



ISSN 2499-9768 print

МОРСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 9 № 4
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 реферировается 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

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

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

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

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

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

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

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

Founder, Publisher, and Editorial Office address:

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of Sciences.

2 Nakhimov ave., Sevastopol, 299011, Russia.

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

Journal website: <https://marine-biology.ru>.

Co-publisher address:

Zoological Institute Russian Academy of Sciences.

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

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

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2024 Том 9 № 4

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Научные сообщения

Буруковский Р. Н.

Креветки рода *Palaemon* (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) европейских морей 3–25

Зуев Г. В., Скуратовская Е. Н.

Феномен появления крупной ставриды в Чёрном море: версии и доказательства (in Eng.) 26–34

Козминский Е. В.

Факторы, влияющие на воспроизводство популяции моллюсков

Littorina obtusata (Gastropoda: Littorinidae) в Белом море 35–52

Копытина Н. И., Бочарова Е. А., Гулина Л. В.

Культуральное исследование микромицетов из глубоководных донных отложений

Адриатического моря 53–63

Лабай В. С., Корнеев Е. С., Абрамова Е. В., Березова О. Н.,

Водопьянова А. И., Костюченко К. М., Шарлай О. Б., Шпилько Т. С.

Макрозообентос эстуария реки Сусуя (остров Сахалин): I. Гидрологическая характеристика эстуария, видовой состав и распределение макрозообентоса 64–80

Рылькова О. А., Харчук И. А., Лелеков А. С., Лишаев В. Н., Жондарева Я. Д.

Особенности предварительной пробоподготовки культуры *Arthrospira (Spirulina) platensis* при исследовании ассоциированной с ней микрофлоры методами проточной цитометрии и сканирующей электронной микроскопии 81–95

Селифонова Ж. П., Полтаруха О. П.

Таксономический состав и многолетняя динамика численности меропланктона

в прибрежных водах Таманского полуострова (Керченский пролив, Чёрное море) (in Eng.) 96–105

Заметки

Загородняя Ю. А., Драпун И. Е., Прусова И. Ю., Попова Е. В.

Новые находки копепод *Oithona nana* и *Acartia margalefi* в Чёрном море у берегов Крыма 106–110

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

Виды макрофитобентоса, новые для заповедника «Мыс Мартыан» (Крым, Чёрное море) 111–113

Тамойкин И. Ю., Мильчакова Н. А., Вдодович И. В., Чернышева Е. Б.

Новые сведения о пищевом спектре *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) (Sparidae) в Чёрном море ... 114–120

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2024 Vol. 9 No. 4

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

CONTENTS

Scientific communications

Burukovsky R.

Shrimps of the genus *Palaemon* (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae)
of the European seas (in Russ.) 3–25

Zuyev G. and Skuratovskaya E.

Phenomenon of the “large” horse mackerel appearance in the Black Sea: Versions and proofs 26–34

Kozminsky E.

Factors affecting the reproduction of *Littorina obtusata* population (Gastropoda: Littorinidae)
in the White Sea (in Russ.) 35–52

Kopytina N., Bocharova E., and Gulina L.

Cultural study of micromycetes from deep-sea bottom sediments of the Adriatic Sea (in Russ.) 53–63

Labay V., Korneev E., Abramova E., Berezova O.,

Vodop'janova A., Kostyuchenko K., Sharlay O., and Shpilko T.

Macrozoobenthos of the Susuya River estuary (Sakhalin Island): I. Hydrological characteristics
of the estuary, species composition and distribution of macrozoobenthos (in Russ.) 64–80

Rylkova O., Kharchuk I., Lelekov A., Lishaev V., and Zhondareva Ya.

Specifics of sample preparation of *Arthrospira (Spirulina) platensis* culture
in the study of associated microflora by flow cytometry and scanning electron microscopy (in Russ.) ... 81–95

Selifonova Zh. and Poltarukha O.

Taxonomic composition and long-term dynamics of meroplankton abundance
in coastal waters of the Taman Peninsula (the Kerch Strait, Black Sea) 96–105

Notes

Zagorodnyaya Yu., Drapun I., Prusova I., and Popova E.

New records of copepods *Oithona nana* and *Acartia margalefi*
from the Black Sea off the coast of the Crimea (in Russ.) 106–110

Sadogurskiy S., Belich T., and Sadogurskaya S.

Macrophytobenthic species new to the Cape Martyan nature reserve
(the Crimea, Black Sea) (in Russ.) 111–113

Tamoikin I., Milchakova N., Vdodovich I., and Chernysheva E.

The new data on the food spectrum of *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) (Sparidae)
in the Black Sea (in Russ.) 114–120

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 595.384.12-152

**КРЕВЕТКИ РОДА *PALAEEMON* (CRUSTACEA, DECAPODA, PALAEMONIDAE)
ЕВРОПЕЙСКИХ МОРЕЙ**

© 2024 г. **Р. Н. Буруковский**

Калининградский государственный технический университет, Калининград, Российская Федерация
E-mail: burukovsky@klgtu.ru

Поступила в редакцию 17.09.2023; после доработки 31.10.2023;
принята к публикации 10.09.2024; опубликована онлайн 19.11.2024.

Креветки рода *Palaemon* (семейство Palaemonidae) — одни из самых активных инвазивных видов креветок. На шельфе морей, омывающих Европу от Ботнического залива на севере и до устья Дона на юго-востоке, сегодня обитают шесть видов креветок из данного рода. В результате глобального потепления и усиленного развития судоходства, облегчивших перемещение личинок этих креветок с балластными водами, в исторически краткий промежуток времени пять из шести видов существенно увеличили размеры своих ареалов, а один из них, *Palaemon macrodactylus*, из южнобореального западнопацифического вида превратился в космополита. Лишь *Palaemon xiphias*, симбионт морской травы *Posidonia oceanica*, сохранил свой классический средиземноморско-лузитанский ареал. В статье представлены сведения о морфологии, истории формирования новых ареалов, размерах, особенностях репродуктивной биологии и составе пищи каждого вида, а также приведены ключи для определения.

Ключевые слова: креветки, *Palaemon*, инвазия, ареал, европейские воды, Чёрное море

Одна из наиболее насущных проблем как теоретической, так и прикладной гидробиологии, а также зоогеографии — инвазии новых видов в уже сложившиеся гидроценозы и формирование новых ареалов у, казалось бы, вполне эндемичных видов. Этот процесс идёт непрерывно и неуклонно. Например, в водоёмы стран бассейна Балтийского моря с начала XIX в. проникло 76 видов водных и околоводных животных и растений [Olenin, 2005]. Прекрасной иллюстрацией этого могут служить крупнейшие водоёмы Калининградской области: в главные из них — в Куршский и Вислинский заливы — за последние десятилетия вселились выходцы из Каспийского, Чёрного и Средиземного морей, а также из восточноазиатских и американских вод. К примеру, из семи видов десятиногих раков, обитающих сегодня в водоёмах области (среди них два вида креветок, два вида крабов и три вида речных раков), аборигенами являются лишь креветка *Crangon crangon* и один вид речного рака.

Вселение двух других видов речных раков — плод случайной или намеренной акклиматизации. Сигнальный рак *Pacifastacus leniusculus*, родиной которого являются западные регионы Северной Америки (канадская провинция Британская Колумбия и американские штаты Вашингтон, Орегон и Айдахо), в Калининградской области живёт только в озере Янтарном (карьер «Синявинский», когда-то карьер для добычи янтаря «Вальтер»), располагающемся между посёлками Янтарный и Синявино. Полосатый рак *Orconectes limosus* тоже имеет североамериканское происхождение. Он был ввезён в Европу в 1890 г. и освоил водоёмы всех типов в 21 стране, включая

Польшу, Литву и Беларусь. Именно этот вид оказался переносчиком оомицет *Aphanomyces astaci*, возбудителя рачьей чумы, что стало классическим случаем варварской акклиматизации с катастрофическими последствиями.

Procambarus clarkii (так называемый болотный рак из Флориды) — самый расселяемый сейчас и любимый аквариумистами за яркую окраску вид. Он может разносить рачью чуму, очень агрессивен к другим видам раков, сильно роет дно. Уже ясно, что расселение американских видов раков был ошибкой с очень неприятными последствиями [Aklehnovich, Razlutskiy, 2013; Laurent, 1997; Westman, 2003].

Родиной краба *Rhithropanopeus harrisi* тоже является Америка. По-видимому, нативная часть его ареала — пресные и эстуарные воды восточного побережья Северной Америки от юго-запада залива Святого Лаврентия (Канада) до Веракруса (Мексика) [Williams, 1984]. Предполагают, что именно оттуда он переселился в воды западной части США. В 1874 г. вид был обнаружен в Европе [Turoboyski, 1973].

Мохнаторукий краб *Eriocheir chinensis* был ввезён в Европу из Жёлтого моря в 1912 г. на стадии личинки в балластных водах и обнаружен в реке Аллер (Германия); оттуда он широко распространился по рекам и каналам всей Европы от Германии и Франции до Средиземного моря. В водах Калининградской области впервые встречен в 1935 г. [Bacevičius, Gasiūnaitė, 2008]. В Чёрном море обнаружен в 1998 г., в Белом — в 2010 г. [Китайский мохнаторукий краб, 2023].

Креветка *Palaemon elegans* появилась в водах Калининградской области в 2002 г. Первые единичные экземпляры вида были пойманы в море почти у уреза воды в районе посёлка Куликово; через год креветку уже в относительно больших количествах вылавливали в Вислинском заливе, у Балтийской косы, в так называемой гидрогавани, а также во рвах фортов Балтийска. Ареал вида и прочая таксономическая и эколого-фаунистическая информация о нём представлены ниже. Здесь же отметим, что в польских водах обнаружены ещё два вида из рода *Palaemon* — *P. adspersus* и *P. macrodactylus*. Они пока не встречены в регионе Калининграда, но второй из них, во всяком случае, может проникнуть туда в самое ближайшее время. Это привело к необходимости изготовить «инструмент» для быстрого и уверенного обнаружения их в наших водах.

Автор надеется, что эта работа будет полезна в качестве справочника для широкого круга гидробиологов, интересующихся активными инвазивными видами гидробионтов, к каковым относятся не только представители рода *Palaemon*. Именно поэтому сведения непосредственно по этим видам мы посчитали необходимым предварить информацией о морфологии тела каридных креветок.

Строение тела каридных креветок. Креветки относятся к высшим ракообразным, для которых характерно наличие постоянного количества сегментов тела (21), а внутри высших ракообразных — к отряду десятиногих раков (Decapoda), подотряду Pleocyemata и инфраотряду Caridea [De Grave, Franssen, 2011]. Это большая группа морских, солоноватоводных и пресноводных членистоногих, насчитывающая около 3,5 тыс. видов. Главными морфологическими признаками, отличающими их от представителей других отрядов высших раков, служат особенности строения головогрудного панциря (карапакса). Он прикрывает сверху и с боков голову (цефалон), состоящую из пяти сегментов, и грудной отдел (торака) из восьми сегментов. Вместе они образуют цефалоторакс, или головогрудь. Боковые поверхности карапакса (бранхиостегиты) образуют наружные стенки жаберной камеры, заключённой между внутренними поверхностями бранхиостегитов и стенкой цефалоторакса. Цефалоторакс несёт придатки (конечности или их производные) — производные). Они подразделяются на три группы. Передние пять пар располагаются в пределах цефалона. Это две пары жгутиков (антеннулы и антенны), которые выполняют функции органов чувств (осязания и химических органов чувств), и три пары челюстей (мандибулы

и две пары максилл). Торакс несёт восемь пар придатков, первые три из которых выполняют функцию ногочелюстей (максиллипед), а пять пар задних (ходильных ног, или переопод) — локомоторную функцию. Первые три (у всех представителей подотряда *Dendrobranchiata* и у *Stenopodidea* из *Pleocyemata*) или две пары (у *Caridea*) вооружены клешнями.

В жаберной камере десятиногих раков каждый сомит торакса и (или) его придатки исходно несут четыре жабры, которые называются соответственно своему положению. Жабра, сидящая на стенке сегмента над сочленённой с ней коксой (первым члеником конечности) данного сегмента, — плевробранх. Пара жабр, которые прикреплены к сочленованной мембране между стенкой тела и коксой, — артробранхи. Жабра, сидящая на выросте коксы, который служит для вентиляции жаберной камеры (на эпиподите), — подобранх.

Существуют три основных типа жабр: филлобранхии, трихобранхии и дендробранхии. Филлобранхии имеют наиболее простое строение. Это стопка листовидных жабр, попарно сидящих вдоль осевого кровеносного сосуда. Трихобранхии представляют собой пучки нитевидных жабр вокруг осевого сосуда жаберы. Дендробранхии образованы первично парными жабрами, подразделёнными на древовидно расчленённые пучки [McLaughlin, 1980]. Креветки семейства *Palaemonidae*, к которому относится род *Palaemon*, имеют филлобранхии.

Терминология, используемая при описании креветок, приведена на рис. 1.

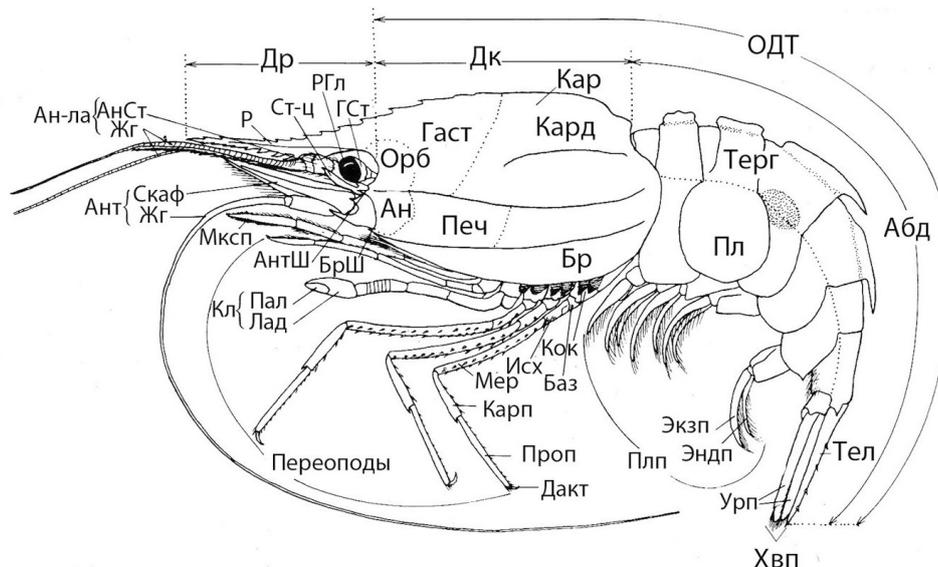


Рис. 1. Терминология, используемая при описании креветок (по [Baba et al., 1986], с дополнениями). Ан — антеннальная область карапакса; Ан-ла — антеннула; АнСт — антеннулярный стебелёк; Ант — антенна; АнтШ — антеннальный шип; Баз — базис; Бр — бранхиостегальная область карапакса; БрШ — бранхиостегальный шип; Гаст — гастральная область карапакса; ГСт — глазной стебелёк; Дакт — дактилус; Дк — длина карапакса; Др — длина рострума; Жг — жгут (аненальный или антеннулярный); Ис — исхиум; Кл — клешня; Кок — кокса; Лад — ладонь клешни; Мксп — 3-я максиллипеда; ОДТ — общая длина тела; Орб — орбитальная область карапакса; Пал — палец клешни; Печ — печёночная область карапакса; Переоподы — 5 пар ходильных конечностей; Пл — плеврон (плевра) абдоминального сомита; Плп — плеоподы (плавательные ножки); Проп — проподус; Р — рострум; РГл — роговица глаза; Скаф — скафоцерит (экзоподит антенн); Ст-ц — стилоцерит; Тел — тельсон; Терг — тергум (или тергит), дорсальная сторона абдомена; Урп — уроподы; Хвп — хвостовой плавник; Экзп — экзоподит плеопод; Эндп — эндоподит плеопод

Fig. 1. Terminology used in the identification of shrimps (after [Baba et al., 1986], with additions). AntPd, antennular peduncle; antSC, antennal scale; antSp, antennal spine; bl, body length; Bra, brachial region; brSp, branchiostegal spine; Bs, basis; Car, carapace; Card, cardiac region; Ch, chela; cl, carapace length; Crn, cornea; Crp, carpus; Cx, coxa; Dct, dactylus; End, endopod; Exd, exopod; Fgr, finger; Flg, flagellum; Gst, gastric region; Hep, hepatic region; Isc, ischium; Mer, merus; Mxpd, maxilliped; Orb, region, orbital region; Pl, pleuron; Plpd, pleopod; Plm, palm; Prop, propodus; Prpd, pereopod; Rost, rostrum; rl, rostrum length; Stlc, stylocerite; Tel, telson; Terg, tergite; Tif, tail fan; Urpd, uropod

К собственно креветкам относят большую группу десятиногих раков, характеризующихся своеобразным (так называемым креветочным) обликом, которых ранее относили к бывшему подотряду *Natantia* отряда *Decapoda*. В настоящее время они входят в состав подотрядов *Dendrobranchiata* Bate, 1888 (целиком) и *Pleocyemata* Burkenroad, 1963 (инфраотряды *Procarididea* Felgenhauer & Abele, 1983, *Stenopodidea* Spence Bate, 1888 и *Caridea* Dana, 1852) [De Grave, Fransen, 2011; Martin, Davis, 2001]. На сентябрь 2011 г. они насчитывали 4048 видов [De Grave, Fransen, 2011].

Представители этого инфраотряда играют чрезвычайно важную роль в экосистемах океана. Они заселили весь Мировой океан от супралиторали до абиссали, освоили пресные воды на поверхности земли и под землёй (в пещерах). Среди них есть зарывающиеся креветки и живущие в укрытиях, эпибентосные, придонные и пелагические. Они могут быть травоядными и хищными, детритофагами и некрофагами. Они могут быть комменсалами и демонстрировать очень сложные формы взаимоотношений с другими представителями животного мира (например, креветки-чистильщики из разных таксономических групп, раки-шелкуны из семейства *Alpheidae*, сожительствующие с рыбами, или креветки из подсемейства *Pontoniinae*, симбионты кораллов). Роль креветок в трофических сетях, а также в качестве объектов промысла и марикультуры общеизвестна.

И, как выше уже упоминалось, некоторые из них играют заметную роль в качестве инвазивных видов. Среди них абсолютно доминируют представители *Palaemonidae*, самого обширного семейства креветок (981 вид, из которых 41 вид из рода *Palaemon* [De Grave, Fransen, 2011]).

К семейству *Palaemonidae* относятся креветки, не имеющие на карапаксе продольных швов вдоль всей его длины. Тельсон несёт две или три пары шипов. Антеннулы с двумя полностью разделёнными жгутами, с дополнительной (третьей) ветвью. Мандибулы обычно с режущим отростком. Максилла 1 с необычно крупной срединной лопастью коксы; максилла 2 без или с одним-двумя эндитами (внутренними ветвями конечности). Экзоподит максиллипеды 1 со жгутом. Максиллипеда 2 не несёт на маргинальном (краевом) членике очень крупных и плотно сидящих щетинок; третий от конца членик максиллипед слит со вторым и с более широким следующим члеником. Плеоподы 2 самцов с совокупительным органом (*appendix masculina*, мужской отросток) [Chace, Bruce, 1993].

