занесённых в Красную книгу Российской Федерации*. Приложение к приказу Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 24.03.2020 № 162 «Об утверждении Перечня объектов животного мира, занесённых в Красную книгу Российской Федерации». Опубликовано 02.04.2020 на официальном интернет-портале правовой информации <http://www.pravo.gov.ru>. [*Perechen' ob'ektov zhivotnogo mira, zanesennykh v Krasnuyu knigu Rossiiskoi Federatsii*. Prilozhenie k prikazu Ministerstva prirodnykh resursov i ekologii Rossiiskoi Federatsii ot 24.03.2020 No. 162 "Ob utverzhdenii Perechnya ob'ektov zhivotnogo mira, zanesennykh v Krasnuyu knigu Rossiiskoi Federatsii". Opublikovan 02.04.2020 na ofitsial'nom internet-portale pravovoi informatsii <http://www.pravo.gov.ru>. (in Russ.)]
 14. Плеске Ф. Д. *Критический обзор млекопитающих и птиц Кольского полуострова*. Санкт-Петербург : Типография Императорской академии наук, 1887. 536 с. [Pleske F. D. *Kriticheskii obzor mlekopitayushchikh i ptits Kol'skogo poluostrova*. Saint Petersburg : Tipografiya Imperatorskoi akademii nauk, 1887, 536 p. (in Russ.)]
 15. Светочев В. Н., Светочева О. Н. *Гренландский тюлень: биология, экология, промысел* / отв. ред. Н. Н. Кавцевич. Апатиты : Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, 2018. 174 с. [Svetochev V. N., Svetocheva O. N. *The Harp Seal: Biology, Ecology, Harvesting* / N. N. Kavtsevich (Ed.). Apatity : Murmanskii morskoi biologicheskii institut KNTs RAN, 2018, 174 p. (in Russ.)]
 16. Серова Н. А. Роль Мурманского транспортного узла в развитии Арктической зоны Российской Федерации // *Вестник Кольского научного центра РАН*. 2018. Т. 10, № 2. С. 123–127. [Serova N. A. The role of the Murmansk transport hub in the development of the Arctic zone of the Russian Federation. *Vestnik Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2018, vol. 10, no. 2, pp. 123–127. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.25702/KSC.2307-5228.2018.10.2.123-127>
 17. Скуфьина Т. П., Серова Н. А. Актуальные аспекты развития Мурманского транспортного

- узла // *Транспорт Российской Федерации*. 2017. № 5 (72). С. 19–22. [Skufyina T. P., Serova N. A. Aktual'nye aspekty razvitiya Murmanskogo transportnogo uzla. *Transport Rossiiskoi Federatsii*, 2017, no. 5 (72), pp. 19–22. (in Russ.)]
18. Смирнов Н. А. *О морском зверином промысле на русских судах : отчёт по командировкам Нестора Смирнова* / Комитет для помощи поморам Русского Севера. Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана. Санкт-Петербург : Типо-лит. И. Усманова, 1903. С. 128–153. [Smirnov N. A. *O morskome zverinom promysle na russkikh sudakh : otchet po komandirovкам Nestora Smirnova* / Komitet dlya pomoshchi pomoram Russkogo Severa. Ekspeditsiya dlya nauchno-promyslovykh issledovaniy u beregov Murmana. Saint Petersburg : Tipo-lit. I. Usmanova, 1903, pp. 128–153. (in Russ.)]
 19. Томилин А. Г. Китообразные // *Звери СССР и прилежающих стран* / ред. В. Г. Гептнер. Москва : АН СССР, 1957. Т. 9. С. 756. [Tomilin A. G. Kitoobraznye. In: *Zveri SSSR i prilozhashchikh stran* / V. G. Geptner (Ed.). Moscow : AN SSSR, 1957, vol. 9, pp. 756. (in Russ.)]
 20. Томилин А. Г. *Китообразные фауны морей СССР* : справочное издание / ред. Е. Н. Павловский. Москва : АН СССР, 1962. 211 с. [Tomilin A. G. *Kitoobraznye fauny morei SSSR* : spravochnoe izdanie / E. N. Pavlovsky (Ed.). Moscow : AN SSSR, 1962, 211 p. (in Russ.)]
 21. ЦСКМС. Первый в мире завод по серийному производству линий сжижения природного газа на основаниях гравитационного типа (ОГТ) // *НОВАТЕК* : [сайт]. 2021. [LNG Construction Center. The world's first facility for "mass production" of natural gas liquefaction trains on gravity-based structures (GBS). In: *NOVATEK* : [site], 2021. (in Russ.)]. URL: <https://www.novatek.ru/ru/business/cskms/> [accessed: 20.02.2022]
 22. Чекунов А., глава Минвостокразвития России: «Мы будем и дальше поддерживать строительство порта «Лавна», чтобы проект был реализован в полной мере» // *Правительство Мурманской области* : [официальный сайт]. 2022. [Chekunkov A., glava Minvostokrazvitiya Rossii: "My budem i dal'she podderzhivat' stroitel'stvo porta "Lavna", chtoby proekt byl realizovan v polnoi mere". In: *Pravitel'stvo Murmanskoj oblasti* : [official site]. 2022. (in Russ.)]. URL: <https://gov-murman.ru/info/news/443536/> [accessed: 18.02.2022].
 23. Aars J., Belikov S., Frie A. K., Kovacs K., Klepikovskiy R., Skern-Mauritzen M., Sve-tochev V. 4.3.7 Marine mammals. In: *Joint Norwegian–Russian Environmental Status 2013*. Report on the Barents Sea Ecosystem. Part II Complete report / M. M. McBride, J. R. Hansen, O. Korneev, O. Titov (Eds). Bergen, Norway : IMR, 2016, pp. 212–224. (IMR/PINRO Joint Report Series ; no. 2).
 24. Berta A., Churchill M. Pinniped taxonomy: Review of currently recognized species and subspecies, and evidence used for their description. *Mammal Review*, 2012, vol. 42, iss. 3, pp. 207–234. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00193.x>
 25. Bjørge A., Tolley K. A. Harbor porpoise *Phocoena phocoena*. In: *Encyclopedia of Marine Mammals*. 3rd edition / B. Würsig, J. G. M. Thewissen, K. M. Kovacs (Eds). London ; San Diego, CA ; Cambridge, MA ; Kidlington, Oxford (GB) : Academic Press : Elsevier Inc., 2018, pp. 448–451. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804327-1.00144-8>
 26. Cooke J. G. *Balaenoptera physalus*. In: *The IUCN Red List of Threatened Species*, 2018a, e.T2478A50349982. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T2478A50349982.en>
 27. Cooke J. G. *Megaptera novaeangliae*. In: *The IUCN Red List of Threatened Species*, 2018b, e.T13006A50362794. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T13006A50362794.en>
 28. Fall J., Skern-Mauritzen M. White-beaked dolphin distribution and association with prey in the Barents Sea. *Marine Biology Research*, 2014, vol. 10, iss. 4, pp. 957–971. <http://doi.org/10.1080/17451000.2013.872796>
 29. Lockyer C. Harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) in the North Atlantic: Biological parameters. *NAMMCO Scientific Publications*, 2003, vol. 5, pp. 71–90. <http://dx.doi.org/10.7557/3.2740>
 30. Kinze C. C. White-beaked dolphin: *Lagenorhynchus albirostris*. In: *Encyclopedia of Marine Mammals*. 3rd edition / B. Würsig, J. G. M. Thewissen, K. M. Kovacs (Eds). London ; San Diego, CA ; Cambridge, MA ; Kidlington,

- Oxford (GB) : Academic Press : Elsevier Inc., 2018, pp. 1077–1079.
31. Kovacs K. M., Haug T., Lydersen C. Marine mammals of the Barents Sea. In: *Ecosystem Barents Sea* / E. Sakshaug, G. Johnsen, K. M. Kovacs (Eds). Trondheim, Norway : Tapir Academic Press, 2009, pp. 453–496.
 32. Olsen M. T., Galatius A., Biard V., Gregersen K. M., Kinze C. C. The forgotten type specimen of the grey seal [*Halichoerus grypus* (Fabricius, 1791)] from the island of Amager, Denmark. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2016, vol. 178, iss. 3, pp. 713–720. <https://doi.org/10.1111/zoj.12426>
 33. Teilmann J., Galatius A. Harbor seal: *Phoca vitulina*. In: *Encyclopedia of Marine Mammals*. 3rd edition / B. Würsig, J. G. M. Thewissen, K. M. Kovacs (Eds). London ; San Diego, CA ; Cambridge, MA ; Kidlington, Oxford (GB) : Academic Press : Elsevier Inc., 2018, pp. 451–455. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804327-1.00145-X>
 34. Skern-Mauritzen M., Johannesen E., Bjørge A., Øien N. Baleen whale distributions and prey associations in the Barents Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 2011, vol. 426, pp. 289–301. <https://doi.org/10.3354/meps09027>
 35. Zaytsev A. A., Yakovlev A. P., Pakhomov M. V. An observation of *Lagenorhynchus albirostris* (Delphinidae, Odontoceti) in Kola Peninsula, Barents Sea in 2011. *Nature Conservation Research*, 2018, vol. 3, no. 4, pp. 88–90. <https://doi.org/10.24189/ncr.2018.034>
 36. Zyryanov S. V., Egorov S. A. Status of the harbour seal (*Phoca vitulina*) along the Murman coast of Russia. *NAMMCO Scientific Publications*, 2010, vol. 8, pp. 37–46. <https://doi.org/10.7557/3.2670>

MARINE MAMMALS OF THE KOLA BAY, BARENTS SEA

A. A. Zaytsev, A. R. Troshichev, M. V. Pakhomov, and A. P. Yakovlev

Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russian Federation

E-mail: yanmos@yandex.ru

Despite the fact that publications focused on marine mammals of the Barents Sea are quite numerous, relevant data on their habitat in the Kola Bay area are scarce. The latest work detailing this aspect dates back to 1997. At the same time, protected species of marine mammals (listed in the Red Data Book of the Russian Federation) occur in the bay waters. With the progressive implementation of the Integrated Development of the Murmansk Transport Hub project, the anthropogenic load on the Kola Bay water area may increase manifold. Therefore, research on marine mammals occurring in its waters becomes more and more relevant. This paper provides an updated list of marine mammals registered in the Kola Bay, which is compiled on the basis of published data and observations of the authors.

Keywords: Kola Bay, Barents Sea, marine mammals, protected species

УДК [581.526.325:574.3](262.5)

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА В ПОВЕРХНОСТНОМ СЛОЕ ЧЁРНОГО МОРЯ

© 2023 г. И. В. Ковалёва¹, З. З. Финенко¹, В. В. Суслин²

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

²ФИЦ «Морской гидрофизический институт РАН», Севастополь, Российская Федерация
E-mail: ila.82@mail.ru

Поступила в редакцию 21.07.2021; после доработки 21.09.2021;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 01.12.2023.

Проведён анализ пространственной и временной изменчивости биомассы фитопланктона в поверхностном слое Чёрного моря за 18-летний период и оценено влияние основных течений в море на пространственную и временную динамику биомассы фототрофного фитопланктона. Используются регулярные многолетние данные концентрации хлорофилла, полученные по спутниковым наблюдениям с помощью приборов SeaWiFS и MODIS-Aqua/Terra за период с 1998 по 2015 г. в Чёрном море. Оценена роль макро- и микроциркуляций в пространственно-временной вариативности биомассы фитопланктона. Усиление ветровой активности и снижение температуры воды с октября по март, приводящие к увеличению глубины перемешивания верхнего слоя и интенсивности основных синоптических циркуляций, становятся существенным фактором, который способствует возникновению зимнего и весеннего цветения фитопланктона. Выявлено, что понижение средней температуры воды в холодный сезон до $+7...+8$ °C на протяжении более чем полутора месяцев в глубоководной зоне приводит к интенсивному развитию биомассы весной. Установлено, что средняя биомасса фитопланктона за 18-летний период в западном и восточном циклонических круговоротах составляет $(38,0 \pm 17,8)$ и $(37,7 \pm 16,8)$ мг С·м⁻³ соответственно, в Батумском антициклоне — $(38,2 \pm 18,0)$ мг С·м⁻³. Основное черноморское течение, как правило, переносит фитопланктон, образовавшийся у шельфовой зоны, вдоль береговой линии, мало смешиваясь с водами глубоководной акватории. В циклонических круговоротах зимне-весеннее цветение фитопланктона наблюдается в среднем на протяжении полутора месяцев. Интенсивное цветение в районе стока северо-западных рек, регистрируемое в мае — июне, распространяется до пролива Босфор, тогда как в холодный сезон может в виде микровихрей проникать в глубоководную зону. В зимние и весенние месяцы Севастопольский антициклонический вихрь выделялся как отдельная зона в развитии биомассы. Роль антропогенной нагрузки наиболее существенна в прибрежной зоне. При этом влияние прибрежных вод на глубоководную зону в некоторой степени возможно поздней осенью и зимой.

Ключевые слова: биомасса фитопланктона, синоптические циркуляции, Чёрное море, пространственная изменчивость биомассы фитопланктона, температура воды, глубина перемешанного слоя

Известно, что одним из важнейших показателей экологического состояния морской экосистемы является уровень биомассы фитопланктона. Её развитие и изменчивость отражают транспорт CO₂ из атмосферы в океан, гидрохимический режим водоёмов и углеродный цикл в них.

На развитие фитопланктона влияет ряд факторов — климат, антропогенная нагрузка и взаимодействие между автотрофными и гетеротрофными организмами. Фитопланктон Чёрного моря широко исследован как в прибрежных районах, так и в глубоководных [Арашкевич и др., 2015; Берсенева и др., 2004; Микаэлян, 2018; Финенко и др., 2018, 2019; Mikaelyan et al., 2015]. Однако анализ пространственных изменений биомассы фитотрофного планктона по всей акватории Чёрного моря проведён не был. Не было рассмотрено и влияние основных циркуляций вод в поверхностном слое моря на вариабельность биомассы фитопланктона. Вертикальные конвекционные потоки водных масс, сезонные геострофические циркуляции, а также крупномасштабные циклонические круговороты, антициклонические вихри и Основное черноморское течение (далее — ОЧТ) создают условия для подъёма и переноса биогенных веществ и, соответственно, для образования, переноса и локализации биомассы фитопланктона на отдельных участках акватории. Для оценки влияния макроциркуляций на пространственное распределение фитопланктона требуются регулярные наблюдения в больших акваториях. Наиболее удобны для решения этих задач биооптические модели, разработанные для оценки концентрации хлорофилла с использованием спутниковых данных. Существуют различные способы расчёта биомассы фитопланктона [Eppley et al., 1977; Menden-Deuer, Lessard, 2000]; самым распространённым методом является оценка биомассы по концентрации хлорофилла *a*. Для определения биомассы фитопланктона в углеродных единицах необходимы данные по концентрации хлорофилла *a*, температуре и световым условиям с последующим расчётом величин отношения хлорофилл — органический углерод. Это отношение в водорослях зависит от интенсивности света, таксономического состава водорослей и концентрации биогенных веществ [Finenko et al., 2003; Geider, 1987]. В нашей работе биомасса фитотрофного фитопланктона была рассчитана по разработанной ранее модели [Финенко и др., 2018], которая позволяет определять изменение удельного содержания хлорофилла *a* в органическом веществе водорослей в различных районах моря для продолжительных временных рядов. Анализ пространственной и многолетней динамики биомассы фитопланктона даст возможность оценить влияние локальных и глобальных, природных и антропогенных факторов на её изменчивость.

Цель работы — проанализировать пространственную и временную изменчивость биомассы фитопланктона в поверхностном слое Чёрного моря на протяжении 18-летнего периода, а также оценить влияние основных течений в море на пространственную и временную динамику биомассы фитотрофного фитопланктона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Концентрацию хлорофилла *a* рассчитывали по спутниковым наблюдениям для всей акватории Чёрного моря за период с 1998 по 2015 г. Для оценки концентрации хлорофилла использован алгоритм, разработанный для Чёрного моря с включением коэффициента яркости моря в трёх спектральных каналах [Suslin, Churilova, 2016]. Данные второго уровня получены с помощью приборов SeaWiFS (1998–2010 гг.) и MODIS-Aqua/Terra (2000–2015 гг.). Измерения проведены на пространственной сетке $0,025^\circ$ по широте и $0,035^\circ$ по долготе и усреднены за двухнедельный период для всей поверхности моря. Средняя относительная ошибка восстановления концентрации хлорофилла по указанному алгоритму для глубоководной части Чёрного моря по данным MODIS-Aqua/Terra и SeaWiFS составила 40 % [Суслин и др., 2018].

Для расчёта биомассы фитопланктона использована модель, разработанная нами ранее; в её основу положена зависимость между поглощением света в видимой области спектра и удельным содержанием хлорофилла *a* у десяти видов морских планктонных водорослей, принадлежащих к разным таксономическим группам [Финенко и др., 2018]. В модель включены следующие параметры: содержание хлорофилла *a*; интенсивность солнечной радиации, достигающая

поверхности моря; поглощение света водорослями. Биомассу фитопланктона (B) в единицах органического углерода ($\text{мг С}\cdot\text{м}^{-3}$) рассчитывали по уравнению:

$$B = X_{\text{л}_0} / X_{\text{л}} : C,$$

где $X_{\text{л}_0}$ — концентрация хлорофилла в поверхностном слое, которая получена по спутниковым данным, усреднённым за двухнедельный период (1998–2015 гг.) ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$);

$X_{\text{л}} : C$ — отношение хлорофилл — органический углерод в водорослях.

Для оценки толщины верхнего квазиоднородного слоя и глубины верхнего перемешиваемого слоя использована модель, приведённая в работе [Dorofeev, Sukhikh, 2017].

Глубина зоны фотосинтеза рассчитана по модели с применением показателя вертикального ослабления света на длине волны 490 нм [Suslin et al., 2017].

Значения температуры в поверхностном слое и интенсивности фотосинтетически активной радиации в диапазоне 400–700 нм получены из спутниковых наблюдений, взятых из стандартных спутниковых продуктов второго уровня — SeaWiFS за 1998–1999 гг. (<http://podaac.jpl.nasa.gov/sst/>) и MODIS-Aqua/Terra за 2000–2015 гг. (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственная изменчивость сезонной и межгодовой динамики биомассы фитопланктона в глубоководной части Чёрного моря. Анализ многолетней сезонной динамики биомассы в глубоководной области Чёрного моря с 1998 по 2015 г. выявил два основных, как правило, периода её возрастания — с конца ноября до февраля и в середине весны. Пространственная изменчивость биомассы черноморского фитопланктона в течение года представлена на примере данных 2009 г. (рис. 1).

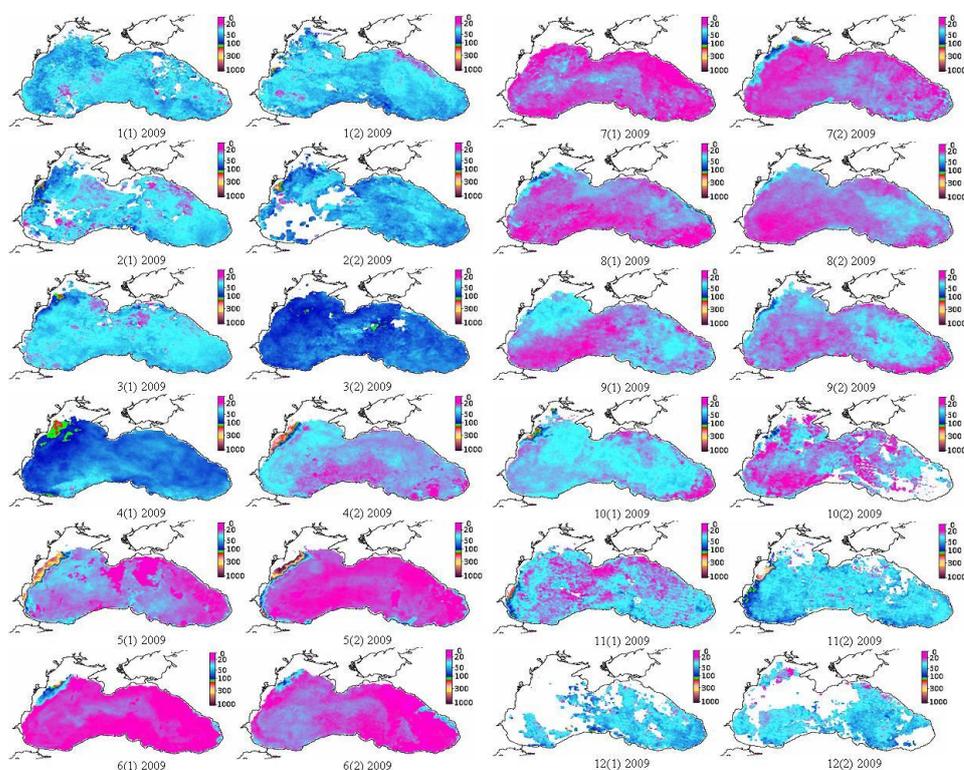


Рис. 1. Сезонная вариабельность биомассы фитопланктона ($\text{мг С}\cdot\text{м}^{-3}$) в течение 2009 г. каждую первую и вторую половину месяца в акватории Чёрного моря

Fig. 1. Seasonal variability of phytoplankton biomass ($\text{mg C}\cdot\text{m}^{-3}$) during 2009 every first and second half of the month in the Black Sea water area

Первое повышение величин биомассы начинается обычно в конце октября — ноябре; в этот период во всей акватории моря наблюдаются локальные пятна фитопланктона. Период ветрового воздействия с конца октября — с ноября, когда глубина перемешанного слоя увеличивается до 19–23 м, предшествует зимнему повышению биомассы фитопланктона. В эти месяцы зарегистрировано мозаичное распределение показателей биомассы фитопланктона почти по всему морю, возникающее в результате как макро-, так и микроциркуляций и варьирующее в течение большинства лет в пределах 20–70 мг С·м⁻³ (рис. 1, 2). Немаловажную роль в пространственном распределении фитопланктона осенью и зимой играет западная прибрежная зона, из которой в глубоководную область транспортируется значительная часть его биомассы. Ветровой режим создаёт турбулентные микровихри и меандры в поверхностном слое и перемещает их в пространстве. В холодный период влияние прибрежных районов моря на глубоководные наиболее выражено (рис. 1, 2). Так как температура воды в поверхностном слое в октябре — декабре сохраняется относительно высокой по сравнению с температурой на глубине и термоклин ещё не разрушен полностью, включение в конвекционный поток водных масс, богатых биогенными веществами, и поступление их в эвфотический слой невелики. По этой причине существенного возрастания биомассы раньше декабря не происходит. К концу декабря — январю конвекция в поверхностном слое, по расчётным данным спутниковых измерений, захватывает глубины приблизительно до 25–28 м. В декабре — январе поле биомассы становится практически однородным по всему морю (рис. 2). Обычно максимум биомассы фитопланктона регистрируют в январе, реже — в декабре или феврале.

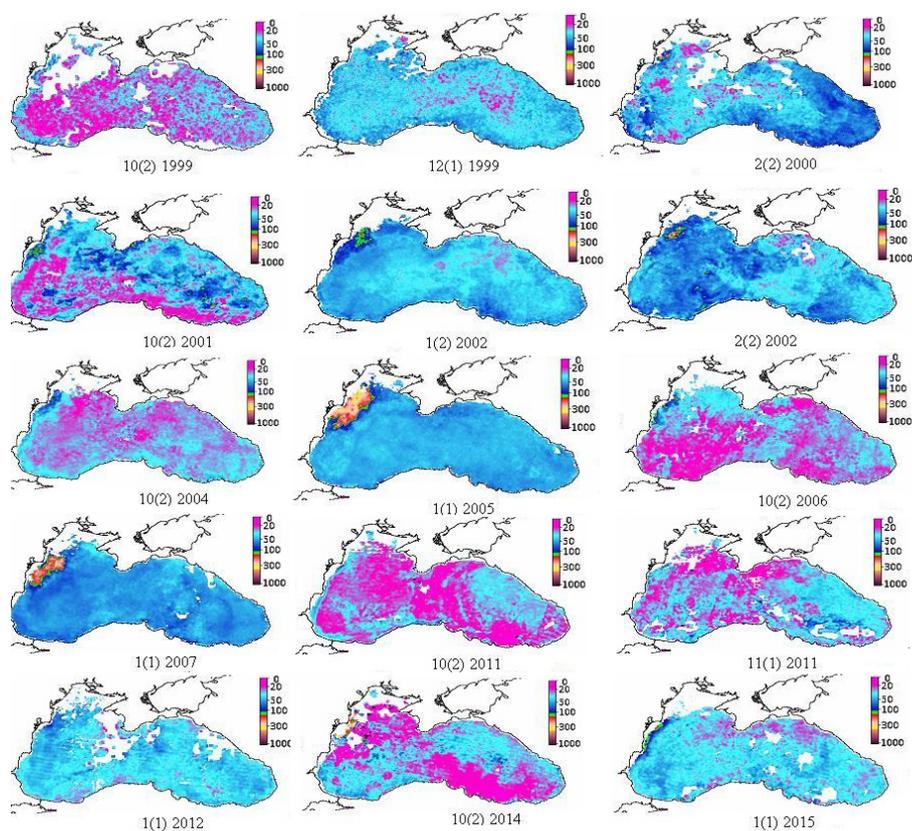


Рис. 2. Пространственная изменчивость биомассы фитопланктона (мг С·м⁻³) под влиянием циркуляций в период усиления перемешивания водных масс в осенние месяцы и зимнего повышения биомассы фитопланктона в Чёрном море в различные годы

Fig. 2. Spatial variability of phytoplankton biomass (mg C·m⁻³) under the effect of circulations during increased mixing of water masses in autumn months and winter increase in phytoplankton biomass in the Black Sea in different years

Максимальные значения варьируют от 50 до 100 мг С·м⁻³. В среднем для всей глубоководной области за 18-летний период зимой значения биомассы фитопланктона составляют $(51,52 \pm 10,08)$ мг С·м⁻³. С февраля — начала марта происходит снижение биомассы, что может быть связано с вовлечением фитопланктона конвекционными потоками ниже зоны фотосинтеза. На большинстве карт это отражено как мозаичное распределение показателей по всей поверхности Чёрного моря, варьирующее в пределах 20–100 мг С·м⁻³ (рис. 3). Максимальную глубину перемешивания вод, составляющую в среднем 28–30 м, отмечают обычно в феврале. В отдельные годы глубины перемешивания в декабре и феврале превышали 30 м в глубоководной зоне и в области свала глубин; для некоторых районов средние значения достигали (36 ± 6) м. При этом в западном циклоническом круговороте глубины конвективного перемешивания более высокие, чем в восточных районах моря. Появление конвективных потоков во второй половине февраля — начале марта может быть вызвано, кроме ветровой активности, понижением температуры воды и выравниванием температурного градиента между поверхностной и глубоководной зонами. В процесс перемешивания вовлекаются слои из глубин моря, что приводит к повышению в верхнем перемешиваемом слое концентрации биогенных веществ. Холодный промежуточный слой, который отделяет верхний квазиоднородный слой от глубинных вод, богатых биогенами, находится на глубине 30–100 м [Иванов, Белокопытов, 2011]. Между тем верхняя граница слоя максимальных градиентов концентрации нитратов и фосфатов в это время находится на глубине 30–60 м [Кривенко, Пархоменко, 2014]. С конца марта прекращается снижение температуры воды, уменьшается ветровая активность, ослабевают турбулентные потоки, а также увеличивается освещённость, что приводит к весеннему цветению фитопланктона. Таким образом, благодаря подъёму питательных веществ в эвфотический слой во время конвекции в феврале — марте весеннее развитие фитопланктона в глубоководных районах достигает максимальных величин в году, 100 мг С·м⁻³ и более.

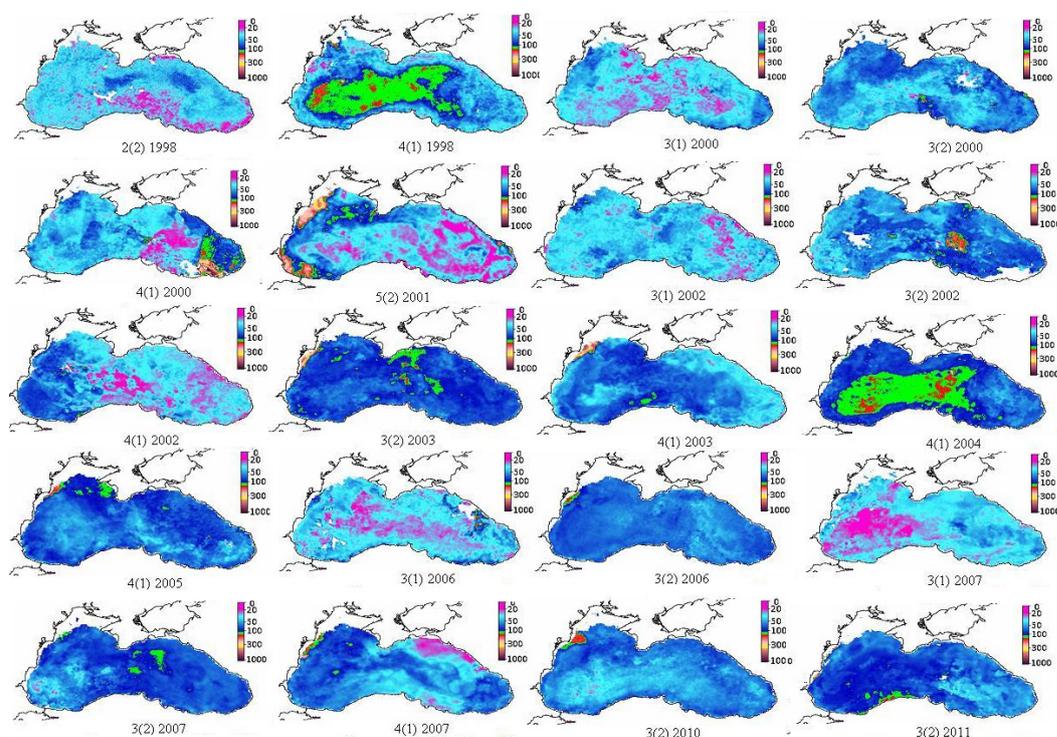


Рис. 3. Пространственная изменчивость биомассы фитопланктона (мг С·м⁻³) под влиянием циркуляций в период весеннего повышения биомассы фитопланктона в Чёрном море в различные годы

Fig. 3. Spatial variability of phytoplankton biomass (mg C·m⁻³) under the effect of circulations during the spring increase in phytoplankton biomass in the Black Sea in different years

Весной максимальные значения биомассы фитопланктона в течение большинства лет наблюдали ближе к центрам циклонических круговоротов. По результатам данных спутниковых наблюдений, осреднённых для западного и восточного циклонических круговоротов, установлено следующее. В годы, в которые средняя температура воды в глубоководной части моря в холодный сезон опускается ниже $+8\text{ }^{\circ}\text{C}$ на полтора месяца и больший период, наблюдается интенсивное развитие биомассы фитопланктона в весенний сезон. В годы со средней температурой воды выше $+8\text{ }^{\circ}\text{C}$ либо с понижением её до значений ниже $+8\text{ }^{\circ}\text{C}$ на период не более одного месяца зимой обычно отмечен слабый рост биомассы весной. При этом весеннее цветение менее выражено в годы с продолжительными средними температурами воды ниже $+7\text{ }^{\circ}\text{C}$ в холодный сезон, чем в случае длительного периода зимних температур на уровне $+7\text{...}+8\text{ }^{\circ}\text{C}$. Соответственно, наиболее благоприятными условия для конвективного перемешивания и поступления биогенных веществ в зону фотосинтеза оказываются тогда, когда температура в верхнем квазиоднородном слое сравнивается с температурой в холодном промежуточном слое. В случае более низких температур холодные поверхностные воды могут образовывать зоны с сильными нисходящими потоками, что приводит к заглублению зоны верхнего квазиоднородного слоя значительно ниже зоны фотосинтеза. Вследствие этого уменьшаются концентрация хлорофилла и биомасса фитопланктона. В центральной части моря перемешивание, вероятно, ограничено пикноклином. Также, возможно, происходит уплотнение холодного промежуточного слоя. В этот период большое значение имеют ветровое воздействие и динамические процессы в водных массах. Например, в 2003 г. температура воды зимой опускалась ниже $+7\text{ }^{\circ}\text{C}$ на два месяца только в западном циклоническом круговороте, тогда как в восточном снижение продолжалось не более месяца. Соответственно, в центре восточного круговорота весной возникло цветение, превышающее по своей интенсивности приблизительно в два раза цветение в западном круговороте. Указанные наблюдения свидетельствуют о том, что условием интенсивного развития фитопланктона весной является средняя температура воды в диапазоне $+7\text{...}+8\text{ }^{\circ}\text{C}$ на протяжении более чем полутора месяцев в холодный сезон.

С конца апреля — с мая в глубоководной части моря величины биомассы фитопланктона снижаются. На протяжении всего лета и начала осени, по осреднённым данным для района, они обычно находятся в пределах $12\text{--}42\text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$. Повышение средних значений в некоторые годы до $27\text{--}42\text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$ можно отметить как слабый третий максимум в сезонной динамике биомассы. В исследовании [Финенко и др., 2018] указано наличие трёх максимумов биомассы — зимнего, весеннего и охватывающего лето и начало осени; при этом последний максимум наблюдался не ежегодно, а величины в среднем для района зачастую не достигали $40\text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$. В глубоководной зоне формируется температурная и плотностная стратификация, и обмен водных масс с шельфовыми водами минимален.

