



ISSN 2499-9768 print

МОРСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 9 № 2
2024



**МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL**

Выпуск посвящён 300-летию Российской академии наук.

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

Журнал реферирован международной библиографической и реферативной базой данных Scopus (Elsevier), международной информационной системой по водным наукам и рыболовству ASFA (ProQuest), Всероссийским институтом научно-технической информации (ВИНИТИ),

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

Все материалы проходят независимое двойное слепое рецензирование.

Редакционная коллегия

Главный редактор

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

Заместитель главного редактора

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

Ответственный секретарь

Корнийчук Ю. М., к. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

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

Азовский А. И., д. б. н., проф., МГУ

Васильева Е. Д., д. б. н., МГУ

Генкал С. И., д. б. н., проф., ИБВВ РАН

Денисенко С. Г., д. б. н., ЗИН РАН

Довгаль И. В., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Зуев Г. В., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Коновалов С. К., чл.-корр. РАН, д. г. н., ФИЦ МГИ

Мильчакова Н. А., к. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Неврова Е. Л., д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Празукин А. В., д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Руднева И. И., д. б. н., проф., ФИЦ МГИ

Рябушко В. И., д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

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

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

Совга Е. Е., д. г. н., проф., ФИЦ МГИ

Стельмах Л. В., д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

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

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

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

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

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

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

Magni P., PhD, CNR-IAS, Italy

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

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

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

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

Адрес учредителя, издателя и редакции:

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

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

Тел.: +7 8692 54-41-10. E-mail: mbj@imbr-ras.ru.

Сайт журнала: <https://marine-biology.ru>.

Адрес соиздателя:

Зоологический институт РАН.

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

Editorial Board

Editor-in-Chief

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

Assistant Editor

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

Managing Editor

Korneychuk Yu. M., PhD, IBSS, Russia

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

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

Azovsky A. I., D. Sc., Prof., MSU, Russia

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

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

Denisenko S. G., D. Sc., ZIN, Russia

Dovgal I. V., D. Sc., Prof., IBSS, Russia

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

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

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

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

MHI RAS, Russia

Magni P., PhD, CNR-IAS, Italy

Milchakova N. A., PhD, IBSS, Russia

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

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

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

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

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

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

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

Sanzharova 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.

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

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2024 Том 9 № 2

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Научные сообщения

Бондарев И. П.

Особенности популяционной структуры и биоценологических связей

Rapana venosa (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae)

в заливе Донузлав Чёрного моря 3–18

Горяев Ю. И., Ежов А. В., Пономарцев Н. В., Парамонов Н. М., Петров С. А.

Распределение и численность водных и морских птиц

в некоторых районах юго-западной части Карского моря

в летне-осенний период 2015–2020 гг. 19–44

Карпова Е. П., Губанов В. В., Аблязов Э. Р., Статкевич С. В.

Состав, структура и динамика сообществ рыб и десятиногих ракообразных

у южного побережья Крыма (Чёрное море) (in Eng.) 45–57

Ле Тхи Киэу Оань, Во Тхи Ха, Нгуен Фуонг Лиен, В. М. Юрахно, Бинь Туи Данг

Статус заражённости симбиотическими ракообразными

краба-плавунца *Charybdis truncata* (Fabricius, 1798)

из залива Нячанг, Вьетнам (Восточное море) (in Eng.) 58–71

Соляников В. В., Степанов М. В.

О находке *Lepidochitona cinerea* (Linnaeus, 1767) в Цемесской бухте (Чёрное море) 72–82

Шаравин Д. Ю., Беляева П. Г.

Пространственная изменчивость термохалинных параметров

и состава фитопланктона Западной Антарктики в летний период 83–97

Шулькин В. М., Жариков В. В., Лебедев А. М., Базаров К. Ю.

Углерод в экосистеме *Zostera marina* Linnaeus, 1753

на песчаных грунтах бухты Средняя (залив Петра Великого, Японское море)

по данным полевых наблюдений 98–114

Хроника и информация

Памяти выдающегося российского гидробиолога Владислава Вильгельмовича Хлебовича 115–116

A. O. KOVALEVSKY INSTITUTE OF BIOLOGY OF THE SOUTHERN SEAS OF RAS
ZOOLOGICAL INSTITUTE OF RAS

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2024 Vol. 9 no. 2

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

CONTENTS

Scientific communications

Bondarev I.

Peculiarities of population structure and biocenotic relationships
of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae)
in the Donuzlav Bay (the Black Sea) (in Russ.) 3–18

Goryaev Yu., Ezhov A., Ponomartsev N., Paramonov N., and Petrov S.

Distribution and abundance of water birds and seabirds
in some areas of the southwestern Kara Sea
in the summer-autumn period 2015–2020 (in Russ.) 19–44

Karpova E., Gubanov V., Abliazov E., and Statkevich S.

Composition, structure, and dynamics of communities of fish and decapods
off the southern coast of the Crimea (the Black Sea) 45–57

Le Thi Kieu Oanh, Vo Thi Ha, Nguyen Phuong Lien, V. Yurakhno, and Binh Thuy Dang

The infestation status of symbiotic crustaceans
on the swimming crab *Charybdis truncata* (Fabricius, 1798)
from Nha Trang Bay, Vietnam (the East Sea) 58–71

Solyannikov V. and Stepanov M.

About the finding of *Lepidochitona cinerea* (Linnaeus, 1767)
in the Tsemes Bay (the Black Sea) (in Russ.) 72–82

Sharavin D. and Belyaeva P.

Spatial variability of thermohaline parameters
and phytoplankton composition of West Antarctica in summer season (in Russ.) 83–97

Shulkin V., Zharikov V., Lebedev A., and Bazarov K.

Assessment of carbon stock in the *Zostera marina* Linnaeus, 1753 ecosystem
on sandy sediments of the Srednyaya Bight (Peter the Great Bay, the Sea of Japan)
based on field observations (in Russ.) 98–114

Chronicle and information

In memoriam: Vladislav Khlebovich, the outstanding Russian hydrobiologist (in Russ.) 115–116

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 594.329.65-15(262.5.04)

**ОСОБЕННОСТИ
ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ И БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ
RAPANA VENOSA (VALENCIENNES, 1846) (GASTROPODA, MURICIDAE)
В ЗАЛИВЕ ДОНУЗЛАВ ЧЁРНОГО МОРЯ**

© 2024 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 15.10.2021; после доработки 03.02.2022;
принята к публикации 19.02.2024; опубликована онлайн 20.05.2024.

Западно-тихоокеанский брюхоногий моллюск *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) отнесён к 100 наиболее опасным инвазионным видам Чёрного и Средиземного морей, а также признан опасным вселенцем в ряде районов прибрежных вод по обе стороны Атлантического океана. Это обстоятельство определяет актуальность изучения популяционных особенностей и биоценологических связей рапаны в районах вселения. Исследования ранее не проанализированной локальной популяции *R. venosa* в заливе Дунозлав (Северо-Западный Крым) Чёрного моря в 2020 г. показали, что при наличии обильной и разнообразной пищевой базы рапана не формирует массовых скоплений и, следовательно, не оказывает существенного влияния на донные биоценозы. Этот вывод подтверждается и соотношением биомассы хищного моллюска и его жертв. Средняя биомасса *R. venosa* в обследованном районе составляла $3,8 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, а средняя биомасса объектов её питания (*Bivalvia*) — $162,8 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Особенности популяционной структуры и биоценологические связи рапаны в заливе Дунозлав рассмотрены и обсуждены впервые. Прямые и косвенные данные свидетельствуют, что распространение вида-вселенца *R. venosa* контролируется аборигенными хищниками — крабами. Основным видом, ограничивающим численность рапаны в исследованном районе, является краб *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847.

Ключевые слова: биоценозы, водоросли, инвазионный вид, крабы, моллюски, хищник — жертва

Крупный хищный брюхоногий моллюск *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), вселившийся из Японского моря в Чёрное в начале 1940-х гг., оказал значительное влияние на донные биоценозы [Переладов, 2013; Чухчин, 1961b, с; Bondarev, 2014; Snigirov et al., 2013] и экосистему моря в целом [Чухчин, 1984; Alien Species Alert, 2004; Katsanevakis et al., 2014; Zolotarev, 1996]. Основной пищей *R. venosa* служат двустворчатые моллюски [Бондарев, 2010, 2011, 2015a, 2016, 2020; Золотарёв, Евченко, 2010; Косьян, 2013; Чухчин, 1961с, 1984; Savini et al., 2004], комплекс которых играет важную роль биофильтра в экосистеме Чёрного моря [Зенкевич, 1963]. Черноморская рапана демонстрирует тенденцию к полному истреблению своих пищевых объектов в районе обитания [Чухчин, 1961b], что послужило основанием для включения *R. venosa* в топ-100 самых опасных инвазионных видов Чёрного [Фенёва, Косьян, 2018]

и Средиземного [Streftaris, Zenetos, 2006] морей. В США разрабатывают различные методы борьбы с нежелательным вселенцем, среди них — проведение массовых публичных образовательных программ и выплата вознаграждения за собранную рапану и её кладки [Alien Species Alert, 2004].

Считается, что успех колонизации Чёрного моря *R. venosa* связан не только с толерантностью к абиотическим факторам среды, но и с наличием богатой кормовой базы при отсутствии трофических конкурентов и хищников [Чухчин, 1984; Alien Species Alert, 2004; Katsanevakis et al., 2014; Zolotarev, 1996]. Рапана заняла свободную нишу среди гетеротрофов второго порядка [Чухчин, 1984], и основным фактором, ограничивающим её развитие, является пища [Чухчин, 1961b]. При этом на значительной части северо-запада Чёрного моря при наличии обильных пищевых ресурсов (моллюсков) *R. venosa* немногочисленна [Zolotarev, 1996]. Залив Донузлав является одним из районов, характеризующихся присутствием широкого спектра объектов питания, однако рапана здесь не имеет повсеместного распространения.

Первое исследование фауны Донузлава было проведено в 1981 г. — через 20 лет после его соединения с морем через прорытый канал. Было определено, что за это время фауна прежде гипергалинного озера приобрела характерный для Чёрного моря состав бентоса и там сформировались биоценозы, встречающиеся на соответствующих глубинах моря. Отмечено, что брюхоногие моллюски преимущественно обитают в биотопах песка и ракушечника на водорослях и грунте, где обнаружена и рапана [Чухчин, 1992]. Присутствие *R. venosa* в составе бентоса Донузлава установлено и в последующих исследованиях [Болтачева и др., 2002; Косьян, 2013; Переладов, 2013; Kosyan, 2016]. Указано, что распространение рапаны было ограничено районом близ пролива, соединяющего Донузлав с морем, а плотность её поселения на участке обнаружения составляла менее $0,01 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$; при этом разнообразие и количество объектов питания не лимитировали распространение *R. venosa* по всему заливу [Переладов, 2013].

По результатам наблюдений в аквариуме одним из возможных видов, способных контролировать распространение *R. venosa*, назван голубой краб-плавунец *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 [Harding, 2023]. Этот достаточно крупный (ширина карапакса до 230 мм) краб из Западной Атлантики уже широко распространён в Средиземном море; в Чёрном море он впервые найден в 1967 г., однако пока встречается редко [Макаров, 2004]. В заливе Донузлав вид не обнаружен. Высказано предположение, что ограничительную роль в распределении и численности рапаны играют местные виды крабов-плавунцов, которые могут выедать её молодь на мелководьях [Переладов, 2013]. Признано, что биологические методы борьбы с *R. venosa* на сегодняшний день исследованы мало [Фенёва, Косьян, 2018].

Изучение структуры и биоценологических связей *R. venosa* в локальных популяциях, где развитие моллюска лимитировано естественными факторами, может поспособствовать пониманию процессов равновесного взаимодействия вселенца и аборигенной фауны и дать представление о возможных способах ограничения распространения этого инвазионного вида. Получение такой информации на примере локальной популяции рапаны в заливе Донузлав является целью данного исследования. Для этого рассмотрена популяционная структура *R. venosa* — характер распределения, а также размерный, весовой, возрастной и половой состав особей в районе изучения. При анализе биоценологических связей была отмечена приуроченность *R. venosa* к конкретным биоценозам; внимание было сконцентрировано на спектре её питания и на взаимоотношениях с хищниками.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Залив Донузлав расположен на западном побережье Крыма (рис. 1) и ограничивает с юга Тарханкутский полуостров. Длина залива — около 30 км, средняя ширина — 5 км. Самое широкое место (8,5 км) находится вблизи устья, исходно отделённого от Чёрного моря песчаной

пересыпью. В 1961 г. через пересыпь был прорыт канал шириной около 200 м, в результате образовались две песчаные косы. Северная часть бывшей пересыпи носит название коса Беляус, а южная именуется Южной косой. На большей части акватории современного залива солёность воды соответствует черноморской (17,5–18,2 ‰). Летом температура воды в заливе повышается до +24...+25 °С, а на мелководье — и до бóльших значений; зимой она опускается до 0 °С, залив частично либо полностью покрывается льдом. Водообмен между морем и заливом происходит практически по всей его акватории, захватывая водную толщу от поверхности до дна [Зуев, Болтачев, 1999].



Рис. 1. Карта-схема района исследований с указанием мест отбора проб и плотности поселения (А) *Rapana venosa* (экз.·м⁻²)

Fig. 1. Schematic map of the study area with indication of the sampling sites and population abundance (А) of *Rapana venosa* (ind.·m⁻²)

На большей части залива преобладают глубины менее 4–5 м, в районе центральной котловины глубина достигает 28 м. Донные отложения преимущественно представлены разнородными песками, в разной степени заиленными, на мелководных участках и в наиболее глубоководной части — илами. На различной глубине по периметру водоёма встречаются ракушечники и грядовые выходы твёрдых известковых песчаников в виде плит, отдельных обломков и каменных развалов.

В пределах залива распространено восемь основных биоценозов: песка с венусом, песка с харой, хары, зостеры на песчаных илах, мидийных и мидийно-устричных ракушечников, илистого песка и ила с аброй, глубоководного ила, что согласуется с данными предыдущих исследований [Чухчин, 1992].

Распределение *R. venosa*, её потенциальных жертв и хищников обследовано визуально *in situ* от устьевой до кутовой части залива. Пробы бентоса отобраны в летне-осенний период (28 июня — 28 сентября) 2020 г., моллюски собраны с использованием легководолазного снаряжения, тотально с площади 1000 м² на каждой станции. На семи станциях в заливе собрано 300 экз. *R. venosa*. Плотность поселения рапаны оценена по результатам сбора на каждой станции (рис. 1), в скоплениях — с помощью рамки размером 1 × 1 м. Для определения количественного и таксономического состава объектов питания *R. venosa* в биотопах одновременно

отобраны пробы макробентоса с помощью рамки размером 1 × 1 м с поверхности твёрдого субстрата и водорослей и с поверхностного слоя рыхлого грунта (толщина слоя 5 см), с последующей промывкой через сито с диаметром отверстий 5 мм. На каждой станции на характерном участке акватории отобрано по одной рамочной пробе.

Спектр питания рапаны и крабов исследован по объектам-жертвам, изъятым непосредственно у питающихся особей. Обнаружено 59 экз. питающейся *R. venosa* и 72 экз. питающихся крабов. В процессе питания рапана удерживает жертву мускулами ноги, а крабы поедают жертву, зажав её в клешне. В отдельных случаях у *R. venosa* (20 особей) изучено пищевое содержимое желудочно-кишечного тракта (с использованием стереомикроскопа МБС-10).

При исследовании каждой особи *R. venosa* определяли высоту раковины (SH) от апекса до окончания сифонального канала, сырую массу моллюска с раковиной (TW), пол (F — женский, M — мужской) и возраст. В наших выборках учтены только половозрелые особи, пол установлен по наличию/отсутствию пениса и цвету гонад, возраст — по нерестовым меткам [Чухчин, 1961a, с; Bondarev, 2015b]. Параллельно проведён сбор потенциальных хищников рапаны — крабов; их размер оценён по ширине карапакса (CW). У основных объектов питания *R. venosa* — двустворчатых моллюсков — измерена длина створок (L) (у особей, изъятых непосредственно у питающихся рапан). Мягкие ткани этих жертв были частично либо полностью выедены, поэтому данные по их массе являются нерепрезентативными. Оценена количественная доля каждого из видов-жертв *R. venosa* (Q_1 , %) в общем объёме зарегистрированных пищевых объектов. Для сравнения определено среднее значение количественного вклада (Q_2 , %) двустворчатых моллюсков — пищевых объектов рапаны в таксоценозах *Bivalvia* залива Донузлав по данным пробоотбора. Проведена оценка средней биомассы *R. venosa* и двустворчатых моллюсков обследованной акватории.

Линейные размеры раковин моллюсков и карапаксов крабов измерены штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Определение сырой массы особей выполнено на электронных весах WLM-200 с точностью до 0,1 г.

Построение графиков, вычисление средних значений (M) и стандартного отклонения (σ) выполнено с помощью программ пакета MS Office Excel, v. 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структура популяции *Rapana venosa*. Значения высоты раковин половозрелых особей рапаны в заливе Донузлав характеризуются широким диапазоном (32,1–135,0 мм), как и показатели индивидуальной массы особей (4,0–365,2 г). В выборке преобладают самцы (57,7 %), их размерно-массовые характеристики имеют более высокие максимальные и средние значения (табл. 1).

Таблица 1. Размерно-весовые характеристики *Rapana venosa* в заливе Донузлав с разделением по половой принадлежности: F — самки; M — самцы; N — количество особей; SH — высота раковины; TW — индивидуальный сырой вес; min–max — минимальное и максимальное значения; M — среднее значение; σ — стандартное отклонение

Table 1. Size and weight characteristics of *Rapana venosa* in the Donuzlav Bay divided by sex: F, females; M, males; N, number of individuals; SH, shell height; TW, individual wet weight; min–max, minimum and maximum values; M , mean value; σ , standard deviation

Пол	N (%)	SH, мм			TW, г		
		Min–max	M	σ	Min–max	M	σ
F	127 (42,3)	32,1–126,0	82,8	18,6	4,0–335,1	107,5	76,7
M	173 (57,7)	34,4–135,0	89,7	20,1	6,1–365,2	140,8	96,9
F + M	300 (100)	32,1–135,0	86,6	19,8	4,0–365,2	126,8	90,3

Размерная (определяемая по высоте раковины), возрастная (устанавливаемая по нерестовым меткам) и весовая составляющие структуры популяции с учётом половой принадлежности представлены на рис. 2. В размерной группе 30–40 мм преобладают самки (90 %), в группе 41–50 мм количество самцов и самок равно, а в группах с более крупными размерами, за исключением группы 61–70 мм (F — 65 %, M — 35 %), преобладают самцы. По мере увеличения размера раковины доля самцов растёт, а в размерной группе 130 мм и более (1 % выборки) самки отсутствуют (рис. 2А).

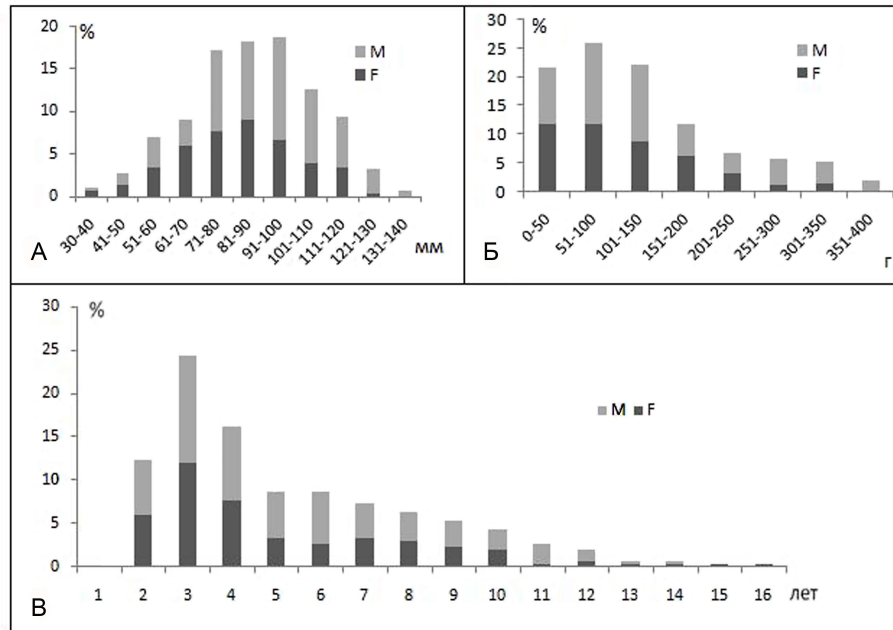


Рис. 2. Структура популяции *Rapana venosa* залива Донузлав с разделением групп по полу (F — самки, M — самцы): А — размерная; Б — весовая; В — возрастная

Fig. 2. Population structure of *Rapana venosa* in the Donuzlav Bay divided by sex (F, females, M, males): A, size; Б, weight; В, age

В группе с индивидуальной массой до 50 г преобладают самки (54 %), во всех остальных — самцы. В группе с наибольшей индивидуальной массой (> 350 г, 1,7 % выборки) самки отсутствуют (рис. 2Б), как и в группе с максимальными размерами раковины. Средняя биомасса рапаны в обследованном районе — 3,8 г·м⁻².

В возрастных группах от 2 до 12 лет преобладают самцы (56 %), при этом в группах 2–4 года соотношение полов близко к паритетному (F — 49 %, M — 51 %), а по мере увеличения возраста доля самцов растёт. Отметим, что в группах 13 и 14 лет (1,4 % выборки) доля самцов и самок равна, а среди особей в возрасте 15 и 16 лет (по 0,35 % выборки) обнаружены только самки.

Биоценологические связи *Rapana venosa*. В заливе Донузлав моллюск обнаружен в диапазоне глубины 1,0–5,0 м в биоценозах песка с венусом, песка с харой, ракушечников, хары и зостеры. Особи рапаны замечены в процессе совокупления, формирования кладок, питания и перемещения по грунту.

Распределение рапаны — неравномерно пятнистое. Максимальные её концентрации с июня по сентябрь связаны с нерестом, поэтому бóльшая часть особей *R. venosa* собрана в местах, где находится твёрдый субстрат (выходы скальных пород или отдельные камни), на котором самки прикрепляют кладки. В качестве субстрата для прикрепления кладок иногда служат другие особи рапаны, водоросли или предметы антропогенного происхождения.

В кутовой части залива рапана и её кладки не обнаружены, несмотря на обилие и разнообразие потенциальных пищевых объектов *Bivalvia* (устриц, мидий, гребешков, венусов, кардиумов и анадары), а также наличие скального грунта. Наибольшая плотность *R. venosa* характерна для участков залива, где мозаичное сочетание разных биоценозов предоставляет возможность для развития рапаны на всех стадиях онтогенеза после оседания личинок на субстрат. Здесь присутствуют особи всех размеров, плотность распределения максимальна — до 0,1 экз.·м⁻² (рис. 1). Как при совокуплении, так и при питании *R. venosa* может формировать группы по несколько особей (до 10 экз.·м⁻²).

Спектр питания. Обнаружено 43 экз. (14,3 % общего количества) *R. venosa*, питающихся *Bivalvia*. Объекты питания моллюска, установленные для района исследований, приведены в табл. 2.

Установленный спектр питания рапаны в районе исследований охватывает 12 видов *Bivalvia*, их размер (L) варьирует от 5,2 мм (*Lucinella divaricata*) до 40,2 мм (*Cerastoderma glaucum*). Среди жертв *R. venosa* первое место занимает *Chamelea gallina*: она обнаружена у 34,8 % питающихся *Bivalvia* особей. На втором месте по частоте захвата рапаной *Modiolus adriaticus* (25,5 %), далее следует *Polititapes aureus* (9,4 %). Остальные виды обнаружены в качестве жертв *R. venosa* по одному (2,3 %) или два (4,7 %) раза (табл. 2).

Таблица 2. Список видов моллюсков — объектов питания *Rapana venosa* в заливе Донузлав, их размер (L), доля в качестве жертв (Q₁) и среднее значение их количественного вклада в таксоцен *Bivalvia* (Q₂)

Table 2. Species list of molluscs – food objects of *Rapana venosa* in the Donuzlav Bay, their size (L), proportion as prey (Q₁), and mean value of their quantitative input to the *Bivalvia* taxocene (Q₂)

Таксон	L, мм	Q ₁ , %	L, мм	Q ₂ , %
<i>Cerastoderma glaucum</i> (Bruguière, 1789)	28,0–40,2	4,7	6,1–42,6	3,9
<i>Chamelea gallina</i> (Linnaeus, 1758)	11,6–27,8	34,8	5,0–27,6	20,4
<i>Flexopecten glaber</i> (Linnaeus, 1758)	37,7	2,3	9,1–60,2	5,1
<i>Gastrana fragilis</i> (Linnaeus, 1758)	26,3	2,3	12,2–26,8	0,1
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	7,2	2,3	5,5–10,6	2,0
<i>Irus irus</i> (Linnaeus, 1758)	14,4	2,3	10,2–15,2	0,2
<i>Lucinella divaricata</i> (Linnaeus, 1758)	5,2–6,7	4,7	5,0–7,9	4,0
<i>Modiolus adriaticus</i> Lamarck, 1819	25,2–38,0	25,5	6,5–35,2	10,2
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	15,0–23,7	4,7	5,0–24,1	22,1
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin, 1791)	12,0–12,5	4,7	5,0–14,1	17,7
<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795)	12,0	2,3	5,5–12,7	3,3
<i>Polititapes aureus</i> (Gmelin, 1791)	14,5–25,0	9,4	6,0–27,0	5,1
Другие <i>Bivalvia</i>	–	–	5,4–84,2	5,9

Средняя биомасса *Bivalvia* — объектов питания в районе обитания рапаны составляет $162,8 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$.

В заливе Донузлав, кроме двустворчатых моллюсков, *R. venosa* использует в пищу зелёные водоросли *Chara* sp. (рис. 3). Их фрагменты обнаружены в пищеводе и желудке у 16 особей рапаны, что превышает количество *R. venosa*, питавшихся *Ch. gallina*. Таким образом, доля питающихся рапан в заливе составляла около 20 % всей выборки.



Рис. 3. *Rapana venosa*, питающаяся двустворчатым моллюском *Flexopecten glaber* (А) и водорослью *Chara* sp. (Б)

Fig. 3. *Rapana venosa* feeding on the bivalve *Flexopecten glaber* (A) and the green alga *Chara* sp. (B)

Хищник — жертва. По наблюдениям *in situ*, травяной, зелёный, или эстуарный, краб *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847 (рис. 4А) питается рапаной. По нашим данным, самцы эстуарного краба в заливе Донузлав достигают массы 168 г при ширине карапакса (CW) 86,2 мм. Плотность распределения *C. aestuarii*, по визуальной оценке в светлое время суток, в среднем составляет $0,05 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$.

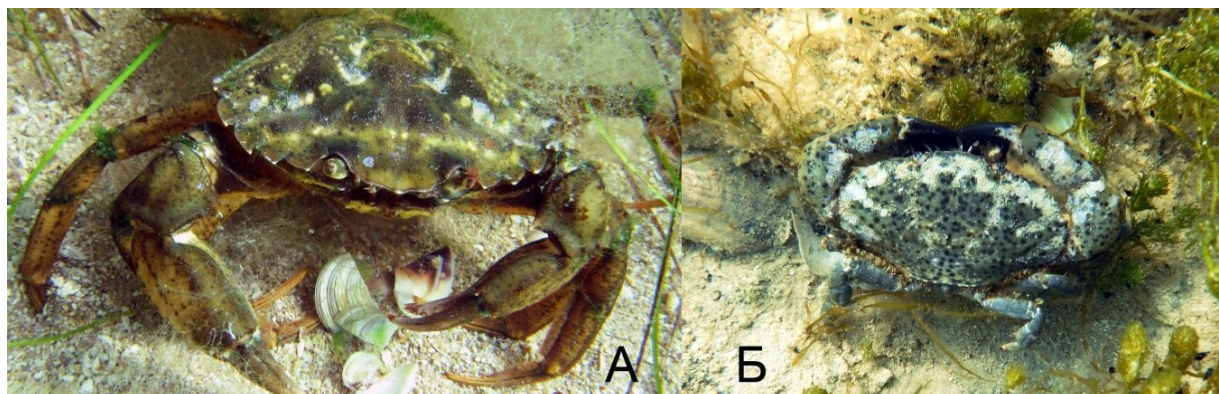


Рис. 4. Крабы — хищники рапаны: А — *Carcinus aestuarii* (CW 78,2 мм), разломавший раковину *Chamelea gallina* и питающийся её мясом, залив Донузлав, глубина 2,8 м; Б — *Xantho poressa* (CW 46 мм), питающийся *Mytilaster lineatus*

Fig. 4. Crabs – predators of the rapa whelk: A, *Carcinus aestuarii* (CW of 78.2 mm) broke *Chamelea gallina* shell and feeds on its meat, the Donuzlav Bay, depth of 2.8 m; Б, *Xantho poressa* (CW of 46 mm) feeds on *Mytilaster lineatus*

В Донузлаве травяной краб является объектом активного любительского лова, сохраняя при этом высокую численность благодаря богатой пищевой базе, которая включает двустворчатых и брюхоногих моллюсков, в том числе *R. venosa*. Наблюдения *in situ* (5 случаев) показали, что *C. aestuarii* питается молодью рапаны (SH до 22 мм), предварительно разрушая клешнями раковину. Это не единственный моллюск среди пищевых объектов краба. Мощные клешни *C. aestuarii* способны раздавить и относительно тонкостенную раковину *M. adriaticus* (3 наблюдения), и более толстостенную раковину *Ch. gallina* (14 наблюдений) (рис. 4А). Эти два вида *Bivalvia*, как и рапана, являются пищевыми объектами эстуарного краба.

Относительно небольшие (SH до 65 мм) особи *R. venosa* неоднократно (6 наблюдений) были атакованы *C. aestuarii*, при этом краб не отпускал свою жертву, рапану, волоча её по дну даже в случае тревоги (при непосредственном приближении ныряльщика). Более крупные *R. venosa* залива Донузлав нередко имеют следы нападения крабов — характерные следы повреждений базального и палатального краёв устья (рис. 5) [Bondarev, 2013]. Высота наиболее крупной травмированной раковины на момент повреждения составляла 122 мм, что означает, что даже крупные рапаны могут подвергаться нападению крабов. Более половины (52 %) особей *R. venosa* в районе исследований имеют на раковине хотя бы один шрам от повреждений, сделанных клешнями крабов в разных местах, от макушки до последнего оборота.

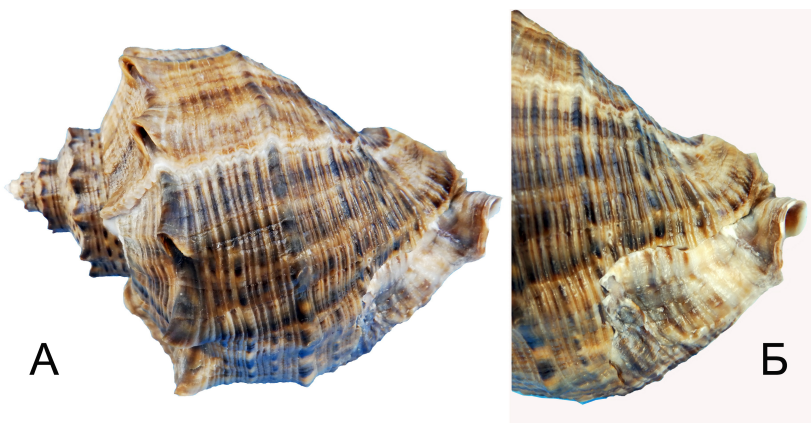


Рис. 5. А — дорсальная сторона раковины *Rapana venosa* (SH 90,0 мм) с регенерированным участком; Б — базальная часть раковины (× 1,5)

Fig. 5. А, dorsal side of *Rapana venosa* shell (SH of 90.0 mm) with a regenerated area; Б, the basal part of the shell (× 1.5)

В целом спектр питания *C. aestuarii* близок к таковому *R. venosa*, поскольку в него входят все виды *Bivalvia*, которыми питается рапана. Также в него входят рыбы, водоросли и сама *R. venosa*.

Потенциальным хищником для молоди рапаны, вероятно, является краб-водолюб *Xantho poressa* (Olivi, 1792) (рис. 4Б). Этот небольшой по размерам краб с шириной карапакса (CW) до 42,3 [Кобякова, Долгопольская, 1969], возможно и до 47 мм [Макаров, 2004], характеризуется наличием относительно крупных клешней и способен разломать раковину *Mytilaster lineatus* (рис. 4Б) и ювенильной рапаны. Самый крупный для исследованного района экземпляр этого краба (рис. 4Б), CW 46 мм, вес 24,7 г, обнаружен нами в камнях среди зарослей *Chara* sp. В заливе Донузлав вид часто встречается среди камней, на друзах мидий и среди водорослей.

Одиночные и спаривающиеся особи краба-плавунца *Liocarcinus vernalis* (Risso, 1827) отмечены в акватории залива на песчаных грунтах. Этот небольшой (CW до 39 мм) краб [Макаров, 2004] уступает по численности и размерам двум вышеупомянутым видам, и пока нет прямых доказательств, что он питается рапаной. Однако, судя по размеру клешней, *L. vernalis* способен разрушать раковины ювенильных особей *R. venosa*.

ОБСУЖДЕНИЕ

В материале первого исследования бентоса залива Донузлав, проведённого в 1981 г. [Чухчин, 1992], размер обнаруженных особей рапаны не указан. Средняя высота раковин единично зарегистрированных экземпляров данного вида в 2007 г. составляла 86 мм, при этом отмечено отсутствие кладок, молоди и пустых раковин *R. venosa* [Переладов, 2013]. В 2009–2012 гг. в заливе Донузлав на песчаном грунте отобраны 60 особей *R. venosa* (SH 30–79,9 мм, возраст 3–5 лет) [Косьян, 2013; Kosyan, 2016]. Средний размер раковин рапаны в нашей выборке (SH 86,6 мм) близок к размеру особей, найденных в 2007 г. М. В. Переладовым [2013]. В сборах 2007 г. не зафиксированы значительно более мелкие и крупные особи, поэтому можно предположить, что вышеуказанный средний размер не существенно отличается от крайних значений.

В половозрелой части популяции рапаны залива Донузлав присутствуют особи с широким диапазоном высоты раковины — от 32,1 до 135,0 мм. Наличие довольно большого количества молодых, 2–3-летних *R. venosa* (52,8 %) и наличие крупных старых, 14–16-летних особей (1,4 %) (рис. 2) свидетельствуют о достаточном обеспечении рапаны пищевыми ресурсами.

В настоящее время у берегов Крыма наиболее распространены *R. venosa* с размером раковины 40–90 мм, но этот показатель может существенно отличаться в различных популяциях. Большинство современных популяций рапаны у побережья Крыма состоят из «карликовых» особей, размер (SH) которых в зрелом и старом возрасте не превышает 50–60 мм [Бондарев, 2010, 2011, 2016]. Снижение темпов роста и явная тенденция к уменьшению размеров *R. venosa* в Чёрном море, по сравнению с таковыми на начальном этапе вселения, были отмечены ещё в конце 1950-х гг., что связывалось с уменьшением кормовой базы [Чухчин, 1961b, c]. В Керченском районе до начала 1990-х гг. модальный размер (SH) *R. venosa* составлял 90–110 мм; в 1990–1994 гг. — 80–100 мм; в 1997–2000 гг. — 55–85 мм; в 2001–2006 гг. — 50–90 мм [Евченко, 2010]. По данным исследования 1581 *R. venosa* в юго-восточной части Чёрного моря у побережья Турции в период с января по август 2000 г., максимальный размер особей (SH) составлял 90,0 мм, а средний — $(53,82 \pm 0,410)$ мм [Sağlam, Düzgüneş, 2014].

В заливе Донузлав сохраняется широкий диапазон размерно-весовых показателей *R. venosa*. Питание водорослью *Chara* sp. создаёт дополнительные возможности для выживания рапаны, поскольку расширяет кормовую базу. Вероятно, такое дополнение к пищевому рациону *R. venosa* в заливе Донузлав способствует формированию крупных раковин (SH до 135 мм) и выживанию старых (16 лет) особей на фоне общей противоположной тенденции, наблюдаемой в акватории Чёрного моря. Установленное наличие половозрелых *R. venosa* с SH 30–50 мм соответствует ранее выявленным фактам сосуществования в локальных черноморских популяциях особей, значительно различающихся по размеру [Бондарев, 2010, 2011, 2016; Переладов, 2013].

Соотношение полов $F : M = 1 : 1,36$ (F — 42,3 %, M — 57,7 %) в исследованной популяции также говорит о достаточно благоприятных условиях её существования. Соотношение полов в «идеальной» популяции — $1 : 1$; такое соотношение было зарегистрировано у рапаны в Севастопольской бухте в конце 1950-х гг. [Чухчин, 1961a]. В современных популяциях *R. venosa* в Чёрном и Средиземном морях доля самцов обычно превышает долю самок [Бондарев, 2010, 2011, 2016; Bondarev, 2014; Sağlam et al., 2009; Savini et al., 2004]. В среднем $F : M$ для популяций побережья Крымского полуострова составляет $1 : 1,85$ (F — 35 %, M — 65 %), иногда достигает $1 : 4,5$ (F — 18 %, M — 82 %) (в 2002 г. в Керченском регионе) [Бондарев, 2011]. О диспропорции $F : M = 1 : 1,6$ сообщается для *R. venosa* турецкого побережья Чёрного моря [Sağlam et al., 2009]. Сходные с нашими данные соотношения полов приведены для *R. venosa* Адриатического моря, где самки составляют 47 % популяции, обитающей на песчаном грунте, и 43 % — на скальном [Savini et al., 2004].

Преобладание самцов в популяциях рапаны может быть вызвано тем, что самки несут большие энергетические затраты на воспроизведение потомства, формируя кластер коконов, заполненных яйцами [Чухчин, 1970]. Компенсация повышенных энергозатрат возможна только при наличии достаточной пищевой базы. Дефицит питания приводит к повышенной смертности среди самок преимущественно старших возрастов, что и отражается в наблюдаемой диспропорции соотношения полов в популяциях *R. venosa* [Бондарев, 2010, 2016]. Особенности изученной популяции залива Донузлав являются паритет полов среди особей 13 и 14 лет и обнаружение только самок в самых старших возрастных группах, 15 и 16 лет. Одним из факторов, способствующих выживаемости самок старшего возраста, являются, вероятно, их меньшие, чем у самцов, размеры, при которых моллюску не требуется большого количества пищи для поддержания жизнедеятельности.

Биоценотические связи *Rapana venosa*. При первом изучении бентоса залива Донузлав в 1981 г. отмечено, что рапана часто встречается в южной его части в биоценозе ракушечника и не обнаруживается в пределах других биоценозов [Чухчин, 1992]. Нашими исследованиями подтверждено наличие скоплений *R. venosa* на ракушечниках, которые преимущественно сформированы вокруг скальных грунтов. Приуроченность моллюска к этому биоценозу в летне-осенний период связана с наличием субстрата для крепления кладок и с обилием потенциальных жертв, которые в основном обитают в песчаном грунте, окружающем скальные выходы. Широко распространённые в Чёрном море объекты питания рапаны: *Ch. gallina*, *C. glaucum*, *Gastrana fragilis*, *Gouldia minima*, *L. divaricata*, *Parvicardium exiguum*, *P. aureus* и *Pitar rudis* — относятся к типичным представителям инфауны рыхлых грунтов. *Flexopecten glaber*, *M. adriaticus*, *M. lineatus* и *P. exiguum* встречаются как на рыхлых грунтах, так и на твёрдых субстратах (ракушечники и камни), а также на водорослях. По нашим данным, наибольшая плотность и количество *R. venosa* характерны для участков залива Донузлав, где соседствуют различные биоценозы; их мозаичность создаёт условия для развития всех стадий онтогенеза рапаны от момента оседания личинок на дно. На твёрдом субстрате и на водорослях моллюск прикрепляет кладку, в водорослях укрывается и находит пищу молодь, на рыхлых грунтах большая часть рапаны находит своих жертв.

Летом 2007 г. в акватории залива Донузлав рапана была единично отмечена в точке, расположенной на расстоянии около 2 км от открытого моря. Плотность поселения *R. venosa* на этом участке составила менее 0,01 экз.·м⁻². На участке, отстоящем от открытого моря примерно на 4 км, рапана вообще не встречена, несмотря на обилие мидийных банок, живых реликтовых устричников и скоплений морского гребешка. В средней и кутовой части Донузлава *R. venosa* также не была зарегистрирована; по сообщению местных водолазов, в значительных количествах рапана встречается только в акватории, которая прилегает к каналу, соединяющему залив с открытым морем [Переладов, 2013]. В 2009–2012 гг. моллюск был собран в биотопе песка на глубинах 5–8 м [Косьян, 2013; Kosyan, 2016].

По нашим данным, *R. venosa* в заливе Донузлав найдена в диапазоне глубины 1,0–5,0 м в биоценозах песка с венусом, песка с харой, ракушечников, хары и зостеры. Плотность поселения рапаны на большей части станций составляла менее 0,01 экз.·м⁻², но на отдельных участках повышалась на порядок, до 0,1 экз.·м⁻² (рис. 1), а иногда достигала 10 экз.·м⁻².

Обнаружение нами более широкого распространения рапаны и участков с большей плотностью поселения, по сравнению с таковыми в предыдущих исследованиях, объясняется характером распределения моллюска (агрегированность и пятнистость) и целенаправленными поисками объекта. В кутовой части залива Донузлав *R. venosa* нами также не найдена, несмотря на наличие ракушечников и скальных грунтов с живыми моллюсками. Здесь на песке обитает ряд видов двустворок, входящих в спектр питания рапаны, включая мидию, которая присутствует

и на камнях (до 20 экз.·м⁻²). На скальном грунте плотность только устриц местами достигает 5 экз.·м⁻² [Переладов, 2016]. Возможно, распространению *R. venosa* в пределы кутовой части залива Донузлав препятствует массовое развитие эстуарного краба.

Спектр питания. Очевидно, что рапана проявляет избирательность по отношению к объектам питания (табл. 2). Особенно явно прослеживается предпочтение *Ch. gallina*, составляющей в исследованном районе 20,4 % общей численности *Bivalvia*, а среди жертв рапаны — 34,8 %. Особи *R. venosa*, отобранные в заливе Донузлав в 2012 г. на песчаном грунте, также преимущественно питались *Ch. gallina* [Косьян, 2013; Kosyan, 2016].

Рапана предпочитает этот вид моллюска другим видам в современных популяциях биотопов рыхлых грунтов в большинстве районов Чёрного моря [Бондарев, 2016, 2020; Золотарёв, Евченко, 2010; Kosyan, 2016]. В северо-восточной части Чёрного моря от мыса Чауда (Крым) до города Батуми в составе пищи *R. venosa* зарегистрированы только двустворчатые моллюски, среди которых доля *Ch. gallina* составляет 80 % [Золотарёв, Евченко, 2010]. Преимущественное питание хамелеей характерно для *R. venosa*, обитающей на песчаном грунте в бухтах Севастополя [Бондарев, 2016]. В спектре питания рапаны в Казачьей бухте (Севастополь, Крым) *Ch. gallina* составляла 80 % жертв, *M. adriaticus* — 5 %, *P. rudis* — 5 %, *P. exiguum* — 4 %, *P. aureus* — 3 %, *C. glaucum* — 2 %, *G. minima* — 1 % [Бондарев, 2020].

Такой набор моллюсков со сходной долей большинства видов-жертв характерен и для нашей выборки из залива Донузлав. Главные отличия заключаются в меньшей доле *Ch. gallina* (34,8 %) и существенно увеличенном вкладе *M. adriaticus* (25,5 %), который составляет в биоценозах залива в среднем 10,2 % общей численности *Bivalvia* (табл. 2). Среди жертв рапаны также чаще присутствует *P. aureus* (9,4 % против 5,1 % в биоценозах), в то время как *M. lineatus* и *P. exiguum* значительно шире представлены в биоценозах (22,1 и 17,7 % соответственно), чем среди жертв рапаны (4,7 % каждый). Одним из факторов выявленной избирательности является, возможно, размер особей *Bivalvia* (табл. 2). Соответствие размерных показателей *R. venosa* и её жертв, оценённое ранее [Бондарев, 2016; Косьян, 2013; Sağlam, Düzgüneş, 2014], показало, что в заливе Донузлав обитает довольно много крупной рапаны, поэтому мелкоразмерные виды *Bivalvia* реже избираются в качестве жертв.

Необходимо отметить, что крупные *Bivalvia*, которые ранее считались основными объектами питания *R. venosa* (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и *Ostrea edulis* Linnaeus, 1758), ни разу не были обнаружены нами в качестве её жертв в районе исследований, хотя оба эти вида присутствуют в бентосе Донузлава. Добавим, что поедание морского гребешка *F. glaber*, который формирует в заливе скопления с плотностью поселения в отдельных пятнах свыше 10 экз.·м⁻², зафиксировано лишь один раз. В непосредственной близости от многочисленных особей гребешка неоднократно обнаружены рапаны, питающиеся *Ch. gallina* и *M. adriaticus*.

Возможно, такая ситуация связана с тем, что самые крупные (SH > 110 мм) особи *R. venosa* в это время спаривались и не питались до конца сентября — месяца, которым был ограничен исследовательский сезон. Известно, что на Гудаутской банке в период деградации её биоценозов и исчезновения мидий и устриц из крупных *Bivalvia* остался только гребешок. Предположено, что крупные двустворки были уничтожены рапаной, а гребешок сохранился благодаря своей способности уплывать от хищников [Чухчин, 1961b]. Наши исследования показывают, что *F. glaber* реагирует на приближение потенциального хищника (аквалангиста), закрывая створки без изменения положения, а *R. venosa* не проявляет активного пищевого интереса к этому гребешку ни в естественных, ни в лабораторных условиях. В аквариуме пищевая реакция *R. venosa* на *O. edulis* была слабой либо отсутствовала [Переладов, 2013]. Вероятно, вклад рапаны в истребление черноморских устриц и гребешка переоценён. Ранее уже отмечено, что вопрос о её фатальном влиянии на поселения устриц в Чёрном море остаётся дискуссионным [Переладов, 2013].

Средняя биомасса рапаны в обследованном районе составляла $3,8 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$, а средняя биомасса объектов её питания (*Bivalvia*) — $162,8 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$, что свидетельствует о достаточной обеспеченности пищей и об отсутствии значимого негативного влияния хищника.

Фрагменты водорослей *Chara* sp. обнаружены в пищеводе и желудке крупных особей ($\text{SH} > 90 \text{ мм}$) рапаны. Ранее установлено питание её молоди ($\text{SH} 12\text{--}31 \text{ мм}$) перифитоном, образующимся на стенках аквариума [Переладов, 2013]. Собственно, отличие в механизме питания у растительноядных брюхоногих моллюсков состоит в том, что они радулой пищу скребут, а *R. venosa* радулой откусывает кусочки мяса жертвы [Чухчин, 1970] и, как выяснилось, фрагменты водорослей. Водоросли в пищевом тракте рапаны также частично перетёрты радулой. Стоит отметить, что *R. venosa* способна при помощи радулы сверлить раковины не только ювенильных особей, но и моллюсков зрелого возраста [Kosyan, 2016], что подтверждают наши данные. Возможно, рапана не является облигатным хищником, что расширяет её адаптационный потенциал, однако этот вопрос требует дополнительных исследований.

Поедание *Chara* sp. крабами и более мелкими плотоядными ракообразными (раки-отшельники и креветки) также зафиксировано нами в районе исследований. Известно, что харовые водоросли служат источником пищи для водоплавающих птиц, которые используют главным образом ооспоры, заполненные крахмалом и каплями жира. Благодаря обилию в харовых водорослях извести, их применяют в качестве удобрения тяжёлых почв [Голлербах, 1977]. Очевидно, что комплекс перечисленных выше важных компонентов *Chara* sp. активно используется многими плотоядными беспозвоночными.

Хищник — жертва. Повреждения крабами раковин *R. venosa* ранее описаны у особей из бухт Севастополя [Bondarev, 2013], где, помимо *S. aestuarii*, встречается *Eriphia verrucosa* (Forskål, 1775) — каменный краб, обитающий в Чёрном море, но не обнаруженный в заливе Донузлав. Этот краб (самый крупный из аборигенных видов, обладающий наиболее мощной первой парой переопод) неоднократно отмечен автором *in situ* с взрослой рапаной в клешнях. Зафиксировано и раздавливание в аквариуме каменным крабом небольшой ($\text{SH} 25 \text{ мм}$) раковины *R. venosa* с толщиной стенок около $1,0 \text{ мм}$ [Bondarev, 2013].

S. aestuarii является самым обычным и массовым крабом в Чёрном море, встречаясь до глубины 70 м ; он образует обычно большие скопления в литоральной и сублиторальной зоне, а также в лагунах. Обитает на песчаном или ракушечном грунте, среди водорослей, реже на гравии или под камнями. В XX в. (особенно до 1970-х гг.) *S. aestuarii* был наиболее распространён в северо-западной части Чёрного моря [Макаров, 2004], и этим обстоятельством можно объяснить ранее отмеченное парадоксально небольшое количество рапаны в данном районе при значительных запасах двустворчатых моллюсков [Zolotarev, 1996]. В настоящее время в результате разрушения местообитаний и чрезмерного любительского промысла в ряде районов частота встречаемости *S. aestuarii* снизилась; вид включён в региональную Красную книгу [Красная книга города Севастополя, 2018].

Залив Донузлав с обильной пищевой базой, включающей рапану, является, очевидно, зоной комфорта для развития популяции *S. aestuarii*, благодаря чему отдельные особи здесь имеют размеры, превышающие ранее известные максимальные. По литературным данным, в Чёрном море наибольшая ширина карапакса (CW) травяного краба составляет 80 мм при длине 63 мм [Кобякова, Долгопольская, 1969]. В Донузлаве эстуарные крабы с $\text{CW} > 80 \text{ мм}$ не являются редкими, а максимальная ширина карапакса составляет, по нашим сведениям, $86,2 \text{ мм}$. В популяции в Средиземном море и в других новообразованных популяциях (Япония, Австралия, Новая Зеландия и Северная Америка) европейский травяной краб *S. aestuarii* имеет существенно меньшую CW — до 65 мм [Yamada, Hauck, 2001]. Крупные размеры *S. aestuarii* в Чёрном море и в заливе Донузлав позволяют ему охотиться не только на достаточно крупных *Bivalvia* и на молодь *R. venosa*,

но и на зрелых особей. По нашим данным, эстуарный краб имеет спектр питания, сходный с таковым *R. venosa*, с преобладанием двустворчатых моллюсков. Таким образом, *S. aestuarii* является для рапаны и трофическим конкурентом, и хищником.

Необходимо иметь в виду, что после оседания на грунт наибольшие потери от бентосных хищников рапана несёт именно на ранних стадиях роста. Её молодь после оседания на грунт имеет размер около 1 мм; через две недели молодь вырастает до 1,5 мм, ещё через 6 дней — до 2 мм [Чухчин, 1970], а значит, даже мелкоразмерные виды крабов могут существенно влиять на численность *R. venosa*. Именно поэтому влияние таких крабов на популяцию рапаны нельзя недооценивать. Взрослая крупная *R. venosa* хотя и подвергается нападению крупноразмерных крабов, но значительно реже становится жертвой и способна регенерировать повреждённые и даже утраченные фрагменты раковины (рис. 5) [Bondarev, 2013]. Вполне вероятно, что культивирование крабов может способствовать регулированию численности и ограничению экспансии рапаны.

Выводы. В заливе Донузлав существует устойчивая популяция *Rapana venosa* — с полноценной структурой, активно размножающаяся и обеспеченная разнообразными объектами питания.

При наличии потенциальных объектов питания во всей акватории залива распространение рапаны ограничено центральной и юго-западной частью залива, где плотность её поселения составляет от $< 0,01$ до $0,1$ экз.·м⁻².

Пищевыми конкурентами и хищниками *R. venosa* являются аборигенные черноморские крабы, ограничивающие численность и, вероятно, распространение инвазионной гастроподы.

Обнаружение в желудках *R. venosa* харовых водорослей свидетельствует о расширении спектра питания рапаны и нуждается в дальнейшем изучении, поскольку, возможно, указывает на то, что данный вид обладает большим адаптационным потенциалом, чем было известно ранее.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения» (№ гос. регистрации 124022400148-4).

Благодарность. Автор признателен анонимным рецензентам за замечания и рекомендации, следование которым позволило повысить качество работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Болтачева Н. А., Колесникова Е. А., Ревков Н. К. Фауна макрозообентоса лимана Донузлав (Чёрное море) // *Экология моря*. 2002. Вып. 62. С. 10–13. [Boltacheva N. A., Kolesnikova E. A., Revkov N. K. Macrozoobenthos fauna of the Donuzlav Estuary (the Black Sea). *Ekologiya morya*, 2002, iss. 62, pp. 10–13. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4549>
2. 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.)]
3. Бондарев И. П. Современное состояние популяций рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в крымской части ареала // *Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей* / под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской, Г. Е. Шульмана, Ю. А. Загородней. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. Гл. 5. С. 177–189. [Bondarev I. P. Sovremennoe sostoyanie populyatsii rapany *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) v krymskoi chasti areala. In: *Biological Resources of the Black Sea and Sea of Azov* / V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya, G. E. Shulman, Yu. A. Zagorodnyaya (Eds). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, chap. 5, pp. 177–189. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1363>
4. Бондарев И. П. Особенности питания и перспективы развития рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в Чёрном море // *Вопросы сохранения биоразнообразия водных*

- объектов : материалы международной конференции, Ростов-на-Дону, 27 ноября 2015 г. Ростов-на-Дону : АзНИИРХ, 2015а. С. 44–48. [Bondarev I. P. Feeding habits and development prospects of rapa-whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Black Sea. In: *Voprosy sokhraneniya bioraznoobraziya vodnykh ob"ektov* : materialy mezhdunarodnoi konferentsii, Rostov-on-Don, 27 November, 2015. Rostov-on-Don : AzNIIRKh, 2015a, pp. 44–48. (in Russ.)]
5. Бондарев И. П. Структура популяций *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) севастопольских 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). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 3, pp. 14–21. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.3.02>
 6. Бондарев И. П. Особенности биоценологических связей *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia, Arcidae) в бухте Казачьей Чёрного моря // *Российский журнал биологических инвазий*. 2020. Т. 13, № 2. С. 10–22. [Bondarev I. P. Features of *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia, Arcidae) biocenotic relations in the Kazachya Bay of the Black Sea. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2020, vol. 13, no. 2, pp. 10–22. (in Russ.)]
 7. Голлербах М. М. Отдел харовые водоросли (Charophyta) // *Жизнь растений*. Т. 3. *Водоросли. Лишайники*. Москва : Просвещение, 1977. 487 с. [Gollerbakh M. M. Otdel kharovye vodorosli (Charophyta). In: *Zhizn' rastenii*. vol. 3. *Vodorosli. Lishainiki*. Moscow : Prosveshchenie, 1977, 487 p. (in Russ.)]
 8. Евченко О. В. Биологические характеристики и запас рапаны *Rapana venosa* (Gastropoda: Murexidae) в северо-восточной части Чёрного моря // *Труды ЮгНИРО*. 2010. Т. 48. С. 24–28. [Evchenko O. V. Biological features and stock of rapana *Rapana venosa* (Gastropoda: Murexidae) in the north-eastern Black Sea. *Trudy YugNIRO*, 2010, vol. 48, pp. 24–28. (in Russ.)]
 9. Зенкевич Л. А. *Биология морей СССР*. Москва : АН СССР, 1963. 739 с. [Zenkevich L. A. *Biologiya morei SSSR*. Moscow : AN SSSR, 1963, 739 p. (in Russ.)]
 10. Золотарёв П. Н., Евченко О. В. Некоторые черты биологии и оценка запаса рапаны *Rapana venosa* (Gastropoda: Murexidae) в северо-восточной части Чёрного моря в 1988–1994 гг. *Вопросы рыболовства*. 2010. Т. 11, № 3 (43). С. 442–452. [Zolotarev P. N., Yevchenko O. V. Some biology features and stock assessment of rapana *Rapana thomassiana thomassiana* (Gastropoda: Murexidae) in the north-eastern part of Black Sea in 1988–1994. *Voprosy rybolovstva*, 2010, vol. 11, no. 3 (43), pp. 442–452. (in Russ.)]
 11. Зуев Г. В., Болтачев А. Р. Влияние подводной добычи песка на экосистему лимана Донузлав // *Экология моря*. 1999. Вып. 48. С. 5–9. [Zuev G. V., Boltachev A. R. Influence of underwater quarrying of sand on the Donuzlav Estuary ecosystem. *Ekologiya morya*, 1999, iss. 48, pp. 5–9. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4199>
 12. Кобякова З. И., Долгопольская М. А. Отряд десятиногие – Decapoda // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Киев : Наукова думка, 1969. Т. 2. С. 270–307. [Kobyakova Z. I., Dolgopol'skaya M. A. Otryad desyatinogie – Decapoda. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Kyiv : Naukova dumka, 1969, vol. 2, pp. 270–307. (in Russ.)]
 13. Косьян А. Р. Сравнительный анализ *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) из разных биотопов Чёрного моря по морфологическим признакам // *Океанология*. 2013. Т. 53, № 1. С. 53–59. [Kosyan A. R. Comparative analysis of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) from different biotopes of the Black Sea based on morphological characters. *Okeanologiya*, 2013, vol. 53, no. 1, pp. 53–59. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0030157413010085>
 14. *Красная книга города Севастополя* / Главное управление природных ресурсов и экологии города Севастополя. Калининград ; Севастополь : ИД «РОСТ-ДОАФК», 2018. 432 с. [*Krasnaya kniga goroda Sevastopolya* / Glavnoe upravlenie prirodnykh resursov i ekologii goroda Sevastopolya. Kaliningrad ; Sevastopol : ID “ROST-DOAFK”, 2018, 432 p. (in Russ.)]
 15. Макаров Ю. Н. *Десятиногие ракообразные*. Киев : Наукова думка, 2004. 429 с. (Фауна Украины : в 40 т. Т. 26: Высшие ракообразные ; вып. 1–2). [Makarov Yu. N. *Desyatinogie rakoobraznye*. Kyiv : Naukova dumka, 2004, 429 p. (Fauna Ukrainy : in 40 vols. Vol. 26: Vysshie rakoobraznye ; iss. 1–2). (in Russ.)]
 16. Переладов М. В. Современное состояние

- популяции и особенности биологии рапаны (*Rapana venosa*) в северо-восточной части Чёрного моря // *Труды ВНИРО*. 2013. Т. 150. С. 8–20. [Pereladov M. V. Modern status and biological aspects of veined rapa whelk (*Rapana venosa*) in the North-East Black Sea. *Trudy VNIRO*, 2013, vol. 150, pp. 8–20. (in Russ.)]
17. Переладов М. В. Структура биотопа и современное состояние поселений устриц (*Ostrea edulis*) в озере Донузлав п-ов Крым, Чёрное море // *Труды ВНИРО*. 2016. Т. 163. С. 36–47. [Pereladov M. V. Biotope structure and modern status of oyster (*Ostrea edulis*) settlement in Donuzlav Lake, Crimea Peninsula, the Black Sea. *Trudy VNIRO*, 2016, vol. 163, pp. 36–47. (in Russ.)]
18. Фенёва И. Ю., Косьян А. Р. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) / венозная рапана / veined rapa whelk // *Самые опасные инвазионные виды России (топ-100)* / под ред. Ю. Ю. Дгебуадзе, В. Г. Петросяна, Л. А. Хляп. Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 352–357. [Feneva I. Yu., Kosyan A. R. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) / venoznaya rapana / veined rapa whelk. In: *The Most Dangerous Invasive Species of Russia (Top 100)* / Yu. Yu. Dgebuadze, V. G. Petrosyan, L. A. Khlyar (Eds). Moscow : KMK Scientific Press, 2018, pp. 352–357. (in Russ.)]
19. Чухчин В. Д. Размножение рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Чёрном море // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1961a. Т. 14. С. 163–168. [Chukhchin V. D. Razmnozhenie rapany (*Rapana bezoar* L.) v Chernom more. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1961a, vol. 14, pp. 163–168. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5502>
20. Чухчин В. Д. Рапана (*Rapana bezoar* L.) на Гудаутской устричной банке // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1961b. Т. 14. С. 178–187. [Chukhchin V. D. Rapana (*Rapana bezoar* L.) na Gudautskoi us-trichnoi banke. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1961b, vol. 14, pp. 178–187. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5504>
21. Чухчин В. Д. Рост рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Севастопольской бухте // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1961c. Т. 14. С. 169–177. [Chukhchin V. D. Rost rapany (*Rapana bezoar* L.) v Sevastopol'skoi bukhte. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1961c, vol. 14, pp. 169–177. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5503>
22. 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>
23. Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. Киев : Наукова думка, 1984. 176 с. [Chukhchin V. D. *Ekologiya bryukhonogikh mollyuskov Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1984, 176 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5646>
24. Чухчин В. Д. Формирование донных биоценозов в оз. Донузлав после соединения с морем // *Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря* / отв. ред. В. Е. Заика ; АН Украины, Ин-т биологии южных морей имени А. О. Ковалевского. Киев : Наукова думка, 1992. С. 217–225. [Chukhchin V. D. Formirovanie donnykh biotsenozov v oz. Donuzlav posle soedineniya s morem. In: *Mnogoletnie izmeneniya zoobentosa Chernogo morya* / V. E. Zaika (Ed.) ; Academy of Sciences of Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. Kyiv : Naukova dumka, 1992, pp. 217–225. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5644>
25. *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>
26. 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.
27. 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.
28. Bondarev I. P. Sexual differentiation and variations sexual characteristics *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846). *International Journal of Marine Science*, 2015b, vol. 5, no. 19, pp. 1–10.