Семейство подразделяется на два подсемейства — *Palaemoninae* и *Pontoniinae*. У представителей первого задний край тельсона обычно вооружён двумя парами шипов и несёт две или более субмедиальные щетинки, а максиллипеды 3 обычно с двумя артробранхами.

Диагноз рода *Palaemon* (по [Кобякова, Долгопольская, 1969; Chace, Bruce, 1993]). Рострум без выступающего базального гребня; на переднем крае карапакса два шипа — верхний антеннальный и нижний бранхиостегальный. У некоторых видов бранхиостегальный шип может быть немного отодвинут назад от переднего края карапакса. От бранхиостегального шипа отходит назад желобок («продольный шов»), несколько изгибающийся вниз. Нет шипа в печёночной области карапакса («печёночного шипа»). Четвёртый торакальный стернит с тонким медианным отростком; мандибулы в норме с двух- или трёхчленистым щупиком (пальпом). Три задних пары переопод с простым пальцем, который короче проподуса. Эндоподит 1-й пары плеопод самца без краевого выступа.

Как упоминалось выше, в мировой фауне сейчас известен 41 вид креветок этого рода. Он очень широко распространён в Мировом океане. Его представители — обычно обитатели литорали. В водоёмах с очень слабо развитыми приливо-отливными явлениями встречаются от уреза воды. Представители *Palaemon* — обитатели солёных, солоноватых и пресных вод тропической и умеренной климатических зон. Некоторые виды имеют ограниченное промысловое значение, прежде всего как наживка для крючкового лова.

В европейских морях в настоящее время обитают 6 видов рода.

Ключ для определения видов креветок рода *Palaemon* из европейских вод
(по [Кулиш, 2021; D'Udekem d'Acoz et al., 2005], с дополнениями)

1. Бранхиостегальный шип расположен на переднем крае карапакса 2
– Бранхиостегальный шип отодвинут от переднего края карапакса *Palaemon xiphias* Risso, 1816
2. Рострум не изогнут или изогнут слегка вверх, дистально не очень утончён, от 85 до 100 % длины его дорсального края вооружены зубцами; мерус переопод 2 короче или равен карпусу 3
– Рострум заметно изогнут вверх и дистально утончён; от 50 до 65 % длины его дорсального края вооружены зубцами (то есть треть дистальной части дорсального края не вооружена); мерус переопод 2 составляет 1,25 длины карпуса; рострум обычно с 6–8 дорсальными зубцами (не считая субапикального), 2 из которых располагаются на головогрудь позади орбитального края; расстояние между первым и вторым зубцами в 1,5 раза больше, чем между вторым и третьим; мандибулярный палец трёхчленистый; дактилус переопод 2 составляет 0,7 длины ладони или более *Palaemon serratus* (Pennant, 1777)
3. Не меньше 7 (обычно больше) дорсальных зубцов (не считая субапикального); 2 или 3 из них располагаются на головогрудь позади орбитального края; задний край дорсальных зубцов направлен косо вверх; у только что пойманных особей нижняя половина рострума без красных пигментных пятен 4
– Дорсальных зубцов меньше (обычно 5–6, не считая субапикального); один из них располагается на головогрудь позади орбитального края, а второй часто находится прямо над ним; задний край дорсальных зубцов направлен параллельно дорсальной стороне рострума; у только что пойманных особей нижняя половина рострума с красными пигментными пятнами; мандибулярный палец трёхчленистый; дактилус переопод 2 составляет 0,8 длины ладони *Palaemon adspersus* Rathke, 1837
4. Рострум обычно с 7–9 дорсальными зубцами (не считая субапикального) 5
– Рострум обычно с 10–12 дорсальными зубцами (не считая субапикального); 2 или 3 из них располагаются на головогрудь позади орбитального края; расстояние между первым и вторым зубцами в 1,5–2 раза больше, чем между вторым и третьим; проксимальная часть рострума не слишком выпуклая вентрально; короткая ветвь наружного жгута антеннул равна их стебельку; дактилус переопод 2 составляет 0,7 длины ладони; мандибулярный палец трёхчленистый; пальцы переопод 3 очень тонкие и составляют примерно 0,9 длины карпуса *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902
5. Два задних дорсальных зубца располагаются на головогрудь позади орбитального края; расстояние между первым и вторым зубцами в 1,5 раза больше, чем между вторым и третьим; проксимальная часть рострума заметно выступает вентрально (но не всегда); короткая ветвь наружного жгута антеннул составляет 0,7 длины их стебелька; мандибулярный палец трёхчленистый; дактилус переопод 2, возможно, длиннее и тоньше на мягких субстратах, чем на твёрдых *Palaemon longirostris* H. Milne Edwards, 1837
– Три задних дорсальных зубца располагаются на головогрудь позади орбитального края; расстояние между первым и вторым зубцами равно расстоянию между вторым и третьим; проксимальная часть рострума сильно выступает вентрально; короткая ветвь наружного жгута антеннул слита примерно на 50 % длины; дактилус переопод 2 составляет 0,4 длины ладони; мандибулярный палец двухчленистый *Palaemon elegans* Rathke, 1837

Эколого-фаунистическая характеристика креветок рода *Palaemon* европейских вод

Palaemon adspersus (Rathke, 1837) (рис. 2А). Диагноз (по [Köhn, Gosselck, 1989], с дополнениями). Длина роострума примерно равна длине карапакса; дистальная часть роострума выходит за уровень дистального края скафоцеритов примерно на длину участка впереди дистального зубца вентральной стороны роострума. Роострум с простым или удвоенным апикальным концом, сверху вооружён пятью-шестью, редко семью зубцами, один из которых, самый задний, на карапаксе, позади орбитального края. Нижняя (вентральная) сторона роострума вооружена тремя, реже четырьмя зубцами, с тёмно-коричневыми, до чёрного, хроматофорами (по [D'Udekem d'Acoz et al., 2005], с красными пятнышками). Её ширина не больше ширины верхней половины роострума. Антеннулы с двумя жгутами, наружный из которых со жгутоподобным выростом, слитым с основанием жгута. Мандибулы с трёхчленистым пальпом. Длина пальцев клешни составляет $\frac{3}{4}$ длины её ладони, а карпус переоподы 2 короче меруса.

Ареал. Восточная Атлантика, где вид достигает 60° с. ш., Ирландское море, атлантические воды Марокко. В Средиземноморском бассейне встречается в Западном Средиземноморье, в Альборанском, Адриатическом, Ионическом, Эгейском и Мраморном морях и в Восточном Средиземноморье (Левант) [D'Udekem d'Acoz, 1999]. Обитает в Чёрном и Азовском морях [Кулиш и др., 2018]. В 1930 г. был случайно завезён в Каспийское море и прижился там. В Балтийском море распространён до Южной Финляндии [Köhn, Gosselck, 1989] и Гданьска [Inyang, 1977/78a, b], отсутствует только в Ботническом заливе [D'Udekem d'Acoz, 1999]. Довольно обычен (но не многочислен) в Гданьской бухте: здесь летом 1975–1976 гг. плотность креветок варьировала от 1 до 17 экз. на 100 м^2 на глубине 1–3 м [Wiktor et al., 1980]. Малочисленность этого вида в Гданьской бухте подтверждают и другие исследователи [Lapińska, Shaniawska, 2006]. На глубинах 0,1–10 м обитает вместе с креветками *Crangon crangon* и *P. elegans*, составляя лишь 2 % от общего количества пойманных креветок трёх видов. В водах Калининградской области до сих пор встречен не был (наши неопубликованные наблюдения с 2002 г.). Вероятно, Гданьская бухта действительно пока служит восточной границей распространения *P. adspersus* в Южной Балтике.

Экологическая характеристика. Мелководная креветка. В северной части Чёрного моря и в Азовском море её называют травяным чилимом [Евченко и др., 2015], видимо из-за того, что она наиболее многочисленна на самых мелководных участках лагун и лиманов, где живёт среди зарослей морской травы zostеры (*Zostera marina*), руппии (*Ruppia* sp.) и рдеста (*Potamogeton* sp.) [Кобякова, Долгопольская, 1969]. Соответственно, вид тяготеет к относительно мягким грунтам. В этой части своего ареала *P. adspersus* является промысловым видом; по последней известной нам оценке, запас креветки составляет 100 т [Евченко и др., 2015]. У южного побережья Чёрного моря (полуостров Синоп, Турция) встречается практически в тех же условиях. Поскольку материал был собран в январе — феврале, креветки находились на глубинах

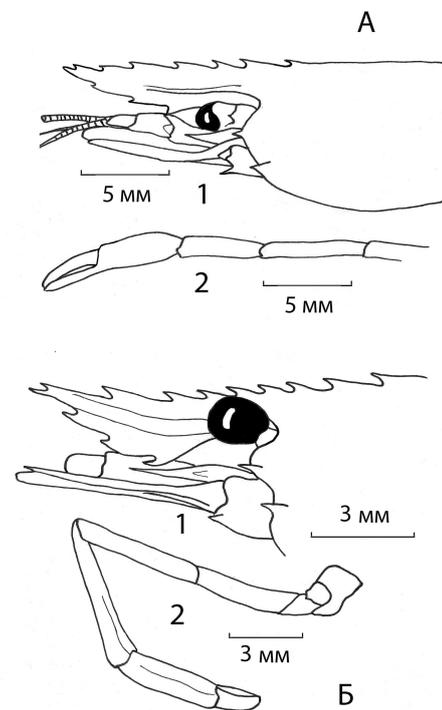


Рис. 2. А — *Palaemon adspersus*; Б — *Palaemon elegans*: 1 — головогрудь; 2 — 2-я пара переопод

Fig. 2. А, *Palaemon adspersus*; Б, *Palaemon elegans*: 1, cephalothorax, side view; 2, the 2nd pereopods

около 30 м, где были очень малочисленны, к берегу они мигрировали лишь при относительно высоких температурах воды [Bilgin, Samsun, 2006]. Связь *P. adspersus* с зарослями, в первую очередь zostеры, зарегистрирована и в других районах ареала. M. Gutu [1980] сообщает, что в её зарослях вид встречается у берегов Румынии, а A. Berglund [1983] — что креветка найдена в Гулмарфьорде (западное побережье Швеции), в Северной Дании, в водах Франции от её северных пределов до Аркашона (юг Бискайского залива). В таких случаях *P. adspersus* был зарегистрирован на песчаных грунтах, однако попадался он и в скальных выемках приливной зоны, заполненных водой, среди бурых водорослей (фукусов *Fucus* sp.). В Гданьском заливе отмечен на глубинах 0,5–1,0 м — и тоже в районе зарослей [Lapińska, Shaniawska, 2006; Wiktor et al., 1980]. Эвригалинный вид. Встречается при солёности воды от 5,5 ‰ (по [Köhn, Gosselck, 1989]) или от 7–8 ‰ до океанической [Кобякова, Долгопольская, 1969; Berglund, 1983], но больше тяготеет к солоноватоводным местообитаниям.

Дать точную характеристику размерного состава *P. adspersus* затруднительно и из-за того, что от района к району размеры креветки варьируют, и из-за того, что разные исследователи измеряют её по-разному, не всегда сообщая, как именно они это делали. Переходных коэффициентов от длины карапакса к общей длине тела мы не нашли.

Очень вариабельны и сроки репродуктивного периода у этого вида. Так, в мелководной (средняя глубина 0,8 м) лагуне Миссолонги (Средиземное море, 38°15′ с. ш., 21°05′ в. д.), изобилующей водной растительностью и накопленной в субстрате органикой, яйценосные самки встречаются с января по середину июня. Наибольшее их количество приходится на апрель. Длительность инкубации яиц зависит от температуры воды: в начале репродуктивного периода, при +13 °С, — 42–47 дней, а в середине, когда температура воды составляет около +20 °С, — 22–25 дней. Ограничение сроков репродуктивного периода августом как раз и вызвано тем, что в это время температура воды максимальна. Круглогодичные наблюдения за изменениями размерного состава показали: в течение первых шести месяцев жизни и самцы, и самки достигают общей длины тела 21 мм, а в возрасте одного года и те, и другие имеют длину тела 24 мм. Затем рост самцов замедляется, и к трём годам (предельному возрасту) длина тела самцов составляет 48 мм, а самок — 54 мм (можно предположить, что общую длину тела измеряли от заднего края орбит до заднего края тельсона). Зимой рост почти прекращается [Klaoudatos, Tsevis, 1987]. Эти же авторы указывают, ссылаясь на литературные источники, что в водах Дании и Восточной Германии репродуктивный период длится с мая до конца августа. Средняя реализованная плодовитость *P. adspersus* у южного побережья Чёрного моря — (1963 ± 144) яиц (при диапазоне варьирования 758–3710). Средние размеры яиц (короткая — длинная ось) на начальных и поздних стадиях эмбрионального развития составляют 0,58–0,74 и 0,62–0,85 мм соответственно [Bilgin, Samsun, 2006].

В разных частях ареала биологические параметры *P. adspersus* варьируют, причём это затрагивает и длительность жизни, которая может быть больше трёх лет. Завершение репродуктивного периода в середине июня, когда температура воды начинает превышать +21 °С, подсказывает, почему ареал *P. adspersus* ограничен умеренной и субтропической климатическими зонами: возможность репродуктивной активности у него лимитирована температурами воды в диапазоне +13...+20 °С [Klaoudatos, Tsevis, 1987].

В состав пищи *P. adspersus* входят детрит, водоросли, полихеты, ракообразные, мелкие моллюски и мальки рыб [Köhn, Gosselck, 1989]. N. Inyang [1977/78b] расширяет этот список растительных остатков (в нём, кроме водорослей, имеются диатомеи и zostера), а среди ракообразных указывает на наличие десятиногих раков, а также копепод, амфипод и мизид, составляющих вместе около 40 % от всей съеденной пищи. На втором месте — детрит (35,7 %), а на третьем — полихеты (18,3 %).

Для исследования состава пищи *P. adspersus* в Чёрном море креветки были собраны в районе Лебяжьих островов Каркинитского залива, на глубине не более 1,5 м, в сентябре 2016 г. из промысловых вентерей [Буруковский, 2019]. Креветки имели длину тела (от заднего края орбит до конца тельсона) 31,5–58,1 мм (самцы — 33,9–44,1 мм с модой 37 мм). Соотношение полов составляло примерно 1 : 8 (11,7 % самцов и 82,3 % самок). Самки были представлены двумя группами особей: креветки с гонадами во II стадии зрелости имели модальные размеры 37 мм, а с гонадами в III стадии зрелости — 47 мм. Следовательно, в сентябре часть самок спарилась, перелиняла, в их гонадах начался вителлогенез.

В результате выяснилось, что *P. adspersus* — бентофаг-эврифаг. Его пищевой спектр охватывает широкий круг объектов — от детрита и растительных остатков до брюхоногих моллюсков, высших раков, в том числе креветок, и рыбы. По способу добывания пищи он в первую очередь собиратель — детритофаг и некрофаг, 70 % объёма виртуального пищевого комка которого занимают детрит и трупы высших ракообразных. Между тем по отношению к полихетам он ведёт себя как нападающий хищник, а к брюхоногим моллюскам — как пасущийся [Буруковский, 2022a]. Сравнение состава пищи *P. adspersus* в Каркинитском заливе [Буруковский, 2019] с таковым в Балтийском море [Inyang, 1977/78b], в атлантических [Figueras, 1986] и средиземноморских водах [Guerao, 1993–1994] побережья Испании обнаруживает его пространственно-временную квазистабильность. На основании всего вышесказанного *P. adspersus* следует отнести к хищникам-оппортунистам сублиторали [Буруковский, 2019, 2022a].

У побережья Калининградской области *P. adspersus* пока не встречен. Причина, вероятно, в следующем. По температурному и солёностному режиму воды, омывающие берега этой области, сходны с таковыми в соседнем Гданьском заливе. Зато грунты отличаются: у побережья Калининградской области они имеют аккумулятивное происхождение и сложены песками, приносимыми вдольбереговым течением с юго-запада, а дно прибрежных мелководий тоже выстлано среднеразмерными песками с примесью гравия. Ил в составе осадков практически отсутствует [Блащизин, 1976]. Видимо, из-за этого в водах нет постоянных зарослей zostеры и фукусов. Есть участки, где отмечены регулярно образующиеся во время штормов выбросы и тех, и других. Считается, что это свидетельствует о временности их существования [Губарева и др., 2006]. Вероятно, именно поэтому личинки *P. adspersus*, несомненно заносимые течением в наши воды, не могут найти здесь условия для образования постоянных поселений.

***Palaemon elegans* Rathke, 1837** (рис. 2Б). **Диагноз** (по [Köhn, Gosselck, 1989], с дополнениями). Рострум прямой или слегка изогнутый вверх. Максимальная ширина его нижней пластины больше, чем верхней. Длина рострума примерно равна длине карапакса, его дистальный конец, как правило, не заходит за дистальный край скафоцеритов, чаще всего раздвоен. Дорсальная сторона рострума несёт от семи до десяти зубцов, обычно восемь-девять. Из них три (редко два) располагаются на карапаксе позади глазной орбиты. Нижняя сторона рострума вооружена тремя-четырьмя зубцами. Мандибулы с двухчленистым пальпом (а не с трёхчленистым, как у остальных европейских видов рода *Palaemon*). Карпус переоподы 2 обычно длиннее меруса и короче клешни. Длина пальцев клешни заметно короче длины её ладони.

Ареал (по [D'Udekem d'Acoz, 1999], с дополнениями). Восточная Атлантика. На севере — от юга и востока Норвегии, где достигает 60° с. ш. На востоке предел распространения — Балтийское море (вплоть до Финского залива [Katajisto et al., 2013]), все побережья Британии, воды вдоль южного побережья Северного моря, Бискайский залив, воды Галисии (Испания), Португалии, юго-запада Испании, атлантические воды Марокко. Обнаружена на банке Арген (Мавритания) [Schaffmeister et al., 2006]. Одно время считалось, что *P. elegans* обитает также у островов Зелёного Мыса и вдоль всего тропического западноафриканского побережья [Fransen, 2023], однако было доказано, что это близкий к *P. elegans* вид *P. vicinus* [Ashelby, 2009]. Отмечен у острова

Мадейра, а также у Азорских и Канарских островов. Обитает во всех морях Средиземноморского бассейна, встречается в Чёрном и Азовском морях [Кобякова, Долгопольская, 1969; Borcea, 1929; Caspers, 1951; Gutu, 1980]. В 1954–1956 гг. при акклиматизации кефали в Аральском море из Каспия *P. elegans* случайно попал и в Арал, где образовывал плотные промысловые скопления [Виноградов, 1968; Кобякова, Долгопольская, 1969]. Вид выжил в процессе гибели Аральского моря и в сохранившемся его «огрызке» перенёс две кризисные ситуации, дожив до начала XXI в. Существует ли он там сейчас, автор, к сожалению, не сообщает [Плотников, 2021].