Влияние синоптических циркуляций на распределение биомассы фитопланктона. Примерно через месяц после весеннего цветения начинается снижение биомассы, которое постепенно распространяется по акватории с циклическими изменениями от восточной области к западной. Цветение фитопланктона в глубоководной зоне длится обычно около месяца [Финенко и др., 2018]. Цикличность в изменении биомассы фитопланктона, две недели — месяц, может определяться движением воды в больших циклонических круговоротах, западном и восточном. Такая вариабельность соответствует сезонному циклу геострофической циркуляции [Белокопытов, 2004]. Циркуляция имеет единое циклоническое движение с переменным центром в западной или восточной части моря либо с двумя выраженными круговоротами [Белокопытов, 2004]. Цикличность, наблюдающаяся в течение всего года, особенно заметно влияет на изменчивость биомассы поздней осенью, зимой и в весенние месяцы с наиболее выраженными процессами новообразования и последовательного отмирания фитопланктона (рис. 2, 3). Из этого цикла циркуляций следует, что выделенные нами периоды с мозаичным распределением показателей биомассы фитопланктона в ноябре — декабре и феврале — марте, возникающие перед зимним и весенним

цветениями, совпадают с объединением двух циклонических круговоротов, сменой центра циклонического вращения и общим повышением скоростей течения [Иванов, Белокопытов, 2011]. В январе — феврале, согласно гидрофизическим данным, сильнее выражен восточный круговорот. Однако повышенные скорости движения вод и перемешивание, по-видимому, препятствуют тому, чтобы организмы фитопланктона, образовавшие биомассу во время зимнего цветения, локализовались отдельно в круговороте либо в его центре. Фитопланктон обычно разносится по периферии круговорота или распространяется по всему морю. Так как в слое до 200 м горизонтальная структура течений сильно взаимосвязана по вертикали, циркуляция во всей толще вод имеет общие черты [Иванов, Белокопытов, 2011], и в указанные месяцы наблюдается сезонная корреляция между поверхностными и глубинными течениями [Korotaev et al., 2006]. Это может способствовать распределению фитопланктона в столбе воды на большие глубины и за пределы зоны фотосинтеза. Во время весеннего цветения, наоборот, биомасса чаще концентрируется в круговоротах. На протяжении большинства лет величины биомассы фитопланктона, отмеченные в восточной части моря, в конце марта — апреле распространялись в западную часть моря (рис. 3). Для лета, в связи с высокой стратификацией в столбе воды, а также с низкими скоростями течений [Иванов, Белокопытов, 2011], характерно однородное поле невысоких концентраций биомассы фитопланктона. Между тем в некоторые месяцы тёплого сезона можно наблюдать перенос вод с низкой концентрацией фитопланктона в соответствии с центрами вращения циклонических круговоротов. Таким образом, из нашего анализа следует, что биомасса фитопланктона образуется, переносится и локализуется под влиянием сезонных циклов попеременного изменения интенсивности восточных и западных циклонических круговоротов.

Необходимо отметить, что распределение и образование биомассы фитопланктона в Чёрном море происходит также в локальных антициклонических вихрях по ходу ОЧТ и движения больших циклонических круговоротов. Например, Севастопольский антициклонический вихрь [Иванов, Белокопытов, 2011] выделяют как отдельную зону. Во время весеннего цветения на этом участке регистрируют более низкие либо более высокие концентрации фитопланктона, во время зимнего — обычно более низкие. Интенсивное развитие фитопланктона в данной зоне было отмечено во второй половине марта или в первой половине апреля (в 1999, 2000, 2003, 2005, 2010, 2011 и 2012 гг.). Цветение в Севастопольском микрокруговороте длилось, как правило, не более двух недель, при этом значения биомассы были выше в 2–2,5 раза, чем в западном циклоническом круговороте (рис. 3). Только в 2013 и 2015 гг. концентрация фитопланктона в Севастопольском круговороте была вдвое ниже, чем в глубоководной зоне. Существенное повышение биомассы зафиксировано один раз — в 2001 г., во второй половине мая; предположительно, на него оказало влияние обширное распространение дунайского паводка (рис. 3). В остальные годы весной изменения рассматриваемого показателя происходили так же, как и в глубоководной зоне. Зимой на данном участке акватории фиксируют однородное поле биомассы с западным круговоротом, что может свидетельствовать о сильном смешивании этих двух зон и о временном исчезновении антициклона как отдельной зоны развития биомассы фитопланктона. За весь исследуемый период лишь в 2001, 2012, 2014 и 2015 гг. Севастопольский антициклон характеризовался пониженными значениями биомассы в некоторые зимние месяцы. В летний сезон он, как правило, не выделяется как отдельная зона, в нём отмечены более низкие концентрации биомассы фитопланктона, чем в глубоководной области. В Батумском антициклоне, по данным 18-летних исследований, величины биомассы отличались от таковых в остальной глубоководной части моря в первой половине апреля 2000 и 2006 гг., в первой половине мая 2001 г., а также зимой 2003 г. В эти годы происходило интенсивное цветение фитопланктона на фоне невысоких значений биомассы в глубоководной области. В остальные годы варибельность величин была сходной. В 2000 г. в апреле вспышка фитопланктона отмечена как в прибрежной зоне вдоль Восточно-Понтийских гор (величины достигали $1000 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3}$), так и в Батумском

круговороте (значения составляли $300 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$). В мае 2001 г. в шельфовой зоне в районе Батуми биомасса возросла до $200 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$. В указанные месяцы в 2003 и 2006 гг. значения не превышали $100 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$, но были приблизительно вдвое больше, чем в восточном циклоническом круговороте. В западном циклоническом круговороте биомасса фитопланктона составляла, по осреднённым данным для района за 18 лет, $(38,0 \pm 17,8) \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$, в восточном циклоническом круговороте — $(37,7 \pm 16,8) \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$, в Батумском антициклоне — $(38,2 \pm 18,0) \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$.

Важность циркуляций в возникновении цветения фитопланктона была рассмотрена и другими авторами [Kubryakov et al., 2019]. В августе 2015 г. в юго-восточной части моря отмечены резкое нарушение физической структуры вод и изопикническое перемешивание, которое было вызвано сдвигом инерционных течений под влиянием сильных ветровых явлений, что привело к повышению концентрации хлорофилла [Kubryakov et al., 2019]. Однако, по нашим расчётам и по данным спутниковых наблюдений (рис. 4), в августе 2015 г. зафиксировано незначительное возрастание биомассы фитопланктона в восточном антициклоническом круговороте, до $27 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$ в среднем для района, на фоне $13\text{--}20 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$ в июне и июле. Только в центре антициклона значения повысились до $50 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$. При этом существенного увеличения биомассы в восточной части моря не отмечено. Развитие фитопланктона происходило так же, как и в течение большинства лет. За 18-летний период в глубоководной зоне наибольшее повышение биомассы зарегистрировано в 2001 г. на протяжении всего лета (в частности, до $38 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$ в августе), но причины этого явления необходимо исследовать отдельно. Также для глубоководной области отмечена внезапная вспышка развития фитопланктона в конце августа — начале сентября 2012 г. (рис. 4).

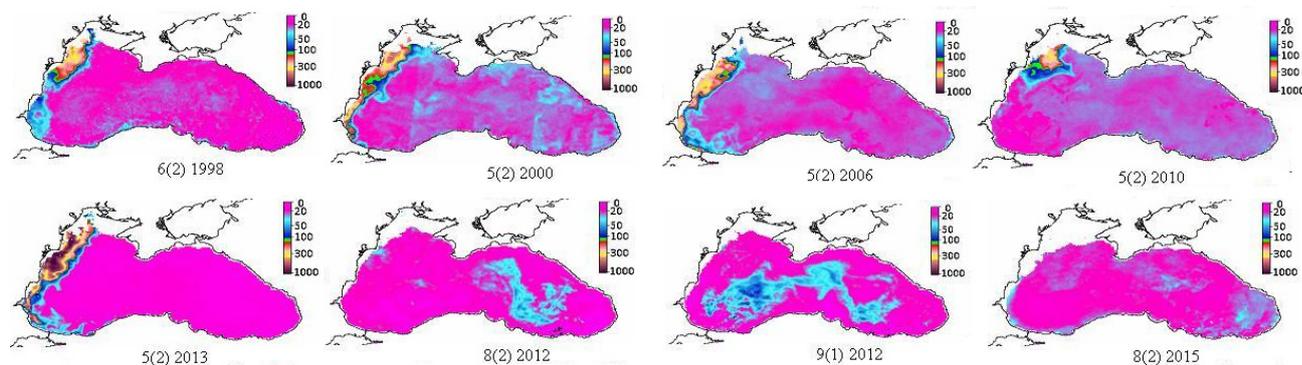


Рис. 4. Пространственная изменчивость биомассы фитопланктона ($\text{мг С}\cdot\text{м}^{-3}$) под влиянием циркуляций в летние месяцы и в период дунайского паводка в Чёрном море в различные годы

Fig. 4. Spatial variability of phytoplankton biomass ($\text{mg C}\cdot\text{m}^{-3}$) under the effect of circulations during summer months and in the Danube flood period in the Black Sea in different years

Цветение началось ориентировочно в центре восточного циклонического круговорота и в течение двух недель распространилось в западный. Максимальные значения в центре западного циклонического вращения достигали $70\text{--}80 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$. При этом, согласно осреднённым данным для всего района, величины составляли не более $35 \text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}$, и это не привело к повышению биомассы в целом за летний период. Напротив, с 2012 г. летом биомасса фитопланктона стала уменьшаться и сократилась в среднем в 1,4 раза в глубоководной части моря и в 1,2–1,4 раза в области свала глубин западной части моря, а также почти вдоль всей шельфовой зоны (по сравнению с таковой предыдущих лет). В глубоководной зоне за 18-летний период весной и летом были отмечены отрицательные тренды значений биомассы фитопланктона, зимой и осенью достоверных трендов не обнаружено [Финенко и др., 2019]. Это снижение, как указано

в исследовании [Финенко и др., 2019], не связано с изменением температурного и светового режимов. Исключениями стали только область у стока реки Дунай, в которой в последние годы в летний сезон произошло повышение биомассы фитопланктона в 1,3 раза, и район в акватории Бургасского залива с увеличением значения в 1,14 раза. За 18 лет в придунайском районе, согласно круглогодичным регулярным двухнедельным данным, биомасса возросла на 33 % по сравнению с первоначальным уровнем при высокой вариабельности показателя (при оценке критерия Фишера при $p \leq 0,1$). Это может свидетельствовать о повышении трофности данного района, обусловленной, вероятно, увеличением антропогенной нагрузки.

Обычно повышенные значения биомассы распространялись до границ циклонических круговоротов и области свала глубин, в отдельных случаях — до берегов Крыма. Однако, по многолетним наблюдениям, из-за различий в плотности и солёности шельфовых вод и вод центральной части моря происходило их разделение, и это не привело к возрастанию биомассы фитопланктона в глубоководной области.

Роль Основного черноморского течения в формировании особенностей развития фитопланктона в шельфовых водах. В прибрежной области, преимущественно в районе стока реки Дунай, несколько меньше в районе рек Днестр и Днепр, с конца апреля — с мая происходит существенное увеличение биомассы, вызванное весенними паводками. В течение двух месяцев повышенная биомасса фитопланктона, следуя по ходу движения ОЧТ, достигает пролива Босфор, но дальше на восток, как правило, не распространяется (см. рис. 4). Основная часть распреснённых вод выносится в Мраморное море.

Период летнего цветения у западного шельфа длился до сентября — октября. На фоне повышенных концентраций регистрировали обычно два пика: в мае — июне и в сентябре — октябре (вдвое меньший). В отдельных случаях значения биомассы достигали 300–1000 мг С·м⁻³, а в среднем вблизи стока реки Дунай в летний сезон составляли около 100 мг С·м⁻³. По мере продвижения водных масс к проливу Босфор биомасса фитопланктона снижается. Повторное повышение её значений в западной прибрежной зоне происходит зимой, но с меньшими концентрациями и областью распространения, чем в конце весны. Отметим, что довольно высокие величины биомассы фитопланктона в этом районе сохраняются на протяжении всего года, тогда как уровень биомассы в остальных прибрежных районах в зимнее время обычно ниже, чем в глубоководных. Изменения у южного и восточного шельфов происходят на протяжении большинства лет так же, как и в глубоководной зоне, и концентрации фитопланктона варьируют в тех же пределах. Только у северо-восточного берега зафиксированы самые низкие значения биомассы на протяжении всего года, особенно в летний период. Это может быть связано с наиболее высокой скоростью ОЧТ [Иванов, Белокопытов, 2011] на данном участке акватории и с маленькой глубиной перемешиваемого слоя [по нашим расчётам, в среднем $(5,0 \pm 3,7)$ м]. Максимум хлорофилла и биомассы у крымского и кавказского побережья в летний период находится в среднем на глубине 29 м. Наибольшая скорость течения отмечена в приповерхностном слое, 10–25 м [Иванов, Белокопытов, 2011], что, вероятно, приводит к расслоению вод по скоростям движения и к слабому перемешиванию.

В течение года, особенно в летний период, ОЧТ [Иванов, Белокопытов, 2011] способствует распространению биомассы вдоль шельфовой зоны, причём практически без смешивания с глубоководной областью. Исключением могут быть образования вихревых циркуляций, переносимых в открытое море поздней осенью и зимой, поэтому влияние прибрежных вод на глубоководную зону возможно именно в данный период. Весной, во время паводка, величины биомассы фитопланктона высоки, такие значения могут распространяться до свала глубин, однако температурные и плотностные различия, а также низкая ветровая активность препятствуют смешиванию шельфовых вод и вод глубоководной акватории.

Вывод. Движение основных поверхностных течений и процессы перемешивания играют важную роль в пространственном распределении биомассы фитопланктона в Чёрном море. Нами показано влияние больших синоптических круговоротов на периодичность смещения цветения из одного циклонического круговорота в другой с продолжительностью около месяца. Глубинные вертикальные циркуляции вод, вызванные температурным и ветровым режимами в зимний период, определяют возникновение зимнего и весеннего максимума биомассы фитопланктона. Одним из важных условий его интенсивного цветения в глубоководной зоне весной является снижение средней температуры воды в холодный сезон до +7...+8 °С на протяжении более чем полутора месяцев. Эти условия способствуют увеличению вертикальных циркуляций водных масс и поступлению биогенных веществ в эвфотический слой. По данным пространственных изменений за 18-летний временной интервал, весенне-летнее цветение в шельфовой зоне не выходило за границы свала глубин и не проникало в глубоководную область. Только в отдельных случаях высокие концентрации фитопланктона во время обильных весенних паводков на северо-западном шельфе наблюдались у берегов Крыма, а на юго-восточном — проникали в Батумский антициклон. В тёплый сезон основная доля биомассы фитопланктона, образующаяся у стока северо-западных рек, распространяется до пролива Босфор и выносится из Чёрного моря. Осенью, с октября, и в зимний период цветение может распространяться в западный циклонический круговорот и вносить свой вклад в развитие фитопланктона в поверхностном слое центральной акватории Чёрного моря.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации 121041400077-1, ФИЦ ИнБЮМ), частично по теме «Развитие методов оперативной океанологии на основе междисциплинарных исследований процессов формирования и эволюции морской среды и математического моделирования с привлечением данных дистанционных и контактных измерений» (№ 0827-2018-0002, ФИЦ МГИ), а также частично по проекту РФФИ и города Севастополя «Стратегии адаптации фитопланктона и его потребление микрзоопланктоном под влиянием климатических изменений и антропогенной нагрузки на прибрежные экосистемы Чёрного моря (район Севастополя)» (№ 20-45-920002).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Арашкевич Е. Г., Луппова Н. Е., Никишина А. Б., Паутова Л. А., Часовников В. К., Дриц А. В., Подымов О. И., Романова Н. Д., Станичная Р. Р., Зацепин А. Г., Куклев С. Б., Флинт М. В. Судовой экологический мониторинг в шельфовой зоне Чёрного моря: оценка современного состояния пелагической экосистемы // *Океанология*. 2015. Т. 55, № 6. С. 964–970. [Arashkevich E. G., Luppova N. E., Nikishina A. B., Pautova L. A., Chasovnikov V. K., Drits A. V., Podymov O. I., Romanova N. D., Stanichnaya R. R., Zatsypin A. G., Kuklev S. B., Flint M. V. Marine environmental monitoring in the shelf zone of the Black Sea: Assessment of the current state of the pelagic ecosystem. *Okeanologiya*, 2015, vol. 55, no. 6, pp. 964–970. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0030157415060015>
2. Белокопытов В. Н. *Термохалинная и гидролого-акустическая структура вод Чёрного моря* : автореф. дис. ... канд. геогр. наук : 11.00.08 / МГИ НАН Украины. Севастополь, 2004. 24 с. [Belokopytov V. N. *Termokhalinnaya i gidrologo-akusticheskaya struktura vod Chernogo morya* : avtoref. dis. ... kand. geogr. nauk : 11.00.08 / MGI NAN Ukrainy. Sevastopol, 2004, 24 p. (in Russ.)]
3. Берсенева Г. П., Чурилова Т. Я., Георгиева Л. В. Сезонная изменчивость хлорофилла и биомассы фитопланктона в западной части Чёрного моря // *Океанология*. 2004. Т. 44, № 3. С. 389–398. [Berseneva G. P., Churilova T. Ya., Georgieva L. V. Seasonal variability of the chlorophyll and phytoplankton biomass in the western part of the Black Sea. *Okeanologiya*, 2004, vol. 44, no. 3, pp. 389–398. (in Russ.)]

4. Иванов В. А., Белокопытов В. Н. *Океанография Чёрного моря*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. 212 с. [Ivanov V. A., Belokopytov V. N. *Oceanography of the Black Sea*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, 212 p. (in Russ.)]
5. Кривенко О. В., Пархоменко А. В. Восходящий и регенерационный потоки неорганических соединений азота и фосфора в глубоководной области Чёрного моря // *Журнал общей биологии*. 2014. Т. 75, № 5. С. 394–408. [Krivenko O. V., Parkhomenko A. V. Upward and regeneration fluxes of inorganic nitrogen and phosphorus of the deep-water areas of the Black Sea. *Zhurnal obshchei biologii*, 2014, vol. 75, no. 5, pp. 394–408. (in Russ.)]
6. Микаэлян А. С. *Временная динамика фитопланктона глубоководного бассейна Чёрного моря* : дис. ... докт. биол. наук : 03.02.10. Москва, 2018. 266 с. [Mikaelyan A. S. *Vremennaya dinamika fitoplanktona glubokovodnogo basseina Chernogo morya*. [dissertation]. Moscow, 2018, 266 p. (in Russ.)]
7. Суслин В. В., Чурилова Т. Я., Ли М. Е., Мончева С., Финенко З. З. Концентрация хлорофилла *a* в Чёрном море: сравнение спутниковых алгоритмов // *Фундаментальная и прикладная гидрофизика*. 2018. Т. 11, № 3. С. 64–72. [Suslin V. V., Churilova T. Ya., Lee M., Moncheva S., Finenko Z. Z. Comparison of the Black Sea chlorophyll *a* algorithms for SeaWiFS and MODIS instruments. *Fundamental'naya i prikladnaya gidrofizika*, 2018, vol. 11, no. 3, pp. 64–72. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S2073667318030085>
8. Финенко З. З., Ковалёва И. В., Суслин В. В. Новый подход к оценке биомассы фитопланктона и её variability в поверхностном слое Чёрного моря по спутниковым данным // *Успехи современной биологии*. 2018. Т. 138, № 3. С. 294–307. [Finenko Z. Z., Kovalyova I. V., Suslin V. V. A new approach to estimate phytoplankton biomass and its variability in the Black Sea surface water layer based on satellite data. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2018, vol. 138, no. 3, pp. 294–307. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0042132418030079>
9. Финенко З. З., Мансурова И. М., Суслин В. В. Динамика концентрации хлорофилла *a* в Чёрном море по спутниковым измерениям // *Морской биологический журнал*. 2019. Т. 4, № 2. С. 87–95. [Finenko Z. Z., Mansurova I. M., Suslin V. V. Dynamics of chlorophyll *a* concentration in the Black Sea on satellite data. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2019, vol. 4, no. 2, pp. 87–95. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.2.09>
10. Dorofeev V. L., Sukhikh L. I. Study of long-term variability of Black Sea dynamics on the basis of circulation model assimilation of remote measurements. *Izvestiya. Atmospheric and Oceanic Physics*, 2017, vol. 53, no. 2, pp. 224–232. <https://doi.org/10.1134/S0001433817020025>
11. Eppley R. W., Harrison W. G., Chisholm S. W., Stewart E. Particulate organic matter in surface waters off Southern California and its relationship to phytoplankton. *Journal of Marine Research*, 1977, vol. 35, pp. 671–696.
12. Finenko Z. Z., Hoepffner N., Williams R., Piontkovski S. A. Phytoplankton carbon to chlorophyll *a* ratio: Response to light, temperature and nutrient limitation. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2003, vol. 2, no. 2, pp. 40–64. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/707>
13. Geider R. J. Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll *a* ratio in microalgae and cyanobacteria: Implications for physiology and growth of phytoplankton. *New Phytologist*, 1987, vol. 106, iss. 1, pp. 1–34. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04788.x>
14. Korotaev G., Oguz T., Riser S. Intermediate and deep currents of the Black Sea obtained from autonomous profiling floats. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2006, vol. 53, iss. 17–19, pp. 1901–1910. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.04.017>
15. Kubryakov A. A., Zatsepin A. G., Stanichny S. V. Anomalous summer–autumn phytoplankton bloom in 2015 in the Black Sea caused by several strong wind events. *Journal of Marine Systems*, 2019, vol. 194, pp. 11–24. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2019.02.004>
16. Menden-Deuer S., Lessard E. J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography*, 2000, vol. 45, iss. 3, pp. 569–579. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569>
17. Mikaelyan A. S., Pautova L. A., Chasovnikov V. K., Mosharov S. A., Silkin V. A.

- Alternation of diatoms and coccolithophores in the north-eastern Black Sea: A response to nutrient changes. *Hydrobiologia*, 2015, vol. 755, iss. 1, pp. 89–105. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2219-z>
18. Suslin V., Churilova T. A regional algorithm for separating light absorption by chlorophyll-a and coloured detrital matter in the Black Sea, using 480–560 nm bands from ocean colour scanners. *International Journal of Remote Sensing*, 2016, vol. 37, no. 18, pp. 4380–4400. <https://doi.org/10.1080/01431161.2016.1211350>
19. Suslin V. V., Slabakova V. K., Churilova T. Ya. Diffuse attenuation coefficient for downwelling irradiance at 490 nm and its spectral characteristics in the Black Sea upper layer: Modeling, *in situ* measurements and ocean color data. *Proceedings of SPIE : 23rd International Symposium on Atmospheric and Ocean Optics: Atmospheric Physics*, 2017, vol. 10466, art. no. 104663H (13 p.). <https://doi.org/10.1117/12.2287367>

SPATIAL AND TEMPORAL DYNAMICS OF THE PHYTOPLANKTON BIOMASS IN THE SURFACE LAYER OF THE BLACK SEA

I. V. Kovalyova¹, Z. Z. Finenko¹, and V. V. Suslin²

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

²Marine Hydrophysical Institute of RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: ila.82@mail.ru

The spatial and temporal variability of phytoplankton biomass in the surface layer of the Black Sea during an 18-year period is analyzed, and the effect of the main currents in the sea on the spatial and temporal dynamics of phototrophic phytoplankton biomass is assessed. Regular long-term chlorophyll concentration data were used, obtained from satellite observations with SeaWiFS and MODIS-Aqua/Terra instruments in the Black Sea for 1998–2015. The role of macro- and microcirculations in the spatial and temporal variability of phytoplankton biomass is estimated. A gain in wind activity and a drop in water temperature from October to March, which lead to an increase in the depth of the mixed upper layer and the intensity of the main synoptic circulations, become a significant factor promoting winter–spring phytoplankton bloom. As revealed, a decrease in the mean water temperature in the cold season to +7...+8 °C, lasting for more than six weeks in the deep-water zone, leads to the intensive biomass development in spring. It was established that the mean phytoplankton biomass for 18 years in the western and eastern cyclonic cycles is (38.0 ± 17.8) and (37.7 ± 16.8) mg C·m⁻³, respectively, and in the Batumi anticyclone, (38.2 ± 18.0) mg C·m⁻³. As a rule, the Rim Current carries phytoplankton formed at the shelf zone along the coastline and almost does not mix with deep waters. In the cyclonic cycles, winter–spring phytoplankton bloom is observed on average for six weeks. Intensive bloom in the area of the flow of northwestern rivers, recorded in May–June, extends to the Bosphorus, while in the cold season, it can penetrate into the deep-sea area in the form of micro-eddies. In winter and spring, the Sevastopol anticyclonic eddy stood out as a separate zone in terms of biomass development. The role of anthropogenic load is most significant in the coastal zone. However, the effect of coastal waters on the deep-sea area is possible in late autumn and winter.

Keywords: phytoplankton biomass, synoptic circulation, Black Sea, spatial variability of phytoplankton biomass, water temperature, depth of the mixed layer

УДК 57.087:591.148(269.4)

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА ВЕРТИКАЛЬНОГО ЗОНДИРОВАНИЯ ДЛЯ РЕГИСТРАЦИИ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ В АНТАРКТИЧЕСКОМ СЕКТОРЕ АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА

© 2023 г. Л. А. Мельник, А. В. Мельник, О. В. Машукова, В. В. Мельников

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

Поступила в редакцию 16.02.2021; после доработки 17.06.2021;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 01.12.2023.

Биолюминесценция — существенный элемент функционирования пелагического сообщества, что связано с важнейшей экологической ролью света в жизни гидробионтов, в том числе в формировании их пространственной неоднородности. Свечение морских гидробионтов — это проявление их жизнедеятельности в форме электромагнитного излучения в видимой области спектра, кинетические закономерности которого тесно связаны с механизмом порождающих их химических реакций и процессов метаболизма. Глобальное потепление, охватившее и Атлантический сектор Антарктики, вызвало серьёзные структурно-функциональные изменения пелагического сообщества, которые отражаются на морской биолюминесценции — экспрессивном показателе состояния среды. Целью работы было изучить возможность применения метода многократного вертикального зондирования гидробиофизическим комплексом «Сальпа-М» с одновременной фиксацией биофизических и гидрологических параметров на одной станции для исследования структуры и протяжённости полей свечения антарктических вод. В статье представлены метод изучения структурных характеристик биолюминесценции и материалы, полученные во время 79-й антарктической экспедиции на НИС «Академик Мстислав Келдыш». Суть метода зондирования состоит в подъёме (или опускании) батифотометра «Сальпа-М» с постоянной скоростью в заданном слое [обычно это верхний продуктивный (0–200 м) или фотический (0–100 м) слой] в дрейфе судна. Планктонные биолюминесцентные организмы, вносящие основной вклад в формирование биолюминесцентного потенциала пелагиали, высвечиваются, как правило, только при раздражении. Именно поэтому движущийся с постоянной скоростью батифотометр создаёт стандартный уровень их механического раздражения, что позволяет корректно сравнивать результаты измерений вертикальной структуры поля биолюминесценции, выполняемых в разных регионах и при различных погодных условиях (качка, ветровой снос и т. д.). В работе представлен набор данных об интегральном биолюминесцентном сигнале на разных горизонтах. На 18 гидрографических станциях в исследуемой акватории Атлантического сектора Антарктики были получены первичные данные интенсивности биолюминесценции, значений температуры, электропроводности и фотосинтетически активной радиации. В статье рассмотрен важный вопрос, который связан с изменением биолюминесценции морской воды в Атлантическом секторе Антарктики, изученной методом вертикального зондирования на разных уровнях с помощью биолюминесцентного зонда. При исследовании биолюминесценции выполняли определение вертикальной изменчивости свечения в верхнем продуктивном слое в связи с особенностями распределения планктона. В результате было установлено, что свечение антарктических вод в фотическом слое этого района происходит в пределах от $8,4 \times 10^{-12}$ до $104,42 \times 10^{-12}$ Вт·см⁻²·л⁻¹. Пики биолюминесценции (до 104×10^{-12} Вт·см⁻²·л⁻¹) фиксировали под термоклином на глубине 45 м в зонах концентрации сальпы *Salpa thompsoni* Foxton, 1961

вблизи гидрологического фронта, на расстоянии около 6–7 миль по обе стороны от него. Показано, что метод вертикального зондирования в антарктических водах даёт возможность экспресс-регистрации полей и структуры скопления светящихся организмов.

Ключевые слова: интенсивность биолюминесценции, Атлантический сектор Антарктики, фотический слой, вертикальное зондирование, планктон

Важнейшим объектом промысла в Антарктике является криль *Euphausia superba* Dana, 1852, который составляет основу пищевого рациона многочисленных консументов. Его запасы в акватории Южного океана исчисляются сотнями миллионов тонн [Самышев, 1991]. Этот вид наиболее распространён в циркумполярном поясе между Антарктидой и полярным фронтом [Nicol, Foster, 2016; Nicol et al., 2000]. Оценка состояния сообществ криля — одно из приоритетных направлений исследований в Атлантическом секторе Антарктики [Спиридонов, Урюпова, 2009; Sprong, Schalk, 1992].

Скопления криля светятся за счёт биолюминесцентных фотофор, которые расположены на теле каждого рачка: одна пара — на стебельках глаз, другая — на бёдрах второго и седьмого торакопод, отдельные органы — на четырёх сегментах плеона. Эти органы периодически излучают свет в течение двух-трёх секунд. Такое хорошо видимое в темноте свечение живых организмов называется биолюминесценцией. Это электромагнитное излучение в видимой области спектра, кинетические закономерности которого тесно связаны с механизмом порождающих их химических реакций и процессов метаболизма [Harvey, 1957]. Известно множество светящихся гидробионтов: динофитовые водоросли, радиолярии, а также подвижные многоклеточные животные разных типов — от полипов, медуз и гребневиков до кальмаров, ракообразных и рыб [Лабас, Гордеева, 2003]. Исследованиями специалистов ФИЦ ИнБЮМ способность к свечению обнаружена у 364 видов фито- и зоопланктона, среди которых 164 оказались биолюминесцентами, причём у 137 видов светоизлучение было показано впервые [Токарев, 2006]. Светятся и бактерии, которые найдены в морских водах на разных широтах — от тропических до полярных. В открытом океане на 1 л морской воды в среднем приходится до 1000 клеток светящихся бактерий [Гительзон, 1976].

Биолюминесценция зоопланктона в энергетическом плане заведомо выше таковой у растительного планктона или бактерий. Наибольшей интенсивностью и продолжительностью свечения (до 22 с) характеризуются различные виды криля [Токарев, Соколов, 2001].

Метод вертикального зондирования для определения уровня биолюминесценции может быть использован для экспресс-оценки видового разнообразия и пространственного распределения биолюминесцентных гидробионтов анализируемой акватории.

Основной целью данной работы было изучить возможность применения метода многократного вертикального зондирования гидробиофизическим комплексом «Сальпа-М» с одновременной фиксацией биофизических и гидрологических параметров на одной станции для исследования структуры и протяжённости полей свечения антарктических вод.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Данные получены в феврале 2020 г. (122 зондирования на 18 станциях в 79-м рейсе НИС «Академик Мстислав Келдыш») (рис. 1). Измерение поля биолюминесценции производили в дневное и ночное время мультипараметрическим гидробиофизическим комплексом «Сальпа-М» [Токарев и др., 2016], НПП «Аквастандарт», ТУ 431237-005-00241904-2015, код ТН ВЭД ЕАЭС 9027 50 000 0, сертификат ЕАЭС N RU Д-РУ.ЭМ03.А.00160, шесть измерительных и служебных каналов:

- 1) биолюминесценции (диапазон измерений — от 10^{-12} до 10^{-8} Вт·см⁻²·л⁻¹);
- 2) температуры (диапазон измерений — от -2 до +35 °С);

- 3) давления (диапазон измерений — от 0 до 2 МПа);
- 4) фотосинтетически активной радиации;
- 5) передачи информации и дистанционного управления работой;
- 6) контроля и сигнализации.

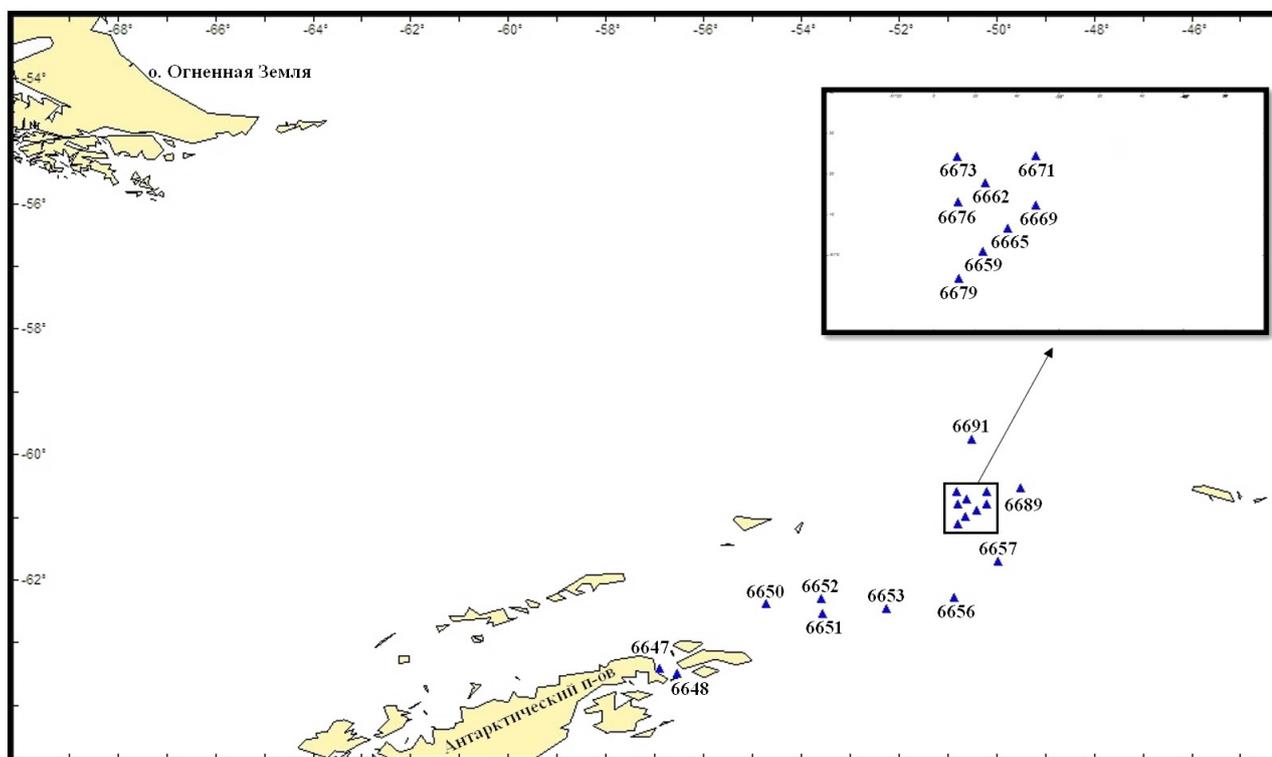


Рис. 1. Карта станций

Fig. 1. Map of stations

Измерительный канал интенсивности биолюминесцентного излучения. Этот канал состоит из измерительной камеры, светового коллектора, фотоприёмного устройства, устройства управления и интерфейсного устройства, применяемого для измерения температуры и давления. Перевод биолюминесцентных в активное состояние, при котором они испускают световую энергию, осуществляют механическим методом. Для этого используют измерительную камеру, которая состоит из восьми лопастных импеллеров, располагаемых в ней двумя разнесёнными по оси группами по четыре импеллера в каждой.