29. Harding J. M. Predation by blue crabs, *Callinectes sapidus*, on rapa whelks, *Rapana venosa*: Possible natural controls for an invasive species? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2023, vol. 297, iss. 2, pp. 161–177. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.07.005>
30. Kosyan A. Predation mechanisms of *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) in different biotopes along the Black Sea coast. *Marine Pollution Bulletin*, 2016, vol. 102, iss. 2, pp. 265–270. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.07.069>
31. Katsanevakis S., Wallentinus I., Zenetos A., Lepäkoski E., Cinar M. E., Öztürk B., Grabowski M., Golani D., Cardoso A. C. Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: A pan-European review. *Aquatic Invasions*, 2014, vol. 9, iss. 4, pp. 391–423. <http://doi.org/10.3391/ai.2014.9.4.01>
32. Sağlam H., Düzgüneş E. Biological parameters and feeding behaviour of invasive whelk *Rapana venosa* Valenciennes, 1846 in the south-eastern Black Sea of Turkey. *Journal of Coastal Life Medicine*, 2014, vol. 2, no. 6, pp. 442–446.
33. Sağlam H., Düzgüneş E., Öğüt H. Reproductive ecology of the invasive whelk *Rapana venosa* Valenciennes, 1846, in the southeastern Black Sea (Gastropoda: Muricidae). *ICES Journal of Marine Science*, 2009, vol. 66, iss. 9, pp. 1865–1867. <http://doi.org/10.1093/icesjms/fsp184>
34. Savini D., Castellazzi M., Favruzzo M., Occhipinti-Ambrogi A. The alien mollusc *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846; Gastropoda, Muricidae) in the Northern Adriatic Sea: Population structure and shell morphology. *Chemistry and Ecology*, 2004, vol. 20, suppl. 1, pp. 411–424. <https://doi.org/10.1080/02757540310001629242>
35. Snigirov S., Medinets V., Chichkin V., Sylyantsev S. Rapa whelk controls demersal community structure off Zmiinyi Island, Black Sea. *Aquatic Invasions*, 2013, vol. 8, iss. 3, pp. 289–297. <http://doi.org/10.3391/ai.2013.8.3.05>
36. Streftaris N., Zenetos A. Alien marine species in the Mediterranean – the 100 ‘worst invasives’ and their impact. *Mediterranean Marine Science*, 2006, vol. 7, no. 1, pp. 87–118. <https://doi.org/10.12681/mms.180>
37. Yamada S. B., Hauck L. Field identification of the European green crab species: *Carcinus maenas* and *Carcinus aestuarii*. *Journal of Shellfish Research*, 2001, vol. 20, iss. 3, pp. 905–912.
38. Zolotarev V. The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusc species. *Marine Ecology*, 1996, vol. 17, iss. 1–3, pp. 227–236. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1996.tb00504.x>

**PECULIARITIES
OF POPULATION STRUCTURE AND BIOCENOTIC RELATIONSHIPS
OF *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) (GASTROPODA, MURICIDAE)
IN THE DONUZLAV BAY (THE BLACK SEA)**

I. Bondarev

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

The Western Pacific gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) is classified among the hundred most dangerous invasive species of the Black and Mediterranean seas. Moreover, it is recognized as a dangerous invader in a number of coastal water areas on both sides of the Atlantic Ocean that determines the relevance of the study of population characteristics and biocenotic relationships of the rapa whelk in the areas of its invasion. The analysis of a previously unexplored *R. venosa* population in the Donuzlav Bay (the Northwestern Crimea) of the Black Sea in 2020 showed as follows: in the occurrence of an abundant and diverse food base, the rapa whelk does not form mass aggregations and, consequently, does not significantly affect benthic biocenoses. This fact is also confirmed by the ratio of biomass of the predatory mollusc and its prey. *R. venosa* mean biomass in the study area was 3.8 g·m⁻², and the mean biomass of its food objects (*Bivalvia*) was 162.8 g·m⁻². The features of the population structure and biocenotic relationships of the rapa whelk in the Donuzlav Bay are considered and discussed for the first time. Direct underwater observations and indirect evidence indicate that the distribution of this invader is controlled by aboriginal predators, crabs. The main species limiting *R. venosa* abundance in the study area is the crab *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847.

Keywords: biocenoses, algae, invasive species, crabs, molluscs, predator–prey

УДК 598.2-152.6(268.52)

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ВОДНЫХ И МОРСКИХ ПТИЦ В НЕКОТОРЫХ РАЙОНАХ ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ КАРСКОГО МОРЯ В ЛЕТНЕ-ОСЕННИЙ ПЕРИОД 2015–2020 ГГ.

© 2024 г. Ю. И. Горяев¹, А. В. Ежов¹, Н. В. Пономарцев²,
Н. М. Парамонов³, С. А. Петров⁴

¹Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, Российская Федерация

²Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация

³АО «Институт экологического проектирования и изысканий», Москва, Российская Федерация

⁴Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация

E-mail: ygoryaev@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.02.2023; после доработки 04.09.2023;
принята к публикации 19.02.2024; опубликована онлайн 20.05.2024.

Юго-западная часть Карского моря — малоизученная область летне-осенних нагульных кочёвок и сезонных миграций водных и морских птиц. Её шельф включает районы, перспективные для добычи углеводородного сырья и интенсификации судоходства по Северному морскому пути, что делает необходимым постоянный мониторинг птиц в зоне воздействия этих факторов. На протяжении августа и сентября 2015–2016 и 2018–2020 гг., а также в конце сентября — первой и второй декадах октября 2017 г. проведены учёты птиц на участке акватории в южной части Карского моря. Использована методика судового трансектного учёта для получения показателя численности особей на 1 км². На этой акватории определено 28 видов птиц из 7 семейств (гагаровые, олушевые, буревестниковые, утиные, чайковые, поморниковые и чистиковые), в том числе 6 видов, имеющих охранный статус. Из группы водных птиц полученные данные исследований в августе — октябре наиболее обстоятельны для чернозобой гагары, морянки и гаги-гребенушки (гагаровые и утиные). Численность этих видов накануне осеннего отлёта птиц (август) нарастала в мелководной части акватории, прилегающей к побережью; позднее следовало их рассеяние в более глубоководные районы к западу от полуострова Ямал. Плотность популяций на прибрежных мелководьях в период наиболее активного освоения этого биотопа составляет (ос.·км⁻²): чернозобой гагары — (0,17 ± 0,036), морянки — (4,87 ± 1,2), гаги-гребенушки — (2,1 ± 1,25). Предположительно, показатель плотности значительно больше для всех трёх видов птиц на меньших дистанциях от берега, не осмотренных с борта судна. Прочие виды группы водных птиц (краснозобая гагара, сибирская гага, чёрная казарка, белолобый гусь и гусь-гуменник) на открытой акватории редки и, по-видимому, на протяжении всего летне-осеннего периода в основном приурочены к более узкой прибрежной зоне. Этот же показатель численности кочующих особей морских птиц (буревестниковые, чайковые, поморниковые и чистиковые), рассчитанный для всей акватории полигона, в среднем за 5 лет для августа и сентября составляет (ос.·км⁻²): для глупыша — (0,078 ± 0,026), бургомистра — (0,067 ± 0,014), моевки — (0,061 ± 0,016), полярной крачки — (0,025 ± 0,015), западносибирской чайки — (0,066 ± 0,0049), среднего, короткохвостого и длиннохвостого поморников — (0,046 ± 0,0074), (0,014 ± 0,0023) и (0,0039 ± 0,00095) соответственно, толстоклювой кайры — (0,16 ± 0,094), атлантического чистика — (0,0026 ± 0,0012). В конце сентября — октябре численность моевки, глупыша и толстоклювой кайры незначительно снижается или остаётся на уровне сентябрьской,

а численность атлантического чистика увеличивается в 7 раз. Полярная крачка, западносибирская чайка и длиннохвостый поморник исчезают с акватории, а бургомистр и средний и короткохвостый поморники встречаются значительно реже или почти исчезают (5-, 40- и 30-кратное снижение численности соответственно). В целом, в многолетнем аспекте, глупыш, три вида поморников, бургомистр, моевка, полярная крачка и атлантический чистик осваивают всю акваторию полигона. При этом для глупыша, моевки и бургомистра в отдельные годы наблюдений отмечена неравномерность распределения, выражающаяся в существенных (от 3 до 17 раз) различиях численности на крупных (порядка 25 тыс. км²) участках исследованной акватории. Западносибирская чайка и полярная крачка в продолжение всего пребывания на акватории приурочены в основном к прибрежным мелководьям, где в периоды сезонного максимума сосредоточено до 80–90 % общего количества особей на полигоне. Напротив, толстоклювая кайра избегает зоны мелководий (глубины до 50 м). Редки на обследованной акватории залётные виды (северная олуша, сизая, озёрная и серебристая чайки), виды, встреченные в периферийной части их общего ареала (большой поморник и серый буревестник), виды, редкие на современном этапе существования их популяций (белоклювая гагара), а также те птицы, основной биотоп обитания которых был недостаточно изучен (турпан, сибирская гага, чёрная казарка, гусь-гуменник и белолобый гусь), и сезонно редкие (люрик).

Ключевые слова: Карское море, морские и водные птицы, миграции, кочёвки, годовая и сезонная динамика численности

На акватории юго-западной части Карского моря в летне-осенний период насчитывается 33 вида птиц из семейств гагаровых (Gaviidae), буревестниковых (Procellariidae), олушевых (Sulidae), утиных (Anatidae), поморниковых (Stercorariidae), чайковых (Laridae) и чистиковых (Alcidae) [Попов, 2012; Decker et al., 1998; Lunk, Joern, 2007]. При достаточно хорошей изученности видового состава птиц этого района в целом отсутствуют современные данные о численности (плотность популяций) птиц и её динамике за ряд лет, необходимые как для формирования представления о птицах района в популяционном и биоценологическом аспектах, так и для оценки их уязвимости в качестве объектов вероятного негативного воздействия при эксплуатации перспективных нефтегазовых месторождений, расположенных здесь. Настоящее сообщение посвящено описанию видового состава и численности птиц участка юго-западной части Карского моря, расположенного к западу от полуострова Ямал, между 70°40' и 73°50' с. ш. и 62°40' и 70°00' в. д. Полученные данные не содержат исчерпывающего описания фауны птиц всего юго-запада моря, характеризуя биотопически конкретную область — преимущественно средне-глубинную открытую акваторию, прилегающую к зоне арктических тундр, не включающую такие места обитания птиц, как, например, литораль с супралиторалью, эстуарии, острова, лагуны, лайды и пр.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Учёт птиц в юго-западной части Карского моря проводили на протяжении пяти сезонов (2015–2016 и 2018–2020 гг.) в августе — сентябре; однократно учёт провели в более поздние даты, с 28 сентября по 22 октября 2017 г. Учётный маршрут располагался в границах полигона площадью 56 тыс. км² (рис. 1) [Итоговый отчёт, 2015, 2016, 2017, 2018a, b, 2019a, b, 2020a, b].

В соответствии с режимом глубин район можно отнести к зонам внутреннего (до 100 м) и — в меньшей степени — внешнего (100–200 м) шельфа. Средняя глубина в районе работ, по 293 промерам, составила около 70 м. При этом акватория с глубиной до 100 м занимала 75 % площади, с глубиной от 100 до 150 м — 25 %. На минимальной глубине (6 м) акватория обследована на удалении 3 км от берега (это наименьшая удалённость от берега). Лёд на акватории полигона отсутствовал во все годы наблюдений; ледовитость Карского моря была низкой: лёд присутствовал в период проведения работ в незначительном количестве только на крайнем севере и северо-востоке моря. Для исследуемого района характерно взаимодействие арктической водной массы Карского моря, вод речного стока и атлантических водных масс, затекающих через

проливы Югорский Шар и Карские Ворота. В летний период вертикальная структура поля температуры в западной части моря представлена верхним прогретым слоем, сезонным термохалоклином, слоем подповерхностного минимума (остаточный холодный зимний слой) и слоем вод атлантического происхождения. Вертикальное распределение солёности характеризуется её значительным повышением в слое термохалоклина до глубин 20–30 м и дальнейшим плавным повышением до придонных горизонтов. В области склона дна — перехода от глубины 18–20 к 100–120 м располагается фронтальная зона Ямальского течения [Зацепин и др., 2010].

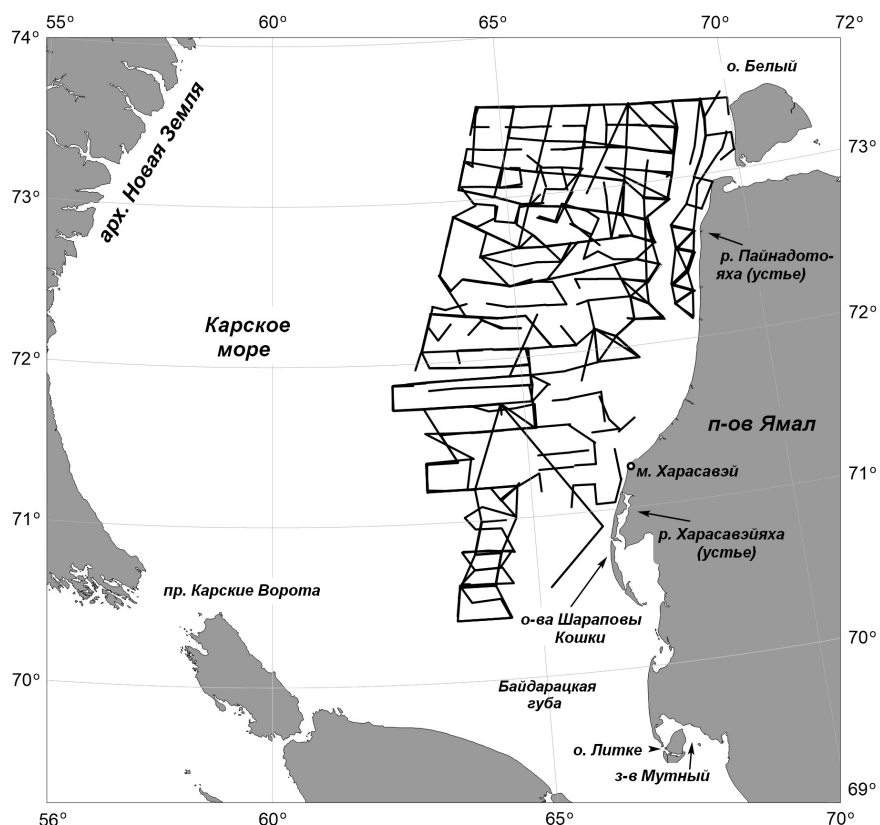


Рис. 1. Карта-схема размещения учётных маршрутов в юго-западной части Карского моря в августе — октябре 2015–2020 гг.

Fig. 1. Map of survey routes in the southwestern Kara Sea in August–October 2015–2020

Питание птиц в данном районе не изучено. К потенциальной кормовой базе рыбы и планктоноядных видов (гагаровые, олушевые, буревестниковые, чайковые и чистиковые) относятся наиболее многочисленные виды пелагических и донно-пелагических рыб: сайка *Boreogadus saida* (Lepetchin, 1774), мойва *Mallotus villosus* (Müller, 1776) и навага *Eleginus nawaga* (Walbaum, 1792), — а также ведущие пелагический образ жизни мальки разных видов (в том числе бентосных) из семейств рогатковых (Cottidae), лисичковых (Agonidae) и липаровых (Liparidae). Также к кормовой базе может относиться различный зоопланктон крупной фракции, прежде всего семейств эвфаузиид (Euphasiidae), гипериид (Hyperiididae) и пр. Основу рациона утиных, кормящихся на море, составляют, предположительно, распространённые на мелководьях брюхоногие моллюски *Lunatia pallida* (Broderip & G. B. Sowerby I, 1829), *Limneria undata* (T. Brown, 1839), *Buccinum belcheri* (Reeve, 1855), *Buccinum fragile* (Verkrüzen, 1878) и *Murex pullus* (S. Woodward, 1833), двустворчатые моллюски *Serripes groenlandicus* (Mohr, 1786) и *Ciliatocardium ciliatum* (O. Fabricius, 1780), амфиподы *Sabinea septemcarinata* (Sabine, 1824)

и *Sclerocrangon ferox* (G. O. Sars, 1877), а также *Stegocephalus inflatus* (Krøyer, 1842), *Lebbeus polaris* (Sabine, 1824), *Pandalus borealis borealis* (Krøyer, 1838) и *Saduria sabini* (Krøyer, 1849) [Экосистема Карского моря, 2008].

Использована методика судового трансектного учёта [Gould, Forsell, 1989]. Во время движения судна на акватории визуально выделяли участок, ограниченный дистанциями 300 м вперёд и по 300 м перпендикулярно от каждого борта (0,18 км²), в пределах которого в течение 5–10 с подсчитывали всех птиц (так называемый моментальный снимок). После прохождения 300-метровой дистанции таким же образом выделяли и осматривали следующий участок. Время прохождения отдельных 300-метровых отрезков трансекты определяли по опции «период» прибора спутниковой навигации Garmin GPSmap 64st. Среднюю плотность распределения птиц на полигоне вычисляли отнесением суммы учтённых особей к общей площади учётной трансекты. Для наиболее обычных видов определяли стандартную ошибку средней и достоверность различия средних (по *t*-критерию Стьюдента), для чего плотности рассчитывали также для отдельных отрезков трансекты протяжённостью около 20 км (и соответствующей им площади около 12 км²). Осмотр акватории проводили в светлое время суток, в течение 10 ч (сумерки исключали из времени учёта), одним наблюдателем, невооружённым глазом. Пункт наблюдения помещался на высоте 7 м над водой. Скорость судна составляла примерно 15 км·ч⁻¹. Протяжённость маршрута в отдельные годы и соответствующая площадь учётной трансекты показаны в табл. 1.

Межгодовая динамика численности для рассматриваемого периода представляет собой ряд значений средней плотности распределения, рассчитанных из всех дат августа и сентября для каждого года. Сезонная динамика в августе — октябре определена по сходным датам всех лет, сгруппированным в двухдекадные отрезки. Ввиду того, что пересечение маршрутом отдельных районов полигона различалось в разные годы по датам, а также ввиду высокой сезонной и пространственной неравномерности распределения на акватории птиц семейств гагаровых и утиных отметим: средние значения численности для периода с августа по сентябрь не могут быть показателем межгодовой динамики для данной группы птиц. Для этой цели сравнивали только показатели изменений с августа по октябрь. Встречаемость на морской акватории околководных птиц (кулики) в настоящем сообщении не обсуждается. Русские и латинские названия птиц даны по сводке [Коблик и др., 2006].

Таблица 1. Сроки и объёмы работ на учётном полигоне в юго-западной части Карского моря в 2015–2020 гг.

Table 1. Timing and scope of work at the survey site in the southwestern Kara Sea in 2015–2020

Год, месяцы	Протяжённость трансекты, км	Площадь трансекты, км ²
2015, август — сентябрь	2692	1613
2016, август — сентябрь	1563	938
2017, сентябрь — октябрь	1250	750
2018, август — сентябрь	1548	928
2019, август — сентябрь	1694	1016
2020, август — сентябрь	1378	827

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в августе — октябре в южной части Карского моря зарегистрировано 11 видов водных (семейства гагаровых и утиных) и 17 видов морских (семейства буревестниковых, олушевых, чайковых, поморниковых и чистиковых) птиц (табл. 2).

Таблица 2. Видовой состав и статус охраны морских и водных птиц, отмеченных на учётном полигоне в южной части Карского моря в августе — октябре 2015–2020 гг.

Table 2. Species composition and conservation status of seabirds and water birds recorded at the survey site in the southwestern Kara Sea in August–October 2015–2020

Таксон	Охранный статус вида
Отряд Gaviiformes	
Семейство Gaviidae	
Краснозобая гагара <i>Gavia stellata stellata</i> (Pontoppidan, 1763)	–
Чернозобая гагара <i>Gavia arctica arctica</i> (Linnaeus, 1758)	–
Белоклювая гагара <i>Gavia adamsii</i> (J. E. Gray, 1859)	МСОП (NT), РФ (3 У III), НАО (3), ЯНАО (4)
Отряд Procellariiformes	
Семейство Procellariidae	
Глупыш <i>Fulmarus glacialis glacialis</i> (Linnaeus, 1761)	–
Серый буревестник <i>Puffinus griseus</i> (Gmelin, 1789)	–
Отряд Suliformes	
Семейство Sulidae	
Северная олуша <i>Morus bassanus bassanus</i> (Linnaeus, 1758)	–
Отряд Anseriformes	
Семейство Anatidae	
Чёрная казарка <i>Branta bernicla bernicla</i> (Linnaeus, 1758)	–
Белолобый гусь <i>Anser albifrons albifrons</i> (Scopoli, 1769)	–
Гуменник <i>Anser fabalis</i> (Latham, 1787)	РФ (2 И II)
Морянка <i>Clangula hyemalis</i> (Linnaeus, 1758)	МСОП (VU)
Гага-гребенушка <i>Somateria spectabilis</i> (Linnaeus, 1758)	–
Сибирская гага <i>Polysticta stelleri</i> (Pallas, 1769)	МСОП (VU), РФ (2 У III), ЯНАО (3)
Синьга <i>Melanitta nigra</i> (Linnaeus, 1758)	–
Обыкновенный турпан <i>Melanitta fusca</i> (Linnaeus, 1758)	МСОП (VU), НАО (3), ЯНАО (4)
Отряд Charadriiformes	
Семейство Stercorariidae	
Большой поморник <i>Stercorarius skua</i> (Brünnich, 1764)	–
Средний поморник <i>Stercorarius pomarinus</i> (Temminck, 1815)	–
Короткохвостый поморник <i>Stercorarius parasiticus</i> (Linnaeus, 1758)	–
Длиннохвостый поморник <i>Stercorarius longicaudus longicaudus</i> (Vieillot, 1819)	–
Семейство Laridae	
Озёрная чайка <i>Chroicocephalus ridibundus</i> (Linnaeus, 1766)	–
Серебристая чайка <i>Larus argentatus argentatus</i> (Pontoppidan, 1763)	–
Западносибирская чайка <i>Larus heuglini antelius</i> (Iredale, 1913)	–
Бургомистр <i>Larus hyperboreus hyperboreus</i> (Gunnerus, 1767)	–
Сизая чайка <i>Larus canus canus</i> (Linnaeus, 1758)	–
Моевка <i>Rissa tridactyla tridactyla</i> (Stephens, 1826)	МСОП (VU)
Полярная крачка <i>Sterna paradisaea</i> (Pontoppidan, 1763)	–

Продолжение на следующей странице...

Таксон	Охранный статус вида
Семейство Alcidae	
Люрик <i>Alle alle</i> (Linnaeus, 1758)	–
Толстоклювая кайра <i>Uria lomvia lomvia</i> (Linnaeus, 1758)	–
Атлантический чистик <i>Cerphus grylle</i> (Linnaeus, 1758)	–

Примечание: МСОП — Красный список исчезающих видов Международного союза охраны природы и природных ресурсов [2023]; РФ — Красная книга Российской Федерации [2021]; НАО — Красная книга Ненецкого автономного округа [2020]; ЯНАО — Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа [2023]. Категории согласно Красному списку исчезающих видов МСОП: NT — находящиеся в состоянии, близком к угрожаемому (near threatened); VU — уязвимые (vulnerable). Статус редкости объектов животного мира: 2 — сокращающиеся в численности и/или распространении; 3 — редкие; 4 — неопределённые по статусу. Статус угрозы исчезновения объектов животного мира, характеризующий их состояние в естественной среде обитания: И — исчезающие; У — уязвимые. Степень и первоочерёдность принимаемых и планируемых к принятию природоохранных мер (природоохранный статус): II приоритет — необходима реализация одного или нескольких специальных мероприятий по сохранению объекта животного мира; III приоритет — достаточно общих мер, предусмотренных нормативными правовыми актами Российской Федерации в области охраны окружающей среды, организации, охраны и использования особо охраняемых природных территорий и охраны и использования животного мира и среды обитания, для сохранения объектов животного или растительного мира, занесённых в Красную книгу Российской Федерации.

Note: MСОP, The IUCN Red List of Threatened Species [2023]; РФ, The Red Data Book of the Russian Federation [2021]; НАО, The Red Data Book of the Nenets Autonomous Okrug [2020]; ЯНАО, The Red Data Book of the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug [2023]. Categories according to the IUCN Red List: NT, near threatened; VU, vulnerable. Rarity status of wildlife objects: 2, declining in abundance and/or distribution; 3, rare; 4, uncertain status. Status of the threat of extinction of wildlife objects characterizing their state in natural habitat: I, endangered; U, vulnerable. Degree and priority of environmental measures taken and planned (environmental status): priority II, it is necessary to implement one or more special measures to preserve wildlife objects; priority III, general measures are enough, provided by regulatory legal acts of the Russian Federation in environmental protection, organization, protection, and use of specially protected natural areas, and protection and use of wildlife and the habitats, for the conservation of fauna and flora objects listed in the Red Data Book of the Russian Federation.

Водные птицы. Наиболее обычными видами этой группы в период наблюдений были чернозобая гагара, морянка и гага-гребенушка.

Чернозобая гагара. Вид отмечали с 8 августа по 7 октября повсеместно (рис. 2). В целом для всей акватории полигона в августе и сентябре, по осреднённым данным 2015–2020 гг., численность птиц различалась в 1,8 раза $[(0,034 \pm 0,15) \text{ vs. } (0,06 \pm 0,01) \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}, P > 0,05]$. Распределение птиц на акватории существенно изменялось в продолжение периода наблюдений. В августе гагары обитали с наибольшей плотностью на мелководьях со средней глубиной 12 м, занимающих всего 11 % площади полигона, на удалении от берега Ямала до 20 км, где их плотность составляла $(0,156 \pm 0,046) \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}$ (рис. 3). С учётом того, что это был гнездовой сезон, гагары, вероятно, не только постоянно пребывали на акватории, но и вылетали на море для поиска корма. На удалении от кромки берега на более чем 20 км численность резко падала, птицы довольно равномерно встречались до западной границы полигона при меньшей плотности распределения (примерно в 18 раз), чем на указанных выше мелководьях $[(0,0086 \pm 0,0027) \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}, P < 0,001]$. В сентябре, по мере отлёта к местам зимовок, распределение гагар было более равномерным по полигону, их плотность в интервалах дистанций 0–40 и 40–100 км от побережья полуострова Ямал различалась лишь в 2 раза $[(0,17 \pm 0,036) \text{ vs. } (0,082 \pm 0,019) \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}, P < 0,05]$, а затем по всему пространству до границ полигона (удаление от берега до 180 км) была ниже в 5 раз, изменялась незначительно и составляла в среднем $(0,018 \pm 0,0065) \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}$ (разница с интервалом 40–100 км достоверна, $P < 0,01$) (рис. 3). В октябре отмечен резкий спад численности, гагары не встречены позже 8-го числа, их плотность в среднем для всего района была в 6 раз ниже, чем в сентябре, $(0,01 \pm 0,0033) \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}$. Согласно литературным данным, в районе побережья полуострова Ямал

в южной части Байдарацкой губы оформленные мигрирующие группы чернозобых гагар появляются уже примерно в середине сентября, а наибольшее число групп и птиц в них (до 62 особей) регистрируют в третьей декаде месяца; последние гагары исчезают с мест гнездования в третьей декаде сентября [Соколов, 2003]. В указанные даты даже такие сравнительно небольшие стаи нами не отмечены; вероятно, пролёт гагар над морем в районе наблюдений имеет более диффузный характер. По другим данным [Андреев и др., 2016а], пролёт вида в Карском море заканчивается в последней декаде сентября — начале октября; это согласуется с нашими наблюдениями.

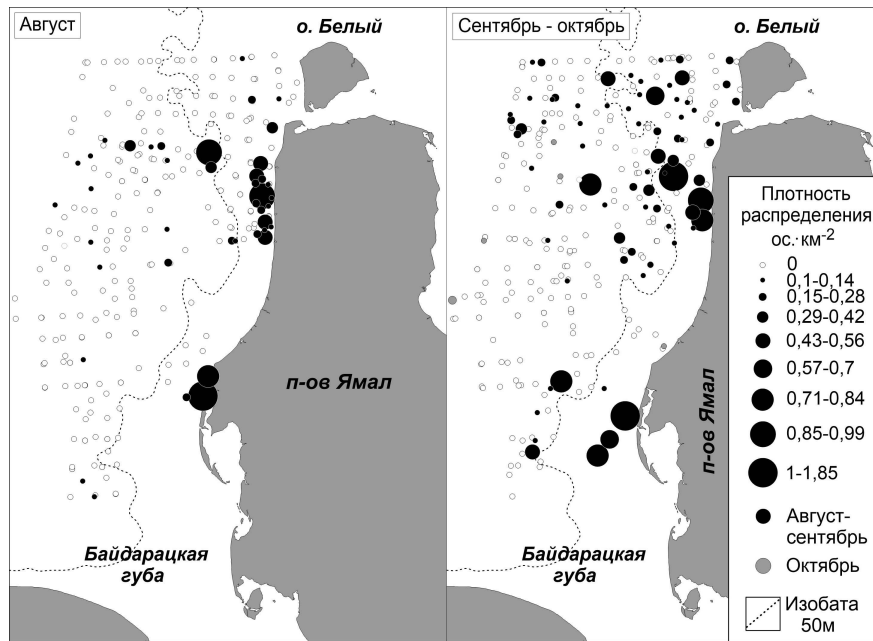


Рис. 2. Распределение чернозобой гагары в районе учётного полигона в юго-западной части Карского моря в августе — сентябре 2015–2020 гг. и в октябре 2017 г.

Fig. 2. Distribution of the black-throated diver in the survey site area in the southwestern Kara Sea in August–September 2015–2020 and October 2017

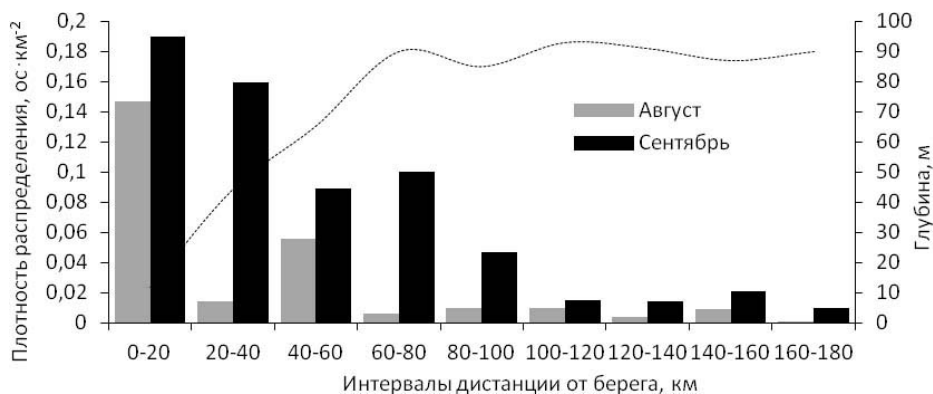


Рис. 3. Распределение чернозобой гагары на учётном полигоне в юго-западной части Карского моря на различном удалении от берега полуострова Ямал в августе и сентябре

Fig. 3. Distribution of the black-throated diver in the survey site area in the southwestern Kara Sea at different distances from the Yamal Peninsula coast in August and September

Краснозобая гагара. Одиночные особи отмечены 22 сентября 2015 г. и 5 сентября 2020 г. в 47 и 11 км от берега соответственно. Отсутствие встреч в более ранние даты может быть связано с освоением птицами биотопов, недостаточно полно обследованных нами: по некоторым данным, гагары в районе Западного Ямала используют морскую акваторию в период гнездования, удаляясь от берегов большей частью до 10 км [Дмитриев и др., 2015]. В более поздние даты, 28 сентября — 20 октября (2017 г.), краснозобая гагара на полигоне нами также не была отмечена, хотя они соответствуют времени осенней миграции в исследуемом районе [Дмитриев и др., 2015; Соколов, 2003].

Белоклювая гагара. Вид зарегистрирован лишь 1 раз за весь период наблюдений: 15 августа 2015 г. одна гагара пролетала на юго-запад — запад в точке с координатами $71^{\circ}71'$ с. ш., $62^{\circ}39'$ в. д.

Морянка. Район обитания вида во все даты наблюдений был ограничен почти исключительно участком в северной части полигона площадью примерно $16\,700\text{ км}^2$ (около 30 % общей площади), поэтому все показатели рассчитаны только для этой акватории (рис. 4). Первые морянки зафиксированы в последней декаде августа. В эти даты птицы были сосредоточены в полосе акватории 0–60 км от полуострова Ямал. Их численность снижалась по мере удаления от берега и для интервалов дистанций 0–20 и 20–60 км различалась в 5 раз [$(0,1 \pm 0,059)$ vs. $(0,02 \pm 0,013)$ ос. $\cdot\text{км}^{-2}$, $P < 0,05$]. Известно, что морянка использует мелководья, прилегающие с запада к полуострову Ямал, не только в предмиграционный период, но и во время линьки [Рябицев, 1986]. Тысячные скопления уток неопределённого вида (предположительно, в том числе и морянок) отмечены, к примеру, 31 августа вблизи устья реки Пайнадотояха ($72^{\circ}66'$ с. ш.). С учётом этого допущения возможно говорить, что плотность птиц в предмиграционный период в узкой прибрежной полосе акватории может быть максимальной уже в конце августа. Далее в море вид не наблюдался. В течение сентября область встреч птиц расширялась в западном направлении до дистанции 120 км от побережья. В границах интервалов 0–60 и 60–120 км плотность распределения составляла в среднем $(2,58 \pm 0,72)$ и $(0,99 \pm 0,51)$ ос. $\cdot\text{км}^{-2}$ соответственно, причём при видимой разнице значений статистически существенные различия между ними выявлены не были. В октябре численность продолжила возрастать, превысив показатели августа в 88 раз [$(4,87 \pm 1,2)$ vs. $(0,055 \pm 0,026)$ ос. $\cdot\text{км}^{-2}$]. Акватория, лежащая южнее района встреч, используется морянкой в августе — октябре, по-видимому, значительно реже. Так, с 1 по 24 сентября в этой области наблюдения были проведены в разные годы на 3000 км маршрута, однако морянки не были зарегистрированы даже в прибрежной зоне. Учёт, проведённый в южной части полигона 6–22 октября 2017 г., показал присутствие здесь только незначительного количества птиц, тогда как в северной части полигона ещё в период с 28 сентября по 5 октября морянки были обычны и наиболее многочисленны. Таким образом, осенний пролёт морянок проходит, предположительно, в основном в юго-западном направлении, от мелководий, прилегающих к проливу Малыгина и острову Белый, в сторону пролива Карские Ворота, в первой пятидневке октября; это согласуется с датами пролёта в Онежском заливе Белого моря, где морянки массово пролетают 2–9 октября, с выраженным пиком 6 и 7 октября [Кондратьев и др., 2016]. В продолжение всего периода наблюдений в числе особей, оперение которых удалось хорошо рассмотреть, отмечены исключительно самки (также, возможно, сходно окрашенные неполовозрелые особи).

Гага-гребенушка. Вид отмечен с 19 августа и до самой поздней даты наблюдений, 22 октября; вероятно, он присутствовал на акватории полигона и позже. Распределение в августе имело выраженную приуроченность к мелководьям у западного побережья полуострова Ямал (рис. 5). Так, 19–31 августа при среднем значении по полигону $(0,0091 \pm 0,0053)$ ос. $\cdot\text{км}^{-2}$ плотность распределения на мелководьях, на дистанции 0–20 км, была выше в 89 раз, чем на акваториях с иной глубиной [$(0,046 \pm 0,043)$ vs. $(0,00052 \pm 0,00051)$ ос. $\cdot\text{км}^{-2}$]. В сентябре численность на всей учётной акватории увеличилась в 26 раз, до $(0,24 \pm 0,1)$ ос. $\cdot\text{км}^{-2}$.

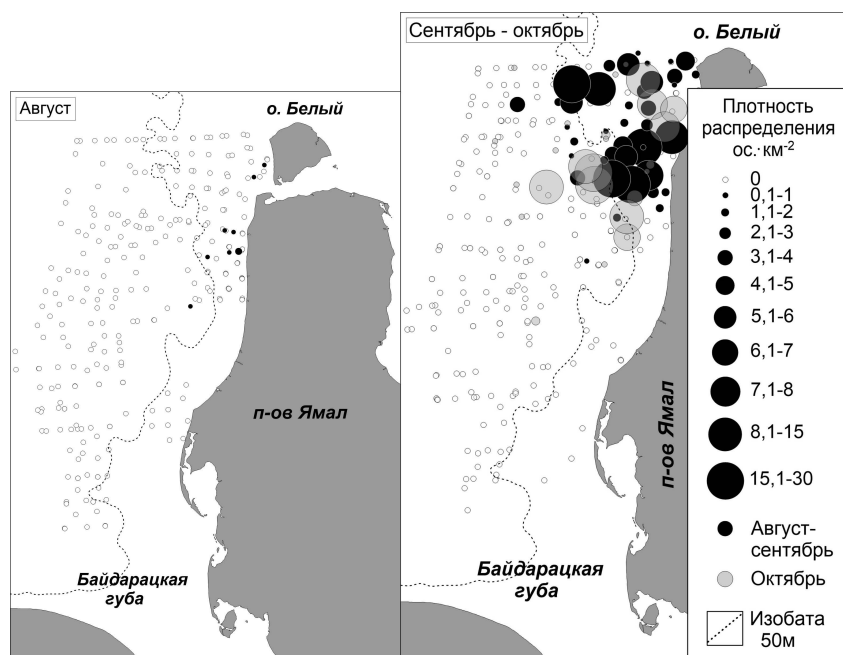


Рис. 4. Распределение морянки в районе учётного полигона в юго-западной части Карского моря в августе — сентябре 2015–2020 гг. и в октябре 2017 г.

Fig. 4. Distribution of the long-tailed duck in the survey site area in the southwestern Kara Sea in August–September 2015–2020 and October 2017

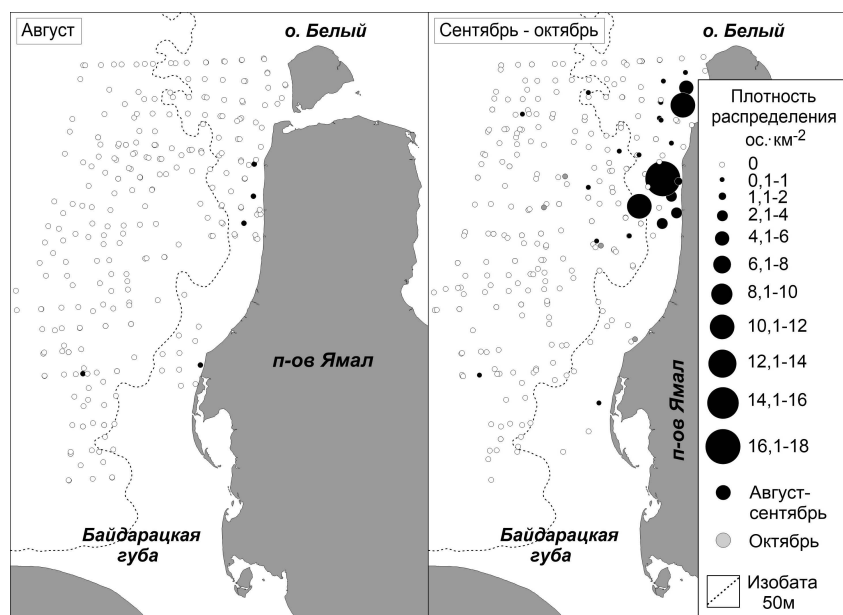


Рис. 5. Распределение гаги-гребенушки в районе учётного полигона в юго-западной части Карского моря в августе — сентябре 2015–2020 гг. и в октябре 2017 г.

Fig. 5. Distribution of the king eider in the survey site area in the southwestern Kara Sea in August–September 2015–2020 and October 2017

Как и в августе, подавляющая часть птиц (87 %) держалась в мелководной полосе, 0–20 км от берега [$(2,1 \pm 1,25) \text{ ос.}\cdot\text{км}^{-2}$]. По мере удаления в море плотность распределения резко убывала и составляла для оставшейся части полигона в среднем $(0,067 \pm 0,055) \text{ ос.}\cdot\text{км}^{-2}$, то есть была более чем в 30 раз ниже, чем на мелководьях. Наблюдения 28 сентября — 22 октября 2017 г. показали, что численность вида в этот период была повсеместно низкой (всего 26 особей на 1250 км

маршрута, или примерно $0,02 \text{ ос.}\cdot\text{км}^{-2}$, при довольно равномерном распространении по полигону). Изменение показателей распределения и численности гребенушек, отмеченных к западу от полуострова Ямал в августе — сентябре, обусловлено, по-видимому, использованием птицами этой акватории в периоды линьки и предмиграционных скоплений. Считается, что линька гаги-гребенушки (неполовозрелых и взрослых особей) проходит вблизи районов гнездования, и исследованная часть Карского моря, возможно, является одним из таких районов для ямальской группировки вида. Вблизи полуострова Ямал массовые скопления линяющих гаг зарегистрированы в средней части его западного берега, между мысом Харасавэй и заливом Мутный [Виды — биологические индикаторы, 2020; Brude et al., 1998]. Как отмечено выше, мы наблюдали тысячные скопления крупных уток неопределённого вида (возможно, в том числе и гребенушек) 31 августа значительно севернее, вблизи устья реки Пайнадотояха. Птицы держались на мелководьях (глубина 10–15 м) примерно в километре от берега или ближе, но из-за их большого удаления от судна (около 5 км) нам не удалось определить их вид.

Массовый пролёт гребенушек к местам зимовки происходит, вероятно, в первой половине октября. Об этом позволяют судить случаи наблюдения авторами насчитывающих сотни особей стай гребенушек, которые пролетали через пролив Карские Ворота в Баренцево море в указанный период. В другом случае похожая миграция была отмечена раньше, в начале октября, Ю. В. Красновым [Краснов и др., 2002]. На полигоне подобных перемещений в октябре не зарегистрировано, что может говорить о пролёте птиц большей частью вблизи берега Ямала и над устьем Байдарацкой губы — в районах, почти не исследованных нами в эти даты. К вышесказанному стоит добавить следующее: помимо точно определённых особей гребенушки, была значительная часть гаг, которых отдельные наблюдатели записали как «неопределённых до вида» особей и поэтому не использовали далее в расчёте численности. Предположительно, в большинстве своём это были также гребенушки (но была и очень незначительная доля обыкновенной гаги, встречи которой вероятны в данном районе, исходя из сообщений о редких случаях гнездования вида на Ямале) [Данилов и др., 1984]. С учётом этого предположения скажем, что плотность распределения вида может быть примерно на 30 % выше определённой нами. В продолжение всего периода наблюдений в 2015–2020 гг. отмечены исключительно особи, окрашенные как самки (собственно самки и, вероятно, сходные с ними молодые особи).

Чёрная казарка. Казарки зарегистрированы нами всего три раза за пять лет, 8 сентября 2018 г., 28 августа 2019 г. и 4 сентября 2020 г. (30, 47 и 55 особей соответственно), на удалении 35–60 км от побережья. Согласно данным О. W. Brude с соавторами [1998], крупные скопления чёрных казарок, до 1000 особей, во внегнездовой период зафиксированы в прибрежной зоне полуострова Ямал (например, в лагунах между мысом Харасавэй и островом Литке, а также вблизи острова Белый). Период наиболее активного осмотра нами акватории (между серединой августа и первой декадой сентября) совпал со сроками осеннего пролёта вида [Андреев и др., 2016b]; незначительное количество казарок в наших наблюдениях до и во время пролёта объясняется, предположительно, обитанием птиц в узкой прибрежной полосе акватории или тундры, большей частью недоступной для осмотра с судна в период исследований. Вероятно, имеет значение и географическое положение местности: 20 августа 2020 г. во время работ за пределами изучаемого полигона, на мелководьях Байдарацкой губы (в 120 км к югу от полигона, в 15 км от берега), только за 10 ч работы на станции нами отмечена 31 чёрная казарка (6, 5 и 20 особей).

Белолобый гусь. Вид встречен только один раз, 4 сентября 2020 г., в 10 км к западу от острова Белый (стая из 6 особей).

Гуменник. Зарегистрирован с 12 августа по 8 сентября, в основном в южной части полигона, на дистанции от 7 до 130 км от берега Ямала. Всего гуси встречены пять раз (от 1 до 150 особей). Наблюдения гуменников над морем могут говорить об их миграции, вероятно о самом её начале,

причём в мало используемых для этого районах. Так, по данным В. А. Соколова [2003], на Юго-Западном Ямале массовый пролёт гусей (белолобые и гуменники) проходит преимущественно вдоль берега моря и отмечают его 21–25 сентября (до 800 птиц в сутки); после 28 сентября гуси не были зарегистрированы. На 28–30 сентября и две первые декады октября в наших учётах пришлась только одна встреча гуменника (вблизи южной границы полигона).

Сибирская гага. Зафиксирована дважды, 30 августа 2018 г. (1 самка) и 20 августа 2019 г. (4 самца и 11 самок), в 5 и 30 км от берега соответственно в северной части полигона. Самцы были частично вылинявшими и отличались от самок белыми кроющими перьями крыла. Кроме того, 30 августа 2015 г. 10 особей отмечены вне трансектного учёта, во время дрейфа на станции. Вид гнездится в тундрах полуострова Ямал, прилегающих к полигону [Дмитриев и др., 2015]. Во внегнездовой период сибирская гага тесно связана с морской акваторией, но в исследованном районе, как и в других частях ареала, обитает, вероятно, в наиболее мелководной зоне литорали [del Hoyo et al., 1992], не обследованной нами.

Синьга. Одна особь отмечена 8 сентября 2018 г. вблизи южной границы полигона (70°66′ с. ш., 64°20′ в. д.), в 80 км от побережья полуострова Ямал.

Турпан. Одна особь зарегистрирована в 8 км от мыса Харасавэй (71°25′ с. ш., 66°70′ в. д.) 6 сентября 2020 г.

Немногочисленность наблюдений уток рода *Melanitta* может быть обусловлена тем, что эти виды мало используют обследованную часть акватории либо используют её вне дат наших наблюдений. Высокая численность синьги и турпана вероятна в июле, когда в южной части Карского моря проходит массовый пролёт смешанных стай самцов этих видов на линьку в Балтийское море [Краснов и др., 2002], однако не установлено, проходит ли он через акваторию полигона или же ориентирован южнее (северная граница гнездового ареала обоих видов расположена в районе полуострова Ямал примерно на 70° с. ш., в 100 км южнее полигона). Судя по некоторым нашим наблюдениям за пределами полигона, местá концентрации турпана расположены, например, западнее и южнее острова Литке, в заливе Мутный (на 120 км южнее описываемой акватории), где 6 сентября 2020 г. нами учтены 572 турпана на 55 км маршрута. В 200 км севернее этого района 28 августа 2019 г. с одной из морских судовых станций мы также наблюдали крупное (ориентировочно до 10 тыс. особей) скопление уток, заметное даже на дистанции 10 км, которое поднималось в воздух и снова садилось на воду в устье реки Харасавэйяха, отделённом от моря островами Шараповы Кошки. Вследствие большого расстояния установить вид птиц не удалось; возможно, это также были турпаны.

Морские птицы. Сезонное распределение на учётном полигоне части рассматриваемых видов (глупыш, моевка, бургомистр, западносибирская чайка и толстоклювая кайра) приведено на рис. 6–10. Межгодовая и сезонная динамика численности наиболее обычных видов морских птиц показана на рис. 11–13. Распределение и численность прочих видов не проиллюстрированы (обсуждаются в тексте).

Глупыш. Средняя многолетняя плотность распределения вида в период наблюдений составляла $(0,078 \pm 0,008)$ ос.·км⁻²; lim (диапазон значений) — 0,028–0,18. Этот показатель достоверно различался между 2016–2018 гг. ($P < 0,01$) и между 2018–2020 гг. ($P < 0,05$). В 2015–2020 гг. вид осваивал всю акваторию полигона, однако в отдельные годы распределение по его площади было заметно неравномерным. Так, в 2016 г. показатели численности были значительно выше в северной части полигона (севернее условной границы по 72° с. ш.), отличаясь от таковых в южной в 4,2 раза $[(0,08 \pm 0,011)$ vs. $(0,02 \pm 0,014)$ ос.·км⁻², $P < 0,05$]. В 2019 г., напротив, втрое большее количество птиц было сосредоточено в южной половине $[(0,035 \pm 0,011)$ vs. $(0,1 \pm 0,026)$ ос.·км⁻², $P < 0,05$]. В год максимальной численности (2018 г.) плотность распределения в северной и южной частях полигона почти не различалась, составляя $(0,17 \pm 0,058)$ и $(0,19 \pm 0,03)$ ос.·км⁻²

соответственно. Крупные кормовые скопления глупышей, характерные, к примеру, для Баренцева моря, не встречены. Количество особей, одновременно наблюдавшихся в секторе обзора 300×600 м ($0,18 \text{ км}^2$, см. «Материал и методы»), в 90 % случаев составляло не более 1–2, в 9 % случаев — 3–5. Стаи из 10–40 особей были учтены всего дважды, в крайней западной части полигона (менее 0,5 %). С августа по сентябрь в среднем для ряда лет для вида не выявлено какого-либо тренда численности (различия между средними для выделенных нами групп дат 1–20 августа, 21 августа — 9 сентября, 10–29 сентября и 30 сентября — 22 октября недостоверны). В октябре плотность распределения глупыша может оставаться сравнительно высокой, хотя данные для этого месяца основаны на наблюдениях единственного года (2017 г.) и, возможно, не совпадают с таковыми за ряд лет.

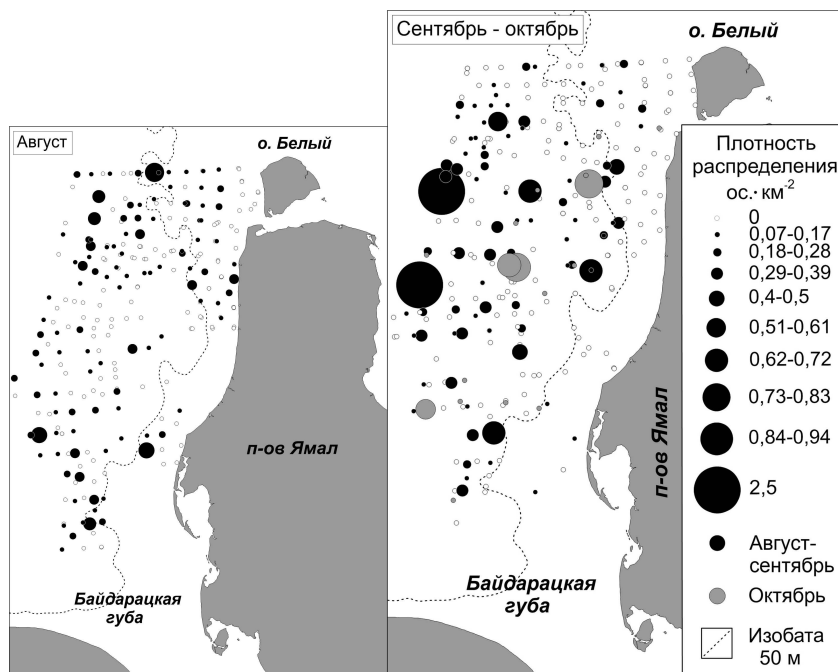


Рис. 6. Распределение глупыша в районе учётного полигона в юго-западной части Карского моря в августе — сентябре 2015–2020 гг. и в октябре 2017 г.

Fig. 6. Distribution of the fulmar in the survey site area in the southwestern Kara Sea in August–September 2015–2020 and October 2017

Серый буревестник. Вид, предположительно, расширяет ареал летних кочёвок в восточном направлении в последние десятилетия [Горяев и др., 2021]. В районе полигона одиночные птицы зарегистрированы два раза — 20 сентября 2016 г. ($73^{\circ}53'$ с. ш., $63^{\circ}38'$ в. д.) и 2 сентября 2018 г. ($72^{\circ}68'$ с. ш., $65^{\circ}73'$ в. д.). За пределами описываемой области буревестник также отмечен — вблизи восточного берега Югорского полуострова ($69^{\circ}71'$ с. ш., $63^{\circ}75'$ в. д.).