Креветка встречается в континентальных водоёмах Израиля и Ирака, куда, как и в Каспийское море, попала в результате случайной интродукции [Плотников, 2021].

За пределами бассейна Атлантического океана *P. elegans* обнаружен в Суэцком канале; вид попал в число так называемых лессепсианских мигрантов — по фамилии инженера Фердинанда Мари де Лессепа, построившего Суэцкий канал между Средиземным и Красным морями (открыт в 1869 г.). Соответственно, креветка не случайно обнаружена в Красном и Аравийском морях, а также в Персидском заливе.

Экологическая характеристика. Обитает на глубинах от уреза воды до 5 м, в зарослях морских трав и в углублениях скального субстрата, в которых остаётся вода во время отлива [D'Udekem d'Acoz, 1999; Gutu, 1980]. Морской вид, но живёт также в солоноватых и пресных водоёмах. Н. Caspers [1951], в основном подтверждая это, добавляет, что у берегов Болгарии отдельные мелкие особи встречаются до глубин 18 м. У берегов Румынии попадает на глубинах 6–12 м на илисто-песчаных грунтах вместе с *Crangon crangon* [Borcea, 1929].

P. elegans из Азовского моря называют каменной креветкой [Евченко и др., 2015; Кулиш и др., 2018], поскольку она предпочитает относительно жёсткие грунты, скопления камней и отливные ванны на каменистых литоральях [Кобякова, Долгопольская, 1969; Berglund, 1983]. Однако она, как и *P. adspersus*, может жить в зарослях морских трав, часто вместе с *P. adspersus*. В Азовском море встречается повсеместно — от Перекопского залива до Керченского пролива. Её обычная длина в данном водоёме в уловах составляет 7–8 см (о способе измерения не сообщается), масса — до 2,5 г. *P. elegans* в этом водоёме — обитатель прибрежной зоны среди камней и водорослей, особенно цистозеры и зостеры.

В водах Марокко период вынашивания яиц длится с февраля по июль [Lagardère, 1971]. У берегов Болгарии и в Азовском море креветка размножается с мая по август, пик нереста приходится на вторую половину мая — июнь [Евченко и др., 2015; Caspers, 1951]. Самка откладывает на плеоподы от 160 до 3600 яиц, вынашивая их в течение одного-полутора месяцев [Евченко и др., 2015]. За лето каждая самка способна выносить яйца 3–4 раза. У южного побережья Чёрного моря средняя плодовитость *P. elegans* — (1057 ± 88) яиц (при диапазоне варьирования 308–2628). Средние размеры яиц (короткая — длинная ось) на начальных и поздних стадиях эмбрионального развития составляют 0,45–0,57 и 0,48–0,71 мм соответственно [Bilgin, Samsun, 2006].

Точные сроки репродуктивного сезона *P. elegans* в водах Калининградской области пока не установлены, но то, что самки здесь за лето могут нереститься не менее трёх раз, несомненно.

В лежащем к западу от Калининградской области Гданьском заливе *P. elegans* особенно многочислен на жёстких, каменистых грунтах или у бетонированных причалов. Креветка часто попадает среди нитчатых зелёных и бурых водорослей, растущих на жёстких субстратах [Janas, 2005].

В водах Калининградской области вид распространён вдоль всего побережья и заселил всю российскую часть Вислинского залива, а также рвы и каналы старых фортов города Балтийска. Его биотоп сходен с описанным выше. В летнее время и в море, и в заливе он встречается на малых глубинах от уреза воды, в заливе откровенно предпочитает более жёсткие грунты. Например, он обилен в так называемой гидрогавани Балтийской косы, где живёт почти у уреза воды в полостях под полуразрушенной бетонной облицовкой её окаймления, среди скоплений нитчатых

водорослей (собственные наблюдения). Полоса вдоль морского побережья, где он не столь обилен, но тоже встречается, характеризуется среднеразмерными песками с примесью гравия [Блащизин, 1976]. Креветка переносит значительное опреснение, выдерживает колебания солёности до 35 и даже до 45 ‰ (при температуре +10 °С). В Балтийском море живёт при солёности от 15–20 ‰ (у его западной границы, в районе Каттегата) до 6–8 ‰ (в собственно Балтике) и даже до 2 ‰ (в Ботническом заливе) [Janas, Mańkucka, 2010]. Личинки же предпочитают для нормального развития стабильные температуры около +18 °С [Inyang, 1977/78a, b]. В Чёрном море вид совершает сезонные миграции, уходя с мелководий на глубины до 30 м [Кобякова, Долгопольская, 1969; Евченко и др., 2015].

В Калининградском заливе и Приморской бухте Вислинского залива длина карапакса креветки варьировала от 2,1 до 11,8 мм. Судя по форме кривых размерного состава, общая продолжительность жизни *P. elegans* достигает трёх лет. Дифференциация по полу происходит на первом году жизни. Среди трёхлетних особей самцы не встречались. Можно предположить, что они не доживают (по крайней мере, большинство) до этого возраста. Самки растут быстрее самцов, и в размерных группах 7–8 мм самцы уже отсутствуют. Молодь начинает появляться в июле, однако массовое пополнение ею поселений креветок происходит в сентябре [Цигвинцев, 2008].

В Вислинском заливе в полных желудках *P. elegans*, как правило, преобладали детрит и растительные остатки. Детрит имел вид серовато-коричневой суспензии либо хлопьев, а в полных желудках — хлопьевидной массы.

Растительные остатки были представлены высшими растениями с обрывками листьев и их перифитоном, а также водорослями. Среди растительных остатков живых растений не встречено. Они всегда несли на себе следы более или менее длительной мацерации. В составе перифитона обнаружены диатомовые, зелёные и сине-зелёные водоросли, относящиеся к пяти классам: Pennatophyceae, Centrophyceae, Chlorophyceae, Chlorococcosphyceae и Hormogoniophyceae. Всего определено 23 вида.

Наиболее часто у креветок всех размерных групп встречаются детрит (88,9 %) и личинки хириноид (52,1 %). В виртуальном пищевом комке абсолютно доминируют детрит, составляющий 2/3 его объёма (70,4 %), и растительные остатки (17,6 %). Эти два пищевых объекта, а также перифитонные водоросли занимают 99,8 % реконструированного среднего объёма пищевого комка.

Следовательно, *P. elegans* — типично эпибентосная креветка, которая ведёт себя в Вислинском заливе как бентофаг, питающийся не очень широким кругом донных объектов. В его пище присутствуют и планктонные организмы (единичные циклопы и коловратки), но они относятся к разряду случайной пищи. В желудках полностью доминируют детрит и растительные остатки, сопровождаемые перифитонными водорослями. В Вислинском заливе *P. elegans* в настоящее время служит, возможно, главным потребителем детрита растительного происхождения на разных этапах его формирования — вместе со связанным с ним перифитоном. Вероятно, у *P. elegans* нет серьёзных конкурентов среди автохтонных видов залива [Буруковский, 2012, 2022b]. Креветка не конкурирует и с другим, более «старшим» вселенцем в Вислинский залив — крабом *Rhithropanopeus harrisi*, который в этом заливе абсолютно предпочитает живые высшие растения без признаков перифитона [Буруковский, 2022a].

***Palaemon longirostris* H. Milne Edwards, 1837** (рис. 3). **Диагноз** (по [Smaldon, 1993; Zooplankton and Micronekton, 2023]). Рострум прямой или слабо изогнутый вверх, выступает за пределы скафоцерита; конец рострума иногда раздвоенный, вооружён семью-восемью дорсальными и тремя-четырьмя (редко пятью) вентральными зубцами. Два дорсальных зубца располагаются позади заднего края орбит; расстояние между первым и вторым зубцами примерно в 1,5 раза больше, чем между вторым и остальными дистальными зубцами.

Карапакс с антеннальным и бранхиостегальным шипами. Антеннулы трёхветвистые; короткая ветвь наружного жгута составляет примерно 0,66 ($\frac{2}{3}$) длины стебелька антеннул и сливается примерно на $\frac{1}{3}$ своей длины с длинным жгутом. Наружный край стилоцерита прямой или слабо выпуклый; его передний край выпуклый. Скафоцериты достигают дистальной половины карпуса переопод 2, иногда заходят несколько дальше; апикальный шип не заходит за дистальный край пластинчатой части скафоцерита. Максиллепеды 3 с экзоподитом. Мандибулы с трёхчленистым пальцем. Палец переопод 2 составляет примерно 0,4–0,5 длины ладони клешни, но варьируется; карпус по длине равен мерусу или слегка длиннее его. Тельсон с двумя парами латеральных шипов.

Примечание. В 1968 г. был описан вид *Palaemon garciacidi* [Zariquiey Álvarez, 1968]. Его ареал был ограничен водами Южной Португалии и Юго-Восточной Испании и атлантическими водами Марокко [D'Udekem d'Acoz, 1999]. Между тем J.-P. Lagardère [1971] обратил внимание, что изменчивость строения роострума у этого вида перекрывается с таковой у *P. longirostris*, поэтому посчитал, что *P. garciacidi* Zariquiey Álvarez, 1968 не самостоятельный вид, а подвид *P. longirostris* sp. *garciacidi* Zariquiey Álvarez, 1968. Однако сравнительное морфологическое и генетическое исследование креветок из разных популяций, относимых к этим двум таксонам, показало, что *P. longirostris* и *P. garciacidi* нужно считать одним видом и отличия между креветками из разных мест обитания не превышают пределов межпопуляционной изменчивости [Cartaxana, 2015]. Исходя из критерия приоритета, это *P. longirostris*.

Ареал. Обитает в Восточной Атлантике, где известен от северо-востока Германии до Марокко [D'Udekem d'Acoz, 1999; Lagardère, 1971]. Внутри этих пределов вид время от времени встречается к югу, юго-востоку и юго-западу от Англии [Smaldon, 1993]. Известен в Бискайском заливе, в водах Португалии. Имеются плохо подтверждённые сигналы о его обнаружении в разных районах Средиземноморья, в том числе у эгейского побережья Турции и в водах Израиля. Сравнительно недавно креветка найдена у южного побережья Чёрного моря (полуостров Синоп) [Sezgin et al., 2007]. Также была зарегистрирована у юго-западных берегов Крыма, в эстуарии реки Чёрной, на глубине 3–4 м на заиленном ракушечнике [Статкевич, 2019]. Можно полагать, что *P. longirostris* уже освоил бассейн Чёрного моря, а значит, следует ждать его новых находок.

Размеры яйценосных самок (длина карапакса) — от 7,1 до 14,6 мм. В водах Англии креветка нерестится с апреля-мая по август [Smaldon, 1993]. Южнее, во Франции, в реке Жиронда, яйценосные самки начинают встречаться раньше, с марта по июль, и нерестятся как минимум раз в сезон. Несут на плеоподах от 78 до 1391 яйца, в среднем (547 ± 234) [Béguer et al., 2010]. У берегов Франции, кстати, *P. longirostris* считается промысловым видом с годовым выловом 36–82 т [Béguer, 2010]. Ещё южнее, в водах Марокко, репродуктивный период начинается раньше, в январе, и длится по июль, а пик приходится на апрель-май [Lagardère, 1971].

Этот вид имеет тенденцию к хищничеству, используя в качестве жертв наиболее доступные объекты питания. Молодь в эстуарии Жиронды питается преимущественно копеподами (*Eurytemora affinis* и *Acartia bifilosa*) и взрослыми мизидами (*Mesopodopsis slabberi*

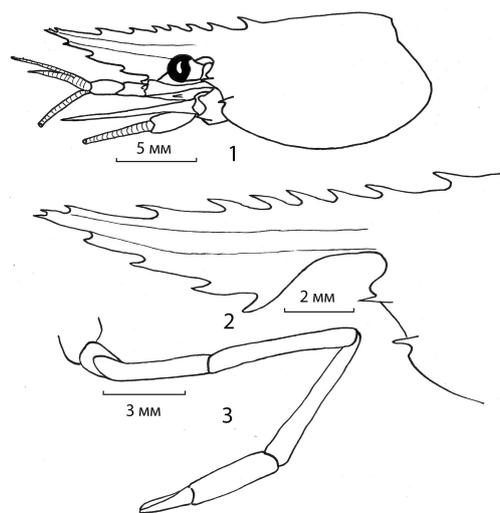


Рис. 3. *Palaemon longirostris*: 1 — головогрудь, вид сбоку; 2 — роострум; 3 — 2-я пара переопод

Fig. 3. *Palaemon longirostris*: 1, cephalothorax, side view; 2, rostrum, side view; 3, the 2nd pereopods

и *Neomysis integer*). В то же время пищей могут служить амфиподы (*Gammarus zaddachi*), полихеты, молодь десятиногих раков и детрит. Имеется тенденция к некрофагии. Личинки питаются диатомовыми водорослями [Béguer, 2010].

***Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902** (рис. 4).

Диагноз (по [D'Udekem d'Acoz et al., 2005]). Рострум прямой, заходит за дистальный край антеннулярного стебелька, скорее узкий в его проксимальной трети; его дорсальная сторона вооружена 9–15 зубцами, чаще всего 10–12 (не считая субапикального зубца). Два-три зубца дорсальной серии располагаются на карапаксе позади уровня орбит. Первый зубец отделён от второго расстоянием, в 1,5–2 раза (иногда более) превышающим расстояние между вторым и третьим зубцами. Величина промежутка между зубцами понемногу увеличивается в направлении назад. Расстояние между двумя дистальными зубцами примерно равно таковому между двумя проксимальными (или меньше него). Дорсальные зубцы рострума направлены косо вверх. Вентральная сторона рострума вооружена тремя-пятью зубцами. На переднем крае карапакса имеется бранхиостегальный шип. Короткая ветвь наружного жгута антеннулы равна по длине антеннуляльному стебельку. Мандибулярные пальпы трёхчленистые. Длина пальцев клешни составляет 0,7 от длины ладони. Длина проподуса переопод 2 равна длине карпуса. На переоподах 3–4 длина пальцев почти равна длине карпуса.

История формирования современного ареала вида. Родина *P. macrodactylus* — Дальний Восток. Там северная граница ареала находится в заливе Петра Великого. Далее на юг вид встречается у побережья Южной Кореи и Китая, до устья Янцзы, обитает в водах Японии [Марин, 2013; Ashelby et al., 2013]. Описан и из вод Тайваня [Chan, Yu, 1985].

Сведения о первых находках *P. macrodactylus* за пределами нативного ареала были опубликованы W. Newman в 1963 г. (цит. по: [Ashelby et al., 2013]) — раньше, чем креветка была обнаружена в водах Тайваня. Её нашли в заливе Сан-Франциско, где к тому времени *P. macrodactylus* обитал уже как освоившийся вид. W. Newman считал, что креветка живёт здесь по крайней мере с 1954 г. и, возможно, была завезена в залив Сан-Франциско во время корейской войны. Во всяком случае, в 1957 г. она встречалась здесь в промышленных количествах, её добывали в качестве наживки для удебного лова [Ashelby et al., 2013]. В настоящее время в Восточной Пацифике вид распространён на севере до залива Баундари Бэй, располагающегося на границе между канадской провинцией Британская Колумбия и американским штатом Вашингтон, а на юге — до лагуны Пеньясцитос, находящейся в округе Сан-Диего, на 120 миль южнее Лос-Анжелеса [Ashelby et al., 2013].

В 1960–1970 гг. *P. macrodactylus* был обнаружен в Австралии. Правда, история его появления здесь осталась неясной. Сначала креветка была найдена в озере Мэннеринг в штате Новый Южный Уэльс (Юго-Восточная Австралия), позднее — в окрестностях порта Аделаида на южном побережье континента. При этом предполагается, что поселение в Юго-Восточной Австралии не сохранилось до сегодняшнего дня [Ashelby et al., 2013].

В 1990-е гг. *P. macrodactylus* объявился в европейских водах. Его первая находка состоялась не где-нибудь, а в Темзе. К настоящему времени *P. macrodactylus* заселил обширное географическое пространство Северо-Восточной Атлантики от южных районов Северного моря на севере

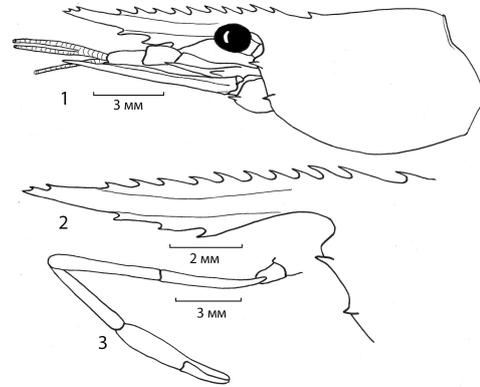


Рис. 4. *Palaemon macrodactylus*: 1 — головогрудь, вид сбоку; 2 — рострум, вид сбоку; 3 — 2-я пара переопод

Fig. 4. *Palaemon macrodactylus*: 1, cephalothorax, side view; 2, rostrum, side view; 3, the 2nd pereopods

до Южной Испании [Ashelby et al., 2013; D'Udekem d'Acoz et al., 2005; González-Ortegón et al., 2006]. До сих пор неясно, откуда он попал в Северо-Восточную Атлантику — прямо из Азии или же из Сан-Франциско.

Что касается Балтики, то в работе [Ashelby et al., 2013] отмечено: Балтийское море можно считать регионом риска проникновения в него *P. macrodactylus*.

В 2002 г. креветку нашли в водах Румынии (Чёрное море), в порту Констанца, а затем обнаружили в Болгарии, в солоноватом Варненском озере, сообщающемся с морем [Micu, Niță, 2009; Raykov et al., 2010]. Предполагается, что сюда вид был завезён из Роттердама с балластными водами.

Примерно тогда же (по крайней мере, в 2001 г. и позже) *P. macrodactylus* был обнаружен в эстуарной сети Нью-Йорка. В первых пробах, взятых в том году, присутствовали яйценозные самки, то есть это уже было укоренившееся поселение. Для данного региона характерна такая плотность судоходства, что было невозможно установить, откуда сюда попала креветка — из Сан-Франциско или из новых поселений в европейских водах [Ashelby et al., 2013; Warkentine, Rachlin, 2010].

В том же 2001 г. появилось сообщение о находке *P. macrodactylus* в Юго-Восточной Атлантике, в порту Мар-дель-Плата (Аргентина), где вид обитает в воде со средней солёностью 32–33,7 ‰ и уже распространился на 120 км к югу и на север — до границ Уругвая [Spivak et al., 2006].

В 2005 г. *P. macrodactylus* обнаружен в Средиземном море, сначала в его западной части, в водах Балеарских островов [Ashelby et al., 2013], а в мае 2012 г. — в лагуне Венеции (северная часть Адриатического моря, Италия) [Cavraro et al., 2014]. После этого «завоевание» Чёрного моря было только вопросом времени. И действительно: в 2009 г. креветку нашли в Болгарии, в упомянутом выше Варненском озере, возникшем в результате глобальных геологических сдвигов и соединяющемся с морем, а затем — в водах Румынии [Micu, Niță, 2009]. Наконец, в июле 2018 г. *P. macrodactylus* был впервые пойман в водах европейской части России — в районе Керченского пролива (Азовское море, побережье косы Чушка, Краснодарский край) [Тимофеев и др., 2019]. Через несколько лет поселения креветки нашли в приустьевой части Дона [Матишов и др., 2022]. Следовательно, освоение видом Чёрного и Азовского морей завершилось.