Для уменьшения влияния солнечного света четыре ряда зачёрнённых импеллеров, состоящие из двух групп рядов взаимно перпендикулярных углов атаки, образуют подвижную светоловушку, обеспечивая при минимальном сопротивлении набегающему потоку водной среды ослабление световой энергии в 2×10^7 раз. При осевом движении измерителя биолюминесценции набегающий поток исследуемой водной среды поступает в измерительную кювету. Проходя четыре ряда лопастных импеллеров, водная среда активно перемешивается, и биолюминесцентные, находящиеся в ней, возбуждаются. Латентное время (время до высвечивания биолюминесцентных после их раздражения) определяется видовым составом микроорганизмов. Для измерения биолюминесцентного потенциала время нахождения возбуждённого биолюминесцента в объёме проточной камеры должно превышать латентный период и длительность его свечения. При этом время нахождения микроорганизмов в рабочей измерительной камере после механического воздействия

определяется скоростью протока водной среды через эту камеру. При решении задачи регистрации биолюминесценции предварительный анализ гидродинамического протока водной среды через измерительную камеру показал необходимость формирования турбулентного потока в средней части камеры. Дискретность измерений характеристик этим комплексом при зондировании «вниз» со скоростью $1,2 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ составляла $0,25 \text{ м}$. Программным обеспечением её интегрировали до 1 м . Отметим, что особая конструкция светопровода, формирующего конусную диаграмму направленности, обеспечивает передачу энергии биолюминесценции микроорганизмов со всего объёма рабочей камеры на фотоприёмное устройство.

Фотоприёмное устройство. Биолюминесценция представляет собой малые по интенсивности импульсы световой энергии. Для измерения световой энергии используют ФЭУ-71, имеющий высокую анодную чувствительность ($1000 \text{ А}\cdot\text{лм}^{-1}$) при напряжении питания не более 1000 В . Измерительный сигнал ФЭУ через повторитель и последующее усиление подаётся на интерфейс — аналого-цифровой преобразователь. Предусмотрена фильтрация информационного сигнала с постоянным временем $1\text{--}5 \text{ с}$, управление которой осуществляется от программной оболочки Salpa-T, P. Измерительные каналы интенсивности биолюминесцентного излучения, температуры, электропроводности и гидростатического давления являются базовыми для комплекса.

Район обитания антарктического криля отделён от других регионов океанов антарктическим полярным фронтом, который является эффективным барьером для распространения морских организмов и делает Южный океан в значительной степени изолированной экосистемой. Создаваемый крилем суммарный световой эффект называется полем биолюминесценции. Большой вклад в его формирование вносят и другие светящиеся гидробионты. Как физическое поле, оно характеризуется интенсивностью энергии и частотным спектром. Поскольку это поле формируется биологическими объектами, оно характеризуется и биологическими признаками — числом составляющих его вспышек отдельных организмов и гетерогенной структурой (неоднородностью) их распределения во времени и пространстве.

В исследовании биолюминесценции антарктических вод использован метод многократного ($5\text{--}10$) зондирования фотического слоя пелагиали ($1\text{--}80 \text{ м}$). Его преимуществами перед другими способами анализа морской биолюминесценции являются:

- возможность изучать мозаичность пространственного распределения поля биолюминесценции одновременно с фоновыми характеристиками среды;
- постоянный уровень влияния на среду и раздражения светящихся организмов;
- возможность детального исследования вертикальной структуры популяций биолюминесцентных;
- отсутствие влияния поверхностных волн на регистрируемый сигнал;
- достаточно простое решение вопроса о выделении суточной составляющей регистрируемого свечения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрологическая характеристика региона. На мезомасштабном участке исследования в море Уэдделла был обнаружен гидрологический фронт [Морозов и др., 2020], который образовался между более тёплыми водами с холодным подповерхностным слоем и более холодными адвективными водами, поступающими на этот участок из западной мелководной части бассейна Пауэлла (северо-западная часть моря Уэдделла). Изучение показало, что северная часть бассейна Пауэлла содержит относительно тёплые воды. Фронтальная зона простиралась с юго-запада на северо-восток в широтном диапазоне от 58° до 61° . Гидрологический фронт был особенно выражен в фотической зоне, где перепад температур в верхнем слое достигал 2°C [Морозов и др., 2020].

Биолюминесценция. Исследования проводили на унифицированной сетке станций, утверждённой общей программой научных исследований 79-й антарктической экспедиции на НИС «Академик Мстислав Келдыш». Биолюминесценцию измеряли в дневное и ночное время. Для исключения явления фотоингибирования были вычислены коэффициенты суточной изменчивости интенсивности поля биолюминесценции, с помощью которых все данные были приведены к таковым для ночного времени.

В 2020 г. для анализируемой акватории была характерна сезонная вспышка численности сальп *Salpa thompsoni* Foxton, 1961. Этот вид желетельных абсолютно доминировал в составе зоопланктона в зоне южной ветви Антарктического циркумполярного течения, течения пролива Брансфилд, прибрежных вод Антарктического полуострова и поднятий, ограничивающих бассейн Пауэлла с северо-запада [Морозов и др., 2020]. Фоновая биомасса эвфаузиид, включая антарктический криль, оценённая по уловам сети Бонго в слое 200–0 м, была на два порядка ниже; фоновая биомасса других групп — на несколько порядков ниже. Эти данные могут быть интерпретированы как проявление отрицательного воздействия вспышки численности сальп на количество других групп мезо- и макрозоопланктона.

В табл. 1 приведены данные о средних амплитудных показателях полей биолюминесценции на 18 станциях исследуемого региона в 2020 г. Самый высокий уровень зарегистрирован на ст. 6679 (в южной части бассейна Пауэлла) в области скопления сальп: значение достигло $104,42 \times 10^{-12}$ Вт·см⁻²·л⁻¹.

Таблица 1. Объём собранного материала по измерению биолюминесценции (2020 г.)

Table 1. Volume of sampled material for bioluminescence measurement (2020)

№ ст.	Глубина зондирования, м	Дата	Время начала станции	Средняя биолюминесценция, 10^{-12} Вт·см ⁻² ·л ⁻¹	Максимальная биолюминесценция, 10^{-12} Вт·см ⁻² ·л ⁻¹	Горизонт максимальной биолюминесценции, м	Средняя температура, °С	Средняя солёность, ‰
6647	35	13.02	14:58	25,93	38,98	11	+0,69	34,29
6648	46	13.02	18:22	5,75	17,52	46	+1,65	35,5
6650	65	14.02	15:54	12,56	25,65	8	+0,22	33,94
6651	65	14.02	22:53	5,14	17,52	35	+0,62	33,72
6652	75	15.02	17:40	4,51	15,99	58	+0,49	33,9
6653	85	16.02	16:05	6,76	25,78	3	+0,39	33,56
6656	65	17.02	14:43	4,61	10,25	65	+0,77	33,25
6657	64	18.02	08:53	4,79	10,25	63	+0,58	33,14
6659	71	19.02	00:09	4,75	10,25	4	+0,69	33,81
6662	70	19.02	06:44	4,61	8,4	67	+1,25	33,7
6665	78	19.02	13:38	6,97	21,03	24	+0,4	33,85
6669	75	19.02	22:11	11,41	103,4	45	+1,15	33,61
6671	75	20.02	03:33	4,41	12,04	61	+1,9	33,79
6673	79	20.02	10:53	8,05	19,49	10	+1,36	34
6676	65	20.02	15:52	11,44	25,66	18	+0,22	33,95
6679	74	20.02	23:15	11,13	104,42	45	+1,15	33,62
6689	75	23.02	16:45	2,71	13,77	26	+1,97	33,24
6691	75	24.02	07:40	1,85	8,4	12	+2,13	33,32

Слой повышенного уровня биолюминесцентного потенциала регистрировали на глубине 40–50 м при вертикальной структуре биолюминесценции с одним максимумом. Интенсивные вспышки в данном районе (при низкой численности криля) могут быть связаны с обилием сальп *S. thompsoni*, поскольку они способны генерировать вспышки такого потенциала. По мере продвижения на север интенсивность биолюминесценции заметно снижалась. Так, на ст. 6676 уровень биолюминесценции составлял уже $25,66 \times 10^{-12}$ Вт·см⁻²·л⁻¹. Слой повышенного уровня биолюминесцентного потенциала формировался на глубине 15–20 м. На более северной станции, ст. 6673, значение составляло $19,49 \times 10^{-12}$ Вт·см⁻²·л⁻¹ (рис. 2).

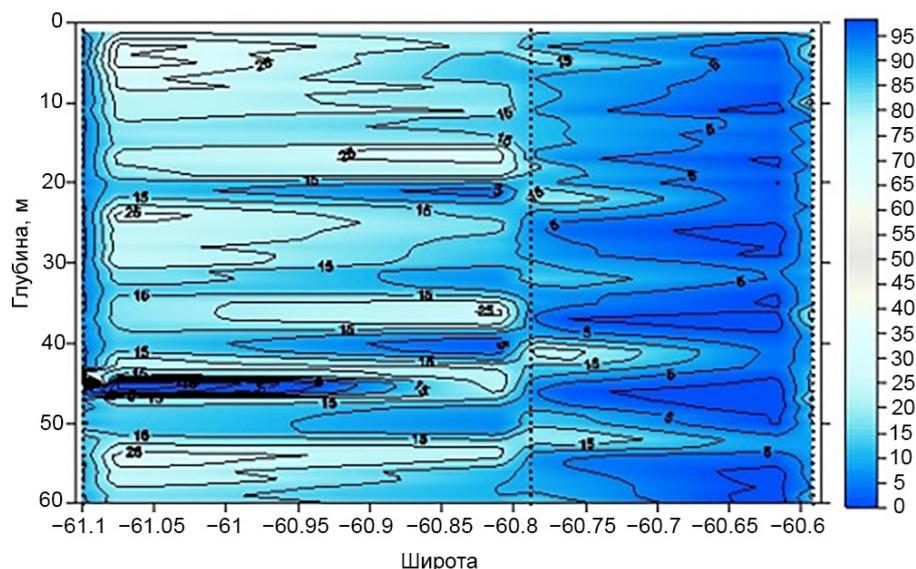


Рис. 2. Биолюминесценция: разрез по станциям 6679, 6676, 6673

Fig. 2. Bioluminescence: spatial section at stations 6679, 6676, 6673

Слой повышенного уровня биолюминесцентного потенциала регистрировали также на глубине 10 м. Вертикальная структура биолюминесценции на ст. 6676 и 6673 была схожа. Ст. 6647 и 6648 выполнены в проливе Антарктик Саунд, отделяющем острова Жуэнвиль от северо-восточной оконечности Антарктического полуострова. Вертикальная структура биолюминесценции исследуемой акватории характеризовалась наличием пиков светимости. На ст. 6647 пик интенсивности ($25,93 \times 10^{-12}$ Вт·см⁻²·л⁻¹) располагался на глубине 11 м. На ст. 6648 пик интенсивности ($5,75 \times 10^{-12}$ Вт·см⁻²·л⁻¹) был заглублён и находился на 46 м. Средний уровень биолюминесценции на ст. 6647 составлял $38,98 \times 10^{-12}$ Вт·см⁻²·л⁻¹ и был значительно выше такового на ст. 6648 ($17,52 \times 10^{-12}$ Вт·см⁻²·л⁻¹). Зондирование на ст. 6651 было выполнено в то же время, что и на ст. 6679 (22:00–23:00), и средний уровень биолюминесценции на ст. 6651 не превышал $5,14 \times 10^{-12}$ Вт·см⁻²·л⁻¹. На рис. 3 представлены средние профили значения биолюминесценции, температуры и солёности на ст. 6679 и 6651.

В северо-западной части моря Уэдделла в разное время суток было выполнено шесть станций. Максимальный уровень биолюминесценции ($25,65 \times 10^{-12}$ Вт·см⁻²·л⁻¹) зарегистрирован на ст. 6650 на глубине 8 м; минимальный уровень ($15,99 \times 10^{-12}$ Вт·см⁻²·л⁻¹) зафиксирован на ст. 6652 на глубине 58 м. Максимальный средний уровень биолюминесценции в исследуемой акватории отмечен на ст. 6653 ($25,78 \times 10^{-12}$ Вт·см⁻²·л⁻¹). Вертикальная структура биолюминесценции на ст. 6650 и 6653 была многопиковой, значения равномерно распределялись по всей глубине зондирования. На ст. 6652 зарегистрирована вертикальная структура биолюминесценции с одним максимумом.

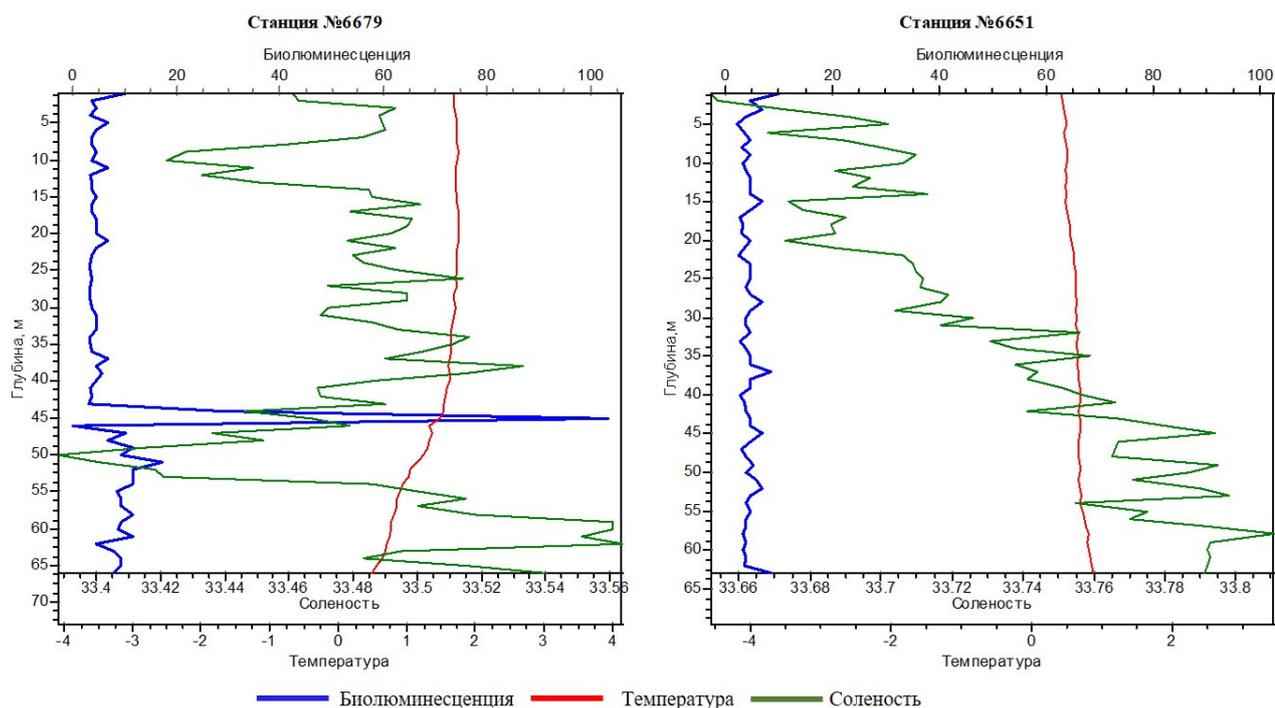


Рис. 3. Вертикальные профили температуры ($^{\circ}\text{C}$), солёности (‰), биолюминесценции ($\times 10^{-12} \text{ Вт}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{л}^{-1}$)

Fig. 3. Vertical profiles of temperature (red) ($^{\circ}\text{C}$), salinity (green) (‰), bioluminescence (blue) ($\times 10^{-12} \text{ W}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{L}^{-1}$)

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты настоящего исследования показали, что метод многократного зондирования гидробиофизическим комплексом «Сальпа-М» с одновременной фиксацией биофизических и гидрологических параметров на одной станции намного эффективнее других способов [Kim et al., 2006] изучения структуры и протяжённости полей свечения вод. Среди существующих методов измерения сигналов биолюминесценции в толще воды (буксировка фотометров, вывешивание их на заданном горизонте, зондирование определённых слоёв, установка с помощью специальных ферм на дне и т. д.) наиболее перспективными и точными признаны методы буксировки и зондирования [Биолюминесценция в океане, 1992], преимущество которых состоит в регистрации биолюминесценции движущимся с постоянной скоростью батифотометром. При этом метод буксировки может быть использован только при движении судна (со скоростью не более 4 узлов) и на ограниченном числе горизонтов, как правило в диапазоне верхних 10 м. Суть метода зондирования состоит в подъёме (или опускании) батифотометра в дрейфе судна с постоянной скоростью в заданном диапазоне глубин (обычно это эпипелагиаль или фотический слой).

Таким образом, благодаря использованию этого метода в антарктических водах, появилась новая возможность регистрации полей и структуры скопления криля, сальпы и других светящихся организмов.

Установлено, что одной из основных черт вертикальной структуры антарктических полей биолюминесценции является их стратификация, определяемая как параметрами пелагического сообщества (видовой состав, хронологическая структура и т. д.), так и характеристиками водных масс. Глубина залегания слоя или слоёв максимальной интенсивности свечения и их количество

также являются важными характеристиками полей биолюминесценции. Пока неизвестны протяжённость слоёв максимальной интенсивности свечения салпы в горизонтальном направлении, мозаичность их распределения на мелкомасштабном уровне, а также суточная, межсуточная, сезонная и межгодовая изменчивость интенсивности свечения. Изучение этого нового фактора в экологии светящихся гидробионтов предполагает выполнение горизонтальных буксировок с одновременным отбором биологических проб и акустическим зондированием.

Заключение. Установлено, что метод многократного вертикального зондирования гидро-биофизическим комплексом «Сальпа-М» достаточно эффективен при изучении структуры и протяжённости полей свечения антарктических вод. В 2020 г. в исследуемом районе Антарктики вместо полей криля наблюдали поля салпы, что может быть связано как с изменениями климата, так и с активным промыслом антарктического криля. Криль создаёт поля биолюминесценции в виде непрерывных вспышек отдельных рачков. Салпы формируют совершенно иное поле биолюминесценции: его вертикальная структура характеризуется наличием одного максимума.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам «Комплексные исследования современного состояния экосистемы Атлантического сектора Антарктики» (№ гос. регистрации 121090800137-6) и «Структурно-функциональная организация, продуктивность и устойчивость морских пелагических экосистем» (№ гос. регистрации 121040600178-6).

Благодарность. Авторы выражают искреннюю признательность экипажу и капитану НИС «Академик Мстислав Келдыш» за эффективную помощь при выполнении данного исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Биолюминесценция в океане. Санкт-Петербург : Гидрометеиздат, 1992. 283 с. [*Bioluminescencesiya v okeane*. Saint Petersburg : Hidrometeoizdat, 1992, 283 p. (in Russ.)]
2. Гительсон И. И. *Живой свет океана*. Москва : Наука, 1976. 120 с. [Gitelson I. I. *Zhivoi svet okeana*. Moscow : Nauka, 1976, 120 p. (in Russ.)]
3. Лабас Ю. А., Гордеева А. В. Неразгаданная Дарвином биолюминесценция // *Природа*. 2003. № 2. С. 25–31. [Labas Yu. A., Gordeeva A. V. Nerazgadannaya Darwinom bioluminescencesiya. *Priroda*, 2003, no. 2, pp. 25–31. (in Russ.)]
4. Морозов Е. Г., Фрей Д. И., Полухин А. А., Кречик В. А., Артемьев В. А., Гавриков А. В., Касьян В. В., Сапожников Ф. В., Гордеева Н. В., Кобылянский С. Г. Мезомасштабная изменчивость океана в северной части моря Уэдделла // *Океанология*. 2020. Т. 6, № 5. С. 663–679. [Morozov E. G., Frey D. I., Polukhin A. A., Krechik V. A., Artemiev V. A., Gavrikov A. V., Kasian V. V., Sapozhnikov F. V., Gordeeva N. V., Kobylansky S. G. Mesoscale variability of the ocean in the northern part of the Weddell Sea. *Okeanologiya*, 2020, vol. 6, no. 5, pp. 663–679. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S0030157420050184>
5. Самышев Э. З. *Антарктический криль и структура планктонного сообщества в его ареале*. Москва : Наука, 1991. 168 с. [Samyshev E. Z. *Antarctic Krill and the Structure of the Plankton Community in Its Areal*. Moscow : Nauka, 1991, 168 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1462>
6. Спиридонов В. А., Урюпова Е. Ф. Антарктика и Южный океан сегодня: к пятидесятой годовщине Договора об Антарктике // *Россия в окружающем мире*. 2009. № 12. С. 125–150. [Spiridonov V. A., Uryupova E. F. Antarktika i Yuzhnyi okean segodnya: k pyatidesyatoi godovshchine Dogovora ob Antarktike. *Rossiya v okruzhayushchem mire*, 2009, no. 12, pp. 125–150. (in Russ.)]
7. Токарев Ю. Н., Соколов Б. Г. Влияние физических и биологических факторов на формирование мелкомасштабной структуры биолюминесцентного и акустического полей в Чёрном и Средиземном морях // *Гидробиологический журнал*. 2001. Т. 37, № 2. С. 3–13. [Tokarev Yu. N., Sokolov B. G. Effect of physical and biological factors on forming of small-scale structure of bioluminescent and acoustic fields in the Black and Mediterranean seas. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 2001, vol. 37, no. 2, pp. 3–13. (in Russ.)]

8. Токарев Ю. Н. *Основы биофизической экологии гидробионтов*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. 342 с. [Tokarev Yu. N. *Osnovy biofizicheskoi ekologii gidrobiontov*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2006, 342 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/9076>
9. Токарев Ю. Н., Евстигнеев П. В., Машукова О. В. *Планктонные биолюминесцентные Мирового океана: видовое разнообразие, характеристики светоизлучения в норме и при антропогенном воздействии*. Симферополь : Н.Орианда, 2016. 347 с. [Tokarev Yu. N., Evstigneev P. V., Mashukova O. V. *Planktonnye bioluminescentny Mirovogo okeana: vidovoe raznoobrazie, kharakteristiki svetoizlucheniya v norme i pri antropogennom vozdeistvii*. Simferopol : N.Orianda, 2016, 347 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/7926>
10. Harvey E. N. *A History of Luminescence from the Earliest Times Until 1900*. Philadelphia : American Philosophical Society, 1957, 692 p. (Series: Memoirs of the American Philosophical Society ; vol. 44). <https://doi.org/10.5962/bhl.title.14249>
11. Kim G., Lee Y.-W., Joung D.-J., Kim K.-R., Kim K. Real-time monitoring of nutrient concentrations and red-tide outbreaks in the southern sea of Korea. *Geophysical Research Letters*, 2006, vol. 33, iss. 13, art. no. L13607 (4 p.). <https://doi.org/10.1029/2005GL025431>
12. Nicol S., Constable A. J., Pauly T. Estimates of circumpolar abundance of Antarctic krill based on recent acoustic density measurements. *CCAMLR Science*, 2000, vol. 7, pp. 87–99. <https://www.ccamlr.org/ru/node/72892>
13. Nicol S., Foster J. The fishery for Antarctic krill: Its current status and management regime. In: *Biology and Ecology of Antarctic Krill*. Cham, Switzerland : Springer, 2016, pp. 387–421. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29279-3_11
14. Sprong I., Schalk P. H. Acoustic observations on krill spring–summer migration and patchiness in the northern Weddell Sea. *Polar Biology*, 1992, vol. 12, iss. 2, pp. 261–268. <https://doi.org/10.1007/BF00238268>

USING THE VERTICAL SOUNDING METHOD FOR RECORDING BIOLUMINESCENCE IN THE ANTARCTIC SECTOR OF THE ATLANTIC OCEAN

L. A. Melnik, A. V. Melnik, O. V. Mashukova, and V. V. Melnikov

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

Bioluminescence is an essential element in the functioning of the pelagic community, which is associated with the key ecological role of light in the life of hydrobionts, *inter alia* in the formation of their spatial heterogeneity. The luminescence of marine hydrobionts is a manifestation of their vital activity in the form of electromagnetic radiation in the spectrum visible area, and its kinetic patterns are closely related to mechanism generating their chemical reactions and metabolic processes. Global warming, which undoubtedly has affected the Atlantic sector of Antarctica, caused serious structural and functional alterations in the pelagic community with repercussion on marine bioluminescence, an expressive indicator of environmental conditions. We aimed at studying the possibility of using the method of multiple vertical sounding by the hydrobiophysical complex “Salpa-M,” with simultaneous capture of biophysical and hydrological parameters at one station, to investigate the structure and length of fields of luminescence in Antarctic waters. The paper provides the technique for analyzing structural characteristics of bioluminescence, as well as material obtained during the 79th Antarctic expedition on-board the RV “Akademik Mstislav Keldysh.” The core of the sounding method is raising (or lowering) the bathyphotometer “Salpa-M” at a constant speed in a given layer [usually, it is the upper productive (0–200 m) or the photic (0–100 m) layer] in the RV’s drift. Planktonic bioluminescent organisms, which are the main contributors to the formation of the bioluminescent potential of the pelagic, mostly illuminate when stimulated. Therefore, a bathyphotometer moving at a constant speed creates a standard level of the mechanical stimulation of bioluminescent organisms, and this allows to compare correctly the results of measurements for the vertical structure of the field of bioluminescence carried out in different areas and under various weather conditions (rolling, wind drift, *etc.*). The paper presents a fairly large data set of the integral bioluminescent signal at different horizons.

Primary data on bioluminescence intensity, temperature values, electrical conductivity, and photosynthetically active radiation were obtained at 18 hydrographic stations in the studied water area of the Atlantic sector of Antarctica. The article considers an important issue related to the change in seawater bioluminescence in the Atlantic sector of Antarctica studied by the vertical sounding at different levels with a bioluminescent probe. When investigating bioluminescence, its vertical variability in the upper productive layer was determined in relation to features of plankton distribution. As a result, it was found out that the luminescence of Antarctic waters in the photic layer of this area occurs within the range from 8.4×10^{-12} to $104.42 \times 10^{-12} \text{ W} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{L}^{-1}$. Bioluminescence peaks (up to $104 \times 10^{-12} \text{ W} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{L}^{-1}$) were recorded under the thermocline at a 45-m depth in the areas of concentration of the salp *Salpa thompsoni* Foxton, 1961 near the hydrological front, at a distance of about 6–7 miles on either its side. It is shown that the method of vertical sounding in Antarctic waters allows expressing the fields and the structure of aggregations of luminescent organisms.

Keywords: bioluminescence intensity, Atlantic sector of Antarctica, euphotic zone, vertical sounding, plankton

УДК 597.2/1.5-15(282.257.6)

СТРУКТУРА ПРИБРЕЖНОГО ИХТИОПЛАНКТОНА В РАЙОНЕ ВПАДЕНИЯ РЕКИ ДУДИНКА (ВОСТОЧНЫЙ САХАЛИН)

© 2023 г. О. Н. Мухаметова

Сахалинский филиал ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (СахНИРО), Южно-Сахалинск, Российская Федерация
E-mail: olga.sakhniro@gmail.com

Поступила в редакцию 06.11.2021; после доработки 12.06.2022;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 01.12.2023.

Изучены структура ихтиопланктонного комплекса и особенности раннего развития массовых видов рыб на морском прибрежном полигоне у восточного побережья острова Сахалин. Для района исследований характерны значительные вариации температуры и солёности в мае — июле. Минимальная температура воды (+0,4 °C) отмечена на глубине 20 м в мае, а максимальная (+15,7 °C) — на глубине 3 м в сентябре. Солёность в течение всего периода исследований колебалась от 3,5 PSU на литорали в районе устья реки Дудинка до 31 PSU на глубине 13–20 м. В ихтиопланктоне идентифицированы икра и личинки 17 видов рыб из 5 семейств, типичных для вод Восточного Сахалина. По количеству видов преобладали представители семейства Pleuronectidae, формировавшие 71 % таксономического списка. По численности во второй декаде мая доминировали икра и личинки *Gadus chalcogrammus* (71 % суммарной величины), в третьей декаде мая — донная икра *Clupea pallasii* (70%), с июня по сентябрь — икра и личинки Pleuronectidae (91–100 %). Осреднённая за период исследований численность ихтиопланктона снижалась с 52 экз.·м⁻³ на литорали до 21–22 экз.·м⁻³ над глубинами 5–10 м и до 13 экз.·м⁻³ над глубиной 20 м. Доля мёртвых икринок *G. chalcogrammus* и камбал Pleuronectidae не превышала значений для вод Северо-Восточного Сахалина и была ниже, чем в заливе Анива. В мае у *G. chalcogrammus* и *Hippoglossoides robustus* отмечено увеличение доли предличинок с аномалиями, что может быть вызвано попаданием икры на завершающих стадиях развития в неблагоприятные условия среды. Максимальное видовое разнообразие зарегистрировано в июне. Четыре вида формировали 77 % накопленного обилия — *G. chalcogrammus*, *H. robustus*, *Myzopsetta punctatissima* и *Limanda aspera*.

Ключевые слова: икра рыб, личинки рыб, ихтиопланктон, численность, видовое разнообразие, Восточный Сахалин

В водах Юго-Восточного Сахалина обитает более 100 видов рыб [Dyldin et al., 2021], из которых 79 встречаются в траловых уловах. По числу видов (16) и по биомассе (до 47–60 % от общей величины) преобладают камбаловые Pleuronectidae Rafinesque, 1815. Высокую биомассу имеют также тресковые Gadidae Rafinesque, 1810 (до 32–44 %) и рогатковые Cottidae Bonaparte, 1831 (6–11 %). Численность видов с продолжительным жизненным циклом — тихоокеанского минтая *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814, северной палтусовидной *Hippoglossoides robustus* Gill & Townsend, 1897, желтопёрой *Limanda aspera* (Pallas, 1814), сахалинской *Limanda sakhalinensis* Hubbs, 1915 и звездчатой *Platichthys stellatus* (Pallas, 1787) камбал, а также керчаков рода *Myoxocephalus* Tilesius, 1811 — может оставаться относительно стабильной в течение длительного периода времени [Шунтов, Темных, 2018; Шунтов и др., 1993]. Численность

видов с более коротким циклом — тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Valenciennes, 1847, дальневосточной мойвы *Mallotus villosus* (Müller, 1776), дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810) и японского анчоуса *Engraulis japonicus* Temminck & Schlegel, 1846 (вида-мигранта) — подвержена значительным колебаниям [Великанов, 2006; Давыдова, 1994].

Ихтиопланктон прибрежных районов Юго-Восточного Сахалина формируется как за счёт икры и личинок морских видов рыб, попадающих на мелководья в результате дрейфа, так и за счёт резидентных видов, которые размножаются вблизи берегов. В течение многих лет у восточного побережья Сахалина проводили исключительно судовые исследования ихтиопланктона в период гидрологической весны (май — июнь) для оценки запасов *G. chalcogrammus*, реже *H. robustus*. У юго-восточного побережья острова Сахалин наиболее крупные нерестилища этих видов находятся в заливе Терпения. Основные скопления икры формируются как в центральной части залива над изобатами 60–70 м [Зверькова, 2003; Тарасюк, Пушкинов, 1982; Шунтов и др., 1993], так и севернее 48° с. ш. у западного побережья [Мухаметова, Мухаметов, 2013]. Нерест *G. chalcogrammus* и *H. robustus* совпадает по времени и в пространстве [Moukhametov, Chastikov, 2015; Mukhametov, Mukhametova, 2017]. Дрейф икры и личинок этих двух видов имеет сходное направление, и увеличение их концентраций в прибрежных районах обычно происходит одновременно [Мухаметова, 2020а, б].

В тёплый период года в воспроизводстве рыб возрастает роль мелководий. Прибрежная зона Юго-Восточного Сахалина становится местом образования нерестовых скоплений многих Pleuronectidae, *Cl. pallasii*, *M. villosus* и морской малоротой корюшки *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856) [Ким Сен Ток, 2011]. Средняя численность ихтиопланктона может достигать значительных величин — 300–400 экз.·м⁻³ и более [Мухаметова, Мухаметов, 2013]. На участке юго-восточного побережья между 46° и 48° с. ш. в составе ихтиопланктона идентифицированы икра и личинки 37 видов из 14 семейств. Вследствие роста разнообразия и численности рыб в заливе Терпения [Ким Сен Ток, 2002] происходит увеличение видового разнообразия и численности рыб с юга на север, преимущественно за счёт представителей Pleuronectidae. Аналогичные изменения отмечены в ихтиопланктоне. Суммарные концентрации ихтиопланктона и доля Pleuronectidae возрастали в северном направлении. При повсеместно высокой численности икры длиннорылой камбалы *Myxopsetta punctatissima* (Steindachner, 1879) к югу от 47° с. ш. к преобладающим формам относились также икра и личинки *Pl. stellatus* и *E. japonicus*. Максимальная численность ихтиопланктона приходилась на август. К северу от 47° с. ш. доминировали икра и личинки *G. chalcogrammus*, *H. robustus*, *Cl. pallasii* и *L. aspera*. Эта часть, в сравнении с южной, характеризовалась тем, что пик численности ихтиопланктона был смещён на май — июнь [Мухаметова, 2014, 2020а, б].

Несмотря на высокую значимость мелководных акваторий Юго-Восточного Сахалина в воспроизводстве прибрежных и морских рыб, современных данных, характеризующих развитие их икры и личинок, недостаточно. Цель настоящей работы — описать ихтиопланктон на прибрежном полигоне у восточного побережья острова Сахалин, в районе впадения реки Дудинка. В задачи исследований входило изучение сезонных изменений видового состава, численности и разнообразия ихтиопланктона, а также особенностей развития икры и личинок массовых видов рыб в связи с условиями среды обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы ихтиопланктона отбирали на морском полигоне в районе впадения реки Дудинка с мая по октябрь 2020 г. Для отбора проб использовали сеть ИКС-50 с площадью входного отверстия 0,2 м² и ячейей 0,35 мм [Расс, Казанова, 1966]. Станции были расположены на изобатах 0–0,5 м (литораль), 5 м, 10 м и 20 м. Со второй декады мая до конца июня, в период массового нереста

прибрежных видов рыб, съёмки выполняли еженедельно. В июле из-за плохих погодных условий было выполнено две съёмки — во второй и третьей декадах. С августа по октябрь отбор проб производили ежемесячно. Раз в календарный сезон пробы отбирали на четырёх разрезах (во второй декаде мая, в третьей декаде июля и в октябре), в остальные периоды — на двух центральных разрезах (рис. 1). Всего в 10 съёмках собрано 104 пробы ихтиопланктона.