Моевка. Средняя многолетняя численность вида в период наблюдений составила $(0,061 \pm 0,007)$ ос.·км⁻²; lim — 0,005–0,096. По результатам наблюдений 2015–2020 гг., моевка встречена в районе полигона повсеместно; при этом заметно чаще она зарегистрирована в его северной половине, где плотность распределения была в среднем для пяти лет примерно вдвое выше, чем в южной $[(0,073 \pm 0,01)$ vs. $(0,037 \pm 0,0079)$ ос.·км⁻² соответственно, $P < 0,05$]. В отдельные годы такая неравномерность характеризовалась разницей от 6,8 раза $[(0,016 \pm 0,0057)$ vs. $(0,11 \pm 0,024)$ ос.·км⁻² в 2015 г.] до 14 раз $[(0,0037 \pm 0,0037)$ vs. $(0,051 \pm 0,0099)$ ос.·км⁻² в 2016 г.]. Наиболее многочисленны, в среднем для всего периода наблюдений, моевки были в крайней северо-западной части полигона, где их плотность

составляла $(0,15 \pm 0,038)$ ос.·км⁻². Крупные скопления птиц в наблюдениях отсутствовали: в 77 % случаев количество особей, одновременно учтённых в секторе осмотра 0,18 км², составляло 1–2, в прочих — 3–10. Доля встреч более крупных групп (45 особей, 25 августа) не превышала 1,5 %. В сезонном аспекте в среднем для ряда лет численность возрастала с августа по сентябрь; учёты в октябре 2017 г. показали в общем равномерное распространение по площади полигона и сравнительно высокую плотность распределения, близкую к наибольшей за август и сентябрь 2015–2020 гг., — $(0,11 \pm 0,023)$ ос.·км⁻² (средние за выделенные нами двухдекадные отрезки достоверно различаются, $P < 0,01$). Зафиксированная нами в августе — октябре динамика в целом согласуется с фенологией и характером послегнездовых кочёвок моевок, в ходе которых птицы широко распространяются по акватории и при благоприятной ситуации с обеспеченностью пищей могут задерживаться в этих местах до глубокой осени [Краснов, Николаева, 2016]. Высокая численность, сохраняющаяся в октябре, отчасти может определяться подкочёвкой птиц с акваторий, прилегающих к колониям Карского моря (около 20 тыс. пар на островах архипелага Северная Земля и на других островах), которые они покидают в конце сентября и в октябре (иногда в конце октября) [Виды — биологические индикаторы, 2020; Brude et al., 1998]. Известно также, что через Карское море в Тихий океан проходит миграция части моевок, гнездящихся на западном берегу архипелага Новая Земля [Ezhov et al., 2021].

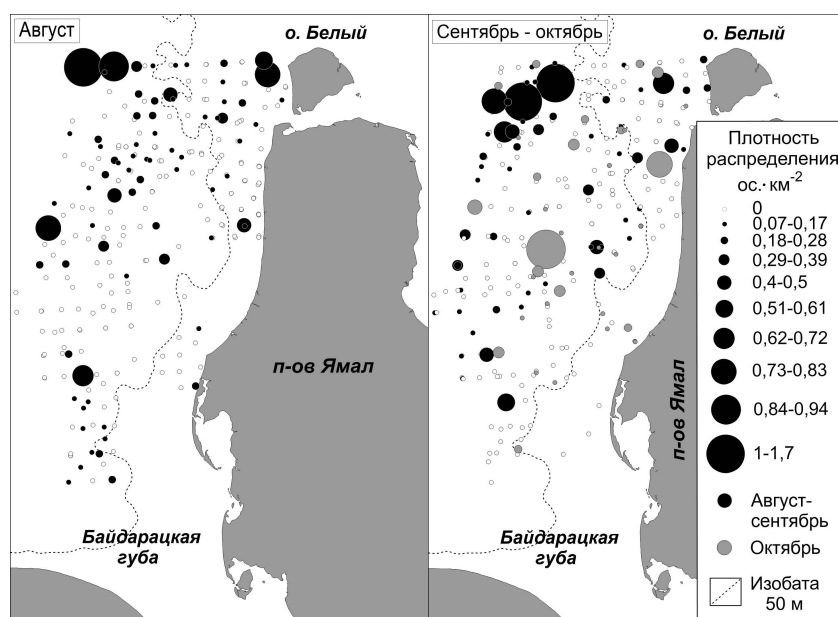


Рис. 7. Распределение моевки в районе учётного полигона в юго-западной части Карского моря в августе — сентябре 2015–2020 г. и в октябре 2017 г.

Fig. 7. Distribution of the black-legged kittiwake in the survey site area in the southwestern Kara Sea in August–September 2015–2020 and October 2017

Бургомистр. Средняя многолетняя численность вида в период наблюдений составляла $(0,067 \pm 0,014)$ ос.·км⁻²; lim — 0,031–0,1. Различия между годами достоверны (P от $< 0,01$ до $< 0,05$), за исключением таковых для 2018 и 2019 гг. Бургомистры встречены в районе полигона повсеместно, однако в отдельные годы выявлена хорошо выраженная приуроченность к мелководьям (< 50 м), прилегающим к побережью полуострова Ямал. Например, в августе — сентябре 2019 и 2020 гг. более 82 % птиц были учтены в границах указанной зоны (0,12 и 0,025 ос.·км⁻² для мелководий и прочих глубин соответственно, $P < 0,001$). Широтные межгодовые различия в распределении по полигону (см. абзацы про глупыша и моевку) не отмечены. Стайность у бургомистра практически отсутствовала: в 95 % случаев количество птиц

в секторе обзора $0,18 \text{ км}^2$ не превышало 1–2, а наибольшее одномоментно учтённое количество особей составляло не более 10 (менее 1 % встреч). В августе — сентябре численность бургомистра была стабильной или незначительно снижалась во второй половине сентября (различия для трёх выделенных двухдекадных периодов недостоверны). В октябре количество птиц было ниже в 5 раз (разница с численностью во вторую и третью декады сентября достоверна, $P < 0,01$).

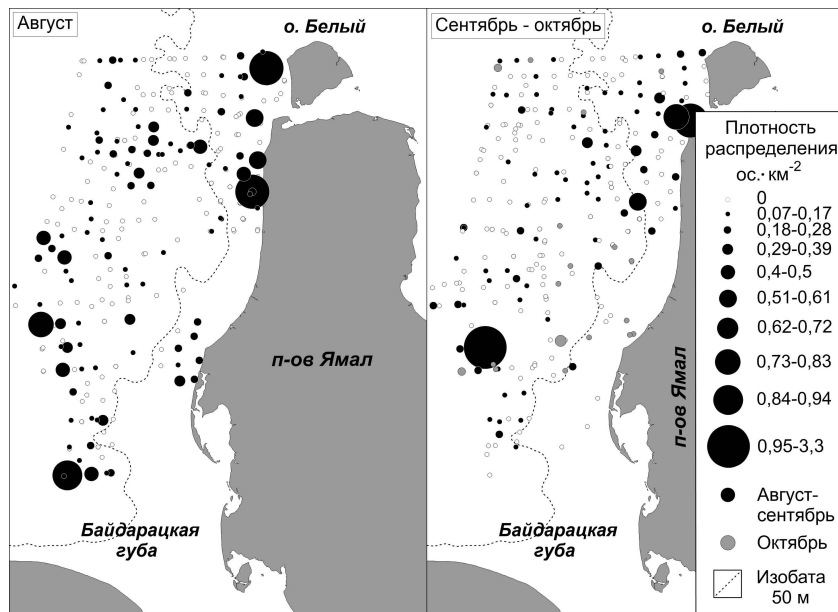


Рис. 8. Распределение бургомистра в районе учётного полигона в юго-западной части Карского моря в августе — сентябре 2015–2020 г. и в октябре 2017 г.

Fig. 8. Distribution of the glaucous gull in the survey site area in the southwestern Kara Sea in August–September 2015–2020 and October 2017

Западносибирская чайка. Межгодовые колебания численности этого вида наименее выражены среди таковых для чайковых птиц. Так, при среднем многолетнем значении $(0,066 \pm 0,0049) \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}$ минимальная и максимальная численность в 2015–2020 гг. соотносились как 1 : 1,6, составив 0,05 и 0,08 $\text{ос.} \cdot \text{км}^{-2}$ соответственно (различия годовых показателей недостоверны). Возможно, это обусловлено несвойственностью для вида обширных кочёвок и обитанием на протяжении значительной части летнего периода в тундре и в прибрежной зоне, где кормовые ресурсы более стабильны и их наличие более предсказуемо [Юдин, Фирсова, 2002]. Это предположение согласуется с отмеченным нами изменением сезонной приуроченности вида к побережьям и мелководьям в августе и сентябре. В среднем для 2015–2020 гг. в период 1–20 августа западносибирские чайки придерживались прибрежных мелководий: на дистанции 0–20 км от берега они встречены в 4,7 раза чаще, чем на прочей акватории [$(0,043 \pm 0,025) \text{ vs. } (0,009 \pm 0,0036) \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}$, $P < 0,005$]. С 21 августа по 9 сентября, при увеличении общей плотности распределения на всём полигоне в 5 раз (с 0,016 до 0,08 $\text{ос.} \cdot \text{км}^{-2}$, $P < 0,01$), разница составляла 3,4 раза [$(0,2 \pm 0,049) \text{ vs. } (0,058 \pm 0,091) \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}$]. Для 10–30 сентября мы не располагаем данными наблюдений в ближайшем прибрежье (0–20 км), а сравнение плотности распределения в полосе 20–40 км и на прочей акватории показывает даже некоторое относительное увеличение численности по мере удаления от берегов [$(0,025 \pm 0,01) \text{ vs. } (0,032 \pm 0,01) \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}$] (разница для двух районов недостоверна) при общем снижении численности на полигоне в сравнении с таковой для предыдущего отрезка дат в 2,6 раза (с 0,08 до 0,03 $\text{ос.} \cdot \text{км}^{-2}$, $P < 0,001$). В сентябре птиц регистрировали до 24-го числа. Судя по полному отсутствию встреч в первые две декады октября (2017 г.), отлёт западносибирских чаек заканчивается, предположительно, в последней пятидневке сентября.

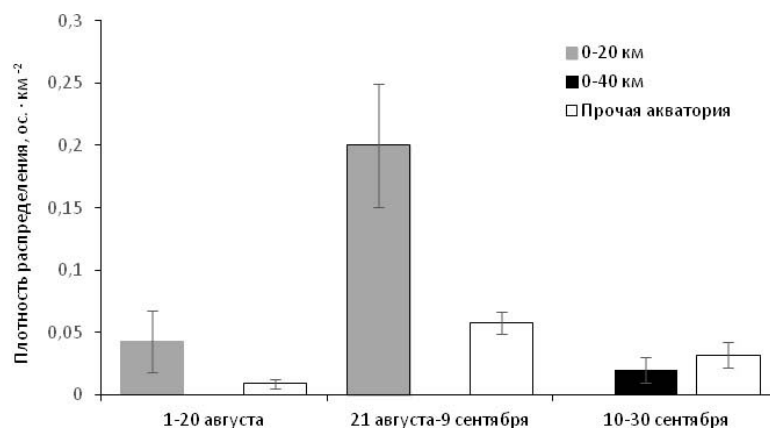


Рис. 9. Сезонные изменения плотности распределения западносибирской чайки на различном удалении от берега на учётном полигоне в юго-западной части Карского моря

Fig. 9. Seasonal changes in the distribution density of the Heuglin's gull at different distances from the coast in the southwestern Kara Sea

Полярная крачка. Приведённый график межгодовой динамики численности вида, скорее всего, не отражает реальной картины: пик численности в 2019 г. — следствие совпадения дат отработки достаточно большого количества трансект в прибрежной зоне с датами сезонной концентрации птиц в этом биотопе. Таким образом, среднегодовая численность вида в границах полигона, возможно, ниже определённой по пяти годам $[(0,025 \pm 0,015) \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}]$, а годовые колебания численности на полигоне происходят в диапазоне значений показателей прочих лет ($\text{lim} = 0,0026\text{--}0,014$). В продолжение августа численность в среднем для всей площади составляла $(0,036 \pm 0,014) \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}$. Крачки встречались повсеместно, но значительно чаще (примерно в 9 раз) — на дистанции до 20 км от берега полуострова Ямал $[(0,13 \pm 0,06) \text{ vs. } (0,014 \pm 0,0061) \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}, P < 0,01]$. В сентябре крачки уже не отмечены в прибрежной зоне, а на всей акватории в целом плотность распределения в среднем составила $(0,0014 \pm 0,00087) \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}$, уменьшившись в сравнении с таковой для дат августа в 25 раз ($P < 0,01$). В исследуемом районе, как и во многих других частях ареала, прибрежная зона является основным местом поиска корма в период гнездования [Дмитриев и др., 2015]. Большая приуроченность, по нашим данным, мигрирующих выводков крачек к прибрежным мелководьям может быть обусловлена сохраняющимся предпочтением этой зоны как основного кормового биотопа на начальном этапе осеннего отлёта. Обозначенная в качестве прибрежной акватории полоса шириной 20 км условна, она достаточно схематично показывает разницу между двумя выделенными зонами. Вероятно, на более близких расстояниях от берега плотность распределения может быть гораздо выше $0,13 \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}$.

Средний, короткохвостый и длиннохвостый поморники. Средняя численность трёх видов за 2015–2020 гг. составила $(0,046 \pm 0,0074)$, $(0,014 \pm 0,0023)$ и $(0,0039 \pm 0,00095) \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}$ соответственно (72, 22 и 6 %). Судя по отдельным достоверно различающимся парам лет (2015 и 2020 гг. для среднего поморника, $P < 0,01$; 2019 и 2016 гг. для короткохвостого и длиннохвостого, $P < 0,05$), lim трёх видов близки к $0,025\text{--}0,1$; $0,0047\text{--}0,29$; $0,002\text{--}0,01 \text{ ос.} \cdot \text{км}^{-2}$ соответственно, то есть соотношения достаточно сходны (1 : 4; 1 : 6; 1 : 5). С учётом непопадания длиннохвостого поморника в поле трансекты из-за его крайне низкой численности в некоторые годы возможно предположить, что колебания численности этого вида могут быть большими. В 92 % случаев средние поморники отмечены в секторе учёта $0,18 \text{ км}^2$ одиночно или парами; в 7 % случаев зарегистрированы 3–6 особей. Наибольшая группа составила 17 особей (менее 1 % от общего количества наблюдений). Для короткохвостого поморника результаты разделения

на подобные группы показывают в 100 % случаев встречи 1–2 особей, для длиннохвостого — в 100 % случаев наблюдения одиночных птиц. Количественное доминирование среднего поморника согласуется с его большей склонностью к морским кочёвкам, особенно в годы плохого размножения [Юдин, Фирсова, 2002], а также с более высокой численностью в местах гнездования. Так, наблюдения на постоянном стационарном участке площадью 25 км² на полуострове Ямал в среднем для 1988–1993 гг. позволили выявить соотношение долей гнездовых пар (%), близкое к 84 : 8 : 8 [Ryabitsev, 1995]. Все три вида в наших учётах были представлены почти исключительно взрослыми и неполовозрелыми особями старше года, встречавшимися повсеместно. За всё время мы только однажды видели поморника-сеголетка (неопределённого вида), из чего можно предположить или очень низкую успешность размножения во все годы наблюдений, или незначительное использование молодыми поморниками морской акватории в период проведения учётов. Последние единичные средние и короткохвостые поморники отмечены 9 и 20 октября соответственно.

Большой поморник. Исследуемый район находится вблизи современной периферии ареала вида, и, по-видимому, этим фактором, помимо прочих, обусловлено то, что вид редко регистрируют в районе полигона [The IUCN Red List, 2023]. Всего за пять летних сезонов (между 26 августа и 12 сентября) было встречено 6 поморников — от 1 (2015, 2018 и 2020 гг.) до 2 (2019 г.) особей за сезон. В 2016 г. вид отмечен не был.

Толстоклювая кайра. Средняя многолетняя численность вида в районе полигона составляет $(0,16 \pm 0,094)$ ос.·км⁻²; lim — 0,001–0,44. Южная часть Карского моря является областью поселенческих кочёвок кайр, предположительно, из ближайших колоний Южного острова Новой Земли [Белопольский, 1957; Виды — биологические индикаторы, 2020; Seapop, 2023], вблизи и западнее которого высокую численность вида (до 5,2 ос.·км⁻²) фиксируют уже с первой пятидневки августа, причём сохраняться на этом уровне она может до третьей декады октября [Краснов и др., 2002]. Количество мигрирующих в район полигона кайр резко колеблется в разные годы, вероятно в зависимости от состояния кормовой базы как в юго-восточной части Баренцева моря, так и в южной части Карского моря. Судя по тому, что динамика численности вида в районе полигона не сходна с динамикой упомянутых выше моевки и глупыша, также проникающих сюда из Баренцева моря, численность кайр может изменяться в зависимости от наличия других пищевых объектов, которые локализованы в диапазоне глубины, недоступной для глупышей и чаек. Результаты гидробиологических исследований Карского моря свидетельствуют о формировании в августе и сентябре на южных участках моря, подверженных воздействию атлантических водных масс, высокой плотности макропланктона, который является в некоторых районах ареала толстоклювой кайры массовым кормом вида [Bakken, 1990; Barrett et al., 1997] и с распределением которого связано, вероятно, присутствие кайр и в исследуемом районе [гипереида *Themisto libellula* (Lichtenstein in Mandt, 1822) и эвфаузиида *Thysanoessa inermis* (Kroyer, 1846)] [Экосистема Карского моря, 2008]. В сентябре здесь также отмечают скопления сайки длиной 8–25 см [Долгов и др., 2011; Экосистема Карского моря, 2008]. Поиск корма кайрами на сравнительно большой глубине может косвенно быть подтверждён частыми наблюдениями ныряния птиц на 2–3 мин. На специфичность питания кайр может указывать и их низкая численность в мелководной прибрежной зоне с глубиной до 50 м — в области шельфа с невысокой плотностью распределения кормового зоопланктона [Орлов и др., 2020]. Так, на 2502 км маршрута, пройденных в границах указанных мелководий в 2015–2020 гг. (31 % от общей протяжённости маршрута), было встречено 27 особей кайр (2,5 % от общего количества). За пределами мелководий кайры зарегистрированы повсеместно, без заметного снижения численности по мере увеличения глубины и даже наоборот — чаще в наиболее глубоких частях акватории полигона: в интервалах изобат 50–100 и 100–150 м при сходных объёмах учётных работ встречено 264 и 646 особей. Сезонная динамика кайр, по-видимому, некорректна для 10–29 сентября вследствие нахождения

судна в эти дни в северной части полигона, где численность кайр во все годы учётов была сравнительно низкой. Также можно предположить, судя по данным октября 2017 г., что численность кайр была высокой и в августе — сентябре того года, когда учёты проведены не были. В связи с линькой полётного оперения в августе и сентябре и утратой способности к полёту 86 % птиц в эти месяцы отмечены на воде (в октябре — только в 29 % случаев). Кайры образовывали мелкие группы, количество птиц в которых в августе и сентябре 2019 и 2020 гг. и в октябре 2017 г. было сходным — $(3,57 \pm 0,3)$, $(3,43 \pm 0,27)$ и $(3 \pm 0,37)$ особи на одну встречу соответственно.

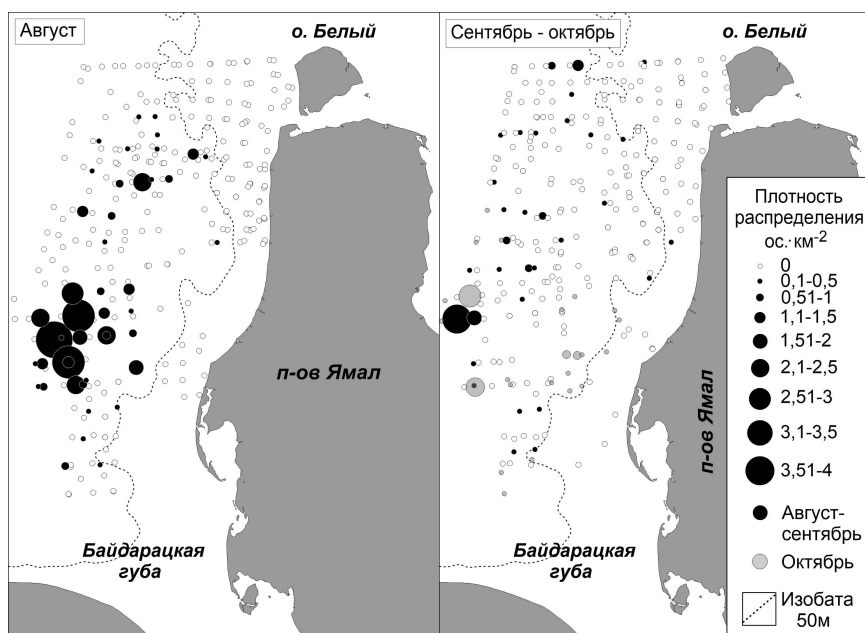


Рис. 10. Распределение толстоклювой кайры в районе учётного полигона в юго-западной части Карского моря в августе — сентябре 2015–2020 и в октябре 2017 г.

Fig. 10. Distribution of the Brunnich's guillemot in the survey site area in the southwestern Kara Sea in August–September 2015–2020 and October 2017

Атлантический чистик. Для этого вида семейства чистиковых также характерны резкие колебания численности по годам: при средней плотности распределения за пять лет, близкой к $(0,0026 \pm 0,0012)$ ос.·км⁻², и $\text{lim } 0,0006–0,007$, судя по достоверно различающимся данным смежных лет (2018, 2019 и 2020 гг., $P < 0,01$), показатели численности между отдельными годами могут соотноситься как 1 : 13. В сезонном аспекте происходит нарастание количества встреч чистиков, особенно заметное с сентября по октябрь [с $(0,004 \pm 0,002)$ до $(0,03 \pm 0,014)$ ос.·км⁻², $P < 0,05$]. На Европейском Севере в августе и сентябре проходят ювенальные миграции чистиков, которые в октябре сменяются более массовыми послелиночными миграциями [Гагинская, 2016]; этим, возможно, и был вызван рост численности в октябре в наших наблюдениях. Чистик зимует в заприпайных полыньях юго-западной части Карского моря (Обь-Енисейской и Ямальской) [неопубликованные наблюдения Ю. И. Горяева]; значительный рост численности к осени, вероятно, также связан с началом концентрации в местах предстоящей зимовки. Первых особей в зимнем наряде мы регистрировали уже 24 августа, а в сентябре такие встречи составляли более половины всех наблюдений.

Люрик. Редкий вид, встречающийся в исследуемом районе в период кочёвок. Отмечен единственный раз, 3 октября 2017 г. Судя по отсутствию наблюдений в более ранние даты, в районе полигона вид появляется не раньше октября.

Возможные причины колебаний численности некоторых видов морских птиц в районе учётного полигона. В группировки морских птиц различных видов в рассматриваемом районе могут входить разные особи: для одних летне-осенние кочёвки могут ограничиваться Карским морем, а для других — включать также Баренцево море. Общность этих акваторий как области пребывания птиц в исследуемый период года подтверждается, например, для моевки, глупыша и толстоклювой кайры [Seabird Tracking Database, 2023; Seapop, 2023]. Для прочих видов подкочёвка в Карское море из акваторий соседних морей (или её отсутствие) не доказана, и остаётся неясным, в границах какого региона те или иные факторы определяют динамику численности изучаемых видов птиц. Для части видов, прилетающих в Карское море из Баренцева, численность в районе исследования, помимо прочих факторов, определяется, возможно, трофической ситуацией за пределами Карского моря. Так, ранее установлено, что распределение моевки и глупыша в летне-осенний период года в Баренцевом море в значительной степени определяется обилием и локализацией массовых видов стайных рыб, в частности сайки и мойвы в восточной части моря [Боркин и др., 2006]. При сопоставлении динамики общего запаса этих рыб в Баренцевом море [Barentsportal, 2023] с межгодовой динамикой моевки и глупыша определённая отрицательная связь ($r = -0,83$) прослеживается, к примеру, для моевки, что может указывать на более активное её проникновение в Карское море в годы низкого запаса сайки в восточной части Баренцева моря из-за отсутствия концентрации данного корма и более широкого рассеяния птиц в ходе нагульных кочёвок. Менее тесная зависимость просматривается (в 2016–2020 гг.) для глупыша, также концентрирующегося в Баренцевом море на скоплениях сайки и мойвы (рис. 11). По данным цитируемого источника, размер запаса мойвы и сайки приведён с указанием на возможное завышение или занижение результатов ихтиологических съёмок. Наши сведения по численности также характеризуются достаточно высокими ошибками репрезентативности. Так или иначе, для моевки и глупыша максимумы и минимумы численности совпадают с минимумом и максимумом запаса мойвы и сайки в Баренцевом море соответственно.

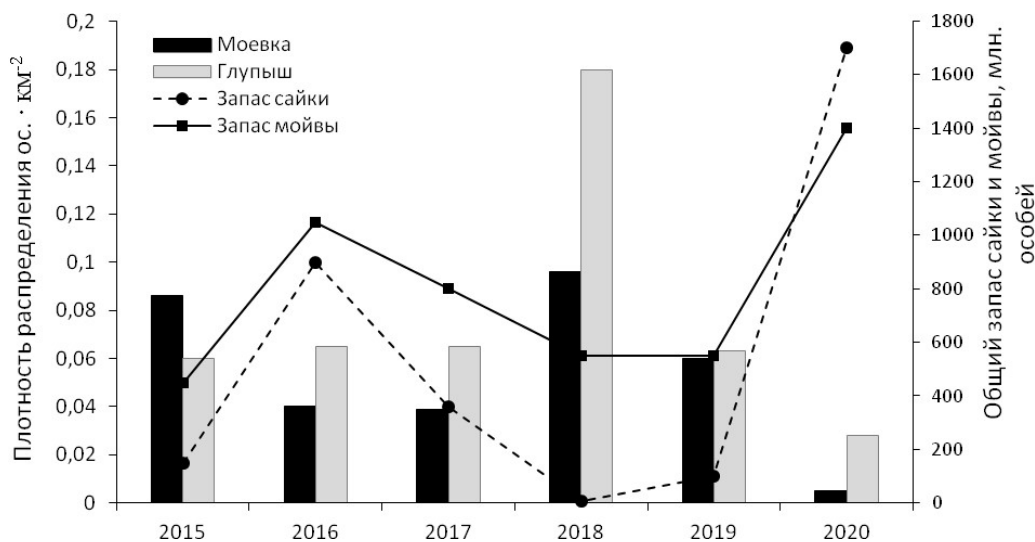


Рис. 11. Динамика численности моевки и глупыша на учётном полигоне в юго-западной части Карского моря и запас сайки и мойвы в Баренцевом море, приведённый по [Barentsportal, 2023]

Fig. 11. Population dynamics of the black-legged kittiwake and fulmar at the survey site in the southwestern Kara Sea and stock of the polar cod and capelin in the Barents Sea (stock is given according to [Barentsportal, 2023])

Залётные виды. К группе видов, встреченных за границей общего ареала, могут быть отнесены северная олуша и сизая, озёрная и серебристая чайки, отмеченные по 1–2 раза за 6 лет наблюдений. Другими исследователями в числе залётных видов в районе полигона или вблизи него также зарегистрированы не встреченные нами клуша *Larus fuscus* (Linnaeus, 1758), морская чайка *Larus marinus* (Linnaeus, 1758) и малая чайка *Larus minutus* (Pallas, 1776) [Дмитриев и др., 2006; Lunk, Joern, 2007].

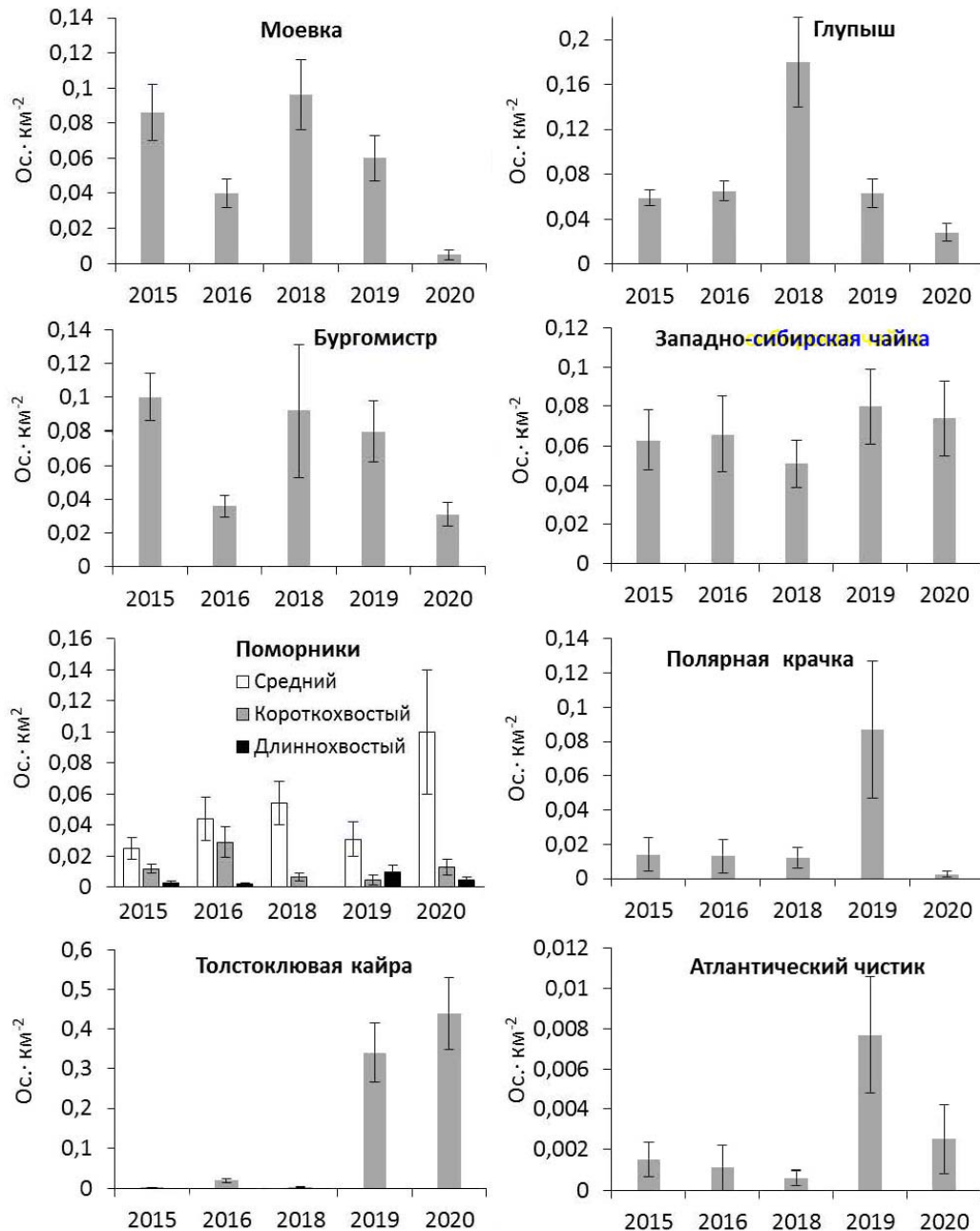


Рис. 12. Межгодовая динамика птиц семейств буревестниковых, чайковых, поморниковых и чистиковых на учётном полигоне в юго-западной части Карского моря в августе — сентябре 2015, 2016 и 2018–2020 гг.

Fig. 12. Interannual dynamics of Procellariidae, Laridae, Stercorariidae, and Alcidae birds at the survey site in the southwestern Kara Sea in August–September 2015, 2016, and 2018–2020

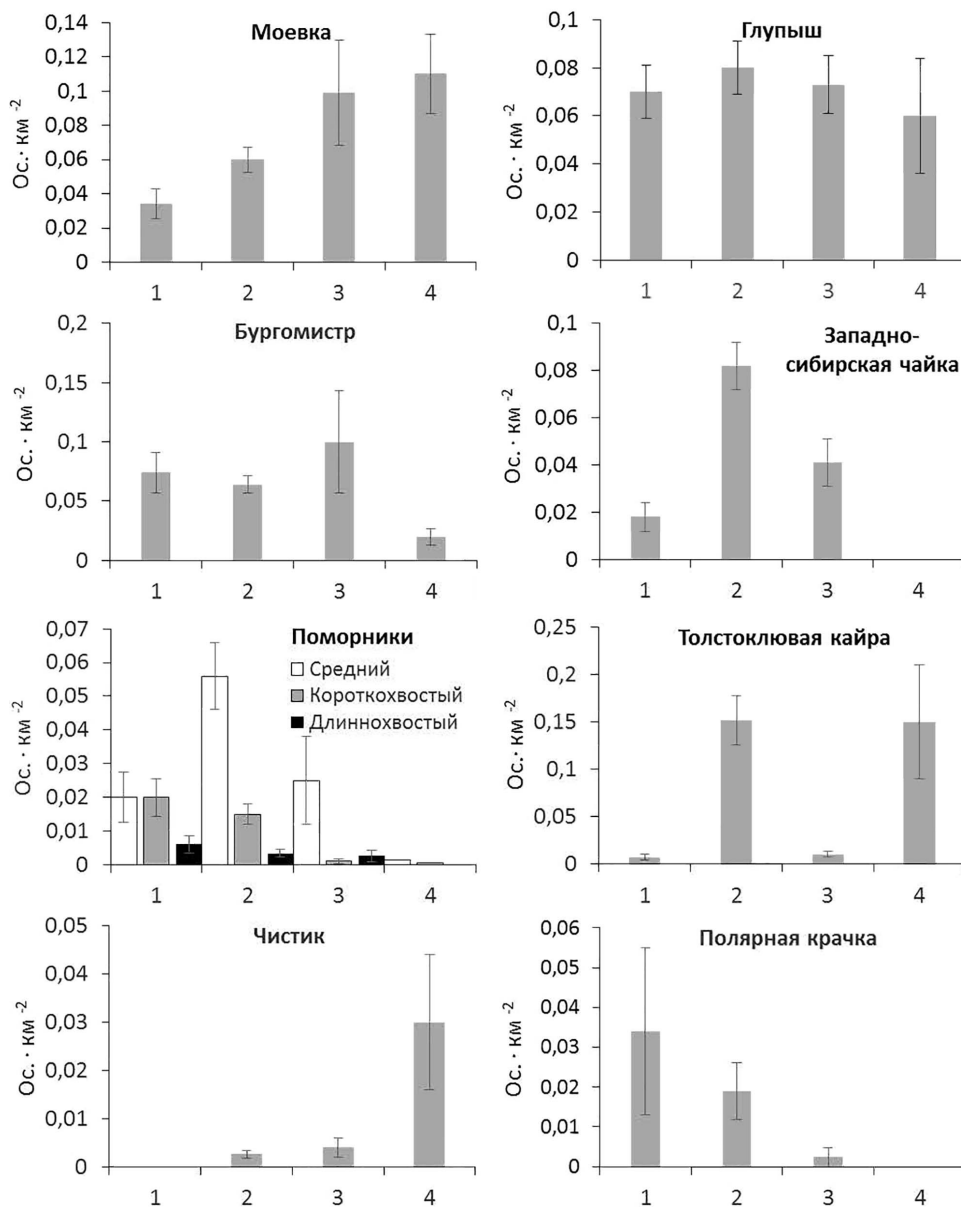


Рис. 13. Сезонная динамика птиц семейств буревестниковых, чайковых, поморниковых и чистиковых на учётном полигоне в юго-западной части Карского моря в августе — октябре 2015–2020 гг. (1 — 1–20 августа; 2 — период с 21 августа по 9 сентября; 3 — 10–29 сентября; 4 — период с 30 сентября по 19 октября)

Fig. 13. Seasonal dynamics of Procellariidae, Laridae, Stercorariidae, and Alcidae birds at the survey site in the southwestern Kara Sea in August–October 2015–2020 (1, 1–20 August; 2, 21 August – 9 September; 3, 10–29 September; 4, 30 September – 19 October)

Вывод. В летне-осенний период года в исследованном районе юго-западной части Карского моря отмечено 28 видов водных и морских птиц 7 семейств, использующих акваторию при осеннем пролёте и в период нагульных кочёвок.

Среди водных птиц наиболее многочисленны морянка, гага-гребенушка и чернозобая гагара (около 62, 14 и 10 % от всех птиц этой группы соответственно). В продолжение летне-осеннего сезона данные виды концентрируются в мелководных прибрежных участках обследованного района, чему, возможно, предшествует их линька в этих же водах. У морянок и гагар одновременно происходит ещё не связанное с массовым отлётом перераспределение в более мористые

области, до 200 км от побережья. Прочие виды гагаровых и утиных, показавшие низкую встречаемость в границах исследованной акватории, вероятно, концентрируются или мигрируют южнее полигона либо в непосредственной близости к берегу.

В группе морских птиц в среднем за ряд лет доминируют толстоклювая кайра (31 %), глупыш (15 %), бургомистр (13 %), западносибирская чайка (13 %), моевка (11 %) и средний полярник (10 %). Менее массовыми видами являются полярная крачка (5 %), короткохвостый и длиннохвостый поморники (2,5 и 0,7 % соответственно), а также чистик (0,5 %).

Определённые нами значения численности основаны на сравнительно небольшом количестве лет, они сопровождаются высокими статистическими ошибками и, по-видимому, не в полной мере отражают её реальную вариабельность по годам и месяцам. Полученные показатели нуждаются в дальнейшем уточнении — с выделением и более тщательным обследованием отдельных участков открытой акватории (прибрежные мелководья, литораль и пр.), а также с анализом условий обитания (кормовая база, условия размножения и др.) как в районе полигона, так и в более обширной части летне-осеннего пребывания. С учётом этого результаты работы могут иметь как общенаучное значение (исследование динамики популяций), так и природоохранное. Полученные данные могут послужить основой для разработки комплекса мер защиты птиц от возможного негативного воздействия в ходе предполагаемой эксплуатации месторождений углеводородного сырья на шельфе и интенсификации судоходства по Северному морскому пути.

Полевые наблюдения проведены в рамках мониторинга состояния окружающей среды на лицензионных участках Карского моря в 2015–2016 и 2018–2020 гг. (ООО «Красноярскгазпром нефтегазпроект»), а также в рамках производственного экологического мониторинга при строительстве скважин в пределах лицензионных участков на шельфе Карского моря в 2018–2020 гг. (АО «Институт экологического проектирования и изысканий»). Сбор материала проведён в рамках экологических исследований в акватории Карского моря по заказу ООО «Газпром недра» для ПАО «Газпром».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Андреев В. А., Носков Г. А., Конттиокорпи Я., Рымкевич Т. А., Антипин М. А. Чернозобая гагара *Gavia arctica* // *Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные* / под ред. Г. А. Носкова, Т. А. Рымкевич, А. Р. Гагинской. Санкт-Петербург : АНОЛА «Профессионал», 2016а. С. 38–42. [Andreev V. A., Noskov G. A., Kontiokorpi J., Rymkevich T. A., Antipin M. A. Black-throated diver *Gavia arctica*. In: *Migration of Birds of Northwest Russia. Non-passerines* / G. A. Noskov, T. A. Rymkevich, A. R. Gaginskaya (Eds). Saint Petersburg : ANOLA “Professional”, 2016a, pp. 38–42. (in Russ.)]
2. Андреев В. А., Конттиокорпи Я., Рымкевич Т. А., Антипин М. А., Рычкова А. Л. Чёрная казарка *Branta bernicla* // *Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные* / под ред. Г. А. Носкова, Т. А. Рымкевич, А. Р. Гагинской. Санкт-Петербург : АНОЛА «Профессионал», 2016б. С. 83–88. [Andreev V. A., Kontiokorpi J., Rymkevich T. A., Antipin M. A., Rychkova A. I. Brent goose *Branta bernicla*. In: *Migration of Birds of Northwest Russia. Non-passerines* / G. A. Noskov, T. A. Rymkevich, A. R. Gaginskaya (Eds). Saint Petersburg : ANOLA “Professional”, 2016b, pp. 83–88. (in Russ.)]
3. Белопольский Л. О. *Экология морских колониальных птиц Баренцева моря*. Москва ; Ленинград : АН СССР, 1957. 460 с. [Belopolsky L. O. *Ekologiya morskikh kolonial'nykh ptits Barentseva morya*. Moscow ; Leningrad : AN SSSR, 1957, 460 p. (in Russ.)]
4. Боркин И. В., Зырянов С. В., Терещенко В. А., Егоров С. А. Особенности распределения и численность наиболее массовых морских птиц-ихтиофагов Баренцева моря в связи с распределением их жертв в 2003–2004 гг. // *Рыбное хозяйство*. 2006. № 1. С. 97–101. [Borkin I. V., Zyrjanov S. V., Tereschchenko V. A., Yegorov S. A. Specific features of distribution and abundance of most common piscivorous sea birds in the Barents Sea in relation

- to the distribution of their prey in 2003–2004. *Rybnoe khozyaistvo*, 2006, no. 1, pp. 97–101. (in Russ.)]
5. *Виды – биологические индикаторы состояния морских арктических экосистем*. Москва : Фонд «НИР», 2020. 383 с. (Экологические атласы морей России). [*Vidy – biologicheskie indikatory sostoyaniya morskikh arkticheskikh ekosistem*. Moscow : Fond “NIR”, 2020, 383 p. (Ekologicheskie atlasy morei Rossii). (in Russ.)]
 6. Гагинская А. Р. *Чистик *Cerphus grylle* // Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные* / под ред. Г. А. Носкова, Т. А. Рымкевич, А. Р. Гагинской. Санкт-Петербург : АНОЛА «Профессионал», 2016. С. 516–518. [Gaginskaya A. R. Black guillemot *Cerphus grylle*. In: *Migration of Birds of Northwest Russia. Non-passerines* / G. A. Noskov, T. A. Rymkevich, A. R. Gaginskaya (Eds). Saint Petersburg : ANOLA “Professional”, 2016, pp. 516–518. (in Russ.)]
 7. Горяев Ю. И., Ежов А. В., Клепиковский Р. Н. О смещении границы общего ареала серого буревестника (*Puffinus griseus*) в Северной Атлантике в моря западного сектора российской Арктики // *Беркут*. 2021. Т. 30, № 1. С. 25–26. [Goryaev Yu. I., Ezhov A. V., Klepikovskiy R. N. About the displacement of common range of the sooty shearwater (*Puffinus griseus*) in the North Atlantic to seas of western sector of the Russian Arctic. *Berkut*, 2021, vol. 30, no. 1, pp. 25–26. (in Russ.)]
 8. Данилов Н. Н., Рыжановский В. Н., Рябицев В. К. *Птицы Ямала*. Москва : Наука, 1984. 134 с. [Danilov N. N., Ryzhanovskiy V. N., Ryabitssev V. K. *Ptitsy Yamala*. Moscow : Nauka, 1984, 134 p. (in Russ.)]
 9. Дмитриев А. Е., Низовцев Д. С., Харитонов С. П. Птицы острова Белый (Ямало-Ненецкий автономный округ) – результаты исследований 2014 года // *Фауна Урала и Сибири*. 2015. № 2. С. 61–71. [Dmitriev A. E., Nizovtsev D. S., Kharitonov S. P. Birds of the Belyi Island (the Yamal-Nenets Autonomous District). Results of the 2014 research. *Fauna Urala i Sibiri*, 2015, no. 2, pp. 61–71. (in Russ.)]
 10. Дмитриев А. Е., Емельченко Н. Н., Слодкевич В. Я. Птицы острова Белого // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* : сборник статей и кратких сообщений / отв. ред. В. К. Рябицев. Екатеринбург : Изд-во Уральского ун-та, 2006. Вып. 11. С. 57–67. [Dmitriev A. E., Emel'chenko N. N., Slodkevich V. Ya. Ptitsy ostrova Belogo. In: *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoi Sibiri* : sbornik statei i kratkikh soobshchenii / V. K. Ryabitssev (Ed.). Ekaterinburg : Izd-vo Ural'skogo un-ta, 2006, iss. 11, pp. 57–67. (in Russ.)]
 11. Долгов А. В., Смирнов О. В., Сентябов Е. В., Древетняк К. В., Четыркина О. Ю. Новые данные по ихтиофауне Карского моря (по результатам исследований ПИНРО в 2007–2008 гг.) // *Наземные и морские экосистемы*. Москва : Паулсен, 2011. С. 112–129. [Dolgov A. V., Smirnov O. V., Sentyabov E. V., Drevetnyak K. V., Chetyrkina O. Yu. New data on ichthyofauna of the Kara Sea according to the study results of the Polar Research Institute of Fishery and Oceanography in 2007–2008. In: *Land and Marine Ecosystems*. Moscow : Paulsen, 2011, pp. 112–129. (in Russ.)]
 12. Зацепин А. Г., Морозов Е. Г., Пака В. Т., Демидов А. Н., Кондрашов А. А., Корж А. О., Кременецкий В. В., Поярков С. Г., Соловьёв Д. М. Циркуляция вод в юго-западной части Карского моря в сентябре 2007 г. // *Океанология*. 2010. Т. 50, № 5. С. 683–697. [Zatsepin A. G., Morozov E. G., Paka V. T., Demidov A. N., Kondrashov A. A., Korzh A. O., Kremenetskiy V. V., Poyarkov S. G., Soloviev D. M. Circulation in the southwestern part of the Kara Sea in September 2007. *Okeanologiya*, 2010, vol. 50, no. 5, pp. 683–697. (in Russ.)]
 13. *Итоговый отчёт о проведении производственного экологического мониторинга при строительстве поисково-оценочной скважины № 1 Нярмейского лицензионного участка в акватории Карского моря* / Институт экологического проектирования и изысканий. Москва, 2018а. [*Itogovyi otchet o provedenii proizvodstvennogo ekologicheskogo monitoringa pri stroitel'stve poiskovo-otsenochnoi skvazhiny No. 1 Nyarmeiskogo litsenzionnogo uchastka v akvatorii Karskogo morya* / Institut ekologicheskogo proektirovaniya i izyskaniy. Moscow, 2018a. (in Russ.)]
 14. *Итоговый отчёт о проведении производственного экологического мониторинга при строительстве поисково-оценочной скважины № 1 Скуратовской площади в акватории*

- Карского моря / Институт экологического проектирования и изысканий. Москва, 2019а. [*Ito govuyi otchet o provedenii proizvodstvennogo ekologicheskogo monitoringa pri stroitel'stve poiskovo-otsenochnoi skvazhiny No. 1 Skuratovskoi ploshchadi v akvatorii Karskogo morya* / Institut ekologicheskogo proektirovaniya i izyskaniy. Moscow, 2019a. (in Russ.)]
15. *Итоговый отчёт о проведении производственного экологического мониторинга при строительстве поисково-оценочной скважины № 6 Русановского лицензионного участка в акватории Карского моря* / Институт экологического проектирования и изысканий. Москва, 2018b. [*Ito govuyi otchet o provedenii proizvodstvennogo ekologicheskogo monitoringa pri stroitel'stve poiskovo-otsenochnoi skvazhiny No. 6 Rusanovskogo litsenzyonnykh uchastka v akvatorii Karskogo morya* / Institut ekologicheskogo proektirovaniya i izyskaniy. Moscow, 2018b. (in Russ.)]
16. *Итоговый отчёт о проведении производственного экологического мониторинга при строительстве разведочной скважины № 4 Ленинградского газоконденсатного месторождения в акватории Карского моря* / Институт экологического проектирования и изысканий. Москва, 2019b. [*Ito govuyi otchet o provedenii proizvodstvennogo ekologicheskogo monitoringa pri stroitel'stve razvedochnoi skvazhiny No. 4 Leningradskogo gazokondensatnogo mestorozhdeniya v akvatorii Karskogo morya* / Institut ekologicheskogo proektirovaniya i izyskaniy. Moscow, 2019b. (in Russ.)]
17. *Итоговый отчёт о проведении производственного экологического мониторинга при строительстве разведочной скважины № 5 Ленинградского газоконденсатного месторождения в акватории Карского моря* / Институт экологического проектирования и изысканий. Москва, 2020а. [*Ito govuyi otchet o provedenii proizvodstvennogo ekologicheskogo monitoringa pri stroitel'stve razvedochnoi skvazhiny No. 5 Leningradskogo gazokondensatnogo mestorozhdeniya v akvatorii Karskogo morya* / Institut ekologicheskogo proektirovaniya i izyskaniy. Moscow, 2020a. (in Russ.)]
18. *Итоговый отчёт по результатам мониторинга окружающей среды на лицензионных участках Карского моря в 2015 г.* Красноярск : ООО «Красноярскгазпром нефтегазпроект», 2015. [*Ito govuyi otchet po rezul'tatam monitoringa okruzhayushchei sredy na litsenzyonnykh uchastkakh Karskogo morya v 2015 g.* Krasnoyarsk : ООО «Krasnoyarskgazprom neftegazproekt», 2015. (in Russ.)]
19. *Итоговый отчёт по результатам мониторинга окружающей среды на лицензионных участках Карского моря в 2016 г.* Красноярск : ООО «Красноярскгазпром нефтегазпроект», 2016. [*Ito govuyi otchet po rezul'tatam monitoringa okruzhayushchei sredy na litsenzyonnykh uchastkakh Karskogo morya v 2016 g.* Krasnoyarsk : ООО «Krasnoyarskgazprom neftegazproekt», 2016. (in Russ.)]
20. *Итоговый отчёт по результатам мониторинга окружающей среды на лицензионных участках Карского моря в 2017 г.* Красноярск : ООО «Красноярскгазпром нефтегазпроект», 2017. [*Ito govuyi otchet po rezul'tatam monitoringa okruzhayushchei sredy na litsenzyonnykh uchastkakh Karskogo morya v 2017 g.* Krasnoyarsk : ООО «Krasnoyarskgazprom neftegazproekt», 2017. (in Russ.)]
21. *Итоговый отчёт по результатам мониторинга окружающей среды на лицензионных участках Карского моря в 2018–2020 гг.* Красноярск : ООО «Красноярскгазпром нефтегазпроект», 2020b. [*Ito govuyi otchet po rezul'tatam monitoringa okruzhayushchei sredy na litsenzyonnykh uchastkakh Karskogo morya v 2018–2020 gg.* Krasnoyarsk : ООО «Krasnoyarskgazprom neftegazproekt», 2020b. (in Russ.)]
22. Коблик Е. А., Редькин Я. А., Архипов В. Ю. *Список птиц Российской Федерации*. Москва : Тов-во научных изданий КМК, 2006. 281 с. [Koblik E. A., Red'kin Ya. A., Arkhipov V. Yu. *Checklist of the Birds of Russian Federation*. Moscow : Tov-vo nauchnykh izdaniy KMK, 2006, 281 p. (in Russ.)]
23. Кондратьев А. В., Антипин М. А., Контюкорпи Я., Носков Г. А. Морянка *Clangula hyemalis* // *Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные* / под ред. Г. А. Носкова, Т. А. Рымкевич, А. Р. Гагинской. Санкт-Петербург : АНОЛА «Профессионал», 2016. С. 194–199. [Kondratyev A. V., Antipin M. A., Kontiokorpi J., Noskov G. A. Long-tailed duck *Clangula hyemalis*. In: *Migration of Birds of North-west Russia. Non-passerines* / G. A. Noskov,

- T. A. Rymkevich, A. R. Gaginskaya (Eds). Saint Petersburg : ANOLA "Professional", 2016, pp. 194–199. (in Russ.)]
24. *Красная книга Ненецкого автономного округа* : официальное издание. 2-е изд. Белгород : Константа, 2020. 456 с. [*Krasnaya kniga Nenetskogo avtonomnogo okruga* : official edition. 2nd ed. Belgorod : Konstanta, 2020, 456 p. (in Russ.)]
 25. *Красная книга Российской Федерации. Животные*. 2-е изд. Москва : ВНИИ Экология, 2021. 1128 с. [*Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii. Zhivotnyye*. 2nd ed. Moscow : VNIИ Ekologiya, 2021, 1128 p. (in Russ.)]
 26. *Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы* / Департамент природных ресурсов и экологии Ямало-Ненецкого автономного округа ; 3-е изд. Салехард : Ассоциация РГГ, 2023. 322 с. [*Krasnaya kniga Yamalo-Nenetskogo avtonomnogo okruga: zhivotnyye, rasteniya, griby* / Departament prirodnikh resursov i ekologii Yamalo-Nenetskogo avtonomnogo okruga ; 3rd ed. Salekhard : Assotsiatsiya RGG, 2023, 322 p. (in Russ.)]
 27. Краснов Ю. В., Горяев Ю. И., Шавыкин А. А., Николаева Н. Г., Гаврило М. В., Черноок В. И. *Атлас птиц Печорского моря: распределение, численность, динамика, проблемы охраны*. Апатиты : ММБИ, 2002. 164 с. [Krasnov Yu. V., Goryaev Yu. I., Shavykin A. A., Nikolaeva N. G., Gavrilo M. V., Chernook V. I. *Atlas ptits Pechorskogo morya: raspredelenie, chislennost', dinamika, problemy okhrany*. Apatity : MMBI, 2002, 164 p. (in Russ.)]
 28. Краснов Ю. В., Николаева Н. Г. Моевка *Rissa tridactyla* // *Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные* / под ред. Г. А. Носкова, Т. А. Рымкевич, А. Р. Гагинской. Санкт-Петербург : АНОЛА «Профессионал», 2016. С. 483–486. [Krasnov Yu. V., Nikolaeva N. G. Kittiwake *Rissa tridactyla*. In: *Migration of Birds of Northwest Russia. Nonpasserines* / G. A. Noskov, T. A. Rymkevich, A. R. Gaginskaya (Eds). Saint Petersburg : ANOLA "Professional", 2016, pp. 483–486. (in Russ.)]
 29. Орлов А. М., Бензик А. Н., Рыбаков М. О., Носов М. А., Горбатенко К. М., Ведищева Е. В., Орлова С. Ю. Некоторые предварительные результаты биологических исследований в Карском море на НИС «Профессор Леванидов» в сентябре 2019 г. // *Труды ВНИРО*. 2020. Т. 182. С. 201–215. [Orlov A. M., Benzik A. N., Rybakov M. O., Nosov M. A., Gorbatenko K. M., Vedishcheva E. V., Orlova S. Yu. Some preliminary results of biological studies in the Kara Sea at RV "Professor Levanidov" in September 2019. *Trudy VNIRO*, 2020, vol. 182, pp. 201–215. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2020-182-201-215>
 30. Попов С. В. Фауна и население птиц морских побережий Западной Сибири во второй половине лета // *Беркут*. 2012. Т. 21, № 1–2. С. 9–19. [Popov S. V. Fauna and communities of birds of sea coasts of Western Siberia in the second half of summer. *Berkut*, 2012, vol. 21, no. 1–2, pp. 9–19. (in Russ.)]
 31. Рябицев В. К. *Птицы тундры*. Свердловск : Средне-Уральское книжное издательство, 1986. 192 с. [Ryabitsev V. K. *Ptitsy tundry*. Sverdlovsk : Sredne-Ural'skoe knizhnoe izdatel'stvo, 1986, 192 p. (in Russ.)]
 32. Соколов В. А. Осенний аспект населения птиц на Юго-Западном Ямале // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* : сборник статей и кратких сообщений / отв. ред. В. К. Рябицев. Екатеринбург : Изд-во Уральского ун-та, 2003. Вып. 8. С. 170–175. [Sokolov V. A. Osennii aspekt naseleniya ptits na Yugo-Zapadnom Yamale. In: *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoi Sibiri* : sbornik statei i kratkikh soobshchenii / V. K. Ryabitsev (Ed.). Ekaterinburg : Izd-vo Ural'skogo un-ta, 2003, iss. 8, pp. 170–175. (in Russ.)]
 33. *Экосистема Карского моря* / под общ. ред. Б. Ф. Прищепы. Мурманск : ПИНРО, 2008. 263 с. [*Ekosistema Karskogo morya* / B. F. Prishchepa (Ed.). Murmansk : PINRO, 2008, 263 p. (in Russ.)]
 34. Юдин К. А., Фирсова Л. В. *Ржанкообразные Charadriiformes*. Ч. 1. *Поморники семейства Stercorariidae и чайки подсемейства Larinae*. Санкт-Петербург : Наука, 2002. 667 с. (Фауна России и сопредельных стран. Птицы ; т. 2, вып. 2). [Yudin K. A., Firsova L. V. *Rzhankoobraznye Charadriiformes*. Pt 1. *Pomorniki semeistva Stercorariidae i chaiki podsemeistva Larinae*. Saint Petersburg : Nauka, 2002, 667 p. (Fauna Rossii i sopredel'nykh stran. Ptitsy ; vol. 2, iss. 2). (in Russ.)]