На сегодняшний день *P. macrodactylus* можно считать космополитом умеренных и субтропических вод, хотя на юге азиатской части своего ареала, в водах Китая и Тайваня, вид достигает тропиков. Можно полагать, что «завоевание» Мирового океана этой креветкой ещё не закончено.

Экологическая характеристика. Несомненно, своим успехом в расширении ареала вид обязан не только значительно развитому судоходству, но и толерантности к широкому спектру температур и солёности, а также к гипоксическим условиям. Это дополняется тем, что *P. macrodactylus* — мощный осморегулятор, благодаря чему он может жить и в пресной или почти пресной воде, как в Калифорнии, и в полностью морских условиях, как в Мар-дель-Плата [Spivak et al., 2006].

В североευропейских водах *P. macrodactylus* предпочитает солоноватые эстуарии, где живёт у портовых стенок и марин (стоянок для яхт), а также в местах скопления плавающего мусора и тростника (*Phragmites australis*). Возможно, поэтому он, как и *P. adspersus*, пока не проник в воды Калининградской области и Литвы (из-за своеобразия течений и седиментогенеза этих районов, см. выше).

Особенности жизненного цикла у вида сильно варьируют от района к району. В нативной части его ареала сезон размножения длится с середины апреля до начала октября; в Калифорнии яйценозные самки присутствуют с мая по август; в Аргентине сезон размножения приходится на южное лето — период с октября по март. Двухлетние самки откладывают яйца на плеоподы

раньше, чем однолетние. Однолетние особи откладывают менее 1000 яиц, а старшие самки — от 500 до 2800. Представители каждой возрастной группы могут продуцировать по крайней мере два поколения в год, тогда как в лабораторных контролируемых условиях они могут нереститься от пяти до девяти раз подряд.

Скорость роста у самок является наибольшей на первом году жизни со спуртом (ускорением) перед нерестом. На следующий год рост замедляется. Половые различия появляются при достижении креветкой длины 20 мм; самки растут быстрее, они крупнее самцов. Длительность жизни в водах Японии составляет два-три года. В Мар-дель-Плата креветки живут меньше, чем в нативной части ареала, что объясняется стрессовыми условиями их обитания в полносолёной воде [Ashelby et al., 2013].

В желудках *P. macrodactylus* встречаются остатки мизид, копепод, амфипод, усоногих раков (балянид), полихет, мелких двустворчатых моллюсков, личинок рыб и насекомых. Они составляют от 75 до 93 % содержимого желудков [Ashelby et al., 2013]. На этом основании вид считают всеядным, хотя ясно, что он прежде всего хищник и, возможно, хищник-собираатель (по [Буруковский, 2022b]).

***Palaemon serratus* (Pennant, 1777)**

(рис. 5). **Диагноз** (по [Smaldon, 1993]).

Рострум заметно изогнут вверх, его конец обычно двузубый. Дорсальные зубцы у взрослых не достигают дистальной трети рострума. Шесть или семь дорсальных зубцов и четыре-пять вентральных; два дорсальных зубца располагаются позади заднего края орбит. Карапакс с антеннальным и бранхиостегальным шипами. Антеннулы трёхветвистые; короткая ветвь наружного жгута антеннул составляет примерно 0,85 длины антеннулярного стебелька, а слившаяся часть жгутика составляет 0,20–0,25 длины длинного жгута. Наружный край стилоцерита выпуклый, но может быть слегка вогнутым; у очень крупных особей передний край стилоцерита выпуклый, апикальный шип длинный и крепкий. Скафоцерит достигает половины длины пальцев переопод 2 или дистального конца пальца у ювенильных особей; апикальный шип скафоцерита не заходит за передний край его пластинки. Максиллипеды 3 достигают половины длины скафоцерита или слегка не достигают её; экзоподит имеется. Мандибулы с трёхчленистыми пальцами. Дактилус переопод 2 равен 0,5 длины проподуса; длина меруса составляет 1,25 длины карпуса. Тельсон с двумя парами латеральных шипов.

Ареал. У берегов Британии обычен на юге, юго-западе и западе, редок на северо-востоке, хотя отдельные особи попадались у Нортумберленда. Известен у западных, юго-западных и юго-восточных берегов Ирландии [Smaldon, 1993]. Встречается в Северном море, в водах Франции — у обоих побережий полуострова Котантен и в Бискайском заливе. Отмечен у берегов Северной Испании (Галисия) и Португалии, у юго-западного побережья Испании, у Канарских островов и Мадейры. Встречается у побережья Марокко вплоть до Западной Сахары. В бассейне Средиземного моря известен почти повсеместно, зарегистрирован также в Мраморном и Чёрном морях. При этом в Чёрном море *P. serratus* довольно редок.

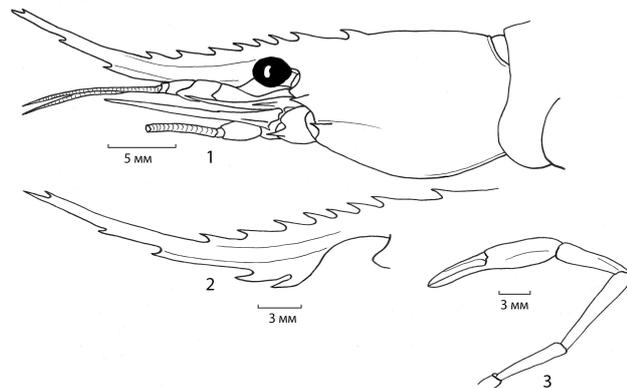


Рис. 5. *Palaemon serratus*: 1 — головогрудь, вид сбоку; 2 — рострум, вид сбоку; 3 — дистальная часть 2-й переоподы

Fig. 5. *Palaemon serratus*: 1, cephalothorax, side view; 2, rostrum, side view; 3, distal part of the 2nd pereopod

Был встречен у побережья Крыма, в Варненском озере и в Сухумском заливе [Кобякова, Долгопольская, 1969], обнаружен в подводных карстовых пещерах Западного Крыма (мыс Тарханкут) [Ковтун, Макаров, 2011].

Экологическая характеристика. Обычен у каменистых побережий, в отливных ваннах, но нередко и у среднезащищённых и не защищённых от волнения берегов, а также в сублиторали среди водорослей (в Южном Уэльсе, Англия, среди *Laminaria digitata* и *Fucus serratus* [Grenfell, 2013]) и в зарослях zostеры. Может встречаться в тех же ваннах, что и *P. elegans*, но не заходит на литораль так же далеко, как этот вид [Smaldon, 1993].

P. serratus обитает на глубинах от уреза воды до 40 м, куда уходит в зимние месяцы. Самки на этих глубинах предпочитают каменистые грунты, а самцы — илистые. В летнее время креветки мигрируют в эстуарии и там к сентябрю достигают пика численности, после уходят обратно. Причина — то, что они активно избегают вод открытого моря (слишком холодных зимой и тёплых летом). Самцы начинают первыми мигрировать как в эстуарии, так и из них [Grenfell, 2013].

Максимальная общая длина — 110 мм, обычно несколько меньше 100 мм (общая длина тела, которую данный автор почему-то измерял от заднего края орбит до заднего края шестого сегмента абдомена, а не тельсона, как это принято большинством специалистов. — *P. Б.*). Для вида характерен половой диморфизм размеров тела. Средние размеры самцов — 7,5 см, самок — 9 см. Одна из причин в том, что самцы достигают половой зрелости в возрасте 6–7 месяцев, а самки — 9–10 [Grenfell, 2013].

В водах Британии сезон размножения обычно продолжается с ноября по июнь, некоторые крупные самки несут яйца в июле, августе и сентябре [Smaldon, 1993]. В дельте реки Эбро (Западное Средиземноморье) репродуктивный сезон начинается в августе, когда на мелководьях, заросших zostерой, появляются самки со зрелыми гонадами. Однако доля яйценосных самок здесь низкая. Возможно, они откочёвывают в другие местообитания [Guerao, Ribera, 2000].

***Palaemon xiphias* Risso, 1816** (рис. 6). **Диагноз.** Передний конец рострума всегда заходит за передний край скафоцерита, его дистальная часть изогнута вверх. На роструме семь дорсальных зубцов (редко восемь или шесть), один субтерминальный и пять вентральных (редко четыре). Два задних дорсальных зубца располагаются на карапаксе позади заднего края орбит. Ветвь короткого жгута антеннулы слита примерно на $\frac{1}{5}$ её длины. Пальп мандибулы трёхчленистый. Палец клешни переопод 2 значительно длиннее ладони клешни и несколько длиннее карпуса. Бранхиостегальный зубец по расположению чуть отступает от переднего края карапакса [Lagardère, 1971; Pesta, 1918].

Ареал. Обитатель Восточной Атлантики, в том числе акваторий у Канарских островов и Мадейры. В Средиземном море известен практически повсеместно — в море Альборан и в Адриатическом, Эгейском и Ионическом морях, а также у берегов Северной Африки от Египта до Марокко. Везде, где креветка встречается, она тесно связана с зарослями морской травы,

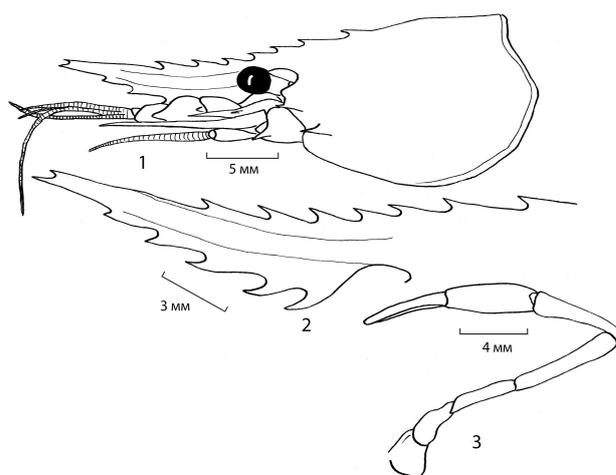


Рис. 6. *Palaemon xiphias*: 1 — головогрудь, вид сбоку; 2 — рострум, вид сбоку; 3 — 2-я пара переопод

Fig. 6. *Palaemon xiphias*: 1, cephalothorax, side view; 2, rostrum, side view; 3, the 2nd pereopods

прежде всего средиземноморской посидонии (*Posidonia oceanica*), в меньшей степени — зостеры (*Zostera marina*) и цимодоцеи (*Cymodocea nodosa*). Собственно, ареал этого вида ограничен ареалом посидонии, то есть Средиземным морем и близлежащими районами Восточной Атлантики [Посидония, 2023].

Экологическая характеристика. Посидония обычно растёт большими колониями, образуя вместе с другими морскими травами своеобразные подводные луга в морских заливах и бухтах на глубинах от литорали до 30 м, а иногда даже до 50 м. Везде, где упоминается об этих морских лугах, упоминается и *P. xiphias*. Часто вид так и называют — креветкой посидонии. В Адриатическом море он встречается на глубинах от 2 до 6 м. В данном районе вид начинает откладывать яиц на плеоподы в мае-июне [Karlovac, 1969; Pesta, 1918]. Лучше всего размерный состав и репродуктивная биология *P. xiphias* были изучены в 1989–1990 гг. в западной части Средиземноморья — в заливе Альфакс недалеко от дельты Эбро (Испания) [Guerao et al., 1994]. Общая длина тела, измеренная от конца рострума до конца тельсона, составляла 21–70 мм у самок и 19–50 мм у самцов.

Рост креветки наблюдали в течение всего года; в летнее время он происходил быстрее, чем в зимнее. Половой диморфизм размерного состава прослеживался на протяжении всей жизни, с самых малых размеров. У перезимовавших особей, особенно у самок, темп роста в мае снижается, что совпадает с началом репродуктивного сезона. Уже в июне более 90 % самок с длиной тела 48–66 мм несут яйца на плеоподах. В октябре в популяции остаётся очень мало крупных самок. Между ними и следующей генерацией самок с наибольшей длиной 46 мм возникает хиазм. Тогда же завершается репродуктивный сезон. Продолжительность жизни *P. xiphias* — 14–17 месяцев. Основная часть каждой генерации появляется на свет в июле. Самки могут откладывать яйца на плеоподы от двух до пяти раз, что зависит от температуры воды. При +21 °С длительность эмбрионального развития составляет 20 дней, а при +28 °С она сокращается до 12. Количество яиц на плеоподах варьировало от 318 у самки с длиной тела 37,9 мм до 2750 у особи с длиной тела 69 мм [Guerao et al., 1994].

По составу пищи *P. xiphias* — бентофаг. В его желудках чаще всего встречаются донные высшие ракообразные (амфиподы, мизиды и изоподы), а вместе с ними, хоть и значительно реже, обнаруживаются двустворчатые и брюхоногие моллюски, полихеты и иглокожие. В каждом втором-третьем желудке отмечен детрит. Правда, наряду с ними довольно часто (в каждом третьем-четвёртом желудке) попадают веслоногие раки (не исключено, что это донные гарпактициды. — *Р. Б.*). Частота их встречаемости наиболее высока у молоди и уменьшается в 4 раза с увеличением размеров тела креветок. Это же характерно и для частоты встречаемости мизид. Прочие высшие ракообразные у более крупных особей попадают чаще. Не очень часто в желудках встречаются и растительные остатки [Guerao, 1995], роль которых резко снижается в зимний период, когда им на смену приходят преимущественно донные животные [Sitts, Knight, 1979].

ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, в европейских водах от Ботнического залива до Азовского моря в настоящее время обитают шесть видов креветок из рода *Palaemon*. Совокупность из шести объектов непросто проанализировать: для этого их относительно немного. С другой стороны, как мне кажется, стимул (или, точнее, совокупность таких стимулов) к возникновению процессов в окружающей среде для формирования современных ареалов этих видов был общим — потепление климата, что открыло дорогу европейским видам рода *Palaemon* на север, и наличие постоянных маршрутов «носителей» резервуаров для их личинок, то есть судов с их балластными водами.

Однако в результате эти шесть видов распались, условно говоря, на три группы — космополит *P. macrodactylus*, стойкий абориген средиземноморско-лузитанской зоогеографической области *P. xiphias* и четыре остальных вида, которые не могут быть отнесены ни к первой, ни ко второй группе.

Аборигенность *P. xiphias* определяется чётким внешним фактором — симбиозом с высшим растением *Posidonia oceanica*, одним из интереснейших видов морских травянистых растений (так называемых морских трав), который распространён вдоль побережья Средиземного моря и близлежащих частей Атлантического океана. Эта подводная трава обладает всеми признаками наземного растения: она имеет корни (причём очень длинные, 1,5 м, чтобы крепче удерживаться на морском дне), листья (ленты до 0,5 м), стебли (они же корни, но над песком и тоже длиной до 1,5 м), а также цветы, семена и плоды. Площадь подводных лугов посидонии только в Средиземном море занимает 3 % от площади его поверхности, то есть 75 000 км² [Посидония, 2023]. Распространение *P. xiphias* и особенности его биологии неразрывно связаны с этими подводными лугами, и наоборот: за пределами колоний посидонии данный вид палемонов неизвестен. Исходя из этого, можно заключить: пока *Posidonia oceanica* не проникнет в Чёрное море, *P. xiphias* туда не переселится. Можно полагать, что в ближайшее, обозримое время не следует ожидать пополнения фауны палемонов Чёрного моря.

Благодарность. Я признателен моему коллеге и другу профессору Михаелю Тюркаю (Michael Türkau), куратору коллекции ракообразных Зенкенбергского исследовательского института и Музея естественной истории (Франкфурт-на-Майне, Германия), ушедшему из жизни 09.09.2015. Именно благодаря его любезному приглашению в 2009 г. поработать над переопределением обширнейшей коллекции европейских креветок из рода *Palaemon*, хранящейся в руководимом им секторе, я смог написать данную статью, дополнив её материалами последних лет по этим видам. Коллекция оказалась исчерпывающе полной. В ней были все известные в европейских водах виды, собранные в гигантском географическом пространстве (акватории Средиземного моря, воды Северо-Западной Африки от Марокко до островов Зелёного Мыса, а также Северное и Балтийское моря) за много лет. Оказалось, что здесь обитают шесть видов рода, три из которых демонстрируют серьёзные расселительные потенции. Именно это послужило стимулом и основой к подготовке ключа для идентификации европейских видов рода, а также к обзору материалов об их распространении и биологии.