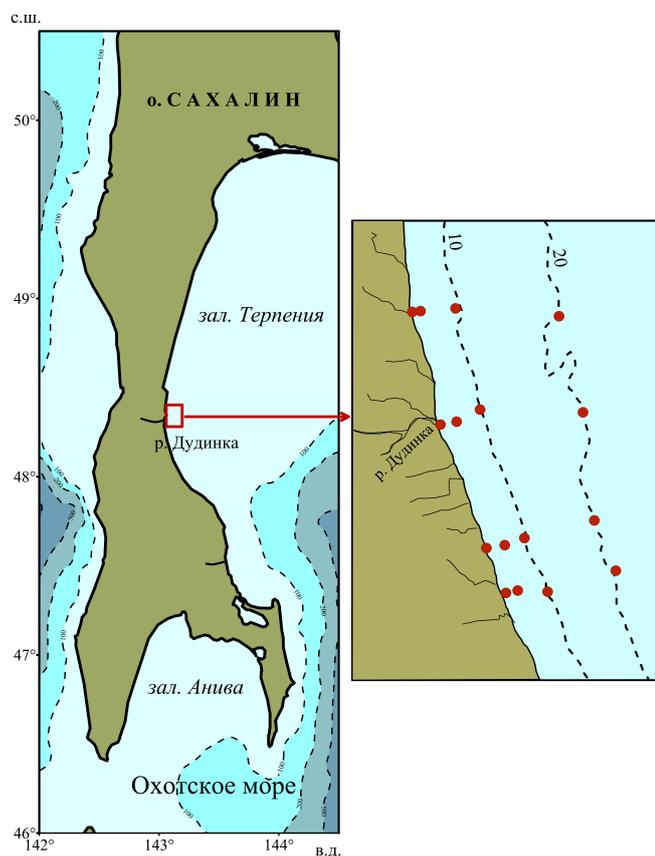


Рис. 1. Расположение полигона и станций отбора проб в районе впадения реки Дудинка в 2020 г.

Fig. 1. Scheme of ichthyoplankton sampling in the inshore site at the confluence of the Dudinka River in 2020

Над глубинами от 5 до 20 м ихтиопланктонную сеть поднимали с моторной лодки вертикально от дна до поверхности. В литоральной зоне через сеть проливали 100 л морской воды [Руководство по методам, 1983]. Пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида.

Численность ихтиопланктона пересчитывали на 1 м^3 для вертикальных ловов по формуле:

$$N = (n \times 5) / S,$$

где N — численность ихтиопланктона в 1 м^3 , экз.·м⁻³;

n — численность ихтиопланктона в улове, экз.;

S — расстояние, пройденное сетью, м;

5 — коэффициент приведения площади входного отверстия сети к 1 м^2 .

Пересчёт численности при отборе проб в литоральной зоне выполняли по формуле:

$$N = n \times 10,$$

где N — численность ихтиопланктона, экз.·м⁻³;

n — численность ихтиопланктона в улове, экз.;

10 — коэффициент приведения численности к 1 м^3 .

На каждой станции многопараметрическим зондом YSI-85 измеряли температуру, солёность и содержание кислорода от поверхности до дна с дискретностью 1 м. Кислород замеряли только в мае — июне. Для анализа использовали значения температуры и солёности, осреднённые для каждой съёмки в слое от дна до поверхности, в поверхностном и придонном горизонте. Данные по направлению и силе ветра взяты из архива погоды с сайта <https://rp5.ru/> [2021].

Камеральную обработку проб ихтиопланктона осуществляли под биноклем Olympus SZX10, оснащённым окуляр-микрометром. Икру и личинок каждого вида измеряли с точностью до 0,01 мм. Стадии развития икры определяли по принятым методикам [Расс, Казанова, 1966]. При выявлении нарушений у эмбрионов и личинок ориентировались на описания нормального развития и патологий в раннем онтогенезе рыб [Давыдова, 1994; Перцева-Остроумова, 1961].

Систематика видов дана по электронной базе WoRMS [2021]. Для выделения классов доминирования применяли шкалу Любарского, в соответствии с которой абсолютными доминантами являлись виды с относительной численностью от 64 до 100 %, доминантами — от 36 до 64 %, субдоминантами — от 16 до 36 % [Баканов, 2005]. Временем массового нереста рыб и развития ранних стадий онтогенеза считали период, в который суммарная доля икры и личинок определённого вида составляла не менее 50 % от всех учтённых в исследованиях.

Для статистической обработки использовали пакет анализа данных MS Office Excel. Для оценки достоверности разницы между средними применяли *t*-критерий Стьюдента.

На основе полученных данных по видовому составу и численности ихтиопланктона была построена кривая доминирования — разнообразия [Odum, 1983; Whittaker, 1975] и вычислены экологические индексы [Margalef, 1958; Pielou, 1966; Shannon, Weaver, 1949; Simpson, 1949] (табл. 1).

Таблица 1. Индексы биоразнообразия, применяемые для характеристики ихтиопланктона

Table 1. Indices of biodiversity used for the description of ichthyoplankton

Индекс	Формула	Обозначения	Источники
Разнообразие Шеннона — Уивера	$H = -\sum p_i \times \log_2 p_i$	p_i — доля <i>i</i> -го вида в численности	Odum, 1983; Shannon, Weaver, 1949
Выравненности Пиелу	$E = \frac{H}{\log_2 S}$	H — индекс Шеннона; S — число видов	Odum, 1983; Pielou, 1966
Доминирования Симпсона	$D = \sum_i^s \left(\frac{n_i}{N}\right)^2$	n_i — численность <i>i</i> -го вида; N — общая численность	Odum, 1983; Simpson, 1949
Видового богатства Маргалефа	$D_{Mg} = (S - 1) / \ln N$	S — число видов; N — число особей	Margalef, 1958; Odum, 1983

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Структурирующее действие на экосистему залива Терпения, в том числе на транспорт ихтиопланктона, оказывают проникающие с востока воды Восточно-Сахалинского течения, сложная система вихрей и вдольбереговое течение у западного побережья, преимущественно южного направления [Пак и др., 2017; Шевченко и др., 2020]. Вблизи реки Дудинка, как и на ранее изученных полигонах, которые расположены южнее, наблюдается достаточно сильная вариабельность параметров среды, особенно в весенний гидрологический сезон; она обусловлена смешиванием более тёплых опреснённых поверхностных вод с более холодными и солёными морскими водами из придонных горизонтов в результате смены прибрежных апвеллингов и даунвеллингов,

формирующихся под действием сгонных ветров западных направлений и нагонных ветров восточных направлений [Шевченко и др., 2021]. Главную роль в формировании прибрежных потоков, вероятно, играют ветровое воздействие с преобладанием ветров юго-восточных и восточных направлений и вдольбереговое течение с меридиональной ориентацией [Шевченко и др., 2021].

В период проведения ихтиопланктонных съёмок осреднённая для всего столба воды температура возрастала от +5,8 °С в мае до +13,3 °С в октябре при величине достоверности аппроксимации (R^2) 0,92. До августа прогрев воды происходил синхронно с увеличением температуры воздуха при коэффициенте корреляции (R), равном 0,93. Абсолютный минимум за период исследований (+0,4 °С) зарегистрирован на глубине 20 м в мае, максимум (+15,7 °С) отмечен на глубине 3 м в сентябре. На протяжении всего периода исследований в акватории наблюдали пониженные значения солёности — в среднем от 26,2 до 30,4 PSU. Минимальное значение (3,5 PSU) зафиксировано в первой декаде июня вблизи устья реки Дудинка, а максимальные (31 PSU и выше) — у дна, на глубине 13–20 м. Тренд на понижение солёности отмечен в разгар половодья, с конца мая до начала июня ($R^2 = 1$), и в период паводков, в сентябре — октябре ($R^2 = 0,93$) [Онищенко, 1987]. Если сильное опреснение затрагивало преимущественно приустьевые участки, где происходит развитие икры и личинок эвригаллиных видов рыб с донной икрой, таких как *H. japonicus*, *M. villosus* и *Cl. pallasii*, то значительные колебания температуры наблюдались во всей исследуемой акватории в местах нереста и выростных зонах как прибрежных, так и морских рыб. В результате формирования прибрежных апвеллингов под действием юго-западных ветров были зарегистрированы случаи резкого снижения температуры — до отрицательных значений в мае и с +12 °С до +2...+3 °С в июле. Преобладающие в весенний период ветры восточных румбов обеспечивают дополнительный транспорт икры и личинок морских видов в прибрежье. Положительная связь обнаружена между средней численностью ихтиопланктона и ветрами северного и восточного направлений ($R = 0,69$). Отрицательную зависимость выявили при преобладании ветров, дующих в секторе юго-восток — запад ($R = -0,65$). Численность ихтиопланктона также зависела от скорости ветра ($R = 0,64$). Максимальные плотности ихтиопланктона на глубинах 0–0,5 м регистрировали в мае — июне в период преобладания ветров северного и восточного направлений и при наиболее высоких средних скоростях (3,9–4,5 м·с⁻¹). Полученные коэффициенты корреляции указывают на значимое воздействие ветрового переноса ихтиопланктона на исследуемом участке и на преобладание транспорта из сектора север — восток.

Колебания температуры и солёности, а также ударное действие волн, в том числе характерной для данного района зыби, не относятся к оптимальным условиям для развития планктонных сообществ, в частности для пелагической икры и ранних личинок рыб [Перцева-Остроумова, 1961; Тарасюк, 1994]. К факторам, положительно влияющим на структуру ихтиопланктона в районе реки Дудинка, можно причислить близость к обширному, прикрытому с востока полуостровом Терпения шельфу, для которого характерен лучший, чем на открытых южных участках, прогрев [Ложкин и др., 2018; Шевченко и др., 2020]. Заток в залив Терпения ветви Восточно-Сахалинского течения и мощный сток реки Поронай вдоль западного берега [Пак и др., 2017] способствуют поступлению биогенов в толщу воды, которые обеспечивают высокие биомассы фитопланктона [Mukhametova et al., 2022], являющегося стартовым кормом для личинок рыб [Kim Sen Tok et al., 2017] и увеличивающего продуктивность организмов других трофических уровней — зоопланктона, бентоса, рыб.

Икра и личинки рыб встречались на полигоне в районе реки Дудинка с мая по сентябрь. В ихтиопланктоне были идентифицированы 17 видов рыб из 5 семейств. Кроме пелагической икры, в состав уловов входила донная икра сельди *Cl. pallasii* и камбалы Шренка *Pseudopleuronectes schrenki* (Schmidt, 1904). Появление донной икры в толще воды обычно для видов с литоральными нерестилищами — *Cl. pallasii*, *M. villosus*, *H. japonicus*, рыбы-лапши *Salangichthys*

microdon (Bleeker, 1860) — в периоды массового нереста [Мухаметова, 2020b; Мухаметова, Баланов, 2013]. По числу видов (12; ≈ 71 % таксономического состава) преобладали представители семейства Pleuronectidae. В октябре ихтиопланктон в уловах отсутствовал. Период повышенного видового обилия длился с мая до конца июля и сопровождался несущественными колебаниями: количество видов составляло 7–10. За исключением нескольких низкореальных видов камбал [желтополосой *Pseudopleuronectes herzensteini* (Jordan et Snyder, 1901), тёмной *Pseudopleuronectes obscurus* (Herzenstein, 1890), *Ps. schrenki* и *M. punctatissima*], характерных для ихтиоценов и ихтиопланктонных комплексов южных районов Охотского моря и Татарского пролива, идентифицированные виды были типичны для шельфа Восточного Сахалина. Многие виды Pleuronectidae были представлены одновременно икрой и личинками.

Максимальная численность ихтиопланктона, 61,17 экз. \cdot м⁻³, приходилась на май (табл. 2). В это же время была зафиксирована наиболее высокая неоднородность в его пространственном распределении, обусловленная превалярованием заносных морских видов (в основном икры *G. chalcogrammus* и *H. robustus*) и низкой интенсивностью нереста рыб на мелководье. Стандартное отклонение в мае вдвое превышало среднюю численность ихтиопланктона. Развитие нереста камбал прибрежного комплекса в июне — августе привело к более равномерному распределению уловов. Тем не менее вариации численности икры и личинок по станциям оставались значительными в течение всего периода исследований. Существенное снижение концентраций началось в августе на фоне завершения нереста пелагофилов.

Таблица 2. Видовой состав, численность и показатели видового разнообразия ихтиопланктона на прибрежном полигоне в районе впадения реки Дудинка в 2020 г. (числитель — икра в % от общей численности икры; знаменатель — личинки в % от общей численности личинок)

Table 2. Species composition, abundance, and indices of the ichthyoplankton species diversity in the in-shore site at the confluence of the Dudinka River in 2020 (numerator denotes eggs, % of the total abundance of eggs; denominator denotes larvae, % of the total abundance of larvae)

Вид	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	В среднем за период, %
Семейство Clupeidae — сельдевые						
<i>Clupea pallasii</i> Valenciennes, 1847 — тихоокеанская сельдь	$\frac{12,67}{0,79}$	$\frac{1,63}{0}$	—	—	—	$\frac{7,50}{0,30}$
Семейство Gadidae — тресковые						
<i>Gadus chalcogrammus</i> Pallas, 1814 — тихоокеанский минтай	$\frac{61,03}{62,88}$	$\frac{3,75}{1,96}$	$\frac{1,55}{0}$	$\frac{3,28}{0}$	—	$\frac{35,47}{24,15}$
Семейство Cottidae — рогатковые						
<i>Bero elegans</i> (Steindachner, 1881) — элегантный бычок	—	$\frac{0}{39,22}$	—	—	—	$\frac{0}{8,00}$
<i>Gymnocanthus pistilliger</i> (Pallas, 1814) — нитчатый шлемоносец	$\frac{0}{0,40}$	—	—	—	—	$\frac{0}{0,15}$
Семейство Liparidae — липаровые						
<i>Liparis latifrons</i> Schmidt, 1950 — широколобый липарис	$\frac{0}{0,40}$	—	—	—	—	$\frac{0}{0,15}$
Семейство Pleuronectidae — камбаловые						
<i>Glyptocephalus stelleri</i> (Schmidt, 1904) — дальневосточная длинная камбала	—	—	$\frac{1,70}{0,75}$	$\frac{21,31}{0}$	$\frac{2,22}{0}$	$\frac{1,05}{0,30}$
<i>Hippoglossoides robustus</i> Gill & Townsend, 1897 — северная палтусовидная камбала	$\frac{25,33}{34,76}$	$\frac{0,12}{1,96}$	—	—	—	$\frac{14,24}{13,53}$

Продолжение на следующей странице...

Вид	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	В среднем за период, %
<i>Limanda aspera</i> (Pallas, 1814) — желтопёрая камбала	–	$\frac{23,46}{0,98}$	$\frac{12,33}{67,41}$	$\frac{75,41}{0}$	$\frac{97,78}{100,00}$	$\frac{11,52}{28,99}$
<i>Limanda sakhalinensis</i> Hubbs, 1915 — сахалинская лиманда	–	$\frac{4,81}{0}$	$\frac{0,30}{0}$	–	–	$\frac{1,21}{0}$
<i>Liopsetta pinnifasciata</i> (Кнер, 1870) — полосатая камбала	$\frac{0}{0,77}$	–	–	–	–	$\frac{0}{0,29}$
<i>Myzopsetta proboscidea</i> (Gilbert, 1896) — хоботная камбала	–	$\frac{5,18}{0,98}$	–	–	–	$\frac{1,25}{0,20}$
<i>Myzopsetta punctatissima</i> (Steindachner, 1879) — длиннорылая камбала	$\frac{0,35}{0}$	$\frac{27,61}{6,86}$	$\frac{81,72}{31,09}$	–	–	$\frac{18,98}{13,84}$
<i>Platichthys stellatus</i> (Pallas, 1787) — звездчатая камбала	$\frac{0,44}{0}$	$\frac{3,79}{15,69}$	$\frac{0,30}{0}$	–	–	$\frac{1,21}{3,20}$
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i> Pallas, 1814 — четырёхбугорчатая камбала	$\frac{0,15}{0}$	–	–	–	–	$\frac{0,08}{0}$
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i> (Jordan et Snyder, 1901) — желтополосая камбала	$\frac{0,03}{0}$	$\frac{10,07}{2,94}$	$\frac{2,10}{0,75}$	–	–	$\frac{2,76}{0,90}$
<i>Pseudopleuronectes obscurus</i> (Herzenstein, 1890) — тёмная камбала	–	$\frac{0}{23,53}$	–	–	–	$\frac{0}{4,80}$
<i>Pseudopleuronectes schrenki</i> (Schmidt, 1904) — камбала Шренка	–	$\frac{19,58}{5,88}$	–	–	–	$\frac{4,73}{1,20}$
Икра, ($M \pm \sigma$) экз.·м ⁻³	59,21 ± 126,2	23,54 ± 15,81	15,65 ± 14,41	3,81 ± 4,13	1,41 ± 2,02	21,11 ± 23,31
Личинки, ($M \pm \sigma$) экз.·м ⁻³	1,97 ± 1,49	0,80 ± 0,92	2,09 ± 3,40	–	0,09 ± 0,14	0,99 ± 1,00
Весь ихтиопланктон, ($M \pm \sigma$) экз.·м ⁻³	61,17 ± 125,89	26,60 ± 16,46	17,73 ± 15,03	3,81 ± 4,13	1,50 ± 2,16	22,10 ± 24,10
Количество видов	10	12	7	3	2	17
Индексы						
Разнообразия Шеннона — Уивера	1,393	2,837	1,092	0,944	0,146	–
Выравнивания Пиелу	0,419	0,791	0,389	0,596	0,146	–
Доминирования Симпсона	0,454	0,177	0,610	0,615	0,959	–
Видового богатства Маргалефа	2,188	3,353	2,087	1,494	2,466	–

Максимальный вклад в суммарную численность ихтиопланктона вносили представители семейства Pleuronectidae, доминировавшие большую часть периода исследований. Снижение их доли зарегистрировано только в мае — во второй декаде, при высоких концентрациях икры *G. chalcogrammus*, и в третьей декаде, при массовом появлении в толще воды донной икры *Cl. pallasii*.

В течение всего времени исследований от 88 до 100 % суммарной численности ихтиопланктона приходилось на икру рыб. В разные периоды в число превалирующих форм (абсолютных доминантов, доминантов и субдоминантов) вошла икра минтая *G. chalcogrammus*, *H. robustus*, *M. punctatissima*, а также желтопёрой *L. aspera* и дальневосточной длинной *Glyptocephalus stelleri* (Schmidt, 1904) камбал. Икра *G. chalcogrammus* преобладала в мае, формируя 61 % суммарной численности икры. В июне, на фоне увеличения интенсивности нереста прибрежных видов семейства Pleuronectidae, в число доминантов вошла икра *M. punctatissima* (39 %).

В июле на икру *M. punctatissima* приходилось уже 82 % от всей учтённой икры рыб. В августе и сентябре абсолютным доминантом была икра *L. aspera* — 75 и 98 % соответственно.

В личиночном составе преобладали в основном виды, имевшие высокую численность икры: *G. chalcogrammus* и *H. robustus* в мае, *Pl. stellatus* в июне, *L. aspera* и *M. punctatissima* в июле и сентябре. В июне в личиночном составе отмечен рост численности сублиторальных видов с донной и придонной икрой — элегантного бычка *Bero elegans* (Steindachner, 1881) (39 % от суммарной численности личинок) и *Ps. obscurus* (24 %). В мае и июне доля личинок в суммарной численности ихтиопланктона держалась на уровне 3 %. Увеличение до 12 %, обусловленное массовым выклевом *L. aspera* и *M. punctatissima*, зафиксировано в июле. Рост концентраций икры этих видов начался ещё в предыдущем периоде. Средняя численность икры *M. punctatissima* возрастала с 0,2 экз. \cdot м⁻³ в мае до 7,1 экз. \cdot м⁻³ в июне и до 12,8 экз. \cdot м⁻³ в июле. В мае икра *L. aspera* отсутствовала, в июне её численность составляла 2,1 экз. \cdot м⁻³, в июле — 1,9 экз. \cdot м⁻³.

По числу видов район реки Дудинка уступал прибрежной акватории, расположенной южнее 48° с. ш., где таксономический список мог включать икру и личинок 20–23 видов рыб, в том числе за счёт воспроизводства в летний период южных мигрантов [Мухаметова, 2014]. В то же время численность икры и личинок *G. chalcogrammus* и многих Pleuronectidae в районе впадения реки Дудинка была значительно выше из-за близости этого участка к основным нерестилищам, находящимся к северо-востоку от полигона [Зверькова, 2003; Ким Сен Ток, 2011]. У реки Дудинка осреднённая за период с мая по октябрь численность икры *G. chalcogrammus* превышала таковую вблизи реки Долинка, расположенной в 50 км к югу, более чем в 100 раз, а численность личинок — более чем в 1000 раз; численность икры *H. robustus* была выше в 7 раз, а её личинок — в 32 раза; численность икры и личинок *L. aspera* была выше в 19 и 161 раз соответственно. Средняя численность икры *Pl. stellatus* превышала её концентрацию в районе реки Долинка в 248 раз, икры *M. punctatissima* — в 8 раз, икры *L. sakhalinensis* — в 11 раз, причём личинки этих видов у реки Долинка встречены не были.

Для видов, представленных в ихтиопланктоне вблизи реки Дудинка, характерно икрометание в условиях морской солёности, за исключением *Cl. pallasii*, нерест которой происходит в широком диапазоне солёности, и *L. pinnifasciata*, икра которой переносит небольшое опреснение [Перцева-Остроумова, 1961]. Половозрелые особи нескольких прибрежных видов камбал (*Pl. stellatus*, *L. obscura* и *M. punctatissima*) могут встречаться на сильно опреснённых участках, однако развитие их икры и личинок происходит только при морской солёности.

У Юго-Восточного Сахалина икрометание и максимальная численность личинок большинства рыб приходятся на гидрологическую весну — время хорошей обеспеченности кормовыми ресурсами (фитопланктоном и личиночными формами беспозвоночных). Медленное увеличение температуры воды в прибрежье Юго-Восточного Сахалина [Шевченко и др., 2021] является причиной продолжительного течения весеннего гидрологического сезона — с начала мая до конца июля [Пищальник, Бобков, 2000]. В то же время прогрев мелководных участков, влияющий на сроки массового нереста рыб, может отличаться от среднемноголетнего на период от 8–10 дней до 3–4 недель [Ложкин и др., 2018]. По этой причине установить чёткие границы биологических сезонов довольно трудно. У юго-восточного побережья Сахалина формирование летнего состава ихтиопланктона может происходить с конца июня до конца июля [Мухаметова, 2020a, b]. В зависимости от географического положения района период икрометания и число сезонно-нерестовых группировок у одних и тех же видов могут существенно меняться. У представителей семейства Pleuronectidae зарегистрировано увеличение числа таких группировок с севера на юг [Дьяков, 2011].

На полигоне в районе реки Дудинка выделено четыре группы видов по сезонности нереста и нахождению икры и личинок в планктоне (табл. 3).

Таблица 3. Экологические группы в ихтиопланктоне на прибрежном полигоне в районе впадения реки Дудинка в 2020 г. (серый цвет — период встречаемости; красным выделены периоды максимальных концентраций икры и личинок; числитель — доля от суммарно учтённой икры данного вида; знаменатель — доля от суммарно учтённых личинок)

Table 3. Ecological groups of ichthyoplankton in the inshore site at the confluence of the Dudinka River in 2020 (grey cells show the period of occurrence; red cells show the periods of maximum concentrations of eggs and larvae; numerator denotes the proportion of total eggs of the species; denominator denotes the proportion of larvae)

Вид	Фаза развития	Характер присутствия	Биотоп	Широтная зональность	Гидрологические сезоны									
					Весна						Лето			
					V		VI			VII		VIII	IX	
					2-я декада	3-я декада	1-я декада	2-я декада	3-я декада	2-я декада	3-я декада	3-я декада	2-я декада	
Зимне-весенний нерест														
<i>Gymnocanthus pistilliger</i>	лич.	резидентный	СЛ	АБ	100									
<i>Liopsetta pinnifasciata</i>	лич.	резидентный	СЛ	НБ	100									
<i>Liparis latifrons</i>	лич.	заносной	ЭЛ	ШБ	100									
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	икра	заносной	ЭЛ	ШБ	100									
Весенний нерест														
<i>Hippoglossoides robustus</i>	икра, лич.	заносной	ЭЛ	АБ	99,7 95,6	0,3 4,4								
<i>Gadus chalcogrammus</i>	икра, лич.	заносной	ЭЛ	ШБ	95,4 97,5		3,8 2,5		0,6 0		0,2 0			
<i>Clupea pallasii</i>	икра, лич.	резидентный	Н	АБ	92,0 100		8,0 0							
<i>Pseudopleuronectes obscurus</i>	лич.	резидентный	СЛ	НБ		100								
<i>Pseudopleuronectes schrenki</i>	икра, лич.	резидентный	ЭЛ	НБ			100 100							
<i>Bero elegans</i>	лич.	резидентный	СЛ	НБ				100						
<i>Myzopsetta proboscidea</i>	икра, лич.	резидентный	СЛ	ВБ				100 100						
<i>Limanda sakhalinensis</i>	икра	резидентный	ЭЛ	ШБ			90,1		9,9					
<i>Platichthys stellatus</i>	икра, лич.	резидентный	СЛ	АБ	14,8 0		82,5 87,5		2,7 12,5					
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	икра, лич.	резидентный	СЛ	НБ		0,4 0	91,8 75,0		7,8 25,0					
<i>Myzopsetta punctatissima</i>	икра, лич.	резидентный	СЛ	НБ	0,9 0		44,8 14,4		54,3 85,6					
Весенне-летний нерест														
<i>Limanda aspera</i>	икра, лич.	резидентный	ЭЛ	ШБ			68,9 1,0		14,8 95,8		11,0 0	5,3 3,2		
Летний нерест														
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	икра, лич.	заносной	ЭЛ	ШБ					38,6 100		59,1 0	2,3 0		

Примечание. Биотоп: ЭЛ — элиторальный; СЛ — сублитторальный; Н — неритический. Широтная зональность: АБ — арктическо-бореальный вид; ВБ — высокобореальный; ШБ — широкобореальный; НБ — низкобореальный.

Note. Biotope: ЭЛ, elittoral; СЛ, sublittoral; Н, neritic. Biogeographical region: АБ, arctic-boreal species; ВБ, high-boreal; ШБ, wide-boreal; НБ, low-boreal.

Группа с зимне-весенним типом нереста была представлена личиночными формами двух резидентных видов, *G. pistilliger* и *L. pinnifasciata*, а также заносными личинками широколобого липариса *Liparis latifrons* Schmidt, 1950 и икрой четырёхбугорчатой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* Pallas, 1814. Икра и личинки этой группы у юго-восточного побережья Сахалина массово встречаются в апреле, и к началу исследований в районе реки Дудинка их численность уже находилась на минимуме.

Наиболее обширной была группа с преобладанием весеннего нереста, включавшая 11 видов (65 % видового состава). В неё входили как резидентные, так и заносные формы. Для заносных, типично морских *G. chalcogrammus* и *H. robustus* характерен более ранний нерест вдали от слабо прогретых мелководий, поэтому численность их икры и личинок в прибрежье была максимальной в начале гидрологической весны — в мае. Из резидентных видов в группу с ранневесенним нерестом попала *Cl. pallasii*, распространённая в арктическо-бореальных водах и раньше других прибрежных видов подошедшая на нерест к литоральным нерестилищам.

Максимальная численность икры и личинок большинства весенне-нерестящихся видов, относящихся к семейству Pleuronectidae, за исключением одного представителя Cottidae, *B. elegans*, приходилась на июнь. Среди них выделялись виды с коротким (в пределах одной декады) и длительным (до трёх месяцев) периодом нахождения икры и личинок в планктоне. Непродолжительную встречаемость имели три низкобореальных вида, *Ps. obscurus*, *Ps. schrenki* и *B. elegans*, основной ареал которых находится южнее, и один высокобореальный вид, хоботная камбала *Muzopsetta proboscidea* (Gilbert, 1896), характеризующаяся высокой численностью у побережья Северо-Восточного Сахалина [Mukhametov, Mukhametova, 2017] и в северной части Охотского моря. В заливе Терпения эти виды малочисленны [Ким Сен Ток, 2011]. В ихтиопланктоне их численность также невысока. Нерест и развитие пелагических личинок, вероятно, проходят в сжатые сроки. Икра и личинки многих резидентных видов Pleuronectidae с весенним типом нереста характеризовались достаточно продолжительным периодом встречаемости — два-три месяца (табл. 3). В эту группу вошли *L. sakhalinensis*, *Pl. stellatus*, *Ps. herzensteini* и *M. punctatissima*, часто имеющие высокую численность в прибрежных ихтиоценозах и, соответственно, в ихтиопланктоне присахалинских вод.

По характеру нереста в районе реки Дудинка несколько выделялась *L. aspera*. Обычно этот вид сменяет в составе доминантов *M. punctatissima*, так как пик нереста *L. aspera* приходится на более поздний период. В 2020 г. на исследуемом полигоне высокая численность икры и личинок *L. aspera* была зарегистрирована в июне и совпадала с высокой численностью икры и личинок весенне-нерестящихся видов — *Pl. stellatus*, *L. sakhalinensis* и *Ps. herzensteini*. Однако *L. aspera* отличалась от перечисленных видов тем, что её ранние стадии развития продолжали встречаться до середины сентября; это даёт основание выделить *L. aspera* из общей группы прибрежных камбал как вид с продолжительным весенне-летним нерестом. Срок встречаемости икры и личинок *L. aspera* достигал четырёх месяцев. Длительный период нереста *L. aspera* на данном участке связан с наличием двух нерестовых подходов в заливе Терпения. Продолжительность нахождения ранних стадий развития *L. aspera* в поверхностных слоях залива оценена в 130 дней [Тарасюк, 1997].

К видам с летним нерестом отнесена *Gl. stelleri*. При появлении личинок в июле основные концентрации икры на этом участке приходились на август, а единичные икринки продолжали встречаться и в сентябре. Поскольку у северо-восточного побережья Сахалина икра *Gl. stelleri* регистрируется в июне на глубинах 50 м и более, можно предположить, что и в заливе Терпения нерест начинается в этот же период или раньше, но на удалении от берегов. При низкой численности икры на местах нереста вероятность их обнаружения в прибрежной зоне также мала.

Формирование осеннего ихтиопланктонного комплекса, включающего в водах Восточного Сахалина личинок полужелудочных бычков рода *Hemilepidotus* Cuvier, 1829 и терпугов, преимущественно рода *Hexagrammos* Tilesius, 1810, на исследуемом полигоне не зарегистрировано.

Некоторые виды в районе реки Дудинка имели более продолжительный, чем в других районах, период встречаемости ранних стадий развития. Икра и личинки *M. punctatissima*, *Ps. herzensteini* и *Gl. stelleri* встречались на полигоне в течение трёх месяцев. Даже икра и личинки *Pl. stellatus*, относящейся к видам со сжатым нерестовым периодом (массовый нерест около 20 сут, всего около 45 сут) [Юсупов, 2011], в районе исследований характеризовались длительным периодом встречаемости — с мая до конца июля. Продолжительный нерест у *G. chalcogrammus* отмечен для северо-восточного побережья Сахалина, а у *L. aspera* известен для залива Терпения [Тарасюк, 1997; Шунтов и др., 1993].

У заносных видов — *H. robustus*, *G. chalcogrammus*, *Pl. quadrituberculatus* и *Gl. stelleri* — максимальную численность на полигоне давали завершающие стадии развития икры. Во многих районах Сахалина нерест *H. robustus*, продолжающийся в северной части Охотского моря с середины мая до середины июля [Юсупов, 2018], по времени и пространственно совпадает с икрометанием *G. chalcogrammus* [Moukhametov, Chastikov, 2015]. Нерестилища *H. robustus* находятся преимущественно на глубинах более 30 м в северо-восточной, а в последние годы и в северо-западной части залива Терпения [Тарасюк, Пушников, 1982; Moukhametov, Chastikov, 2015]. Учитывая длительный период развития икры *G. chalcogrammus* и *H. robustus* [Зверькова, 2003; Юсупов, 2018], можно сказать, что на прилежащих к полигону участках их икрометание, вероятно, началось не позднее середины апреля. Максимальная численность икры *G. chalcogrammus* и *H. robustus* вблизи реки Дудинка пришлась на начальные этапы сезонного опреснения побережья, которое во второй декаде мая прослеживалось только в поверхностных слоях, тогда как глубже сохранялись достаточно стабильные термогалинные условия [Шевченко и др., 2021]. Вдольбереговое течение южного направления, а также северные, северо-восточные и восточные ветры с суммарной повторяемостью 91 %, дующие даже с не очень высокой скоростью, в среднем $4,5 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$, могли поддерживать довольно стабильное перемещение ихтиопланктона в южном и юго-западном направлении.

У видов, размножающихся непосредственно на мелководьях, *M. punctatissima* и *Pl. stellatus*, скопления образовывала икра на начальных стадиях. У некоторых видов в течение всего периода наблюдений относительно высокой была численность как начальных, так и завершающих стадий. Так, у *L. aspera* уже в середине июня близкие доли, более 40 %, имели I и III стадии развития. К концу июня доля I стадии (41 %) незначительно превышала долю III стадии (32 %). К середине июля произошло сокращение завершающих стадий. В конце июля наиболее высоким, 29 %, был вклад IV стадии, тогда как относительная численность остальных стадий оставалась на уровне 21–26 %. В июне, при максимальной частоте съёмов, так и не удалось зарегистрировать преобладание I стадии развития, что могло быть результатом постоянного поступления икры *L. aspera* с северных участков, где находится основной район воспроизводства этого вида [Ким Сен Ток, 2002, 2011]. Высокий относительный вклад I стадии развития у *L. aspera* отмечали на полигоне только с конца августа, в период остаточного икрометания. Сходное соотношение стадий развития было зафиксировано и для *Ps. herzensteini* с той разницей, что уже в июле численность икры этого вида снизилась.

Пространственное распределение ихтиопланктона по глубинам определялось сезонными особенностями воспроизводства рыб в водах Восточного Сахалина. По осреднённому за период с мая по сентябрь показателю, наиболее продуктивными были минимальные глубины: значение составляло около $52 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-3}$. Над изобатами 5–10 м средние концентрации ихтиопланктона держались на уровне 21–22 $\text{экз}\cdot\text{м}^{-3}$; к 20-метровой глубине они снижались почти

вдвое — до $13 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$. На мелководных участках встречалась в основном икра рыб. Личинки были редки. С мая до конца июня более высокие плотности ихтиопланктона зафиксированы у уреза воды. Максимальная численность икры, более $260 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$, отмечена в середине мая (рис. 2).