35. Bakken V. The distribution and diel movements of Brünnich's guillemot *Uria lomvia* in ice covered waters in the Barents Sea, February/March 1987. *Polar Research*, 1990, vol. 8, no. 1, pp. 55–59. <https://doi.org/10.3402/polar.v8i1.6803>
36. *Barentsportal – Joint Norwegian-Russian Environmental Status Reporting for Barents Sea* : [site]. URL: <http://www.barentsportal.com> [accessed: 14.04.2023].
37. Barrett R. T., Bakken V., Krasnov J. V. The diets of common and Brünnich's guillemots *Uria aalge* and *U. lomvia* in the Barents Sea region. *Polar Research*, 1997, vol. 16, no. 2, pp. 73–84. <https://doi.org/10.3402/polar.v16i2.6626>
38. Brude O. W., Moe K. A., Bakken V., Hansson R., Larsen L. H., Løvas S. M., Thomassen J., Wiig Ø. *Northern Sea Route Dynamic Environmental Atlas* : INSROP Working Paper, no. 99. Lysaker, Norway : Fridtjof Nansen Institute, 1998, 58 p. (Meddelelser/Norsk Polarinstitut ; no. 147).
39. Decker M. B., Gavrilov M., Menlum F., Bakken V. *Distribution and Abundance of Birds and Marine Mammals in the Eastern Barents Sea and the Kara Sea, Late Summer 1995*. Oslo : Norsk Polarinstitut, 1998, 83 p. (Meddelelser / Norsk Polarinstitut ; no. 155).
40. del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 1: *Ostrich to Ducks*. Barcelona, Spain : Lynx Edicions, 1992, 696 p.
41. Ezhov A. V., Gavrilov M. V., Krasnov Y. V., Bråthen V. S., Moe B., Baranskaya A. V., Strøm H. Transpolar and bi-directional migration strategies of black-legged kittiwakes *Rissa tridactyla* from a colony in Novaya Zemlya, Barents Sea, Russia. *Marine Ecology Progress Series*, 2021, vol. 676, pp. 189–203. <https://doi.org/10.3354/meps13889>
42. Gould P. J., Forsell D. J. *Techniques for Shipboard Surveys of Marine Birds*. Washington : U. S. Fish and Wildlife Service, 1989, 22 p. (Fish and Wildlife Technical Report ; no. 25).
43. Lunk S., Joern D. Ornithological observations in the Barents and Kara seas during the summers of 2003, 2004 and 2005. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2007, vol. 16, express iss. 370, pp. 999–1019.
44. Ryabitshev V. K. Patterns and results of interspecific territorial relations in tundra skuas. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 1995, vol. 4, iss. 1–2, pp. 3–12.
45. *Seabird Tracking Database* : [site]. URL: <https://data.seabirdtracking.org/> [accessed: 27.02.2023].
46. *Seapop* : [site]. URL: <https://seapop.no/en/seatrack/> [accessed: 17.03.2023].
47. *The IUCN Red List of Threatened Species* : [site]. URL: <https://www.iucnredlist.org/> [accessed: 01.05.2023].

**DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF WATER BIRDS AND SEABIRDS
IN SOME AREAS OF THE SOUTHWESTERN KARA SEA
IN THE SUMMER-AUTUMN PERIOD 2015–2020**

**Yu. Goryaev¹, A. Ezhov¹, N. Ponomartsev²,
N. Paramonov³, and S. Petrov⁴**

¹Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russian Federation

²Institute of Cytology of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russian Federation

³Joint-stock company “Institute of Environmental Survey, Planning & Assessment,”
Moscow, Russian Federation

⁴Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russian Federation
E-mail: ygoryaev@yandex.ru

The southwestern Kara Sea is a scarce studied area in terms of summer-autumn migrations and feeding nomadism of water birds and seabirds. Its shelf includes promising areas for extraction of hydrocarbon raw materials and intensification of navigation along the Northern Sea Route, which makes it necessary to carry out constant monitoring of birds in the area of possible negative effect of those factors. In August–September 2015–2016 and 2018–2020 and in late September–first and second decades of October 2017, bird counts were carried out in the southwestern Kara Sea. Method of ship transect census was applied to obtain the abundance of individuals *per* 1 km².

For this water area, 28 species of birds representing 7 families were identified (Gaviidae, Sulidae, Procellariidae, Anatidae, Laridae, Stercorariidae, and Alcidae), including 6 species of conservation status. For the group of water birds, the data obtained in August–October are most detailed for the black-throated diver, long-tailed duck, and king eider (Gaviidae and Anatidae). *Prior* to autumn migration (August), their abundance increased in the shallow area adjacent to the coast, later followed by their dispersal to deeper areas west of the Yamal Peninsula. In coastal shallow areas, the population density during the period of the most active colonization of this biotope is as follows (ind.·km⁻²): (0.17 ± 0.036) for the black-throated diver, (4.87 ± 1.2) for the long-tailed duck, and (2.1 ± 1.25) for the king eider. Presumably, the values are significantly higher for all three species at shorter distances from the coast not examined from the vessel. Other species of the group of water birds (the red-throated diver, Steller's eider, dark-bellied brant goose, European white-fronted goose, and bean goose) are rare in open waters and, apparently, are mainly confined to a narrower coastal zone during the entire summer-autumn period. The same indicator of abundance of migratory seabirds (Procellariidae, Laridae, Stercorariidae, and Alcidae), calculated for the entire water area of the survey site, averaged for 5 years for August–September (ind.·km⁻²): (0.078 ± 0.026) for the fulmar, (0.067 ± 0.014) for the glaucous gull, (0.061 ± 0.016) for the black-legged kittiwake, (0.025 ± 0.015) for the Arctic tern, (0.066 ± 0.0049) for the Heuglin's gull, (0.046 ± 0.0074) for the pomarine skua, (0.014 ± 0.0023) for the Arctic skua, (0.0039 ± 0.00095) for the long-tailed skua, (0.16 ± 0.094) for the Brünnich's guillemot, and (0.0026 ± 0.0012) for the black guillemot. In late September and October, the abundance of the black-legged kittiwake, fulmar, and Brünnich's guillemot slightly decreases or remains at the level of September one, while the abundance of the black guillemot increases by 7 times. The Arctic tern, Heuglin's gull, and long-tailed skua disappear from the water area. The glaucous gull, pomarine skua, and Arctic skua become much rarer or almost disappear (5-, 40-, and 30-fold drop in abundance, respectively). In general, in the long-term aspect, the fulmar, three Stercorariidae species, the glaucous gull, black-legged kittiwake, Arctic tern, and black guillemot colonize the entire survey site. Interestingly, for the fulmar, black-legged kittiwake, and glaucous gull, uneven distribution is recorded in some years, which is expressed in significant (3 to 17 times) differences in abundance between large (about 25 thousand km²) spots of the studied water area. During their entire stay at the survey site, the Heuglin's gull and Arctic tern are mainly confined to coastal shallow areas; there, up to 80–90% of the total abundance of individuals in the studied water area is concentrated during periods of seasonal maximum. On the contrary, the Brünnich's guillemot avoids shallow areas (depth of < 50 m). Rare species are vagrant ones (the northern gannet, black-headed gull, European herring gull, and common gull), those found in the peripheral area of their common range (the great skua and grey petrel), and those considered rare at the present stage of the existence of their populations (the white-billed diver). Also, rare species are the birds with insufficiently studied main habitat (the velvet scoter, Steller's eider, dark-bellied brant goose, bean goose, and European white-fronted goose) and seasonally rare ones (the little auk).

Keywords: Kara Sea, seabirds and water birds, migrations, nomadism, annual and seasonal population dynamics

UDC [595.384-15+597.2/.5-15](262.5-751)

**COMPOSITION, STRUCTURE, AND DYNAMICS
OF COMMUNITIES OF FISH AND DECAPODS
OFF THE SOUTHERN COAST OF THE CRIMEA (THE BLACK SEA)**

© 2024 **E. Karpova, V. Gubanov, E. Abliazov, and S. Statkevich**

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

E-mail: e_ablyazov@mail.ru

Received by the Editor 06.07.2023; after reviewing 05.11.2023;
accepted for publication 19.02.2024; published online 20.05.2024.

Under climatic and anthropogenic factors, the Black Sea ecosystem is being transformed and replenished with new species of fish and Decapoda. Therefore, regular monitoring studies become relevant which allow identifying the effect of these processes on biocenoses of the Crimean Peninsula coastal waters. The aim of this work was to investigate taxonomic, structural, and quantitative characteristics of decapods and ichthyofauna of the Black Sea in the area of the Cape Martyan nature reserve. To make the results more complete, both adult individuals and planktonic and larval stages were sampled and analyzed. Fish and decapods were sampled with fixed nets, bottom traps, and hand nets. Ichthyoplankton and Decapoda larvae were sampled with an ichthyoplankton cone-shaped net IKS-80. For decapods, a high level of species diversity was revealed: those were represented by 17 species from 14 families. Two species, *Alpheus dentipes* Guérin, 1832 and *Lysmata seticaudata* (Risso, 1816), were recorded in the study area for the first time. The taxonomic composition of ichthyofauna was formed by about 30 species, mostly benthic and demersal fish. The structure of fish communities was quite stable; there was a trend towards an increase in diversity, a decrease in the prevalence of certain species, and an overall improvement in their state. A rise in abundance of some Atlantic–Mediterranean species, such as *Serranus scriba* (Linnaeus, 1758) and *Chromis chromis* (Linnaeus, 1758), can serve as an indicator of variations in hydrological and hydrochemical parameters of the environment related to general climate and ecological changes. The values of the quantitative parameters of fish eggs and larvae, (76.3 ± 11.4) and (18.8 ± 4.6) ind.·m⁻², respectively, were sufficiently high for the Black Sea coastal waters. However, the proportion of living, normally developing fish eggs in the water area was low, 28.6% of the total. The data obtained can be used for comparative analysis during long-term monitoring in the Black Sea water area.

Keywords: Black Sea, ichthyofauna, ichthyoplankton, Decapoda, Cape Martyan nature reserve

One of the unique features of the Black Sea is a significant variety of its ecological conditions. This is driven by its internal location affecting its climate conditions and by the presence of a number of large and small rivers, with many of them being concentrated in a relatively small area. In this regard, the fauna of various spots of the coastal zone, even very close to each other, often has peculiarities related to both species composition and characteristics of hydrobionts: quantitative, ecological, and biological ones. According to the zoning carried out by V. Vodyanitsky [1949] for the shores of the Crimean Peninsula, the area of its southern coast stands out due to its natural-historical and zoogeographic features. Specifically, the coastal zone from Cape Aya to Feodosiya Bay is characterized by the maximum development of two main types of biotopes and related communities: rocky-stony and pebbly-boulder ones [Boltachev, Karpova, 2017]. Such a combination of biotopes is not reported for other areas of the Crimea, and it determines characteristic features of the composition of local fish

communities. At the same time, up to 65% of the coastline is concreted, and only the vicinity of capes remains almost intact [Goryachkin, 2015]. Thus, the level of anthropogenic transformation of the coastal zone is very significant and continues to increase.

To date, typical underwater biocenoses in a relatively intact state can be found only in some sites of the coastal zone. One of them is the Cape Martyan protected water area. The Cape Martyan nature reserve was organized according to the Decree of the Council of Ministers of the Ukrainian SSR No. 84 dated 20.02.1973 with the aim of protecting typical terrestrial and aquatic natural complexes of the southern coast of the Crimea. The reserve water area borders two capes, Nikitin and Martyan. It has an area of 120 hectares, a width of 300–500 m, and a length of about 2,200 m along the shore [Marine Protected Areas of the Crimea, 2015].

The fact that these waters belong to protected areas ensured no fishing activities with coastal fixed fishing gear and a relatively low level of anthropogenic load.

Cape Martyan is a limestone massif consisting of marble-like limestones and cemented breccias that come ashore and are subject to intense wave abrasion [Yena et al., 2013]. The coastal zone is formed by alternating limestone entrances with steep cliffs up to 20 m high and narrow pebble beaches. Bottom underwater landscapes consist of block and boulder-block heaps and pebble-boulder sections of the surf zone near the shores. From a depth of 8 m and deeper, those are replaced by loose sandy deposits with admixtures of silt and shells. Water salinity is stable, 17–18‰. This area can serve as a testing ground for studying features of regional communities of marine fauna and long-term changes occurring there under natural and anthropogenic factors.

The first data on ichthyofauna of this water area provided information on the registration of 71 fish species [Boltachev et al., 2014]. Decapoda fauna, according to [Grintsov et al., 2008], was represented by only 5 species. However, researchers have never focused on the cenotic role of species, their distribution, abundance, structural characteristics of communities, and trends in their variations. To date, salinization and changes in the mean annual temperature are recorded in the Black Sea [Kazmin et al., 2010; Shaltout, Omstedt, 2014]. Over 10 years, the salinity growth averaged 0.0038‰ [Belokopytov, 2017]. The mean annual water temperature, according to observations of 1982–2015, increases every decade by an average of 0.64 °C [Sakalli, Basusta, 2018]. Variations in hydrological and hydrochemical parameters result from global climate changes, water influx from the Sea of Marmara, and a decrease in freshwater runoff from the mainland. These processes contribute to the natural dispersal of the fauna inhabiting the Mediterranean Basin and Indian Ocean [Boltachev et al., 2009; Oven, Salekhova, 1969; Pusanow, 1967; Puzanov, 1965; Vinogradov et al., 2017]. Taxonomic and structural characteristics of the coastal zone communities are undergoing certain changes. Since the regional features of these changes are closely related to the ecosystem characteristics of the sea coastal areas, local biocenosis is studied in detail. At the same time, transformations in species composition are often not indicative. With sufficiently long-term investigations, as well as the use of various methods of material sampling to level the selectivity of fishing gear, most species of the sea fauna come to the attention of researchers. Characteristic features and changes occurring in communities can be more reliably revealed based on the analysis of their structure and quantitative parameters.

The aim of this work is to assess the current state of coastal communities of fish and decapods, to analyze the cenotic role of species in the Cape Martyan vicinity, and to determine their abundance in order to reveal changes in communities and processes of fish reproduction occurring in this area under various environmental factors.

MATERIAL AND METHODS

The work is based on material sampled in expeditions during the warm period of several years (May–July 2010, 2011, and 2013; July–September 2019) in the Cape Martyan vicinity and in the Cape Martyan protected water area (Fig. 1).



Fig. 1. The study area, Cape Mart'yan protected water area (the points indicate sampling locations)

Рис. 1. Район исследования — акватория заповедника «Мыс Мартьян» (точками обозначены места отбора проб)

Fish and decapods were sampled with fixed single-walled nets, bottom traps, and hand nets. We used nets with a length of 30 m, a canvas height of 1.8 m, and a mesh of 15, 20, 25, 35, and 45 mm. Sampling was carried out at various depths, both perpendicular and parallel to the shore. The depth of net setting varied within 1–8 m; nets were set up overnight, 20:00 to 07:00. Bottom traps, with a mesh of 6–8 mm, were set up at depths of 1–2 m. Sampling was followed by the analysis of catches: the species were identified; the abundance and weight of individuals of each species of hydrobionts were determined.

Ichthyoplankton and Decapoda larvae were sampled in July 2019 at 10 stations in the nature reserve and adjacent water area (Fig. 1, Table 1). Coastal stations were located at a distance of 130–160 m from the water edge; offshore stations, at a distance of 300–500 m. Depths ranged within 5–16 m. At each station, vertical sampling from the bottom to the surface was carried out with an ichthyoplankton cone-shaped net IKS-80, with mesh of 400 μm and the inlet area of 0.5 m^2 . The temperature of the surface water horizon was measured; during our work, it was +23.0...+25.0 $^{\circ}\text{C}$. The coordinates of the boat position were recorded.

Table 1. Plankton sampling in the nature reserve waters and in the adjacent water area, 17.07.2019

Таблица 1. Планктонные ловы в акватории заповедника и прилегающей акватории, 17.07.2019

Station number	Coordinates	Depth, m	Station number	Coordinates	Depth, m
1	44°30'14.5"N, 34°14'18.4"E	8	6	44°30'11.6"N, 34°15'7.2"E	16
2	44°30'3.5"N, 34°14'26.3"E	14	7	44°30'24.6"N, 34°15'28.8"E	16
3	44°30'3.2"N, 34°14'43.6"E	15	8	44°30'30.5"N, 34°15'19.8"E	6
4	44°30'15.0"N, 34°14'43.8"E	10	9	44°30'40.6"N, 34°15'49.3"E	14
5	44°30'17.8"N, 34°14'58.9"E	6	10	44°30'42.1"N, 34°15'42.1"E	5

To determine the actual depth of the net immersion, the angle of deviation from the vertical of the cable was measured at the lower position of the net. In the calculation, the following formula was used:

$$b = c \times \cos a ,$$

where b is the depth of the actual immersion of the net;

c is the length of the etched cable;

a is the angle of deviation of the cable from the vertical.

The identification of species of hydrobionts and the order of taxa arrangement are given according to modern concepts [Catalog of Fishes, 2021; Vasil'eva, 2007].

Ichthyoplankton species were determined in accordance with T. Dekhnik [1973] and E. Kalinina [1976].

Diversity indices for communities of fish and decapods were calculated according to Yu. Odum [1986]:

- Shannon species diversity index, $H = - \sum P_i \times \log_2 P_i$;
- Margalef species richness index, $D = (S - 1) / \lg N$;
- Simpson dominance index, $c = \sum (n_i / N)^2$;
- Pielou evenness index, $e = H / \log S$.

RESULTS

Ichthyofauna. Sixteen fish species belonging to 9 orders and 14 families were identified in net catches in the coastal water area. Out of them, Labridae was the most diverse family (three species). Other families were represented by one species each (Table 2).

Table 2. Species composition and proportion of fish in net catches

Таблица 2. Видовой состав и доля рыб в сетных уловах

Family	Species	Mean abundance of fish in catches, %	
		2010–2013	2019
Dasyatidae	<i>Dasyatis pastinaca</i> (Linnaeus, 1758)	0	0.5
Lotidae	<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	1.2	1.1
Mugilidae	<i>Chelon auratus</i> (Risso, 1810)	3.6	0
Scorpaenidae	<i>Scorpaena porcus</i> Linnaeus, 1758	42.0	27.4
Serranidae	<i>Serranus scriba</i> (Linnaeus, 1758)	0	8.1
Carangidae	<i>Trachurus mediterraneus</i> (Steindachner, 1868)	1.2	19.4
Sparidae	<i>Diplodus annularis</i> (Linnaeus, 1758)	1.8	2.7
Sciaenidae	<i>Sciaena umbra</i> Linnaeus, 1758	2.4	0.5
Mullidae	<i>Mullus barbatus ponticus</i> Essipov, 1927	1.8	6.5
Pomacentridae	<i>Chromis chromis</i> (Linnaeus, 1758)	0	10.8
Labridae	<i>Symphodus ocellatus</i> (Linnaeus, 1758)	1.8	1.6
	<i>Symphodus roissali</i> (Risso, 1810)	13.0	11.8
	<i>Symphodus tinca</i> (Linnaeus, 1758)	23.7	7.5
Uranoscopidae	<i>Uranoscopus scaber</i> Linnaeus, 1758	1.2	1.1
Blenniidae	<i>Parablennius sanguinolentus</i> (Pallas, 1814)	5.3	1.1
Gobiidae	<i>Ponticola eurycephalus</i> (Kessler, 1874)	1.2	0

In the study area, the basis of fish communities during the summer period were sedentary species (the ones that do not perform significant migrations). It was mainly *Scorpaena porcus*, but there were several Labridae representatives as well: *Symphodus tinca* and *S. roissali*. Such a combination

is quite common for rocky and stony biotopes of the Black Sea coastal zone. Abundance of mass migratory species is subject to significant interannual variability. In 2010, 2011, and 2013, *Trachurus mediterraneus* accounted for slightly more than 1% in catches, while in 2019, the proportion of this species reached 19.4%. The proportion of *Mullus barbatus ponticus* varied within 1.6–6.8% in different years.

Unusual trends were revealed for *Serranus scriba* and *Chromis chromis*. Previously, these species were rare, especially the first one. At present, according to our data, their abundance noticeably increased. In 2019, their proportions in catches amounted to 8.1 and 10.8%, respectively. Such a high abundance of these species is more characteristic of the Mediterranean Sea than of the Black Sea.

All registered species are typical allochthonous representatives of marine fauna, except for *Ponticola eurycephalus* belonging to the autochthonous Ponto-Caspian group.

The quantitative indicators of catches (catch *per* unit effort) are provided in Table 3.

Table 3. Catch *per* unit effort for nets with various mesh size by abundance (ind.·h⁻¹) and biomass (kg·h⁻¹) of fish species recorded in the water area of the Cape Martyan nature reserve

Таблица 3. Уловы на усилие для сетей с различным шагом ячеек по численности (экз.·ч⁻¹) и биомассе (кг·ч⁻¹) видов рыб, зарегистрированных в акватории заповедника «Мыс Мартьян»

Species	Net mesh size, mm				
	15	22	24	35	45
<i>Dasyatis pastinaca</i> (Linnaeus, 1758)					<u>0.09</u> 0.018
<i>Chromis chromis</i> (Linnaeus, 1758)	<u>2.69</u> 0.033				
<i>Sciaena umbra</i> Linnaeus, 1758				<u>0.09</u> 0.016	
<i>Diplodus annularis</i> (Linnaeus, 1758)		<u>0.09</u> 0.006		<u>0.36</u> 0.051	
<i>Serranus scriba</i> (Linnaeus, 1758)	<u>0.41</u> 0.010	<u>0.09</u> 0.006	<u>0.18</u> 0.020	<u>0.09</u> 0.019	<u>0.18</u> 0.033
<i>Mullus barbatus ponticus</i> Essipov, 1927	<u>0.05</u> 0.019	<u>0.09</u> 0.005			
<i>Trachurus mediterraneus</i> (Steindachner, 1868)	<u>1.41</u> 0.034	<u>0.18</u> 0.013	<u>0.27</u> 0.023		
<i>Scorpaena porcus</i> Linnaeus, 1758	<u>0.95</u> 0.216	<u>1.18</u> 0.153	<u>0.45</u> 0.035	<u>0.91</u> 0.173	<u>0.18</u> 0.015
<i>Symphodus tinca</i> (Linnaeus, 1758)	<u>0.27</u> 0.028	<u>0.09</u> 0.008	<u>0.55</u> 0.041	<u>0.09</u> 0.014	
<i>Symphodus ocellatus</i> (Linnaeus, 1758)	<u>0.14</u> 0.001			<u>0.18</u> 0.001	
<i>Symphodus roissali</i> (Risso, 1810)	<u>1.32</u> 0.020	<u>0.36</u> 0.015			
<i>Uranoscopus scaber</i> Linnaeus, 1758				<u>0.18</u> 0.034	
<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	<u>0.09</u> 0.003				
<i>Parablennius sanguinolentus</i> (Pallas, 1814)	<u>0.9</u> 0.002	<u>0.09</u> 0.003			

Note: above the line, abundance; below the line, biomass.

Примечание: над чертой — численность; под чертой — биомасса.

In plankton samples of the Cape Martyan water area, eggs and larvae of 14 fish species were registered (Table 4). All species were previously noted in ichthyofauna of this nature reserve [Boltachev et al., 2014]. They all spawn in summer, and their eggs and larvae are characteristic of coastal waters of the Crimea at the peak of the warm season [Dekhnik, 1973].

Table 4. Ichthyoplankton species composition for all the stations

Таблица 4. Видовой состав ихтиопланктона суммарно по всем станциям

Species	Abundance, ind.		Proportion, %	
	Eggs	Larvae	Eggs	Larvae
<i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758)	286	63	64.0	56.3
<i>Chelon auratus</i> (Risso, 1810)	1	0	0.2	0.0
<i>Serranus scriba</i> (Linnaeus, 1758)	1	0	0.2	0.0
<i>Pomatomus saltatrix</i> (Linnaeus, 1766)	1	0	0.2	0.0
<i>Trachurus mediterraneus</i> (Steindachner, 1868)	106	11	23.7	9.8
<i>Diplodus annularis</i> (Linnaeus, 1758)	18	6	4.0	5.4
Sparidae gen. sp.	1	0	0.2	0.0
<i>Sciaena umbra</i> Linnaeus, 1758	1	0	0.2	0.0
<i>Mullus barbatus ponticus</i> Essipov, 1927	25	3	5.6	2.7
<i>Symphodus cinereus</i> (Bonnaterre, 1788)	0	1	0.0	0.9
<i>Trachinus draco</i> Linnaeus, 1758	2	0	0.4	0.0
<i>Uranoscopus scaber</i> Linnaeus, 1758	2	0	0.4	0.0
<i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas, 1770)	–	1	–	0.9
<i>Gobius niger</i> Linnaeus, 1758	–	2	–	1.8
Gobiidae gen. sp.	–	1	–	–
<i>Arnoglossus kessleri</i> Schmidt, 1915	2	0	0.4	0.0
Damaged or unidentifiable	1	24	0.2	21.4
In total	447	112	100.0	100.0

Out of the species recorded, *Engraulis encrasicolus* was the most abundant one, but proportions of its eggs and larvae were less significant than those indicated in literature for the Black Sea coastal area off the Crimea at the peak of summer spawning. Specifically, on the Crimean shelf in July 2010, the European anchovy eggs and larvae accounted for 83.0 and 60.0% of the total, respectively [Klimova et al., 2014]. In July–August 2019, the proportion of anchovy eggs in samples was 85.0%, while the proportion of larvae was 77.0% [Klimova et al., 2020].

During the period of sampling, out of 286 anchovy eggs, 285 specimens (99.6%) were at the early stages of development: up to the stage III inclusive, according to T. Dekhnik [1973]. One living egg was at the late stage of development, the stage V. The proportion of dead anchovy eggs was 83.2%, while that of living, normally developing eggs was 16.8%.

The European anchovy prelarvae and larvae had a total length range of 1.7–5.2 mm (on fixed material). The total length of 60 specimens constituting the vast majority (95.2%) was of ≤ 3.5 mm.

Eggs of other fish species accounted for 36.0% of the total; larvae accounted for 43.7%. The most frequently found species, as expected during the summer spawning season, were the horse mackerel (23.7% of eggs and 9.8% of larvae of the total; the proportion of living eggs was 51.9%), the red mullet (5.6 and 2.7%, respectively; 36.0% of living eggs), and the annular seabream (4.0 and 5.4%, respectively; 50.0% of living eggs).

Unexpectedly large, 21.4% of the total abundance of larvae and prelarvae, was the proportion of specimens inaccessible for species identification. Those were small and the smallest larvae and prelarvae, with the total length of 1.05–1.75 mm. Many of them retained their embryonic form and had no features characteristic of postembryonic development which are necessary to identify the species. In our opinion, their occurrence in sampled material did not result from damage and destruction of eggs at the final stages of development during sampling and fixation. In this case, the proportion of eggs with mechanical damage would be noticeable, and there would be membranes of destroyed eggs in samples. In fact, we noted one destroyed egg of unidentifiable species, while empty membranes were not found at all.

Decapoda. In the summer 2019, we investigated decapod fauna in coastal waters of the Cape Martyan nature reserve. Larvae and adult specimens of 11 Decapoda species representing 9 families were identified.

Larvae of 10 decapod species were recorded in the study area. Their mean abundance was 55.2 ind. \cdot m⁻² (Table 5). In plankton samples, larvae of *Pilumnus hirtellus* (23.6%), *Clibanarius erythropus* (20.7%), *Hippolyte leptocerus* (20.3%), *Athanas nitescens* (18.5%), and *Pachygrapsus marmoratus* (5.1%) prevailed. Larvae of other decapods were found singly. In addition to larvae of the species previously known for the water area [Khajlenko, 2019], we registered larvae of shrimps rare for the Crimean waters: *Alpheus dentipes* and *Lysmata seticaudata*.

Table 5. Species composition and abundance of Decapoda planktonic larvae in the water area of the Cape Martyan nature reserve

Таблица 5. Видовая структура и численность планктонных личинок Decapoda в акватории заповедника «Мыс Мартьян»

Species	Abundance, ind. \cdot m ⁻²
<i>Athanas nitescens</i> (Leach, 1814 [in Leach, 1813–1815])	10.2
<i>Alpheus dentipes</i> Guérin, 1832	1.4
<i>Lysmata seticaudata</i> (Risso, 1816)	0.4
<i>Hippolyte leptocerus</i> (Heller, 1863)	11.2
<i>Palaemon elegans</i> Rathke, 1836	1.4
<i>Clibanarius erythropus</i> (Latreille, 1818)	11.4
<i>Pisidia longimana</i> (Risso, 1816)	1.8
<i>Pachygrapsus marmoratus</i> (J. C. Fabricius, 1787)	2.8
<i>Xantho poressa</i> (Olivi, 1792)	1.6
<i>Pilumnus hirtellus</i> (Linnaeus, 1761)	13.0
In total	55.2

In the study area, adult decapods were represented by 9 species. Out of them, *Eriphia verrucosa* (Forskål, 1775), *P. marmoratus*, *Xantho poressa*, and *Palaemon elegans* are common. *A. nitescens*, *Pisidia longimana*, and *C. erythropus* were found in significant numbers. Out of rare species, *H. leptocerus* and *P. hirtellus* were recorded. All Decapoda representatives registered in the nature reserve waters were distributed in communities of hard bottom sediments from the surface down to a depth of 5–10 m.

DISCUSSION

The taxonomic composition of ichthyofauna in the study area was formed by about 30 species, mainly benthic fish (*S. porcus*, *P. eurycephalus*, and Blenniidae representatives) and demersal ones (Labridae, Sparidae, etc.). In different years, their indicators of relative abundance were characterized by significant variability. However, throughout the investigated period, diversity parameters of communities in general remained quite stable (Table 6).

Table 6. Diversity indices for communities of fish and Decapoda in the water area of the Cape Martyan nature reserve

Таблица 6. Показатели разнообразия сообществ рыб и декапод акватории заповедника «Мыс Мартьян»

Index	Fish					Decapoda
	2010	2011	2013	2019		
				Fish	Ichthyoplankton	
Shannon species diversity index, H	2.45	2.08	2.12	2.40	1.56	2.73
Margalef species richness index, D	7.25	7.65	7.40	5.73	5.50	4.74
Simpson dominance index, c	0.25	0.36	0.27	0.14	0.48	0.18
Pielou evenness index, e	0.64	0.55	0.56	0.63	0.39	0.82

Data for quantitative studies of decapod communities were obtained for the first time. Accordingly, there is no material to compare with. Based on data of plankton surveys, the main indicators of species diversity were calculated (see Table 6). The established values of the Shannon species diversity index and distribution of the relative abundance expressed by the Pielou evenness index characterize the water area as the one with a relatively low species richness of Decapoda representatives. The low value of the Simpson dominance index indicates the absence of obvious dominants more precisely than values of other indices reflecting the presence of prevailing species.

Based on the analysis of the dominance–diversity curve for fish communities (Fig. 2), it can be concluded that there is a trend towards an increase in diversity, a decrease in the prevalence of certain species, and a general complication of community structure. Apparently, a rise in *S. scriba* abundance in net catches (the species previously extremely rare for the Black Sea fauna) can serve as an indicator of variations in hydrological and hydrochemical parameters of the environment resulting from general climate and environmental changes. An increase in *S. scriba* abundance is confirmed by visual underwater observations as well.

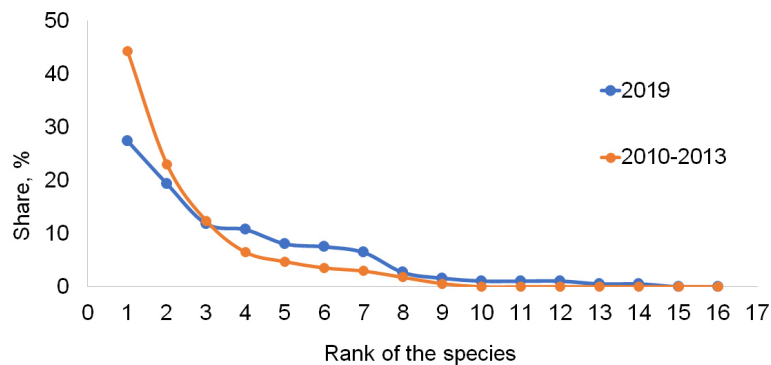


Fig. 2. Ranking of the fish species of the study water area by abundance: along the abscissa axis, the serial number of the species (species are arranged in descending order of their abundance); along the ordinate axis, the proportion of this species in the catch by abundance

Рис. 2. Ранжирование видов рыб исследуемой акватории по численности: по оси абсцисс — порядковый номер вида (виды выстроены по порядку убывания их численности); по оси ординат — доля вида в улове по численности

The proportion of living, normally developing fish eggs in the water area, 28.6% of the total, is to be analyzed further. For example, in summer, under similar conditions (in the open sea, at coastal stations opposite Sevastopol, 250–500 m off the coast, above a depth of 10–19 m, and against the backdrop of the sea surface temperature of +20.0...+25.3 °C), the proportion of dead eggs was 55.2%, while that of living, normally developing eggs was 44.8%.

In 2002–2008, according to literature data, the proportion of dead eggs in the coastal sea area from the Sevastopol Bay to the 2-mile zone averaged 63.1% [Klimova, 2010]. The proportion of living eggs amounted to 36.9%. Importantly, this analysis refers to both summer- and winter-spawning fish species and is based on the study of samples both from the coastal area of the open sea and the innermost spot of the Sevastopol Bay, where the proportion of dead eggs was the highest [Klimova, 2010].

In ichthyoplankton of the study water area, the European anchovy was the prevailing species at the time of sampling, but proportions of its eggs and larvae were lower than those provided in literature for the Black Sea coastal water area off the Crimea in midsummer. Specifically, on the Crimean shelf in July 2010, anchovy eggs and larvae accounted for 83 and 60% of the total, respectively [Klimova et al., 2014]. In July 2017, the proportion of anchovy eggs off the Crimean coast was 77% [Klimova et al., 2021]. In July–August 2019, on the shelf off the coast of the Crimea and Russian Caucasus, the proportion of anchovy eggs in samples was 85%, and the proportion of larvae was 77% [Klimova et al., 2020].

The occurrence of anchovy eggs in samples taken at the peak of spawning in the first half of the day at the early (prevailing) and final (with much lower abundance) stages of development against the backdrop of the actual absence of eggs at the intermediate stage is described in literature [Dekhnik, 1973]. It is the norm, and it is due to features of the daily anchovy reproduction rhythm. However, our data show not only a lower proportion of eggs at the later stages of development, but their virtually complete absence, which does not correspond to the norm. The recorded proportion of dead anchovy eggs, 83.2%, significantly exceeded that noted for the Crimean shelf in July 2010, 74.0% [Klimova et al., 2014]. Living eggs are easily distinguished from dead ones; the death of eggs occurs in the sea and is not related to sampling and fixation. Thus, based on information on the proportion of living eggs in a sample, one can conclude on the degree of survival of embryos at a given stage of the development under certain conditions [Dementjeva, 1958]. Knowing the timing of the development of embryos and larvae at a given temperature, it is possible to monitor the development of each generation by abundance of survived embryos and corresponding groups of larvae, depending on their size and growth and based on the numerical prevalence of a particular group of larvae by stages of development.

In our material, the ratio of the abundance of the European anchovy prelarvae and larvae (in total, 63 ind.) to the total abundance of eggs of this species was significant, 22.0%. For the Crimean shelf in July 2010, the value was only 16.1% [Klimova et al., 2014]. Almost all of them, 95.2%, were the ones at the prelarvae stage or larvae at the earliest stage of development, on yolk feeding [Klimova et al., 2020], and were no more than a day old [Dekhnik, 1973]. Anchovy prelarvae, due to their small size (primarily body height), mostly drop out of catches, and their abundance may be underestimated by us. But even high abundance of prelarvae and a high value of the ratio of their abundance to the abundance of eggs cannot serve as an unambiguous indicator of effective spawning. According to [Productivity of the Black Sea, 1979], the mortality of anchovy is relatively low at the late stages of embryogenesis, sharply increases during the transition from embryonic to postembryonic development, and remains high throughout the entire stage of yolk feeding (a group of larvae 2.0–3.4-mm long which includes almost all anchovy larvae caught by us). With transition to mixed feeding (anchovy larvae 3.5–6.0-mm long), mortality sharply decreases again. However, only 4.8% of larvae we recorded survived and fell into this group. We did not reveal any older larvae.

Attention is to be drawn to the proportion of abnormally small and minute fish larvae and prelarvae that cannot be identified down to the species level, 21.4% of the total abundance of those in our material. The relationship between the size and general development of hatching fish larvae and water temperature is known. Specifically, for the European anchovy, it is shown that embryos hatch more developed and bigger in size at a lower temperature [Dekhnik, 1973]. By itself, the surface water temperature of the study

area was not extremely high for the season; in our opinion, the reason for the observed phenomenon was not the absolute value of the temperature of the environment, but its dynamics. The negative effect of fluctuations in temperature and its deviation from optimal range at the late stages of development of eggs and early stages of postembryonic development of fish was described in detail in relation to cultivated and artificially reproduced freshwater species [Portnaya et al., 2015]. In this case, routine procedures are monitoring of the state of the environment and analysis of the dynamics of embryonic and postembryonic fish development. With an abrupt increase in the temperature of the environment during the course of embryogenesis, researchers observed early hatching, developmental anomalies, and the death of fish prelarvae and larvae even against the backdrop of optimal values of other significant factors [Portnaya et al., 2015].

According to the environmental data available at <http://weatherarchive.ru> [2020], in June 2019, the mean surface water temperature off the coast of Yalta (the spot of constant observation closest to the study area) was the highest for 2010–2020 and amounted to +23.2 °C. The mean temperature in July 2019, on the contrary, was the minimum over the same long period and amounted to +23.8 °C. Analysis of the satellite data archive on temperature and state of the Black Sea surface water [Arkhivdannykh, 2022] confirms this fact. So, in July 2019, on the day of our work and on some previous days, off the southern coast of the Crimea, in particular in the study area, there were spots with the surface water temperature 1–3 °C lower than the values for adjacent open waters. For the study water area on the day of sampling, the same source showed the presence of a current directed to the coast, with a flow rate of 0.10–0.15 m·s⁻¹. The surface temperature was of +23.0...+25.0 °C. Such a range is unusual for a small water area and may indicate the process of mixing of heated surface waters with underlying cold ones near the coast. Apparently, water mixing and variations in its temperature were a stress factor, affected the development of eggs and their survival, and caused early hatching of incompletely formed prelarvae.

The observed abundance of fish eggs and larvae, (76.3 ± 11.4) and (18.8 ± 4.6) ind.·m⁻², respectively, can be considered significantly high for the Black Sea coastal area off the Crimea in July. In general, the values correspond to expected ones. For example, on the shelf off the Crimean coast from Cape Karadag to Cape Tarkhankut in July 2010, the mean abundance of eggs was 46.2 ind.·m⁻², and of fish larvae, 10.1 ind.·m⁻² [Klimova et al., 2014]. For the shelf opposite Yalta, the same literature source provides significantly lower estimates of ichthyoplankton abundance, 21.0 ind.·m⁻² for eggs and 1.9 ind.·m⁻² for fish larvae. In July 2017, on the shelf off the Crimea, the mean abundance of eggs was 25.0 ind.·m⁻², and of fish larvae, 3.2 ind.·m⁻² [Klimova et al., 2021].

According to literature data, 15 Decapoda species were recorded in the nature reserve waters and in the adjacent water area [Grintsov et al., 2008; Khajlenko, 2019].

The first information on Decapoda fauna in the Cape Martyan area dates back to 1976. Then, the most complete inventory of the fauna of hydrobionts for the coastal zone of the nature reserve and adjacent waters down to depths of 10–15 m was carried out. According to it, 13 species of decapods were noted: *A. nitescens*; *Palaemon adspersus* Rathke, 1836; *Upogebia pusilla* (Petagna, 1792); *P. longimana*; *Diogenes pugilator* (P. Roux, 1829); *C. erythropus*; *E. verrucosa*; *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847; *Liocarcinus depurator* (Linnaeus, 1758); *P. marmoratus*; *X. poressa*; *P. hirtellus*; and *Macropodia czernjawska* (Brandt, 1880) [Khajlenko, 2019].

The next stage of comprehensive studies on the species diversity of benthic invertebrates and meroplankton of the upper sublittoral zone in the nature reserve was performed in the summer season of 2004–2006. According to its results, five representatives of the order were recorded; out of them, one species, *H. leptocerus*, was reported for the fauna of the nature reserve for the first time [Grintsov et al., 2008]. Moreover, the cited paper provides data on the registration of single larvae of *A. nitescens* in plankton.

In 2017, preliminary data were obtained on the assessment of the current state of decapod fauna in the coastal zone of the nature reserve at depths of 0–2 m [Khajlenko, 2019]. According to it, in the study water area, Decapoda was represented by four species. *P. elegans* was not previously recorded in the coastal aquatic complex.

Summarizing the lists of species published for this area and our data, we can conclude as follows: Decapoda fauna in the coastal water area of the Cape Martyan nature reserve includes at least 17 species representing 14 families. Interestingly, nine species are common, six species (*P. adspersus*, *U. pusilla*, *D. pugilator*, *C. aestuarii*, *L. depurator*, and *M. czernjawszkii*) are known only from literature sources, and two species (*A. dentipes* and *L. seticaudata*) are new for the protected water area [own data].

Differences in species composition are primarily due to the confinement of species to different biotopes. Specifically, *D. pugilator*, *C. aestuarii*, and *Liocarcinus vernalis* (Risso, 1827), not registered by us, are found in open spots of soft soils (silt, sand, and shell). *U. pusilla* burrows in dense, soft ground. *P. adspersus*, *D. pugilator*, *C. aestuarii*, and *M. czernjawszkii* are recorded in thickets of *Zostera* and other macrophytes growing on soft soils. In the water area of the nature reserve, this type of substrates is either absent or represented by local spots; this allows us to assume that the occurrence of some species of hydrobionts is related to characteristic bottom biotopes of waters adjacent to the protected water area.

Two shrimps, *A. dentipes* and *L. seticaudata*, whose larvae were recorded in our plankton samples, are very rare due to their extremely secretive lifestyle. These are cryptobenthic species, and their life cycle is confined to biotopes formed by various species of bivalves or to pretty similar spots of the bottom (caves, grottoes, etc.).

Thus, for the first time for a typical water area of the southern coast of the Crimean Peninsula, the current state of communities of fish and Decapoda was analyzed, alpha-diversity indicators were described, and characteristics of the abundance of cenosis-forming species were obtained. All these data can be used as a starting point for monitoring changes in the biocenosis of the water area.

This work was carried out within the framework of IBSS state research assignment “Biodiversity as the basis for the sustainable functioning of marine ecosystems, criteria and scientific principles for its conservation” (No. 124022400148-4).

REFERENCES

1. *Arkhiv dannykh po Chernomy moryu* // Marine Portal / Marine Hydrophysical Institute : [site]. (in Russ.). URL: http://dvs.net.ru/mp/data/main_ru.shtml [accessed: 15.12.2022].
2. Belokopytov V. N. *Klimaticheskie izmeneniya gidrologicheskogo rezhima Chernogo morya*. [dissertation]. Sevastopol, 2017, 377 p. (in Russ.)
3. Boltachev A. R., Karpova E. P. *Marine Fishes of the Crimean Peninsula*. 2nd ed., revised & enlarged. Simferopol : Biznes-Inform, 2017, 376 p. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1356>
4. Boltachev A. R., Karpova E. P., Danilyuk O. N. Findings of new and rare fish species in the coastal zone of the Crimea (the Black Sea). *Journal of Ichthyology*, 2009, vol. 49, iss. 4, pp. 277–291. <https://doi.org/10.1134/S0032945209040018>
5. Boltachev A. R., Karpova E. P., Danilyuk O. N. List of fish species in nature-reserve “Cape Martyan”. *Nauchnye zapiski prirodnogo zapovednika “Mys Mart’yan”*, 2014, iss. 5, pp. 113–121. (in Russ.)
6. *Catalog of Fishes: Genera, Species, References* / R. Fricke, W. N. Eschmeyer, R. Van der Laan (Eds) : site. URL: <https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp> [accessed: 12.01.2021].
7. Dekhnik T. V. *Ikhtioplankton Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1973, 235 p. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5654>
8. Dementjeva T. F. Methods of studying the effect of environmental factors on the fluctuations in the abundance of the Azov anchovy. *Trudy*

- VNIRO, 1958, vol. 34, pp. 30–62. (in Russ.)
9. Goryachkin Yu. N. Problems of nature management in the coastal zone of the Crimean Peninsula. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon morya*, 2015, no. 1, pp. 5–11. (in Russ.)
 10. Grintsov V. A., Lisitskaya E. V., Murina V. V. New data on the invertebrates fauna of the coastal zone of the “Cape Martjan” reservation (the Black Sea). *Ekologiya morya*, 2008, iss. 75, pp. 53–57. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4800>
 11. Kalinina E. M. *Razmnozhenie i razvitie azovochernomorskikh bychkov*. Kyiv : Naukova dumka, 1976, 119 p. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5659>
 12. Kazmin A. S., Zatsepin A. G., Kontoyiannis H. Comparative analysis of the long-term variability of winter surface temperature in the Black and Aegean seas during 1982–2004 associated with the large-scale atmospheric forcing. *International Journal of Climatology*, 2010, vol. 30, iss. 9, pp. 1349–1359. <https://doi.org/10.1002/joc.1985>
 13. Khajlenko E. V. Materials for the study of invertebrates in “Cape Martyan” nature reserve. *Nauchnye zapiski prirodnogo zapovednika “Mys Mart'yan”*, 2019, iss. 10, pp. 115–129. (in Russ.). <https://doi.org/10.36305/2413-3019-2019-10-115-129>
 14. Klimova T. N. Ichthyoplankton in coastal waters of southwestern Crimea in 2002–2008. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2010, vol. 10, no. 1, pp. 39–52. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1053>
 15. Klimova T. N., Subbotin A. A., Vdodovich I. V., Zagorodnyaya Yu. A., Podrezova P. S., Garbazei O. A. Distribution of ichthyoplankton in relation to specifics of hydrological regime off the Crimean coast (the Black Sea) in the spring–summer season 2017. *Journal of Ichthyology*, 2021, vol. 61, iss. 2, pp. 259–269. <https://doi.org/10.1134/S0032945221020077>
 16. Klimova T. N., Vdodovich I. V., Podrezova P. S., Dotsenko V. S., Kurshakov S. V., Zavyalov A. V. Vidovoe raznoobrazie, prostranstvennoe raspredelenie i troficheskie vzaimootnosheniya ikhtio-planktona Chernogo morya v letnii nerestovyi sezon 2019 g. In: *Nazemnye i morskije ekosistemy Prichernomor'ya i ikh okhrana* : sbornik tezisov II Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi shkoly-konferentsii, 28 September – 02 October, 2020, Kurortnoe, Feodosiya, the Republic of Crimea, RF. Sevastopol : FGBNU “Institut prirodno-tekhnicheskikh sistem”, 2020, pp. 95–97. (in Russ.)
 17. Klimova T. N., Vdodovich I. V., Zagorodnyaya Yu. A., Ignatyev S. M., Malakhova L. V., Dotsenko V. S. Ichthyoplankton in the plankton community of the Crimean Peninsula shelf zone (Black Sea) in July 2010. *Journal of Ichthyology*, 2014, vol. 54, iss. 6, pp. 409–421. <https://doi.org/10.1134/S0032945214030060>
 18. *Marine Protected Areas of the Crimea* : scientific handbook. Simferopol : N.Orianda, 2015, 312 p. (in Russ.). <https://doi.org/10.21072/978-5-9907290-3-2>
 19. Odum Yu. *Ekologiya* : in 2 vols / V. E. Sokolov (Ed.) ; transl. from English. Moscow : Mir, 1986, vol. 2, 376 p. (in Russ.)
 20. Oven L. S., Salekhova L. P. On the problems of mediterraneanization of ichthyofauna of the Black Sea. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1969, vol. 5, no. 4, pp. 124–127. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/10946>
 21. *Productivity of the Black Sea* / V. N. Greze (Ed.). Kyiv : Naukova dumka, 1979, 392 p. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8059>
 22. *Prognoz i arkhiv pogody* : [site]. URL: <http://weatherarchive.ru/> [accessed: 15.12.2020].
 23. Portnaya T. V., Portnoy A. I., Sopot A. A. Character of embryonic and postembryonic development of rainbow trout while completing incubation of fish roe under conditions of detrimental rise in water temperature. *Zhivotnovodstvo i veterinarnaya meditsina*, 2015, no. 2 (17), pp. 26–33. (in Russ.)
 24. Pusanow I. I. Mediterraneanization of the Black Sea fauna and perspectives of its intensification. *Zoologicheskii zhurnal*, 1967, vol. 46, iss. 9, pp. 1287–1297. (in Russ.)
 25. Puzanov I. I. Successive stages of mediterraneanization of Black Sea fauna. New data. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1965, vol. 1, no. 2, pp. 54. (in Russ.)
 26. Sakalli A., Basusta N. Sea surface temperature change in Black Sea under climate change: A simulation of the sea surface temperature up to 2100. *International Journal of Climatology*,

- 2018, vol. 38, iss. 13, pp. 4687–4698. <https://doi.org/10.1002/joc.5688>
27. Shaltout M., Omstedt A. Recent sea surface temperature trends and future scenarios for the Mediterranean Sea. *Oceanologia*, 2014, vol. 56, iss. 3, pp. 411–443. <https://doi.org/10.5697/oc.56-3.411>
28. Vasil'eva E. D. *Ryby Chernogo morya. Opre-delitel' morskikh, solonovatovodnykh, evrigalinnykh i prokhodnykh vidov s tsvetnymi illyustratsiyami, sobrannymi S. V. Bogorodskim*. Moscow : VNIRO, 2007, 238 p. (in Russ.)
29. Vinogradov A. K., Bogatova Yu. I., Sinegub I. A., Khutornoi S. A. *Ekologicheskie zakonomernosti raspredeleniya morskoi pribrezhnoi ikhtiofauny (Chernomorsko-Azovskii bassein)*. Odesa : Astroprint, 2017, 416 p. (in Russ.)
30. Vodyanitsky V. A. O estestvennoistoricheskom raionirovanii Chernogo morya i, v chastnosti, u beregov Kryma. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1949, vol. 7, pp. 249–255. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5295>
31. Yena V. G., Yena A. V., Yena A. V. *Zapovednye landshafty Tavridy* : 2nd ed., revised & enlarged. Simferopol : Biznes-Inform, 2013, 427 p. (in Russ.)

СОСТАВ, СТРУКТУРА И ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ РЫБ И ДЕСЯТИНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ У ЮЖНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

Е. П. Карпова, В. В. Губанов, Э. Р. Аблязов, С. В. Статкевич

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

Севастополь, Российская Федерация

E-mail: e_ablyazov@mail.ru

Под влиянием климатических и антропогенных факторов экосистема Чёрного моря трансформируется и пополняется новыми видами рыб и десятиногих ракообразных, что обуславливает актуальность регулярных мониторинговых исследований, позволяющих выявить воздействие вышеназванных процессов на биоценозы прибрежных вод Крымского полуострова. Целью настоящей работы стало изучение таксономических, структурных и количественных характеристик сообществ декапод и ихтиофауны Чёрного моря в районе заповедника «Мыс Мартьян». Помимо зрелых организмов, в ходе работ были отобраны и проанализированы их планктонные личиночные стадии, что дополнило полученные результаты. Сбор рыб и десятиногих ракообразных осуществляли ставными сетями, донными ловушками и ручными сачками. Ихтиопланктон и личинок декапод облавливали планктонной сетью ИКС-80. Выявлен высокий уровень видового разнообразия десятиногих ракообразных, представленных 17 видами из 14 семейств. Два вида, *Alpheus dentipes* Guérin, 1832 и *Lysmata seticaudata* (Risso, 1816), отмечены для региона впервые. Таксономический состав ихтиофауны формируют около 30 видов, преимущественно донные и придонные рыбы. Структура сообществ рыб достаточно стабильна, отмечена тенденция к увеличению разнообразия, снижению доминирования отдельных видов и общему улучшению состояния. Рост численности некоторых атлантико-средиземноморских видов, таких как *Serranus scriba* (Linnaeus, 1758) и *Chromis chromis* (Linnaeus, 1758), может служить индикатором изменений гидрологических и гидрохимических параметров среды, связанных с глобальными климатическими и экологическими изменениями. Количественные характеристики икры и личинок рыб, $(76,3 \pm 11,4)$ и $(18,8 \pm 4,6)$ экз.·м⁻² соответственно, были достаточно высокими для прибрежных вод Чёрного моря, а доля живой, нормально развивающейся икры рыб в акватории — низкой, 28,6 % от общего количества. Полученные данные могут быть использованы для сравнительного анализа при многолетних мониторинговых работах в акватории Чёрного моря.

Ключевые слова: Чёрное море, ихтиофауна, ихтиопланктон, Decapoda, заповедник «Мыс Мартьян»

UDC 595.384.62-155.76(265.72.04)

**THE INFESTATION STATUS OF SYMBIOTIC CRUSTACEANS
ON THE SWIMMING CRAB *CHARYBDIS TRUNCATA* (FABRICIUS, 1798)
FROM NHA TRANG BAY, VIETNAM (THE EAST SEA)**

© 2024 **Le Thi Kieu Oanh¹, Vo Thi Ha¹, Nguyen Phuong Lien¹,
V. Yurakhno², and Binh Thuy Dang³**

¹Coastal Branch of the Joint Vietnam–Russia Tropical Science and Technology Research Center,
Nha Trang, Vietnam

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

³Institute for Biotechnology and Environment, Nha Trang University, Nha Trang, Vietnam

E-mail: tuylipyellow@gmail.com

Received by the Editor 06.08.2023; after reviewing 20.09.2023;
accepted for publication 19.02.2024; published online 20.05.2024.

Symbioses are common relationships between organisms in marine ecosystems. Out of crabs belonging to the family Portunidae, an economically important one, *Charybdis truncata* (Fabricius, 1798) is a widely distributed species. However, the studies on its symbiotic assemblages are still limited. A total of 408 *C. truncata* were sampled in Nha Trang Bay (Khanh Hoa province, Vietnam, the East Sea) in January–August 2022. Symbionts were classified based on morphological characters. Statistical analysis was applied to compare the infestation status of symbionts. Six symbiotic species were detected, including four epibiotic barnacles [*Octolasmis angulata* (Aurivillius, 1894), *Octolasmis alata* (Aurivillius, 1894), *Octolasmis warwicki* Gray, 1825, and *Dianajonesia tridens* (Aurivillius, 1894)] and two obligate unidentified parasites [*Cancrion* sp. and *Sacculina* sp.]. Out of them, *O. alata* and *Cancrion* sp. were recorded on *C. truncata* for the first time. The overall prevalence of symbionts on the swimming crab hosts was 13%, and the number of infecting symbiont species on hosts ranged within 1–4. *O. angulata* was the dominant species, with the prevalence of 6.9%. The prevalence of this symbiotic species was significantly higher in ovigerous female crabs compared to non-ovigerous ones. Moreover, there was a noticeable rise in *O. angulata* prevalence rates as crab size increased. No significant differences were revealed in the mean intensity of symbionts by sex, reproductive status of females, and size of the crab hosts. The initial morphological modifications caused by infecting parasites, *Cancrion* sp. and *Sacculina* sp., were recorded and described. These findings provide data on the status of natural infection of symbiotic species on *C. truncata* as a basis for the management of commercial species and aquaculture development.

Keywords: *Charybdis truncata*, symbionts, epibionts, obligate parasites, Nha Trang Bay, Vietnam

Symbioses are common relationships between organisms in ecosystems which represent different associations, including mutualism, commensalism, and parasitism [Leung, Poulin, 2008]. Association between symbionts and their hosts is considered as one of the driving forces of evolution. In several cases, the finding of parasitic fauna on free-living organisms can provide new information for better understanding of host–symbiont interactions and clarify biodiversity data in the study region [Martinson, 2020].

In marine environments, crustaceans are the most diverse invertebrate organisms [Brusca, Brusca, 2003]. They are well-known to have symbiotic relationships [Ross, 1983]. Out of marine crustaceans, swimming crabs (Decapoda: Portunidae, an economically important family) are common hosts of symbiotic crustaceans. These symbionts of portunids include pedunculate barnacles (*Octolasmis* and *Dianajonesia* in the family Poecilasmatidae), acorn barnacles (*Chelonibia* in Chelonibiidae and *Semibalanus* in Balanidae), rhizocephalan barnacles (Sacculinidae and Thompsoniidae), isopods (Entoniscidae and Bopyridae), and copepods (Nicothoidae) [Jeffries et al., 1982; McDermott et al., 2019; Shields, 1992; Shields et al., 2015; Waiho et al., 2021].

Pedunculate and acorn barnacles are filter-feeding organisms attaching to the outer integument of crabs [Campos et al., 2022; Hosseini et al., 2023; Jeffries et al., 1982]. The host's respiratory currents supply them with food and oxygen [Jeffries et al., 1982]. In most cases, they are harmless to the host. However, when occurring at high intensity, they hamper the energetic condition, movement, and respiration of crabs. More seriously, the heavy infestation with epibiotic barnacles can lead to cumulative infection with rhizocephalan parasites causing serious effects on growth and development, even the death of their hosts [Campos et al., 2022; Gannon, Wheatly, 1992; Hudson, Lester, 1994].

Rhizocephalan barnacles are specialized parasites. Their body has two parts: a root-like system (interna) developing around the host's visceral organs for nutrient absorption and a female reproductive organ (externa) arising outside the host [Glennner, Hebsgaard, 2006; Walker, 2001]. The common resulting effects of rhizocephalan infection are alterations in morphological characters, physiology, and behavior of the crabs [Waiho et al., 2021]. Infected male crabs are usually found feminized – with an enlarged and more segmented abdomen, like in females. Meanwhile, the effects observed in female crabs are often unclear [Kristensen et al., 2012].

Isopods (Entoniscidae and Bopyridae) are obligate parasites within visceral cavities of crabs. Their life cycle goes through three larval stages. The eggs develop into epicardium larvae which then metamorphose into microniscus and finally into cryptoniscus larvae before becoming juveniles [Williams, Boyko, 2012]. These adult parasites are characterized by high sexual dimorphism: males are many times smaller in size than females [McDermott et al., 2019; Shiino, 1942]. Certain species could cause the castration of the host [Shiino, 1942].

Some egg-feeding copepod parasites of the family Nicothoidae were found on egg clutch and in branchial chambers of swimming crabs from India [Gnanamuthu, 1954], Australia [Shields, 1992], and Vietnam [Dang et al., 2022; Oanh et al., 2018]. Mostly, due to very low prevalence, the harmful effects of these parasites did not arouse much interest [Shields et al., 2015].