Я хочу поблагодарить А. В. Кулиша: он очень помог мне, прислав свои публикации и статьи коллег, которые посвящены креветкам из рода *Palaemon*, собранным им в Азовском море, и некоторые другие необходимые работы на эту же тему. Также хочу поблагодарить И. В. Довгалея, читавшего рукопись статьи и сделавшего ряд важных замечаний по её оформлению.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Блащизин А. И. Типы донных осадков // *Геология Балтийского моря* / под ред. В. К. Гуделиса, Е. М. Емельянова. Вильнюс : Моклас, 1976. С. 187–213. [Blashchizhin A. I. Typy donnykh osadkov. In: *Geologiya Baltiiskogo morya* / V. K. Gudelis, E. M. Emel'yanov (Eds). Vilnius : Mosklas, 1976, pp. 187–213. (in Russ.)]
2. Буруковский Р. Н. О питании креветки *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Decapoda, Palaemonidae) в Вислинском заливе // *Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология*. 2012. Т. 5, № 2. С. 151–159. [Burukovsky R. N. On *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Decapoda, Palaemonidae) nutrition in Vistula Lagoon. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Biologiya*, 2012, vol. 5, no. 2, pp. 151–159. (in Russ.)]
3. Буруковский Р. Н. Состав пищи креветки *Palaemon adspersus* Rathke, 1837 (Crustacea Decapoda, Palaemonidae) в Каркинитском заливе Чёрного моря в сентябре 2016 г. // *Морской биологический журнал*. 2019. Т. 4, № 1. С. 12–23. [Burukovsky R. N. Food composition of the shrimp *Palaemon adspersus* Rathke, 1837 (Crustacea Decapoda, Palaemonidae) in Karkinitzky Bay of the Black Sea

- in September 2016. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2019, vol. 4, no. 1, pp. 12–23. (in Russ.). <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.1.02>
4. Буруковский Р. Н. *Креветки: состав пищи и пищевые взаимоотношения*. Санкт-Петербург : Проспект науки, 2022a. 568 с. [Burukovsky R. N. *Shrimps: Food and Trophic Relationships*. Saint Petersburg : Prospekt nauki, 2022a, 568 p. (in Russ.)]
 5. Буруковский Р. Н. О составе пищи и типе питания краба *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (Decapoda, Crustacea, Panopeidae) Вислинского залива по материалам сборов 2010–2013 гг. // *Балтийский морской форум* : материалы X Международного Балтийского морского форума. В 7 томах. Т. 3. Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоёмов : X Национальная научная конференция. Калининград : Изд-во БГАРФ, 2022b. С. 53–60. [Burukovsky R. N. On the composition of food and type of feeding of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (Decapoda, Crustacea, Panopeidae) from the Vistula Lagoon in 2010–2013. In: *Baltiiskii morskoi forum* : materialy X Mezhdunarodnogo Baltiskogo morskogo foruma. In 7 vols. Vol. 3. Vodnyye bioresursy, akvakul'tura i ekologiya vodoemov : X natsional'naya nauchnaya konferentsiya. Kaliningrad : Izd-vo BGARF, 2022b, pp. 53–60. (in Russ.)]
 6. Виноградов Л. Г. Отряд Десятиногие. Декапода // *Атлас беспозвоночных Каспийского моря*. Москва : Пищевая промышленность, 1968. С. 291–300. [Vinogradov L. G. Order Decapoda. In: *Atlas bespozvonochnykh Kaspiiskogo morya*. Moscow : Pishchevaya promyshlennost', 1968, pp. 291–300. (in Russ.)]
 7. Губарева И. Ю., Парфенова Я. В., Ковалева О. Н. Анализ видового разнообразия водных и прибрежно-водных растений Калининградской области // *Гидробиотаника-2005* : материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам, п. Борок, 11–16 октября 2005 г. Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2006. С. 239–242. [Gubareva I. Yu., Parfenova Ya. V., Kovaleva O. N. Analiz vidovogo raznoobraziya vodnykh i pribrezhno-vodnykh rastenii Kaliningradskoi oblasti. In: *Hydrobotany-2005* : proceedings of the VI All-Russian workshop-conference on aquatic macrophytes, Borok, 11–16 October, 2005. Rybinsk : Rybinsk Print House, 2006, pp. 239–242. (in Russ.)]
 8. Евченко О. В., Замятина Е. А., Семик А. М., Шляхов В. А. Состояние запасов и промысла креветок (род *Palaemon*) и брюхоногого моллюска рапаны (*Rapana venosa*) в водах Чёрного моря и Керченского пролива, прилегающих к Крыму // *Промысловые беспозвоночные* : сборник материалов 8-й Всероссийской конференции, 2–5 сентября 2015 г. Калининград : Изд-во КГТУ, 2015. С. 115–118. [Evchenko O. V., Zamyatina E. A., Semik A. M., Shlyakhov V. A. Sostoyanie zapasov i promysla krevetok (rod *Palaemon*) i bryukhonogogo mollyuska rapany (*Rapana venosa*) v vodakh Chernogo morya i Kerchenskogo proliva, prilgayushchikh k Krymu. In: *Promyslovye bespozvonochnye* : sbornik materialov 8-i Vserossiiskoi konferentsii, 2–5 September, 2015. Kaliningrad : Izd-vo KGTU, 2015, pp. 115–118. (in Russ.)]
 9. Китайский мохнаторукий краб // *Википедия* : [сайт]. [Kitaiskii mokhnatorukii krab. In: *Wikipedia* : [site]. (in Russ.)]. URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/Китайский_мохнаторукий_краб [accessed: 05.06.2023].
 10. Кобякова З. И., Долгопольская М. А. Отряд десятиногие – Декапода // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Киев : Наукова думка, 1969. Т. 2. С. 270–306. [Kobyakova Z. I., Dolgopol'skaya M. A. Otryad desyatinogie – Decapoda. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Kyiv : Naukova dumka, 1969, vol. 2, pp. 270–306. (in Russ.)]
 11. Ковтун О. А., Макаров Ю. Н. Особенности биологии и морфологии редкой черноморской креветки *Palaemon serratus* Pennant, 1777 (Decapoda: Palaemonidae) из подводных пещер полуострова Тарханкут (Западный Крым) // *Морской экологический журнал*. 2011. Т. 10, № 3. С. 26–31. [Kovtun O. A., Makarov Y. N. The features of biology and morphology of a rare Black Sea shrimp *Palaemon serratus* Pennant, 1777 (Decapoda: Caridea, Palaemonidae) from karstic grottoes and underwater caves of Tarkhankut Peninsula (Western Crimea). *Morskoyekologicheskij zhurnal*, 2011, vol. 10, no. 3, pp. 26–31. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1168>
 12. Кулиш А. В. Идентификация видов креветок рода *Palaemon* Weber, 1795 Чёрного и Азовского морей // *Влияние изменения климата*

- на биологическое разнообразие и распространение вирусных инфекций в Евразии : материалы XXIII Международной научной конференции с элементами школы для молодых учёных, посвящённой 90-летию Дагестанского государственного университета, Махачкала, 15–16 октября 2021 г. Махачкала : АЛЕФ, 2021. С. 407–411. [Kulich A. V. Identifikatsiya vidov krevetok roda *Palaemon* Weber, 1795 Chernogo i Azovskogo morei. In: *Vliyanie izmeneniya klimata na biologicheskoe raznoobrazie i rasprostranenie virusnykh infektsii v Evrazii* : materialy XXIII Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii s elementami shkoly dlya molodykh uchenykh, posvyashchenoi 90-letiyu Dagestanskogo gosudarstvennogo universiteta, Makhachkala, 15–16 October, 2021. Makhachkala : ALEF, 2021, pp. 407–411. (in Russ.)]
13. Кулиш А. В., Саенко Е. М., Марушко Е. А., Левинцова Д. М. Видовое разнообразие, размерно-весовой состав и распределение креветок рода *Palaemon* Weber, 1795 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) в Керченском проливе (Азовское море) // *Водные биоресурсы и аквакультура Юга России* : материалы Всероссийской научно-практической конференции, приуроченной к 20-летию открытия в Кубанском государственном университете направления подготовки «Водные биоресурсы и аквакультура», Краснодар, 17–19 мая 2018 г. Краснодар : Кубанский государственный университет, 2018. С. 138–142. [Kulich A. V., Saenko E. M., Marushko E. A., Levintsova D. M. Vidovoe raznoobrazie, razmerno-vesovoi sostav i raspredelenie krevetok roda *Palaemon* Weber, 1795 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) v Kerchenskom prolive (Azovskoe more). In: *Vodnye bioresursy i akvakul'tura Yuga Rossii* : materialy Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, priurochennoi k 20-letiyu otkrytiya v Kubanskom gosudarstvennom universitete napravleniya podgotovki "Vodnye bioresursy i akvakul'tura", Krasnodar, 17–19 May, 2018. Krasnodar : Kubanskii gosudarstvennyi universitet, 2018, pp. 138–142. (in Russ.)]
14. Марин И. Н. *Малый атлас десятиногих ракообразных России*. Москва : Тов-во научных изданий КМК, 2013. 145 с. [Marin I. N. *Atlas of Decapod Crustaceans of Russia*. Moscow : KMK Scientific Press, 2013, 145 p. (in Russ.)]
15. Матишов Г. Г., Шохин И. В., Булышева Н. И., Коваленко М. В. Экспансия восточной креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) в Азово-Донском бассейне // *Российский журнал биологических инвазий*. 2022. Т. 15, № 3. С. 108–113. [Matishov G. G., Shokhin I. V., Bulysheva N. I., Kovalenko M. V. Expansion of Oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) in the Azov–Don Basin. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2022, vol. 15, no. 3, pp. 108–113. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-3-108-113>
16. Плотников И. С. *Фауна свободноживущих беспозвоночных Аральского моря и её многолетние изменения под влиянием антропогенных факторов* : дис. ... д-ра биол. наук : 1.5.12 / РАН, Зоологический институт. Санкт-Петербург, 2021. 310 с. [Plotnikov I. S. *Fauna svobodnozhivushchikh bespozvonochnykh Aral'skogo morya i ee mnogoletnie izmeneniya pod vliyaniem antropogennykh faktorov* / RAS, Zoological Institute. [dissertation]. Saint Petersburg, 2021, 310 p. (in Russ.)]
17. Посидония // *Википедия* : [сайт]. [Posidoniya. In: *Wikipedia* : [site]. (in Russ.)]. URL: <https://ru.wikipedia.org/wiki/Посидония> [accessed: 29.01.2023].
18. Статкевич С. В. *Palaemon longirostris* (Decapoda: Caridea) – чужеродный вид в Российском секторе Чёрного моря // *Российский журнал биологических инвазий*. 2019. Т. 12, № 2. С. 87–91. [Statkevich S. V. *Palaemon longirostris* (Decapoda, Caridea) is an alien species in the Russian sector of the Black Sea. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2019, vol. 12, no. 2, pp. 87–91. (in Russ.)]
19. Тимофеев В. А., Симакова У. В., Спиридонов В. А. Первая находка восточной креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea: Decapoda, Palaemonidae) в территориальных водах России в Черноморско-Азовском бассейне // *Российский журнал биологических инвазий*. 2019. Т. 12, № 1. С. 110–119. [Timofeev V. A., Simakova U. V., Spiridonov V. A. The first finding of the Oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea: Decapoda, Palaemonidae) in the territorial waters of Russia in the Azov–Black Sea

- Basin. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2019, vol. 12, no. 1, pp. 110–119. (in Russ.)]
20. Цигвинцев С. В. О биологии креветки *Palaemon elegans* в водах Калининградского залива // *Проблемы ихтиопатологии и гидробиологии. Первые шаги в науке* : сборник магистерских и аспирантских научных работ. Калининград : Изд-во ФГОУ ВПО «КГТУ», 2008. С. 180–201. [Tsigvintsev S. V. O biologii krevetki *Palaemon elegans* v vodakh Kaliningradskogo zaliva. In: *Problemy ikhtiopatologii i gidrobiologii. Pervye shagi v nauke* : sbornik masterskikh i aspirantskikh nauchnykh rabot. Kaliningrad : Izd-vo FGOU VPO “KGTU”, 2008, pp. 180–201. (in Russ.)]
 21. Aklehnovich A., Razlutskiy V. Distribution and spread of spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) in Belarus. *BioInvasions Records*, 2013, vol. 2, iss. 3, pp. 221–225. <https://doi.org/10.3391/bir.2013.2.3.08>
 22. Ashelby C. W. *Palaemon vicinus* spec. nov. (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae), a new species of caridean shrimp from the tropical eastern Atlantic. *Zoologische Mededelingen*, 2009, vol. 83, iss. 27, pp. 825–839.
 23. Ashelby C. W., De Grave S., Johnson M. L. The global invader *Palaemon macrodactylus* (Decapoda, Palaemonidae): An interrogation of records and a synthesis of data. *Crustaceana*, 2013, vol. 86, iss. 5, pp. 594–624. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003203>
 24. Baba K., Hayashi K.-I., Toriyama M. *Decapod Crustaceans from Continental Shelf and Slope Around Japan*. Tokyo : Tosho Printing Co., Ltd., 1986, 336 p. (Japan Fisheries Resource Conservation Association).
 25. Vacevičius E., Gasiūnaitė Z. R. Two crab species – Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis* Edw.) and mud crab (*Rhithropanopeus harrisi* (Gould) ssp. *tridentatus* (Maitland) in the Lithuanian coastal waters, Baltic Sea. *Transitional Waters Bulletin*, 2008, vol. 2, iss. 2, pp. 63–68. <https://doi.org/10.1285/i1825229Xv2n2p63>
 26. Béguyer M., Bergé J., Girardin M., Boët P. Reproductive biology of *Palaemon longirostris* (Decapoda: Palaemonidae) from Gironde estuary (France), with a comparison with other European populations. *Journal of Crustacean Biology*, 2010, vol. 30, iss. 2, pp. 175–185. <https://doi.org/10.1651/09-3153.1>
 27. Béguyer M. La crevette blanche (*Palaemon longirostris*). In: *Inventaire national du Patrimoine naturel / Muséum national d'Histoire naturelle* : [site]. 2010. URL: <https://inpn.mnhn.fr/docs-web/docs/download/440958> [accessed: 08.04.2023].
 28. Berglund A. *Population Biology of Two Palaemon Prawn Species in Western Europe*. [doctoral thesis]. Uppsala : Acta Universitatis Upsaliensis, 1983, 24 p. (Abstracts of Uppsala dissertations from the Faculty of Science ; 670).
 29. Bilgin S., Samsun O. Fecundity and egg size of three shrimp species, *Crangon crangon*, *Palaemon adspersus*, and *Palaemon elegans* (Crustacea: Decapoda: Caridea), off Sinop Peninsula (Turkey) in the Black Sea. *Turkish Journal of Zoology*, 2006, vol. 30, no. 4, pp. 413–421.
 30. Borcea L. Nouvelles observations sur la faune côtière du littoral Roumain de la mer Noire. *Annales scientifiques de l'Université de Jassy*, 1929, vol. 15, pp. 287–298.
 31. Cartaxana A. Morphometric and molecular analyses for populations of *Palaemon longirostris* and *Palaemon garciacidi* (Crustacea, Palaemonidae): Evidence for a single species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015, vol. 154, pp. 194–214. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.12.045>
 32. Caspers H. Quantitative Untersuchungen über die Bodentierwelt des Schwarzen Meeres in bulgarischen Küstenbereich. *Archiv für Hydrobiologie*, 1951, Bd 45, 192 S.
 33. Cavarro F., Zucchetta M., Franzoi P. First record of adult specimens of the Oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in the Venice Lagoon (north Adriatic Sea, Italy). *BioInvasions Records*, 2014, vol. 3, iss. 4, pp. 269–273. <https://doi.org/10.3391/bir.2014.3.4.08>
 34. Chace F. A., Jr., Bruce A. J. *The Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition 1907–1910, Part 6: Superfamily Palaemonoidea*. Washington, D. C. : Smithsonian Institution Press, 1993, 152 p. (Smithsonian Contributions to Zoology ; no. 543). <https://doi.org/10.5479/si.00810282.543>
 35. Chan N.-Y., Yu H.-P. Studies on the shrimps of the genus *Palaemon* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) from Taiwan. *Journal of Taiwan Museum*, 1985, vol. 38, no. 1, pp. 119–127.
 36. De Grave S., Franssen C. H. J. M. Carideorum

- catalogus: The recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededelingen*, 2011, vol. 85, iss. 9, pp. 195–588.
37. D'Udekem d'Acoz C. *Inventaire et distribution des crustacés décapodes de l'Atlantique nord-oriental, de la Méditerranée et des eaux continentales adjacentes au nord 25°N*. Paris : Muséum national d'Histoire naturelle, 1999, 383 p. (Patrimoines naturels ; 40).
38. D'Udekem d'Acoz C., Faasse M., Dumolin E., De Blauwe H. Occurrence of the Asian shrimp, *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902, in the Southern Bight of the North Sea, with a key to the Palaemonidae of North-West Europe (Crustacea, Decapoda, Caridea). *Nederlandse Faunistische Mededelingen*, 2005, vol. 22, pp. 95–111.
39. Figueras A. Alimentación de *Palaemon adspersus* (Rathke, 1837) y *Palaemon serratus* (Pennant, 1777) (Decapoda: Natantia) en la Ria de Vigo (N. O. España). *Cahiers de Biologie Marine*, 1986, vol. 27, no. 1, pp. 77–90. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.E1D67DF4>
40. Fransen C. *Palaemon elegans* Rathke, 1836. In: WoRMS. *World Register of Marine Species* : [site]. 2023. URL: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=107614> [accessed: 14.08.2023].
41. González-Ortegón E., Cuesta J. A., Schubart C. D. First report of the Oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) from German waters. *Helgoland Marine Research*, 2006, vol. 61, pp. 67–69. <https://doi.org/10.1007/s10152-006-0048-1>
42. Grenfell C. *Variations in the Abundance and Spatial Distribution of Palaemon serratus (Decapoda: Palaemonidae) in the Littoral Zone of South Wales*. MSc thesis / Bangor University. Bangor, 2013, 59 p. (Bangor University, Fisheries and Conservation Report ; no. 27).
43. Guerao G. Feeding habits of the prawns *Procambarus edulis* and *Palaemon adspersus* (Crustacea, Decapoda, Caridea) in the Alfacs Bay, Ebro Delta (NW Mediterranean). *Miscellanea Zoologica*, 1993–1994, vol. 17, pp. 115–122.
44. Guerao G. Locomotor activity patterns and feeding habits in the prawn *Palaemon xiphias* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) in Alfacs Bay, Ebro Delta (northwest Mediterranean). *Marine Biology*, 1995, vol. 122, iss. 1, pp. 115–119. <https://doi.org/10.1007/BF00349284>
45. Guerao G., Pérez-Baquera J., Ribera C. Growth and reproductive biology of *Palaemon xiphias* Risso, 1816 (Decapoda: Caridea: Palaemonidae). *Journal of Crustacean Biology*, 1994, vol. 14, iss. 2, pp. 280–288. <https://doi.org/10.1163/193724094X00272>
46. Guerao G., Ribera C. Population characteristics of the prawn *Palaemon serratus* (Decapoda, Palaemonidae) in a shallow Mediterranean Bay. *Crustaceana*, 2000, vol. 73, iss. 4, pp. 459–468. <https://doi.org/10.1163/156854000504543>
47. Gutu M. Recent changes in the decapod fauna of Romanian Black Sea littoral. *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, 1980, vol. 21, pp. 103–109.
48. Inyang N. M. Effects of some environmental factors on growth and food consumption of the Baltic palaemonid shrimp, *Palaemon adspersus* var. *fabricii* (Rathke). *Meeresforschung*, 1977/78a, Bd 26, S. 30–41. https://doi.org/10.2312/meeresforschung_26_30-41
49. Inyang N. M. Notes on food of the Baltic palaemonid shrimp, *Palaemon adspersus* var. *fabricii* (Rathke). *Meeresforschung*, 1977/78b, Bd 26, S. 42–46. https://doi.org/10.2312/meeresforschung_26_42-46
50. Janas U. Distribution and individual characteristics of the prawn *Palaemon elegans* (Crustacea, Decapoda) from the Gulf of Gdansk and the Dead Vistula River. *Oceanological & Hydrobiological Studies*, 2005, vol. 34, suppl. 1, pp. 83–91.
51. Janas U., Mańkucka A. Body size and reproductive traits of *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Crustacea, Decapoda), a recent colonizer of the Baltic Sea. *Oceanological & Hydrobiological Studies*, 2010, vol. 39, iss. 2, pp. 3–24. <https://doi.org/10.2478/v10009-010-0016-6>
52. Karlovac O. Prilog poznavanju faune rakova desetonožaca u priobalnim vodama srednjeg Jadrana. I. Decapoda Natantia. In: *Pomorski zbornik*. Zadar, Jugoslavije, 1969, knjiga 7, s. 967–974.
53. Katajisto T., Kotta J., Lehtiniemi M., Malavin S. A., Panov V. E. *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Caridea: Palaemonoidea: Palaemonidae) established in the Gulf of Finland. *BioInvasions Records*, 2013, vol. 2, iss. 2, pp. 125–132. <https://doi.org/10.3391/bir.2013.2.2.05>