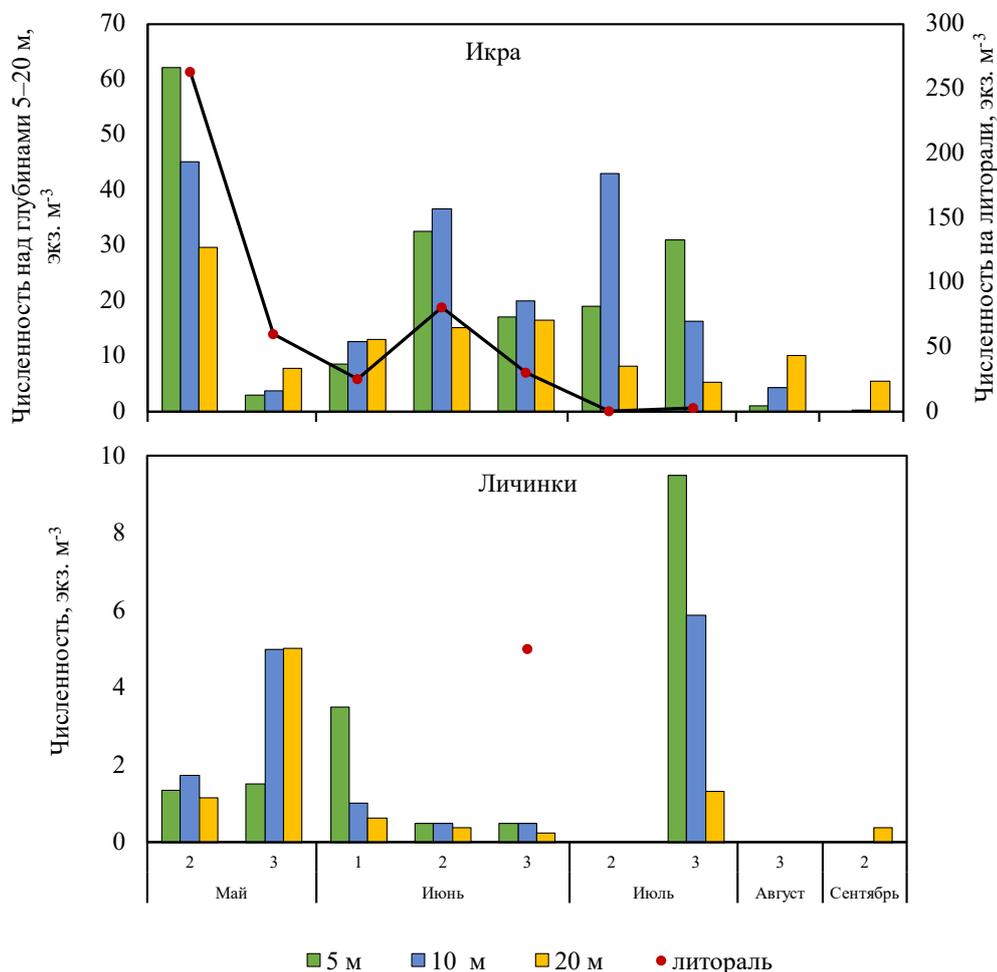


Рис. 2. Динамика численности ихтиопланктона ($\text{экз.}\cdot\text{м}^{-3}$) над глубинами 0,5–20 м на прибрежном полигоне в районе впадения реки Дудинка в период с мая по сентябрь 2020 г. (цифры на оси абсцисс — декады)

Fig. 2. Dynamics of ichthyoplankton abundance ($\text{ind.}\cdot\text{m}^{-3}$) at isobaths of 0.5–20 m in the inshore site at the confluence of the Dudinka River in May–September 2020 (numbers on the abscissa are decades)

Пелагическая икра большинства *Pleuronectidae* и *G. chalcogrammus* попадала на минимальные глубины с нагонными ветрами. Донная икра доминировала в период массового нереста *Cl. pallasii* (в мае) и *Ps. schrenki* (в начале июня). В июле отмечено увеличение концентраций икры в диапазоне глубин 5–10 м, в августе и сентябре — над изобатами более 10 м. В мае близкие плотности личинок зафиксированы во всём диапазоне глубин от 5 до 20 м. В начале июня зарегистрирован рост концентраций на 5-метровой изобате за счёт массового выклева личинок *Ps. obscurus*. Максимальная численность личинок пришлась на конец июля, когда высокие плотности имели личинки нескольких видов прибрежных камбал — *L. aspera*, *M. punctatissima* и *Ps. herzensteini*.

В начале исследований (вторая декада мая) численность икры *G. chalcogrammus* и *H. robustus* достигала максимальных величин. Преобладали икринки на завершающих стадиях развития (III и IV), их суммарная доля превышала 93 % у *G. chalcogrammus* и 86 % у северной палтусовидной камбалы. В начале гидрологической весны, когда прибрежные акватории

ещё слабо прогреты и подвержены воздействию пресноводного стока, нерест рыб с пелагической икрой (*H. robustus*, *G. chalcogrammus*, *Pl. quadrituberculatus* и *Gl. stelleri*) происходит за пределами 50-метровой изобаты. Камбалы прибрежного комплекса (*Pl. stellatus*, *M. punctatissima*, *L. aspera*, *L. sakhalinensis* и *Ps. herzensteini*) также начинают икрометание на глубинах более 15–20 м. На данном этапе прибрежная акватория становится местом высоких концентраций икры и личинок видов, откладывающих донную икру на литоральных нерестилищах. В районе реки Дудинка из данной группы встречалась только *Cl. pallasii*. На других участках эту нишу также могут занимать *M. villosus* и *H. japonicus* [Мухаметова, 2020a]. В мае максимальные концентрации образуются на литорали из-за переноса пелагической икры морских видов преобладающими восточными ветрами и течениями. В июне возрастает роль 5–10-метровых изобат. В июле на глубины 5–10 м смещаются основные концентрации ихтиопланктона. В разгар гидрологического лета, в августе, по мере прогрева толщи воды производители начинают отходить глубже. Репродуктивное значение мелководий снижается. Основные концентрации икринок и личинок от остаточного нереста формируются над изобатами 10–20 м (рис. 2).

Выживаемость ранних стадий развития рыб является одним из важных показателей эффективности нереста, определяющих урожайность пополнений. Образование эмбриональных патологий и высокую гибель икры и личинок в природных условиях могут вызывать резкие перепады температур и солёности, сильные волнения, недостаток кормовых объектов и другие факторы. При неблагоприятных условиях смертность икры может достигать 90–100 % [Давыдова, 1994]. Средняя смертность икры *G. chalcogrammus* на полигоне вблизи реки Дудинка (29,2 %) совпадает со средней смертностью в водах Северо-Восточного Сахалина (29 %); значение для икры *L. aspera* ниже (19,5 % против 30,2 %) [Davydova, Cherkashin, 2007]. В мае в районе реки Дудинка доля нежизнеспособных икринок *G. chalcogrammus* (1,6 %) и *H. robustus* (1,8 %) была также ниже, чем в заливе Анива (8,3 % у *G. chalcogrammus* и 2,1 % у *H. robustus*). В то же время доля постэмбриональных нарушений была достаточно высокой, особенно у *H. robustus* (табл. 4).

Таблица 4. Характеристики личинок массовых видов рыб в периоды высокой численности на прибрежном полигоне в районе впадения реки Дудинка в 2020 г.

Table 4. Larvae characteristics of abundant fish species during periods of high abundance in the inshore site at the confluence of the Dudinka River in 2020

Вид	Месяц	Декада	Длина, мм, min–max $M \pm \sigma$	Средний вес 1 особи, мг, $M \pm \sigma$	Предличинки, %	Предличинки с патологиями, %
<i>Gadus chalcogrammus</i>	Май	2-я	$\frac{2,20-5,15}{3,78 \pm 0,84}$	$0,510 \pm 0,418$	70,6	5,9
		3-я	$\frac{3,2-5,9}{4,51 \pm 0,66}$	$0,460 \pm 0,177$	100,0	–
<i>Hippoglossoides robustus</i>	Май	2-я	$\frac{1,24-4,87}{3,33 \pm 1,20}$	$0,223 \pm 0,139$	72,2	38,9
		3-я	$\frac{3,5-5,3}{4,60 \pm 0,72}$	$0,257 \pm 0,106$	76,9	–
<i>Limanda aspera</i>	Июль	3-я	$\frac{0,9-3,5}{2,15 \pm 0,69}$	$0,050 \pm 0,019$	69,0	48,3
<i>Myxopsetta punctatissima</i>			$\frac{1,1-4,2}{2,16 \pm 0,59}$	$0,049 \pm 0,034$	10,0	20,0
<i>Platichthys stellatus</i>	Июнь	1-я	$\frac{1,8-4,05}{2,85 \pm 0,80}$	$0,139 \pm 0,086$	–	14,3
<i>Pseudopleuronectes obscurus</i>			$\frac{2,3-3,1}{2,72 \pm 0,33}$	$0,063 \pm 0,025$	100,0	–

Можно предполагать, что одновременное увеличение числа особей с патологиями у *G. chalcogrammus* и *H. robustus*, имеющих сходные районы нереста и направление дрейфа ранних стадий развития, связано с попаданием их икры и личинок в неблагоприятные условия. В мае на полигоне самыми распространёнными видами воздействия, снижающими выживаемость икры и личинок рыб, являлись ударное действие волн и резкие перепады температуры и солёности в районе апвеллингов и даунвеллингов. Учитывая длительный период развития икры при низких температурах и значительные расстояния переноса, негативные факторы могли действовать и за пределами полигона.

Уровень смертности икры прибрежных Pleuronectidae был выше, что может быть связано с высокой интенсивностью нереста непосредственно на полигоне и с преобладанием более чувствительных к любым видам воздействия начальных стадий развития в течение всего периода исследований. Тем не менее условия для развития икры вблизи реки Дудинка можно считать более благоприятными, чем на южных участках. В заливе Анива доля нежизнеспособных икринок *L. aspera* во второй декаде июля превышала смертность в районе реки Дудинка вдвое (46 % против 23 %), *M. punctatissima* во второй декаде июня — более чем в 2,5 раза (44 % против 17 %). Более уязвимыми оказались эмбрионы Pleuronectidae перед выходом из оболочек и личинки на этапе перехода на экзогенное питание. Доля нежизнеспособных личинок (14–48 %) была сопоставима или выше смертности икры (17–30 %). Увеличение гибели на ранних этапах эмбриогенеза на полигоне совпадает с известными критическими периодами [Chambers et al., 2001].

По сравнению со значениями для прибрежных лагунных акваторий юго-восточной части острова Сахалин [Мухаметова, Баланов, 2013], период встречаемости ихтиопланктона вблизи реки Дудинка продолжался на месяц дольше, а наибольшее видовое разнообразие формировалось на месяц позже. Значения индексов разнообразия (2,84), выравненности (0,79) и видового богатства (3,35) были наиболее высокими в июне — при максимальном числе видов (12) и при численности ($26,60 \pm 16,46$) экз. \cdot м⁻³, близкой к средней за период величине (табл. 2). На высокое биотическое разнообразие в этот период указывала и минимальная величина индекса доминирования Симпсона (0,18). Сравнительно невысокие показатели индексов видового богатства в данном районе исследований обусловлены снижением количества видов в ихтиофауне дальневосточных морей на мелководных участках по сравнению с таковым на глубоководных [Ашихмина, 2009]. Минимальное разнообразие и выравненность зафиксированы в сентябре, когда в уловах преобладали икра и личинки *L. aspera* и индекс доминирования достигал 0,96.

Кривая доминирования — разнообразия ихтиопланктона Восточного Сахалина занимает высокое положение на графике (рис. 3).

Форма кривой доминирования — разнообразия ихтиопланктона близка к модели «разломанного стержня», которая характерна для естественных сообществ. Большинство видов были равномерно распределены в ранжированном порядке доминирования. Доля икры и личинок четырёх массовых видов — *G. chalcogrammus*, *M. punctatissima*, *H. robustus* и *L. aspera* — формировала 77 % накопленного обилия. На следующие восемь видов приходилось 22 % накопленной численности, на последние пять видов — всего 0,4 %. Резкое снижение численности начиналось только с *Ps. obscurus*, занимавшей 13-ю позицию в ранжированном списке. Наличие нескольких видов с высокой численностью и многих видов с низкой численностью является характерной чертой сообществ бореальной области [Odum, 1983].

В целом основу сообщества в районе реки Дудинка формировали ранние стадии развития четырёх видов рыб с разным статусом и особенностями динамики численности. В мае основные концентрации, существующие непродолжительное время (в течение второй декады), давали заносимые с мористых участков икра и личинки *G. chalcogrammus* и *H. robustus* — 72 и 28 экз. \cdot м⁻³ соответственно. К третьей декаде мая средняя концентрация икры *G. chalcogrammus* сократилась

в 24 раза, *H. robustus* — в 9,5 раза. В июне и июле доминировали икра и личинки резидентных *M. punctatissima* и *L. aspera*, которые не образуют скоплений с высокой плотностью, но имеют относительно стабильную численность на протяжении нескольких месяцев. Декадные концентрации икры и личинок *M. punctatissima* с начала июня до конца июля в сумме варьировали от 6,3 до 15,8 экз. \cdot м⁻³. У *L. aspera* колебания численности были выражены сильнее. С середины июня до сентября суммарная численность икры и личинок данного вида варьировала от 0,9 до 11,9 экз. \cdot м⁻³. Доминирующие формы являлись обычными для Восточного Сахалина [Davydova, Cherkashin, 2007; Moukhametov, Chastikov, 2013]. Анализ структуры и показателей видового обилия ихтиопланктона на полигоне вблизи реки Дудинка позволяет отнести его к типичным естественным сообществам.

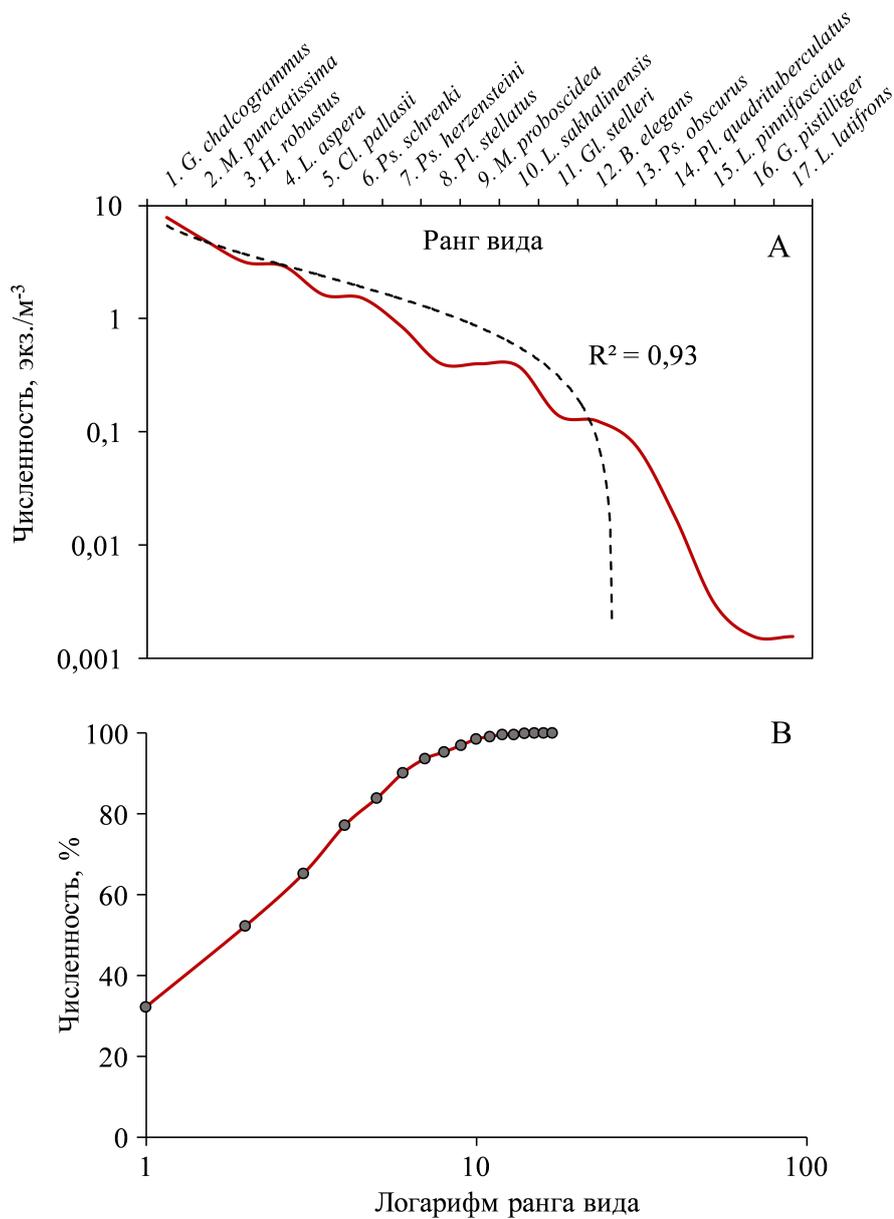


Рис. 3. Кривая доминирования — разнообразия (А) и накопленное обилие видов (В) ихтиопланктона на морском полигоне в районе впадения реки Дудинка в 2020 г.

Fig. 3. Dominance–diversity curve (A) and species accumulation curve (B) in the inshore site at the confluence of the Dudinka River in 2020

Вывод. Развитие ихтиопланктона в районе реки Дудинка происходило в условиях значительных колебаний температуры в результате формирования прибрежных апвеллингов и даунвеллингов при стонно-нагонных явлениях. Максимальные колебания температуры были зарегистрированы в течение всей гидрологической весны, с мая по июль, а солёности — в июне, в период половодья. Дополнительным негативным воздействием в весенний период являлось воздействие волн и зыби в результате прохождения циклонов.

Ихтиопланктон в районе реки Дудинка включал икру и личинок 17 видов рыб из 5 семейств, типичных для вод Восточного Сахалина. Встречаемость их была ограничена периодом с мая по сентябрь. В накопленном обилии 77 % приходилось на икру и личинок четырёх видов — *Gadus chalcogrammus*, *Myzopsetta punctatissima*, *Hippoglossoides robustus* и *Limanda aspera*.

Нерест большинства рыб на полигоне и на прилежащих участках происходил в богатый кормовыми ресурсами весенний гидрологический сезон. Максимальная численность ихтиопланктона, 61 экз.·м⁻³, пришлась на май, а в августе, с завершением нерестового периода рыб-пелагофилов, произошло значительное сокращение — до 3,5 экз.·м⁻³. Осреднённая для всего времени исследований численность снижалась от 52 экз.·м⁻³ на литорали до 21–22 экз.·м⁻³ над глубинами 5–10 м и до 13 экз.·м⁻³ над глубиной 20 м.

Во второй декаде мая по численности доминировала икра заносных морских видов: *G. chalcogrammus* (71 % суммарной величины) и *H. robustus* (28 %); в конце мая — донная икра *Clupea pallasii* (70 %); с июня по сентябрь — икра и личинки Pleuronectidae (91–100 %). Численность икры и личинок *G. chalcogrammus* и Pleuronectidae вблизи реки Дудинка была значительно выше, чем на участках к югу от 48° с. ш. Рост концентраций обусловлен близостью исследованного полигона к местам основного нереста многих видов рыб.

Виды с весенним типом нереста преобладали, формируя 65 % видового состава. В эту группу входили как заносные морские формы (в основном *G. chalcogrammus* и *H. robustus*), дававшие высокую численность в мае, так и резидентные (*Platichthys stellatus*, *M. punctatissima*, *Limanda sakhalinensis* и *Pseudopleuronectes herzensteini*). Для заносных видов с пелагической икрой было характерно преобладание завершающих стадий развития. Резидентные виды отличались высокой численностью икры на начальных стадиях развития, указывающих на текущий в пределах полигона нерест.

Доля мёртвых икринок *G. chalcogrammus* и камбал семейства Pleuronectidae не превышала значений для вод Северо-Восточного Сахалина и была ниже, чем в заливе Анива. В мае отмечено увеличение доли предличинок с аномалиями развития у *G. chalcogrammus* и *H. robustus*, что могло быть вызвано попаданием в неблагоприятные условия.

Индексы разнообразия имели наиболее высокие значения в июне — при максимальном числе видов (12) и численности (26,60 ± 16,46) экз.·м⁻³, близкой к средней за период исследований величине. В этом месяце 78 % суммарной численности приходилось на икру и личинок трёх субдоминантов — *M. punctatissima* (27 %), *L. aspera* (23 %) и *Pseudopleuronectes schrenki* (19 %).

Форма кривой доминирования — разнообразия ихтиопланктона близка к модели «разломанного стержня», характерной для естественных сообществ. Большинство видов равномерно распределены в ранжированном порядке доминирования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Ашихмина Е. В. Оценка видового разнообразия ихтиофауны залива Петра Великого (Японское море) // *Труды Института системного анализа РАН*. 2009. Т. 42. С. 273–284. [Ashikhmina E. V. Otsenka vidovogo raznoobraziya ikhtiofauny zaliva Petra Velikogo (Yaponskoe more). *Trudy Instituta sistemnogo analiza RAN*, 2009, vol. 42, pp. 273–284. (in Russ.)]
2. Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах

- // Количественные методы экологии и гидробиологии* : сборник научных трудов, посвященный памяти А. И. Баканова / отв. ред. Г. С. Розенберг. Тольятти : СамНЦ РАН, 2005. С. 37–67. [Bakanov A. I. Kolichestvennaya otsenka dominirovaniya v ekologicheskikh soobshchestvakh. In: *Kolichestvennye metody ekologii i gidrobiologii* : sbornik nauchnykh trudov, posvyashchennyi pamyati A. I. Bakanova / G. S. Rozenberg (Ed.). Tolyatti : SamNTs RAN, 2005, pp. 37–67. (in Russ.)]
3. Великанов А. Я. Новая волна миграций рыб южных широт к берегам Сахалина // *Вестник Сахалинского музея*. 2006. № 1 (13). С. 265–278. [Velikanov A. Ya. Novaya volna migratsii ryb yuzhnykh shirot k beregam Sakhalina. *Vestnik Sakhalinskogo muzeya*, 2006, no. 1 (13), pp. 265–278. (in Russ.)]
 4. Давыдова С. В. Встречаемость икры дальневосточной сардины и японского анчоуса в заливе Петра Великого (Японское море) // *Известия ТИНРО*. 1994. Т. 115. С. 130–136. [Davydova S. V. Vstrechaemost' ikry dal'nevostochnoi sardiny i yaponskogo anchousa v zalive Petra Velikogo (Yaponskoe more). *Izvestiya TINRO*, 1994, vol. 115, pp. 130–136. (in Russ.)]
 5. Дьяков Ю. П. *Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России*. Петропавловск-Камчатский : Изд-во КамчатНИРО, 2011. 433 с. [Dyakov Yu. P. *Flatfish (Pleuronectiformes) of the Far Eastern Seas of Russia*. Petropavlovsk-Kamchatsky : Izd-vo KamchatNIRO, 2011, 433 p. (in Russ.)]
 6. Зверькова Л. М. *Минтай. Биология, состояние запасов*. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2003. 248 с. [Zverkova L. M. *Mintai. Biologiya, sostoyanie zapasov*. Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2003, 248 p. (in Russ.)]
 7. Ким Сен Ток. Ресурсы донных рыб заливов Анива и Терпения // *Рыбное хозяйство*. 2002. № 1. С. 39–41. [Kim Sen Tok. Resursy donnykh ryb zalivov Aniva i Terpeniya. *Rybnoe khozyaistvo*, 2002, no. 1, pp. 39–41. (in Russ.)]
 8. Ким Сен Ток. Основные черты пространственного распределения и промысловые ресурсы массовых рыб сублиторальной зоны залива Терпения и юго-восточного побережья о. Сахалин // *Вопросы рыболовства*. 2011. Т. 12, № 4 (48). С. 648–667. [Kim Sen Tok. The main features of spatial distribution and commercial resources of abundant fishes in sublittoral zone of Terpeniye Bay and south-eastern coast of Sakhalin Island. *Voprosy rybolovstva*, 2011, vol. 12, no. 4 (48), pp. 648–667. (in Russ.)]
 9. Ложкин Д. М., Цхай Ж. Р., Шевченко Г. В. Спутниковый мониторинг температурных условий в районах устьев нерестовых рек южной части о. Сахалин // *Исследование Земли из космоса*. 2018. № 5. С. 15–22. [Lozhkin D. M., Tshay Zh. R., Shevchenko G. V. Satellite monitoring of temperature conditions near the mouths of spawning rivers in the southern part of Sakhalin Island. *Issledovanie Zemli iz kosmosa*, 2018, no. 5, pp. 15–22. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S020596140003232-6>
 10. Мухаметова О. Н. Особенности формирования лагунных ихтиопланктонных комплексов на примере озера Птичьего (Юго-Восточный Сахалин) // *Чтения памяти профессора Владимира Яковлевича Леванидова*. 2014. Вып. 6. С. 453–463. [Moukhametova O. N. Ptichiyе Lake as a model of the formation of lagoon ichthyoplankton complexes (Southeast Sakhalin). *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2014, vol. 6, pp. 453–463. (in Russ.)]
 11. Мухаметова О. Н. Ихтиопланктон прибрежной зоны юго-восточного Сахалина в 2019 г. // *Вестник Сахалинского музея*. 2020а. № 4 (33). С. 113–130. [Mukhametova O. N. Ichthyoplankton in the southeastern inshore area of Sakhalin Island in 2019. *Vestnik Sakhalinskogo muzeya*, 2020a, no. 4 (33), pp. 113–130. (in Russ.)]
 12. Мухаметова О. Н. Ихтиопланктон прибрежных вод восточной части залива Анива в 2018 г. // *Труды СахНИРО. Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях*. 2020б. Т. 16. С. 39–60. [Moukhametova O. N. Ichthyoplankton of the nearshore area in the east part of Aniva Bay in 2018. *Transactions of the SakhNIRO. Water Life Biology, Resources Status and Condition of Inhabitation in Sakhalin-Kuril Region and Adjoining Water Areas*, 2020b, vol. 16, pp. 39–60. (in Russ.)]
 13. Мухаметова О. Н., Баланов А. А. *Ихтиопланктон лагунных озёр юго-восточной части острова Сахалин*. Южно-Сахалинск : Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 2013. 188 с. [Mukhametova O. N., Balanov A. A.

- Ikhtioplankton lagunnykh ozer yugo-vostochnoi chasti ostrova Sakhalin*. Yuzhno-Sakhalinsk : Sakhalinskii nauchno-issledovatel'skii institut rybnogo khozyaistva i okeanografii, 2013, 188 p. (in Russ.)]
14. Мухаметова О. Н., Мухаметов И. Н. Ихтиопланктон прибрежной зоны залива Анива // *Труды СахНИРО. Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях*. 2013. Т. 14. С. 180–197. [Moukhametova O. N., Moukhametov I. N. Ichthyoplankton of nearshore area of Aniva Bay. *Transactions of the SakhNIRO. Water Life Biology, Resources Status and Condition of Inhabitation in Sakhalin–Kuril Region and Adjoining Water Areas*, 2013, vol. 14, pp. 180–197. (in Russ.)]
 15. Онищенко Н. И. *Водные ресурсы Сахалина и их изменения под влиянием хозяйственной деятельности*. Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. 151 с. [Onishchenko N. I. *Vodnye resursy Sakhalina i ikh izmeneniya pod vliyaniem khozyaistvennoi deyatelnosti*. Vladivostok : DVO AN SSSR, 1987, 151 p. (in Russ.)]
 16. Пак Е. А., Хапов Д. С., Дубина В. А. Мезомасштабные абиотические факторы в прибрежных экосистемах залива Терпения (Охотское море) // *Научные труды Дальрыбвтуза*. 2017. Т. 40, № 1. С. 17–21. [Pak E. A., Napov D. S., Dubina V. A. Submesoscale abiotic factors in coastal marine ecosystems of the Terpeniya Bay (Okhotsk Sea). *Nauchnye trudy Dal'rybvтуza*, 2017, vol. 40, no. 1, pp. 17–21. (in Russ.)]
 17. Перцева-Остроумова Т. А. *Размножение и развитие дальневосточных камбал*. Москва : Изд-во Акад. наук СССР, 1961. 484 с. [Pertseva-Ostroumova T. A. *Razmnozhenie i razvitie dal'nevostochnykh kambal*. Moscow : Izd-vo Akad. nauk SSSR, 1961, 484 p. (in Russ.)]
 18. Пищальник В. М., Бобков А. О. *Океанографический атлас шельфовой зоны острова Сахалин* : научное издание : [в 2 ч.]. Южно-Сахалинск : СахГУ, 2000. Ч. 1. 174 с. [Pishchalnik V. M., Bobkov A. O. *Okeanograficheskii atlas shel'fovoi zony ostrova Sakhalin* : nauchnoe izdanie : [in 2 pts]. Yuzhno-Sakhalinsk : SakhGU, 2000, pt 1, 174 p. (in Russ.)]
 19. *Погода в 240 странах мира* : [сайт]. [Pogoda v 240 stranakh mira : [site]. (in Russ.)]. URL: <http://www.rp5.ru> [accessed: 25.07.2021].
 20. Расс Т. С., Казанова И. И. *Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб*. Москва : Пищевая промышленность, 1966. 43 с. [Rass T. S., Kazanova I. I. *Metodicheskoe rukovodstvo po sboru ikrinok, lichinok i mal'kov ryb*. Moscow : Pishchevaya promyshlennost', 1966, 43 p. (in Russ.)]
 21. *Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений*. Ленинград : Гидрометеиздат, 1983. 239 с. [Rukovodstvo po metodam gidrobiologicheskogo analiza poverkhnostnykh vod i donnykh otlozhenii. Leningrad : Gidrometeoizdat, 1983, 239 p. (in Russ.)]
 22. Тарасюк С. Н. О возможных причинах, обуславливающих урожайность поколений желтопёрой камбалы // *Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях* : сборник научных трудов / СахНИРО. Южно-Сахалинск : Сахалинское областн. кн. изд-во, 1994. С. 23–32. [Tarasyuk S. N. O vozmozhnykh prichinakh, obuslavlivayushchikh urozhainost' pokolenii zheltoperoi kambaly. In: *Rybokhozyaistvennye issledovaniya v Sakhalino-Kuril'skom raione i sopredel'nykh akvatoriyakh* : sbornik nauchnykh trudov / SakhNIRO. Yuzhno-Sakhalinsk : Sakhalinskoe oblastn. kn. izd-vo, 1994, pp. 23–32. (in Russ.)]
 23. Тарасюк С. Н. *Биология и динамика численности основных промысловых видов камбал Сахалина* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.10. Владивосток, 1997. 22 с. [Tarasyuk S. N. *Biologiya i dinamika chislennosti osnovnykh promyslovykh vidov kambal Sakhalina* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.10. Vladivostok, 1997, 22 p. (in Russ.)]
 24. Тарасюк С. Н., Пушников В. В. Экология нереста палтусовидной камбалы в заливах Анива и Терпения // *Экология и условия воспроизводства рыб и беспозвоночных дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана*. Владивосток : ТИНРО, 1982. С. 58–62. [Tarasyuk S. N., Pushnikov V. V. Ekologiya neresta paltusovidnoi kambaly v zalivakh Aniva i Terpeniya. In: *Ekologiya i usloviya vosproizvodstva ryb i bespozvonochnykh dal'nevostochnykh morei i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana*. Vladivostok : TINRO, 1982, pp. 58–62. (in Russ.)]
 25. Шевченко Г. В., Цхай Ж. Р., Частиков В. Н. *Океанологические условия на юго-восточном*

- шельфе о. Сахалин по данным съёмки на стандартных разрезах и спутниковых наблюдений // *Океанологические исследования*. 2020. Т. 48, № 2. С. 51–68. [Shevchenko G. V., Tshay Zh. R., Chastikov V. N. Features of oceanological conditions on the southeastern shelf of Sakhalin Island according to surveys on standard sections and satellite observations. *Okeanologicheskie issledovaniya*, 2020, vol. 48, no. 2, pp. 51–68. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2020.48\(2\).4](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2020.48(2).4)
26. Шевченко Г. В., Частиков В. Н., Полупанов П. В. Океанологические исследования при оценке приёмной ёмкости прибрежных акваторий в районах устьев нерестовых рек юго-восточного побережья о. Сахалин // *Труды СахНИРО. Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях*. 2021. Т. 17. С. 132–147. [Shevchenko G. V., Chastikov V. N., Polupanov P. V. Oceanological studies in assessing the receiving capacity of coastal waters in the areas of the mouths of spawning rivers on the southeastern coast of Sakhalin Island. *Transactions of the SakhNIRO. Water Life Biology, Resources Status and Condition of Inhabitation in Sakhalin–Kuril Region and Adjoining Water Areas*, 2021, vol. 17, pp. 132–147. (in Russ.)]
27. Шунтов В. П., Волков А. Ф., Темных О. С., Дулепова Е. П. *Минтай в экосистемах дальневосточных морей*. Владивосток : ТИНРО, 1993. 426 с. [Shuntov V. P., Volkov A. F., Temnykh O. S., Dulepova E. P. *Mintai v ekosistemakh dal'nevostochnykh morei*. Vladivostok : TINRO, 1993, 426 p. (in Russ.)]
28. Шунтов В. П., Темных О. С. Среднедолгосрочная биомасса и доминирующие виды рыб в донных и придонных биотопах Охотского моря. Сообщение 1. Состав и количественное соотношение видов на шельфе разных районов моря // *Известия ТИНРО*. 2018. Т. 193. С. 3–19. [Shuntov V. P., Temnykh O. S. Long-term average biomass and dominant fish species in the bottom biotopes of the Okhotsk Sea. Part 1. Composition and quantitative ratio of species on shelves in different areas of the sea. *Izvestiya TINRO*, 2018, vol. 193, pp. 3–19. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-193-3-19>
29. Юсупов Р. Р. Размножение и развитие звёздчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae) Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // *Известия ТИНРО*. 2011. Т. 166. С. 38–53. [Yusupov R. R. Reproduction and embryonic development of starry flounder *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae) in the Tauyskaya Bay (northern Okhotsk Sea). *Izvestiya TINRO*, 2011, vol. 166, pp. 38–53. (in Russ.)]
30. Юсупов Р. Р. Эмбриональное и личиночное развитие северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides robustus* (Pleuronectidae) северной части Охотского моря // *Известия ТИНРО*. 2018. Т. 194. С. 42–53. [Yusupov R. R. Embryonic and larval development of Bering flounder *Hippoglossoides robustus* (Pleuronectidae) in the northern Okhotsk Sea. *Izvestiya TINRO*, 2018, vol. 194, pp. 42–53. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-194-42-53>
31. Chambers R. Ch., Witting D. A., Lewis S. J. Detecting critical periods in larval flatfish populations. *Journal of Sea Research*, 2001, vol. 45, iss. 3–4, pp. 231–242. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(01\)00058-2](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(01)00058-2)
32. Davydova S. V., Cherkashin S. A. Ichthyoplankton of the eastern shelf of Sakhalin Island and its use as an environmental state indicator. *Journal of Ichthyology*, 2007, vol. 47, iss. 6, pp. 438–448. <https://doi.org/10.1134/s0032945207060033>
33. Dyldin Yu. V., Fricke R., Hanel L., Vorobiev D. S., Interesova E. A., Romanov V. I., Orlov A. M. Freshwater and brackish water fishes of Sakhalin Island (Russia) in inland and coastal waters: An annotated checklist with taxonomic comments. *Zootaxa*, 2021, vol. 5065, no. 1, pp. 1–92. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5065.1.1>
34. Kim Sen Tok, Mukhametov I. N., Zavarzin D. S., Chastikov V. N., Latkovskaya E. M., Tskhai Zh. R., Korneev E. S., Koreneva T. G. Reproductive conditions of walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Gadidae) off the northeastern coast of Sakhalin Island, Sea of Okhotsk. *Journal of Ichthyology*, 2017, vol. 57, iss. 6, pp. 893–907. <https://doi.org/10.1134/S003294521706008X>
35. Margalef R. Information theory in ecology. *General Systems*, 1958, vol. 3, pp. 36–71.
36. Moukhametov I. N., Chastikov V. N. Marine ichthyoplankton off Northern Sakhalin at after ice-thawing season. In: *Proceedings*

- of the 28th International Symposium on Okhotsk Sea and Sea Ice. Mombetsu, Hokkaido, 2013, pp. 332–335.
37. Moukhametov I. N., Chastikov V. N. Peculiarities of spatial distribution of Alaska pollock' and Bering flounder's eggs off Eastern Sakhalin in 2012 and 2014 years. In: *The 30th International Symposium on Okhotsk Sea and Sea Ice*. Mombetsu, Hokkaido, 2015, pp. 227–230.
38. Mukhametov I. N., Mukhametova O. N. Species composition and distribution of ichthyoplankton in the waters of northeast Sakhalin. *Journal of Ichthyology*, 2017, vol. 57, iss. 6, pp. 846–859. <https://doi.org/10.1134/S0032945217050137>
39. Mukhametova O., Atamanova I., Motylkova I., Konovalova N. Plankton communities of in-shore area of southeastern Sakhalin (Sea of Okhotsk). In: *The 36th International Symposium on the Okhotsk Sea & Polar Oceans*. Mombetsu, Hokkaido, 2022, pp. 156–159.
40. Odum E. P. *Basic Ecology*. Philadelphia : Saunders College Publishing, 1983, 325 p.
41. Pielou E. C. Shannon's formula as a measure of specific diversity: Its use and misuse. *American Naturalist*, 1966, vol. 100, no. 914, pp. 463–465. <https://doi.org/10.1086/282439>
42. Shannon C. E., Weaver W. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana : University of Illinois Press, 1949, 144 p.
43. Simpson E. H. Measurement of diversity. *Nature*, 1949, vol. 163, pp. 688. <https://doi.org/10.1038/163688a0>
44. Whittaker R. H. *Communities and Ecosystems*. 2nd revise edition. New York : MacMillan Publishing Co., 1975, 385 p.
45. *World Register of Marine Species* : [site]. URL: <http://www.marinespecies.org/> [accessed: 27.10.2021].