So far, eight pedunculate barnacles, two acorn barnacles, five rhizocephalans, three isopods, and one copepod species have been detected on ten species of swimming crabs on the coast of Vietnam. Out of them, both species composition and infection status of symbiotic crustaceans were studied in four commercial crabs: *Portunus pelagicus* (Linnaeus, 1758), *Portunus sanguinolentus* (Herbst, 1783), *Monomia haanii* (Stimpson, 1858), and *Charybdis feriata* (Linnaeus, 1758) [Dang et al., 2022; Oanh et al., 2018, 2022a; Vo et al., 2013]. In some cases, investigations were focused only on parasitic species. H. Boschma [1954] discovered four rhizocephalan species on six swimming crabs and described a new species, *Sacculina serenei* Boschma, 1954, on *C. feriata*. As for parasitic isopods, two new species, *Cancrion khanhensis* Oanh & Boyko, 2020 and *Stellatoniscus tentaculus* Oanh & Boyko, 2020, infesting *M. haanii* were recently described [Oanh, Boyko, 2020].

A portunid crab *Charybdis truncata* (Fabricius, 1798) is a widely distributed and commonly exploited species in the Indian Ocean (India) and the West Pacific region (Japan, China, Indonesia, Philippines, Malaysia, Singapore, and Australia) [Ng, 1998]. In Vietnam, it occurs in the Gulf of Tonkin, on central and southern coasts, in muddy or muddy-sandy seabed, at a depth of 5–60 m [Nguyen, 2002]. Several species of symbiotic crustaceans were revealed on *C. truncata*. Three epibionts,

Octolasmis angulata (Aurivillius, 1894), *Octolasmis warwicki* Gray, 1825, and *Dianajonesia tridens* (Aurivillius, 1894), were found on crabs from Hong Kong [Leung, Jones, 2000]. A parasitic rhizocephalan *Loxothylacus nierstraszi* Boschma, 1938 was recorded in Japan [Boschma, 1938], while *Sacculina scabra* Boschma, 1931 was registered in Indonesia [Chan, 2004]. Up to now, no known investigations have been carried out on symbiotic crustaceans on *C. truncata* in Vietnam.

This study aims at determining the species composition and infestation status of symbiotic crustaceans on *C. truncata* in Nha Trang Bay, Vietnam, and carrying out initial observations on the effect of obligate parasites on the crab hosts. This preliminary research contributes to filling knowledge gaps for this crab species in Vietnam and provides information for fisheries resource management programs.

MATERIAL AND METHODS

Crab sampling and symbiont examination. Crabs were sampled in Nha Trang Bay (Khanh Hoa province, Vietnam, the East Sea) in January–August 2022 (Fig. 1). *C. truncata* specimens ($n = 408$) were randomly sampled from fishing boats, transported alive to the laboratory, and temporarily kept in a fridge at the temperature of $+4\text{ }^{\circ}\text{C}$. The fresh crabs were examined externally; size (carapace width, hereinafter CW), sex, and reproductive status of females (ovigerous or non-ovigerous) were recorded. Following Li and co-authors [2014], crabs were divided into 3 size groups: small ($< 20\text{ mm}$), medium ($20\text{--}35\text{ mm}$), and large ($> 35\text{ mm}$). Also, the host morphological modifications (if any) were carefully investigated and noted.

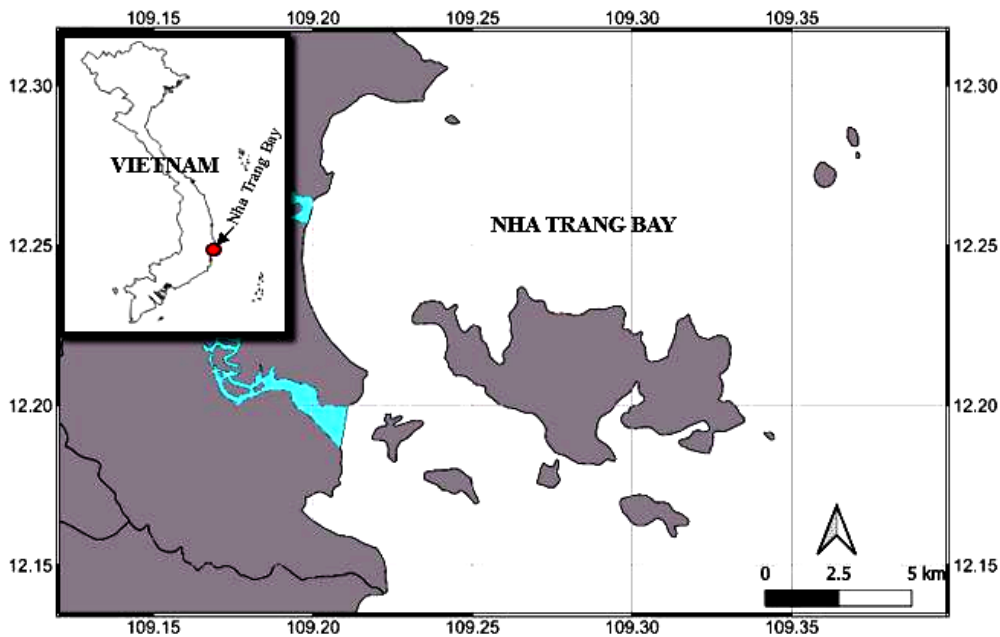


Fig. 1. Map of Nha Trang Bay (the East Sea), operation region of fishing boats from which crabs were sampled

Рис. 1. Карта залива Нячанг (Восточное море) — района эксплуатации рыболовных судов, с которых были собраны крабы

Symbionts were examined by the naked eye, under a stereo microscope Olympus SZ61 (Japan, magnification $\times 10$ to $\times 40$), and under a biological microscope Olympus CX41 (Japan, magnification $\times 40$ to $\times 100$). The entire integument of a crab (carapace, legs, ventral surface, and abdomen) was observed. Then, the carapace was detached to inspect gill chambers (ceiling, gills, and maxillipeds) and body cavity. The found symbiotic crustaceans were removed from the host by tweezers and placed in dishes

with seawater (for external symbionts) or saline solution of 9‰ (for endosymbionts). The abundance of individuals and infesting positions of symbionts were recorded. Fresh symbionts, after being examined and described, were stored in 70% alcohol.

Symbiont identification and state of infestation. Symbiotic crustaceans were identified following the diagnostic characteristics for each sampled group. Pedunculate barnacles were determined based on the body size and characters of calcareous plates on capitular [Aurivillius, 1894; Jeffries et al., 2005; Zevina, 1982] (see Fig. 2A). Size of mantle opening, as well as shape and position of male receptacles in the externa, are taxonomic features used to identify Rhizocephala [Boschma, 1938; Chan, 2004]. Both adults and larvae are often found for entoniscid species. Therefore, for species identification, we used the following characters: oostegite structure, number, and position of ovarian processes for a female; number of pereopod segments for a male; and structure of the 6th pereopods for epicardium larvae [Shields, Earley, 1993; Shiino, 1942].

The state of infestation by symbionts was characterized *via* prevalence and mean intensity. The prevalence of infestation of a particular symbiotic species is the number of hosts infested with that symbiont divided by the number of examined crabs. Intensity represents the number of individuals of a symbiotic species in a single infested crab. The mean intensity is the total number of symbionts found in examined hosts divided by the number of crabs infested with that symbiont [Bush et al., 1997]. The state of infestation by parasitic isopod was determined based on the occurrence of female individuals [Shields, Earley, 1993]. The chi-square test was applied to analyze the prevalence differences between the host groups (sex, reproductive status of females, and size group). The independent sample *t*-test was used to reveal the differences in mean intensity between the host sex and reproductive status of a female crab. To compare mean intensities between three host size groups, the one-way analysis of variance (ANOVA) was applied. All the analysis was carried out using Statistical Product and Service Solutions (SPSS) 24.0 (<https://www.ibm.com/support/pages/spss-statistics-240-fix-pack-1>) [Li et al., 2014]. Crabs were sampled not in all months of the year, and the number of samples in each month was uneven; accordingly, infestation status by symbionts was not assessed.

RESULTS

Species composition and infesting position. In total, six symbiotic crustacean species were reported from 408 *C. truncata* crabs examined. Four epibiotic barnacles (Scalpellomorpha: Poecilasmidae) were found: *Octolasmis alata* (Aurivillius, 1894), *O. angulata*, *O. warwicki*, and *D. tridens* (Fig. 2). Two obligate endoparasites, *Sacculina* sp. (Rhizocephala: Sacculinidae) (Fig. 3) and *Cancrion* sp. (Isopoda: Entoniscidae) (Fig. 4), were revealed. *O. alata* and *Cancrion* sp. were the new records both on *C. truncata* and in Vietnam.

Epibiotic barnacles. Epibiotic pedunculate barnacles are common species found on swimming crabs. Sampled *Octolasmis* and *Dianajonesia* specimens were distinguished based on number, size, and shape of calcareous plates (Fig. 2B–E). Details of taxonomic characters of epibiotic species are provided in Table 1.

In terms of infesting positions, symbiotic species occurred on their hosts at different sites. Specifically, *O. warwicki* attaches to the carapace surface, while *O. angulata*, to the ceiling of gill chambers. *O. alata* was found on the proximal surface of gills, and *D. tridens*, on gills and maxillipeds (Fig. 2F–I).

Taxonomy records. *O. angulata* was distinguished from other epibionts by the lack of two terga calcareous plates on the capitular. All three remaining species had five calcareous plates (one carina, two terga, and two scuta). Out of them, *O. warwicki* possessed a fissure in the base of the carina, and its terga were ax-shaped; *O. alata* terga were maple leaf-shaped; and *D. tridens* terga were trapezoidal (Table 1).

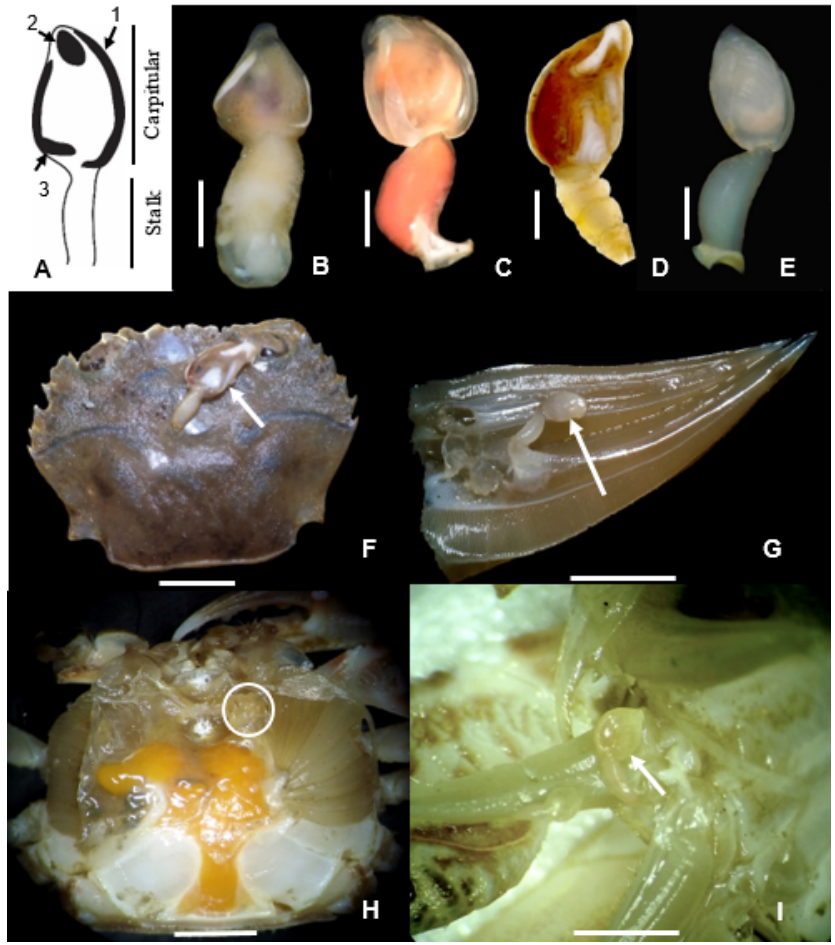


Fig. 2. Epibiotic crustacean species and their infesting positions on the swimming crab *Charybdis truncata* in Nha Trang Bay (Vietnam, the East Sea): A, illustration of calcareous plate position of pedunculate barnacles of the family Poecilasmataidae (1, carina; 2, tergum; 3, scutum); B, *Octolasmis angulata*; C, *Octolasmis alata*; D, *Octolasmis warwicki*; E, *Dianajonesia tridens*; F, *O. warwicki* (an arrow) on the host's carapace; G, *D. tridens* (an arrow) on gills; H, *O. angulata* (a circle) on the ceiling of the gill chamber; I, *O. alata* (an arrow) on gills. Scale bar: B–E, 1 mm; F–I, 5 mm

Рис. 2. Виды ракообразных-эпибионтов и их локализация на крабе-плавунце *Charybdis truncata* из залива Нячанг (Вьетнам, Восточное море): А — иллюстрация положения известковых пластинок имеющих стелебок морских уточек семейства Poecilasmataidae (1 — карина; 2 — тергум; 3 — скutum); В — *Octolasmis angulata*; С — *Octolasmis alata*; D — *Octolasmis warwicki*; E — *Dianajonesia tridens*; F — *O. warwicki* (стрелка) на панцире хозяина; G — *D. tridens* (стрелка) на жабрах; H — *O. angulata* (круг) на верхней части жаберной камеры; I — *O. alata* (стрелка) на жабрах. Масштабная линейка: В–Е — 1 мм; F–I — 5 мм

Table 1. Taxonomic characteristics of epibiotic species on *Charybdis truncata*

Таблица 1. Таксономическая характеристика видов-эпибионтов на *Charybdis truncata*

Epibiotic species	Number of analyzed individuals	Body size, mm	Number of calcareous plates	Number and shape of carina	Number and shape of scutum	Number and shape of tergum
<i>Octolasmis angulata</i>	10	3.3 ± 0.57	3	1, thin, bar-shaped	2, bar-shaped	absent
<i>Octolasmis alata</i>	3	3.3 ± 0.82	5	1, robust, crescent-shaped	2, robust, two-part, with the first part bar-shaped and the second part L-shaped	2, maple leaf-shaped

Continue on the next page...

Epibiotic species	Number of analyzed individuals	Body size, mm	Number of calcareous plates	Number and shape of carina	Number and shape of scutum	Number and shape of tergum
<i>Octolasmis warwicki</i>	5	4.6 ± 1.48	5	1, robust, crescent-shaped with a fissure in the base	2, robust, two-part, with the first part bar-shaped and the second part fan-shaped	2, ax-shaped
<i>Dianajonesia tridens</i>	10	3.9 ± 0.90	5	1, robust, crescent-shaped	2, robust, two-part, with the first part bar-shaped and the second part trapezoid	2, wrench-shaped

***Sacculina* sp. Main morphological characters.** The externa (reproductive organ) ellipse-shaped, (5 ± 0.82) mm in length ($n = 2$), with short stalk (see 2 in Fig. 3A); milk-white in color. Mantle opening wide, (0.7 ± 0.08) mm, located on the top of the externa (see 1 in Fig. 3A). The externa of *Sacculina* sp. was observed arising from the gut on the host abdomen (Fig. 3B, C).

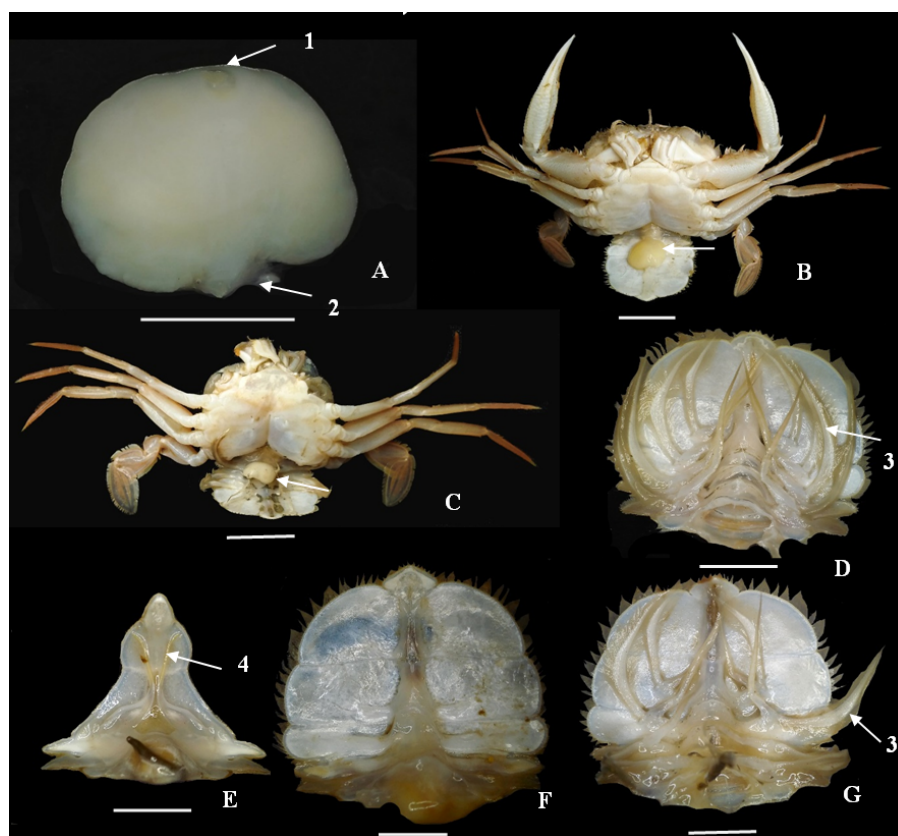


Fig. 3. Parasitic rhizocephalan *Sacculina* sp. infesting *Charybdis truncata* in Khanh Hoa, Vietnam: A, *Sacculina* sp. external view (1, mantle opening; 2, stalk); B, the externa of *Sacculina* sp. (an arrow) on a male crab's abdomen; C, the externa of *Sacculina* sp. (an arrow) on a female crab's abdomen; D, normal female abdomen (3, female pleopod); E, normal male abdomen (4, male pleopod); F, infested male abdomen without pleopods; G, infested female abdomen. Scale bar: A, 3 mm; B, C, 10 mm; D–G, 5 mm

Рис. 3. Паразитическая корнеголовая *Sacculina* sp., заражающая *Charybdis truncata* из провинции Кханьхоа, Вьетнам: А — внешний вид *Sacculina* sp. (1 — отверстие в мантии; 2 — ножка); В — экстерна *Sacculina* sp. (стрелка) на брюшке самца краба; С — экстерна *Sacculina* sp. (стрелка) на брюшке самки краба; D — нормальное брюшко самки (3 — плеопод самки); E — нормальное брюшко самца (4 — плеопод самца); F — брюшко заражённого самца без плеоподов; G — брюшко заражённой самки. Масштабная линейка: А — 3 мм; В, С — 10 мм; D–G — 5 мм

Remark. Parasitic Rhizocephala were found on two individuals only, a 26-mm male and 22.5-mm female. The above characteristics allow determining that this parasite belongs to *Sacculina*. Due to highly reduced morphological characters, microanatomical examination and molecular analysis need to be conducted for precise species identification.

***Cancrion* sp. Main morphological characters.** Total length of a female (cephalon, thorax, and abdomen) was (18.5 ± 1.34) mm ($n = 4$). Body recurved dorsally; first oostegite consists of three parts: ascendant, transverse, and recurrent; the lamellae of pleural segments well developed; the 1st and 2nd pleopods folded, while all the remaining simple; ovaries cream to orange; dorsal and dorsolateral ovarian processes present, while ventral processes absent (Fig. 4C). A male was found on pleopod of a female with five-segmented pereopod (Fig. 4C, D). The epicaridium larvae fully filled in the marsupium of a female (Fig. 4C); the 4th pereopod without spine on merus segment; the 6th pereopod elongated with highly modified dactyl process, and no spine on merus segment (Fig. 4E). *Cancrion* sp. was found to occupy the host hemocoel (Fig. 4A).

Remark. Entoniscidae is a family of parasitic crustaceans with high sexual dimorphism. There are combination characters of females, males, and epicaridium larvae representative for the genus *Cancrion*. To date, eight *Cancrion* species have been described. *Cancrion* sp. shared almost the same taxonomic characters with *Cancrion australiensis* [Shields, Earley, 1993], except for the shape of the first oostegite of a female (complex vs. simple), number of segments of male pereopods (5 vs. 3), and spine on merus segment of the 4th pereopod of epicaridium larvae (absent vs. occurring). These recorded differences suggest that *Cancrion* sp. discovered on the coast of Vietnam may be a new species for science and needs to be described.

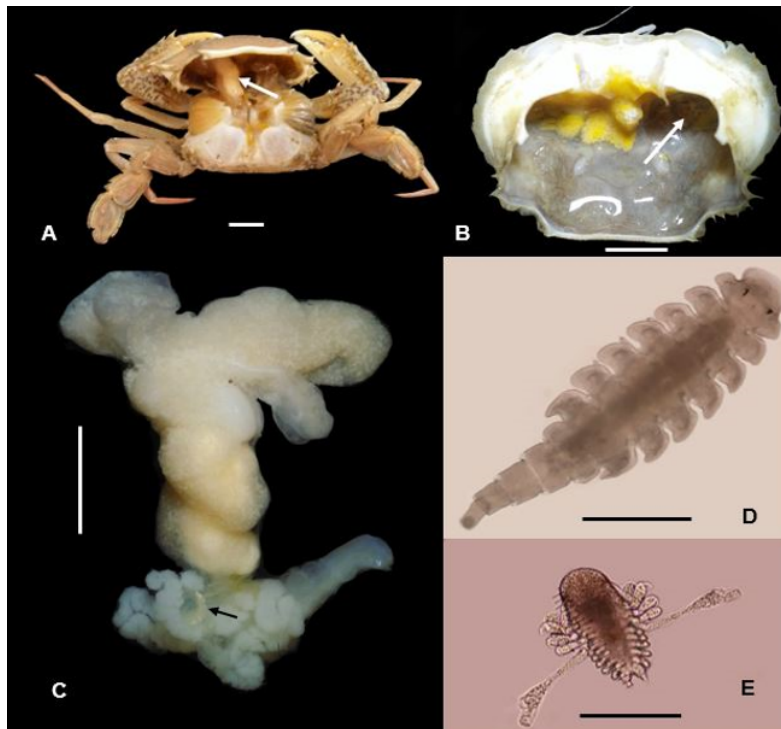


Fig. 4. Parasitic isopod *Cancrion* sp. infesting *Charybdis truncata* in Vietnam (the East Sea): A, *Cancrion* sp. on the host hemocoel (an arrow); B, a gap (an arrow) in the body cavity after *Cancrion* sp. removal; C, female *Cancrion* sp. with a male (an arrow) and a lot of epicaridium larvae in female's marsupium; D, male *Cancrion* sp.; E, epicaridium larva of *Cancrion* sp. Scale bar: A–C, 5 mm; D, 1 mm; E, 50 μ m

Рис. 4. Паразитическая изопода *Cancrion* sp., заражающая *Charybdis truncata* во Вьетнаме (Восточное море). А — *Cancrion* sp. на гемоцели хозяина (стрелка); В — щель (стрелка) в полости тела после удаления *Cancrion* sp.; С — самка *Cancrion* sp. и самец (стрелка) и многочисленные личинки эпикаридий в сумке самки; D — самец *Cancrion* sp.; E — личинка *Cancrion* sp. из эпикарда. Масштабная линейка: А–С — 5 мм; D — 1 мм; E — 50 мкм

Infestation status. The overall prevalence of symbionts on the crab hosts was 13% (54 / 408 ind.). The number of infecting symbiont species on hosts ranged one to four. The percentage of hosts infected with one and two species was 10.5% (43 / 408) and 2.2% (5 / 408), respectively, while infection with three and four species occurred in one individual only accounting for 0.2%. At the species level, *O. angulata* and *D. tridens* were found to be infected with the prevalence of 6.9 and 6.6%, respectively; the values were higher than those for other symbionts, 0.5–1.2% (Table 2).

Table 2. Prevalence and mean intensity (\pm standard deviation) of symbionts found on *Charybdis truncata* in Nha Trang Bay, Vietnam. Values marked with different letters represent significant differences in prevalence between ovigerous and non-ovigerous crabs (a and b) and crabs of various size groups (x, y, and z)

Таблица 2. Встречаемость и средняя интенсивность (\pm стандартное отклонение) симбионтов, обнаруженных на *Charybdis truncata* в заливе Нячанг, Вьетнам. Значения, отмеченные разными буквами, показывают существенные различия во встречаемости между самками с кладкой икры и без неё (a и b) и крабами разных размерных групп (x, y и z)

Symbiotic species	Crabs in total (n = 408)	Sex of crabs		Reproductive status of female crabs		Size of crabs		
		Male (n = 205)	Female (n = 203)	Ovigerous (n = 92)	Non-ovigerous (n = 111)	< 20 mm (n = 54)	20–35 mm (n = 302)	> 35mm (n = 52)
	Prevalence (%)							
<i>Octolasmis angulata</i>	<u>6.9</u> 1.2 \pm 0.54	<u>6.8</u> 1.4 \pm 0.72	<u>6.9</u> 1	<u>12^b</u> 1	<u>2.7^a</u> 1	<u>1.9^x</u> 1	<u>5.6^y</u> 1.1 \pm 0.47	<u>19.2^z</u> 1.3 \pm 0.64
<i>Octolasmis alata</i>	<u>0.5</u> 1.5 \pm 0.50	<u>1.0</u> 1.5 \pm 0.5	–	–	–	–	–	<u>3.8</u> 1.5 \pm 0.50
<i>Octolasmis warwicki</i>	<u>1.2</u> 1.6 \pm 0.80	<u>2.0</u> 1.8 \pm 0.83	<u>0.5</u> 1	–	<u>0.9</u> 1	<u>1.9</u> 1	<u>0.7</u> 1	<u>3.8</u> 2.5 \pm 0.50
<i>Dianajonesia tridens</i>	<u>6.6</u> 1.6 \pm 0.96	<u>5.9</u> 1.4 \pm 0.64	<u>7.4</u> 1.7 \pm 1.10	<u>10.9</u> 1.6 \pm 1.2	<u>4.5</u> 1.8 \pm 0.98	–	<u>5.6^x</u> 1.6 \pm 1.08	<u>19.2^y</u> 1.3 \pm 0.66
<i>Sacculina</i> sp.	<u>0.5</u> 1	<u>0.5</u> 1	<u>0.5</u> 1	–	<u>0.9</u> 1	–	<u>0.7</u> 1	–
<i>Cancrion</i> sp.	<u>1.1</u> 1	<u>1.5</u> 1	<u>0.5</u> 1	<u>1.1</u> 1	–	–	<u>0.7</u> 1	<u>3.8</u> 1

In terms of the host sex, no significant difference was observed in symbiont prevalence (chi-square test, $P > 0.05$). *O. alata* was found to occur only on a male crab, with low prevalence (1%). As for sampled female crabs (92 ovigerous and 111 non-ovigerous individuals), *O. warwicki* and *Sacculina* sp. were not recorded on ovigerous crabs, while *Cancrion* sp. was not registered on non-ovigerous ones. The significant difference in the prevalence of infestation was noted for *O. angulata* alone (chi-square test, 6.71, $df = 1$, $P = 0.01$) (Table 2).

Data on the state of infestation by symbiotic crustaceans in terms of crab size are provided in Table 2 and Fig. 5. The smallest *C. truncata* bearing symbiotic crustacean was a 19-mm male, and the largest was a 48-mm male. Small crabs (CW < 20 mm) were infested by two epibiotic species, *O. angulata* and *O. warwicki*. *O. alata* was recorded on large crabs (> 35 mm), while *Sacculina* sp. was noted on medium-sized specimens (20–35 mm). Significant differences in the prevalence were revealed for *O. angulata* (chi-square test, 15.28, $df = 1$, $P < 0.01$) and *D. tridens* (chi-square test, 11.60, $df = 1$, $P < 0.01$).

The maximum intensity of infestation by a symbiont species was 5 ind. *per* host (Fig. 5). The mean intensity of epibiotic species was low: the value varied within 1.2–1.6 ind. *per* host, with the highest for *D. tridens* and the lowest for *O. angulata*. Both parasitic species, *Sacculina* sp. and *Cancrion* sp., infected the swimming crab with the intensity of 1 ind. *per* host (Table 2). No significant differences were recorded between all compared host groups (sex, reproductive status of females, and size group).

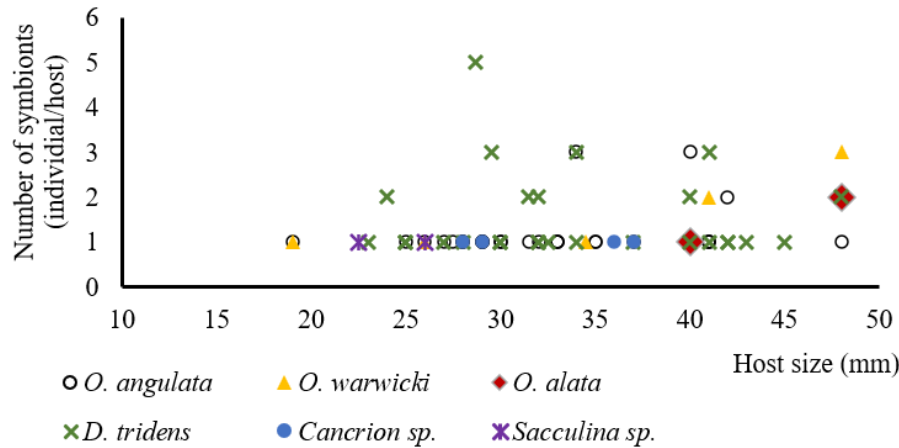


Fig. 5. Intensity of invasion by symbiotic crustaceans in the swimming crab *Charybdis truncata* of different size groups

Рис. 5. Интенсивность инвазии симбиотическими ракообразными крабов *Charybdis truncata* различных размерных групп

Morphological modification of infested crabs. In the present study, epibiotic species occurred at low prevalence and intensity. No changes in the host morphology were observed.

As noticed above, *Sacculina* sp. was found on two crab individuals (a male with CW of 26 mm and a female with CW of 22.5 mm). Due to appearance of the externa on a male crab, the abdomen broadened resembling that of an adult female. The abdominal segments the 3rd to 5th distinguished, and the pleopods completely disappeared (Fig. 3F). Compared to those of a normal crab, the abdominal segments the 3rd to 5th fused, and two pleopods were present (Fig. 3E). Unlike the male host, the female one infected with *Sacculina* sp. had no obvious morphological changes (Fig. 3D, G).

Cancrion sp. infected three males of sexually mature size (CW of 28, 36, and 37 mm) and one ovigerous female (CW of 29 mm). All infected specimens performed the swelling on the dorsal surface carapace corresponding to the position of which *Cancrion* sp. occupied the body cavity (Fig. 4B).

DISCUSSION

The swimming crab *C. truncata* is a commonly exploited species in Khanh Hoa province, the south center of Vietnam. However, this species has not attracted much research interest. The present study is the initial survey on the fauna of symbiotic crustaceans of this swimming crab.

Species composition. On 408 *C. truncata* individuals randomly sampled from fishing boats operating in Nha Trang Bay, six symbiotic species were found, *inter alia* four epibiotic and two obligate parasite species. Three out of four registered pedunculate barnacles, *O. angulata*, *O. warwicki*, and *D. tridens*, are common epibionts recorded on *C. truncata* in Hong Kong [Leung, Jones, 2000] and several other crab species in Singapore, Thailand, and Pakistan [Jeffries et al., 1982, 2005; Kumaravel et al., 2009]. In Vietnam, these common barnacles were reported from four different swimming crab species: *P. pelagicus*, *P. sanguinolentus*, *M. haanii*, and *C. feriata* [Dang et al., 2022; Oanh et al., 2018, 2022a, b].

On the contrary, *O. alata* was only noted from gills of an ashore lobster *Palinurus* sp. in the Java Sea, Indonesia [Aurivillius, 1894; Zevina, 1982]. The present study recorded a new host and new geographical area of this rarely occurring barnacle. Moreover, acorn barnacles, *Chelonibia testudinaria* (Linnaeus, 1758) and *Semibalanus* sp., are epibionts occupying swimming crabs [Dang et al., 2022; Hosseini et al., 2023]. These species infestation on *C. truncata* have not recently been noted.

Rhizocephalan barnacles are specialized parasites infecting portunid crabs. Hitherto, there have been more than 50 swimming crab species infected by Rhizocephala, including six species recorded in Vietnam: *P. sanguinolentus*, *C. feriata*, *Charybdis anisodon* (De Haan, 1850), *Thalamita crenata* Ruppell, 1830, *Thalamita prymna* (Herbst, 1803), and *Podophthalmus vigil* (Fabricius, 1798) [Boschma, 1954; Lützen, ThiDu, 1999; Oanh et al., 2018, 2022a]. As already mentioned, on *C. truncata*, two parasitic barnacle species were reported, *L. nierstraszi* in Japan [Boschma, 1938] and *S. scabra* in Hong Kong [Chan, 2004]. In the present study, Rhizocephala representatives were noted from one male and one female *C. truncata*. The initial morphological analysis suggested that those belong to the genus *Sacculina*. For proper species identification, complex analysis is required.

Isopods of the family Entoniscidae, like Rhizocephala ones, are obligate parasites on anomurans, brachyuran crabs, and caridean shrimps [McDermott et al., 2019; Shiino, 1942]. Forty-one species of this family have been described. Five species, namely *Portunion moniezii* (Giard, 1878), *Priapion fraisei* (Giard & Bonnier, 1888), *Cancrion australiensis* (Shields & Earley, 1993), *Micippion asymmetricus* (Shiino, 1942), and *C. khanhensis*, were reported on swimming crabs *Portunus puber* (Linnaeus, 1767), *Portunus holsatus* (Fabricius, 1798), *Thalamita sima* (H. Milne Edwards, 1834), *C. feriata*, and *M. haanii*, respectively [Giard, 1878; Giard, Bonnier, 1888; Mushtaq et al., 2016; Oanh, Boyko, 2020; Shields, Earley, 1993]. *Cancrion* sp. was possibly a new species to science. It may be the sixth entoniscid species that infected swimming crabs globally and the second one found in Vietnam.

Infestation and modification. Previous studies showed as follows: the number of epibiotic crustacean species *per* host ranges within 1–5; the prevalence and mean intensity by each pedunculate barnacle species varied within 22–100% and 2.5–75.6 ind. *per* host, respectively [Dang et al., 2022; Jeffries et al., 1982, 2005; Kumaravel et al., 2009; Oanh et al., 2018, 2022a, b]. Four epibiotic species infested *C. truncata* with low prevalence, 0.5–6.9%, and mean intensity of 1.2–1.6 ind. *per* host. The host's integument provides protective shelter, and respiratory currents supply epibionts with oxygen and nutrition [Jeffries et al., 1982]. *C. truncata* was smaller than other swimming crab hosts when comparing the body size; it means the space of gill chambers might be smaller, and respiratory currents might be weaker [Arudpragasam, Naylor, 1964]. These could limit the infestation by epibionts on this crab species.

O. angulata was the dominant symbiont on *C. truncata*, with the highest infestation percentage (6.9%). This value is consistent with data of studies on other swimming crab hosts [Oanh et al., 2018, 2022a, b]. The statistical analysis showed that *O. angulata* prevalence on ovigerous crabs (12%) was higher than on non-ovigerous ones (2.7%) and positively correlated with size of hosts. Epibiotic barnacle larvae reach inter-molt crabs, attach to them, and develop until being removed in the next molt of the host [Jeffries et al., 2005]. Generally, the bigger the crab, the longer the period between molts [Josileen, Menon, 2005]. Therefore, the prevalence of infestation by epibiont was usually higher in larger crabs.

The prevalence of infestation by *Sacculina* sp. (0.5%) was remarkably lower than by *Diplothylacus sinensis* (Keppen, 1877) on *P. sanguinolentus* (15%) [Lützen, ThiDu, 1999] and *S. serenei* on *C. feriata* (9.7%) [Oanh et al., 2022a] in the same region. Infection with rhizocephalan species often causes morphological changes in the crab host. Its organs may be affected by developing Rhizocephala: degradation of pleopods and appendages may occur. On the contrary, abdomen and marginal setae which help to protect parasites from external effect can grow more than usual [Waiho et al., 2021]. Morphological modifications were clearly observed in both male and female hosts, as in the case of *Sacculina beauforti* Boschma, 1949 infection on the mud crab *Scylla olivacea* (Herbst, 1796) [Waiho et al., 2017].

On the other hand, *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) infected by *Sacculina carcini* Thompson, 1836 showed the changes in male crabs, while minor differences occurred in female ones [Kristensen et al., 2012]. In the present study, one infected male crab possessed a broadened abdomen, and pleopods degraded; this could lead to its castration. Despite the low infected rate (2 infected crabs out of > 400 randomly sampled ones), morphological alteration was also observed. Further studies are urgently required to determine the natural prevalence of infection, as well as possible effects on the host populations.

Parasitic isopods of the family Entoniscidae were reported to cause the vertical swelling of the crab carapace. The more profound effect may be the castration of a male and/or female in some cases [Shiino, 1942]. *Cancrion* sp. prevalence (1.1%) on Vietnamese *C. truncata* was low, compared to *C. australiensis* infection on *T. sima* (13.9%) [Shields, Earley, 1993] and *C. kanhensis* infection on *M. haanii* (10.1%) [Oanh, Boyko, 2020]. The morphological modifications which may cause the castration of infected *C. truncata* were not recorded herein. With only four infected crabs examined, it is impossible to fully assess the effects of parasitic isopods on the crab hosts. Further sampling is essential for species identification and examination of morphological and physiological changes/alterations.

Conclusion:

1. Six symbiotic crustacean species, including four epibiotic and two parasitic ones, were detected on the swimming crab *Charybdis truncata* sampled in Nha Trang Bay, Khanh Hoa province, Vietnam, the East Sea.
2. *C. truncata* is a new host record for the pedunculate barnacle *Octolasmis alata* and parasitic isopod *Cancrion* sp.
3. The intensity of symbionts did not depend on the host sex, size, and reproductive status of female crabs.
4. The infection with a rhizocephalan *Sacculina* sp. caused morphological modifications in male swimming crabs that could result in a loss of reproduction capacity of male hosts.

This work was financially supported by the Coastal Branch of the Joint Vietnam–Russia Tropical Science and Technology Research Center under the Center-level research and Vingroup Innovation Foundation (scholarship No. VINIF.2022.TS092). V. Yurakhno carried out her part of the work within the framework of IBSS state research assignment “Biodiversity as the basis for the sustainable functioning of marine ecosystems, criteria and scientific principles for its conservation” (No. 124022400148-4).

Acknowledgement. We thank V. Yurakhno for writing the Russian version and contributing to the text editing of this article.

REFERENCES

1. Arudpragasam K. D., Naylor E. Gill ventilation and the role of reserved respiratory currents in *Carcinus maenas* (L.). *Journal of Experimental Biology*, 1964, vol. 41, iss. 2, pp. 299–307. <https://doi.org/10.1242/jeb.41.2.299>
2. Aurivillius C. W. S. Studien über Cirripieden. *Kungliga Svenska Vetenskaps-akademiens Handlingar*, 1894, band. 26, no. 7, pp. 1–107.
3. Boschma H. *Loxothylacus nierstraszi*, a new species of rhizocephalan parasite from the East Indies. *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 1938, vol. 3 (suppl.), pp. 17–21.
4. Boschma H. Rhizocephala from Indo-China. IV. Parasites of the crab *Charybdis feriata* (Linnaeus). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Series C, Biological and Medical Sciences*, 1954, vol. 57, pp. 378–389.
5. Brusca R. C., Brusca G. J. *Invertebrates*. 2nd ed. Sunderland, MA : Sinauer Associates, Inc., 2003, 888 p.
6. Bush A. O., Lafferty K. D., Lotz J. M., Shostak A. W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology*, 1997, vol. 83, no. 4, pp. 575–583. <https://doi.org/10.2307/3284227>
7. Campos J., Ribas F., Bio A., Freitas V., Souza A. T., van der Veer H. W. Body

- condition and energy content of the shore crab *Carcinus maenas* L. in a temperate coastal system: The cost of barnacle epibiosis. *Biofouling*, 2022, vol. 38, iss. 8, pp. 764–777. <https://doi.org/10.1080/08927014.2022.2130269>
8. Chan B. K. K. First record of the parasitic barnacle *Sacculina scabra* Boschma, 1931 (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) infecting the shallow water swimming crab *Charybdis truncata*. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 2004, vol. 52, iss. 2, pp. 449–453.
 9. Dang B. T., Tran S. Q., Truong O. T., Le O. T. K., Vu Q. D. H. Species diversity and molecular taxonomy of symbiotic crustaceans on *Portunus pelagicus* (Linnaeus, 1758) in Vietnam, with remarks on host records and morphological variation. *Nauplius*, 2022, vol. 30, art. no. e2022027 (18 p.). <https://doi.org/10.1590/2358-2936e2022027>
 10. Gannon A. T., Wheatly M. G. Physiological effects of an ectocommensal gill barnacle, *Octolasmis muelleri*, on gas exchange in the blue crab *Callinectes sapidus*. *Journal of Crustacean Biology*, 1992, vol. 12, iss. 1, pp. 11–18. <https://doi.org/10.2307/1548714>
 11. Giard A. Sur les isopodes parasites de genre *Antoniscus*. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, 1878, vol. 87, pp. 299–301.
 12. Giard A., Bonnier J. Sur le *Priapion* [*Portunion*] *fraisei*. *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique*, 1888, vol. 19, pp. 473–481.
 13. Glenner H., Hebsgaard M. B. Phylogeny and evolution of life history strategies of the parasitic barnacles (Crustacea, Cirripedia, Rhizocephala). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2006, vol. 41, iss. 3, pp. 528–538. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.06.004>
 14. Gnanamuthu C. P. *Choniosphaera indica*, a copepod parasitic on the crab *Neptunus* sp. *Parasitology*, 1954, vol. 44, iss. 3–4, pp. 371–378. <https://doi.org/10.1017/s0031182000019028>
 15. Hosseini M., Sakhaei N., Zamani I. Molecular phylogeny, prevalence and intensity adhesion of ectosymbiotic epibiont, *Chelonibia barnacles* (Crustacea: Cirripedia: Chelonibiidae) on the blue crab, *Portunus segnis* from Persian Gulf. *Biologia*, 2023, vol. 78, iss. 11, pp. 3123–3134. <https://doi.org/10.1007/s11756-023-01427-1>
 16. Hudson D. A., Lester R. J. G. Parasites and symbionts of wild mud crabs *Scylla serrata* (Forskål) of potential significance in aquaculture. *Aquaculture*, 1994, vol. 120, iss. 3–4, pp. 183–199. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(94\)90077-9](https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)90077-9)
 17. Jeffries W. B., Voris H. K., Yang C. M. Diversity and distribution of the pedunculate barnacle *Octolasmis* in the seas adjacent to Singapore. *Journal of Crustacean Biology*, 1982, vol. 2, iss. 4, pp. 562–569. <https://doi.org/10.2307/1548096>
 18. Jeffries W. B., Voris H. K., Naiyanetr P., Panha S. Pedunculate barnacles of the symbiotic genus *Octolasmis* (Cirripedia: Thoracica: Poecilasmidae) from the Northern Gulf of Thailand. *The Natural History Journal of Chulalongkorn University*, 2005, vol. 5, iss. 1, pp. 9–13.
 19. Josileen J., Menon N. G. Growth of the blue swimmer crab, *Portunus pelagicus* in captivity. *Crustaceana*, 2005, vol. 78, iss. 1, pp. 1–18. <https://doi.org/10.1163/1568540054024556>
 20. Kumaravel K., Ravichandran S., Rameshkumar G. Distribution of barnacle *Octolasmis* on the gill region of some edible crabs. *Academic Journal of Entomology*, 2009, vol. 2, iss. 1, pp. 36–39.
 21. Kristensen T., Nielsen A. I., Jørgensen A. I., Mouritsen K. N., Glenner H., Christensen J. T., Lützen J., Høeg J. T. The selective advantage of host feminization: A case study of the green crab *Carcinus maenas* and the parasitic barnacle *Sacculina carcini*. *Marine Biology*, 2012, vol. 159, iss. 9, pp. 2015–2023. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1988-4>
 22. Leung T. L. F., Poulin R. Parasitism, commensalism, and mutualism: Exploring the many shades of symbioses. *Vie et Milieu / Life and Environment*, 2008, vol. 58, iss. 2, pp. 107–115.
 23. Leung T. Y., Jones D. S. Barnacles (Cirripedia: Thoracica) from epibenthic substrata in the shallow offshore waters of Hong Kong. In: *The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China* : proceedings of the Tenth International Marine Biological Workshop (Hong Kong, 6–26 April, 1998) / B. Morton (Ed.). Hong Kong : Hong Kong University Press, 2000, pp. 105–127.
 24. Li H. X., Ma L. S., Yan Y., Yang C. P., Lin C. X. First records of the epizoic barnacle *Octolasmis bullata* (Cirripedia: Thoracica: Poecilasmidae) on the swimming crab *Portunus sanguinolentus* (Decapoda: Portunidae). *Journal of Crustacean Biology*, 2014, vol. 34, iss. 1, pp. 76–81. <https://doi.org/10.1163/1937240X-00002209>

25. Lützen J., ThiDu P. Three colonial rhizocephalans from mantis shrimps and a crab in Vietnam, including *Pottsia serenei*, new species (Cirripedia: Rhizocephala: Thompsoniidae). *Journal of Crustacean Biology*, 1999, vol. 19, iss. 4, pp. 902–907. <https://doi.org/10.1163/193724099X00583>
26. Martinson V. G. Rediscovering a forgotten system of symbiosis: Historical perspective and future potential. *Genes*, 2020, vol. 11, iss. 9, art. no. 1063 (33 p.). <https://doi.org/10.3390/genes11091063>
27. McDermott J. J., Williams J. D., Boyko C. B. A new genus and species of parasitic isopod (Bopyroidea: Entoniscidae) infesting pinnotherid crabs (Brachyura: Pinnotheridae) on the Atlantic coast of the USA, with notes on the life cycle of entoniscids. *Journal of Crustacean Biology*, 2019, vol. 40, iss. 1, pp. 97–114. <https://doi.org/10.1093/jcbiol/ruz088>
28. Mushtaq S., Shafique S., Khatoon Z. *Micippion asymmetricus*: An entoniscid parasite of the coral crab, *Charybdis feriatus* (Linnaeus, 1758). *Pakistan Journal of Zoology*, 2016, vol. 48, iss. 5, pp. 1607–1611.
29. Ng P. K. L. Crabs. In: *FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes. The Living Marine Resources of the Western Central Pacific. Vol. 2. Cephalopods, Crustaceans, Holothurians and Sharks* / K. E. Carpenter, V. H. Niem (Eds). Rome : Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1998, pp. 1045–1155.
30. Nguyen V. C. The genus *Charybdis* (Crustacea: Portunidae) in Viet Nam. *Collection of Marine Research Works*, 2002, vol. 12, pp. 167–178.
31. Oanh L. T. K., Boyko C. B. *Cancrion khanhensis* sp. nov. (Crustacea: Isopoda: Entoniscidae) infesting *Monomia haanii* (Stimpson, 1858) (Crustacea: Brachyura: Portunidae) from Nha Trang Bay, Khanh Hoa, Vietnam, with remarks on larval stages of entoniscids and description of a new family, genus and two new species of hyperparasites infesting entoniscids. *Zootaxa*, 2020, vol. 4894, iss. 3, pp. 366–386. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4894.3>
32. Oanh L. T. K., Hà V. T., Thanh N. T. H. Một số ngoại ký sinh trùng ký sinh trên ghẹ ba chấm (*Portunus sanguinolentus* Herbst, 1783) thu tại vùng biển Khánh Hòa [Some ectoparasites on three-spot swimming crab (*Portunus sanguinolentus*, Herbst 1783) in Khanh Hoa province]. *Journal of Tropical Science and Technology*, 2018, vol. 17, pp. 28–38. (in Vietnamese). <http://113.160.249.209:8080/xmlui/handle/123456789/20472>
33. Oanh L. T. K., Hà V. T., Liên N. P., Thanh N. T. H., Lâm H. N., Bình D. T., Oanh T. T., Sáng T. Q. Giáp xác ký sinh trên ghẹ chữ thập *Charybdis feriata* Linnaeus, 1758 khu vực vịnh Nha Trang [Parasitic crustacean on the crucifix crab *Charybdis feriata* Linnaeus, 1758 in Nha Trang Bay]. *Journal of Tropical Science and Technology*, 2022a, vol. 30, pp. 136–146. (in Vietnamese). <http://tvhdh.vnio.org.vn:8080/xmlui/handle/123456789/20953>
34. Oanh L. T., Liên N. P., Hà V. T., Thanh N. T. H., Lishchenko F. Epibiotic pedunculate barnacles on the swimming crab *Monomia haanii* (Decapoda, Portunidae) from the Nha Trang Bay, Vietnam. *Zoologicheskii zhurnal*, 2022b, vol. 101, iss. 2, pp. 145–152. <https://doi.org/10.31857/S0044513422020052>
35. Ross D. M. Symbiotic relationships. In: *Behaviour and Ecology* / F. Vernberg, W. Vernberg (Eds). New York : Academic Press, 1983, pp. 163–212. (The Biology of Crustacea / D. Bliss (Ed.) ; vol. 7).
36. Shields J. D. Parasites and symbionts of the crab *Portunus pelagicus* from Moreton Bay, Eastern Australia. *Journal of Crustacean Biology*, 1992, vol. 12, no. 1, pp. 94–100. <https://doi.org/10.2307/1548723>
37. Shields J. D., Earley C. G. *Cancrion australiensis* new species (Isopoda: Entoniscidae) found in *Thalamita sima* (Brachyura: Portunidae) from Australia. *International Journal for Parasitology*, 1993, vol. 23, iss. 5, pp. 601–608. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(93\)90166-V](https://doi.org/10.1016/0020-7519(93)90166-V)
38. Shields J. D., Williams J. D., Boyko C. B. Parasites and diseases of Brachyura. In: *The Crustacea. Vol. 9, pt C-II: Decapoda: Brachyura* (pt 2) / P. Castro, P. J. F. Davie, D. Guinot, F. R. Schram, J. C. V. Vaupel Klein (Eds). Leiden ; Boston : Brill Publisher, 2015, pp. 639–774. https://doi.org/10.1163/9789004190832_015
39. Shiino S. M. On the parasitic isopods of the family Entoniscidae, especially those found in the vicinity of Seto. *Memoirs of the College of Science, Kyoto Imperial University, Series B*, 1942, vol. 17, no. 1, pp. 37–76.
40. Vo T. D., Bristow G. A., Pham N. H., Nguyen T. H. T. Some parasites found from swimming crab (*Portunus pelagicus* Linnaeus, 1766)

- caught in Khanh Hoa marine water. *Journal of Fisheries Science and Technology*, 2013, vol. 3, pp. 11–15. (in Vietnamese).
41. Waiho K., Fazhan H., Glenner H., Ikhwanuddin M. Infestation of parasitic rhizocephalan barnacles *Sacculina beauforti* (Cirripedia, Rhizocephala) in edible mud crab, *Scylla olivacea*. *PeerJ*, 2017, art. no. 3419 (20 p.). <https://doi.org/10.7717/peerj.3419>
42. Waiho K., Glenner H., Miroliubov A., Noever C., Hassan M., Ikhwanuddin M., Fazhan H. Rhizocephalans and their potential impact on crustacean aquaculture. *Aquaculture*, 2021, vol. 531, art. no. 735876 (13 p.). <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735876>
43. Walker G. Introduction to the Rhizocephala (Crustacea: Cirripedia). *Journal of Morphology*, 2001, vol. 249, iss. 1, pp. 1–8. <https://doi.org/10.1002/jmor.1038>
44. Williams J. D., Boyko C. B. The global diversity of parasitic isopods associated with crustacean hosts (Isopoda: Bopyroidea and Cryptoniscoidea). *PLoS ONE*, 2012, vol. 7, iss. 4, art. no. e35350 (9 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035350>
45. Zevina G. B. *Usonogie raki podotryada Lepadomorpha (Cirripedia, Thoracica) Mirovogo okeana*. Chap. 2. Leningrad : Nauka, 1982, 222 p. (in Russ.). [Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye ZIN AN SSSR ; iss. 133].

СТАТУС ЗАРАЖЁННОСТИ СИМБИОТИЧЕСКИМИ РАКООБРАЗНЫМИ КРАБА-ПЛАВУНЦА *CHARYBDIS TRUNCATA* (FABRICIUS, 1798) ИЗ ЗАЛИВА НЯЧАНГ, ВЬЕТНАМ (ВОСТОЧНОЕ МОРЕ)

Ле Тхи Киэу Оань¹, Во Тхи Ха¹, Нгуен Фуонг Лиен¹,
В. М. Юрахно², Бинь Туи Данг³

¹Приморское отделение Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

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

³Институт биотехнологии и окружающей среды, Университет Нячанга, Нячанг, Вьетнам
E-mail: tuyliyellow@gmail.com

Симбиоз — это довольно часто встречающиеся отношения между организмами в морских экосистемах. Среди крабов важного с экономической точки зрения семейства Portunidae широко распространён *Charybdis truncata* (Fabricius, 1798), однако его симбиотические комплексы всё ещё исследованы недостаточно. В январе — августе 2022 г. в заливе Нячанг (провинция Кхань-хоа, Вьетнам, Восточное море) собрано 408 особей *C. truncata*. Симбионты классифицированы на основе морфологических характеристик. Для сравнения статуса заражённости симбионтами применён статистический анализ. Обнаружено шесть симбиотических видов, в том числе четыре вида ракообразных-эпобионтов [*Octolasmis angulata* (Aurivillius, 1894), *Octolasmis alata* (Aurivillius, 1894), *Octolasmis warwicki* Gray, 1825 и *DianaJonesia tridens* (Aurivillius, 1894)] и два облигатных паразита, не идентифицированных до вида [*Cancrion* sp. и *Sacculina* sp.]. Из них *O. alata* и *Cancrion* sp. отмечены на *C. truncata* впервые. Общая встречаемость симбионтов на крабах-хозяевах составила 13 %, а количество видов симбионтов, заселяющих хозяев, варьировало от одного до четырёх. *O. angulata* был доминантом, его встречаемость составила 6,9 %. Встречаемость *O. angulata* была значительно выше у самок крабов с кладкой икры, чем у самок без неё. Кроме того, зарегистрирован существенный рост встречаемости *O. angulata* по мере увеличения размеров крабов. Достоверных различий в средней интенсивности симбионтов по полу, репродуктивному статусу самок и размерам крабов-хозяев не выявлено. Зафиксированы и описаны первоначальные морфологические изменения, вызванные заражением краба паразитами *Cancrion* sp. и *Sacculina* sp. Эти результаты предоставляют информацию о состоянии естественного заражения *C. truncata* симбиотическими видами, важную для менеджмента рыболовства и для развития аквакультуры.

Ключевые слова: *Charybdis truncata*, симбионты, эпобионты, облигатные паразиты, залив Нячанг, Вьетнам

УДК 594.311.5(262.5.04)

О НАХОДКЕ *LEPIDOCHITONA CINEREA* (LINNAEUS, 1767) В ЦЕМЕССКОЙ БУХТЕ (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2024 г. В. В. Соляников, М. В. Степанов

ФГБОУ ВО «Саратовский национальный исследовательский государственный университет
имени Н. Г. Чернышевского», Саратов, Российская Федерация
E-mail: lacrimas.777@mail.ru

Поступила в редакцию 11.09.2022; после доработки 04.10.2023;
принята к публикации 19.02.2024; опубликована онлайн 20.05.2024.

Проведены исследования панцирных моллюсков, обитающих на естественных твёрдых субстратах в псевдолиторальной зоне Цемесской бухты от центрального пляжа города Новороссийска до мыса Хако, в летний и зимний периоды 2022–2023 гг. На субстратах осадочного происхождения впервые в Цемесской бухте обнаружена локальная популяция *Lepidochitona cinerea* (Linnaeus, 1767) (Polyplacophora, Tonicellidae). Это редкий вид, и за последние 70 лет он был встречен в водах Северного Кавказа лишь трижды. Найдено 34 экз. *L. cinerea* с максимальной длиной раковины 8 мм. Возраст наиболее крупных особей (три года) определён по годовым кольцам апекса первого щитка раковины. Вид распространён в верхнем горизонте псевдолиторали мыса Любви и приурочен к супралиторальным ваннам. Схожий биотоп, в котором также встречен панцирный моллюск, был обнаружен в 50 км от Цемесской бухты. Предполагается, что присутствие *L. cinerea* в акватории обусловлено именно наличием данного биоэкологического типа местообитаний — супралиторальных ванн, которые не выражены на других изученных участках бухты. Цель исследования — описать популяции *L. cinerea* в ранее не указанном для этого вида биотопе, а также выявить особенности данного биотопа и его возможного влияния на присутствие панцирного моллюска. Пополнены сведения о географическом распространении и биотопической приуроченности вида. Рассмотрено влияние экологических, гидрохимических и геоморфологических особенностей биотопа на присутствие *L. cinerea*.