54. Klaoudatos S., Tsevis N. Biological observations on *Palaemon adspersus* (Rathke) at Messolonghi lagoon. *Thalassographica*, 1987, vol. 10, no. 1, pp. 73–88.
55. Köhn J., Gosselck F. Bestimmungsschlüssel der Malacostraken der Ostsee. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin*, 1989, vol. 65, iss. 1, pp. 3–144. <https://doi.org/10.1002/mmnz.19890650102>
56. Lagardère J.-P. Les crevettes des côtes du Maroc. *Travaux de l'Institut Scientifique Chérifien et de la Faculté des Sciences. Sér. Zoologie*, 1971, no. 36, 140 p.
57. Lapińska E., Shaniawska A. Environmental preferences of *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758), *Palaemon adspersus* Rathke, 1837, and *Palaemon elegans* Rathke, 1837 in the littoral zone of the Gulf of Gdańsk. *Crustaceana*, 2006, vol. 79, no. 6, pp. 649–662. <https://doi.org/10.1163/156854006778026799>
58. Laurent P. J. Introductions d'écrevisses en France et dans le monde, historique et conséquences. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*, 1997, no. 344–345, pp. 345–356. <https://doi.org/10.1051/kmae:1997034>
59. Martin J. W., Davis G. E. *An Updated Classification of the Recent Crustacea*. Los Angeles : Natural History Museum of Los Angeles County, 2001, 124 p. (Science Series ; no. 39).
60. McLaughlin P. A. *Comparative Morphology of Recent Crustacea*. San Francisco : W. H. Freeman & Co., 1980, 177 p.
61. Micu D., Niță V. First record of the Asian prawn *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Caridea: Palaemonoidea: Palaemonidae) from the Black Sea. *Aquatic Invasions*, 2009, vol. 4, iss. 4, pp. 597–604. <https://doi.org/10.3391/ai.2009.4.4.5>
62. Olenin S. *Invasive Aquatic Species in the Baltic States*. Klaipeda : Klaipeda University ; Coastal Research and Planning Institute, 2005, 42 p.
63. Pesta O. *Die Decapodenfauna der Adria : Versuch einer Monographie*. Leipzig, 1918, 500 S. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.16144>
64. Raykov V. S., Lepage M., Perez Dominguez R. First record of oriental shrimp, *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in Varna Lake, Bulgaria. *Aquatic Invasions*, 2010, vol. 5, suppl. 1, pp. 91–95. <https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.S1.019>
65. Schaffmeister B. E., Hiddink J. G., Wolff W. J. Habitat use of shrimps in the intertidal and shallow subtidal seagrass beds of the tropical Banc d'Arguin, Mauritania. *Journal of Sea Research*, 2006, vol. 55, iss. 3, pp. 230–243. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2005.10.003>
66. Sezgin M., Aydemir E., Suat Ateş A., Katağan T., Özcan T. On the presence of the non-native estuarine shrimp, *Palaemon longirostris* H. Milne-Edwards, 1837 (Decapoda, Caridea), in the Black Sea. *Aquatic Invasions*, 2007, vol. 2, iss. 4, pp. 464–465. <https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.4.21>
67. Sitts R. M., Knight A. W. Predation by the estuarine shrimps *Crangon franciscorum* Stimpson and *Palaemon macrodactylus* Rathbun. *The Biological Bulletin*, 1979, vol. 156, no. 3, pp. 356–368. <https://doi.org/10.2307/1540923>
68. Smaldon G. *Coastal Shrimps and Prawns. Key and Notes for Identification of the Species* / R. S. K. Barnes, J. H. Crothers (Eds) ; 2nd ed., rev. and enl. Shrewsbury, UK : Field Studies Council, 1993, 142 p. (Synopsis of the British Fauna. New series ; no. 15).
69. Spivak E. D., Boschi E. E., Martorelli S. R. Presence of *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in Mar del Plata harbor, Argentina: First record from southwestern Atlantic waters. *Biological Invasions*, 2006, vol. 8, iss. 4, pp. 673–676. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-2063-6>
70. Turoboyski K. Biology and ecology of the crab *Rhithropanopeus harrisi* ssp. *tridentatus*. *Marine Biology*, 1973, vol. 23, iss. 4, pp. 303–313. <https://doi.org/10.1007/BF00389338>
71. Warkentine B. E., Rachlin J. W. The first record of *Palaemon macrodactylus* (Oriental shrimp) from the eastern coast of North America. *North-eastern Naturalist*, 2010, vol. 17, no. 1, pp. 91–102. <https://doi.org/10.1656/045.017.0107>
72. Westman K. Alien crayfish in Europe: Negative and positive impacts and interactions with native crayfish. In: *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management* / E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin (Eds). Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, 2003, pp. 76–95. https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6_9
73. Wiktor K., Skóra K., Wołowicz M., Węstawski M. Zasoby skorupiaków przydennych w przybrzeżnych wodach zatoki Gdańskiej. *Zeszyty*

- naukowe wydziału biologii i nauk o ziemi. Oceanografia*, 1980, no. 7, s. 135–160.
74. Williams A. B. *Shrimps, Lobsters, and Crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida*. Washington, D. C. : Smithsonian Institution Press, 1984, 549 p.
75. Zariquiey Álvarez R. *Crustáceos Decápodos Ibéricos*. Barcelona : Impresta Juvenit, 1968, 510 p. (Investigacion Pesquera ; vol. 32).
76. *Zooplankton and Micronekton of the North Sea 2.0* / van Couwelaar M. (Composer) : [site]. 2023. URL: https://ns-zooplankton.linnaeus.naturalis.nl/linnaeus_ng/app/views/introduction/topic.php?id=3438 [accessed: 20.02.2023].

SHRIMPS OF THE GENUS *PALAEEMON* (CRUSTACEA, DECAPODA, PALAEMONIDAE) OF THE EUROPEAN SEAS

R. Burukovsky

Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad, Russian Federation

E-mail: burukovsky@klgtu.ru

Shrimps of the genus *Palaemon* (the family Palaemonidae) are among the most active invasive shrimps. To date, six species from this genus inhabit the shelf of seas washing Europe from the Gulf of Bothnia in the north to the Don River mouth in the southeast. Due to global warming and enhanced development of shipping which facilitated the transfer of larvae of these shrimps with ballast water, five out of six species significantly expanded their ranges in a historically short period of time. One of them, *Palaemon macrodactylus*, that was a south-boreal Western Pacific species, became a cosmopolitan. Only *Palaemon xiphias*, a symbiont of a seagrass *Posidonia oceanica*, has preserved its classic Mediterranean–Lusitanian range. The article provides data on the morphology of each of six species and the identification key. Also, the paper describes the history of the formation of new ranges, size composition, features of reproductive biology, and food composition of each species.

Keywords: shrimps, *Palaemon*, invasion, range, European seas, Black Sea

UDC 597.556.331.1-027.63(262.5)

**PHENOMENON OF THE “LARGE” HORSE MACKEREL APPEARANCE
IN THE BLACK SEA:
VERSIONS AND PROOFS**

© 2024 **G. Zuyev and E. Skuratovskaya**

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

Received by the Editor 18.06.2024; after reviewing 02.08.2024;
accepted for publication 10.09.2024; published online 19.11.2024.

The paper provides an overview of literature data and results of the authors' own investigations on the phenomenon of a sudden mass appearance of a “large” (“giant”) form of the horse mackerel (*Trachurus*, Carangidae) (LM) in the Black Sea in the late 1940s and its unexpected disappearance in the mid-1960s. This phenomenon was of great interest and attracted attention of many researchers hypothesizing that it was a new source of information for understanding processes of the organisms' adaptation and important issues of microevolution and speciation. Different approaches to the study of this fact are analyzed, including determination of the LM origin and clarification of its taxonomic status. On their basis, three mutually exclusive versions are proposed. According to the first one, the LM is a new species of the Mediterranean origin; according to the second one, it is an ecomorph of *Trachurus mediterraneus ponticus*; and according to the third one, it is a hybrid of *T. mediterraneus mediterraneus* and *T. mediterraneus ponticus*. Based on the investigation on thermal resistance of isolated muscles and serological analysis of tissue proteins, Yu. Altukhov and co-authors identified the LM as an independent species of the Mediterranean (and, possibly, Atlantic) origin which appeared in the Black Sea because of a sudden expansion of its range after a sharp increase (outburst) in abundance. The main evidence for the Black Sea origin of the LM is the fact as follows: all stages of its life cycle, *i. e.*, reproduction, growth of juveniles, feeding, and wintering of adults, occur in the Black Sea; moreover, its large specimens were known earlier. Belonging of the Black Sea “small” horse mackerel and LM to the same species was confirmed by the electrophoretic studies on protein composition of their blood serum. The idea of the hybrid origin of the LM was first proposed by I. Dobrovolov based on an investigation of electrophoretic spectra of nonspecific muscle esterases in *T. mediterraneus ponticus* and *T. mediterraneus mediterraneus*. According to our data, the third version of the LM origin seems more probable than other ones. Occurrence of *T. mediterraneus mediterraneus* in the Black Sea and its hybridization with *T. mediterraneus ponticus* are manifestations of the mediterraneanization; this process has intensified due to increasing anthropogenic load on the ecosystem of Azov–Black Sea Basin and ongoing disruption of freshwater balance resulting from overregulation of river flows and sea salinization. None of three versions can be refuted or confirmed by molecular genetic methods, since there is currently no LM in the Black Sea. Thus, the phenomenon of the “large” horse mackerel appearance in the Black Sea is still unexplained.

Keywords: Black Sea “large” horse mackerel, versions, Mediterranean origin, Black Sea origin, hybrid origin

The “large” (“giant”) horse mackerel unexpectedly appeared in enormous abundance in the Black Sea in the late 1940s and suddenly disappeared in the early 1960s, and this phenomenon aroused great interest of many researches. In relatively short period, about 10–15 years, dozens of articles were published discussing its origin, systematics, morphology, biology, physiology, and biochemistry,

as well as characteristics of behavior and migrations, stock assessment, and prospects for its fishery. Such attention was due to at least two factors. The first one seemed to be related to high economic importance of the “large” horse mackerel as a valuable food object. In this regard, accurate estimates of total stock were supposed to serve as a necessary condition for organization of rational exploitation and forecasting. Commercial fishing of the “large” horse mackerel began in 1953, and about 15 thousand tons were caught already in 1956. To compare, maximum catches of the main commercial fish of the Black Sea, the European anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758), did not exceed 16 thousand tons in the 1950s. Thus, the “large” form prevailed in the Black Sea fishery with the stock that was estimated to be 2–3 million tons [Tikhonov, 1959]. The second factor governing the interest of researchers was as follows: studies of the “large” horse mackerel were supposed to provide new information for better understanding of the organism adaptation, microevolution, and speciation. To date, there is no common concept on the origin of the “large” form, reasons for its occurrence in the Black Sea, and relationships with the Black Sea horse mackerel.

The aim of this paper is to systematize and generalize versions of the “large” horse mackerel origin and its appearance in the Black Sea.

History of research and versions of origin. A short period of the “large” horse mackerel occurrence in the Black Sea has the following chronology. In spring 1948, aggregations of large fish occupying an area of about 800 sq mi were noted from the aircraft searching for marine biological resources (fish and dolphins) off the coast of Georgia [Biologiya i promysel, 1955]. It turned out to be the “large” horse mackerel, 50 cm in length. Next year, it appeared in catches off the Caucasian coast. In 1950, the “large” form spread along the Caucasian coast and southern coast of the Crimea up to the Cape Chersonesus and occurred in the Sea of Azov [Biologiya i promysel, 1955; Tikhonov, 1958, 1959]. Meanwhile, a part of a population wintered off the southern coast of the Crimea. In 1952, the “large” horse mackerel was found off the Anatolian coast and also in the northwestern Black Sea: off the coasts of Romania and Bulgaria. In 1954–1955, only single specimens were recorded in the Black Sea: in the Bosphorus, Sea of Marmara, and Dardanelles [Nümann, 1956]. At the same time, in 1953–1954, the “large” form spread throughout the Black Sea and covered open deepwater areas.

However, since 1955, the range of the “large” horse mackerel was shrinking. This process was accompanied by a decrease in its abundance as a result of natural mortality and fishing and also due to absence of abundant generations. In 1963, total stock dropped by at least 20–25 times compared to that of 1956. Since 1965, the statistics of fishery has no differentiation of the Black Sea horse mackerel into “small” and “large” ones because of extremely low abundance of the second form.

The occurrence of the “large” form in the Black Sea caused debates on its taxonomic status and origin. To date, there are three main versions of the Black Sea “large” horse mackerel origin: Mediterranean, Black Sea, and hybrid ones.

Version of the Mediterranean origin of the “large” horse mackerel. The first to propose this version was Yu. Aleev. Based on similarity in body shape and growth rate of the “large” horse mackerel and horse mackerel from the Mediterranean Sea, the researcher considered that the “large” form is a migrant from the Mediterranean Basin and suggested to name it the Mediterranean horse mackerel [Aleev, 1952]. Later, after detailed investigations of the genus *Trachurus*, he concluded that the “large” horse mackerel was a local herd of *Trachurus mediterraneus ponticus*, along with other three herds (northern, eastern, and southwestern ones), and identified it as a southern herd [Aleev, 1957]. He tended to associate rapid growth of the “large” horse mackerel with more favorable water temperature off the Anatolian coast and better nutritional conditions.

Yu. Altukhov supported the version of the Mediterranean origin. With his co-authors, he applied cytophysiological (thermal resistance of isolated muscles) and biochemical (serological analysis of tissue proteins) techniques for studying the relationship between the “large” horse mackerel and the Black Sea

“small” one [Altukhov, 1962a, b, 1967; Altukhov, Apekin, 1963; Altukhov, Mikhalev, 1964]. Based on results, these researchers drew conclusions about the level of differences between the species, and B. Ushakov’s concept served as the ground. According to it, thermal resistance of tissues is the species criterion of poikilotherms [Ushakov, 1959]. However, in subsequent studies, differences in thermal resistance were registered not only on the level of species and populations, but also on the level of smaller groups representing different taxonomic ranks, with fish included [Yablokov, 1987]. Yu. Altukhov searched for evidence for the Mediterranean origin of the “large” horse mackerel and even for the Atlantic one. He attempted to explain its mass appearance in the Black Sea by a sudden range expansion resulting from a sharp increase in the species abundance.

N. Revina and T. Saf’yanova supported the version of the Mediterranean origin as well. Based on Yu. Altukhov’s data on significant immunological and cytophysiological differences between the “small” and “large” forms and also considering the lack of abundant recruitment of the “large” horse mackerel herd over several years, these researchers suggested that its mass occurrence could result from an outburst outside the Black Sea [Revina, Saf’yanova, 1966a, b]. A possible reason for this phenomenon could be a response to climate change, in particular, intensification of oceanographic processes in the North Atlantic in the 1950s covering the Mediterranean Sea [Izhevsky, 1964]. In the opinion of these authors, the “large” horse mackerel might be a Mediterranean and even Atlantic migrant.

Version of the Black Sea origin of the “large” horse mackerel. V. Tikhonov adhered to the version of the Black Sea origin [Biologiya i promysel, 1955; Tikhonov, 1958, 1959]. His position was based on data of W. Nümann [1956]: according to the latter one, the “large” horse mackerel was noted by Turkish fishermen engaged in fishing off the coasts of Bulgaria, the Crimea, and Georgia since ancient times. Moreover, he relied on facts that all stages of this fish life cycle, *i. e.*, reproduction, growth of juveniles, feeding, and wintering of adults, occur in the Black Sea. Another evidence was the absence of the “large” form in the Mediterranean Sea. According to V. Tikhonov, the “large” horse mackerel was not widespread earlier because of its low abundance. To confirm, he referred to a work of S. Zernov [1913] who recorded the capture of a 40 cm long horse mackerel off the Caucasian coast.

A study of protein composition of the blood serum for six horse mackerel species of two genera, *Trachurus* and *Decapterus*, from the Black, Mediterranean, and Red seas by electrophoresis method revealed no differences between the Black Sea “small” and “large” forms [Golovko, 1964; Kulikova, 1968; Shulman, Kulikova, 1966].

Investigating morphological, ecological, and behavioral characteristics of the Black Sea horse mackerel, R. Shaverdov concluded as follows: the Black Sea “small” and “large” forms were the ecotypes of *T. mediterraneus ponticus* that differed in terms of nutritional conditions alone [Shaverdashvili, 1976; Shaverdov, 1964]. In his opinion, the horse mackerel as the facultative predator was an active migrant, grew faster, and, consequently, became larger during the years of elevated abundance of its main food object, the European anchovy.

Based on results on the variability of plastic traits, Yu. Slynko and co-authors [2018] defined the “large” and “small” horse mackerel as distinct in-population morphological forms that differed in feeding type.

Version of the hybrid origin of the “large” horse mackerel. A Bulgarian researcher I. Dobrovolov analyzed electrophoretic spectra of nonspecific muscle esterase of the Black Sea *T. mediterraneus ponticus*, Mediterranean *T. mediterraneus mediterraneus*, and “large” horse mackerel and proposed the version of the hybrid origin of the latter one [Dobrovolov, 1988, 2000; Dobrovolov, Manolov, 1983]. In accordance with it, the “large” horse mackerel is the result of hybridization of the Black Sea and Mediterranean subspecies that could occur in both the Marmara and Black seas. Its truly large size, high growth rate, noticeable abundance, and other ecological advantages over the Black Sea horse mackerel, in opinion of the author, are due to heterosis effect which is most prominent among the first-generation (F_1) hybrids and quickly disappears in subsequent generations.

Earlier, we applied an ecological approach involving studies of the relationship between populations and changes in their structure, external (physical and geographical conditions and biotic factors), spatial, and temporal ones, with shifts in external conditions [Yablokov, 1987] and also put forward the version of the hybrid origin of the “large” horse mackerel [Zuyev, Melnikova, 2003]. Considering possible reasons for the occurrence of the “large” form in the Black Sea, we reviewed the hydrological situation in the region in the 1940s. Specifically, data on long-term changes (1923–1985) in the Black Sea hydrological regime were analyzed, namely total river flows [Gidrometeorologiya i gidrokhimiya morei SSSR, 1991]. As known [Samodurov, Ivanov, 1998], river flow is the main component of fresh-water balance in the Black Sea. It determines the intensity of water exchange with the Sea of Marmara via the Bosphorus due to two opposite directional flows: the surface one transferring water with lower salinity from the Black Sea and the bottom one transferring saline Mediterranean water to the Black Sea. An increase in river flow to the Black Sea during high-water years leads to a rise in thickness of the upper desalinated layer and, accordingly, to weakening of the lower Bosphorus flow, whilst a decrease in river flow during low-water years is accompanied by weakening of the upper Black Sea current and a gain in the lower Bosphorus flow. In low-water years, 2–2.5 times more Mediterranean Sea water usually penetrates into the Black Sea with the lower Bosphorus flow as compared to the long-term mean value [Bogdanova, 1972]. Such years are the most favorable for the invasion of flora and fauna representatives from the Mediterranean Sea into the Black Sea.

The analysis of mean annual volumes of total river flows into the Black Sea Basin over more than 60 years showed as follows: 1943 was the most low-water year (Fig. 1). Specifically, total volume of river flow constituted only 69.5% of the long-term mean one and 46.6% of the maximum registered in 1941. Thus, hydrological conditions in 1943 were the most favorable for penetration of the Mediterranean horse mackerel *T. mediterraneus mediterraneus* into the Black Sea over a long period of time.