THE STRUCTURE OF COASTAL ICHTHYOPLANKTON IN THE AREA OF THE DUDINKA RIVER CONFLUENCE (EASTERN SAKHALIN)

O. N. Mukhametova

Sakhalin Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (SakhNIRO),
Yuzhno-Sakhalinsk, Russian Federation
E-mail: olga.sakhniro@gmail.com

The structure of ichthyoplankton complex and features of early fish ontogeny were analyzed in the coastal area off the Eastern Sakhalin. The study area is characterized by strong variations of temperature and salinity in May–July. Minimum temperature (+0.4 °C) was registered at a depth of 20 m in May, and maximum one (+15.7 °C) was recorded at a depth of 3 m in September. During the entire study period, salinity varied from 3.5 PSU in littoral zone close to the Dudinka River mouth to 31 PSU at a depth of 13–20 m. Eggs and larvae of 17 fish species from 5 families, typical for the Eastern Sakhalin, were identified in ichthyoplankton. Pleuronectidae species prevailed in taxonomic list with ratio of 71%. *Gadus chalcogrammus* eggs and larvae (71% of total value) prevailed in the second decade of May; *Clupea pallasii* bottom eggs (70%), in the third decade of May; and Pleuronectidae eggs and larvae (91–100%), in June–September. Mean ichthyoplankton abundance decreased from 52 ind.·m⁻³ in littoral zone to 21–22 ind.·m⁻³ above depths of 5–10 m and 13 ind.·m⁻³ above 20 m. The proportion of dead *G. chalcogrammus* eggs and Pleuronectidae eggs did not exceed the values obtained for the Northeastern Sakhalin and was lower than in Aniva Bay. In May, the proportion of *G. chalcogrammus* and *Hippoglossoides robustus* prelarvae with pathologies increased. It could be caused by the development of eggs at late stages in adverse conditions. Maximum species diversity was observed in June. Seventy-seven percent of cumulative abundance was composed by eggs of four species, *G. chalcogrammus*, *H. robustus*, *Myzopsetta punctatissima*, and *Limanda aspera*.

Keywords: fish eggs, fish larvae, ichthyoplankton, abundance, species diversity, Eastern Sakhalin

УДК [504.5:620.267](268.45)

**ОЦЕНКА РАДИАЦИОННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ ^{137}Cs , ^{134}Cs , ^{90}Sr
НА БИОТУ БАРЕНЦЕВА МОРЯ
ВБЛИЗИ ИСТОЧНИКА ЗАГРЯЗНЕНИЯ
ПРИ ГИПОТЕТИЧЕСКОЙ АВАРИИ
С ЗАТОНУВШЕЙ АТОМНОЙ ПОДВОДНОЙ ЛОДКОЙ К-159**

© 2023 г. Т. Г. Сазыкина, А. И. Крышев

Научно-производственное объединение «Тайфун», Обнинск, Российская Федерация
E-mail: ecomod@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.11.2022; после доработки 18.01.2023;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 01.12.2023.

Выполнено моделирование воздействия излучения ^{137}Cs , ^{134}Cs , ^{90}Sr на морскую биоту для гипотетической аварии с самопроизвольной цепной реакцией на затонувшей подводной лодке К-159 при её подъёме и транспортировке в Баренцевом море. Для описания загрязнения морской воды в острый период аварии использована двумерная модель рассеивания радионуклидов в морской воде от мгновенного источника. Рассчитано радиоактивное загрязнение ^{137}Cs , ^{134}Cs , ^{90}Sr морской воды и донных отложений на расстояниях от 200 м до 30 км от источника. Доза острого облучения придонной рыбы от ^{137}Cs , ^{134}Cs , ^{90}Sr на расстоянии 200 м от места аварии за первые 10 дней составляет почти 100 мГр. Согласно оценке, вероятность летальных эффектов для придонной рыбы при такой поглощённой дозе — менее 1 %. Мощность дозы хронического облучения морской биоты ^{137}Cs , ^{134}Cs , ^{90}Sr в течение первого года с момента аварии на расстоянии 200 м от источника загрязнения оценена в 9,7 мГр-сут⁻¹ для придонной рыбы, 11 мГр-сут⁻¹ для моллюсков и 6,3 мГр-сут⁻¹ для водных растений. Эти уровни выше референтного значения мощности дозы хронического облучения, обеспечивающего безопасность морской биоты, поэтому нельзя рассматривать такие дозовые нагрузки как безопасные для развития популяций придонной рыбы, моллюсков и водных растений в непосредственной близости от места аварии. При удалении от источника загрязнения на 500 м и более мощность дозы хронического облучения морской биоты значительно ниже референтного уровня. Дозовые нагрузки на биоту Баренцева моря для аварийного сценария обусловлены преимущественно внешним облучением от донных отложений, а также переходом долгоживущих радионуклидов из донных отложений в придонные организмы.

Ключевые слова: Арктика, Баренцево море, радиационная авария, моделирование, морская биота, доза, острое облучение, хроническое облучение

В морях Арктики находится значительное число радиационно опасных объектов — контейнеры с радиоактивными отходами, затопленные/затонувшие атомные подводные лодки, атомный ледокол и др. Были разработаны различные сценарии аварий при подъёме для транспортировки и утилизации затопленных радиационно опасных объектов [Саркисов и др., 2015]. Для расчётов распространения радионуклидов в морской среде Арктики от их точечного источника были использованы несколько моделей:

- сеточная океаническая модель NAOSIM с сеткой 28 × 28 км [Hosseini et al., 2017];
- сеточная региональная модель с сеткой 3 × 3 км [Антипов и др., 2015];

- отечественная боксовая модель ECOMOD-ARCTIC [Kryshev et al., 2022b; Sazykina, 1998];
- европейская боксовая модель ARCTICMAR [Iosjpe et al., 2020].

Во всех перечисленных моделях размеры пространственной сетки и камер-боксов оказывались слишком большими и не давали возможности непосредственного рассмотрения ближней зоны радиоактивного загрязнения с наибольшими уровнями облучения морских организмов. Методологической задачей данного исследования является отработка методов оценки острого радиационного воздействия на морскую биоту в ранний период морской радиационной аварии. Анализ радиоэкологических последствий морской аварии, в том числе накопления радионуклидов в донных отложениях и гидробионтах, выполнен с помощью динамических моделей, поскольку в острый период аварии некорректно использовать равновесные коэффициенты перехода из воды в донные отложения и рыбу [Крышев и др., 2022а; Сазыкина и др., 2022; Kryshev et al., 2022b].

Моделирование радиационного воздействия на морскую биоту проводили для сценария гипотетической аварии с самопроизвольной цепной реакцией на затонувшей подводной лодке К-159 при её транспортировке в Баренцевом море к месту утилизации. Атомная подводная лодка К-159 проекта 627А (ныне Б-159) затонула 30 августа 2003 г. в южной части Баренцева моря в результате нештатной ситуации при транспортировке на утилизацию. Место затопления находится на расстоянии около 6 км от острова Кильдин, на склоне кильдинской части Мурманского жёлоба, перед входом в Кольский залив, на глубине 246 м [Саркисов и др., 2015]. Для этого ядерно и радиационно опасного объекта существует гипотетическая возможность радиационной аварии с самопроизвольной цепной реакцией как при нахождении лодки на дне, так и при подъёме для её транспортировки, что может привести к поступлению долгоживущих техногенных радионуклидов в морскую среду [Антипов и др., 2015; Саркисов и др., 2018; Hosseini et al., 2017]. Существуют прогнозные оценки распространения радиоактивности в морской воде при разных сценариях аварии, полученные с использованием модели с разрешением по горизонтальной сетке около 3 км [Антипов и др., 2015].

В настоящей работе моделируется вклад долгоживущих радионуклидов (^{137}Cs , ^{134}Cs , ^{90}Sr) в облучение морской биоты в начальный период радиоактивного загрязнения морской среды в ближней зоне аварии — от 200 м до 30 км от источника. За основу взяты оценки поступления долгоживущих радионуклидов в морскую среду, полученные в рамках сценария самопроизвольной цепной реакции в реакторе К-159 после подъёма лодки на поверхность для транспортировки. Предполагается поступление в морскую воду долгоживущих радионуклидов: ^{137}Cs — $2,48 \cdot 10^{13}$ Бк; ^{134}Cs — $1,4 \cdot 10^9$ Бк; ^{90}Sr — $5,72 \cdot 10^{12}$ Бк [Саркисов и др., 2015]. Поступление в морскую воду короткоживущих радионуклидов в указанном сценарии не оценено. Определение их потенциального вклада в облучение морской биоты требует дополнительного исследования.

Уровни радиоактивного загрязнения морской воды и донных отложений при движении и рассеивании первичного пятна радиоактивного загрязнения были рассчитаны с помощью аналитической модели для расстояний до 30 км от источника. Модель аварийного загрязнения морской среды позволила определить величины мощности дозы и поглощённой дозы за 10 дней облучения морской биоты и оценить вероятность гибели морских организмов в острый период радиационной аварии от воздействия ^{137}Cs , ^{134}Cs , ^{90}Sr вблизи источника загрязнения. Радиоактивное загрязнение донных отложений в непосредственной близости от места аварии может сохраняться в течение длительного времени. Именно поэтому, наряду с дозой острого облучения, оценена мощность дозы хронического облучения донных организмов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При подъёме затонувшего радиационно опасного объекта возможно возникновение нештатной ситуации, связанной с поступлением радионуклидов в морскую среду. Сценарий гипотетической аварии при подъёме затонувшей атомной подводной лодки К-159 для транспортировки

и утилизации описан в работе [Саркисов и др., 2015]. После аварии вблизи объекта появляется пятно радиоактивно загрязнённой морской воды, которое распространяется с морскими течениями. Объёмная активность радионуклидов в пятне загрязнения снижается по мере удаления от места аварии.

Для описания загрязнения морской воды в острый период радиационной аварии использована двумерная модель рассеивания радионуклидов в морской воде от мгновенного источника. Динамика усреднённой по глубине объёмной активности радионуклида в морской воде, Бк·м⁻³, рассчитана по формуле:

$$C_w(x, y, t) = \frac{A_0}{H} \cdot G(x, y, t) \cdot \exp\left(-\frac{w}{H} \cdot t\right), \quad (1)$$

где A_0 — активность радионуклида, поступившая в морскую воду при аварии, Бк;

H — глубина в месте аварии, м;

w — гидравлическая крупность частиц, м·с⁻¹;

t — время с момента аварийного (разового) поступления радионуклида в воду, с.

Величина $G(x, y, t)$ — динамическая функция рассеяния в морской среде единичного разового источника, вычисляемая по формуле [Юрезанская, Котеров, 2011]:

$$G(x, y, t) = \frac{1}{2 \cdot \pi \cdot \sigma_x \cdot \sigma_y} \cdot \exp\left(-\frac{(x - u_x \cdot t)^2}{2 \cdot \sigma_x^2} - \frac{(y - u_y \cdot t)^2}{2 \cdot \sigma_y^2}\right), \quad (2)$$

где x, y — расстояния по координатным осям с центром в месте расположения источника загрязнения, м;

u_x, u_y — скорости течения по оси X и Y соответственно, м·с⁻¹;

σ_x, σ_y — дисперсии распределения примеси.

Дисперсии распределения примеси рассчитаны по формулам:

$$\sigma_x^2 = \alpha \cdot t^3 + \sigma_{0,x}^2; \quad \sigma_y^2 = \alpha \cdot t^3 + \sigma_{0,y}^2, \quad (3)$$

где $\alpha = 8 \cdot 10^{-9} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-3}$ для расстояний до 10 км и $\alpha = 2 \cdot 10^{-9} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-3}$ для расстояний более 10 км;

σ_0 — начальный размер пятна радиоактивного загрязнения, м [Юрезанская, Котеров, 2011].

Для гипотетической аварии с затопленной подводной лодкой К-159 величина σ_0 принята равной длине лодки, то есть $\sigma_0 = 107,4 \text{ м}$ [Саркисов и др., 2015]. Скорость течения в южной части Баренцева моря $u_x = 0,4 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$; скорость поперечного течения u_y принята равной нулю (рассматривается загрязнение по оси распространения аварийного следа).

Удельная активность радионуклида в верхнем слое донных отложений, Бк·кг⁻¹, в момент времени t_s рассчитана по формуле:

$$C_s(x, y, t_s) = \int_0^{t_s} \frac{w}{\rho_s \cdot h} \cdot C_w(t) dt, \quad (4)$$

где ρ_s — плотность донных отложений, которая принята равной $1250 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3}$;

h — толщина поверхностного (эффективного) слоя донных отложений, $h = 0,1 \text{ м}$ [MARINA II, 2003].

Для крупных частиц взвеси (1 мм и более) характерно турбулентное оседание; гидравлическая крупность не зависит от вязкости жидкости и рассчитывается по формуле [Котеров, Юрезанская, 2009]:

$$w = \sqrt{\frac{4 \cdot g \cdot d_p \cdot \rho_p}{3 \cdot r \cdot \rho_w}}, \quad (5)$$

где $g = 9,8 \text{ м} \cdot \text{с}^{-2}$;

d_p — диаметр частицы взвеси, м;

r — коэффициент сопротивления воды для движущейся в ней шарообразной частицы, $r = 0,45$ [Шилова, Студенов, 2017];

ρ_p — плотность частиц взвеси, $\rho_p = 2600 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3}$;

ρ_w — плотность морской воды, $\rho_w = 1020 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3}$.

Осаждение крупных частиц, образовавшихся при аварии на радиационно опасном объекте в море, происходит в ближней её зоне, на расстоянии, приблизительно равном $2 \cdot \sigma_0$. При уменьшении размера частиц взвеси от 10^{-3} до 10^{-6} м скорость осадения в морской воде убывает от 10^0 до $10^{-4} \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. Мелкие частицы радиоактивного загрязнения, сравнимые по размерам с частицами естественной взвеси в морской воде, оседают со скоростями, соответствующими естественному осадконакоплению. ^{137}Cs , ^{134}Cs , ^{90}Sr также могут сорбироваться на естественной взвеси и оседать вместе с взвесью в донные отложения. Вследствие осадения радиоактивных частиц, в верхнем слое донных отложений формируется распределённый источник излучения, воздействующий на донную биоту как в острый период после аварийного загрязнения, так и в долгосрочной перспективе. Для рассматриваемого сценария величина w вычислена по формуле (5) при $d_p = 10^{-3}$ м для расстояний до 200 м от места затопления лодки К-159: $w = 0,27 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. Для больших расстояний w принята равной $10^{-4} \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$.

Расчётное время прохождения пятна загрязнения морской воды вблизи аварийного источника невелико при наличии морского течения и составляет для расстояний до 200 м около 30 мин. При гидравлической крупности частиц $w = 0,27 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ и глубине 246 м этого времени достаточно для формирования в донных отложениях пятна загрязнения. Удельная активность долгоживущих радионуклидов в донных отложениях сохраняется высокой на протяжении длительного времени после аварии. Именно поэтому при рассмотрении воздействия на морскую биоту целесообразно выбирать в качестве референтных объектов организмы, обитающие на дне и связанные с донной пищевой цепочкой. В настоящей работе предполагается, что накопление радионуклидов в донных гидробионтах в этом случае обусловлено в большей степени загрязнением верхнего слоя донных отложений, а не воды.

Для определения удельной активности радионуклида в некрупных гидробионтах (моллюски, зообентос, водные растения) C_b , Бк·кг $^{-1}$, можно консервативно использовать линейную зависимость $C_b = CF_{b,s} \cdot C_s$, где $CF_{b,s}$ — равновесный коэффициент перехода радионуклида из донных отложений в организм гидробионта. Для расчёта динамики загрязнения ^{137}Cs придонной рыбы после аварии равновесный подход неприменим [Kryshev, Ryabov, 2000]. Удельную активность радионуклида в придонной рыбе C_f , Бк·кг $^{-1}$, в предположении, что основным источником её загрязнения является трофическая цепочка, связанная с донными отложениями, определяют с помощью уравнения:

$$\frac{dC_f}{dt} = -(\lambda + \varepsilon + \mu) \cdot C_f + (\varepsilon + \mu) \cdot CF_{f,s} \cdot C_s, \quad (6)$$

где λ — постоянная радиоактивного распада, сут $^{-1}$;

μ — относительный прирост массы рыбы, сут $^{-1}$;

$CF_{f,s}$ — равновесный коэффициент перехода радионуклида из донных отложений в рыбу;
 ε — параметр, характеризующий метаболизм и обмен ^{137}Cs в организме рыбы, сут^{-1} .

Порядок расчёта ε в зависимости от массы рыбы и температуры воды описан в [Сазыкина и др., 2022; Kryshev, Ryabov, 2000].

Для небольшого промежутка времени после аварии можно пренебречь радиоактивным распадом ^{137}Cs и снижением его содержания в донных отложениях за счёт ухода в более глубокие слои и считать параметры μ и ε постоянными величинами. Тогда уравнение (6) имеет аналитическое решение:

$$C_f = CF_{f,s} \cdot C_s \cdot (1 - \exp(-(\mu + \varepsilon) \cdot t)). \quad (7)$$

В качестве референтного вида придонной рыбы выбрана морская камбала *Pleuronectes platessa* Linnaeus, 1758. При массе рыбы 500 г расчётное значение μ составляет $6,45 \cdot 10^{-4} \text{ сут}^{-1}$ [European Plaice, 2021]; $\varepsilon = 1,5 \cdot 10^{-3} \text{ сут}^{-1}$. Равновесный коэффициент перехода ^{137}Cs из донных отложений в биоту Баренцева моря — 0,22 для рыбы, 0,12 для моллюсков и 0,16 для водных растений. Значения для ^{90}Sr : 0,027 для рыбы, 0,047 для моллюсков и 0,043 для водных растений [Росновская и др., 2022].

Мощность дозы облучения морской биоты, $\text{мГр} \cdot \text{сут}^{-1}$, вычисляли по формуле:

$$d_i = \beta_{int,i} \cdot C_i + \beta_{ext,i} \cdot (C_{w,i} + 0,5 \cdot \tau_s \cdot C_{s,i}), \quad (8)$$

где $\beta_{int,i}$ — дозовый коэффициент внутреннего облучения гидробионта, $(\text{мГр} \cdot \text{кг})/(\text{Бк} \cdot \text{сут})$;

C_i — удельная активность i -го радионуклида в гидробионте, $\text{Бк} \cdot \text{кг}^{-1}$;

$\beta_{ext,i}$ — дозовый коэффициент внешнего облучения гидробионта, $(\text{мГр} \cdot \text{кг})/(\text{Бк} \cdot \text{сут})$;

$C_{w,i}$ — удельная активность i -го радионуклида в морской воде, $\text{Бк} \cdot \text{кг}^{-1}$;

$C_{s,i}$ — удельная активность i -го радионуклида в донных отложениях, $\text{Бк} \cdot \text{кг}^{-1}$;

τ_s — доля времени, в течение которого гидробионт подвергается облучению от донных отложений, принятая равной 1 для придонной рыбы и моллюсков и 0,5 для водных растений.

Значения дозовых коэффициентов определяли с помощью калькулятора BiotaDC v.1.5.1 (<http://biotadc.icrp.org>), который является приложением к публикации 136 Международной комиссии по радиационной защите [ICRP Publication 136, 2017]. Морские организмы аппроксимировали эллипсоидами со следующими массой и соотношениями между осями: рыба (морская камбала) — 0,5 кг и 1/0,6/0,04; двустворчатые моллюски — $1,64 \cdot 10^{-2}$ кг и 1/0,5/0,5; водные растения — $6,5 \cdot 10^{-3}$ кг и 1/0,01/0,01. Расчётные значения дозовых коэффициентов для определения внутреннего и внешнего облучения морских организмов от ^{137}Cs , ^{134}Cs , ^{90}Sr приведены в табл. 1.

Дозы острого облучения оценивали как суммарные поглощённые дозы, накопленные организмами морской биоты за первые 10 дней после аварии. Распределение вероятности гибели организмов определяли по формуле [Finney, 1971]:

$$P = \frac{1}{\sqrt{2 \cdot \pi}} \cdot \int_{-\infty}^{Pr} \exp\left(-\frac{t^2}{2}\right) dt, \quad (9)$$

где верхний предел интегрирования функции ошибок Гаусса является так называемой пробит-функцией, отражающей связь между вероятностью гибели организма и поглощённой дозой.

Значение пробит-функции вычисляли по формуле:

$$Pr = a_{Pr} + b_{Pr} \cdot \ln D, \quad (10)$$

где D — доза острого облучения, мГр .

Таблица 1. Дозовые коэффициенты для расчёта облучения морских организмов, $(\text{мГр}\cdot\text{сут}^{-1})/(\text{Бк}\cdot\text{кг}^{-1})$ **Table 1.** Dose coefficients for calculation of exposure to marine organisms, $(\text{mGy}\cdot\text{day}^{-1})/(\text{Bq}\cdot\text{kg}^{-1})$

Радионуклид	Морская камбала	Моллюски	Водные растения
Внутреннее облучение			
^{137}Cs	$3,77 \cdot 10^{-6}$	$3,62 \cdot 10^{-6}$	$3,1 \cdot 10^{-6}$
^{134}Cs	$3,34 \cdot 10^{-6}$	$2,95 \cdot 10^{-6}$	$2,28 \cdot 10^{-6}$
^{90}Sr	$1,34 \cdot 10^{-5}$	$1,37 \cdot 10^{-5}$	$1,07 \cdot 10^{-5}$
Внешнее облучение			
^{137}Cs	$7,49 \cdot 10^{-6}$	$7,63 \cdot 10^{-6}$	$8,16 \cdot 10^{-6}$
^{134}Cs	$2,04 \cdot 10^{-5}$	$2,08 \cdot 10^{-5}$	$2,15 \cdot 10^{-5}$
^{90}Sr	$2,12 \cdot 10^{-6}$	$1,82 \cdot 10^{-6}$	$4,8 \cdot 10^{-6}$

Для определения параметров пробит-функции для рыб и моллюсков были использованы литературные данные о гибели этих организмов после острого облучения в разных дозах [Поликарпов, 1964; Поликарпов, Егоров, 1986; *Effects of Ionizing Radiation*, 1976] (табл. 2).

Таблица 2. Летальные эффекты острого облучения морской биоты в зависимости от поглощённой дозы и их связь с пробит-функцией, $(\text{мГр}\cdot\text{сут}^{-1})/(\text{Бк}\cdot\text{кг}^{-1})$ **Table 2.** Lethal effects of acute exposure to marine biota in relation to the absorbed dose and the calculated probit function, $(\text{mGy}\cdot\text{day}^{-1})/(\text{Bq}\cdot\text{kg}^{-1})$

Доза, D, мГр	$\text{Ln}(D)$	% гибели	Величина пробит-функции
Рыба (взрослые особи)			
100	4,605	0,1	1,5
1000	6,907	2,5	3,12
3500	8,161	30	4,48
5000	8,517	50	5
10 000	9,210	90	5,52
Морские моллюски			
10 000	9,210	50	4,75
20 000	9,903	70	5,5
40 000	10,596	90	6,28

Графики зависимости пробит-функции от логарифма поглощённой дозы аппроксимировали линейной функцией (рис. 1). Значения параметров в формуле (10) составили: $a_{\text{P}} = -2,74$ для рыбы и $a_{\text{P}} = -5,42$ для моллюсков; $b_{\text{P}} = 0,89$ для рыбы и $b_{\text{P}} = 1,1$ для моллюсков. Вероятность летального поражения морских организмов в зависимости от полученной дозы за первые 10 дней после аварии рассчитывали по формуле (9) с использованием стандартных таблиц [Методика моделирования, 2015; Finney, 1971].

При хроническом облучении морской биоты от загрязнённых донных отложений критерием возникновения негативных радиобиологических эффектов является превышение референтного уровня мощности дозы облучения для данной экологической группы организмов [Сазыкина и др., 2022; ICRP Publication 108, 2008; ICRP Publication 124, 2014]. Величина референтного уровня составляет для рыб и водных растений $1 \text{ мГр}\cdot\text{сут}^{-1}$, для моллюсков — $10 \text{ мГр}\cdot\text{сут}^{-1}$. При превышении референтного уровня мощности дозы при хроническом облучении в течение жизни ухудшаются здоровье и репродуктивная способность морских организмов, сокращается продолжительность их жизни [Sazykina, Kryshev, 2003; Sazykina et al., 2009].

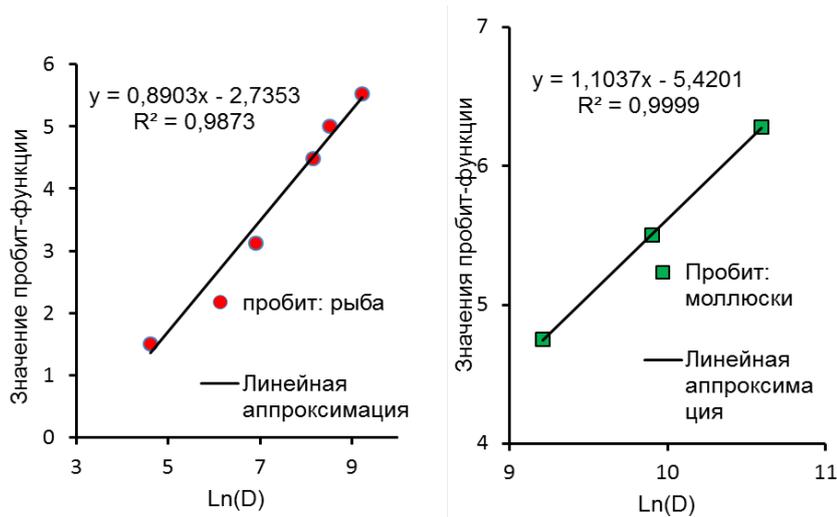


Рис. 1. Зависимость пробит-функции от логарифма дозы острого облучения (мГр) для рыб (слева) и морских моллюсков (справа)

Fig. 1. Relationship between the probit function and logarithm of the acute dose (mGy) for fish (left side) and marine molluscs (right side)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Расчётная динамика загрязнения воды ^{137}Cs на расстоянии от 200 м до 30 км от источника поступления радионуклида представлена на рис. 2. На расстоянии 200 м от источника время прохождения пятна загрязнения не превышает 30 мин, максимальная объёмная активность ^{137}Cs в воде за этот период не превышает 10^6 Бк·м $^{-3}$. На расстоянии 30 км максимальная объёмная активность ^{137}Cs в воде достигается через 17 ч после аварии и составляет $6,3 \cdot 10^3$ Бк·м $^{-3}$. Отметим, что в острый период радиационной аварии сопоставление расчётных значений объёмной активности ^{137}Cs в воде с контрольными уровнями содержания радионуклида в морской воде [Порядок расчёта, 2016] некорректно из-за отсутствия равновесия в распределении радионуклида между компонентами морской экосистемы.

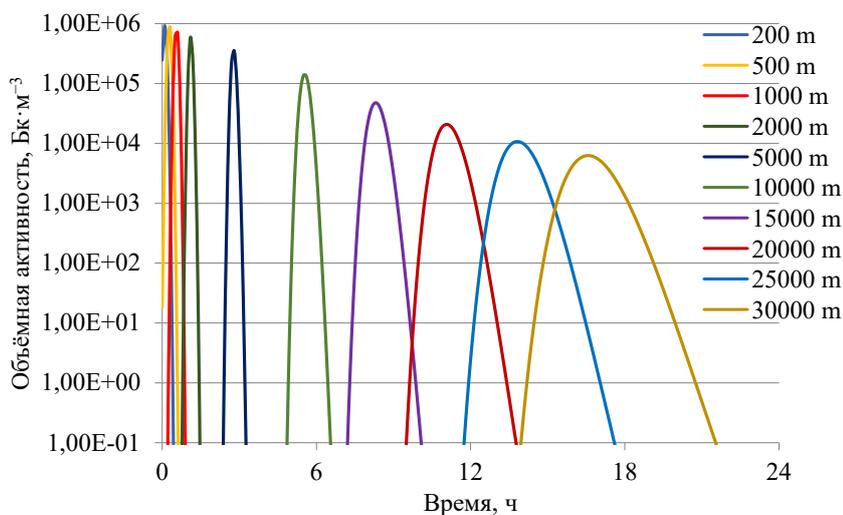


Рис. 2. Расчётная динамика загрязнения воды ^{137}Cs на разном расстоянии от источника поступления радионуклида

Fig. 2. Calculation of ^{137}Cs volume activity in seawater at different distances from the accidental source of contamination

Расчётная динамика загрязнения донных отложений ^{137}Cs в зависимости от расстояния от источника поступления радионуклида представлена на рис. 3. Вблизи места аварии (200 м) удельная активность ^{137}Cs в верхнем слое донных отложений может достигать $1,2 \cdot 10^6$ Бк·кг⁻¹, что превышает критерий отнесения к твёрдым радиоактивным отходам для этого радионуклида в 120 раз. При удалении от места аварии расчётное загрязнение донных отложений существенно снижается, поскольку принято предположение об оседании наиболее крупных частиц, содержащих радионуклид, вблизи источника загрязнения. На расстоянии 10 км от места аварии расчётная удельная активность ^{137}Cs в донных отложениях не превышает 150 Бк·кг⁻¹. В отличие от загрязнения морской воды, загрязнение донных отложений ^{137}Cs медленно уменьшается со временем, являясь долгосрочным источником облучения придонной биоты.

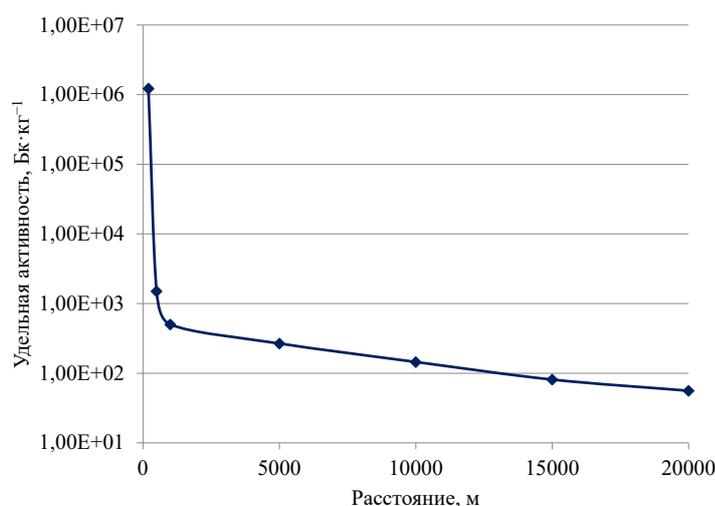


Рис. 3. Максимальный уровень загрязнения донных отложений ^{137}Cs на разном расстоянии от источника поступления радионуклида

Fig. 3. Maximum activity concentrations of ^{137}Cs in bottom sediments at different distances from the accidental source of contamination

По расчётным оценкам, максимальная объёмная активность ^{90}Sr в воде на расстоянии 200 м от места аварии за время прохождения пятна загрязнения не превышает $2 \cdot 10^5$ Бк·м⁻³. Загрязнение донных отложений ^{90}Sr на расстоянии 200 м от места аварии составит $2,8 \cdot 10^5$ Бк·кг⁻¹. Максимальная объёмная активность ^{134}Cs в воде и удельная активность этого радионуклида в донных отложениях — 50 Бк·м⁻³ и 65 Бк·кг⁻¹ соответственно. По оценке, начальное аварийное поступление в морскую среду ^{134}Cs в 18 000 раз ниже, чем таковое ^{137}Cs , и в 4000 раз ниже, чем значение для ^{90}Sr [Саркисов и др., 2015].

Накопление ^{137}Cs в донных организмах связано с его содержанием в верхнем слое донных отложений. Расчётная удельная активность ^{137}Cs в моллюсках на расстоянии 200 м от места аварии составляет $2,6 \cdot 10^5$ Бк·кг⁻¹, в водных растениях — $1,9 \cdot 10^5$ Бк·кг⁻¹; при удалении от места аварии их загрязнение снижается пропорционально загрязнению донных отложений. Как следует из формулы (7), в течение первых 30 дней после аварии удельная активность ^{137}Cs в придонной рыбе растёт практически линейно, на расстоянии 200 м от источника загрязнения значение увеличивается от 400 до 6000 Бк·кг⁻¹. При консервативном предположении, что рыба постоянно находится в этом месте в течение нескольких лет и удельная активность в донных отложениях не снижается со временем, максимальное (равновесное) значение $2,4 \cdot 10^5$ Бк·кг⁻¹ достигается не ранее чем через два года после аварии.

Доза острого облучения придонной рыбы за первые 10 дней после аварии оценивается почти в 100 мГр. Значение пробит-функции по формуле (10) составляет 1,36. Вероятность летального поражения рыб, равная 1 %, достигается при значении пробит-функции 2,67. Таким образом, вероятность гибели придонной рыбы от облучения ^{137}Cs , ^{134}Cs , ^{90}Sr за 10 дней в острый период рассматриваемой гипотетической аварии составляет < 1 %.