Ключевые слова: *Lepidochitona cinerea*, псевдолитораль, супралиторальные ванны, Цемесская бухта, Чёрное море

Lepidochitona cinerea (Linnaeus, 1767) (Polyplacophora, Tonicellidae) — панцирный моллюск с длиной тела до 15 мм. Этот амфибореальный вид известен в северной части Атлантического океана от побережья Норвегии до Средиземного и Мраморного морей, а в Тихом океане отмечен только у берегов Северной Америки [Яковлева, 1952]. У побережья Чёрного моря *L. cinerea* обитает на каменистых и галечных грунтах, в ракушечнике, в верхних горизонтах сублиторали на глубинах до 30 м [Анистратенко В., Анистратенко О., 2001]; также он зарегистрирован в песчаных биотопах [Синегуб, 2004] и в обрастаниях волнорезов [Гринцов и др., 2004; Щербина, 2010]. Этот вид тесно связан с организмами донных сообществ, выступая в качестве консорта *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) [Бондарев, Ревков, 2017]. Как и большинство панцирных моллюсков, он является фитофагом и питается преимущественно фитоперифитоном [Currie, 1984]. В Чёрном море распространён в прибрежных водах Крыма и Кавказа (до Батуми) [Яковлева, 1952];

тем не менее для Северного Кавказа находки *L. cinerea* немногочисленны [Макаров, Ковалева, 2018; Щербина, 2010]. Бóльшая их часть приходится на акватории Крымского полуострова [Бондарев, Ревков, 2017; Витер, 2013; Ковалева, 2012, 2020; Ковалева и др., 2016; Лосовская, 1984; Макаров, 2018, 2020; Макаров, Ковалева, 2018; Синегуб, 2001; Хайленко, 2019] и на воды Керченского пролива [Бирюкова и др., 2016; Терентьев, 2008, 2017]. У побережья Северного Кавказа *L. cinerea* был встречен лишь трижды за последние 70 лет, поэтому его обнаружение в биотопе супралиторали представляет интерес.

Несмотря на широкое распространение *L. cinerea* в разных частях Чёрного моря, в биотопе супралиторальных ванн вид отмечен впервые. Панцирные моллюски хорошо приспособлены к неблагоприятным условиям осушной зоны [Яковлева, 1952] и занимают важное место во многих литоральных биоценозах, являясь регуляторами продуктивности перифитона [Aguilera et al., 2013].

Во внутренних морях, таких как Чёрное, в связи с отсутствием приливно-отливных явлений литораль заменяется псевдолиторалью, существование которой обусловлено колебаниями уровня моря [Агаркова-Лях, Лях, 2022]. По классификации О. Г. Кусакина, как отдельный биономический тип литоральной зоны выделены литоральные и супралиторальные ванны [Кусакин, 1961]; специфическими особенностями являются постоянное присутствие в них воды, ослабленное воздействие прибоя и резкие колебания солёности и температуры [Бутов, 2016]. В понимании И. В. Бутова, ванны — это водоёмы, которые образуются в области осушной зоны и могут быть полностью или частично изолированы от моря. Сюда можно отнести выбоины, лужи, впадины на скалах, а также углубления между глыбами и валунами [Бутов, 2016].

Цель данной работы — описание популяции *Lepidochitona cinerea* в ранее не указанном для этого вида биотопе, а также выявление особенностей данного биотопа и его возможного влияния на присутствие панцирного моллюска.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проведено в летний и зимний период 2022–2023 гг. на побережье Цемесской бухты Чёрного моря (рис. 1).



Рис. 1. Карта-схема района исследований в Цемесской бухте (Чёрное море): чёрные значки — пункты взятия проб воды; оранжевый — пункт обнаружения *Lepidochitona cinerea*

Fig. 1. The map of study areas off the Tsemes Bay (the Black Sea): black marks denote water sampling sites; orange mark denotes *Lepidochitona cinerea* finding site

Поиски моллюска проводили маршрутным методом от центрального пляжа города Новороссийска до мыса Хако. Диапазон изученной глубины — от 0,3 до 2,0 м. Сбор *L. cinerea* осуществляли путём обследования естественных твёрдых субстратов — осмотра валунов и подъёма каменистых россыпей из воды. Возраст особей оценивали по годовым наслоениям на апексе первого щитка по методике А. М. Яковлевой [1952]. Длину раковины измеряли по миллиметровой шкале бинокля YAXUN YX-AK36 (Китай). Солёность определяли с помощью рефрактометра RHS-10ATC (Китай) для морской воды с точностью до 1‰. Кислотность и щёлочность измеряли на цифровом рН-метре EcoDigital (Китай) с точностью до 0,1.

Номенклатура вида приведена в соответствии с актуальной систематикой (<https://www.marinespecies.org/>).

Пробы воды из Цемесской бухты исследовали на содержание тяжёлых металлов. Пробы отбирали в августе 2022 г. с трёх участков бухты: мыса Любви, мыса Хако и Суджукской косы — с глубины 1 м (табл. 1). В январе 2023 г. взята повторная проба воды с участка обнаружения *L. cinerea* на мысе Любви.

Пробы анализировали на спектрофотометре HACH DREL 2800 (США). Исследование каждой пробы воды проводили в трёх аналитических повторностях. Определяли содержание водорастворимых форм тяжёлых металлов (медь, кадмий, кобальт, свинец, марганец и цинк). Полученные значения сопоставляли с ПДК для рыбохозяйственных водоёмов [2016].

Таблица 1. Даты, координаты и глубина участков отбора проб воды в Цемесской бухте (Чёрное море)

Table 1. Dates, coordinates, and depth of water sampling sites in the Tsemes Bay (the Black Sea)

Участок бухты	Дата	Координаты		Глубина, м
		Н	Е	
Мыс Любви	21.01.2023	44°42'32.61"	37°47'20.96"	1
Мыс Любви	13.08.2022	44°42'32.34"	37°47'20.93"	1
Суджукская коса	13.08.2022	44°41'4.92"	37°48'12.80"	1
Мыс Хако	13.08.2022	44°39'1.31"	37°44'18.34"	1

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Геоморфологическая характеристика исследованных биотопов. Мыс Любви является продолжением одноимённого пляжа, вдоль которого проходит центральная набережная города Новороссийска. Протяжённость пляжа составляет около 100 м, ширина — 4–5 м. Побережье сложено осадочными горными породами: песчаником, алевролитом, кварцитом [Модина, Кузнецов, 2021] и известняком [Дембицкий и др., 2014]. Геоморфологический тип берега мыса Любви, как и всей Цемесской бухты, — абразионно-бухтовый [Добровольский, Залогин, 1982]. Клиф мыса забетонирован. Пляж переходит в затопленную абразионно-аккумулятивную террасу (бенч) шириной 10–12 м. Аналогичные морские террасы можно наблюдать на многих абразионных берегах, в частности на участках, примыкающих к мысам [Леонтьев, 1955].

Поверхность бенча почти полностью окаймлена грядой валунов, которая простирается вдоль основания мыса. В результате сгонно-нагонных колебаний уровня моря вода задерживается между валунами и образует псевдолиторальную зону с ваннами общей площадью 618 м². Здесь происходит активная аккумуляция биогенных остатков, что приводит к заиливанию субстрата. Характер грунта смешанный; грунт составлен двумя фракциями — крупнообломочным известняковым щебнем (> 10 см) и остроугольными валунами (> 100 см). На участке уреза и ниже уреза воды донные осадки ванн представлены каменистой россыпью с примесью ила (рис. 2).

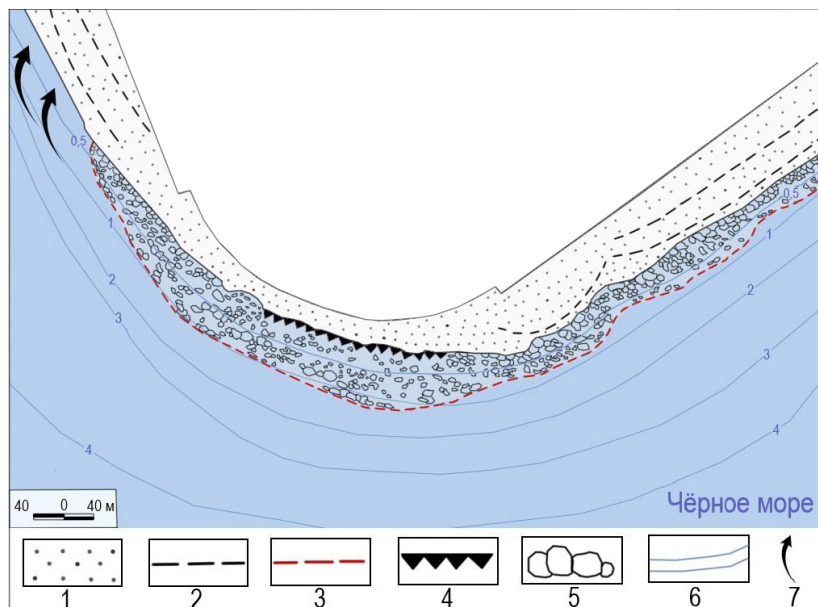


Рис. 2. Геоморфологическая карта мыса Любви: 1 — аккумулятивная форма; 2 — береговые валы; 3 — условная граница супралиторальных ванн; 4 — древний бенч; 5 — валуны; 6 — изобаты; 7 — направление наносов

Fig. 2. Geomorphological map of the Cape Love: 1, accumulative form; 2, beach ridges; 3, conditional boundary of supralittoral baths; 4, ancient bench; 5, boulders; 6, isobaths; 7, direction of sediment

Схожий по типу биотоп находится в окрестностях Джанхота. Это ближайшая к мысу Любви точка регистрации *L. cinerea* (координаты по [GBIF, 2023] — 44°27'28.9"N, 38°9'27.7"E), где вдоль береговой линии тянется клифовая зона. В результате продолжающихся абразионно-денудационных процессов на галечном пляже сформированы глыбоватые и валунно-глыбоватые навалы [Никифоров, Шевченко, 2015], схожие с супралиторальными ваннами мыса Любви.

В обследованных районах, где моллюск не был отмечен, минеральный состав скального грунта не сильно отличался от такового на мысе Любви [Дембицкий и др., 2014]. От центрального пляжа Новороссийска до мыса Хако зафиксирована заметная разница в размере и окатанности грунта. Так, берега мыса Хако и Суджукской косы представлены в основном крупногалечником, тогда как побережье мыса Любви — крупнообломочным щебнем и валунами.

На мысе Хако достаточно отчётливо виден отмерший клиф с обнажающимися гребнями бенча и примыкающая к ним аккумулятивная терраса. Береговые валы сложены крупногалечником, между ними отмечены понижения.

Суджукская коса сложена наносами и представляет собой береговой бар шириной 10–15 м.

Общая характеристика местообитания бентосных сообществ моллюсков. На валунах доминируют фитоценозы *Cladophora laetevirens* (Dillwyn) Kützing, 1843 и *Ulva rigida* C. Agardh, 1823 + *Ulva intestinalis* Linnaeus, 1753, в которых основу видовой разнообразия сообществ беспозвоночных составляют ракообразные и брюхоногие моллюски. Нижние ярусы фитоценозов представлены корками кораллиновых водорослей. Макрофитобентос, встречающийся на мысе Любви, ранее был достаточно полно изучен на фитоценоотическом уровне В. Ф. Тюбовой [2010]. По её наблюдениям, псевдолиторальная зона представлена пятью монодоминантными фитоценозами: *C. laetevirens*, *U. intestinalis*, *Porphyra leucosticta* Thuret, 1863, *Scytosiphon simplicissimus* (Clemente) Cremades 1990 и *Urospora peniciliformis* (Roth) Areschoug, 1866. За пределами прибойных ванн, на глубине 1,5–2,0 м, моллюск не обнаружен. Здесь бенч переходит в подводный склон, где на окатанных осадочных обломках доминируют фитоценозы *Cystoseira barbata* (Stackhouse) C. Agardh, 1820 + *Cystoseira crinita* Duby, 1830.

В окрестностях Джанхота донная растительность псевдолиторали представлена тремя фитоценозами — *Dilophus fasciola* (Roth) M. A. Howe, 1914 + *Padina pavonica* (Linnaeus) Thivy, 1960, *C. barbata* и *C. laetevirens*. Эти альгоценозы характерны для псевдолиторали мыса Хако и отличаются от сообществ супралиторальных ванн мыса Любви.

Гидрологические характеристики обследованных биотопов. Температура воды на момент сбора материала достигала +28 °С (август) и +9 °С (январь). В ваннах, имеющих постоянную связь с морем, солёность составляет около 17 ‰. В супралиторальных ваннах значение снижается до 16 ‰. Эти колебания укладываются в диапазон изменчивости солёности в бухте Цемеская (16,15–18,57 ‰) [Качество морских вод, 2020].

В псевдолиторальной зоне отмечена слабощелочная реакция среды. Величина водородного показателя практически постоянна и составляет 7,5–7,6.

Ванны как биономический тип литорали (псевдолиторали) характеризуются отсутствием прибоя или его ослаблением при сохранении большей частью его аэрирующего влияния [Бутов, 2016]. Панцирные моллюски чувствительны к низкому содержанию растворённого в воде кислорода [Яковлева, 1952]. Валуны находятся в зоне постоянного прибоя и выполняют роль волнорезов, защищающих ванны от ветро-волнового воздействия; при этом повышается уровень аэрации воды, что необходимо для хитонов.

Характеристика популяции *Lepidochitona cinerea*. Моллюск встречен на осадочных породах на глубине 0,3–1 м. Всего найдено 34 особи *L. cinerea* (рис. 3). Средняя длина раковины — 6,2 мм, максимальная — 8,0 мм. Возраст особей с длиной раковины 6–8 мм составляет три года. Чаще всего моллюска регистрировали на твёрдых субстратах, покрытых микроперифитоном, и в синузии корковых кораллиновых водорослей, которые, по утверждению D. R. Currie [1984], непосредственно входят в рацион вида. На раковинах *L. cinerea* зафиксированы два эпibiонта — многощетинковый трубчатый червь *Spirorbis* sp., обнаруженный на пластинах девяти хитонов, и *C. laetevirens*, отмеченная на трёх особях.



Рис. 3. *Lepidochitona cinerea* на твёрдых субстратах в псевдолиторали мыса Любви (Чёрное море)
Fig. 3. *Lepidochitona cinerea* on hard substrates in the Cape of Love pseudolittoral (the Black Sea)

Уровень загрязнения воды ионами тяжёлых металлов. Результаты исследования приведены в табл. 2. Для сравнения полученных данных с ПДК для рыбохозяйственных целей взяты усреднённые значения по мысу Любви (летний и зимний период).

Таблица 2. Содержание тяжёлых металлов в водах исследуемых участков Цемесской бухты (Чёрное море)

Table 2. Heavy metal content in waters of the study sites off the Tsemes Bay (the Black Sea)

Тяжёлый металл, мг·л ⁻¹	Участок бухты				ПДК _{вр}
	Мыс Любви		Суджукская коса	Мыс Хако	
	Август	Январь			
Cd	0,0049 ± 0,0001*	0,0043 ± 0,0001*	0,0039 ± 0,0001*	0,0046 ± 0,0001*	0,01
Pb	0,011 ± 0,0001*	0,01 ± 0,0001*	0,01 ± 0,0001*	0,011 ± 0,0001*	0,01
Co	0,07 ± 0,0001*	0,07 ± 0,0001*	0,06 ± 0,0001*	0,08 ± 0,0001*	0,005
Mn	0,429 ± 0,061	0,419 ± 0,007	0,402 ± 0,017	0,407 ± 0,021	0,05
Cu	0,069 ± 0,001	0,062 ± 0,005	0,056 ± 0,003	0,063 ± 0,003	0,005
Zn	0,07 ± 0,006	0,06 ± 0,005	0,06 ± 0,005	0,07 ± 0,005	0,05

Примечание: ПДК_{вр} — предельно допустимая концентрация в воде водоёма, используемого для рыбохозяйственных целей; * — погрешность измерения прибора.

Note: ПДК_{вр} denotes maximum permissible concentration for fishery reservoirs; * indicates instrument error.

Концентрация соединений тяжёлых металлов на исследованных участках бухты имела небольшую вариабельность. Содержание кадмия во всех пробах воды не превышало нормативов, однако приближалось к верхней границе нормы. Медь, марганец и кобальт находились в воде в достаточно высоких концентрациях: значения были выше ПДК в 13,1; 9,0 и 14,0 раза соответственно. Содержание свинца и цинка превышало ПДК незначительно — в 1,1 и 1,3 раза соответственно.

На мысе Любви был осуществлён повторный сбор гидрохимических проб для выявления корреляции между химическими показателями воды и присутствием моллюска. Параметры по летней и зимней пробе отличались незначительно. При отборе зимних проб были обнаружены пять взрослых особей *L. cinerea*.

В настоящее время мыс Любви является единственным выявленным в Цемесской бухте участком обитания *L. cinerea*. По сравнению с биотопами мыса Хако и Суджукской косы, где вид обнаружен не был, биотоп мыса Любви подвержен большому загрязнению.

Полученные повышенные значения содержания ионов тяжёлых металлов можно связать с тем, что акватория мыса Любви является зоной стока городских неочищенных хозяйственно-бытовых и ливневых вод [Теубова, 2010]. Новороссийск входит в число ключевых транспортных центров Краснодарского края. Здесь функционирует один из крупнейших портов страны, представляющий экологическую опасность для акватории бухты [Техногенное загрязнение, 1996]. Только в течение 2000 г. в порту было зафиксировано 46 случаев аварийных разливов нефти [Фащук, 2019]. Кроме того, источниками загрязнения являются морские нефтеперерабатывающие предприятия, в частности нефтеперевалочная база «Шесхарис» [Динамические процессы, 2003], а также цементные (например, АО «Новоросцемент»), машиностроительные («Красный двигатель» и «Молот») и другие заводы [Мамась и др., 2012].

При этом превышение ПДК по меди, марганцу и кобальту в воде, по всей видимости, не являлось фактором, ограничивающим развитие вида в Цемесской бухте.

Выводы:

1. В ходе исследования, проведённого в 2022–2023 гг. в прибрежной зоне Цемесской бухты (в супралиторальных ваннах псевдолиторали, среди каменистых россыпей и валунов на мысе Любви), впервые зарегистрирована локальная популяция панцирного моллюска *Lepidochitona cinerea*, насчитывающая 34 особи.

2. Комплекс биотопических условий супралиторальных ванн, вероятно, обеспечивает формирование оптимальных трофических и эдафических факторов для развития *L. cinerea*.
3. Повышенные концентрации ряда ионов тяжёлых металлов (медь, марганец, свинец, кобальт и цинк) в акватории мыса Любви, по-видимому, не оказывают существенного влияния на *L. cinerea*.
4. Необходимы мониторинг состояния окружающей среды местообитания хитона, поиск схожих биотопов в других районах побережья, а также изучение прибрежных сообществ мыса Любви.

Благодарность. Авторы выражают благодарность к. б. н. О. Н. Торгашковой и А. С. Беликову за предоставление специального оборудования, а также анонимным рецензентам за конструктивные замечания и рекомендации, следование которым позволило повысить качество работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Агаркова-Лях И. В., Лях А. М. Особенности структуры ландшафтов морских берегов // *Системы контроля окружающей среды*. 2022. № 3. С. 18–26. [Agarkova-Lyakh I. V., Lyakh A. M. Features of the structure of marine coastal landscapes. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2022, no. 3, pp. 18–26. (in Russ.)]. <https://msoe.ru/articles/2022/49-03/>
2. Анистратенко В. В., Анистратенко О. Ю. *Класс Панцирные, или Хитоны, класс Брюхоногие – Cyclobranchia, Scutibranchia и Pectinibranchia (часть)*. Киев : Велес, 2001. 240 с. (Фауна Украины : в 40 т. Т. 29: Моллюски ; вып. 1, кн. 1). [Anistratenko V. V., Anistratenko O. Yu. *Class Polyplacophora, or Chitons, Class Gastropoda – Cyclobranchia, Scutibranchia and Pectinibranchia (Part)*. Kyiv : Veles, 2001, 240 p. (Fauna Ukrainy : in 40 vols. Vol. 29: Mollusca ; iss. 1, book 1). (in Russ.)]
3. Бирюкова С. В., Сёмин В. Г., Громов В. В. Состояние донных сообществ Таманского залива после постройки дамбы Тузла в Керченском проливе // *Наука Юга России*. 2016. Т. 12, № 2. С. 53–67. [Biryukova S. V., Syomin V. L., Gromov V. V. State of the Taman Bay bottom communities after the construction of the Tuzla dam in the Kerch Strait. *Nauka Yuga Rossii*, 2016, vol. 12, no. 2, pp. 53–67. (in Russ.)]
4. Бондарев И. П., Ревков Н. К. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Чёрного моря. Часть II: Mollusca (Polyplacophora, Bivalvia) // *Морской биологический журнал*. 2017. Т. 2, № 3. С. 12–22. [Bondarev I. P., Revkov N. K. Consorts of gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Northern Black Sea. Part II: Mollusca (Polyplacophora, Bivalvia). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2017, vol. 2, no. 3, pp. 12–22. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.3.02>
5. Бутов И. В. *Литоральная флора островов Малой Курильской гряды* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10. Владивосток, 2016. 21 с. [Butov I. V. *Litoral'naya flora ostrovov Maloi Kuril'skoi gryady* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.02.10. Vladivostok, 2016, 21 p. (in Russ.)]
6. Витер Т. В. Донные сообщества в районе причалов б. Голландия и в районе ГРЭС (б. Севастопольская) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа* : сборник научных трудов. Севастополь : [ЭКОСИ-Гидрофизика], 2013. Вып. 27. С. 431–438. [Viter T. V. Donnye soobshchestva v raione prichalov b. Gollandiya i v raione GRES (b. Sevastopol'skaya). *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones and Comprehensive Use of Shelf Resources* : collected scientific papers. Sevastopol : [EKOSI-Gidrofizika], 2013, iss. 27, pp. 431–438. (in Russ.)]
7. Гринцов В. А., Мурина В. В., Евстигнеева И. К., Макаров М. А. Сообщество обрастания на искусственном рифе в пос. Курортное (Карадаг) // *Карадаг. Гидробиологические исследования* : сборник научных трудов, посвящённый 90-летию Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины / под ред. А. Л. Морозовой, В. Ф. Гнубкина. Симферополь : СОНАТ, 2004. Кн. 2. С. 152–165. [Grintsov V. A., Murina V. V., Evstigneeva I. K., Makarov M. A. Soobshchestvo obrastaniya na iskusstvennom rife v pos. Kurortnoe (Karadag). In: *Karadag. Hydrobiological Observations* :

- scientific works dedicated to the 90th anniversary of T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station and 25th anniversary of Karadag Natural Reserve of Ukrainian National Academy of Sciences. Simferopol : SONAT, 2004, book 2, pp. 152–165. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/415>
8. Дембицкий С. И., Панина О. В., Корнев А. А. Геолого-геофизические методы оценки техногенного воздействия нефтепоисковых работ на природную среду морских акваторий // *Экологический вестник научных центров Черноморского экономического сотрудничества*. 2014. Т. 11, № 1. С. 237–264. [Dembitskiy S. I., Panina O. V., Kornev A. A. Geological and geophysical methods of assessment of technogenic impact of oil prospecting works on the sea areas' natural environment. *Ekologicheskii vestnik nauchnykh tsentrov Chernomorskogo ekonomicheskogo sotrudnichestva*, 2014, vol. 11, no. 1, pp. 237–264. (in Russ.)]
 9. *Динамические процессы береговой зоны моря / под ред. Р. Д. Косьяна [и др.] ; Российская академия наук, Южное отделение Института океанологии имени П. П. Ширшова*. Москва : Научный мир, 2003. 325 с. [*Processes in the Sea Nearshore Zone / R. D. Kos'yan [et al.]* (Eds) ; Rossiiskaya akademiya nauk, Yuzhnoe otделение Instituta okeanologii imeni P. P. Shirshova. Moscow : Nauchnyi mir, 2003, 325 p. (in Russ.)]
 10. Добровольский А. Д., Залогин Б. С. *Моря СССР*. Москва : Изд-во МГУ, 1982. 192 с. [Dobrovolsky A. D., Zalogin B. S. *Morya SSSR*. Moscow : Izd-vo MGU, 1982, 192 p. (in Russ.)]
 11. *Качество морских вод по гидрохимическим показателям. Ежегодник 2020 / под ред. А. Н. Коршенко*. Москва : Наука, 2020. 200 с. [*Kachestvo morskikh vod po gidrokhimicheskim pokazatelyam. Ezhegodnik 2020 / A. N. Korshenko* (Ed.). Moscow : Nauka, 2020, 200 p. (in Russ.)]
 12. Ковалева М. А. Макрозообентос скал акватории Карадагского природного заповедника (Юго-Восточный Крым) // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 2012. Вып. 7 (26). С. 74–78. [Kovaleva M. A. Macrozoobenthos of rocks in the water area of the Karadag Nature Reserve (Southeast Crimea). *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana*, 2012, iss. 7 (26), pp. 74–78. (in Russ.)]
 13. Ковалева М. А., Болтачева Н. А., Макаров М. В., Бондаренко Л. В. Макрозообентос скал верхней сублиторали Тарханкутского полуострова (Крым, Чёрное море) // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 2016. Т. 121, № 1. С. 35–42. [Kovalyova M. A., Boltacheva N. A., Makarov M. V., Bondarenko L. V. Macrozoobenthos of rocks of the upper sublittoral of the Tarkhankut Peninsula (Crimea, the Black Sea). *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2016, vol. 121, no. 1, pp. 35–42. (in Russ.)]
 14. Ковалева М. А. Моллюск-камнеточец *Rocellaria dubia* (Gastrochaenidae) в бухтах Севастополя (Чёрное море, Крым) // *Экосистемы*. 2020. № 23 (53). С. 118–123. [Kovaleva M. A. Rock-borer Bivalvia *Rocellaria dubia* (Gastrochaenidae) in the bays of Sevastopol (Crimea, Black Sea). *Ekosistemy*, 2020, no. 23 (53), pp. 118–123. (in Russ.)]
 15. Кусакин О. Г. Некоторые закономерности распределения фауны и флоры в осушной зоне южных Курильских островов // *Исследования дальневосточных морей СССР*. 1961. Т. 7. С. 312–343. [Kusakin O. G. Nekotorye zakonornosti raspredeleniya fauny i flory v osushnoi zone yuzhnykh Kuril'skikh ostrovov. *Issledovaniya dal'nevostochnykh morei SSSR*, 1961, vol. 7, pp. 312–343. (in Russ.)]
 16. Леонтьев О. К. *Геоморфология морских берегов и дна*. Москва : Изд-во МГУ, 1955. 379 с. [Leont'ev O. K. *Geomorfologiya morskikh beregov i dna*. Moscow : Izd-vo MGU, 1955, 379 p. (in Russ.)]
 17. Лосовская Г. В. Трофическая структура донной фауны северо-западной части Чёрного моря // *Экология моря*. 1984. Вып. 18. С. 43–47. [Losovskaya G. V. Trophic structure of benthic fauna in the north-western part of the Black Sea. *Ekologiya morya*, 1984, iss. 18, pp. 43–47. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/3634>
 18. Макаров М. В. Сезонная изменчивость таксоцена Mollusca рыхлых грунтов контактной зоны реки Чёрной и Севастопольской бухты (Юго-Западный Крым) // *Экосистемы*. 2020. Вып. 21 (51). С. 109–118. [Makarov M. V. Seasonal changes of Mollusca taxocene on soft

- sediments in the river–sea contact zone at the mouth of the Chernaya River and corner part of the Sevastopol Bay (South-Western Crimea). *Ekosistemy*, 2020, iss. 21 (51), pp. 109–118. (in Russ.]. <https://doi.org/10.37279/2414-4738-2020-21-109-118>
19. Макаров М. В. Mollusca на искусственных твёрдых субстратах вдоль побережья Крыма (Чёрное море) // *Учёные записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Биология. Химия*. 2018. Т. 4 (70), № 1. С. 55–62. [Makarov M. V. Mollusca on artificial hard substrates along the Crimean coast (the Black Sea). *Uchenye zapiski Krymskogo federal'nogo universiteta imeni V. I. Vernadskogo. Biologiya. Khimiya*, 2018, vol. 4 (70), no. 1, pp. 55–62. (in Russ.)]
 20. Макаров М. В., Ковалева М. А. Таксоцены Mollusca обрастаний естественных твёрдых субстратов в акватории государственного природного заповедника Утриш (Чёрное море) // *Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России* : материалы XX Международной научной конференции, Махачкала, 6–8 ноября 2018 г. Махачкала : Типография ИПЭ РД, 2018. С. 594–596. [Makarov M. V., Kovaleva M. A. Taksotsen Mollusca obrastanii estestvennykh tverdykh substratov v akvatorii gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika Utrish (Chernoe more). In: *Biologicheskoe raznoobrazie Kavkaza i Yuga Rossii* : materialy XX Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, Makhachkala, 6–8 November, 2018. Makhachkala : Tipografiya IPE RD, 2018, pp. 594–596. (in Russ.)]
 21. Мамась Н. Н., Андрияш Е. Н., Морозова А. Н. Оценка влияния сточных вод г. Новороссийска на качество воды в Цемесской бухте // *Экологический вестник Северного Кавказа*. 2012. Т. 8, № 4. С. 67–74. [Mamas N. N., Andriyash E. N., Morozova A. N. Evaluation influence of sewage water of Novorossiysk city on water quality in Tsemes Bay. *Ekologicheskii vestnik Severnogo Kavkaza*, 2012, vol. 8, no. 4, pp. 67–74. (in Russ.)]
 22. Модина М. А., Кузнецов М. А. К вопросу о геологическом разнообразии пляжей черноморского побережья в районе города Новороссийска // *Вестник государственного морского университета имени адмирала Ф. Ф. Ушакова*. 2021. № 2 (35). С. 15–18. [Modina M. A., Kuznetsov M. A. On the question of the Black Sea coast geological diversity in the Novorossiysk city beaches area. *Vestnik gosudarstvennogo morskogo universiteta imeni admirala F. F. Ushakova*, 2021, no. 2 (35), pp. 15–18. (in Russ.)]
 23. Никифоров Д. Н., Шевченко И. А. Растительность береговых обрывов черноморского побережья Краснодарского края на отрезке Джанхот – Прасковеевка // *Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России* : материалы XVII Международной научной конференции, Нальчик, 5–6 ноября 2015 г. Нальчик : Типография ИПЭ РД, 2015. С. 173. [Nikiforov D. N., Shevchenko I. A. Rastitel'nost' beregovykh obryvov chernomorskogo poberezh'ya Krasnodarskogo kraia na otrezke Dzhankhot – Praskoveevka. In: *Biologicheskoe raznoobrazie Kavkaza i Yuga Rossii* : materialy XVII Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, Nalchik, 5–6 November, 2015. Nalchik : Tipografiya IPE RD, 2015, pp. 173. (in Russ.)]
 24. *Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения* : приказ Минсельхоза России от 13.12.2016 № 552 [в ред. от 22.08.2023]. [Ob utverzhdenii normativov kachestva vody vodnykh ob'ektov rybokhozyaistvennogo znacheniya, v tom chisle normativov predel'no dopustimyykh kontsentratsii vrednykh veshchestv v vodakh vodnykh ob'ektov rybokhozyaistvennogo znacheniya : prikaz Minsel'khoza Rossii ot 13.12.2016 no. 552 [v red. ot 22.08.2023]. (in Russ.)]. URL: <https://docs.cntd.ru/document/420389120> [accessed: 02.09.2023].
 25. Синегуб И. А. Макрозообентос прибрежных вод острова Змеиный (Чёрное море) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 2001. № 2. С. 301–315. [Sinegub I. A. Makrozoobentos pribrezhnykh vod ostrova Zmeinyi (Chernoe more). *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*, 2001, no. 2, pp. 301–315. (in Russ.)]
 26. Синегуб И. А. Макрофауна зоны верхней сублиторали скал в Чёрном море у Карадага

- // *Карадаг. Гидробиологические исследования* : сборник научных трудов, посвящённый 90-летию Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины / под ред. А. Л. Морозовой, В. Ф. Гнубкина. Симферополь : СОНАТ, 2004. Кн. 2. С. 121–132. [Sinigub I. A. Makrofauna zony verkhnei sublitorali skal v Chernom more u Karadaga. In: *Karadag. Hydrobiological Observations* : scientific works dedicated to the 90th anniversary of T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station and 25th anniversary of Karadag Natural Reserve of Ukrainian National Academy of Sciences. Simferopol : SONAT, 2004, book 2, pp. 121–132. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/412>
27. Терентьев А. С. Биocenоз *Modiolus adriaticus* в Керченском предпроливье Чёрного моря // *Гидробиологический журнал*. 2008. Т. 44, № 2. С. 27–35. [Terentyev A. S. Biocenosis *Modiolus adriaticus* in Kerch pre-strait of the Black Sea. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 44, no. 2, pp. 27–35. (in Russ.)]
28. Терентьев А. С. Моллюски Керченского пролива // *Актуальные вопросы современной малакологии* : сборник научных трудов всероссийской научной конференции с международным участием, посвящённой 100-летию юбилею И. М. Лихарева и П. В. Матёкина, Белгород, 1–3 ноября 2017 г. Белгород : Издат. дом «Белгород», 2017. С. 97–101. [Terentyev A. S. Mollyuski Kerchenskogo proliva. In: *Aktual'nye voprosy sovremennoi malakologii* : sbornik nauchnykh trudov vserossiiskoi nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashchenoi 100-letnemu yubileyu I. M. Likhareva i P. V. Matekina, Belgorod, 1–3 November, 2017. Belgorod : Izdat. dom “Belgorod”, 2017, pp. 97–101. (in Russ.)]
29. *Техногенное загрязнение и процессы естественного самоочищения прикавказской зоны Чёрного моря* / гл. ред.: И. Ф. Глумов, М. В. Кочетков ; Московский государственный университет. Москва : Недра, 1996. 502 с. [*Tekhnogennoe zagryaznenie i protsessy estestvennogo samoochishcheniya prikavkazskoi zony Chernogo morya* / M. V. Kochetkov, A. V. Komarov (Eds) ; Moscow State University. Moscow : Nedra, 1996, 502 p. (in Russ.)]
30. Теубова В. Ф. Эколого-фитоценотическая характеристика макрофитобентоса Новороссийской бухты (Чёрное море) // *Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Серия: Естественные науки*. 2010. № 6 (160). С. 78–84. [Teubova V. F. The ecological and phytocenotic characteristic of macrophytobenthos of the Novorossiysk Bay (Black Sea). *Izvestiya vuzov. Severo-Kavkazskii region. Seriya: Estestvennye nauki*, 2010, no. 6 (160), pp. 78–84. (in Russ.)]
31. Фащук Д. Я. *Чёрное море: географо-экологический «портрет»* : иллюстрированное научно-справочное пособие. Москва : ГЕОС, 2019. 312 с. [Fashchuk D. Ya. *Chernoe more: geografo-ekologicheskii “portret”* : illyustrirovannoe nauchno-spravochnoe posobie. Moscow : GEOS, 2019, 312 p. (in Russ.)]
32. Хайленко Е. В. К познанию фауны беспозвоночных акватории заповедника «Мыс Мартьян» // *Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян»*. 2019. № 10. С. 115–129. [Khajlenko E. V. Materials for the study of invertebrates in “Cape Martyan” Nature Reserve. *Nauchnye zapiski prirodnogo zapovednika “Mys Mart’jan”*, 2019, no. 10, pp. 115–129. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.36305/2413-3019-2019-10-115-129>
33. Щербина В. Г. Базовое состояние макрозообентоса в биocenозах сочинского побережья // *Экологический вестник Северного Кавказа*. 2010. Т. 6, № 1. С. 52–61. [Scherbina V. G. Base state of macrozoobenthos in biocenoses of the Sochi coast. *Ekologicheskii vestnik Severnogo Kavkaza*, 2010, vol. 6, no. 1, pp. 52–61. (in Russ.)]
34. Яковлева А. М. *Панцирные моллюски морей СССР (Loricata)*. Москва ; Ленинград : АН СССР, 1952. 107 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук СССР ; № 45). [Yakovleva A. M. *Pantsyrnye mollyuski morei SSSR (Loricata)*. Moscow ; Leningrad : AN SSSR, 1952, 107 p. (Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zoologicheskim institutom Akademii nauk SSSR ; no. 45). (in Russ.)]
35. Aguilera M., Navarrete S., Broitman B. Differential effects of grazer species on periphyton of a temperate rocky shore. *Marine Ecology Progress Series*, 2013, vol. 484, pp. 63–78. <https://doi.org/10.3354/meps10297>

36. GBIF: Global Biodiversity Information Facility : site. URL: <https://www.gbif.org/> [accessed: 12.04.2023].
37. Currie D. R. *Morphological and Physiological Variation in *Lepidochitona cinereus* (Mollusca: Polyplacophora)*. BSc thesis. Edinburgh : Scotland Heriot-Watt University, 1984, 61 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.29537.12647>

ABOUT THE FINDING OF *LEPIDOCHITONA CINEREA* (LINNAEUS, 1767) IN THE TSEMES BAY (THE BLACK SEA)

V. Solyannikov and M. Stepanov

Saratov State University, Saratov, Russian Federation

E-mail: lacrimas.777@mail.ru

Chitons inhabiting natural hard substrates in the Tsemes Bay pseudolittoral from the central beach of Novorossiysk to the Cape Khako were investigated in summer and winter periods of 2022–2023. For the first time in the Tsemes Bay, a local population of *Lepidochitona cinerea* (Linnaeus, 1767) (Polyplacophora, Tonicellidae) was recorded on substrates of sedimentary origin. It is a rare species, and over the past 70 years, it was found in waters of the North Caucasus only three times. We registered 34 *L. cinerea* specimens with a maximum shell length of 8 mm. The age of the largest individuals (three years) was determined by the annual rings of the apex of the first shell shield. The species is distributed in the upper horizon of the Cape of Love pseudolittoral and is confined to supralittoral baths. A similar biotope, where the chiton was found as well, was discovered in 50 km from the Tsemes Bay. As assumed, the occurrence of the mollusc in the water area is precisely due to the presence of this bionomic type of habitat – supralittoral baths which are not expressed in other study sites of the bay. The aim of the research is to describe *L. cinerea* populations in a previously unspecified biotope for this species and to identify the features of this biotope and its possible effect on the chiton occurrence. Information on the geographic distribution and biotopic confinement of the species was updated. The effect of ecological, hydrochemical, and geomorphological features of the biotope on *L. cinerea* occurrence was considered.

Keywords: *Lepidochitona cinerea*, pseudolittoral, supralittoral baths, Tsemes Bay, Black Sea

УДК [551.465:581.526.325](269.4)“322”

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЕРМОХАЛИННЫХ ПАРАМЕТРОВ И СОСТАВА ФИТОПЛАНКТОНА ЗАПАДНОЙ АНТАРКТИКИ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

© 2024 г. Д. Ю. Шаравин, П. Г. Беляева

Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, Пермь, Российская Федерация
E-mail: dima-sharavin@yandex.ru

Поступила в редакцию 03.10.2022; после доработки 11.01.2023;
принята к публикации 19.02.2024; опубликована онлайн 20.05.2024.

В результате исследования пространственной изменчивости термохалинных характеристик (температура, солёность и растворённый кислород) и структуры фитопланктона (состав, численность и биомасса) Южного океана в летний период получены новые данные для малоизученного региона Антарктики — разрезом вдоль восточной границы моря Росса по меридиану 156° з. д. (P1, протяжённость 35 км, 6 станций) и вблизи станции Русская (P2, 87 км, 13 станций), а также одиночной станции (район острова Рузвельт) и пролива Брансфилд (P3, 118 км, 11 станций). Актуальность анализа этого региона обусловлена его расположением на границе шельфа и материкового склона с разными параметрами температуры и структуры вод. В поверхностных водах P1 и P2 выявлены низкая солёность и различные температурные характеристики — более низкие значения на P2 (–1,5 °C) и более высокие на P1 (0 °C). Для вод пролива Брансфилд (P3) получены типичные данные по солёности и содержанию кислорода, но несколько повышенные значения температуры (до +2 °C). На одиночной станции зарегистрирована относительно пресная, холодная и насыщенная кислородом вода верхнего 100-метрового слоя и отмечены низкие значения температуры придонной части, а также высокая минерализация. В составе фитопланктона исследованных районов определены 48 таксонов микроводорослей из 5 отделов (Bacillariophyta — 38, Dinophyta, Cyanoprokaryota и Chrysophyta — по 3, Haptophyta — 1) и 1 таксон макрофитов (Rhodophyta). Максимальное сходство видового состава фитопланктона (в среднем 43 %) характерно для шельфовых станций разных районов. Общая численность фитопланктона изученной акватории Южного океана колебалась в пределах 4,3–264,0 тыс. кл.·л^{–1}, биомасса — 0,07–1,18 мг·л^{–1}. Основной вклад в количественные характеристики фитопланктона во всей исследованной акватории вносили диатомовые водоросли, преимущественно представители рода *Fragilariopsis* Hustedt, приуроченные к шельфу и прибрежным районам. При удалении от берега и в открытом море на разрезах P1 и P2 глубже 50 м и в поверхностных водах на разрезе P3 отмечено массовое развитие вида *Phaeocystis antarctica* Karsten (Haptophyta). Для P2 выявлена зависимость численности фитопланктона от температуры и солёности воды.

Ключевые слова: Западная Антарктика, пролив Брансфилд, шельф, пространственная изменчивость, термохалинные параметры, фитопланктон

Южный океан (далее — ЮО) является одним из самых высокопродуктивных в мире, он крайне важен для глобальных циклов вещества на планете [Iida, Odate, 2014; Petrou et al., 2016; Varela et al., 2002]. За последние десятилетия температура в этом регионе повысилась более чем на 1 °C [Mangoni et al., 2017]. В водах, омывающих Антарктический полуостров, подобная температурная тенденция выражена наиболее сильно, что способствует разрушению

шельфовых ледников, отступлению ледового барьера, обнажению новых береговых местообитаний, а также изменению физико-химических свойств водной толщи и трансформации морских пищевых сетей [Mendes et al., 2012; Rozema et al., 2017].

Примерно 60 % поверхности ЮО свободны ото льда в течение всего года, и в этих водах лимитирующими первичную продукцию факторами являются освещённость и доступность железа и фосфора. Продуктивность водных масс остальных 40 % поверхности ЮО (~ 19 млн км²) сильно зависит от сезонного ледового покрова и регулируется сроками его отступления, обеспечивая 5–30 % первичной годовой продукции [Biggs et al., 2019; Moreau et al., 2020; Petrou et al., 2016]. Зональное распределение льда по широте, в свою очередь, влияет на места обитания фитопланктона и зоопланктона [Iida, Odate, 2014]. В богатых питательными веществами прибрежных водах Антарктики в составе фитопланктона выявлено 350 видов водорослей, а плотность клеток при цветении достигает 10⁸ на 1 л [Deppeler, Davidson, 2017].

Накоплен значительный объём данных о пространственном и сезонном распределении, а также о биоразнообразии фитопланктона вод ЮО к западу от Антарктического полуострова (Южные Шетландские острова, пролив Брансфилд и море Беллинсгаузена). Достаточно полная исследованность западной части моря Росса и эпизодическая — моря Амундсена обусловлены наличием стабильных полыней в летний период, а также расположением поблизости круглогодичных антарктических станций. Малоизученным остаётся фитопланктон акватории от мыса Колбек (полуостров Эдуарда VII, 158° з. д.) до мыса Дарт (западная часть моря Амундсена, 126° з. д.) между морями Росса и Амундсена, в районе станции Русская, где и были выполнены наши исследования на разрезах P1 и P2. Данный район интересен с океанографической точки зрения: он расположен в области, разграничивающей различные по температуре и структуре вод (на шельфе и материковом склоне) части Антарктики; также он испытывает влияние океанических и атмосферных циркуляций [Антипов и др., 2020].

Работа посвящена изучению пространственной изменчивости термохалинных параметров, состава и распределения фитопланктона Западной Антарктики в тихоокеанском секторе Южного океана от бухты Китовая (район острова Рузвельт) до мыса Бёркс (район станции Русская), а также в проливе Брансфилд в летний сезон.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Океанографические и альгологические наблюдения выполнены в ходе 65-й Российской антарктической экспедиции на НЭС «Академик Трёшников» с 06.02.2020 по 10.03.2020. По маршруту судна исследованы малоизученные акватории Западной Антарктики: станция 3 в юго-восточной части моря Росса (бухта Китовая) в 12 км севернее острова Рузвельт (78°41.13' ю. ш., 163°42.58' з. д., 06.02.2020); разрез 1 (P1), протяжённостью 35 км, состоявший из 6 станций, вдоль восточной границы моря Росса у мыса Колбек полуострова Эдуарда VII по меридиану 156° з. д. (07.02.2020); разрез 2 (P2), длиной 87 км, состоявший из 13 станций, в 450 км восточнее P1 (вблизи станции Русская), в 36 км от фронта шельфового ледника Корделла Халла, пересекавший практически весь шельф, относительно узкий в этом регионе (24.02.2020). Также в проливе Брансфилд (район антарктической станции Беллинсгаузен, 09.03.2020–10.03.2020) был выполнен 118-километровый разрез 3 (P3), состоявший из 11 станций. Схема района исследований приведена на рис. 1.

Глубоководные океанографические наблюдения проводили на 34 станциях с использованием зондирующего комплекса SBE 19plus (Sea-Bird Scientific), оборудованного рамой для крепления батометров, который позволяет получать непрерывные данные профилей температуры, солёности и давления на глубинах до 6000 м. Исходя из изменений температуры и солёности, для всех станции (с 5–8 горизонтов) определяли растворённый кислород сразу после поднятия батометра йодометрически, по методу Винклера [Шишкина, 1974].

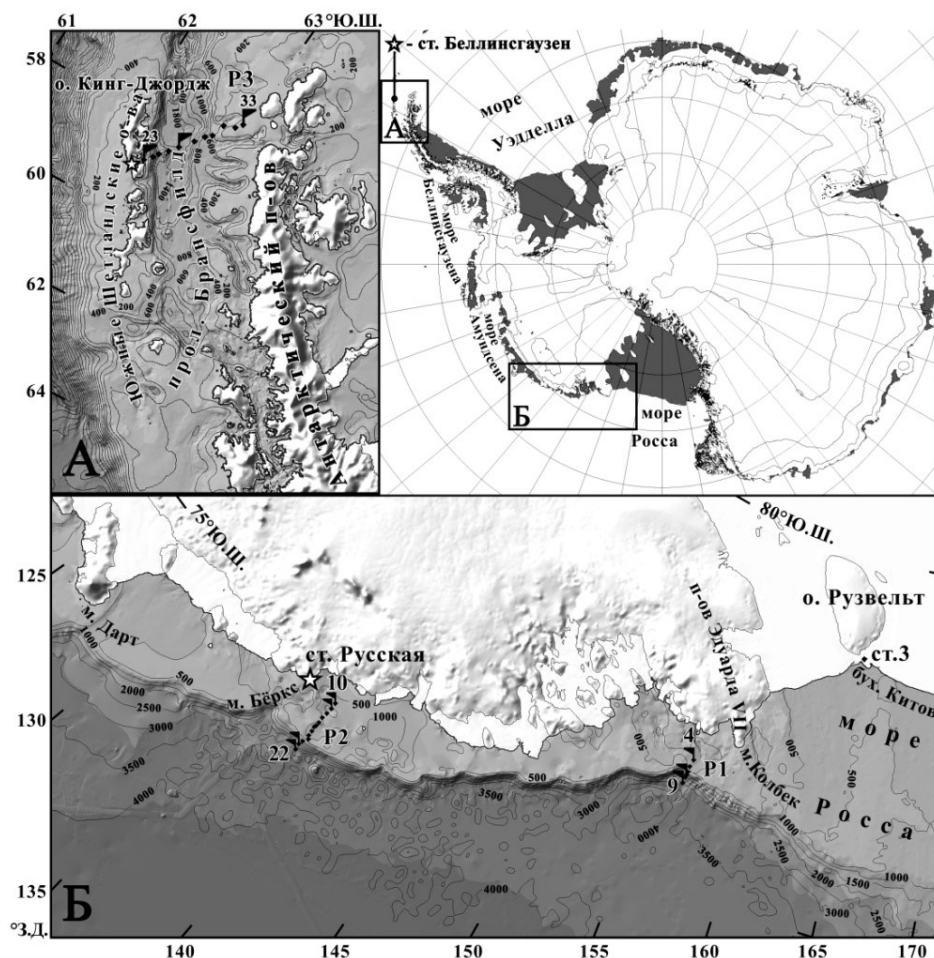


Рис. 1. Карта районов проведения исследований в Южном океане. А — разрез 3; Б — разрезы 1 и 2 и станция 3

Fig. 1. Map of the study area in the Southern Ocean. A, transect 3; Б, transects 1 and 2 and station 3

Пробы воды объёмом 1–1,5 л сгущали с помощью воронки обратной фильтрации с использованием мембранных фильтров «Владипор» с диаметром пор 3,0 мкм и фиксировали формалином до конечной концентрации 1–2 %. На каждой станции отбор проб фитопланктона проводили батометрическим методом (подповерхностный слой, 10 м, 50 м, 100 м, а для ст. 10, 11 и 22 также 200 м). Данные по фитопланктону с глубины более 100 м в работе не учитывали в связи с их разрозненностью и с незначительной встречаемостью клеток водорослей. Обработку проб проводили в камере Нажотта объёмом 0,01 мл. Биомассу определяли счётно-объёмным методом. Постоянные препараты диатомовых водорослей готовили методом холодного сжигания смесью серной кислоты и хромовокислого калия с последующей заливкой высокопреломляющей смолой Naphrax [Методика изучения биогеоценозов, 1975]. Пробы анализировали под световым микроскопом Axiostar Plus (Carl Zeiss, Германия) при увеличении $\times 400$ и $\times 1000$ (масляная иммерсия). Доминантными считали виды с численностью ≥ 10 %. Таксономическую принадлежность водорослей различных групп устанавливали по определителям и публикациям о планктонной флоре Южного океана [Герасимюк, 2008; Гогорев, 2010, 2013; Carmelo, 1997; Cefarelli et al., 2010; Gogorev, Samsonov, 2016; Hoppenrath et al., 2009]. Оценку сходства видового состава фитопланктона проводили, используя коэффициент Сёренсена — Чекановского [Мэгарран, 1992]. Полученные данные обработали в программах SBE Data Processing [Sea-Bird Scientific, 2023] и Surfer 11 [2023], а также в статистическом пакете R для MS Office Excel [Новаковский, 2016].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрологические особенности. Слой на одиночной ст. 3 до глубины 100 м характеризовался наличием наиболее тёплых ($-1,19\text{ }^{\circ}\text{C}$), наименее солёных (32,8 PSU) и наиболее богатых кислородом ($7,7\text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$) вод. В более глубоких горизонтах солёность увеличивалась (до 34,24 PSU), а температура и содержание кислорода снижались (до $-1,93\text{ }^{\circ}\text{C}$ и $6,39\text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$ соответственно) (рис. 2).

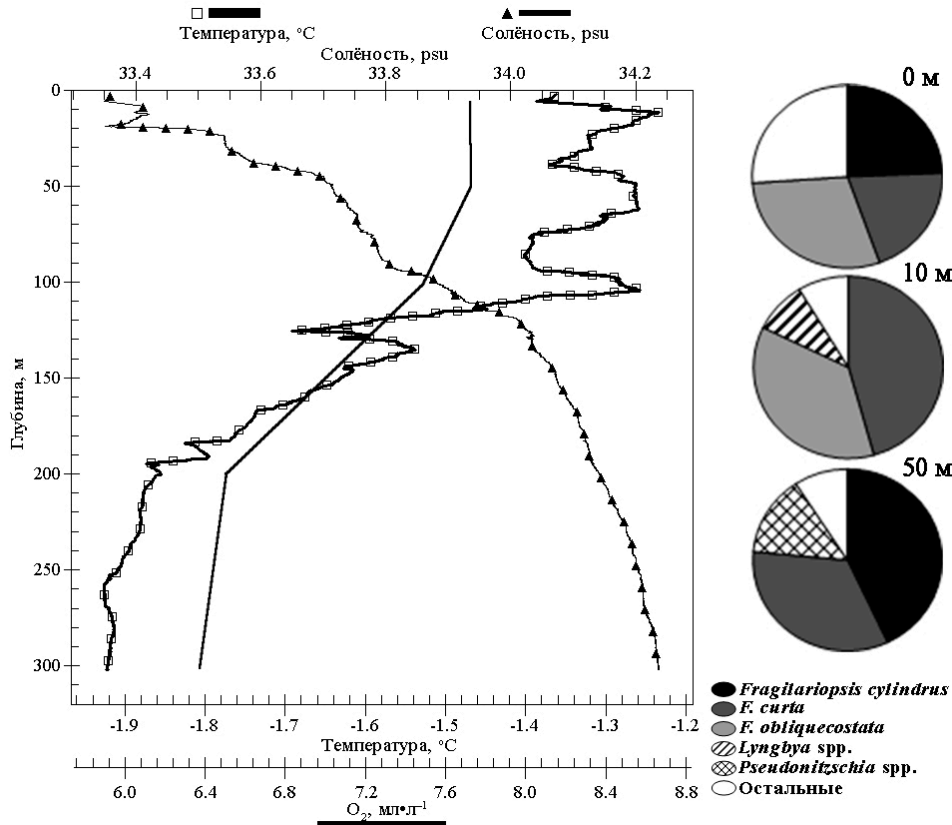


Рис. 2. Профиль вертикального распределения параметров температуры, солёности и концентрации кислорода, а также таксономический состав фитопланктона (на глубине до 50 м) на станции 3, район острова Рузвельт

Fig. 2. Vertical profile of temperature, salinity, and oxygen concentration at station 3 and phytoplankton taxonomic composition (in the upper 50-m layer), Roosevelt Island area

Верхний 500-метровый слой разреза P1 представлен водными массами с минимальной температурой до $-1,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ и солёностью 34 PSU и ниже. При этом он более насыщен кислородом ($> 6\text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$), чем слой циркумполярной глубинной воды ($4\text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$). На глубине до 50 м вода имела температуру около $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ при высоком содержании кислорода, $7,4\text{--}7,7\text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$. Существенная глубина перемешивания и одновременно низкая солёность верхнего горизонта позволяют объяснить большую мощность слоя влиянием продолжительных сильных ветров, характерных для региона (рис. 3).

P2 характеризовался более сложным рельефом дна, чем P1 (см. рис. 3). Здесь отмечены как локальные депрессии (с глубиной более 1000 м) в начале разреза, так и относительно мелководные участки (глубина до 400 м) в середине. Данный район, от мыса Колбек у восточной границы моря Росса до мыса Бёркс, имеет относительно узкий шельф и самый большой уклон материкового склона в западном секторе Антарктики [Антипов и др., 2020].

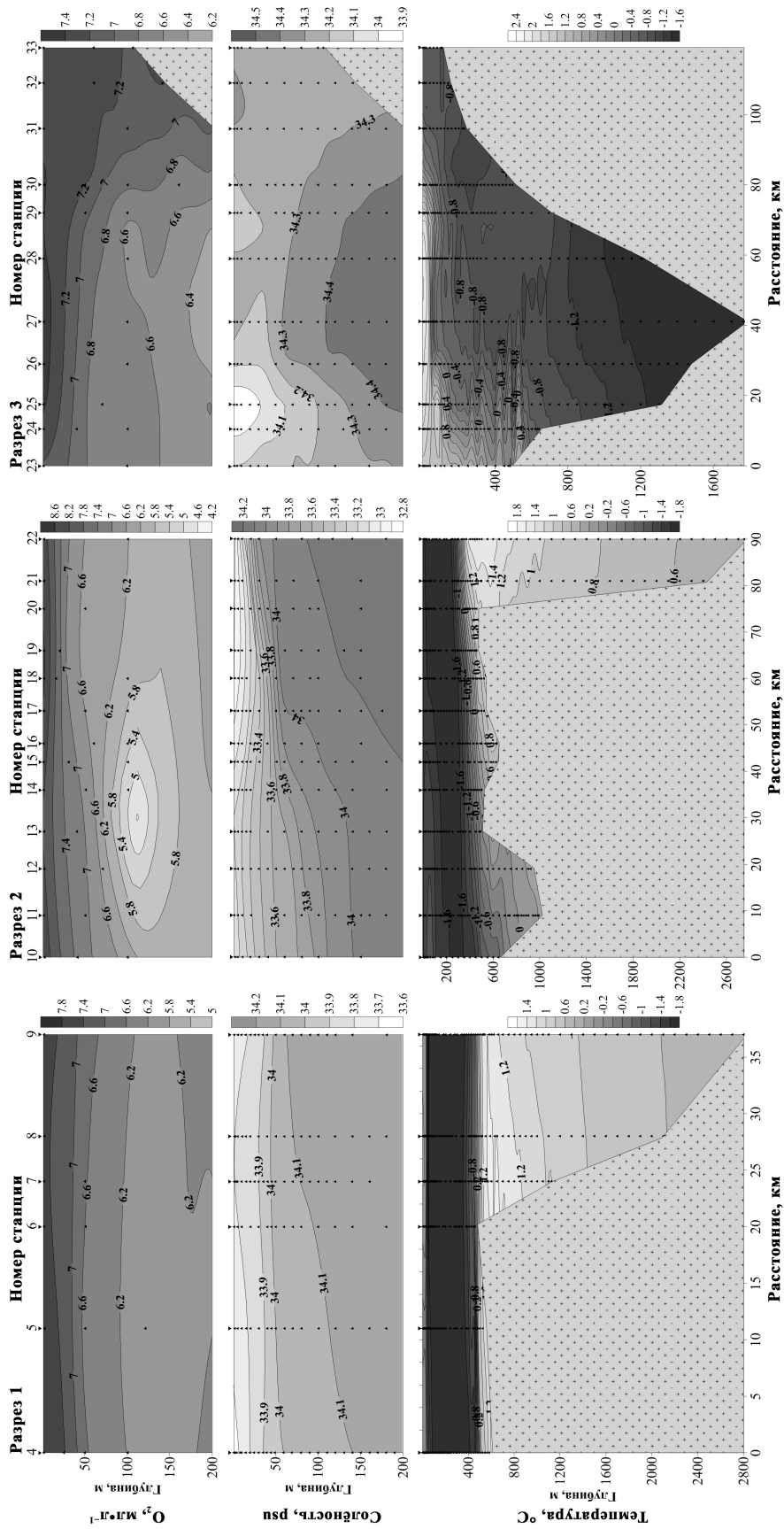


Рис. 3. Распределение параметров солёности (PSU), температуры (°C) и содержания кислорода (мл·л⁻¹) вдоль разрезов 1, 2 и 3. Содержание кислорода и солёность приведены до глубины 200 м

Fig. 3. Salinity (PSU), temperature (°C), and oxygen content (mL·L⁻¹) along transects 1, 2, and 3. Oxygen content and salinity are given down to depth of 200 m

Холодный (до $-1,79$ °C) слой с содержанием кислорода от 5 до 7 мл·л⁻¹ доходил на P2 до глубины 400–500 м. Слой водной массы до 50 м был более тёплым, особенно в створе разреза, с большим содержанием растворённого кислорода (8,0–8,7 мл·л⁻¹) и наименьшей минерализацией (32,8 PSU). Максимум температуры ($+1,56$ °C) и солёности (34,7 PSU) на разрезе наблюдали на расстоянии около 20 км от бровки, на глубине 450 м, при относительно низком содержании кислорода, $\sim 4,4$ мл·л⁻¹.