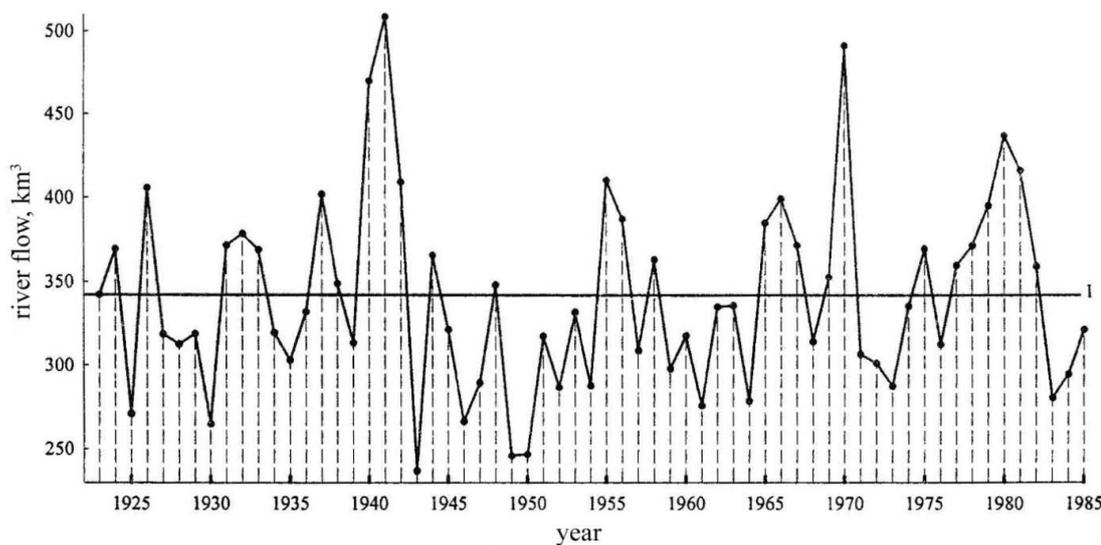


Fig. 1. Long-term dynamics of river flow in the Black Sea Basin (1, the long-term mean value of river flow [Gidrometeorologiya i gidrokhimiya morei SSSR, 1991])

Рис. 1. Многолетняя динамика речного стока в бассейне Чёрного моря (1 — среднемноголетнее значение речного стока [Gidrometeorologiya i gidrokhimiya morei SSSR, 1991])

Interestingly, the study of the age composition for the “large” horse mackerel population confirmed its appearance in the Black Sea in 1943 [Tikhonov, 1959]. We suggest as follows: in 1943, a mass migration of *T. mediterraneus mediterraneus* to the Black Sea occurred; it was accompanied by crossing of *T. mediterraneus mediterraneus* and *T. mediterraneus ponticus* and, accordingly, by formation

of hybrids. A similar process of intraspecific hybridization of the Sea of Azov anchovy (*Engraulis encrasicolus maoticus* Pusanov & Zeeb, 1926) and the Black Sea anchovy (*Engraulis encrasicolus ponticus* Alexandrov, 1927) resulted from *E. encrasicolus ponticus* penetration into the Black Sea in the post-glacial period [Zuyev, Skuratovskaya, 2023].

According to the law of maximum development of the heterosis effect, the first-generation (F_1) hybrids should highly exceed the subsequent ones in terms of viability, endurance, and productivity. To confirm, we carried out a comparative analysis of viability of different hybrid generations. We concentrated on indicators of viability providing the “large” horse mackerel an advantage in struggle for survival: its growth rate, maximum size, and population fecundity.

We suggested that *T. mediterraneus mediterraneus* penetrated from the Mediterranean Sea into the Black Sea in 1943, and its population included all age classes. The lifespan of the Mediterranean horse mackerel is 7–8 years, and its maturity occurs in the 2nd year [Dobrovolov, 1988]. Accordingly, the appearance of F_1 hybrids might be expected annually over 6 to 7 years (1943 to 1949–1950). With life expectancy of 17–18 years [Revina, Saf’yanova, 1966a, b; Saf’yanova, Revina, 1960], F_1 hybrids could live until 1967–1968. Considering the fact that F_1 hybrids reach maturity at the age of 4, the appearance of the second-generation (F_2) hybrids should have been expected no earlier than in 1947. So, only the first four “large” horse mackerel generations (those of 1943–1946) were regarded as F_1 hybrids. Starting from the generation born in 1947, the “large” horse mackerel population included F_1 and F_2 hybrids; since the early 1950s, it could cover representatives of more than two genetically different hybrid generations in which shares of F_1 and F_2 hybrids consistently decreased.

In accordance with the law of heterosis effect attenuation resulting from crossing of genetically different hybrid generations, there should have been a drop in viability of succeeding generations of the “large” horse mackerel. R. Shaverdov studied growth of the “large” form representing generations of the 1950s and concluded as follows: growth rates for the “large” and “small” horse mackerel were similar [1964]. However, by that time, the “large” horse mackerel was a totality of genetically different hybrid generations that varied significantly in viability, namely in growth rate. This is how, in our opinion, the “paradox of Shaverdov” can be explained.

According to the version of the hybrid origin of the “large” horse mackerel against the backdrop of the law of heterosis effect attenuation, starting from the generation of 1947 (the year when F_2 hybrid appeared in the population), the differentiation of specimens by viability could be observed. Therefore, certain attention should be paid to detection of the “middle” (“intermediate”) form differing from the “large” one by lower growth rate, smaller size of specimens, lower fecundity, a special type of population abundance dynamics, and even body shape (Fig. 2). Importantly, the “middle” form was initially registered in 1947, and this corresponded to the appearance of F_2 hybrids.

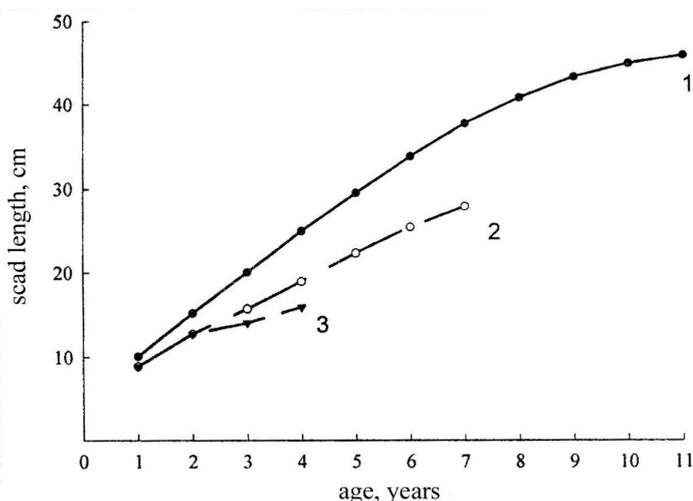


Fig. 2. Growth of different forms of the horse mackerel in the Black Sea: 1, the “large” horse mackerel; 2, the “middle” one; 3, the “small” one [Tikhonov, 1959]

Рис. 2. Рост ставриды разных форм в Чёрном море: 1 — крупная ставрида; 2 — средняя; 3 — мелкая [Tikhonov, 1959]

Similar biological differentiation was found in generations of the “large” horse mackerel in 1957, 1958, 1962, and 1963 [Revina, Saf’yanova, 1966b]. Within each of them, two groups of specimens were determined. Those were similar in growth rate, maximum size, life expectancy, and age of maturity. However, in contrast to previous generations, those were significantly smaller and less abundant which fully complied with the law of heterosis effect attenuation.

Meanwhile, admitting the version of the hybrid origin, many other phenomena can be explained as well: a drop in fecundity in succeeding generations, dramatic reduction in commercial catches within a short period of time, “biological transformation” of the “large” horse mackerel into a “small” one, *etc.* The abovementioned facts result from the heterosis effect attenuation. Thus, the most abundant generations, those of 1945–1949, included mainly F₁ hybrids, with a very small share of F₂ ones in which the heterosis effect was most pronounced. A decline in population abundance of the “large” horse mackerel in the 1950s reflected a decrease in a share of fast-growing and larger F₁ hybrids with higher absolute fecundity and their replacement by smaller and, correspondingly, less fecund F₂ hybrids in which the heterosis effect was less pronounced.

At the same time, a decline in total abundance of F₁ hybrids and in fecundity and growth rate of F₂ hybrids resulted in a noticeable decrease in the population recruitment. Consequently, there was a sharp increase in the mean age of the “large” horse mackerel exploited population. Within 1953–1963, the mean age of commercially caught fish gradually rose from 4.7 to 12.9 years, and this led to a dramatic reduction in catches. In 1957, catches of the “large” form dropped by more than 3 times compared to those in previous year.

Nevertheless, a decrease in abundance of subsequent generations of hybrids is not the only reason for a decline in recruitment of the “large” horse mackerel population. Interestingly, in 1955 and 1956, very high spawning intensity and abundance of juveniles were recorded [Saf’yanova, Revina, 1960]. The second reason for disappearance of the “large” form is the occurrence of significant changes in its biology, since those result not only in a decrease of growth rate and size of specimens, but also in reduction in lifespan and fluctuations in the age of maturity, *i. e.*, a complete “biological transformation” of the “large” horse mackerel into a “small” one.

Naturally, the question arises whether the Mediterranean horse mackerel migration into the Black Sea and its hybridization with the Black Sea horse mackerel occurred throughout the whole history of the Mediterranean–Black Sea Basin, over the last 5–7 thousand years (since the last opening of the Bosphorus), or only once, in 1943. There is no definite answer. However, considering evidences for the “large” form appearance in various areas of the sea in different periods, it can be assumed as follows: processes of crossing might have occurred in the past, but their scale was obviously not so significant. The question could be answered properly after clarification of the taxonomic status of specimens. At the same time, the belonging of large specimens to *Trachurus trachurus* seems to be very doubtful: this species is sporadic in the Black Sea and is registered only in waters adjacent to the Bosphorus, while its occurrence off the coasts of Georgia and Crimea remains questionable [Svetovidov, 1959]. Literature data on the “large” horse mackerel confirm its appearance in various areas of the sea: off the Crimean and Caucasian coasts and off the coasts of Georgia, Turkey, and Romania.

It is noteworthy as follows. The registration of an 11-year-old horse mackerel specimen, 44 cm in length, in 1979 [Dobrovlov, Manolov, 1983] also could not clarify this issue, for it might belong to fast-growing F₂ hybrids related to the generation of 1968 or to hypothetical F₁ hybrids that might appear after a possible migration of the Mediterranean horse mackerel into the Black Sea during low-water years: 1949 and 1950.

In our conviction, the invasion of the Mediterranean horse mackerel into the Black Sea and its hybridization with the Black Sea horse mackerel are not accidental, but reflect the mediterraneanization. This process has intensified due to increasing anthropogenic load on the Black Sea ecosystem,

ongoing disruption of freshwater balance because of the overregulation of river flows and sea salinization, and climate warming. The probability of the “large” horse mackerel invasion into the Black Sea may become higher in future.

Unfortunately, it is impossible to confirm or refute any version by molecular genetic methods due to the current absence of the “large” form in the Black Sea. Therefore, despite the existence of these versions, the origin of the “large” horse mackerel and reasons for its appearance in the Black Sea remain unexplained.

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. Aleev Yu. G. *Stavrída Chernogo morya* : polyarnyi ocherk. Simferopol : Krymizdat, 1952, 24 p. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/7012>
2. Aleev Yu. G. Stavridy (*Trachurus*) morei SSSR. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1957, vol. 9, pp. 167–242. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5351>
3. Altukhov Iu. P. A study of the heat resistance of the isolated muscular tissue of two species of *Trachurus*, from the Black Sea and the North Sea. *Doklady Akademii nauk*, 1967, vol. 175, no. 2, pp. 467–469. (in Russ.)
4. Altukhov Y. P., Apekin V. S. Serological analysis of relationship between “large” and “small” horse mackerel of the Black Sea. *Voprosy ikhtiologii*, 1963, vol. 3, no. 1 (26), pp. 39–50. (in Russ.)
5. Altukhov Yu. P. Issledovanie teploustoichivosti izolirovannykh myshts i serologicheskii analiz “krupnoi” i “melkoi” stavridy Chernogo morya. *Trudy Karadagskoi biologicheskoi stantsii*, 1962a, vol. 18, pp. 3–16. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/6977>
6. Altukhov Yu. P. Issledovanie teploustoichivosti izolirovannykh myshts “krupnoi” i “melkoi” stavridy Chernogo morya. *Tsitologiya*, 1962b, vol. 4, no. 1, pp. 72–73. (in Russ.)
7. Altukhov Yu. P., Mikhalev Yu. A. Razlichie v razmernykh sootnosheniyakh otolitov “krupnoi” i “melkoi” chernomorskikh stavrid, opredelennykh po priznaku teploustoichivosti. In: *Voprosy fiziologii ryb Chernogo i Azovskogo morei*. Moscow : Pishchevaya promyshlennost', 1964, pp. 23–29. (Trudy AzCherNIRO ; iss. 22). (in Russ.)
8. *Biologiya i promysel krupnoi stavridy v Chernom more* / V. N. Tikhonov et al. Moscow : Pishchepromizdat, 1955, 79 p. (in Russ.)
9. Bogdanova G. K. Sezonnye i mezhgodovye kolebaniya vodoobmena cherez Bosfor. *Biologiya morya*, 1972, iss. 27, pp. 41–54. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1634>
10. Dobrovolov I. *Biokhimichni i populatsionno-genetichni izsledvaniya na promyshleni vidove ribi ot vodite na B'lgariya i Svetovniya okean morya* : avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk : 01.06.18, 01.06.06. Sofia, Bulgaria : Institut zoologii, 1988, 63 p. (in Bulg.)
11. Dobrovolov I. S. Genetic divergence between the scad subspecies *Trachurus mediterraneus* (Carangidae, Pisces) from the Black Sea and the Mediterranean. *Mediterranean Marine Science*, 2000, vol. 1, no. 1, pp. 133–139. <https://doi.org/10.12681/mms.284>
12. Dobrovolov I., Manolov Zh. Edriyat chernomorski safrid produkt li e na kheterozisniya efekt? *Ribno stopanstvo*, 1983, no. 1, pp. 11–14. (in Bulg.)
13. *Gidrometeorologiya i gidrokimiya morei SSSR*. Vol. 4. *Chernoje more*. Iss. 1. *Gidrometeorologicheskie usloviya* / A. I. Simonov, E. N. Al'tman (Eds). Saint Petersburg : Gidrometeoizdat, 1991, 429 p. (in Russ.)
14. Golovko N. I. Elektroforeticheskoe issledovanie belkov syvorotki krovi “krupnoi” i “melkoi” stavrid Chernogo morya. In: *Voprosy fiziologii ryb Chernogo i Azovskogo morei*. Moscow : Pishchevaya promyshlennost', 1964, pp. 73–94. (Trudy AzCherNIRO ; iss. 22). (in Russ.)
15. Izhevsky G. K. *Sistemnaya osnova prognozirovaniya okeanologicheskikh uslovii i vosproizvodstvo promyslovykh ryb*. Moscow :

- Pishchevaya promyshlennost', 1964, 165 p. (in Russ.)
16. Kulikova N. I. Protein composition of the blood serum of the southern seas horse mackerels. *Biologiya morya*, 1968, iss. 15, pp. 147–158. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/62>
 17. Nümann W. Biologische untersuchungen über die Stöcker des Bosphorus des Schwarzen Meeres und der Marmara (*Trachurus mediterraneus* Stdr.) und (*Trachurus trachurus* L.). *Istanbul Üniversitesi Fen Fakültesi Hidrobiyoloji Araştırma, Seri B*, 1956, Cilt 4, S. 6–23.
 18. Revina N. I., Saf'yanova T. E. K metodike otsenki zapasa i vozmozhnogo ulova stavridy v Chernom more. In: *K voprosu dinamiki chislennosti osnovnykh promyslovykh ryb Azovskogo i Chernogo morei*. Moscow : Pishchevaya promyshlennost', 1966a, pp. 47–62. (Trudy AzCherNIRO ; iss. 24). (in Russ.)
 19. Revina N. I., Saf'yanova T. E. Lineinyi rost i sozrevanie chernomorskoi stavridy (*Trachurus mediterraneus ponticus*, Aleev). In: *K voprosu dinamiki chislennosti osnovnykh promyslovykh ryb Azovskogo i Chernogo morei*. Moscow : Pishchevaya promyshlennost', 1966b, pp. 63–70. (Trudy AzCherNIRO ; iss. 24). (in Russ.)
 20. Saf'yanova T. E., Revina N. I. Biologiya i promysel krupnoi stavridy. In: *Biologiya i promysel glavneishikh ryb Chernogo i Azovskogo morei i voprosy gidrologii*. Moscow : Pishchevaya promyshlennost', 1960, pp. 73–100. (Trudy AzCherNIRO ; iss. 18). (in Russ.)
 21. Samodurov A. S., Ivanov L. I. Processes of ventilation of the Black Sea related to water exchange through the Bosphorus. In: *Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea* / L. I. Ivanov, T. Ogus (Eds). Dordrecht, Netherlands : Kluwer Academic Publishers, 1998, pp. 221–235. (NATO Science Series 2: Environmental Security ; vol. 47).
 22. Shaverdashvili R. S. O faktorakh, predshestvuyushchikh poyavleniyu “krupnoi” stavridy. *Rybnoe khozyaistvo*, 1976, no. 2, pp. 11–13. (in Russ.)
 23. Shaverdov R. S. On relationship between large and small horse mackerel. *Voprosy ikhtiologii*, 1964, vol. 4, no. 1 (30), pp. 82–91. (in Russ.)
 24. Shulman G. E., Kulikova N. I. O spetsifichnosti belkovogo sostava syvorotki krovi ryb. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 1966, vol. 62, iss. 4, pp. 42–60. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/12311>
 25. Slynko Yu. V., Boltachev A. R., Karpova E. P., Slynko E. E. The taxonomic status and intraspecific differentiation of the Black Sea horse mackerel, *Trachurus mediterraneus ponticus* (Aleev, 1956) (Carangidae). *Russian Journal of Marine Biology*, 2018, vol. 44, iss. 2, pp. 112–121. <https://doi.org/10.1134/S1063074018020104>
 26. Svetovidov A. N. On the systematic position of *Trachurus lacerta* (Pallas). *Voprosy ikhtiologii*, 1959, iss. 12, pp. 8–18. (in Russ.)
 27. Tikhonov V. N. O migratsiyakh i povedenii krupnoi stavridy v Chernom more. *Trudy VNIRO*, 1958, vol. 36, pp. 52–61. (in Russ.)
 28. Tikhonov V. N. On the abundance of *Trachurus trachurus* in the Black Sea. *Trudy Vsesoyuznogo gidrobiologicheskogo obshchestva*, 1959, vol. 9, pp. 303–314. (in Russ.)
 29. Ushakov B. P. Heat resistance of tissues as a specific character of poikilothermic animals. *Zoologicheskii zhurnal*, 1959, vol. 38, iss. 9, pp. 1292–1302. (in Russ.)
 30. Yablokov A. V. *Populyatsionnaya biologiya*. Moscow : Vysshaya shkola, 1987, 303 p. (in Russ.)
 31. Zernov S. A. K voprosu ob izuchenii zhizni Chernogo morya. *Zapiski Imperatorskoi akademii nauk*, 1913, vol. 32, no. 1, 299 p. (in Russ.)
 32. Zuyev G. V., Melnikova E. B. Ecological-geographical hypothesis of origin of large-sized Black Sea scad (Pisces, Carangidae). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2003, vol. 2, iss. 1, pp. 59–73. (in Russ.) <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/698>
 33. Zuyev G., Skuratovskaya E. Population structure of European anchovy *Engraulis encrasicolus* (L.) (Engraulidae: Pisces) in the Azov–Black Sea Basin. *Thalassas*, 2023, vol. 39, iss. 1, pp. 115–124. <https://doi.org/10.1007/s41208-023-00529-6>