Расчётная мощность дозы хронического облучения гидробионтов Баренцева моря от долгоживущих радионуклидов в течение первого года с момента аварии на разном расстоянии от источника загрязнения приведена в табл. 3. На расстоянии 200 м мощность дозы хронического облучения гидробионтов от аварийного сброса ^{137}Cs оценена в $9,0 \text{ мГр}\cdot\text{сут}^{-1}$ для рыбы, $9,7 \text{ мГр}\cdot\text{сут}^{-1}$ для моллюсков и $5,5 \text{ мГр}\cdot\text{сут}^{-1}$ для водных растений; основной вклад вносит внешнее облучение. Максимальная мощность дозы хронического облучения гидробионтов от аварийного сброса ^{90}Sr оценена в $0,7 \text{ мГр}\cdot\text{сут}^{-1}$ для рыбы, $0,7 \text{ мГр}\cdot\text{сут}^{-1}$ для моллюсков и $0,8 \text{ мГр}\cdot\text{сут}^{-1}$ для водных растений. ^{134}Cs вносит незначительный вклад в мощность дозы облучения гидробионтов как в острый, так и в хронический период — не более $1,4 \cdot 10^{-3} \text{ мГр}\cdot\text{сут}^{-1}$ для рыбы, $1,5 \cdot 10^{-3} \text{ мГр}\cdot\text{сут}^{-1}$ для моллюсков и $8,2 \cdot 10^{-4} \text{ мГр}\cdot\text{сут}^{-1}$ для водных растений.

Таблица 3. Мощность дозы хронического облучения ^{137}Cs , ^{134}Cs , ^{90}Sr морских организмов на разных расстояниях от источника аварийного загрязнения, $\text{мГр}\cdot\text{сут}^{-1}$

Table 3. Dose rate of chronic exposure to marine organisms with ^{137}Cs , ^{134}Cs , and ^{90}Sr at different distances from the accidental source of contamination, $\text{mGy}\cdot\text{day}^{-1}$

Расстояние, м	Рыба	Моллюски	Водные растения
200	$9,7 \cdot 10^0$	$1,1 \cdot 10^1$	$6,3 \cdot 10^0$
500	$1,4 \cdot 10^{-2}$	$1,3 \cdot 10^{-2}$	$7,9 \cdot 10^{-3}$
1000	$4,5 \cdot 10^{-3}$	$4,3 \cdot 10^{-3}$	$2,6 \cdot 10^{-3}$
5000	$2,4 \cdot 10^{-3}$	$2,4 \cdot 10^{-3}$	$1,4 \cdot 10^{-3}$
10 000	$1,3 \cdot 10^{-3}$	$1,3 \cdot 10^{-3}$	$7,6 \cdot 10^{-4}$
20 000	$7,2 \cdot 10^{-4}$	$6,9 \cdot 10^{-4}$	$4,3 \cdot 10^{-4}$

Как следует из табл. 3, при удалении от источника загрязнения на 500 м и большее расстояние мощность дозы облучения для всех референтных видов значительно ниже референтного уровня безопасного хронического облучения ($1 \text{ мГр}\cdot\text{сут}^{-1}$), поэтому можно сделать вывод о локальном характере радиоэкологического воздействия гипотетической аварии с лодкой К-159 на биоту Баренцева моря.

Для донных организмов, постоянно обитающих в районе максимального загрязнения донных отложений (до 200 м от места аварии), дозовые нагрузки, которые указаны в табл. 3, сохраняются в течение нескольких лет. Из-за превышения референтного уровня хронического облучения нельзя рассматривать эти дозовые нагрузки как безопасные для развития популяций придонной рыбы, моллюсков и водных растений в непосредственной близости от места аварии.

Вывод. Рассчитан вклад ^{137}Cs , ^{134}Cs , ^{90}Sr в радиоактивное загрязнение морской среды и определены дозовые нагрузки на морскую биоту в ранний период загрязнения для гипотетического сценария радиационной аварии с затонувшей атомной подводной лодкой К-159.

Доза острого облучения придонной рыбы от ^{137}Cs , ^{134}Cs , ^{90}Sr на расстоянии 200 м от места аварии за первые 10 дней составляет почти 100 мГр. Согласно оценке, вероятность гибели придонной рыбы при такой поглощённой дозе — менее 1 %. Дополнительного исследования в рамках сценария аварии требует оценка поступления короткоживущих радионуклидов в морскую среду и их вклада в острое облучение морской биоты.

Загрязнение донных отложений долгоживущими радионуклидами медленно снижается со временем, являясь долгосрочным источником облучения придонной биоты. Мощность дозы хронического облучения морской биоты в течение первого года с момента аварии на расстоянии 200 м от источника загрязнения оценена в $9,7 \text{ мГр}\cdot\text{сут}^{-1}$ для придонной рыбы, $11 \text{ мГр}\cdot\text{сут}^{-1}$ для моллюсков и $6,3 \text{ мГр}\cdot\text{сут}^{-1}$ для водных растений. Эти уровни выше референтного значения мощности дозы хронического облучения, обеспечивающего безопасность морской биоты.

При удалении от источника загрязнения на 500 м и большее расстояние мощность дозы хронического облучения морской биоты значительно ниже референтного уровня, что позволяет прогнозировать локальный характер воздействия гипотетической аварии на экосистему Баренцева моря.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Антипов С. В., Билашенко В. П., Высоцкий В. Л., Калантаров В. Е., Кобринский М. Н., Саркисов А. А., Сотников В. А., Шведов П. А., Ибраев Р. А., Саркисян А. С. Прогноз и оценка радиоэкологических последствий гипотетической аварии на затонувшей в Баренцевом море атомной подводной лодке Б-159 // *Атомная энергия*. 2015. Т. 119, вып. 2. С. 106–113. [Antipov S. V., Bilashenko V. P., Vysotskii V. L., Kalantarov V. E., Kobrinskii M. N., Sarkisov A. A., Sotnikov V. A., Shvedov P. A., Ibraev R. A., Sarkisyan A. S. Prediction and evaluation of the radioecological consequences of a hypothetical accident on the sunken nuclear submarine B-159 in the Barents Sea. *Atomnaya energiya*, 2015, vol. 119, iss. 2, pp. 106–113. (in Russ.)]
2. Котеров В. Н., Юрезанская Ю. С. Моделирование переноса взвешенных веществ на океаническом шельфе. Эффективная гидравлическая крупность полидисперсной взвеси // *Журнал вычислительной математики и математической физики*. 2009. Т. 49, № 7. С. 1306–1318. [Koterov V. N., Yurezanskaya Y. S. Simulation of suspended substance dispersion on the ocean shelf: Effective hydraulic coarseness of poly-disperse suspension. *Zhurnal vychislitel'noi matematiki i matematicheskoi fiziki*, 2009, vol. 49, no. 7, pp. 1245–1256. (in Russ.)]
3. Крышев А. И., Сазыкина Т. Г., Каткова М. Н., Крышев И. И., Бурякова А. А., Павлова Н. Н. Оценка экологического риска для биоты залива Степового Карского моря при гипотетическом аварийном загрязнении // *Радиационная биология. Радиоэкология*. 2022а. Т. 62, № 4. С. 424–433. [Kryshhev A. I., Sazykina T. G., Katkova M. N., Kryshhev I. I., Buryakova A. A., Pavlova N. N. Assessment of ecological risk to biota of the Stepovogo Bay of the Kara Sea after the hypothetical accidental contamination. *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologiya*, 2022a, vol. 62, no. 4, pp. 424–433. (in Russ.)]
4. *Методика моделирования распространения аварийных выбросов опасных веществ. Руководство по безопасности*. Утверждено приказом Федеральной службы по экологическому, технологическому и атомному надзору от 20.04.2015 № 158. Москва : ЗАО «НТЦ ПБ», 2015. 125 с. (Нормативные документы в сфере деятельности Федеральной службы по экологическому, технологическому и атомному надзору. Сер. 27. Декларирование промышленной безопасности и оценка риска ; вып. 11). [Metodika modelirovaniya rasprostraneniya avariinykh vybrosov opasnykh veshchestv. *Rukovodstvo po bezopasnosti*. Utverzhdeno prikazom Federal'noi sluzhby po ekologicheskomu, tekhnologicheskomu i atomnomu nadzoru ot 20.04.2015 no. 158. Moscow : ZAO "NTTs PB", 2015, 125 p. (Normativnye dokumenty v sfere deyatelnosti Federal'noi sluzhby po ekologicheskomu, tekhnologicheskomu i atomnomu nadzoru. Series 27. Deklarirovanie promyshlennoi bezopasnosti i otsenka riska ; iss. 11). (in Russ.)]
5. 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>
6. Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н. *Морская динамическая радиохемоэкология*. Москва : Энергоатомиздат, 1986. 176 с. [Polikarpov G. G., Egorov V. N. *Morskaya dinamicheskaya radiokhemoekologiya*. Moscow : Energoatomizdat, 1986, 176 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/7683>
7. *Порядок расчёта контрольных уровней содержания радионуклидов в морских водах : рекомендации Р-52.18.852-2016 / Росгидромет*. Обнинск : ФГБУ «НПО «Тайфун», 2016. 28 с. [Poryadok rascheta kontrol'nykh urovnei sodержaniya radionuklidov v morskikh vodakh : rekomendatsii R-52.18.852-2016 / Rosgidromet. Obninsk : FGBU "NPO "Taifun", 2016, 28 p. (in Russ.)]

8. Росновская Н. А., Крышев А. И., Крышев И. И. Определение в воде и донных отложениях Баренцева моря контрольных уровней содержания радионуклидов, обеспечивающих приемлемый экологический риск // *Морской биологический журнал*. 2022. Т. 7, № 4. С. 70–80. [Rosnovskaya N. A., Kryshev A. I., Kryshev I. I. Determination of control levels of radionuclides ensuring acceptable environmental risk in the Barents Sea water and bottom sediments. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2022, vol. 7, no. 4, pp. 70–80. (in Russ.). <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/360>
9. Сазыкина Т. Г., Крышев А. И., Крышев И. И. *Моделирование радиоэкологических процессов в окружающей среде*. Москва : ООО «Маска», 2022. 638 с. [Sazykina T. G., Kryshev A. I., Kryshev I. I. *Modelirovanie radioekologicheskikh protsessov v okruzhayushchei srede*. Moscow : ООО «Maska», 2022, 638 p. (in Russ.)]
10. Саркисов А. А., Антипов С. В., Высоцкий В. Л., Кобринский М. Н., Шведов П. А., Билашенко В. П., Хохлов И. Н. Прогноз радиоэкологических последствий гипотетических аварий на ядерных и радиационно опасных объектах, находящихся на дне Баренцева и Карского морей // *Атомная энергия*. 2018. Т. 125, вып. 6. С. 343–351. [Sarkisov A. A., Antipov S. V., Vysotsky V. L., Kobrinsky M. N., Shvedov P. A., Bilashenko V. P., Khokhlov I. N. Forecast of the radioecological consequences of hypothetical accidents in nuclear and radiation hazardous objects located at the bottom of the Barents and Kara seas. *Atomnaya energiya*, 2018, vol. 125, iss. 6, pp. 343–351. (in Russ.)]
11. Саркисов А. А., Сивинцев Ю. В., Высоцкий В. Л., Никитин В. С. *Атомное наследие холодной войны на дне Арктики. Радиоэкологические и технико-экономические проблемы радиационной реабилитации морей*. Москва : ИБРАЭ РАН, 2015. 699 с. [Sarkisov A. A., Sivintsev Yu. V., Vysotskii V. L., Nikitin V. S. *Atomnoe nasledie kholodnoi voyny na dne Arktiki. Radioekologicheskie i tekhniko-ekonomicheskie problemy radiatsionnoi reabilitatsii morei*. Moscow : IBRAE RAN, 2015, 699 p. (in Russ.)]
12. Шилова Н. А., Студенов И. И. Особенности расчёта гидравлической крупности частиц при моделировании начальной концентрации взвешенных веществ в приустьевых районах арктических морей (на примере Белого моря) // *Arctic Environmental Research*. 2017. Т. 17, № 4. С. 295–307. [Shilova N. A., Studenov I. I. Peculiarities of calculation of hydraulic particle size to simulate the initial concentration of suspended substances in the estuarine areas of the Arctic seas (the case of the White Sea). *Arctic Environmental Research*, 2017, vol. 17, no. 4, pp. 295–307. (in Russ.). <https://doi.org/10.17238/issn2541-8416.2017.17.4.295>
13. Юрезанская Ю. С., Котеров В. Н. *Моделирование переноса взвешенных веществ на океаническом шельфе*. Москва : Lambert Academic Publishing, 2011. 116 с. [Yurezanskaya Y. S., Koterov V. N. *Modelirovanie perenosa vzveshennykh veshchestv na okeanicheskom shel'fe*. Moscow : Lambert Academic Publishing, 2011, 116 p. (in Russ.)]
14. *Effects of Ionizing Radiation on Aquatic Organisms and Ecosystems*. Vienna : IAEA, 1976, 131 p. (IAEA Technical Report Series ; no. 172).
15. *European Plaice (Pleuronectes platessa) of the Barents Sea: A Retrospective Review of Fishing and Research Activities for the Period 2016–2020 and a Modern Assessment of the State of Its Reserves*. Report on the Research Work. Agreement no. 18/2021 between the Polar Branch of the VNIRO (PINRO) and GELA Ltd. Murmansk : PINRO, 2021, 25 p.
16. Finney D. J. *Probit Analysis*. 3rd edition. New York : Cambridge University Press, 1971, 333 p.
17. Hosseini A., Amundsen I., Brown J., Dowdall M., Dyve J. E., Klein H. *Radiological Impact Assessment for Hypothetical Accident Scenarios Involving Russian Nuclear Submarine K-159*. Østerås : Statens Strålevern, 2017, 145 p. (Strålevern Report ; no. 12).
18. ICRP Publication 108. Environmental protection: The concept and use of reference animals and plants. *Annals of the ICRP*, 2008, vol. 38, nos 4–6, 242 p.
19. ICRP Publication 124. Protection of the environment under different exposure situations. *Annals of the ICRP*, 2014, vol. 43, no. 1, 58 p.
20. ICRP Publication 136. Dose coefficients for non-human biota environmentally exposed to radiation. *Annals of the ICRP*, 2017, vol. 46, no. 2, 136 p.
21. Iosjpe M., Amundsen I., Brown J., Dowdall M., Hosseini A., Strand P. *Radioecological Assessment After Potential Accidents with the Russian Nuclear*

- Submarines K-27 and K-159 in the Arctic Marine Environment*. Østerås : Norwegian Radiation and Nuclear Safety Authority, 2020, 78 p. (DSA Report ; no. 7).
22. Kryshev A. I., Ryabov I. N. A dynamic model of ^{137}Cs accumulation by fish of different age classes. *Journal of Environmental Radioactivity*, 2000, vol. 50, iss. 3, pp. 221–233. [https://doi.org/610.1016/S0265-931X\(99\)00118-6](https://doi.org/610.1016/S0265-931X(99)00118-6)
 23. Kryshev A. I., Sazykina T. G., Katkova M. N., Buryakova A. A., Kryshev I. I. Modelling the radioactive contamination of commercial fish species in the Barents Sea following a hypothetical short-term release to the Stepovogo Bay of Novaya Zemlya. *Journal of Environmental Radioactivity*, 2022b, vols 244–245, art. no. 106825 (9 p.). <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2022.106825>
 24. *MARINA II. Update of the MARINA Project on the Radiological Exposure of the European Community from Radioactivity in North European Marine Waters*. Vol. 2. Luxembourg : Office for Official Publications of the European Communities, 2003, 364 p. (Radiation Protection ; 132).
 25. Sazykina T. G. The regional radioecological model “Arctic” for predictions of radioactive contamination of the Barents and Kara seas. In: *International Symposium on Marine Pollution*, Monaco, 5–9 October, 1998 : Extended Synopses. [Vienna] : International Atomic Energy Agency, 1998, pp. 339–340.
 26. Sazykina T. G., Kryshev A. I. EPIC database on the effects of chronic radiation in fish: Russian/FSU data. *Journal of Environmental Radioactivity*, 2003, vol. 68, iss. 1, pp. 65–87. [https://doi.org/10.1016/S0265-931X\(03\)00030-4](https://doi.org/10.1016/S0265-931X(03)00030-4)
 27. Sazykina T. G., Kryshev A. I., Sanina K. D. Non-parametric estimation of thresholds for radiation effects in vertebrate species under chronic low-LET exposures. *Radiation and Environmental Biophysics*, 2009, vol. 48, iss. 4, pp. 391–404. <https://doi.org/10.1007/s00411-009-0233-0>

**ASSESSMENT OF RADIATION EFFECT OF ^{137}Cs , ^{134}Cs , AND ^{90}Sr
ON BIOTA OF THE BARENTS SEA
IN THE VICINITY OF HYPOTHETICAL ACCIDENT
WITH THE SUNKEN NUCLEAR SUBMARINE K-159**

T. G. Sazykina and A. I. Kryshev

Research and Production Association “Typhoon,” Obninsk, Russian Federation
E-mail: ecomod@yandex.ru

Radiation effect of ^{137}Cs , ^{134}Cs , and ^{90}Sr on marine biota was modelled for early period of a hypothetical accident with the sunken nuclear submarine K-159 during its surfacing and transportation in the Barents Sea. Dynamics of radioactivity in seawater was described, using analytical 2-dimensional model of radionuclide dispersion from an instantaneous point release in seawater. Radioactive contamination of seawater and bottom sediments with ^{137}Cs , ^{134}Cs , and ^{90}Sr was calculated for distances from 200 m to 30 km from the source. Estimated dose of acute exposure accumulated within the first 10 days was close to 100 mGy for bottom fish at a 200-m distance from the accidental source of contamination. The probability of lethal effects for fish at this dose was estimated to be below 1%. Chronic exposures from ^{137}Cs , ^{134}Cs , and ^{90}Sr at a distance of 200 m from the accidental source of contamination during the first year after the accident were as follows: for bottom fish, $9.7 \text{ mGy}\cdot\text{day}^{-1}$; molluscs, $11 \text{ mGy}\cdot\text{day}^{-1}$; and aquatic plants, $6.3 \text{ mGy}\cdot\text{day}^{-1}$. These dose rates exceed the reference level ensuring safety of marine biota. Therefore, in the vicinity of the accident site, the radiation situation cannot be considered safe for bottom fish, molluscs, and aquatic plants. At distances of more than 500 m from the accidental source of contamination, expected dose rates of chronic exposure to marine biota were below reference level. Dose rates for biota resulting from a hypothetical accident in the Barents Sea were caused mainly by external exposure from contaminated sediments and also by accumulation of long-lived radionuclides from sediments by bottom biota.

Keywords: Arctic, Barents Sea, radiation accident, modelling, marine biota, dose, acute exposure, chronic exposure

NOTES

UDC 597.311.2(265.1)

**ON A LARGE SHORTFIN MAKO SHARK
ISURUS OXYRINCHUS (LAMNIDAE)
OBSERVED AT CABO SAN LUCAS, MEXICO
(EASTERN CENTRAL PACIFIC OCEAN)**

© 2023 **J. Brunetti¹, A. De Maddalena², M. A. Eliceche Constantini¹, and C. Calatayud¹**

¹Cabo Shark Dive, Cabo San Lucas, Baja California Sur, Mexico

²Shark Museum, Simon's Town, Cape Town, South Africa

E-mail: info@cabosharkdive.com

Received by the Editor 05.07.2023; after reviewing 02.08.2023;
accepted for publication 04.08.2023; published online 01.12.2023.

A large female shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, was observed on 26 March, 2023, off Cabo San Lucas, Baja California Sur, Mexico. The total length was carefully estimated at 450 cm. This shark is the third largest mako ever recorded and the second largest observed and photographed alive.

Keywords: shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*, Mexico, size

The shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 belongs to the order Lamniformes and the family Lamnidae. This shark inhabits temperate and tropical waters of the Atlantic, Pacific, and Indian oceans. It is pelagic, coastal, and oceanic, occurring at a depth range from 1 to 500 m [Compagno, 2002]. The embryonic development of this species is ovoviviparous, with 15–18-month gestation and litter size of 4–25 young. Its size at birth is 60–70 cm, and it can attain a maximum size of 585 cm. This shark feeds on bony fishes, elasmobranchs, marine turtles, squids, crustaceans, marine mammals, birds, salps, and Porifera [De Maddalena et al., 2015].

In the present article, we report a record of a huge shortfin mako encountered in March 2023 by the first author in Pacific Mexican waters.

MATERIAL AND METHODS

On the morning of 26 March, 2023, the first author, Jacob Brunetti, the co-owner of the shark diving company *Cabo Shark Dive*, was snorkeling with a group of snorkelers in the waters off Cabo San Lucas, Baja California Sur, Mexico, in the eastern central Pacific Ocean. From the boat, a 9.5-m “Robalo 2 Bertram,” sardines *Sardinops* sp. and bonitos *Sarda* sp. were used as chum to attract the sharks to the site and keep them interested around the snorkelers for viewing purposes. No other boats were present in the area. Pictures of the shark were taken by two of the snorkelers.

RESULTS AND DISCUSSION

At 10:00 a.m., with a relatively calm sea and little wind, a very large shortfin mako was observed in 1,000-m deep blue waters, 2.5 nautical miles from the coast (Fig. 1). The snorkelers were already in the water with a smaller male shortfin mako, with the total length (hereinafter TL) estimated at 150 cm, and four female blue sharks *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758), TL ranging from 180 to 210 cm. The large mako showed no interest in the boat; it was shy towards the snorkelers and swam just once close to them. However, it showed an aggressive behavior towards the blue sharks, and it was observed attempting to catch one of them (Fig. 2). After a few minutes, the large mako left the area.



Fig. 1. The estimated 450-cm TL female shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* observed off Cabo San Lucas, Baja California Sur, Mexico, on 26 March, 2023. Photo by Alexander Schmidt

Рис. 1. Самка акулы-мако *Isurus oxyrinchus* длиной 450 см, замеченная у Кабо-Сан-Лукас, Южная Нижняя Калифорния, Мексика, 26 марта 2023 г. Фото Александра Шмидта

The underwater images show clearly the morphological features of the animal that allowed the authors to make an immediate identification of the shark as an unusually large shortfin mako *I. oxyrinchus*. These morphological features include markedly spindle-shaped body, pointed conical snout, wide caudal keels, lunate caudal fin, long gill slits, high and erect first dorsal fin, greyish blue coloration with strong metallic reflection on the flanks, and long and pointed teeth protruding from the mouth in the lower jaw [Compagno, 2002; De Maddalena et al., 2005, 2015]. The first author was also able to observe the pelvic area, which revealed the absence of claspers. He could therefore conclude that the shark was a female. On the head and the trunk, there were bite scars that were likely the result of love bites by male makos.

The size of the shark was estimated by the first author at 450 cm TL, based on the size of an estimated 200-cm blue shark, which was observed swimming close to the mako.

The estimated size of the mako observed off Cabo San Lucas is unusual for *I. oxyrinchus*. A study of 199 shortfin mako sharks showed an average TL of 171 cm [Kohler et al., 1996]. Female shortfin makos attain sexual maturity between 270- and 300-cm TL, and male makos, between 195- and 215-cm TL. This species can sometimes attain huge sizes, but records of specimens reaching and exceeding 4 m are very rare [De Maddalena et al., 2023]. The largest shortfin mako reported to date worldwide was a female caught in the late 1950s in the Aegean Sea off Marmaris, Turkey, which was estimated at 585-cm TL [Kabasakal, De Maddalena, 2011]. The second largest mako ever recorded was an estimated 500-cm-long female observed on 28 June, 2018, near Cabrera Grande, in the Balearic Islands, Spain [Lopez-Mirones et al., 2020].

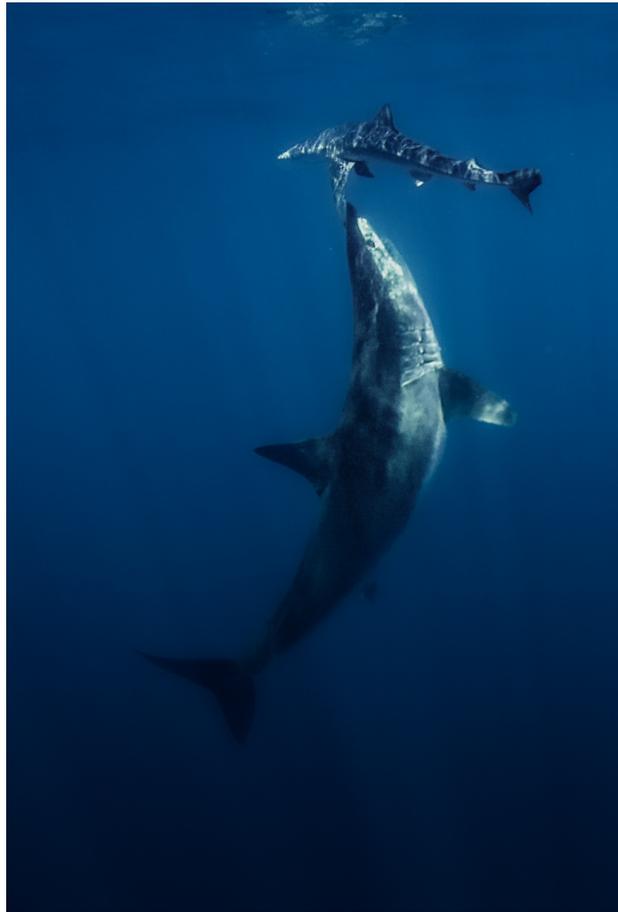


Fig. 2. The 450-cm TL female shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* performing a vertical approach on a 200-cm TL blue shark *Prionace glauca*. Photo by Pollo Berho

Рис. 2. Самка акулы-мако *Isurus oxyrinchus* (длина — 450 см) вертикально приближается к синей акуле *Prionace glauca* (длина — 200 см). Фото Полло Берхо

Conclusion. The estimated 450-cm TL female shortfin mako shark observed off Cabo San Lucas is one of the largest of its species recorded worldwide. It is the third largest mako ever recorded and the second largest observed and photographed alive.

REFERENCES

1. Compagno L. J. V. *Sharks of the World*. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Vol. 2 : Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). Rome : FAO, 2002, 269 p. (FAO Species Catalogue for Fishery Purposes ; no. 1).
2. De Maddalena A., Preti A., Smith R. *Mako Sharks*. Malabar : Krieger Publishing, 2005, 72 p.
3. De Maddalena A., Baensch H., Heim W. *Sharks of the Mediterranean. An Illustrated Study of All Species*. Jefferson : McFarland & Co., 2015, 204 p.
4. De Maddalena A., Bonomo M. G., Calascibetta A., Gordigiani L. On a large shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 (Lamnidae) observed at Pantelleria (Central Mediterranean Sea). *Annales, Series Historia Naturalis*, 2023, vol. 33, iss. 1, pp. 43–48. <https://doi.org/10.19233/ASHN.2023.07>
5. Kabasakal H., De Maddalena A. A huge shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 (Chondrichthyes: Lamnidae) from the waters of Marmaris, Turkey. *Annales, Series Historia Naturalis*, 2011, vol. 21, iss. 1, pp. 21–24.

6. Kohler N. E., Casey J. G., Turner P. A. *Length–Length and Length–Weight Relationships for 13 Shark Species from the Western North Atlantic*. Washington D. C. : NOAA, 1996, 22 p. (NOAA Technical Memorandum NMFS-NE-110).
7. Lopez-Mirones F., De Maddalena A., Sagarni-naga Van Buiten R. On a huge shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 (Chondrichthyes: Lamnidae) observed at Cabrera Grande, Balearic Islands, Spain. *Annales, Series Historia Naturalis*, 2020, vol. 30, iss. 1, pp. 25–30. <https://doi.org/10.19233/ASHN.2020.04>

**О КРУПНОЙ АКУЛЕ-МАКО *ISURUS OXYRINCHUS* (LAMNIDAE),
ЗАМЕЧЕННОЙ В КАБО-САН-ЛУКАС, МЕКСИКА
(ВОСТОЧНО-ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЧАСТЬ ТИХОГО ОКЕАНА)**

Дж. Брунетти¹, А. Де Маддалена², М. А. Эличече Константини¹, К. Калатаюд¹

¹Центр погружения с акулами в Кабо, Кабо-Сан-Лукас, Южная Нижняя Калифорния, Мексика

²Музей акул, Саймонс-Таун, Кейптаун, Южная Африка

E-mail: info@cabosharkdive.com

Крупную самку акулы-мако *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 наблюдали 26 марта 2023 г. у Кабо-Сан-Лукас, Южная Нижняя Калифорния, Мексика. Общая длина экземпляра оценена в 450 см. Эта акула является третьей по величине акул-мако, когда-либо зарегистрированной, и второй по величине, наблюдаемой и сфотографированной живой.

Ключевые слова: акула-мако, *Isurus oxyrinchus*, Мексика, размер

УДК 582.263.3-152.632.33(262.5.04)

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ФИТОЦЕНОЗА *CHARA ACULEOLATA* KÜTZING В ТЕНДРОВСКОМ ЗАЛИВЕ (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2023 г. Д. Д. Королесова

Черноморский биосферный заповедник, Голая Пристань, Российская Федерация
E-mail: chernyakova.darya@gmail.com

Поступила в редакцию 25.05.2023; после доработки 03.07.2023;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 01.12.2023.

Проанализирована долгосрочная динамика площадей произрастания и биомассы макрофитов фитоценоза *Chara aculeolata* Kützing в Тендровском заливе Чёрного моря. Частичную его деградацию отмечали с 1993 г. За период с 1993 по 2010 г. площадь произрастания фитоценоза сократилась с 100 до 6,3 км². В 2010–2021 гг. зарегистрированы элементы восстановительной сукцессии. Зафиксированы постепенное медленное расширение площадей произрастания и увеличение биомассы водорослей в течение 10 лет мониторинга и внезапное значительное восстановление в 2021 г. По данным 2021 г., исследуемый фитоценоз распространён на площади 36 км², биомасса доминирующего вида достигла 1800 г·м⁻². В работе обсуждаются возможные причины наблюдаемых изменений.

Ключевые слова: Charophyta, макрофитобентос, восстановительная сукцессия, многолетняя динамика, реколонизация

Водоросли отдела Charophyta встречаются в различных водоёмах, но наиболее характерны они для донной растительности пресноводных олиготрофных озёр [Peřechaty et al., 2019], морских заливов и бухт неполносолёных морей Евразии [Kovtun et al., 2011]. Они формируют сомкнутые заросли, которые определяют условия функционирования прибрежных экосистем, а также являются местом обитания многих видов гидробионтов [Beilby et al., 2022; Sooksawat et al., 2017] и важным пищевым ресурсом для водно-болотных видов птиц [Schmieder et al., 2006].

Первые упоминания о Charophyta Чёрного моря относятся к началу XX в. [Зернов, 1908; Паули, 1927]. Сообщества харовых водорослей были широко распространены в северной части Чёрного моря [Мильчакова, Александров, 1999; Морозова-Водяницкая, 1959; Паламарь-Мордвинцева, 1998; Садогурский, 2009]. Наибольшее развитие харовых было зарегистрировано в Каркинитском [Морозова-Водяницкая, 1959; Садогурский, 2009], Тендровском, Ягорлыцком и Джарылгачском заливах [Погребняк, 1965; Ткаченко, Маслов, 2002; Черняков, 1995], где их запасы были оценены в 1176,8 тыс. т. Более 40 % приходилось на Тендровский залив, в котором доминировали *Lamprothamnium papulosum* (Wallroth) J. Groves, 1916 и *Chara aculeolata* Kützing, 1832 [Погребняк, 1965].

Около 30 лет назад повсеместно были отмечены сокращение площадей произрастания и снижение продуктивности фитоценозов харовых водорослей; в Тендровском заливе они деградировали практически полностью. После 1993 г. *C. aculeolata* встречалась в этом заливе на небольших площадях, не формируя характерных фитоценозов [Королесова, 2017; Ткаченко, Маслов, 2002; Черняков, 1995].

В 2010 г. нами было зафиксировано незначительное восстановление фитоценоза *C. aculeolata*. В связи с этим была поставлена цель работы — оценить динамику восстановительной сукцессии, современное состояние и границы фитоценоза в мелководной части Тендровского залива.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мелководный Тендровский залив расположен в северо-западном регионе Чёрного моря, это полузамкнутый водоём. В заливе выделяют восточную и западную части. Поскольку в западной, более глубоководной части сообщества харовых водорослей не отмечены, в настоящей работе приведены данные для восточной части залива. Её общая площадь составляет 365 км², средняя глубина — 1,5 м; здесь преобладают илистые и илисто-песчаные грунты [Черняков, 1995]. Среднее значение солёности поверхностных вод — 13,5 ‰. Максимальная температура поверхностных вод наблюдается в августе и составляет +20...+32,3 °С. В составе макрофитобентоса описаны два типа сообществ Charophyta — *L. papulosum* и *C. aculeolata* [Королёсова, 2017; Погребняк, 1965].

Для изучения динамики восстановления сообщества *C. aculeolata* на всей площади восточной части Тендровского залива была заложена квадратная сеть станций с шагом в 2 км. Материалом послужили пробы макрофитов, которые отбирали на станциях сети ежегодно в летний сезон с 2010 по 2021 г. При отборе проб использовали стандартную геоботаническую методику [Калугина-Гутник, 1975], закладывая на каждой станции рамку 25 × 25 см в трёхкратной повторности. Качественные пробы отбирали скребком с шириной захвата 30 см или вручную. Для донных фитоценозов определяли проективное покрытие массовых видов и их биомассу (г·м⁻² сырой массы).

Пробы макрофитов промывали в морской воде, фиксировали 4%-ным раствором формалина или подвергали заморозке при температуре –18 °С, часть водорослей гербаризировали [Голлербах, Красавина, 1983; Minicheva et al., 2014].

Видовая принадлежность макрофитов указана по монографическим сводкам [Виноградова, 1974; Голлербах, Красавина, 1983; Зинова, 1967], номенклатурные изменения приведены по AlgaeBase (<https://www.algaebase.org/>). Номенклатурный статус *C. aculeolata* указан по сводке региональной флоры Charophyta [Борисова, Ткаченко, 2008], поскольку таксономическое положение вида остаётся не выясненным до конца, а в опубликованных источниках приведены разные названия — *Chara intermedia* A. Braun, 1859 (syn. *Chara papillosa* Kützing, 1834) и *Chara baltica* (Hartman) Bruzelius, 1824 [Romanov et al., 2020]. Названия фитоценозов даны в соответствии с классификацией донной растительности Чёрного моря [Калугина-Гутник, 1975].