Район ЮО у северной оконечности Антарктического полуострова (P3, пролив Брансфилд) характеризовался неравномерным распределением термохалинных параметров. Кроме того, он отличался большим количеством островов и сложной топографией дна (рис. 1, 3).

На глубине до 100 м водные массы с температурой выше 0 °C были распространены практически до южного берега пролива. В северной части разреза преобладали тёплые (0...+2 °C), менее солёные и менее насыщенные кислородом воды, поступающие с юго-запада, из моря Беллинсгаузена. Положительные температуры сохранялись в водной толще глубиной до 500 м на протяжении 15 км от створа. В диапазоне 300–500 м насыщение кислородом составило 4,8–5,5 мл·л⁻¹ при минерализации 34,6 PSU. Холодные воды моря Уэдделла господствовали в районе, примыкающем к Антарктическому полуострову. В целом поверхностный слой характеризовался солёностью 34,0–34,5 PSU и содержанием кислорода 7,2–7,5 мл·л⁻¹, причём в южной части пролива этот слой простирался до большей глубины (рис. 3). Максимальная глубина на разрезе достигала 1770 м; воды были солёными (34,55 PSU) и относительно насыщенными кислородом (6,5–6,7 мл·л⁻¹), температура составляла $-1,5$ °C.

Пространственное распределение фитопланктона. Фитопланктон исследованных районов ЮО был представлен 49 видами и внутривидовыми таксонами водорослей. Отдел Bacillariophyta включал 38 представителей, из них наиболее разнообразен был род *Fragilariopsis* Hustedt: *Fragilariopsis curta* (Van Heurck) Hustedt, *F. cylindrus* (Grunow ex Cleve) Helmcke et Krieger, *F. ritscheri* Hustedt, *F. obliquecostata* (Van Heurck) Heiden, *F. rhombica* (O'Meara) Hustedt, *F. pseudonana* (Hasle) Hasle, *F. separanda* Hustedt и *F. kerguelensis* (O'Meara) Hustedt. Кроме того, в планктоне присутствовали Dinophyta, Цианопрокариота и Chrysophyta — по 3 представителя, а также Naptophyta и предположительно Rhodophyta — по 1 таксону. На станциях разрезов P1 и P2 и на одиночной ст. 3 набор видов водорослей в целом типичен для прибрежных районов Антарктиды: зарегистрированы виды родов *Fragilariopsis*, *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo, *Azpeitia* M. Peragallo, *Actinocyclus* Ehrenberg, *Thalassiosira* Cleve, *Chaetoceros* Ehrenberg, *Corethron* Castracane, *Porosira* Jørgensen и *Eucampia* Ehrenberg. Наибольшее богатство видов характерно для поверхностных горизонтов при преобладании диатомовых водорослей (табл. 1). На P1 разнообразие сообществ фитопланктона снижалось по направлению от шельфа (ст. 4) к бровке (ст. 7) и к глубоководному району (ст. 9). На P2 разнообразие видового состава увеличивалось от южной ст. 10, в 35 км от фронта шельфового ледника Корделла Халла, к ст. 22, расположенной в глубоководной части. Здесь отмечен наиболее однородный состав фитопланктона (оценка сходства 58 % по коэффициенту Сёренсена — Чекановского). На P3 выявлено всего 17 таксонов водорослей, из них 12 — представители диатомовых. Минимальное разнообразие (по 3 вида) диатомей зафиксировано на ст. 23 и 27. На всех станциях этого разреза в водной толще отмечены обрывки талломов макрофитов, предположительно из рода *Helminthora* J. Agardh (Rhodophyta). Сходство фитопланктона по станциям разреза очень низкое — 17 %.

Для станций, однотипных по расположению относительно шельфа, на разных разрезах сходство видового состава фитопланктона максимально на шельфе — (43 ± 7) % (диапазон 23–64 %). Между станциями, находящимися в районе бровки, сходство ниже — (33 ± 5) % (диапазон 30–50 %). На глубоководных станциях оно минимально — (20 ± 1) % (диапазон 19–22 %) (рис. 4).

Сравнение состава фитопланктона внутри разрезов показало его сходство на глубоководных станциях и в районе бровки на уровне 30 %, на шельфовых и глубоководных станциях — 31 % (до 56 %), на шельфовых и станциях в районе бровки — 38 % (до 72 %).

Таблица 1. Состав фитопланктона на разных станциях разрезов 1–3 и на одиночной станции

Table 1. Phytoplankton composition at different stations of transects 1–3 and at the single station

Район	Номер станции	Число видов				Всего
		Bacillariophyta	Haptophyta	Rhodophyta	Прочие	
Разрез 1	4	18	1	–	2	21
	7	7	1	–	3	11
	9	6	–	–	3	9
	4–9	29	1	–	5	35
Разрез 2	10	16	–	–	–	16
	11	14	–	–	1	15
	21	20	–	–	2	22
	22	19	1	–	–	20
	10–22	30	1	–	3	34
Разрез 3	23	3	1	1	3	8
	27	3	1	1	–	5
	33	7	–	1	2	10
	23–33	12	1	1	3	17
Одиночная станция	3	11	–	–	1	12
Общее		38	1	1	9	49

Численность фитопланктона исследованной акватории ЮО колебалась в пределах 4,3–264,0 тыс. кл.·л⁻¹, биомасса — 0,07–1,18 мг·л⁻¹; основной вклад вносили диатомовые водоросли. Особенно высокие значения численности и биомассы выявлены на ст. 21 (P2) в менее солёных поверхностных слоях (рис. 5). Увеличение численности клеток на глубине 50 м отмечено на ст. 7 (P1) на границе слоёв с разной температурой и на ст. 11 (P2).

На ст. 3 основной вклад в численность (39 тыс. кл.·л⁻¹) и биомассу (0,10 мг·л⁻¹) фитопланктона вносили диатомеи рода *Fragilariopsis* (74 % общей численности). В поверхностном слое зафиксированы максимальные значения. К горизонту 50 м они снижались в 1,5 раза.

Средние значения численности фитопланктона на P1 составляли (107,4 ± 27,7) тыс. кл.·л⁻¹ при биомассе (0,55 ± 0,26) мг·л⁻¹. Кроме представителей рода *Fragilariopsis*, обильным развитием характеризовались *Corethron pennatum* (Grunow) Ostensfeld, *Thalassiosira lentiginosa* (Janisch) Fryxell и *Thalassiosira antarctica* Comber. Распределение сообщества фитопланктона, сформированного диатомеями и *Phaeocystis antarctica* Karsten (Haptophyta), в поверхностном слое воды показало резкое падение общей численности водорослей в середине разреза над склоном на ст. 7 и её увеличение на ст. 9. В середине разреза (ст. 7) на глубине 50 м зафиксирован пик развития микроводорослей (рис. 5), там численность была на 29 % сформирована *Ph. antarctica*.

В акватории P2 численность фитопланктона варьировала от 100 до 250 тыс. кл.·л⁻¹, биомасса — от 0,44 до 1,18 мг·л⁻¹. Максимальные значения отмечены над склоном (ст. 21) в поверхностном слое. Для всего разреза характерно массовое развитие представителей родов *Fragilariopsis* и *Thalassiosira*, а также видов *Pseudo-nitzschia seriata* (Cleve) H. Peragallo и *Thalassionema synedriforme* (Greville) Hasle. *Ph. antarctica* выявлен только на конечной станции разреза (ст. 22) на глубине более 50 м, где формировал 25 % численности фитопланктона.

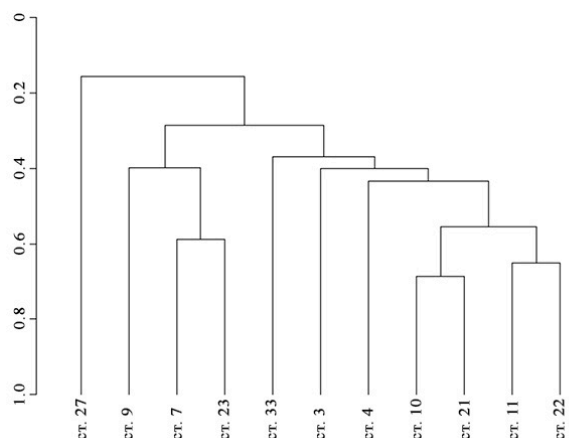


Рис. 4. Дендрограмма сходства видового состава микроводорослей на станциях районов исследования

Fig. 4. Similarity tree of algal species composition at the stations of the study area

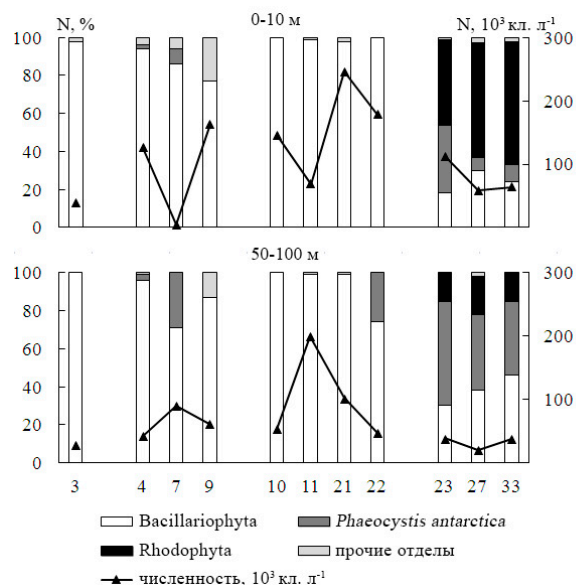


Рис. 5. Вклад Bacillariophyta, Rhodophyta и Haptophyta (в %) в общую численность фитопланктона на станциях районов исследования на горизонтах 0–10 и 50–100 м

Fig. 5. Bacillariophyta, Rhodophyta, and Haptophyta contribution (in %) into total abundance of phytoplankton at the stations of the study area in 0–10-m and 50–100-m layers

Средняя численность фитопланктона на РЗ составила $(73,1 \pm 16,4)$ тыс. кл.·л⁻¹ при биомассе $(0,09 \pm 0,01)$ мг·л⁻¹. Наиболее высокие показатели количественного развития микроводорослей зафиксированы на шельфе в северной части разреза (ст. 23), где в поверхностном слое основной вклад вносили представители Rhodophyta (45 %) и *Ph. antarctica* (36 %). На глубине 50 м вид *Ph. antarctica* формировал 55 % численности, а диатомовые водоросли (из родов *Fragilariopsis*, *Thalassiosira* и *Azpeitia*) — около 30 %, при этом доля красных водорослей на данной глубине стремительно падала (см. рис. 5).

Анализ связи степени развития фитопланктона и гидролого-гидрохимических параметров водных масс ЮО позволил выявить отрицательные зависимости плотности клеток водорослей от температуры и солёности воды (табл. 2). Коэффициенты корреляции значимы для связи численности фитопланктона и температуры воды на Р2 для поверхностных горизонтов и на Р1 и Р3 в столбе воды до 50 м.

Таблица 2. Коэффициенты корреляции гидролого-гидрохимических характеристик и численности фитопланктона районов исследования

Table 2. Correlation coefficients of thermohaline characteristics and phytoplankton abundance in the study area

Численность фитопланктона	Температура, °С	O ₂ , мг·дм ⁻³	Солёность, мг·дм ⁻³
Разрез 1, поверхность	-0,34	0,12	-0,98*
Разрез 1, средняя по горизонтам	-0,97*	0,37	-0,92*
Разрез 2, поверхность	-0,90*	0,25	-0,89*
Разрез 2, средняя по горизонтам	-0,43	0,81	-0,71*
Разрез 3, поверхность	0,42	-0,65	-0,91*
Разрез 3, средняя по горизонтам	-0,89*	0,41	-0,87*

Примечание: * — результаты достоверны при $p \leq 0,05$.

Note: * denotes results significant at $p \leq 0.05$.

Для всех разрезов — как для поверхностного слоя, так и для столба воды в целом — выявлена значимая зависимость численности фитопланктона от солёности, причём коэффициент корреляции для разных станций изменялся от $-0,63$ до $-0,98$. Коэффициенты корреляции численности водорослей с концентрацией растворённого в воде кислорода не были достоверными. Корреляционный анализ показал также закономерное увеличение богатства видов на станциях P2 с более низкой концентрацией солей ($0,79; p \leq 0,05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

В последние годы существенно возрос объём данных по гидрологическим параметрам и структуре фитопланктона в акватории моря Амундсена [Bett et al., 2020; Jenkins et al., 2018; Mattson et al., 2012; Schofield et al., 2015; The Amundsen Sea Expedition, 2018] и моря Росса, особенно западной его части [Andreoli et al., 1995; Fonda et al., 2005; Guo et al., 2021; Kaufman et al., 2017; Mangoni et al., 2017; Mosby, 2013; Porter et al., 2019; Shields, 2007].

Опреснённая вода с более низкой температурой и высоким содержанием кислорода, по сравнению с таковыми по литературным данным (летом солёность обычно варьирует в пределах от 34,0 до 34,8 PSU, температура — от -1 до $+1$ °C), зарегистрирована на ст. 3, в непосредственной близости к шельфовому леднику [Mattson et al., 2012; Porter et al., 2019; Shields, 2007]. Для придонной части шельфа моря Росса (ст. 3), удалённой от желобов и затоков циркумполярной глубинной воды, низкие температуры вполне характерны, в отличие от невысокой минерализации [Porter et al., 2019].

Образование переохлаждённой плотной антарктической шельфовой воды между морями Росса и Амундсена (P1 и P2) не отмечено по данным 59-й и 65-й Российской антарктической экспедиции (2014 г.) [Антипов и др., 2020]. В зону P1 на шельф поступает солёная, но относительно тёплая циркумполярная глубинная вода, приносимая Антарктическим циркумполярным течением. Низкая солёность районов P1 и P2, зарегистрированная в 65-м рейсе НЭС, указывает, скорее всего, на длительное ветровое перемешивание и связана, возможно, с интенсивным таянием льда под влиянием модифицированной циркумполярной глубинной воды [Антипов и др., 2020; Schofield et al., 2015]. Также поступление этих водных масс может служить дополнительным источником биогенных элементов и способствовать массовому цветению, наблюдаемому в районе полыней моря Амундсена [Schofield et al., 2015]. Именно для фитопланктона на P1 и P2 нами выявлены самые высокие значения численности и биомассы.

Отличительной особенностью районов P1 и P2 является температура 50-метрового слоя — относительно тёплого (до 0 °C) на P1 и более холодного (около $-1,5$ °C) на P2. Отметим, что P2 расположен ближе к морю Амундсена, работы на этом разрезе были выполнены значительно позже. Обозначенные различия термохалинных параметров P1 и P2 определяются, вероятно, циклическостью гидрологических показателей, что указано в ряде публикаций по западному сектору Антарктики [Guo et al., 2021; Jenkins et al., 2018; The Amundsen Sea Expedition, 2018].

Полученные значения гидрологических параметров наиболее изученного района окрестностей Антарктического полуострова и Южных Шетландских островов (P3) согласуются с данными других исследователей [Cefarelli et al., 2011; Dotto et al., 2021; García et al., 2002; Garibotti et al., 2003; Hofmann et al., 1996; Mendes et al., 2012; Rozema et al., 2017; Varela et al., 2002]. Влияние Антарктического циркумполярного течения и приток вод моря Беллинсгаузена обеспечивали температуру выше нуля вплоть до глубины 400 м на протяжении 30 км от створа разреза. Слой мощностью до 200 м с температурой 0...+2 °C простирался практически по всему проливу Брансфилд. Анализ данных для обширного района от острова Элефант до архипелага Палмер, включая пролив Брансфилд, также показал, что самые тёплые воды традиционно сконцентрированы вдоль Южных Шетландских островов. Наиболее солёные водные массы располагаются как вдоль

Южных Шетландских островов, так и у Антарктического полуострова (вероятно, в зависимости от сезонных изменений) [García et al., 2002; Garibotti et al., 2003]. На P3 отмечен температурный максимум на глубине до 200 м, что также было описано ранее [Hofmann et al., 1996]. Прибрежные воды моря Уэдделла (восточнее Антарктического полуострова) солонее и плотнее, чем более тёплые воды вокруг Южных Шетландских островов. В южной части P3 нами зарегистрированы максимумы содержания кислорода вблизи северной части Антарктического полуострова и пролива Жерлаш, обусловленные влиянием водных масс моря Уэдделла [Dotto et al., 2021].

Сообщество фитопланктона в высоких широтах сформировано преимущественно представителями Bacillariophyta и Haptophyta, что типично для ЮО [Гогорев, 2010, 2013; Кузьменко, 2004; Gogorev, Samsonov, 2016; Nissen, Vogt, 2021]. Изменения видового состава и количественных характеристик фитопланктона, зафиксированные в наших исследованиях, могут быть связаны как с разным временем отбора проб (лето для P1 и P2, начало осени для P3) и особенностями расположения разрезов, так и с проникновением в районы работ вод различного происхождения, например циркумполярной глубинной воды или талой воды ледников.

Величины параметров численности и биомассы фитопланктона изученных нами акваторий ЮО не выходят за пределы приводимых в литературе значений от 1×10^3 до 1×10^6 кл. \cdot л $^{-1}$ [Andreoli et al., 1995; Cefarelli et al., 2011; Fonda et al., 2005; Kang, Fryxell, 1993]. Между тем летний сезон исследований характеризуется более узким разбросом величин, причём южным летом численность фитопланктона обычно выше, от 1×10^6 до 1×10^8 кл. \cdot л $^{-1}$ [Cefarelli et al., 2011; Deppeler, Davidson, 2017]. Наибольшей численности в фитопланктоне во всей обследованной нами акватории ЮО достигали диатомовые водоросли. Представители рода *Fragilariopsis* в целом типичны для вод ЮО [Carmelo, 1997; Cefarelli et al., 2010; Kennedy et al., 2019] и обильно развиваются как в толще воды, так и во льду, возле границы льда или в прибрежных районах. Их широкое распространение и развитие отмечены и в наших исследованиях. На некоторых станциях разрезов на глубине более 50 м выявлена высокая численность *Ph. antarctica* (15–39 % общей). По данным предыдущих исследований, интенсивная вегетация этого вида обусловлена его развитием в перемешанных и бедных железом открытых водах ЮО [Mendes et al., 2012; Petrou et al., 2016; Varela et al., 2002], с высокой освещённостью и низкой солёностью преимущественно в поверхностных слоях [Goffart et al., 2000; Schofield et al., 2015]. Сведения о развитии именно диатомовых и гаптофитовых водорослей как в пространстве, так и во времени достаточно широко представлены в литературе [Kang, Fryxell, 1993; Kaufman et al., 2017; Mangoni et al., 2017; Mosby, 2013; Nissen, Vogt, 2021], в частности много данных по центральной части акватории моря Росса [Andreoli et al., 1995; Goffart et al., 2000; Mosby, 2013].

Немногочисленные сведения об альгофлоре P1 и P2 не позволяют пока установить ключевые факторы, влияющие на видовой состав и количественные характеристики фитопланктона. По-видимому, наиболее значимыми являются сезонные сукцессии, которые связаны с доступностью солнечного света, таянием льда и балансом биогенных элементов. Выявлена связь между численностью водорослей и температурой воды на P2 в поверхностном слое (0–10 м), а также с концентрацией солей, что может быть следствием изменений ледовой обстановки и инсоляции.

Неравномерность гидрологических параметров водной толщи P3, связанная с наличием в данном районе притока водных масс морей Беллинсгаузена и Уэдделла, а также с влиянием Антарктического циркумполярного течения, циркумполярной глубинной воды и сезонных изменений, определяет, очевидно, минимальное сходство состава фитопланктона между станциями. Например, по мере удаления от островов и относительно тёплых солёных масс численность фитопланктона уменьшалась на разрезе P3 более чем вдвое. Аналогичные изменения развития фитопланктона в этой акватории и его низкое видовое богатство отмечены и в других

работах [Кузьменко, 2004; Garibotti et al., 2003; Mendes et al., 2012; Varela et al., 2002]. Массовое присутствие обрывков талломов красных водорослей в поверхностном слое воды РЗ отличает полученные нами результаты от имеющихся в литературе и нуждается в дальнейшем изучении.

Заключение. Океанографические данные, включающие результаты гидрофизических исследований и анализа структуры сообществ фитопланктона, которые были получены с борта НЭС «Академик Трёшников» в период 65-й Российской антарктической экспедиции в тихоокеанском секторе Южного океана, пополнили материалы программы регулярных наблюдений малоизученного региона от мыса Колбек до станции Русская и в проливе Брансфилд.

На одной станции в юго-восточной части моря Росса обнаружена относительно пресная, холодная и насыщенная кислородом вода в верхнем 100-метровом слое и отмечены низкие значения температуры и более высокая минерализация в придонной части.

В поверхностных водах разрезов Р1 и Р2 выявлены низкая солёность и различные температурные характеристики — более низкие значения на Р2 (–1,5 °С) и более высокие на Р1 (0 °С). Для вод пролива Брансфилд (разрез РЗ) получены типичные данные по солёности и содержанию кислорода, но несколько повышенные значения температуры (до +2 °С).

В составе сообщества фитопланктона исследованных районов определено 48 таксонов микроводорослей из 5 отделов (38 Bacillariophyta, по 3 Dinophyta, Cyanoprokaryota и Chrysophyta, 1 Harporphyta), а также 1 таксон макрофитов Rhodophyta. Пространственное распределение фитопланктона характеризовалось значительной пятнистостью, участки Южного океана различались между собой по видовому составу и по вкладу отдельных видов и групп в общую численность и биомассу планктона. Сходство видового состава фитопланктона максимально для шельфовых станций — в среднем 43 %. Основной вклад в количественные характеристики фитопланктона во всей исследованной акватории вносят диатомовые водоросли, преимущественно представители рода *Fragilariopsis*, приуроченные к шельфу и прибрежным районам. При удалении от берега или в открытом море доля диатомей снижается, массового развития достигает вид *Phaeocystis antarctica*. Выявлена корреляция между численностью водорослей, температурой воды на разрезе Р2 и концентрацией солей в слое водных масс 0–50 м.

Работа выполнена в рамках государственного задания «Биоразнообразие микроорганизмов антропогенно загрязнённых экосистем и функционально-генетические механизмы их адаптации к стрессовым условиям окружающей среды» (№ 124020500028-4).

Благодарность. Авторы выражают благодарность С. В. Кашину (м. н. с., лаборатория Южного океана отдела океанологии Арктического и антарктического научно-исследовательского института), Д. А. Орехову (доцент, к. вет. н., кафедра организации, экономики и управления ветеринарным делом Санкт-Петербургского государственного университета ветеринарной медицины), А. П. Воронину (с. н. с., к. б. н., лаборатория морфологии клетки группы некодирующей ДНК Института цитологии) за помощь в проведении исследований, а также всему экипажу НЭС «Академик Трёшников» за ответственное отношение к выполнению океанографических работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Антипов Н. Н., Кашин С. В., Молчанов М. С. Океанографические исследования Южного океана в 14-м рейсе НЭС «Академик Трёшников» // *Российские полярные исследования*. 2020. № 2. С. 32–35. [Antipov N. N., Kashin S. V., Molchanov M. S. Okeanograficheskie issledovaniya Yuzhnogo okeana v 14-m reise NES “Akademik Treshnikov”. *Rossiiskie polyarnye issledovaniya*, 2020, no. 2, pp. 32–35. (in Russ.)]
2. Герасимюк В. П. Водоросли прибрежных вод и внутренних водоёмов острова Галиндез (архипелаг Аргентинские острова, Антарктика) // *Альгология*. 2008. Т. 18, № 1. С. 58–71. [Gerasimiuk V. P. Algae of marine littoral and inland water bodies of Galindez island (Argentina)]

- Islands, Antarctic). *Algologia*, 2008, vol. 18, no. 1, pp. 58–71. (in Russ.)]
3. Гогорев Р. М. Новые данные о морфологии и таксономии видов *Fragilariopsis* (Bacillariophyta) из Южного океана // *Новости систематики низших растений*. 2010. Т. 44. С. 39–55. [Gogorev R. M. New data on morphology and taxonomy of the *Fragilariopsis* species (Bacillariophyta) from the Antarctic Ocean. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*, 2010, vol. 44, pp. 39–55. (in Russ.)]
 4. Гогорев Р. М. Центрические диатомовые (Bacillariophyta) из Южного океана // *Новости систематики низших растений*. 2013. Т. 47. С. 37–53. [Gogorev R. M. Centric diatoms (Bacillariophyta) from the Antarctic Ocean. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*, 2013, vol. 47, pp. 37–53. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2013.47.37>
 5. Кузьменко Л. В. Фитопланктон западной части пролива Брансфилда // *Український антарктичний журнал*. 2004. № 2. С. 125–137. [Kuzmenko L. V. Phytoplankton in the Western Bransfield Strait. *Ukrainskyi antarktychnyi zhurnal*, 2004, no. 2, pp. 125–147. (in Russ.)]
 6. *Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов* / АН СССР, Институт биологии внутренних вод. Москва : Наука, 1975. 240 с. [*Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoemov* / AN SSSR, Institut biologii vnutrennikh vod. Moscow : Nauka, 1975, 240 p. (in Russ.)]
 7. Мэгарран Э. *Экологическое разнообразие и его измерение* : пер. с англ. Москва : Мир, 1992. 181 с. [Magurran A. E. *Ecological Diversity and Its Measurement* : transl. from English. Moscow : Mir, 1992, 181 p. (in Russ.)]
 8. Новаковский А. Б. Взаимодействие Excel и статистического пакета R для обработки данных в экологии // *Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН*. 2016. № 3 (197). С. 26–33. [Novakovskiy A. B. Interaction between Excel and statistical package R for ecological data analysis. *Vestnik Instituta biologii Komi NTs UrO RAN*, 2016, no. 3 (197), pp. 26–33. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2016.3\(197\).4](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2016.3(197).4)
 9. Шишкина Л. А. *Гидрохимия*. Ленинград : Гидрометеоздат, 1974. 288 с. [Shishkina L. A. *Gidrokhiimiya*. Leningrad : Gidrometeoizdat, 1974, 288 p. (in Russ.)]
 10. Andreoli C., Tolomio C., Moro I., Radice M., Moschin E., Bellato S. Diatoms and dinoflagellates in Terra Nova Bay (Ross Sea–Antarctica) during austral summer 1990. *Polar Biology*, 1995, vol. 15, iss. 7, pp. 465–475. <https://doi.org/10.1007/bf00237460>
 11. Bett D. T., Holland P. R., Naveira-Garabato A. C., Jenkins A., Dutrieux P., Kimura S., Fleming A. The impact of the Amundsen Sea freshwater balance on ocean melting of the West Antarctic Ice Sheet. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2020, vol. 125, iss. 9, art. no. e2020JC016305 (18 p.). <https://doi.org/10.1029/2020JC016305>
 12. Biggs T. E. G., Alvarez-Fernandez S., Evans C., Mojica K. D. A., Rozema P. D., Venables H. J., Pond D. W., Brussaard C. P. D. Antarctic phytoplankton community composition and size structure: Importance of ice type and temperature as regulatory factors. *Polar Biology*, 2019, vol. 42, iss. 11, pp. 1997–2015. <https://doi.org/10.1007/S00300-019-02576-3>
 13. Carmelo T. R. *Identifying Marine Phytoplankton*. San Diego, CA : Academic Press, 1997, 874 p. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-693018-4.X5000-9>
 14. Cefarelli A. O., Ferrario M. E., Almandoz G. O., Atencio A., Akselman R., Vernet M. Diversity of the diatom genus *Fragilariopsis* in the Argentine Sea and Antarctic waters: Morphology, distribution and abundance. *Polar Biology*, 2010, vol. 33, iss. 11, pp. 1463–1484. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0794-z>
 15. Cefarelli A. O., Vernet M., Ferrario M. E. Phytoplankton composition and abundance in relation to free-floating Antarctic icebergs. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2011, vol. 58, iss. 11–12, pp. 1436–1450. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.11.023>
 16. Deppeler S. L., Davidson A. T. Southern Ocean phytoplankton in a changing climate. *Frontiers in Marine Science*, 2017, vol. 4, art. no. 40 (28 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00040>
 17. Dotto T. S., Mata M. M., Kerr R., Garcia C. A. E. A novel hydrographic gridded data set for the northern Antarctic Peninsula. *Earth System Science Data*, 2021, vol. 13, pp. 671–696. <https://doi.org/10.5194/essd-13-671-2021>

18. Fonda U. S., Monti M., Bergamasco A., Cabrini M., De Vittor C., Burba N., Del Negro P. Plankton community structure and dynamics versus physical structure from Terra Nova Bay to Ross Ice Shelf (Antarctica). *Journal of Marine Systems*, 2005, vol. 55, iss. 1–2, pp. 31–46. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2004.05.030>
19. García M. A., Castro C. G., Ríos A. F., Doval M. D., Rosón G., Gomis D., López O. Water masses and distribution of physico-chemical properties in the Western Bransfield Strait and Gerlache Strait during Austral summer 1995/96. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2002, vol. 49, iss. 4–5, pp. 585–602. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(01\)00113-8](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00113-8)
20. Garibotti I. A., Vernet M., Ferrario M. E., Smith R. C., Ross R. M., Quetin L. B. Phytoplankton spatial distribution patterns along the western Antarctic Peninsula (Southern Ocean). *Marine Ecology Progress Series*, 2003, vol. 261, pp. 21–39. <https://doi.org/10.3354/meps261021>
21. Goffart A., Catalano G., Hecq J. H. Factors controlling the distribution of diatoms and *Phaeocystis* in the Ross Sea. *Journal of Marine Systems*, 2000, vol. 27, iss. 1–3, pp. 161–175. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(00\)00065-8](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(00)00065-8)
22. Gogorev R. M., Samsonov N. I. The genus *Chaetoceros* (Bacillariophyta) in Arctic and Antarctic. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*, 2016, vol. 50, pp. 56–111. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2016.50.56>
23. *Surfer. Golden Software* : [site]. URL: <https://www.goldensoftware.com/products/surfer/> [accessed: 10.01.2023].
24. Guo G., Gao L., Shi J. Modulation of dense shelf water salinity variability in the western Ross Sea associated with the Amundsen Sea Low. *Environmental Research Letters*, 2021, vol. 16, no. 1, art. no. 014004 (11 p.). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abc995>
25. Hofmann E. E., Klinck J. M., Lascara C. M., Smith D. A. Water mass distribution and circulation west of the Antarctic Peninsula and including Bransfield Strait. *Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula*, 1996, vol. 70, pp. 61–80.
26. Hoppenrath M., Elbrächter M., Drebes G. *Marine Phytoplankton: Selected Microphytoplankton Species from the North Sea Around Helgoland and Sylt*. Stuttgart : E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 2009, 264 p.
27. Iida T., Odate T. Seasonal variability of phytoplankton biomass and composition in the major water masses of the Indian Ocean sector of the Southern Ocean. *Polar Science*, 2014, vol. 8, iss. 3, pp. 283–297. <http://dx.doi.org/10.1016/j.polar.2014.03.003>
28. Jenkins A., Shoosmith D., Dutrieux P., Jacobs S., Kim T. W., Lee S. H., Ha H. K., Stammerjohn S. West Antarctic Ice Sheet retreat in the Amundsen Sea driven by decadal oceanic variability. *Nature Geoscience*, 2018, vol. 11, pp. 733–738. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0207-4>
29. Kang S.-H., Fryxell G. A. Phytoplankton in the Weddell Sea, Antarctica: Composition, abundance and distribution in water-column assemblages of the marginal ice-edge zone during austral autumn. *Marine Biology*, 1993, vol. 116, pp. 335–348. <https://doi.org/10.1007/BF00350024>
30. Kaufman D. E., Friedrichs M. A. M., Smith W. O. Jr, Hofmann E. E., Dinniman M. S., Hemmings J. C. P. Climate change impacts on southern Ross Sea phytoplankton composition, productivity, and export. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2017, vol. 122, iss. 3, pp. 2339–2359. <https://doi.org/10.1002/2016JC012514>
31. Kennedy F., Martin A., Bowman J. P., Wilson R., McMinn A. Dark metabolism: A molecular insight into how the Antarctic sea-ice diatom *Fragilariopsis cylindrus* survives long-term darkness. *New Phytologist*, 2019, vol. 223, iss. 2, pp. 675–691. <https://doi.org/10.1111/nph.15843>
32. Mangoni O., Saggiomo V., Bolinesi F., Margiotta F., Budillon G., Cotroneo Yu., Mistic C., Rivaro P., Saggiomo M. Phytoplankton blooms during austral summer in the Ross Sea, Antarctica: Driving factors and trophic implications. *PLoS ONE*, 2017, vol. 12, iss. 4, art. no. e0176033 (23 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0176033>
33. Mattson E., Karlsson A., Smith W. O. Jr, Abrahamsson K. The relationship between biophysical variables and halocarbon distributions in the waters of the Amundsen and Ross Seas, Antarctica. *Marine Chemistry*, 2012, vols 140–141, pp. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2012.07.002>

34. Mendes C. R. B., de Souza M. S., Garcia V. M. T., Leal M. C., Brotas V., Garcia C. A. E. Dynamics of phytoplankton communities during late summer around the tip of the Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2012, vol. 65, pp. 1–14. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2012.03.002>
35. Moreau S., Boyd P. W., Strutton P. G. Remote assessment of the fate of phytoplankton in the Southern Ocean sea-ice zone. *Nature Communications*, 2020, vol. 11, art. no. 3108 (9 p.). <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16931-0>
36. Mosby A. F. *Phytoplankton Growth Rates in the Ross Sea, Antarctica*. Thesis / The Faculty of the School of Marine Science. The College of William and Mary in Virginia. [Williamsburg, VA], 2013, paper 1539617935, 81 p. <https://doi.org/10.25773/v5-x9vw-t938>
37. Nissen C., Vogt M. Factors controlling the competition between *Phaeocystis* and diatoms in the Southern Ocean and implications for carbon export fluxes. *Biogeosciences*, 2021, vol. 18, iss. 1, pp. 251–283. <https://doi.org/10.5194/bg-18-251-2021>
38. Petrou K., Kranz S. A., Trimborn S., Hasler C. S., Ameijeiras S. B., Sackett O., Ralph P. J., Davidson A. T. Southern Ocean phytoplankton physiology in a changing climate. *Journal of Plant Physiology*, 2016, vol. 203, pp. 135–150. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.05.004>
39. Porter D. F., Springer S. R., Padman L., Fricker H. A., Tinto K. J., Riser S. C., Bell R. E., the ROSETTA-Ice Team. Evolution of the seasonal surface mixed layer of the Ross Sea, Antarctica, observed with autonomous profiling floats. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2019, vol. 124, iss. 7, pp. 4934–4953. <https://doi.org/10.1029/2018JC014683>
40. Rozema P. D., Venables H. J., van de Poll W. H., Clarke A., Meredith M. P., Buma A. G. J. Interannual variability in phytoplankton biomass and species composition in northern Marguerite Bay (West Antarctic Peninsula) is governed by both winter sea ice cover and summer stratification. *Limnology and Oceanography*, 2017, vol. 62, iss. 1, pp. 235–252. <https://doi.org/10.1002/lno.10391>
41. Schofield O., Miles T., Alderkamp A. C., Lee S., Haskins C., Rogalsky E., Sipler R., Sherrell R. M., Yager P. L. *In situ* phytoplankton distributions in the Amundsen Sea Polynya measured by autonomous gliders. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 2015, vol. 3, art. no. 000073 (17 p.). <https://doi.org/10.12952/journal.elementa.000073>
42. *Sea-Bird Scientific* : [site]. URL: <https://software.seabird.com/> [accessed: 10.01.2023].
43. Shields A. R. *Biogeochemistry and Phytoplankton Dynamics in the Ross Sea, Antarctica*. Dissertation / The Faculty of the School of Marine Science. The College of William and Mary in Virginia. [Williamsburg, VA], 2007, paper 1539616854, 242 p. <https://doi.org/10.25773/v5-652z-4p15>
44. *The Amundsen Sea Expedition 2017–2018 (ANA08B)*. IBRV Araon, 21 December 2017 – 13 February 2018 (Christchurch to Christchurch, New Zealand) / Chief sci. S. H. Lee. [S. l.] : [s. n.], 2018, 131 p. [Cruise report]. <https://repository.kopri.re.kr/handle/201206/9441>
45. Varela M., Fernandez E., Serret P. Size-fractionated phytoplankton biomass and primary production in the Gerlache and south Bransfield straits (Antarctic Peninsula) in Austral summer 1995–1996. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2002, vol. 49, iss. 4–5, pp. 749–768. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(01\)00122-9](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00122-9)

SPATIAL VARIABILITY OF THERMOHALINE PARAMETERS AND PHYTOPLANKTON COMPOSITION OF WEST ANTARCTICA IN SUMMER SEASON

D. Sharavin and P. Belyaeva

Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Perm, Russian Federation
E-mail: dima-sharavin@yandex.ru

Spatial variability of thermohaline characteristics (temperature, salinity, and dissolved oxygen) and phytoplankton structure (composition, abundance, and biomass) of the Southern Ocean during austral summer were investigated. New data were obtained for a little-studied area of Antarctica: on transects along the eastern border of the Ross Sea along W156° (T1, length of 35 km, 6 stations), near the Russkaya station (T2, 87 km, 13 stations), at the single station (Roosevelt Island area, Bay of Whales, Ross Sea), and in the Bransfield Strait (T3, 118 km, 11 stations). The relevance of the analysis of this area is due to its location on the border of the shelf and continental slope with different parameters of temperature and water structure. Low salinity and different temperature characteristics were revealed in surface waters of T1 and T2: lower values for T2 (−1.5 °C) and higher for T1 (0 °C). For the Bransfield Strait waters (T3), typical data on salinity and oxygen content were obtained against the backdrop of slightly increased temperature (up to +2 °C). For the single station, relatively fresh, cold, and oxygenated water of the upper 100-meter layer was recorded, and low temperature values of the bottom area, with high mineralization, were registered. In the phytoplankton composition of the study area, 48 taxa of microalgae from 5 divisions were identified (Bacillariophyta, 38; Dinophyta, Cyanoprokaryota, and Chryso-phyta, 3 taxa each; and Haptophyta, 1) and 1 macrophyte taxon (Rhodophyta). The maximum similarity in the species composition of phytoplankton (on average, 43%) was typical for shelf stations in different areas. The total abundance of phytoplankton in the study area of the Southern Ocean ranged within 4.3–264.0 thousand cells·L⁻¹, and biomass, 0.07–1.18 mg·L⁻¹. The main contributors to quantitative characteristics of phytoplankton throughout the study water area were diatoms, mainly representatives of the genus *Fragilariopsis* Hustedt, confined to the shelf and coastal areas. At a distance and in the open sea of transects T1 and T2 deeper than 50 m and in surface waters of transect T3, *Phaeocystis antarctica* Karsten (Haptophyta) developed in mass. For T2, the dependence of phytoplankton abundance on water temperature and salinity was revealed.

Keywords: West Antarctica, Bransfield Strait, shelf, spatial variability, thermohaline parameters, phytoplankton

УДК [582.363-15:[551.351:547.1]](265.54.04)

**УГЛЕРОД В ЭКОСИСТЕМЕ *ZOSTERA MARINA* LINNAEUS, 1753
НА ПЕСЧАНЫХ ГРУНТАХ БУХТЫ СРЕДНЯЯ
(ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО, ЯПОНСКОЕ МОРЕ)
ПО ДАННЫМ ПОЛЕВЫХ НАБЛЮДЕНИЙ**

© 2024 г. **В. М. Шулькин, В. В. Жариков, А. М. Лебедев, К. Ю. Базаров**

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток, Российская Федерация
E-mail: shulkin@igdv.ru

Поступила в редакцию 02.06.2023; после доработки 26.09.2023;
принята к публикации 19.02.2024; опубликована онлайн 20.05.2024.

Прибрежные экосистемы морских трав, в частности *Zostera marina* Linnaeus, 1753, способны накапливать органический углерод, фиксируя углекислый газ при фотосинтезе. При этом надземная биомасса морских трав считается краткосрочным хранилищем углерода, а донные отложения рассматриваются как его долговременное депо. Большая часть исследований накопления органического вещества экосистемами морских трав проведена в районах с устойчивым осадконакоплением. Именно для таких акваторий показана важная роль этих экосистем в рамках концепции «голубого углерода». Однако в морях умеренных широт распространены прибрежные акватории с неустойчивым осадконакоплением и с преобладанием песчаных отложений, для которых масштаб накопления углерода в экосистемах морских трав не очевиден. В данной работе определены биомасса и запас углерода в травостое и корнях зостеры, а также концентрация $C_{\text{орг}}$ и запас углерода в верхних слоях донных осадков (толщиной 0,25 и 1 м) для типичных местообитаний вида в полуоткрытой бухте Средняя (залив Петра Великого, Японское море), где доминируют песчаные отложения. На корни зостеры приходилось в 3–20 раз меньше биомассы, чем на травостой, причём разница возрастала от апреля к июлю в соответствии с сезонностью вегетации. Концентрации углерода в листьях и корнях *Z. marina* были близки (33,3 и 31,3 % сухого веса соответственно). В биотопах с проективным покрытием 50–80 % запас углерода в тканях зостеры составлял $(96,8 \pm 37,4)$ г С·м⁻², в биотопах со 100%-ным покрытием он повышался до 253 г С·м⁻². Концентрация углерода в донных отложениях бухты Средняя колебалась от 0,04 до 0,46 % и была пропорциональна доле алевритовых фракций. Под плотными зарослями *Z. marina* концентрация $C_{\text{орг}}$ и доля алевритовых частиц в осадках были выше, чем под разреженными. Анализ вертикального распределения концентрации $C_{\text{орг}}$ в пределах верхнего 15–35-см слоя песчаных осадков не выявил тренда изменения вниз по колонкам. Основным фактором, контролирующим концентрацию $C_{\text{орг}}$, был гранулометрический состав осадков, что предполагает слабую выраженность восстановительного диагенеза и влияние волнового перемешивания верхнего слоя песчаных отложений. По данным измерений объёмной плотности и концентрации $C_{\text{орг}}$ в отложениях был рассчитан запас углерода для слоёв 0,25 и 1 м. Доля органического углерода в тканях морской травы не превышала трети от его количества в верхнем слое (0,25 м) подстилающих песчаных отложений. При пересчёте на слой толщиной 1 м вклад донных отложений в пул $C_{\text{орг}}$ превышает 90 %. Обогащение органическим углеродом песчаных отложений под зарослями зостеры, по сравнению с песками близкого гранулометрического состава за пределами зарослей, предполагает существенную роль морских трав в накоплении углерода в акваториях с отсутствием устойчивого и интенсивного осадконакопления. Наиболее важным фактором, контролирующим запас углерода в экосистемах с *Z. marina*, является концентрация $C_{\text{орг}}$ в подстилающих донных отложениях, зависящая

прежде всего от их гранулометрического состава; при этом размах вариации запасов углерода в верхнем слое составляет порядок и более. Построены карты распределения зарослей зостеры в апреле и июле 2021 г. Рассчитаны абсолютные значения запаса углерода — как накопленного в биомассе *Z. marina*, так и депонированного в осадках, которые покрыты лугами. С использованием программы MaxEnt 3.4.4 выявлена потенциальная область распространения сообщества с доминированием зостеры. Результаты моделирования показали, что области с прогнозной вероятностью присутствия *Z. marina* более 0,5 занимают около трети общей площади бухты, из них на площади с вероятностью присутствия зостеры более 0,75 приходится 11,83 га. В период исследований поля *Z. marina* занимали > 70 % области с прогнозной вероятностью присутствия вида более 0,5. Показано, что при оценках вклада экосистем с морскими травами в баланс углерода, который аккумулируется в прибрежной зоне, необходимы дифференциация акваторий по режимам осадконакопления и типам донных отложений, создание баз данных, включающих сведения по концентрации и запасам углерода на единицу площади, а также информация о площадях распространения экосистем водной растительности.

Ключевые слова: «голубой углерод», *Zostera marina*, концентрация углерода в песчаных отложениях, дистанционное зондирование, Японское море, залив Петра Великого

Морские травы представляют собой группу видов, произрастающих на мелководьях и образующих подводные луга площадью от нескольких квадратных метров до сотен квадратных километров. Прибрежные экосистемы морских трав способны фиксировать углекислый газ при фотосинтезе и хранить органический углерод и в биомассе растений, и в донных отложениях [Fourqurean et al., 2012; Röhr et al., 2018]. Ряд оценок показывает, что местообитания морских трав, занимающие 0,1 % поверхности дна, обеспечивают около 10 % ежегодного депонирования углерода в океане [Duarte et al., 2005; Fourqurean et al., 2012]. Биомасса прибрежной растительности, составляющая лишь 0,05 % растительной биомассы на суше, в течение года накапливает сравнимое количество углерода [Duarte et al., 2005; McLeod et al., 2011]. В то же время есть данные, что эти глобальные оценки запасов углерода в экосистемах морских трав являются завышенными [Prentice et al., 2020; Röhr et al., 2018]. Тем не менее защита и восстановление экосистем морских трав рассматриваются в качестве одной из основ концепции «голубого углерода» для компенсации увеличения содержания углекислого газа в атмосфере [Duarte et al., 2005; McLeod et al., 2011].

Надземная биомасса морских трав считается краткосрочным хранилищем углерода из-за быстрого микробного окисления в аэробных условиях и выедания травоядными животными [Fourqurean et al., 2012]. Напротив, донные отложения лугов, образованные подземной биомассой, растительным детритом и аллохтонным органическим веществом, рассматриваются как долговременное депо углерода [Bouillon, Boschker, 2006]. Можно выделить два механизма повышения концентрации $C_{\text{орг}}$ в донных отложениях биотопов с морскими травами:

- 1) синтез растениями и связанными с ними эпифитами органического вещества с последующим накоплением части этого автохтонного материала в осадках;
- 2) влияние зарослей на локальную гидродинамику, что приводит к ускорению седиментации материала, препятствует ресуспензии и сопровождается увеличением доли алевропелитов в отложениях с соответствующим повышением концентрации как автохтонного, так и аллохтонного $C_{\text{орг}}$ [Lei et al., 2023].

Изотопные исследования генезиса органического вещества в осадках по характеристике $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ указывают на то, что доля аллохтонного органического вещества, как правило, значительно больше таковой органического вещества, синтезированного травами [Kennedy et al., 2010; Prentice et al., 2020; Röhr et al., 2018]. Но даже если по изотопному составу большая часть органического вещества в донных отложениях биотопов с морской травой связана с осадочным материалом, его накопление в этих биотопах обусловлено именно существованием зарослей травы. Тем не менее для корректных оценок роли морских лугов в накоплении $C_{\text{орг}}$

в прибрежно-морских экосистемах необходима дифференциация влияния продукционных характеристик zostеры и условий осадконакопления на вариации концентрации $C_{\text{орг}}$ в донных отложениях. Наиболее очевидно условия осадконакопления отражаются в гранулометрическом составе донных отложений, который, в свою очередь, влияет на содержание $C_{\text{орг}}$ вследствие концентрирования органического вещества в илистых фракциях [Романкевич, 1977]. Именно поэтому, оценивая разницу между концентрацией $C_{\text{орг}}$ в донных отложениях экосистем с морской травой и без неё, необходимо в максимально явном виде учитывать вариации гранулометрического состава, что удаётся не всегда [Miyajima et al., 2017; Prentice et al., 2020].

С точки зрения концепции «голубого углерода» главным фактором является не столько запас органического углерода в растениях и верхнем слое донных отложений, сколько темпы его аккумуляции и выведения из круговорота, которые контролируются прежде всего скоростью осадконакопления [Gullström et al., 2018; Mazarrasa et al., 2017; Samper-Villarreal et al., 2016]. Наиболее распространённый способ оценить динамику накопления отложений во временном интервале до 50–150 лет — анализ вертикального распределения радиоизотопов ^{210}Pb и ^{137}Cs в колонках донных осадков [Marbà et al., 2015]. Подобный подход успешно реализуется в акваториях с достаточно устойчивой аккумуляцией илистого осадочного материала [Тищенко и др., 2022; Lafratta et al., 2020]. Именно такой совокупности условий осадконакопления уделяют основное внимание в исследованиях экосистем морских трав вследствие очевидной существенной роли в секвестрации углерода процессов образования продукции и накопления органического углерода в донных отложениях прибрежных акваторий [Lafratta et al., 2020]. Отметим, что в акваториях умеренных широт, в частности в Японском море, достаточно распространены заросли высшей растительности на преимущественно песчаных грунтах [Паймеева, 1973, 1979], где верхний слой подвержен волновому перемешиванию, а скорость осадконакопления существенно меньше [Röhr et al., 2018]. Можно предполагать, что запас и динамика накопления углерода в подобных экосистемах будут отличаться от таковых в экосистемах с заиленными грунтами, но фактических данных по биотопам с песчаными грунтами и нестабильным режимом осадконакопления недостаточно.

Представляемая работа направлена на определение концентрации и запаса углерода в бентосной экосистеме морской травы *Zostera marina* Linnaeus, 1753, картографирование зарослей для учёта пространственной гетерогенности экосистемы при оценке запаса углерода в локальном масштабе района исследований и использование результатов моделирования потенциальной области распределения zostеры при интерпретации полученных данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований — расположенная в Дальневосточном морском заповеднике бухта Средняя (площадь 100,57 га), которая по совокупности морфолитогенных, гидроклиматических и биотических характеристик типична для юго-западного побережья залива Петра Великого (Японское море) (рис. 1А).

Бухта выработана в днищах трёх водосборных воронок. Входные мысы крутые, с характерными клифами и бенчами. В вершине бухты к морю выходят древние уступы с низкой морской террасой [Короткий, Худяков, 1990]. Подводные склоны абразионных зон у входных и внутри-бухтовых мысов образованы выходами коренных пород и грубообломочным материалом. Бенчи, сложенные скальным и грубообломочным материалом, часто покрыты мозаичными зарослями макрофитов. На пологих аккумулятивных поверхностях в северной и южной частях бухты на глубинах 0,5–8 м широко распространены морские травы (с доминированием *Z. marina*). Аккумулятивные равнины, занимающие большую часть акватории, покрыты песками с примесью ракуши, раковинного детрита и ила. На выходе из бухты на глубинах 9–15 м преобладает разнородный песок с различной степенью заиленности.

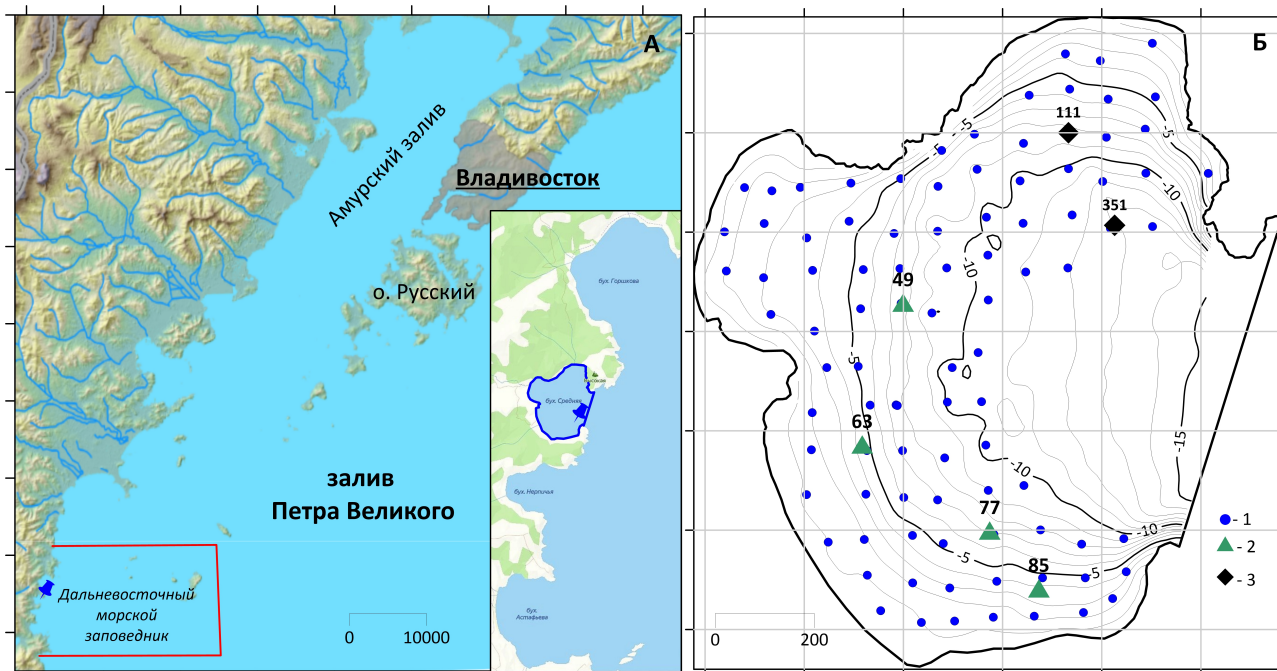


Рис. 1. А — расположение района исследований в заливе Петра Великого, Японское море (на врезке — материковое побережье Дальневосточного морского заповедника); Б — точки картирования (1) и отбора проб на участках с zostерой (2) и на песках без zostеры (3) (глубины показаны изобатами, построенными по цифровой модели рельефа)

Fig. 1. A, location of the study area within Peter the Great Bay, the Sea of Japan, with mainland coast of the Far East Marine Reserve on the inset; Б, mapping points (1), sampling points in the seagrass-covered areas (2), and sampling points on bare sands (3) (depth distribution is shown by isobaths based on a digital elevation model)

Прозрачность воды достаточно высока для прибрежных вод умеренных широт. В течение года она меняется в зависимости от динамики берегового стока и периодов цветения планктона. Наибольшую прозрачность воды (до 10–15 м) отмечают с января по март и с июля по октябрь.

Представление о ландшафтно-фациальной структуре бухты сформировано на основе экспертного дешифрирования RGB-синтезированного снимка IKONOS-2 [Жариков и др., 2017] и сведений о распределении зарослей морских трав, полученных с использованием методов радиометрической коррекции данных Landsat-8 [Жариков и др., 2018].

Полевые работы проведены в апреле (до начала интенсивного роста zostеры) и июле (во время максимума вегетации) 2021 г. Сбор материала осуществляли с использованием легководолазного снаряжения, при картографировании зарослей применяли кабельную видеокамеру BestWill CR110-7A (КНР). Присутствие и процент покрытия *Z. marina* устанавливали по изображению на мониторе, синхронизированному с записями GPS. Достоверность оценок по видео контролировали погружениями с аквалангом. Заросли морских трав с проективным покрытием дна менее 50 % считали разреженными, более 50 % — плотными. Для позиционирования точек и эхолотных промеров использовали навигатор Garmin echoMAP 50dv (США), установленный в надувной лодке. Расположение точек картографирования и станций отбора проб приведено на рис. 1Б.

Пробы донных отложений и zostеры отбирали в апреле 2021 г. на четырёх типичных участках с разным покрытием *Z. marina* (станции 63, 85, 77 и 49) и на двух песчаных местообитаниях без zostеры (ст. 111 и 351). Те же четыре станции были повторно отобраны в июле 2021 г., в период максимальной продукции *Z. marina* (рис. 1Б). Плотность зарослей определяли в рамке площадью

0,25 м². Надземную (листовые пластинки) и подземную (побеги и корни) части зостеры отделяли, отмывали от осадочного материала и ополаскивали пресной водой; затем скальпелем очищали листья и корни от эпифитов, детрита и гидробионтов. Весь растительный материал высушивали в течение 48 ч при +60 °С до постоянной массы.