Площадь произрастания макрофитов рассчитывали с использованием программного продукта Quantum Gis (3.28.5).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фитоценоз *C. aculeolata* относится к моноценозам, поскольку на долю доминанта приходится более 90 % общей биомассы. В составе сообщества выявлено 10 видов макрофитов: *C. aculeolata*, *L. papulosum*, *Chaetomorpha linum* (O. F. Müller) Kützing, 1845, *Lophosiphonia obscura* (C. Agardh) Falkenberg, 1897, *Callithamnion granulatum* (Ducluzeau) C. Agardh, 1828, *Chondria capillaris* (Hudson) M. J. Wynne, 1991, *Chondria dasyphylla* (Woodward) C. Agardh, 1817, *Laurencia obtusa* (Hudson) J. V. Lamouroux, 1813, *Polysiphonia opaca* (C. Agardh) Moris & De Notaris, 1839 и *Stuckenia pectinata* (Linnaeus) Börner, 1912. Наибольшая встречаемость характерна для красных водорослей (Rhodophyta) — *Ch. capillaris* и *L. obscura* (63 и 50 % соответственно), харовых водорослей (Charophyta) — *L. papulosum* (38 %), а также высших водных растений (Angiospermatophyta) — *S. pectinata* (25 %).

С 2010 по 2020 г. фитоценоз *C. aculeolata* был отмечен в среднем на 6 % станций, а занимаемая им площадь варьировала от 4 до 8 км² при среднем значении 6,3 км². В 2021 г. фитоценоз выявлен на 13 станциях из 27 отработанных (встречаемость составила 48 %), его площадь достигла 36 км², или 10 % общей площади мониторинга (рис. 1). Сообщество *C. aculeolata* было представлено плотными, практически сомкнутыми зарослями с проективным покрытием 90–100 % и распространялось вдоль Тендровской косы и к северо-западу от острова Смалёный. Площадь произрастания к 2021 г. составила около 40 % от таковой 1960-х гг. и почти в два раза превысила значение середины 1990-х гг.

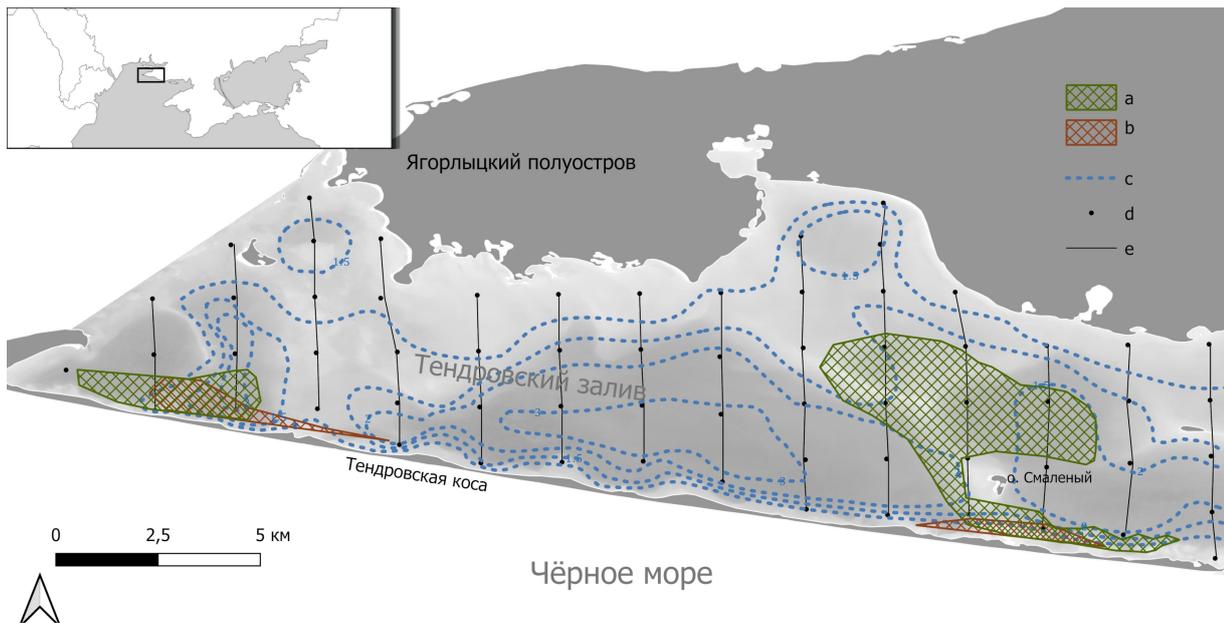


Рис. 1. Карта распространения фитоценоза *Chara aculeolata* и схема станций мониторинга в восточной части Тендровского залива: а — площадь фитоценоза в 2021 г.; б — площадь фитоценоза в 2010–2020 гг.; с — изобаты; д — станции сети мониторинга; е — трансекты

Fig. 1. Map of the *Chara aculeolata* phytocenosis distribution and monitoring stations scheme in the eastern Tendorovsky Bay: a, phytocenosis area in 2021; b, phytocenosis area in 2010–2020; c, isobaths; d, monitoring network stations; e, transects

В 2010–2016 гг. средняя биомасса фитоценоза *C. aculeolata* составляла $(485,28 \pm 221,17)$ г·м⁻², а к 2021 г. достигла 1926 г·м⁻², при этом на долю доминанта приходилось более 90 % биомассы сообщества (1800 г·м⁻²). В целом значения биомассы макрофитов фитоценоза стали сопоставимыми с таковыми 1960-х гг., превысив значения, характерные для последнего десятилетия, более чем в четыре раза. К настоящему времени восстановление фитоценоза наблюдается в ранее известных границах произрастания (спустя 25 лет после его частичной деградации) [Погребняк, 1965].

Достоверно установить причины указанных изменений на данном этапе не представляется возможным. Восстановление сообществ харовых водорослей после частичной или полной деградации описано в литературе для заливов Балтийского моря [Torn, Martin, 2003] и для пресных водоёмов Европы [Pelechaty et al., 2019; Sand-Jensen et al., 2017; Simons et al., 1994].

Большинство исследователей считают, что восстановление Charophyta связано напрямую со снижением уровня воздействия негативных факторов среды — антропогенной нагрузки, эвтрофирования и других [Kovtun et al., 2011; Torn, Martin, 2003]. Для северо-западной части Чёрного моря восстановление сообществ харовых водорослей связывают также с их многолетними циклами [Черняков, 1995].

Снижение уровня эвтрофирования в Тендровском заливе произошло задолго до регистрации в этом районе первых элементов восстановительной сукцессии фитоценоза *C. aculeolata* [Заика и др., 2004; Королёсова, 2017]. По нашему мнению, реколонизация *C. aculeolata* может быть связана с воздействием абиотических и биотических факторов, в том числе цикличности развития сообществ харовых водорослей.

Заключение. На основании проведённых исследований выявлены элементы восстановительной сукцессии и реколонизации фитоценоза *Chara aculeolata* в восточной части Тендровского залива в период с 2010 по 2021 г. К 2021 г. биомасса сообщества и занимаемая им площадь оказались сопоставимы с таковыми 1960-х гг. и превысили значения, зарегистрированные в середине 1990-х гг.

Для установления причин реколонизации *C. aculeolata* необходимо провести исследования комплекса биотических и абиотических факторов, оказывающих влияние на состав и структуру сообществ харовых водорослей Тендровского залива.

Работа выполнена в рамках научной темы «Мониторинг состояния природных комплексов Черноморского биосферного заповедника (“Летопись природы”)».

Благодарность. Автор благодарит к. г. н. Д. А. Чернякова за помощь в экспедиционных работах и за консультации по теме исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Борисова Е. В., Ткаченко Ф. П. Материалы к флоре Charales юго-запада Украины // *Альгология*. 2008. Т. 18, № 3. С. 287–298. [Borisova E. V., Tkachenko F. P. A contribution to the flora of Charales in southwest Ukraine. *Algologia*, 2008, vol. 18, no. 3, pp. 287–298. (in Russ.)]
2. Виноградова К. Л. *Ульвовые водоросли (Chlorophyta) морей СССР*. Ленинград : Наука, 1974. 166 с. [Vinogradova K. L. *Ul'voye vodorosli (Chlorophyta) morei SSSR*. Leningrad : Nauka, 1974, 166 p. (in Russ.)]
3. Голлербах М. М., Красавина Л. К. *Определитель пресноводных водорослей СССР* : в 14 вып. Ленинград : Наука, Ленингр. отд-ние, 1983. Вып. 14 : *Харовые водоросли*. 190 с. [Gollerbach M. M., Krasavina L. K. *Opredelitel' presnovodnykh vodoroslei SSSR* : in 14 vols. Leningrad : Nauka, Leningr. otd-nie, 1983, vol. 14 : *Kharovye vodorosli*, 190 p. (in Russ.)]
4. Заика В. Е., Болтачев А. Р., Зуев Г. В., Ковалев А. В., Мильчакова Н. А., Сергеева Н. Г. Флористические и фаунистические изменения на крымском шельфе Чёрного моря после 1995–1998 гг. // *Морской экологический журнал*. 2004. Т. 3, № 2. С. 37–44. [Zaika V. E., Boltachev A. R., Zuev G. V., Kovalev A. V., Milchakova N. A., Sergeeva N. G. Floristic and faunistic changes in the Crimean Black Sea shelf after 1995–1998. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2004, vol. 3, no. 2, pp. 37–44. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/745>
5. Зернов С. А. Отчёт по командировке в северо-западную часть Чёрного моря для изучения фауны и собирания коллекции Зоологического музея Императорской академии наук (Одесский залив, Днепровско-Бугский лиман, Каркинитский и Джарылгатский заливы) // *Ежегодник Зоологического музея Императорской академии наук*. 1908. Т. 13. С. 154–166. [Zernov S. A. Otchet po komandirovke v severo-zapadnuyu chast' Chernogo morya dlya izucheniya fauny i sobiraniya kolleksi Zooloicheskogo muzeya Imperatorskoj akademii nauk (Odesskii zaliv, Dnepro-Bugskii liman, Karkinitskii i Dzharylgatskii zalivy). *Ezhegodnik Zoologicheskogo muzeya Imperatorskoj akademii nauk*, 1908, vol. 13, pp. 154–166. (in Russ.)]
6. Зинова А. Д. *Определитель зелёных, бурых и красных водорослей южных морей СССР*. Москва ; Ленинград : Наука, 1967. 400 с. [Zinova A. D. *Opredelitel' zelenykh, burykh i krasnykh vodoroslei yuzhnykh morei SSSR*. Moscow ; Leningrad : Nauka, 1967, 400 p. (in Russ.)]
7. Калугина-Гутник А. А. *Фитобентос Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1975. 248 с. [Kalugina-Gutnik A. A. *Fitobentos Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1975,

- 248 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5645>
8. Королесова Д. Д. Сучасний стан макрофітобен-тосу Тендрівської та Ягорлицької заток Чорно-морського біосферного заповідника // *Чорноморський ботанічний журнал*. 2017. Т. 13, № 4. С. 457–467. [Korolesova D. D. Current state of the macrophytobenthos in Tendrivska and Yagorlycka Bays of Black Sea Biosphere Reserve. *Chornomorskyi botanichnyi zhurnal*, 2017, vol. 13, no. 4, pp. 457–467. (in Ukr.)]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/17.134/4>
 9. Мильчакова Н. А., Александров В. В. Донная растительность некоторых районов лимана Донузлав (Чёрное море) // *Экология моря*. 1999. Вып. 49. С. 68–71. [Milchakova N. A., Aleksandrov V. V. Bottom vegetation at some sites of coastal salt lake Donuzlav (the Black Sea). *Ekologiya morya*, 1999, iss. 49, pp. 68–71. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4237>
 10. Морозова-Водяницкая Н. В. Растительные ассоциации в Чёрном море // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1959. Т. 11. С. 3–28. [Morozova-Vodyanitskaya N. V. Rastitel'nye assotsiatsii v Chernom more. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1959, vol. 11, pp. 3–28. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5389>
 11. Паламарь-Мордвинцева Г. М. *Charophyta* Крымского полуострова (Украина) // *Альгология*. 1998. Т. 8, № 1. С. 14–22. [Palamar-Mordvintseva G. M. *Charophyta* of the Crimean Peninsula (Ukraine). *Al'gologiya*, 1998, vol. 8, no. 1, pp. 14–22. (in Russ.)]
 12. Паули В. Л. Материалы к познанию биоценозов Егорлыцкого залива // *Труды Всеукраинской государственной Черноморско-Азовской научно-промысловой опытной станции*. 1927. Т. 2, вып. 2. С. 63–75. [Pauli V. L. Materialy k poznaniyu biotsenozov Egorlytskogo zaliva. *Trudy Vseukrainskoi gosudarstvennoi Chornomorsko-Azovskoi nauchno-promyslovoi opytnoi stantsii*, 1927, vol. 2, iss. 2, pp. 63–75. (in Russ.)]
 13. Погребняк И. И. *Донная растительность лиманов Северо-Западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Чёрного моря* : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Одесса, 1965. 31 с. [Pogrebnyak I. I. *Donnaya rastitel'nost' limanov Severo-Zapadnogo Prichernomor'ya i sopredel'nykh im akvatorii Chornogo morya* : avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk. Odessa, 1965, 31 p. (in Russ.)]
 14. Садогурский С. Е. Флора и растительность акваторий филиала Крымского природного заповедника «Лебяжий острова» (Чёрное море): современное состояние и пути сохранения // *Заповідна справа в Україні*. 2009. Т. 15, № 2. С. 41–50. [Sadogursky S. E. Aquatic flora and vegetation in the filial “Swan Islands” of the Crimean Nature Reserve (Black Sea): Its modern state and the ways of preservation. *Zapovidna sprava v Ukraini*, 2009, vol. 15, no. 2, pp. 41–50. (in Russ.)]
 15. Ткаченко Ф. П., Маслов И. И. Морской макрофитобентос Черноморского биосферного заповедника // *Экология моря*. 2002. Вып. 62. С. 34–40. [Tkachenko F. P., Maslov I. I. Marine macrophytobenthos of Chernomorsky Biosphere Reservation. *Ekologiya morya*, 2002, iss. 62, pp. 34–40. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4556>
 16. Черняков Д. А. *Природно-аквальные ландшафтные комплексы Тендрівської та Ягорлицької заток і моніторинг їх стану у Чорноморському біосферному заповіднику* : автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Харьков, 1995. 16 с. [Cherniakov D. A. *Pryrodno-akvalni landshaftni kompleksi Tendrivskoi ta Yehorlytskoi zatok i monitorynh yikh stanu u Chornomorskomu biosfernomu zapovidnyku* : avtoref. dis. ... kand. heohr. nauk. Kharkiv, 1995, 16 p. (in Ukr.)]
 17. Beilby M. J., Bisson M. A., Schneider S. C. How characean algae take up needed and excrete unwanted ions – An overview explaining how insights from electrophysiology are useful to understand the ecology of aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, 2022, vol. 181, art. no. 103542 (9 p.). <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2022.103542>
 18. Kovtun A., Torn K., Martin G., Kullas T., Kotta J., Suursaar Ü. Influence of abiotic environmental conditions on spatial distribution of charophytes in the coastal waters of West Estonian Archipelago, Baltic Sea. *Journal of Coastal Research*, 2011, spec. iss. 64, pp. 412–416.
 19. 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 21.03.2023].

20. Pelechaty M., Brzozowski M., Kaczmarek L., Kowalewski G., Nowak B., Pukacz A. The charophyte decline and recovery in Lake Lednica in response to four decades of changes in water fertility and hydrometeorological conditions. In: *11th Symposium for European Freshwater Sciences*, June 30 – July 5, 2019, Zagreb, Croatia : Abstract book. [Zagreb] : [s. n.], 2019, pp. 386.
21. Romanov R., Korolesova D., Afanasyev D., Zhakova L. *Chara baltica* (Charophyceae, Charales) from the Black Sea Region and taxonomic implications of extrastipulodes. *Botanica*, 2020, vol. 26, iss. 2, pp. 126–137. <https://doi.org/10.2478/botlit-2020-0014>
22. Sand-Jensen K., Bruun H. H., Baastrup-Spohr L. Decade-long time delays in nutrient and plant species dynamics during eutrophication and reoligotrophication of Lake Fure 1900–2015. *Journal of Ecology*, 2017, vol. 105, no. 3, pp. 690–700. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12715>
23. Schmieder K., Werner S., Bauer H. Submersed macrophytes as a food source for wintering waterbirds at Lake Constance. *Aquatic Botany*, 2006, vol. 84, iss. 3, pp. 245–250. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.09.006>
24. Simons J., Ohm M., Daalder R., Boers P., Rip W. Restoration of Botshol (the Netherlands) by reduction of external nutrient load: Recovery of a characean community, dominated by *Chara connivens*. *Hydrobiologia*, 1994, vol. 275, iss. 1, pp. 243–253. <https://doi.org/10.1007/BF00026715>
25. Sooksawat N., Meetam M., Kruatrachue M., Pokethitiyook P., Inthorn D. Performance of packed bed column using *Chara aculeolata* biomass for removal of Pb and Cd ions from wastewater. *Journal of Environmental Science and Health, Part A*, 2017, vol. 52, iss. 6, pp. 539–546. <https://doi.org/10.1080/10934529.2017.1282774>
26. Torn K., Martin G. Changes in the distribution of charophyte species in enclosed seabays of western Estonia. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biology. Ecology*, 2003, vol. 52, iss. 2, pp. 134–140. <https://doi.org/10.3176/biol.ecol.2003.2.05>

RESTORATION OF THE *CHARA ACULEOLATA* KÜTZING PHYTOCENOSIS IN THE TENDROVSKY BAY (BLACK SEA)

D. D. Koroliesova

Black Sea Biosphere Reserve, Golaya Pristan, Russian Federation

E-mail: chernyakova.darya@gmail.com

For the *Chara aculeolata* Kützing phytocenosis in the Tendrovsky Bay of the Black Sea, long-term dynamics of growth areas and biomass of macrophytes was analyzed. Its partial degradation was observed since 1993. In 1993–2010, the area of the phytocenosis decreased from 100 to 6.3 km². In 2010–2021, elements of regenerative succession were registered. A gradual slow expansion of growth areas and an increase in algae biomass were noted over the 10-year monitoring, and a sudden significant recovery was recorded in 2021. According to the data of 2021, the *C. aculeolata* phytocenosis was distributed over an area of 36 km², and the biomass of the dominant species reached 1,800 g·m⁻². Possible reasons for the observed changes are discussed.

Keywords: Charophyta, macrophytobenthos, regenerative succession, long-term dynamics, recolonization

УДК 582.273-19(265.52)

НАХОДКА В АВАЧИНСКОМ ЗАЛИВЕ НОВОЙ ДЛЯ КАМЧАТКИ ВОДРОСЛИ *ACROSORIUM YENDOI* YAMADA (DELESSERIACEAE, RHODOPHYTA)

© 2023 г. О. Н. Селиванова, Г. Г. Жигадлова

Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский,
Российская Федерация
E-mail: oselivanova@mail.ru

Поступила в редакцию 12.10.2022; после доработки 12.10.2022;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 01.12.2023.

Недавнее нахождение новой для Камчатки красной водоросли *Acrosorium yendoi* в ходе наблюдений в лабораторном морском аквариуме, содержащем грунт и воду из Авачинского залива (Юго-Восточная Камчатка), подкреплено её обнаружением в данной акватории с использованием метода параллельных флористических исследований в лабораторных и природных условиях. Ранее *A. yendoi* был известен из более южных районов тихоокеанского побережья России (Японское море), а также из Японии, Китая и Кореи. В результате наших исследований вид регистрируется во флоре Восточной Камчатки, что значительно расширяет представления об ареале *A. yendoi*, смещая его к северу и изменяя фитогеографические характеристики вида.

Ключевые слова: *Acrosorium*, Камчатка, ареал, аквариумные исследования, параллельные лабораторные и природные наблюдения, потепление климата

Изучение аквариумных водорослей в лабораторном морском аквариуме, содержащем грунт и воду из Авачинского залива (Юго-Восточная Камчатка), которое было предпринято нами изначально в качестве мониторингового исследования этой группы морских организмов, создающих среду обитания для остальных гидробионтов искусственного водоёма, имело неожиданные результаты. В аквариуме были обнаружены новые для этого региона водоросли — *Lukinia dissecta* Perestenko, 1996 и *Acrosorium yendoi* Yamada, 1930 (Rhodophyta) [Селиванова, Жигадлова, 2021, 2022]. Мы признали их не инвазивными аквариумными элементами, а реальными природными видами, попавшими в аквариум вместе с водой и грунтом. Было высказано предположение, что нахождение необычных водорослей в аквариуме может быть индикатором их фактического присутствия в водах Авачинского залива и послужить стимулом для их поиска и обнаружения в природе. Сконцентрировав внимание на этой проблеме, мы провели экспедиционные работы, и вскоре наше предположение о действительном произрастании этих водорослей в природе полностью оправдалось в отношении *L. dissecta*, которая была обнаружена в прикамчатской акватории в июне 2021 г. [Селиванова, Жигадлова, 2023]. Продолжение поиска новых видов стало целью настоящей работы, в результате которой второй из найденных в аквариуме видов, *A. yendoi*, также был обнаружен в природных условиях в ходе полевых исследований в Авачинском заливе. Находка позволила уточнить имевшиеся сведения о географии этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В процессе данного исследования был применён оригинальный метод наблюдений в лабораторном морском аквариуме параллельно с классическим сбором альгологического материала в природе. Метод оказался вполне продуктивным для поиска и обнаружения новых видов водорослей для изучаемого региона.

Альгологический материал в Авачинском заливе собирали с применением легководолазной техники с борта маломерного судна. Определение аквариумных и природных образцов водорослей, собранных у Юго-Восточной Камчатки, выполняли с использованием светового микроскопа Olympus CX31. При идентификации материала проводили сравнение с оригинальным описанием таксона и со сведениями из других опубликованных по данному виду работ [Перестенко, 1994; Yamada, 1930; Yoshida, 1998]. Образцы фотографировали с помощью цифровой камеры Olympus SZ-20. Материал хранится в лаборатории гидробиологии КФ ТИГ ДВО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изученные природные образцы *A. yendoi* (рис. 1А, Б) собраны 21.04.2022 в бухте Вилучинская (Авачинский залив), у мыса Раздельный, с глубины 14 м, с каменисто-галечного грунта с наносами песка. Сборщик — Ермоленко Е. С.

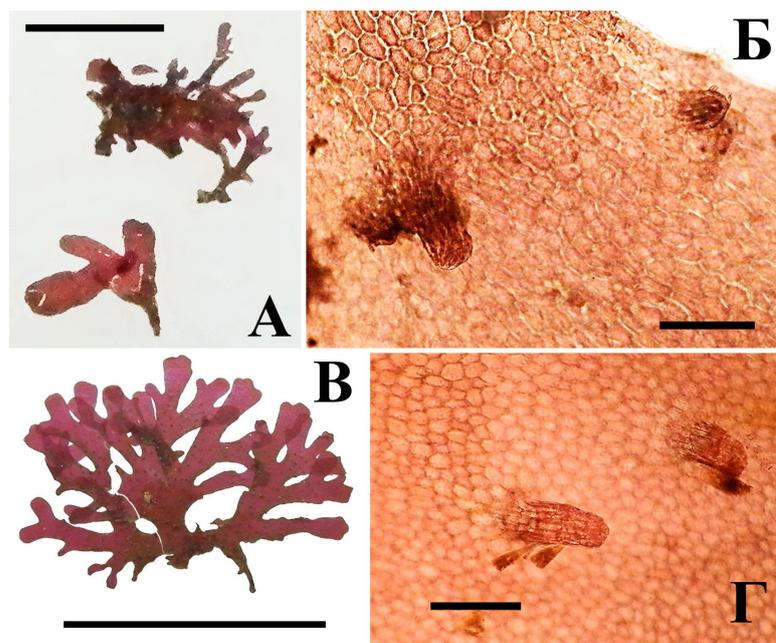


Рис. 1. *Acrosorium yendoi* Yamada, 1930 из прибрежных вод Юго-Восточной Камчатки (А, Б) и из лабораторного аквариума (В, Г): А — молодые природные растения; В — зрелые аквариумные растения; Б, Г — фрагменты пластин природных и аквариумных растений с ризоидными выростами. Масштаб: А — 1 см; В — 2 см; Б, Г — 200 мкм

Fig. 1. *Acrosorium yendoi* Yamada, 1930 from the coastal waters of Southeastern Kamchatka (А, Б) and laboratory marine aquarium (В, Г): А, young natural plants; В, mature aquarium plants; Б, Г, fragments of the blades of natural and aquarium plants with rhizoidal outgrowths. Scale: А, 1 cm; В, 2 cm; Б, Г, 200 μm

В ходе водолазных работ в бухте Вилучинская были собраны небольшие, довольно угнетённые молодые растения, выросшие ранней весной при температуре +1...+2 °С, которая для них, вероятно, некомфортна. Однако их общая морфология и анатомия согласуются с таковыми зрелых растений, выросших в аквариуме при более благоприятной температуре, +6...+7 °С, а те, в свою очередь, соответствуют оригинальному описанию вида. Слоевище пурпурно-красного

цвета, плёнчатое, прикрепляется к субстрату многочисленными ризоидами. Ветвление неправильно дихотомическое. Ветви переплетаются друг с другом при помощи ризоидальных выростов. Пластины с ровным краем, на поперечном срезе обнаруживаются микроскопические одно-трёхслойные вены.

A. yendoi был первоначально описан из Японии [Yamada, 1930] и отмечен в южных районах Дальнего Востока России (Японское море — Татарский пролив и залив Петра Великого) [Клочкова, 1996; Перестенко, 1994; Kozhenkova, 2020]. Помимо Японии [Yoshida, 1998; Yoshida et al., 2015] и России, *A. yendoi* зарегистрирован в Китае [Checklist of Biota, 2008; Tseng, 2009] и Корее [Lee, Kang, 2001; Nam, Kang, 2012]. В отечественной фикологической литературе *A. yendoi* принято считать бореально-тропическим, интерзональным пацифическим приазиатским [Перестенко, 1994] или приазиатским низкобореально-субтропическим видом [Клочкова, 1996].

Фактически первой находкой *A. yendoi* на Камчатке стало его обнаружение в аквариуме [Селиванова, Жигадлова, 2021, 2022]. В данных публикациях мы исключили случайный занос спор водорослей из достоверно известных местообитаний вида из-за их географической удалённости от района исследований. Для объяснения присутствия в аквариуме несвойственных для изучаемой акватории водорослей мы предположили, что споры или ювенильные растения содержались в воде либо грунте, которые были отобраны для аквариума из Авачинского залива. Наблюдения за динамикой развития экосистемы аквариума выявили сильное разрастание водорослей, при этом *Acrosorium*, имеющий мелкое, стелющееся слоевище, оказался настолько активным, что практически захватил все подходящие поверхности субстрата и стал доминирующим видом. По-видимому, условия в аквариуме оказались благоприятными для его развития. Лимитирующим фактором, вероятнее всего, выступил температурный. Отметим, что относительно недавно выяснилось, что этот вид не так уж теплолюбив. В работе китайских исследователей [Sun et al., 2010], проводивших многолетний мониторинг биоразнообразия бентосных водорослей литорали островов Нанджи (Национальный природный заповедник, Южно-Китайское море, Китай), показано, что с подъёмом температуры воды в сообществе макроводорослей доля субтропических видов увеличилась, а доля умеренно-холодноводных заметно снизилась. В отношении *A. yendoi* установлено, что его обилие на литорали островов уменьшилось примерно в полтора раза за 40 лет с переходом из категории доминирующих видов в категорию обычных [Sun et al., 2010]. Эти авторы предположили, что причиной сокращения численности ряда видов водорослей явилось глобальное потепление климата. Камчатка также находится в тренде повышения средней годовой температуры поверхностного слоя Земли и Мирового океана. При сравнительном анализе двух 30-летних периодов по кривой средней годовой температуры по Петропавловску-Камчатскому были получены данные о возрастании температуры воздуха на 0,5 °C (<http://kammeteo.ru>). Соответственно увеличению температуры воздушных масс происходит повышение температуры воды, и обнаружение считавшихся тепловодными видов морских гидробионтов в прикамчатской акватории становится не столь уж неожиданным. Вероятно, в связи с потеплением климата *A. yendoi* начал продвигаться на север, в том числе к берегам Камчатки, и таким образом попал в наш аквариум.

Не исключено, что в природных условиях этот вид не был обнаружен в заливе из-за своих мелких размеров, малочисленности или просто из-за слабой изученности альгофлоры региона. Исследование аквариумных водорослей послужило своего рода целеуказателем для его поиска в природе. К настоящему времени *A. yendoi* найден в акватории Авачинского залива, что позволяет расширить и уточнить его природный ареал.

Заключение. Находка *Acrosorium yendoi* в водах Восточной Камчатки значительно смещает ареал вида к северу по сравнению с известным ранее (данные из более южных районов тихоокеанского побережья России, Японского моря). Таким образом, *A. yendoi*

не следует больше считать бореально-тропическим, пацифическим приазиатским или приазиатским низкорбореально-субтропическим видом, а следует признать широкобореальным азиатско-тихоокеанским видом.

Благодарность. Выражаем благодарность экипажу катера «Ларус» за возможность работы в акватории Авачинского залива и Ермоленко Е. С. — за участие в сборе водорослей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Ключкова Н. Г. *Флора водорослей макрофитов Татарского пролива (Японское море) и особенности её формирования*. Владивосток : Дальнаука, 1996. 292 с. [Klochkova N. G. *Flora vodoroslei makrofitov Tatarskogo proliva (Yaponskoe more) i osobennosti ee formirovaniya*. Vladivostok : Dal'nauka, 1996, 292 p. (in Russ.)]
2. Перестенко Л. П. *Красные водоросли дальневосточных морей России*. Санкт-Петербург : Изд-во «Ольга», 1994. 331 с. [Perestenko L. P. *Red Algae of the Far-Eastern Seas of Russia*. Saint Petersburg : Olga, 1994, 331 p. (in Russ.)]
3. Селиванова О. Н., Жигадлова Г. Г. Флористические находки в морском лабораторном аквариуме // *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей* : материалы XXII международной научной конференции, Петропавловск-Камчатский, 17–18 ноября 2021 г. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2021. С. 66–71. [Selivanova O. N., Zhigadlova G. G. Floristic finds in the marine laboratory aquarium. In: *Conservation of Biodiversity of Kamchatka and Coastal Waters* : materials of the XXII international conference, Petropavlovsk-Kamchatsky, 17–18 November, 2021. Petropavlovsk-Kamchatsky : Kamchatpress, 2021, pp. 66–71. (in Russ.)]. https://doi.org/10.53657/9785961004038_66
4. Селиванова О. Н., Жигадлова Г. Г. Находка в лабораторном морском аквариуме водорослей, новых для Юго-Восточной Камчатки. *Биология моря*. 2022. Т. 48, № 2. С. 133–139. [Selivanova O. N., Zhigadlova G. G. On the finding of algae new to Southeastern Kamchatka in a laboratory marine aquarium. *Biologiya morya*, 2022, vol. 48, no. 2, pp. 129–134. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1063074022020092>
5. Селиванова О. Н., Жигадлова Г. Г. О распространении морской водоросли *Lukinia dissecta* Perestenko (Rhodymeniaceae, Rhodymeniales) в Северной Пацифике // *Морской биологический журнал*. 2023. Т. 8, № 1. С. 109–112. [Selivanova O. N., Zhigadlova G. G. On the distribution of marine alga *Lukinia dissecta* Perestenko (Rhodymeniaceae, Rhodymeniales) in the North Pacific. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2023, vol. 8, no. 1, pp. 109–112. (in Russ.)]. <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/370>
6. *Checklist of Biota of Chinese Seas* / Liu Ruiyu (Ed.). Beijing : Science Press, Academia Sinica, 2008, pp. 1–1267. [in Chinese].
7. Kozhenkova S. I. Checklist of marine benthic algae from the Russian continental coast of the Sea of Japan. *Phytotaxa*, 2020, vol. 437, no. 4, pp. 177–205. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.437.4.1>
8. Lee Y., Kang S. *A Catalogue of the Seaweeds in Korea*. Jeju : Cheju National University Press, 2001, 662 p. [in Korean].
9. Nam K. W., Kang P. J. *Algal Flora of Korea*. Vol. 4, no. 7 : *Rhodophyta: Florideophyceae: Ceramiales: Delesseriaceae: 22 Genera Including Acrosorium*. Incheon : National Institute of Biological Resources, 2012, 129 p.
10. Sun J., Ning X.-R., Le F., Chen W., Zhuang D. Long term changes of biodiversity of benthic macroalgae in the intertidal zone of the Nanji Islands. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, vol. 30, iss. 2, pp. 106–112. <http://dx.doi.org/10.1016/j.chnaes.2010.03.010>
11. Tseng C. K. *Seaweeds in Yellow Sea and Bohai Sea of China*. Beijing : Science Press, 2009, 453 p. [in Chinese].
12. Yamada Y. Notes on some Japanese algae. I. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido Imperial University. Series 5, Botany*, 1930, vol. 1, no. 1, pp. 27–36.
13. Yoshida T. *Marine Algae of Japan*. Tokyo : Uchida Rokakuho Publishing Co., Ltd., 1998, 1222 p. [in Japanese].
14. Yoshida T., Suzuki M., Yoshinaga K. Checklist of marine algae of Japan (revised in 2015). *Japanese Journal of Phycology*, 2015, vol. 63, no. 3, pp. 129–189. [in Japanese].

FINDING
OF *ACROSORIUM YENDOI* YAMADA (DELESSERIACEAE, RHODOPHYTA),
A NEW TO KAMCHATKA SPECIES, IN AVACHA GULF

O. N. Selivanova and G. G. Zhigadlova

Kamchatka Branch of the Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch
of the Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russian Federation
E-mail: oselivanova@mail.ru

Recent finding of the red alga *Acrosorium yendoi*, new to Kamchatka, during observations in a laboratory marine aquarium, containing sediments and water from the Avacha Bay (Southeastern Kamchatka), was supported by its discovery in this water area using the method of parallel floristic observations both under laboratory and natural conditions. *A. yendoi* was previously recorded in more southern areas of the Pacific coast of Russia (Sea of Japan), as well as in Japan, China, and Korea. As a result of our studies, the species is registered in the flora of Eastern Kamchatka, and this significantly expands the understanding of *A. yendoi* range, shifting it to the north and changing the phylogeographic characteristics of the species.

Keywords: *Acrosorium*, Kamchatka, area, aquarium research, parallel floristic observations, climate warming

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., проф. Довгаль И. В.

Корректор:

Копытова О. Ю.

Перевод:

Тренкеншу Т. А., Надточенко И. А.

Компьютерная вёрстка:

Баяндин А. С.

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

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



Подп. к печати 04.08.2023	Дата выхода в свет 01.12.2023	Заказ № 93112	Тираж 100 экз.
Формат 60 × 84/8	Уч.-изд. листов 9,3	Усл. печ. листов 13,95	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.