Колонки отложений для определения гранулометрического состава и содержания углерода отобраны аквалангистом вручную с использованием ПВХ-трубок длиной 50 см и диаметром 5 см. Плотность песчаных отложений позволяла отобрать колонки длиной 15–35 см. На берегу колонки отложений делили на интервалы по 3 см и герметично запаковывали для последующего отбора проб на гранулометрический анализ и определение $C_{\text{орг}}$ и объёмной плотности.

В лаборатории из проб донных отложений естественной влажности при помощи 20-мл полиэтиленового шприца с отрезанной передней частью отбирали по 5 см³ и взвешивали до и после сушки при +105 °С для определения объёмной плотности (d , г·см⁻³). Часть высушенной пробы донных отложений, а также образцы травостоя и корневой системы зостеры гомогенизировали истиранием в агатовой ступке. Навеску растёртых проб (0,3–0,6 г) анализировали на содержание углерода методом каталитического окисления с использованием прибора Shimadzu TOC-V CPN (Япония) с точностью 0,05 %. Предварительное определение неорганического углерода (карбонатов) показало, что более 99 % общего углерода (total organic carbon, TOC) представлено органическим углеродом ($C_{\text{орг}}$).

Другую часть высушенной пробы просеивали через 1-мм сито для определения количества грубозернистой фракции, которое не превышало 2,5 % и составляло в среднем 0,5 % по массе. Затем фракцию менее 1 мм использовали для анализа гранулометрического состава с помощью лазерной дифракции на приборе Fritsch Analysette 22 Nano (Германия). Метод даёт распределение частиц размером 0,08–2000 мкм со стандартным отклонением ±2,3 % по результатам пяти параллельных определений. Гранулометрический и химический анализ проб проводили в ЦКП ТИГ ДВО РАН.

Запас углерода в отдельных слоях колонок донных отложений ($S_{C_{\text{орг}}}$, г·С·м⁻²) рассчитывали, принимая его равномерное распределение по колонке в пределах слоя, по формуле:

$$S_{C_{\text{орг}}} = C_{\text{орг}} \times d \times L \times 10^4,$$

где $C_{\text{орг}}$ — концентрация углерода, весовые %;

d — объёмная плотность отложений, г·см⁻³;

L — толщина слоя донных отложений, см;

10^4 — коэффициент пересчёта г·см⁻² в г·м⁻².

Запас углерода во всей колонке определяли суммированием запаса в отдельных слоях. В большинстве публикаций по оценке роли экосистем морских трав в балансе углерода используют его запас в верхнем слое отложений толщиной 1 м, в том числе полученный в результате экстраполяции [Fourqurean et al., 2012]. Нами была проведена аналогичная экстраполяция на метровый слой отложений с применением данных по концентрации $C_{\text{орг}}$ и объёмной плотности, которые были получены для нижних слоёв колонок.

Различие между концентрацией и запасом $C_{\text{орг}}$ в пробах донных отложений оценивали с помощью непараметрического критерия Манна — Уитни и t -критерия в статистическом пакете программ PAST 3 [Hammer et al., 2001].

По данным полевого картографирования с помощью пакета программ Surfer 23.1.162 (Golden Software LLC) построены карты распределения зарослей зостеры и донных субстратов с разрешением 10 м, цифровая модель рельефа дна бухты. Регулярные сетки данных рассчитывали методом кригинга, применяя линейную модель вариограммы с параметрами масштаба

и анизотропности, равными единице. Сглаживание осуществляли с помощью стандартного гауссовского фильтра (размер — 3×3 ; число проходов — 5). Для оценки ошибки картографирования полей морских трав использовали величину несоответствия между рассчитанной сеткой и исходными данными. Характеристикой несоответствия служило отношение корня из среднего квадрата остатка между этими значениями (показатель, рассчитанный при перекрёстной проверке, cross-validation) к среднему значению площади проективного покрытия в табличных данных [Суханов, 2005].

Для выявления потенциальной области распространения сообщества с доминированием *Z. marina* применяли метод максимальной энтропии, реализованный в MaxEnt 3.4.4 [Phillips et al., 2006]. Эта программа моделирует пригодность среды обитания на основе сведений о присутствии вида [Elith et al., 2011], результат представляет собой распределение вероятностей его нахождения в каждой ячейке раstra. С учётом ограничений наилучшее вероятностное представление распределения имеет наибольшую энтропию, то есть точнее всего воспроизводит данные. В настоящее время MaxEnt является одним из наиболее популярных средств изучения распределения морских макрофитов [Bertelli et al., 2022].

При моделировании использовали сведения о местонахождениях вида, полученные во время полевых работ в 2013–2016 и 2021 гг. (всего 102 точки). Выборку разбивали на тестовый (25 %) и обучающий наборы. Данные о параметрах среды включали континуальные слои (цифровая модель рельефа и распределение донных осадков) и категорийный растр (ландшафтно-фациальная структура бухты).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Концентрация и запас углерода в зостере и донных отложениях бухты Средняя. Показатели биомассы *Z. marina* и запаса углерода, содержащегося в травостое и корнях морской травы в типичных местообитаниях бухты Средняя, приведены в табл. 1. Биомасса корней зостеры была в 3–20 раз меньше, чем биомасса травостоя, причём разница возрастала от апреля к июлю в соответствии с сезонностью вегетации вида и была наиболее выражена в биотопах с проективным покрытием 50 % и менее. Значения концентрации углерода в листьях и корнях *Z. marina* составляли 33,3 и 31,3 % от сухого веса соответственно, то есть были весьма близки. Очевидно, что вариация запаса углерода в растительных компонентах экосистем морских трав контролируется изменчивостью их биомассы. В биотопах с проективным покрытием 50–80 % запас углерода в тканях зостеры составляет $(96,8 \pm 37,4)$ г С·м⁻², однако в биотопах со 100%-ным покрытием *Z. marina* запас углерода повышается до 253 г С·м⁻², а толщина корневой подушки, дёрна, достигает 10 см.

Таблица 1. Биомасса и запас углерода в листьях и корнях *Zostera marina* в типичных биотопах бухты Средняя с различным проективным покрытием травой

Table 1. Biomass and carbon stock in *Zostera marina* roots and leaves in typical biotopes of the Srednyaya Bight with different projective seagrass coverage

№ станции	Месяц	Проективное покрытие, %	Биомасса зостеры, г сух. в.·м ⁻²			Запас углерода в зостере, г С·м ⁻²		
			Листья	Корни	Общая	Листья	Корни	Общий
85	Июль	100	517,3	258,2	775,5	172,3	80,8	253,1
77	Июль	80	236,7	77,5	314,2	24,3	2,4	26,7
77	Апрель	80	159,1	96,6	255,7	53,0	30,2	83,2
63	Июль	50	356,6	41,0	397,6	118,8	12,8	131,6
63	Апрель	15	120,2	6,8	127,0	40,0	2,1	42,1
49	Июль	15	87,0	30,0	117,0	29,0	9,4	38,4
49	Апрель	50	108,3	10,7	119,0	36,1	3,4	39,5

Концентрация углерода в донных отложениях бухты Средняя изменялась от 0,04 до 0,46 % (табл. 2), при этом содержание в песчанистых осадках под плотными зарослями zostеры было значимо (по критерию Манна — Уитни) выше, чем под зарослями *Z. marina* с проективным покрытием < 50 %. Отложения в колонках с близкой плотностью zostеры значимо не отличались по концентрации $C_{\text{орг}}$ (табл. 2).

Таблица 2. Концентрация $C_{\text{орг}}$ (%) в колонках донных отложениях бухты Средняя под зарослями zostеры с различным проективным покрытием и без zostеры

Table 2. $C_{\text{орг}}$ concentration (%) in the cores from the seagrass-covered areas and bare sands of the Srednyaya Bight

№	Зостера > 50 %		Зостера < 50 %		Пески без zostеры	
	85	77	63	49	111	351
<i>n</i>	9	10	10	5	5	5
<i>X</i>	0,29	0,24	0,07	0,10	0,17	0,32
<i>SE</i>	0,035	0,021	0,0068	0	0,0143	0,0136

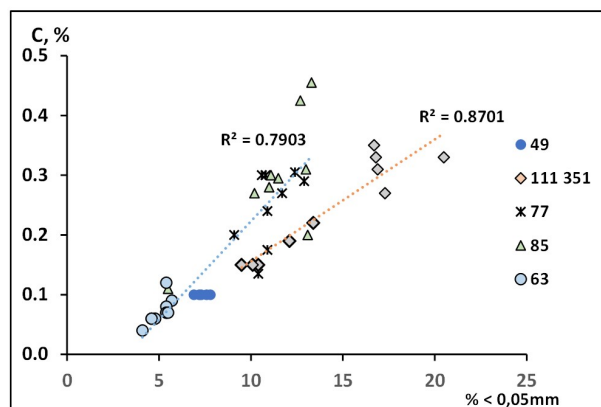
Примечание: № — номер станции; *n* — число проб; *X* — среднее; *SE* — стандартная ошибка.

Note: №, station number; *n*, number of samples; *X*, the mean value; *SE*, the standard error.

Концентрация $C_{\text{орг}}$ в песчанистых осадках без zostеры варьировала от 0,15 до 0,35 % в зависимости от гранулометрического состава и была пропорциональна доле алевритовых фракций, однако угол линии зависимости $C_{\text{орг}}$ от содержания частиц < 0,05 мм был заметно меньше, чем в песках под зарослями морской травы (рис. 2), что означает бóльшую скорость накопления органического вещества при заилении в присутствии zostеры.

Рис. 2. Зависимость концентрации $C_{\text{орг}}$ от содержания илистых частиц (< 0,05 мм) в донных отложениях бухты Средняя из биотопов с zostерой (ст. 49, 63, 77 и 85) и без (ст. 111 и 351)

Fig. 2. Dependence of $C_{\text{орг}}$ concentration on the fraction of silt particles (< 0.05 mm) in bottom sediments of the Srednyaya Bight from the seagrass habitats (sta. 49, 63, 77, and 85) and bare sands (sta. 111 and 351)



Анализ вертикального распределения содержания $C_{\text{орг}}$ в пределах верхнего 15–35-см слоя песчаных осадков бухты Средняя не позволяет однозначно констатировать тренд изменения вниз по колонкам. Наиболее изменчива была концентрация $C_{\text{орг}}$ в колонках, отобранных на станциях с высоким процентом покрытия морской травой (рис. 3).

На процесс депонирования $C_{\text{орг}}$ в донных отложениях бухты Средняя оказывает существенное воздействие их гранулометрический состав, что отражается в значимой корреляции с содержанием алевропелитового материала по всей выборке (рис. 2). Фактор влияния zostеры выражается в том, что при близких показателях гранулометрического состава донные отложения под плотными зарослями морской травы содержат больше $C_{\text{орг}}$ (см. ст. 77 и 85 на рис. 2). Данный факт свидетельствует о том, что *Z. marina* одновременно является источником углерода

в донных отложениях и способствует накоплению тонкозернистого материала. Отсутствие значимого тренда уменьшения вниз по колонкам (рис. 3) отличает песчаные осадки от заиленных отложений, где при повышенной концентрации $C_{орг}$ в верхнем 5–10-см слое наблюдается значимое снижение в нижележащих слоях за счёт аэробного окисления в пределах верхнего слоя и восстановительного диагенеза в нижележащих отложениях [Тищенко и др., 2022].

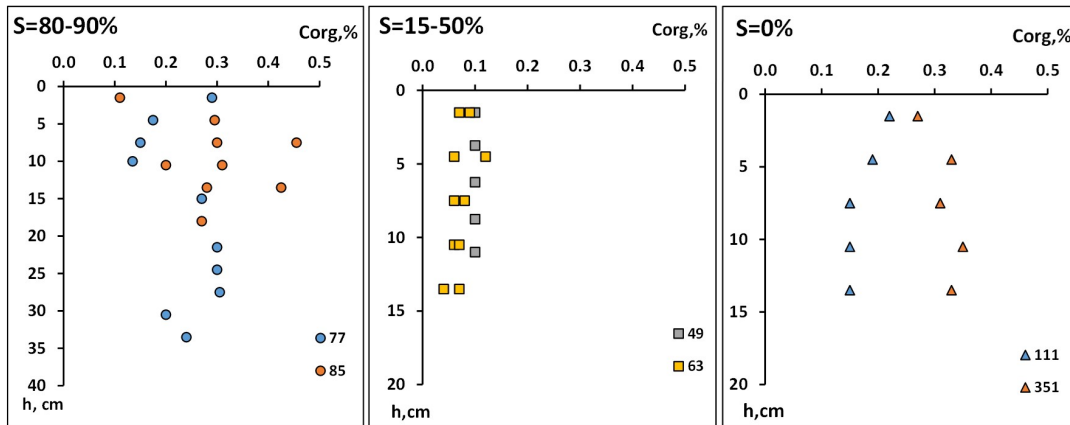


Рис. 3. Изменение концентрации $C_{орг}$ по колонкам донных отложений бухты Средняя с различным уровнем проективного покрытия zostерой (S)

Fig. 3. Changes in $C_{орг}$ concentration in the bottom sediment cores of the Srednyaya Bight with different projective seagrass coverage (S)

В отличие от концентрации углерода, объёмная плотность песчаных отложений бухты Средняя колебалась в достаточно узких пределах, $1,17–1,35 \text{ г}\cdot\text{см}^{-3}$. Полученные данные по объёмной плотности и концентрации $C_{орг}$ в отложениях позволяют рассчитать запас углерода в слое донных осадков определённой мощности. Результаты оценки запаса углерода будут пропорциональны толщине рассматриваемого слоя. Нами был проведён расчёт в двух вариантах: сначала — определение для слоя 0,25 м [Prentice et al., 2020], затем — экстраполяция для слоя 1 м, поскольку именно метровый слой отложений наиболее часто используется в оценках, связанных с концепцией «голубого углерода» [Fourqurean et al., 2012]. Однако в последней глобальной сводке для расчётов был использован 20-см слой [Kennedy et al., 2022], что позволило заметно расширить базу применяемых данных, так как во многих работах отобраны колонки длиной 15–35 см, как и в наших исследованиях.

Таблица 3. Запас $C_{орг}$ ($\text{г}\cdot\text{С}\cdot\text{м}^{-2}$) в верхнем 0,25-м слое и в 1-м слое донных отложений бухты Средняя под зарослями zostеры различной плотности и без zostеры

Table 3. $C_{орг}$ stock ($\text{g}\cdot\text{C}\cdot\text{m}^{-2}$) in the upper 0.25-m layer and 1-m sediment layer of the seagrass-covered areas and bare sands in the Srednyaya Bight

	Зостера > 50 %		Зостера < 50 %	Пески без zostеры	
№ станции	85	77	63 и 49	111	351
Число проб	9	10	15	5	5
Запас $C_{орг}$ в слое 0,25 м, X	817	708	231	506	986
Запас $C_{орг}$ в слое 0,25 м, SE	75	62	18	48	42
Запас $C_{орг}$ в слое 1 м, X	3644	2933	958	1901	4070
Запас $C_{орг}$ в слое 1 м, SE	431	260	71	177	168

Примечание: X — среднее; SE — стандартная ошибка.

Note: X, the mean value; SE, the standard error.

Пространственное распределение zostеры в бухте Средняя по данным полевых наблюдений и моделирования MaxEnt 3.4.4. Для учёта пространственной гетерогенности экосистемы морских трав при оценке запаса углерода в масштабе бухты по данным полевой съёмки построены карты распределения полей zostеры в апреле и июле 2021 г. (рис. 4А и Б). По результатам моделирования методом максимальной энтропии выявлен потенциальный ареал распространения *Z. marina* в районе исследований (рис. 4В).

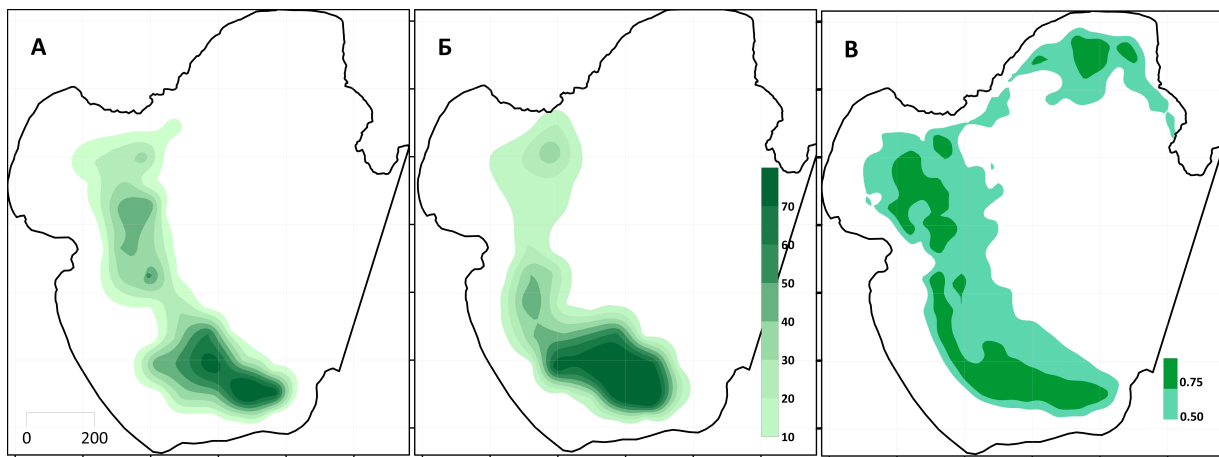


Рис. 4. Распределение полей zostеры в бухте Средняя по данным полевого подводного картографирования в апреле (А) и в июле (Б) (цветовая шкала — площадь проективного покрытия) и по результатам моделирования потенциальной области присутствия *Zostera marina* (В) (цветовая шкала — расчётная вероятность присутствия вида)

Fig. 4. Distribution of the seagrass meadows in the Srednyaya Bight according to field underwater mapping data in April (A) and July (Б) (the color scale indicates projective coverage area) and according to the results of modeling the potential area of *Zostera marina* occurrence (В) (the color scale indicates calculated probability of the species occurrence)

Данные о площадях разреженных и густых зарослей, рассчитанные по построенным картам, включены в табл. 4.

Таблица 4. Площади полей zostеры в бухте Средняя, рассчитанные по данным подводного картографирования и по данным дистанционного зондирования с радиометрической коррекцией [Жариков и др., 2018]

Table 4. Areas of the seagrass meadows in the Srednyaya Bight evaluated by underwater mapping data and remote sensing data with radiometric correction [Zharikov et al., 2018]

Период	Площадь зарослей, га, с проективным покрытием		
	10–50 %	> 50 %	Всего
28.04.2021–29.04.2021	19,53 ± 4,88	3,54 ± 0,85	23,08 ± 5,95
27.07.2021–28.07.2021	17,91 ± 4,48	5,67 ± 1,41	23,58 ± 5,89
12.10.2001	9,54 ± 3,18	2,70 ± 0,22	12,24 ± 2,74
05.10.2013	15,57 ± 5,24	4,50 ± 0,29	20,07 ± 4,29
08.10.2014	18,40 ± 6,14	7,40 ± 2,47	25,80 ± 5,52

Разреженные поля с проективным покрытием от 10 до 50 %, граничащие с отмывтыми сортированными песками, локализованы в центральной и юго-западной частях бухты. Плотные заросли с проективным покрытием более 50 % тяготеют к заиленным песчаным грунтам и концентрируются на юге (см. рис. 4А и Б).

Относительный вклад переменных в модель был следующим: цифровая модель рельефа — 44,6 %; распределение донных осадков — 30,7 %; ландшафтно-фациальная структура бухты — 24,6 %. Потенциальные области с прогнозной вероятностью присутствия вида более 0,5 (рис. 4В) занимают 32,47 га, что составляет около трети общей площади бухты. Из них на площади с вероятностью присутствия более 0,75 приходится 11,83 га.

Результаты полевого картографирования в апреле и июле (рис. 4А и Б) показывают, что заросли zostеры занимают $\frac{2}{3}$ области с прогнозной вероятностью присутствия вида более 0,5 и расположены преимущественно на защищённых от прямого штормового воздействия участках.

В период исследований на поля *Z. marina* приходилось около четверти площади бухты (23,2 %). С учётом того, что разреженные и плотные заросли занимали 80,2 и 19,8 % соответственно от общей площади, занятой высшей растительностью, были рассчитаны абсолютные значения запаса углерода и в биомассе zostеры, и депонированного в осадках толщиной 1 м, которые покрыты лугами (347,17 т). Около 95 % этого количества углерода локализовано в донных осадках под зарослями.

ОБСУЖДЕНИЕ

Доля органического углерода, содержащегося в тканях морской травы, даже при 100%-ном проективном покрытии не превышает трети от количества углерода в 25-см слое подстилающих песчаных отложений. При рассмотрении слоя толщиной 1 м очевидно, что вклад донных отложений в общий пул органического углерода в экосистемах морских трав становится подавляющим (> 90 %) (см. табл. 1 и 3). Можно предположить, что в экосистемах с морскими травами на заиленных грунтах, содержащих 1–3 % $C_{\text{орг}}$, роль донных отложений в балансе органического углерода будет ещё больше. Таким образом, хотя функционирование экосистем с морскими травами обусловлено именно жизнедеятельностью последних, бóльшая часть органического углерода накапливается и содержится в материале донных осадков. Соответственно, с точки зрения концепции «голубого углерода» роль экосистем с морскими травами в фиксации углерода определяется количеством $C_{\text{орг}}$ в подстилающих донных отложениях.

Заметное обогащение органическим углеродом песчаных отложений бухты Средняя под зарослями *Z. marina*, по сравнению с песками близкого гранулометрического состава, не покрытыми травами (рис. 2), подтверждает значимую роль экосистем zostеры в накоплении углерода даже в достаточно открытых акваториях, подобных бухте Средняя, с отсутствием устойчивого и интенсивного осадконакопления, где концентрация $C_{\text{орг}}$ в песчаных отложениях не превышает 0,5 %. В верхнем слое отложений полузакрытых акваторий залива Петра Великого (в бухтах Воевода и Новгородская), на участках, не покрытых *Z. marina*, концентрация $C_{\text{орг}}$ составляла 2–3 % [Тищенко и др., 2022]. Отсутствие данных по гранулометрическому составу этих осадков не позволяет провести прямое сравнение с нашими результатами, однако зависимость концентрации $C_{\text{орг}}$ от степени заиленности донных отложений зафиксирована неоднократно [Kennedy et al., 2022; Prentice et al., 2020]. В связи с вышеизложенным можно предположить достаточно высокую заиленность отложений полузакрытых и закрытых бухт залива Петра Великого. Однако отметим, что значительная часть прибрежных акваторий северо-западного сектора Японского моря имеет песчаные донные осадки, подобные таковым в бухте Средняя, и экосистемы с доминированием zostеры распространены здесь весьма широко [Арзамасцев, Преображенский, 1990; Колпаков, 2013; Мануйлов, 1987; Паймеева, 1973, 1979].

При сравнении данных по запасу углерода в верхнем 25-см слое донных отложений бухты Средняя с аналогичными данными, полученными для экосистем zostеры на северо-западном побережье США и Канады [Prentice et al., 2020], становится очевидным, что наши результаты по бухте Средняя очень хорошо укладываются в общий тренд (рис. 5), который характеризует

зависимость запаса $C_{\text{орг}}$ от его концентрации в донных отложениях. Сведения [Тищенко и др., 2022] по более заиленным отложениям, пересчитанные на слой 25 см, также удовлетворительно совпадают с линией общего тренда, но в области достаточно высокой концентрации $C_{\text{орг}}$ в донных осадках (рис. 5).

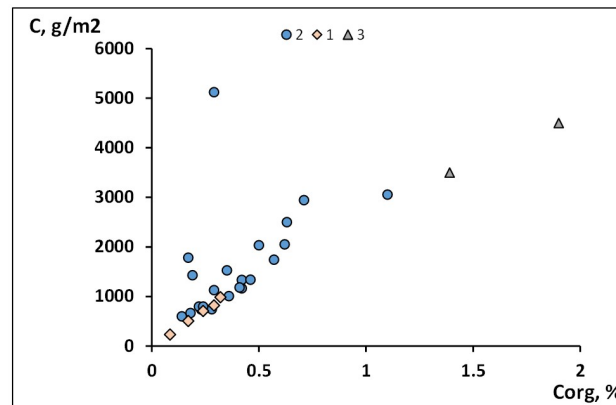


Рис. 5. Зависимость запаса $C_{\text{орг}}$ в верхнем 25-см слое прибрежных донных отложений бухты Средняя (1), северо-западного побережья Северной Америки [Prentice et al., 2020] (2) и полузакрытых бухт залива Петра Великого [Тищенко и др., 2022] (3)

Fig. 5. Dependence of $C_{\text{орг}}$ stock in the upper 25-cm layer of coastal sediments of the Srednyaya Bight (1), northwestern coast of North America [Prentice et al., 2020] (2), and semi-enclosed inlets of Peter the Great Bay [Tischenko et al., 2022] (3)

Таким образом, из полученных результатов следует, что наиболее важным фактором, контролирующим запас углерода в экосистемах с морской травой *Z. marina* в расчёте на единицу площади, является концентрация $C_{\text{орг}}$ в подстилающих донных отложениях, которая, в свою очередь, определяется прежде всего показателями их гранулометрического состава. Вариации запасов углерода в верхнем слое в зависимости от характера донных отложений составляют порядок и более (рис. 5).

Факторы глубины, уклона дна, экспозиции склонов и характера гидродинамики прямо и опосредованно обуславливают режим осадконакопления и гранулометрический состав отложений [Dahl et al., 2016]. Распределение морских трав в значительной мере определяется геоморфологическим строением подводных склонов, конфигурацией береговой линии и типом субстрата [O'Brien et al., 2022]. Вклад различных переменных в модель распределения zostеры соответствует этим представлениям.

Сравнение площадей, занятых высшей водной растительностью в районе исследований, даёт представление об изменениях распределения морских трав (см. табл. 4). Различия между площадями, занимаемыми сообществом *Z. marina* в 2013, 2014 и 2021 гг., находятся в пределах ошибок, которые обусловлены точностью использованных методов картографирования. Тем не менее локализация зарослей в 2021 г. изменилась: полностью исчезло поле zostеры, оконтуренное на тематических картах в северной части бухты [Жариков и др., 2017, 2018]. Между тем побережье исследуемого района открыто ветрам восточных и юго-восточных румбов. Во время прохождения тропического циклона «Майсак» (3–4 сентября 2020 г.) ветер и волнение именно этих направлений имели наибольшую интенсивность [Лазарюк и др., 2021]. Под его воздействием в бухте Средняя в течение трёх суток наблюдали штормовой нагон и аномально высокие волны, которые полностью разрушили в северном районе бухты часть построек кордона охраны заповедника, простоявших на берегу более 10 лет.

Отметим, что значительные колебания проективного покрытия дна морскими травами были зафиксированы в акватории заповедника и ранее. Так, уменьшение площадей *Z. marina* в Морском заповеднике было отмечено в начале 1990-х гг. при проведении ихтиологических наблюдений на постоянных трансектах [Маркевич, 2002].

Высокая межгодовая пространственная изменчивость сообществ морских трав установлена и в других регионах. Например, многолетние мониторинговые исследования полей *Z. marina* в эстуарии Эмса (залив Ваддензе, Северное море) показали, что в среднем 12,9 % покрытых растительностью площадей ежегодно полностью теряют заросли, тогда как около 12,7 % площади районов обнажённого дна колонизируются зостерой [Valle et al., 2013]. Изменение площадей и местоположения полей *Z. marina*, локальное исчезновение зарослей и повторная колонизация участков рассматриваются как часть популяционной стратегии вида [van Katwijk et al., 2009], позволяющей восстанавливать заросли после периодического воздействия разрушающих факторов [Trémolières, 2004].

Исследования характеристик площади покрытия полей зостеры и показателей их сезонной и межгодовой изменчивости особенно важны при оценке запасов углерода в экосистемах отдельных акваторий. Поскольку долговременный мониторинг морских трав трудоёмок и дорог, необходимы альтернативные подходы. Требующиеся данные могут быть получены с применением методов дистанционного зондирования и с использованием моделей распределения видов.

Для долговременного мониторинга полей морских трав уже применяют методы дистанционного зондирования, обеспечивающие исследованиям оперативность и широкий охват районов распространения [Bramante et al., 2018; Pham et al., 2019; Poursanidis et al., 2021]. Синоптический мониторинг прибрежных экосистем на основе дистанционных данных даёт важную информацию о пространственных характеристиках и о различиях процессов осадконакопления экосистем морских трав [McKenzie et al., 2022; Randazzo et al., 2021]. Моделирование ареала потенциального местообитания позволяет охарактеризовать экологические особенности распределения морских трав и предоставляет пространственные данные, поддерживающие оценки связывания и хранения углерода в конкретных местообитаниях [Kuwaе et al., 2022; O'Brien et al., 2022].

На участках с повышенной ветро-волновой нагруженностью (открытые побережья и бухты) прохождение штормов способно значительно сократить площадь полей *Z. marina*. Кроме того, с интенсивностью гидродинамического воздействия коррелируют пространственные вариации темпов накопления и величина запаса углерода в осадках. Полученные нами результаты позволяют предполагать, что в открытых и полуоткрытых бухтах с зарослями зостеры они значительно ниже, чем в закрытых акваториях.

Субрегиональные и региональные оценки вклада экосистем с морскими травами в баланс углерода, хранимого в прибрежной зоне, основаны на определении площадей, которые заняты данными экосистемами. Пространственная неоднородность зарослей определяет необходимость дифференциации акваторий по режимам осадконакопления и типам донных отложений. В первом приближении такая дифференциация приводит к выделению двух категорий — районов с преобладанием аккумуляции осадков и с возможностью накопления углерода и акваторий с доминированием процессов эрозии, где углерод практически не накапливается. Как показывают полученные нами результаты, бухта Средняя относится ко второй категории.

Таким образом, накопление сведений о прямых измерениях и расчётных значениях концентрации и запаса углерода в прибрежной зоне должно сопровождаться оценками пространственного распределения биотопов методами полевого картографирования, дистанционного зондирования и моделирования, что обеспечивает учёт пространственной неоднородности экосистем морских трав в интегральных оценках «голубого углерода».

Выводы:

1. По результатам проведённых исследований определены биомасса и запас углерода в травостое и корнях *Zostera marina*, концентрация органического углерода в колонках осадков и запас углерода в слоях донных отложений (толщиной 0,25 и 1 м) для типичных местообитаний бухты Средняя. С использованием программы MaxEnt 3.4.4 выявлена потенциальная область распространения сообщества с доминированием zostеры. Построены карты распределения зарослей морской травы в апреле и июле 2021 г.
2. В сообществе *Z. marina* на корни приходилось в 3–20 раз меньше биомассы, чем на травостой. В соответствии с сезонностью вегетации эта разница возрастает от апреля к июлю. В биотопах с проективным покрытием 50–80 % запас углерода в тканях zostеры составляет $(96,8 \pm 37,4)$ г С·м⁻², в биотопах со 100%-ным покрытием он повышается до 253 г С·м⁻².
3. Концентрация углерода в донных отложениях бухты Средняя колебалась в пределах от 0,04 до 0,46 % и была пропорциональна доле алевритовых фракций. Под плотными зарослями zostеры содержание С_{орг} и доля алевритовых частиц в осадках были выше, чем под разреженными. Анализ вертикального распределения концентрации С_{орг} в пределах верхнего 15–35-см слоя песчаных осадков не выявил тренда изменения вниз по колонкам; основным фактором, влияющим на процесс концентрации С_{орг}, был гранулометрический состав осадков.
4. Доля органического углерода, содержащегося в тканях морской травы, не превышает трети от его количества, содержащегося в 25-см слое подстилающих песчаных отложений. В слое толщиной 1 м вклад донных отложений в пул органического углерода превышает 90 %. Соответственно, роль полей морских трав в фиксации углерода в бухте определяется его концентрацией и количеством в донных отложениях. Размах вариации запасов углерода в верхнем слое зависит от характера донных отложений и составляет порядок и более.
5. Для субрегиональных и региональных оценок вклада морских трав в баланс углерода, аккумуляруемого в прибрежной зоне, необходима дифференциация прибрежных акваторий по режимам осадконакопления и типам донных отложений. Данный подход способствует повышению корректности оценки запасов углерода, депонированного в экосистемах морских трав.

Работа выполнена в рамках государственного задания Тихоокеанского института географии ДВО РАН № 122020900188-3.

Благодарность. Это исследование было проведено во многом благодаря деятельности NOWPAP CEARAC (UNEP), координатору которого Генки Тераучи (Genki Terauchi) мы выражаем свою признательность. Мы благодарны дирекции и сотрудникам отдела охраны ФГБУ «Земля леопарда» за помощь в организации полевых исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Арзамасцев И. С., Преображенский Б. В. *Атлас подводных ландшафтов Японского моря*. Москва : Наука, 1990. 222 с. [Arzamastsev I. S., Preobrazhensky B. V. *Atlas podvodnykh landscapev Yaponskogo morya*. Moscow : Nauka, 1990, 222 p. (in Russ.)]
2. Жариков В. В., Базаров К. Ю., Егидарев Е. Г. Использование данных дистанционного зондирования при картографировании подводных ландшафтов бухты Средней (залив Петра Великого, Японское море) // *География и природные ресурсы*. 2017. № 2. С. 190–198. [Zharikov V. V., Bazarov K. Y., Egidarev E. G. Use of remotely sensed data in mapping underwater landscapes of Srednyaya Bay (Peter the Great Gulf, Sea of Japan). *Geografiya i prirodnye resursy*, 2017, no. 2, pp. 190–198. (in Russ.)]
3. Жариков В. В., Базаров К. Ю., Егидарев Е. Г., Лебедев А. М. Использование данных LANDSAT для картографирования высшей водной растительности Дальневосточного морского заповедника // *Океанология*. 2018. Т. 58, № 3. С. 521–531. [Zharikov V. V., Bazarov K. Y., Egidarev E. G.,

- Lebedev A. M. Application of LANDSAT data for mapping higher aquatic vegetation of the Far East Marine Reserve. *Okeanologiya*, 2018, vol. 58, no. 3, pp. 521–531. (in Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0030157418030164>
4. Колпаков Н. В. Продукция макрофитов в эстуариях Приморья // *Известия ТИНРО*. 2013. Т. 174. С. 135–148. [Kolpakov N. V. Primary production of macrophytes in estuaries of Primorye. *Izvestiya TINRO*, 2013, vol. 174, pp. 135–148. (in Russ.)]
 5. Короткий А. М., Худяков Г. И. *Экзогенные геоморфологические системы морских побережий*. Москва : Наука, 1990, 216 с. [Korotky A. M., Khudyakov G. I. *Ekzogennyye geomorfologicheskie sistemy morskikh poberezhii*. Moscow : Nauka, 1990, 216 p. (in Russ.)]
 6. Лазарюк А. Ю., Радовец А. В., Христофорова Н. К. Влияние тайфуна Майсак на экологическую ситуацию в материковых прибрежьях Дальневосточного морского заповедника в сентябре 2020 г. (Приморский край, Россия). *Биота и среда природных территорий*. 2021. № 4. С. 85–101. [Lazaryuk A. Yu., Radovets A. V., Khristoforova N. K. Environmental impact of typhoon Maysak on the mainland coast of the Far Eastern Marine Biosphere Reserve in September 2020 (Primorsky Krai, Russia). *Biota i sreda prirodnikh territorii*, 2021, no. 4, pp. 85–101. (in Russ.)]. https://doi.org/10.37102/2782-1978_2021_4_4
 7. Маркевич А. И. Распределение рыб в прибрежных биотопах бухты Западной острова Фуругельма: изменения с 1991 по 1996 г. // *Экологическое состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья реки Туманной*. Владивосток : Дальнаука, 2002. Т. 3. С. 137–148. [Markevich A. I. Raspredelenie ryb v pribrezhnykh biotopakh bukhty Zapadnoi ostrova Furugel'ma: izmeneniya s 1991 po 1996 g. In: *Ecological Condition and Biota of Southwest Part of the Peter the Great Bay and Mouth of the Tumanaya River*. Vladivostok : Dal'nauka, 2002, vol. 3, pp. 137–148. (in Russ.)]
 8. Мануйлов В. А. Структура донных ландшафтов береговой зоны залива Петра Великого // *Донные ландшафты Японского моря : сборник научных трудов*. Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. С. 22–43. [Manuilov V. A. Struktura donnykh landshaftov beregovoi zony zaliva Petra Velikogo. In: *Donnye landshafty Yaponskogo morya : sbornik nauchnykh trudov*. Vladivostok : DVO AN SSSR, 1987, pp. 22–43. (in Russ.)]
 9. Паймеева Л. Г. Распределение зарослей zostеры в заливе Петра Великого // *Известия ТИНРО*. 1973. Т. 87. С. 145–148. [Paimeyeva L. G. Distribution of *Zostera* stocks in the Bay of Peter the Great. *Izvestiya TINRO*, 1973, vol. 87, pp. 145–148. (in Russ.)]
 10. Паймеева Л. Г. Распространение и запасы zostеры в Приморье от мыса Поворотного до мыса Белкина // *Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии*. Владивосток : ТИНРО, 1979. Вып. 10. С. 149–154. [Paimeyeva L. G. Rasprostraneniye i zapasy zostery v Primor'e ot mysy Povorotnogo do mysy Belkina. In: *Issledovaniya po biologii ryb i promyslovoi okeanografii*. Vladivostok : TINRO, 1979, iss. 10, pp. 149–154. (in Russ.)]
 11. Романкевич Е. А. *Геохимия органического вещества в океане*. Москва : Наука, 1977, 256 с. [Romankevich E. A. *Geokhimiya organicheskogo veshchestva v okeane*. Moscow : Nauka, 1977, 256 p. (in Russ.)]
 12. Суханов В. В. *Научная графика на компьютере*. Владивосток : Дальнаука, 2005. 355 с. [Sukhanov V. V. *Nauchnaya grafika na komp'yutere*. Vladivostok : Dal'nauka, 2005, 355 p. (in Russ.)]
 13. Тищенко П. Я., Шкирникова Е. М., Горячев В. А., Рюмина А. А., Сагалаев С. Г., Тищенко П. П., Уланова О. А., Тибенко Е. Ю. Депонированный органический углерод мелководных бухт залива Петра Великого (Японское море) // *Геохимия*. 2022. Т. 67, № 10. С. 1004–1012. [Tishchenko P. Ya., Shkirknikova E. M., Goryachev V. A., Ryumina A. A., Sagalaev S. G., Tishchenko P. P., Ulanova O. A., Tibenko E. Yu. Accumulated organic carbon in the sediments of shallow bights of the Peter the Great Bay, Sea of Japan. *Geokhimiya*, 2022, vol. 67, no. 10, pp. 1004–1012. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S0016752522100119>
 14. Bertelli C. M., Stokes H. J., Bull J. C., Unsworth R. K. F. The use of habitat suitability modelling for seagrass: A review. *Frontiers in Marine Science*, 2022, vol. 9, art. no. 997831 (8 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.997831>
 15. Bouillon S., Boschker H. T. S. Bacterial carbon sources in coastal sediments: A cross-system

- analysis based on stable isotope data of biomarkers. *Biogeosciences*, 2006, vol. 3, iss. 2, pp. 175–185. <https://doi.org/10.5194/bg-3-175-2006>
16. Bramante J. F., Ali S. M., Ziegler A. D., Sin T. M. Decadal biomass and area changes in a multi-species meadow in Singapore: Application of multi-resolution satellite imagery. *Botanica Marina*, 2018, vol. 61, iss. 3, pp. 289–304. <https://doi.org/10.1515/bot-2017-0064>
 17. Dahl M., Deyanova D., Gütschow S., Asplund M. E., Lyimo L. D., Karamfilov V., Santos R., Björk M., Gullström M. Sediment properties as important predictors of carbon storage in *Zostera marina* meadows: A comparison of four European areas. *PLoS ONE*, 2016, vol. 11, iss. 12, art. no. e0167493 (21 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167493>
 18. Duarte C. M., Middelburg J. J., Caraco N. Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences*, 2005, vol. 2, iss. 1, pp. 1–8. <https://doi.org/10.5194/bg-2-1-2005>
 19. Elith J., Phillips S. J., Hastie T., Dudík M., Chee Y. E., Yates C. J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 2011, vol. 17, iss. 1, pp. 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
 20. Fourqurean J. W., Duarte C. M., Kennedy H., Marbà N., Holmer M., Mateo M. A., Apostolaki E. T., Kendrick G. A., Krause-Jensen D., McGlathery K. J., Serrano O. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nature Geoscience*, 2012, vol. 5, pp. 505–509. <https://doi.org/10.1038/ngeo1477>
 21. Gullström M., Lyimo L. D., Dahl M., Samuelsson G. S., Eggertsen M., Anderberg E., Rasmussen L. M., Linderholm H. W., Knudby A., Bandeira S., Nordlund L. M., Björk M. Blue carbon storage in tropical seagrass meadows relates to carbonate stock dynamics, plant–sediment processes, and landscape context: Insights from the western Indian Ocean. *Ecosystems*, 2018, vol. 21, iss. 3, pp. 551–566. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0170-8>
 22. Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 2001, vol. 4, iss. 1, art. no. 4 (9 p.).
 23. Kennedy H., Beggins J., Duarte C. M., Fourqurean J. W., Holmer M., Marbà N., Middelburg J. J. Seagrass sediments as a global carbon sink: Isotopic constraints. *Global Biogeochemical Cycles*, 2010, vol. 24, iss. 4, art. no. GB4026 (8 p.). <https://doi.org/10.1029/2010GB003848>
 24. Kennedy H., Pagès J. F., Lagomasino D., Arias-Ortiz A., Colarusso P., Fourqurean J. W., Githaiga M. N., Howard J. L., Krause-Jensen D., Kuwae T., Lavery P. S., Macreadie P. I., Marbà N., Masqué P., Mazarrasa I., Miyajima T., Serrano O., Duarte C. M. Species traits and geomorphic setting as drivers of global soil carbon stocks in seagrass meadows. *Global Biogeochemical Cycles*, 2022, vol. 36, iss. 10, art. no. e2022GB007481 (18 p.). <https://doi.org/10.1029/2022GB007481>
 25. Kuwae T., Watanabe A., Yoshihara S., Suehiro F., Sugimura Y. Implementation of blue carbon offset crediting for seagrass meadows, macroalgal beds, and macroalgae farming in Japan. *Marine Policy*, 2022, vol. 138, art. no. 104996 (11 p.). <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2022.104996>
 26. Lafratta A., Serrano O., Masqué P., Mateo M. A., Fernandes M., Gaylard S., Lavery P. S. Challenges to select suitable habitats and demonstrate ‘additionality’ in Blue Carbon projects: A seagrass case study. *Ocean & Coastal Management*, 2020, vol. 197, art. no. 105295 (8 p.). <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2020.105295>
 27. Lei T., Wang D., Yu X., Ma S., Zhao W., Cui C., Meng J., Tao S., Guan D. Global iron and steel plant CO₂ emissions and carbon-neutrality pathways. *Nature*, 2023, vol. 622, pp. 514–520. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06486-7>
 28. Marbà N., Arias-Ortiz A., Masqué P., Kendrick G. A., Mazarrasa I., Bastyan G. R., Garcia-Orellana J., Duarte C. M. Impact of seagrass loss and subsequent revegetation on carbon sequestration and stocks. *Journal of Ecology*, 2015, vol. 103, iss. 2, pp. 296–302. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12370>
 29. Mazarrasa I., Marbà N., Garcia-Orellana J., Masqué P., Arias-Ortiz A., Duarte C. M. Effect of environmental factors (wave exposure and depth) and anthropogenic pressure in the C sink capacity of *Posidonia oceanica* meadows. *Limnology and Oceanography*, 2017, vol. 62, iss. 4, pp. 1436–1450. <https://doi.org/10.1002/lno.10510>
 30. McKenzie L. J., Langlois L. A., Roelfsema C. M. Improving approaches to mapping seagrass within the Great Barrier Reef: From field

- to spaceborne Earth observation. *Remote Sensing*, 2022, vol. 14, iss. 11, art. no. 2604 (28 p.). <https://doi.org/10.3390/rs14112604>
31. McLeod E., Chmura G. L., Bouillon S., Salm R., Björk M., Duarte C. M., Lovelock C. E., Schlesinger W. H., Silliman B. R. A blueprint for blue carbon: Toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2011, vol. 9, iss. 10, pp. 552–560. <https://doi.org/10.1890/110004>
 32. Miyajima T., Hori M., Hamaguchi M., Shimabukuro H., Yoshida G. Geophysical constraints for organic carbon sequestration capacity of *Zostera marina* seagrass meadows and surrounding habitats. *Limnology and Oceanography*, 2017, vol. 62, iss. 3, pp. 954–972. <https://doi.org/10.1002/lno.10478>
 33. O'Brien J. M., Wong M. C., Stanley R. R. E. Fine-scale ensemble species distribution modeling of eelgrass (*Zostera marina*) to inform nearshore conservation planning and habitat management. *Frontiers in Marine Science*, 2022, vol. 9, art. no. 988858 (19 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.988858>
 34. Pham T. D., Xia J., Ha N. T., Bui D. T., Le N. N., Tekeuchi W. A review of remote sensing approaches for monitoring blue carbon ecosystems: Mangroves, seagrasses and salt marshes during 2010–2018. *Sensors*, 2019, vol. 19, iss. 8, art. no. 1933 (37 p.). <https://doi.org/10.3390/s19081933>
 35. Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 2006, vol. 190, iss. 3–4, pp. 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
 36. Poursanidis D., Traganos D., Teixeira L., Shapiro A., Muaves L. Cloud-native seascape mapping of Mozambique's Quirimbas National Park with Sentinel-2. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 2021, vol. 7, iss. 2, pp. 275–291. <https://doi.org/10.1002/rse2.187>
 37. Prentice C., Poppe K. L., Lutz M., Murray E., Stephens T. A., Spooner A., Hessing-Lewis M., Sanders-Smith R., Rybczyk J. M., Apple J., Short F. T., Gaeckle J., Helms A., Mattson C., Raymond W. W., Klinger T. A synthesis of blue carbon stocks, sources, and accumulation rates in eelgrass (*Zostera marina*) meadows in the Northeast Pacific. *Global Biogeochemical Cycles*, 2020, vol. 34, iss. 2, art. no. e2019GB006345 (16 p.). <https://doi.org/10.1029/2019GB006345>
 38. Randazzo G., Italiano F., Micallef A., Tomasello A., Cassetti F. P., Zammit A., D'Amico S., Saliba O., Cascio M., Cavallaro F., Crupi A., Fontana M., Gregorio F., Lanza S., Colica E., Muzirafuti A. WebGIS implementation for dynamic mapping and visualization of coastal geospatial data: A case study of BESS project. *Applied Sciences*, 2021, vol. 11, iss. 17, art. no. 8233 (21 p.). <https://doi.org/10.3390/app11178233>
 39. Röhr M. E., Holmer M., Baum J. K., Björk M., Boyer K., Chin D., Chalifour L., Cimon S., Cusson M., Dahl M., Deyanova D., Duffy J. E., Ek-löf J. S., Geyer J. K., Griffin J. N., Gullström M., Hereu C. M., Hori M., Hovel K. A., Randall Hughes A., Jorgensen P., Kiriakopolos S., Moksnes P.-O., Nakaoka M., O'Connor M. I., Peterson B., Reiss K., Reynolds P. L., Rossi F., Ruesink J., Santos R., Stachowicz J. J., Tomas F., Lee K.-S., Unsworth R. K. F., Boström C. Blue carbon storage capacity of temperate eelgrass (*Zostera marina*) meadows. *Global Biogeochemical Cycles*, 2018, vol. 32, iss. 10, pp. 1457–1475. <https://doi.org/10.1029/2018GB005941>
 40. Samper-Villarreal J., Lovelock C. E., Saunders M. I., Roelfsema C., Mumby P. J. Organic carbon in seagrass sediments is influenced by seagrass canopy complexity, turbidity, wave height, and water depth. *Limnology and Oceanography*, 2016, vol. 61, iss. 3, pp. 938–952. <https://doi.org/10.1002/lno.10262>
 41. Trémolières M. Plant response strategies to stress and disturbance: The case of aquatic plants. *Journal of Biosciences*, 2004, vol. 29, pp. 461–470. <https://doi.org/10.1007/BF02712119>
 42. Valle M., van Katwijk M. M., de Jong D. J., Bouma T. J., Schipper A. M., Chust G., Benito B. M., Garmendia J. M., Borja Á. Comparing the performance of species distribution models of *Zostera marina*: Implications for conservation. *Journal of Sea Research*, 2013, vol. 83, pp. 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.03.002>
 43. van Katwijk M. M., Bos A. R., de Jonge V. N., Hanssen L. S. A. M., Hermus D. C. R., de Jong D. J. Guidelines for seagrass restoration: Importance of habitat selection and donor population, spreading of risks, and ecosystem engineering effects. *Marine Pollution Bulletin*, 2009, vol. 58, iss. 2, pp. 179–188. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.09.028>

**ASSESSMENT OF CARBON STOCK
IN THE *ZOSTERA MARINA* LINNAEUS, 1753 ECOSYSTEM
ON SANDY SEDIMENTS OF THE SREDNYAYA BIGHT
(PETER THE GREAT BAY, THE SEA OF JAPAN)
BASED ON FIELD OBSERVATIONS**

V. Shulkin, V. Zharikov, A. Lebedev, and K. Bazarov

Pacific Geographical Institute FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation

E-mail: shulkin@igdvvo.ru

Coastal seagrass ecosystems, particularly *Zostera marina* Linnaeus, 1753 ones, are capable of accumulating organic carbon by fixing carbon dioxide *via* photosynthesis. Seagrass biomass is considered as a short-term carbon storage, and underlying bottom sediments, as a long-term one. The research on organic matter accumulation by seagrass ecosystems is mostly carried out in areas with stable sedimentation. For such ecosystems, the importance of seagrass areas within the concept of blue carbon was shown. However, for the seas of temperate latitudes, coastal waters with unstable sedimentation and prevalence of sandy sediments are common, and the scale of carbon storage in seagrass ecosystems is not obvious. In this work, biomass and carbon stock in *Z. marina* leaves and roots, as well as C_{org} concentration and carbon stock in the upper layers of bottom sediments (0.25-m and 1-m thick), were determined for typical habitats in the semi-open Srednyaya Bight (Peter the Great Bay, the Sea of Japan), where sandy sediments prevail. *Z. marina* roots were characterized by 3–20 times lower biomass than its leaves. This difference increased from April to July in accordance with seasonality. Carbon concentrations in the seagrass leaves and roots were similar (33.3 and 31.3% dry weight, respectively). In the habitats with a projective coverage of 50–80%, carbon stock in *Z. marina* tissues was $(96.8 \pm 37.4) \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}$; with 100% coverage, the value increased to $253 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}$. C_{org} concentration in bottom sediments of the Srednyaya Bight ranged within 0.04–0.46% and correlated with content of silt fractions. Under dense *Z. marina* coverage, C_{org} content and the fraction of silt particles in sediments were higher than under sparse ones. The vertical distribution of C_{org} concentration within the upper 15–35-cm layer did not reveal a downward trend in the cores. The main factor controlling C_{org} content was the particle-size distribution of sediments, which suggests a weak expression of reduction diagenesis and the effect of wave mixing of the upper layer of sandy sediments. Data on the bulk density and C_{org} concentration in sediments allowed to calculate carbon stock for the layers of 0.25 and 1 m. The quota of organic carbon in the seagrass tissues did not exceed a third of its amount in the upper layer (0.25 m) of underlying sandy sediments. When extrapolated to a 1-m thick layer, the quota of bottom sediments to C_{org} pool exceeds 90%. Organic carbon enrichment of sandy sediments under the seagrass beds compared to sands of similar particle size beyond the seagrass beds indicates a significant role of *Z. marina* in carbon storage, even in the habitats with the lack of stable and intensive sedimentation. The major factor controlling carbon stock in *Z. marina* ecosystems is C_{org} content in underlying bottom sediments which depends primarily on their particle-size distribution. In this case, the range of variation in carbon stock in the upper layer is an order of magnitude or more. Maps of the seagrass distribution in April and July 2021 were built. The absolute values of carbon stock were calculated, both accumulated in *Z. marina* biomass and deposited in the seagrass-covered sediments. The area of potential *Z. marina* distribution in the Srednyaya Bight was modelled using the MaxEnt 3.4.4 program. According to the results, areas with a predicted probability exceeding 0.5 for the seagrass occurrence occupy about a third of the total area of the bight; out of them, the area with a probability of *Z. marina* occurrence exceeding 0.75 accounts for 11.83 hectares. In fact, the seagrass meadows occupied > 70% of the area with a predicted probability of the species occurrence exceeding 0.5. As shown, the assessment of the contribution of seagrass ecosystems to the storage of carbon accumulating in the coastal zone requires differentiation of water areas by sedimentation regimes and types of bottom sediments. Moreover, the creation of databases with data on C_{org} concentration and stock *per* unit area is needed. Information on the areas of ecosystem distribution obtained by direct mapping and remote sensing is of high significance as well.

Keywords: blue carbon, *Zostera marina*, carbon concentration in sandy bottom sediments, remote sensing, Sea of Japan, Peter the Great Bay

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

**ПАМЯТИ ВЫДАЮЩЕГОСЯ РОССИЙСКОГО ГИДРОБИОЛОГА
ВЛАДИСЛАВА ВИЛЬГЕЛЬМОВИЧА ХЛЕБОВИЧА**



Не дожив трёх дней до своего 92-летия, 23 февраля 2024 г. ушёл из жизни Владислав Вильгельмович Хлебович — выдающийся отечественный гидробиолог, зоолог-систематик, физиолог, эволюционист, экспериментатор и теоретик, мыслящий гражданин, учитель, коллега, друг, интересный собеседник, удивительно талантливый и красивый человек.

Сочетание логики и интуиции, исчерпывающая чёткость формулировок, глубочайшая образованность и эрудиция позволили ему создать вербальные модели, строгостью равные математическим. Таковыми стали концепции критической солёности (как ключевого фактора влияния на биологические процессы, как маркера смены калиевой эпохи на натриевую и как аспекта акклимации) и роли наследственных триад в видообразовании.

В. В. Хлебович остался в нашей памяти и как выдающийся организатор науки — директор Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР, а также руководитель экспедиций в Арктику, на Дальний Восток и в Чернобыль.

Не прилагая как будто специальных усилий, Владислав Вильгельмович воспитал плеяду гидробиологов — исследователей солоноватых вод. Его ученики и последователи, разбросанные теперь по научным центрам нашей страны и зарубежья, составляют настоящую научную школу, пусть и не оформленную официально.

Неоценим (и пока явно не оценён) его вклад в научное просвещение — именно в *просвещение*, поскольку находящийся ныне в ходу термин *научпоп* к нему совершенно не применим. Чтобы это понять, достаточно прочесть увлекательные работы В. В. Хлебовича «Пока ещё не домашние» (1987), «Агрозоология» (1991), «Особь как квант жизни» (2015), «Животные и мы» (2015) и «О зарождении и судьбе цивилизаций» (2019). Будучи сугубо научными трудами, они тем не менее вполне доступны для понимания широкому кругу читателей.

О нём написаны очерки, но лучше всего он сам о себе рассказал в книге «Кадры из жизни одного зоолога. Воспоминания». Нам всем просто невероятно повезло, что мы встретили его на своём жизненном пути и имели возможность общаться с ним! Память о Владиславе Вильгельмовиче всегда будет с нами, как и чувство огромной благодарности.

*М. И. Орлова, д. б. н., гл. н. с., и. о. директора СПбНЦ РАН,
Н. Ю. Быстрова, н. с. СПбНЦ РАН,
Н. В. Шадрин, к. б. н., в. н. с. ФИЦ ИнБЮМ,
Е. В. Ануфриева, д. б. н., в. н. с., руководитель лаборатории
экстремальных экосистем ФИЦ ИнБЮМ,
А. В. Празукин, д. б. н., в. н. с. ФИЦ ИнБЮМ,
Е. Е. Ежова, к. б. н., в. н. с., заведующая лабораторией морской экологии АО ИО РАН,
О. В. Кочешкова, к. б. н., н. с. АО ИО РАН,
М. Ф. Маркиянова, к. б. н., н. с. АО ИО РАН,
Е. Н. Науменко, д. б. н., профессор кафедры водных биоресурсов и аквакультуры КГТУ,
Е. К. Ланге, н. с. АО ИО РАН*

**IN MEMORIAM: VLADISLAV KHLEBOVICH,
THE OUTSTANDING RUSSIAN HYDROBIOLOGIST**

On 23, February, 2024, D. Sc. Vladislav Khlebovich passed away. He was an outstanding hydrobiologist and zoologist, organizer and active participant in numerous expeditions, and author of about 200 scientific publications.

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 № 2 от 19.02.2024).

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. Неврова Е. Л.

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).



Уч.-изд. листов 9,3
Усл. печ. листов 13,49

Подп. к печати 19.02.2024
Дата выхода в свет 20.05.2024

Тираж 100 экз.
Формат 60 × 84/8

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



Вниманию читателей!

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

*издают
научный журнал*

*Морской биологический журнал
Marine Biological Journal*

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

*publish
scientific journal*

*Морской биологический журнал
Marine Biological Journal*

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

Заказать журнал

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

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

You may order the journal

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