ФЕНОМЕН ПОЯВЛЕНИЯ КРУПНОЙ СТАВРИДЫ В ЧЁРНОМ МОРЕ: ВЕРСИИ И ДОКАЗАТЕЛЬСТВА

Г. В. Зуев, Е. Н. Скуратовская

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

В статье обсуждаются литературные данные и результаты собственных исследований авторов, посвящённых объяснению феномена внезапного массового появления в Чёрном море в конце 1940-х гг. и столь же неожиданного исчезновения в середине 1960-х гг. крупной («гигантской») формы ставриды (род *Trachurus*, Carangidae) (КС). Данный феномен вызвал огромный интерес и привлёк внимание многих авторов как возможный источник новых сведений для познания процессов и путей адаптации организмов, а также проблем микроэволюции и видообразования. Проведён анализ разных подходов к изучению этого явления, включая выяснение происхождения и таксономического статуса КС. На их основе были предложены три взаимоисключающие версии. Согласно первой, КС является новым видом средиземноморского происхождения, согласно второй — экоморфой *Trachurus mediterraneus ponticus*, согласно третьей версии — гибридом *Trachurus mediterraneus mediterraneus* и *T. mediterraneus ponticus*. В результате анализа теплоустойчивости изолированных мышц и серологического исследования тканевых белков Ю. П. Алтухов с соавторами выделили КС в самостоятельный вид, имеющий средиземноморское (и даже, возможно, атлантическое) происхождение, и указали, что его массовое появление в Чёрном море произошло из-за внезапного расширения ареала вследствие резкого увеличения (взрыва) численности. Основные аргументы в пользу черноморского происхождения КС заключаются в том, что все этапы её жизненного цикла — размножение, рост молоди, нагул и зимовка взрослых особей — проходят в Чёрном море, а крупные экземпляры были известны и ранее. Принадлежность мелкой черноморской ставриды и КС к одному виду подтверждена результатами электрофоретических исследований белкового состава сыворотки крови этих форм. Версию гибридного происхождения КС первым предложил И. Доброволов после изучения электрофоретических спектров неспецифических мышечных эстераз *T. mediterraneus ponticus* и *T. mediterraneus mediterraneus*. В соответствии с нашими исследованиями, третья версия происхождения КС кажется более вероятной, чем другие. Проникновение *T. mediterraneus mediterraneus* в Чёрное море и её скрещивание с *T. mediterraneus ponticus* — это проявление процесса медултаннизации, усилившегося в результате возрастающего антропогенного воздействия на экосистему Азово-Черноморского бассейна, а также продолжающегося нарушения баланса пресных вод из-за зарегулирования речного стока и осолонения моря. Ни одна из трёх версий не может быть опровергнута или доказана молекулярно-генетическими методами ввиду отсутствия в настоящее время КС в Чёрном море. Таким образом, феномен появления крупной ставриды в Чёрном море остаётся необъяснённым.

Ключевые слова: черноморская крупная ставрида, версии, средиземноморское происхождение, черноморское происхождение, гибридное происхождение

УДК [594.3-152.6:57.045/.047](268.46)

**ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ВОСПРОИЗВОДСТВО ПОПУЛЯЦИИ
МОЛЛЮСКОВ *LITTORINA OBTUSATA* (GASTROPODA: LITTORINIDAE)
В БЕЛОМ МОРЕ**

© 2024 г. **Е. В. Козминский**

Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Российская Федерация
E-mail: ekozminsky@gmail.com

Поступила в редакцию 25.03.2024; после доработки 07.05.2024;
принята к публикации 10.09.2024; опубликована онлайн 19.11.2024.

Изучение факторов, влияющих на изменения численности популяций, необходимо для понимания функционирования природных экосистем и планирования мероприятий по охране и менеджменту окружающей среды. Важным компонентом литоральных экосистем морей Северного полушария являются моллюски рода *Littorina*, однако факторы, определяющие динамику их численности, исследованы недостаточно. В настоящей работе представлены данные, полученные в ходе наблюдений за популяционной динамикой *Littorina obtusata* с 2001 по 2020 г. В этот период отмечены квазициклические изменения плотности популяции литторин вокруг среднего уровня, составляющего около 2,6 тыс. экз.·м⁻². Проанализировано 67 переменных, характеризующих состояние изученной популяции моллюсков и воздействие на неё ключевых биотических и экологических факторов. Показано, что изменения плотности популяции на 83 % обусловлены флуктуациями численности сеголеток. Множественный регрессионный анализ продемонстрировал, что уровень воспроизводства популяции *L. obtusata* на 78 % определялся флуктуациями четырёх переменных — плотности особей в возрасте двух лет и старше, биомассы водорослей *Fucus vesiculosus*, количества осадков в июле и биомассы двустворок *Mytilus edulis*. Первая переменная отражает уровень внутривидовой конкуренции, вторая — способность данного местообитания к поддержанию популяции моллюсков определённой численности, а третья — воздействие факторов окружающей среды. Наличие связи между уровнем воспроизводства популяции литторин и биомассой двустворок может быть объяснено либо существованием некоего общего фактора, с которым коррелированы обе переменные, либо наличием межвидовых взаимодействий между *M. edulis* и *L. obtusata*.

Ключевые слова: *Littorina obtusata*, численность популяции, флуктуации численности, биотические и абиотические факторы, внутривидовая конкуренция, межвидовая конкуренция, ёмкость местообитания

Колебания численности популяций выявлены у широкого круга животных — млекопитающих, птиц, насекомых, моллюсков [Максимович, Герасимова, 2004; Bachelet, 1986; Baltensweiler, 1964; Elton, 1942; Lack, 1966; MacLulich, 1937]. Установлено, что они могут быть вызваны изменениями в обилии пищи, воздействием хищников и паразитов, внутривидовой конкуренцией, а также генетической неоднородностью популяции [Козминский, 2017, 2020; Максимович, Герасимова, 2004; Hudson et al., 1998; Högstädt et al., 2005; Kozminsky, 2013; Sinclair et al., 2003]. Тем не менее причины флуктуаций численности популяций установлены не во всех известных случаях, и лежащие в их основе механизмы далеки от окончательного понимания.

Изучение факторов, вызывающих изменения численности популяции, необходимо для более глубокого понимания функционирования природных экосистем и планирования мероприятий по охране и менеджменту окружающей среды. В связи с этим важно, чтобы соответствующие исследования охватывали как можно более широкий круг животных.

Брюхоногие моллюски рода *Littorina* A. Férussac, 1822 — важный компонент литоральных экосистем морей Северного полушария. С одной стороны, они являются потребителями микрообращаний и литоральных макрофитов, с другой — служат пищей для прибрежных рыб и водоплавающих птиц. Литторины — это первый промежуточный хозяин для ряда видов трематод [Галактионов, Добровольский, 1984; Granovitch et al., 2000; Sergievsky, 1985], вызывающих эпизоотии у водоплавающих птиц, в частности у обыкновенной гаги *Somateria mollissima* (Linnaeus, 1758) [Кулачкова, 1960, 1979]. Будучи массовыми литоральными видами, эти моллюски также являются перспективным объектом для оценки состояния окружающей среды.

Факторы, определяющие динамику численности литторин, и соответствующие им механизмы изучены слабо. Лишь в отдельных случаях удалось не только выявить такие факторы, но и оценить их вклад в динамику численности популяций. В частности, в ходе долговременных наблюдений [Козминский, 2017, 2020; Kozminsky, 2013] было установлено: одним из факторов, вызывающих изменения плотности популяции *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758), является внутривидовая конкуренция за ресурс, в качестве которого выступают бурые водоросли *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753, в условиях ограниченной ёмкости местообитания. Внутривидовая конкуренция за пищевые ресурсы с увеличением уровня смертности и снижением темпов роста моллюсков выявлена также у некоторых других видов рода *Littorina* — *L. unifasciata*, *L. plena* и *L. littorea* [Branch, Branch, 1981; Chow, 1989; Petraitis, 2002]. В ряде исследований показана возможность влияния на численность литторин таких факторов, как температура [Козминский и др., 2008; Chow, 1989] и солёность морской воды [Русанова, Хлебович, 1967; Соколова, 1997; Sokolova, 2000], хотя оценка их вклада в долговременную динамику численности популяций не была проведена. Имеются указания на межвидовую конкуренцию между совместно обитающими видами литторин как на возможную причину флуктуаций их численности [Козминский, 2020]. В некоторых случаях продемонстрировано, что паразитарный пресс со стороны дигенетических сосальщиков может приводить к значительному снижению уровня воспроизводства популяции [Brown et al., 1988; Kohler, Wiley, 1992], однако в долговременных исследованиях влияние заражения на уровень воспроизводства популяций *Littorina* не выявлено [Козминский, 2020; Granovitch, Maximovich, 2013; Sergievsky et al., 1997].

В настоящей работе представлены данные, полученные в ходе многолетних (2001–2020 гг.) наблюдений за популяционной динамикой *Littorina obtusata*. В этот период отмечены квазипериодические изменения численности популяции литторин вокруг среднего уровня, составляющего около 2,6 тыс. экз.·м⁻². Целью нашего исследования было выявить факторы, отвечающие за обнаруженные изменения численности популяции этих беломорских моллюсков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала для проведения исследований производили на западной косе Южной губы острова Ряжков (67°00'N, 32°34'E; Кандалакшский государственный природный заповедник), расположенного в куту Кандалакшского залива Белого моря. Южная губа ориентирована в направлении выхода из залива и защищена со стороны открытого моря рядом островов, благодаря чему для неё характерен умеренный уровень волнового воздействия.

Обследованный участок литорали ограничен снизу нулём глубин, а сверху — литоральной ванной, выстланной мелким песком и усыпанной небольшими камнями. Грунт на участке представлен преимущественно мелким и средним гравием с примесью умеренно заиленного песка.

Литораль покрыта различного размера камнями, вплоть до валунов величиной около 1,5 м. Большую часть биотопа, примерно до уровня 20 м от нуля глубин, занимает зона произрастания водорослей *F. vesiculosus*. В районе нуля глубин фукусы образуют смешанные заросли с водорослями *Ascophyllum nodosum*. Фауна беспозвоночных в обследованном местообитании типична для каменистой литорали Белого моря [Наумов, Оленев, 1981]. Также в небольших количествах встречаются местами виды, характерные для заиленной литорали (моллюски *Peringia ulvae* и *Macoma balthica*, голотурии *Chiridota laevis*).

Материал собирали раз в год, между 10 августа и 6 сентября, в период с 2001 по 2020 г. Использовали количественные сборы с площадок в 1/40 м², расположенные сериями по три вдоль трансекты на уровнях 0, 5, 10, 15, 20 и 25 м. В процессе отбора проб с площадок изымали макрофиты (при их наличии) и верхний слой грунта. Пробы транспортировали в лабораторию, где их промывали пресной водой с помощью сита с диаметром ячеек 0,6 мм и проводили их количественную разборку. Для каждой пробы определяли влажный вес бурых водорослей *F. vesiculosus* и *A. nodosum* (по видам, с точностью ±0,5 г), нитчатых водорослей* (с точностью ±0,1 г) и обнаруженных видов моллюсков — *Littorina saxatilis* (±1 мг), *L. obtusata* (±1 мг), *Mytilus edulis* (±0,5 г) и *P. ulvae* (±1 мг). В случае литторин подсчитывали также общее количество найденных особей.

Общую биомассу *L. obtusata* в возрасте одного года и старше определяли взвешиванием моллюсков. В случае сеголеток (0+), ввиду их малого размера, сначала построили зависимость диаметр раковины — вес и в последующем использовали её для расчёта индивидуального веса отдельных особей и уточнения общей биомассы. Следует отметить, что биомасса сеголеток мала (в среднем 0,7 %) по сравнению с общей биомассой литторин в возрасте одного года и старше.

Для каждого моллюска *L. obtusata* определяли максимальный диаметр раковины (±0,1 мм) и возраст по годовым кольцам на раковине [Козминский, 2006]. При указании возраста использовали следующие обозначения: сеголетки (особи, родившиеся в ходе текущего года) — 0+; моллюски в возрасте одного года (родившиеся в предыдущем году) — 1+; моллюски в возрасте двух лет (родившиеся в предпоследний год) — 2+ и т. д.

По вскрытии моллюсков определяли их пол, состояние половой системы (зачаточная, недоразвитая, нормальная, редуцированная) и заражение партенитами трематод.

Беломорские *L. obtusata* служат первым промежуточным хозяином для ряда видов трематод [Галактионов, Добровольский, 1984; Granovitch et al., 2000; Sergievsky, 1985]. Все обнаруженные виды сосальщиков вызывают полную паразитарную кастрацию [Галактионов, 1993; Ганжа, Гранович, 2008; Гранович, Сергиевский, 1990] и в той или иной степени влияют на воспроизводство популяции хозяина. Так как для целей данного исследования требовалось оценить только суммарный паразитарный пресс на воспроизводство популяции литторин, в качестве соответствующего показателя использована общая заражённость моллюсков всеми видами трематод.

Метеорологические данные о состоянии окружающей среды в период исследований (температура воздуха, количество осадков и продолжительность солнечного сияния) с расположенной поблизости метеостанции Кандалакша (№ 22217) взяты с сайта Всероссийского научно-исследовательского института гидрометеорологической информации (<http://meteo.ru/data>). Значения индекса североатлантического колебания (North Atlantic Oscillation index, NAO) (ежегодного, сезонного и ежемесячного) получены на сайте Национального центра атмосферных исследований США (<https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/hurrell-north-atlantic-oscillation-nao-index-station-based>).

В ходе исследования проанализированы четыре группы переменных, которые характеризуют состояние изученной популяции *L. obtusata* и условия обитания литторин.

*Примерно $\frac{3}{4}$ приходится на *Cladophora* sp. и $\frac{1}{4}$ — на *Stictyosiphon* sp.

К первой группе относятся показатели, характеризующие состояние популяции *L. obtusata* (10 шт.): биомасса ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) (W_{LO}); плотность (экз. $\cdot\text{м}^{-2}$) сеголеток (0+), моллюсков в возрасте одного года (1+), двух лет (2+), двух лет (2+) и старше, трёх лет (3+) и старше (D_{LO0+} , D_{LO1+} , D_{LO2+} , $D_{LO\geq 2+}$, $D_{LO\geq 3+}$ соответственно); плотность самцов с нормально развитым пенисом (D_{PN}) и половозрелых незаражённых самок (D_{FRT}); отношение количества самцов к числу самок среди половозрелых незаражённых особей ($R_{ML/FML}$); средний диаметр раковины половозрелых незаражённых самок (мм) (X_D).

Ко второй группе относятся показатели, которые характеризуют состояние популяции совместно обитающего вида *L. saxatilis* (5 шт.): биомасса ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) (W_{LS}); плотность (экз. $\cdot\text{м}^{-2}$) сеголеток (0+), моллюсков в возрасте одного года (1+), двух лет (2+), трёх лет (3+) и старше (D_{LS0+} , D_{LS1+} , D_{LS2+} , $D_{LS\geq 3+}$ соответственно).

К третьей группе относятся показатели, характеризующие биотические условия обитания моллюсков (6 шт.): биомасса ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) бурых водорослей *F. vesiculosus* (W_{FV}) и *A. nodosum* (W_{AN}), нитчатых водорослей (W_{FA}), моллюсков *M. edulis* (W_{ME}) и *P. ulvae* (W_{PU}); общая заражённость партенитами трематод (%) (PI).

К четвёртой группе относятся показатели, характеризующие условия окружающей среды в период проведения исследований (45 шт.): значения индекса североатлантического колебания за год, по сезонам, за месяц (NAO_{AN} , NAO_{JJA} , NAO_{JAS} , NAO_{ASO} , NAO_{JUN} , NAO_{JUL} , NAO_{AUG} , NAO_{SEP}); температура воздуха ($^{\circ}\text{C}$) средняя за год, за период в несколько месяцев, за месяц (T_{AN} , T_{V-IX} , T_{V-X} , T_{VI-IX} , T_{VI-X} , T_{XI-IV} , T_{XI-V} , T_V , T_{VI} , T_{VII} , T_{VIII} , T_{IX} , T_X); количество осадков (мм) за год, в холодный и тёплый период, за месяц (H_{AN} , H_{V-IX} , H_{V-X} , H_{VI-IX} , H_{VI-X} , H_{XI-IV} , H_{XI-V} , H_V , H_{VI} , H_{VII} , H_{VIII} , H_{IX} , H_X); продолжительность солнечного сияния (ч) за год, за период в несколько месяцев, за месяц (DS_{AN} , DS_{V-IX} , DS_{V-X} , DS_{VI-IX} , DS_{VI-X} , DS_V , DS_{VI} , DS_{VII} , DS_{VIII} , DS_{IX} , DS_X).

В работе применены общепринятые статистические методы. При проверке на нормальность использованы критерий Колмогорова — Смирнова (рассчитаны вероятности Лиллиефорса [Lilliefors, 1967], так как параметры нормального распределения оценены на основе выборочных данных) и тест Шапиро — Уилка. При предварительном отборе (фильтрации) данных для множественного регрессионного анализа применён корреляционный анализ. Поскольку практически все рассмотренные в работе показатели (за редким исключением) были нормально распределёнными, для оценки степени связи между ними использован коэффициент корреляции Пирсона (R). Для оценки корреляции ненормально распределённых переменных с численностью сеголеток применён коэффициент ранговой корреляции Спирмена (R_S). При выявлении факторов, влияющих на воспроизводство популяции *L. obtusata*, использован множественный регрессионный анализ. Все расчёты выполнены в программе Statistica 7.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В период проведения исследований отмечены квазициклические изменения плотности популяции *L. obtusata* вокруг среднего уровня, составляющего 2620 экз. $\cdot\text{м}^{-2}$ (рис. 1А). Изменения численности популяции на 82,5 % ($R = 0,908$; $\alpha \ll 0,001$) были обусловлены флуктуациями численности сеголеток. Плотности улиток в возрасте одного года и двух лет, а также половозрелых моллюсков ($\geq 3+$) в целом следовали за ними с соответствующим смещением (рис. 1Б–Д). Таким образом, выявление факторов, которые отвечают за изменения численности популяции литторин, сводится к анализу причин, вызывающих флуктуации численности сеголеток (D_{LO0+}).

Проверка на нормальность. Распределение подавляющего большинства переменных соответствовало нормальному. Исключение составили три показателя — плотность сеголеток *L. saxatilis* (D_{LS0+}), биомасса *A. nodosum* (W_{AN}) и продолжительность солнечного сияния в сентябре (DS_{IX}).

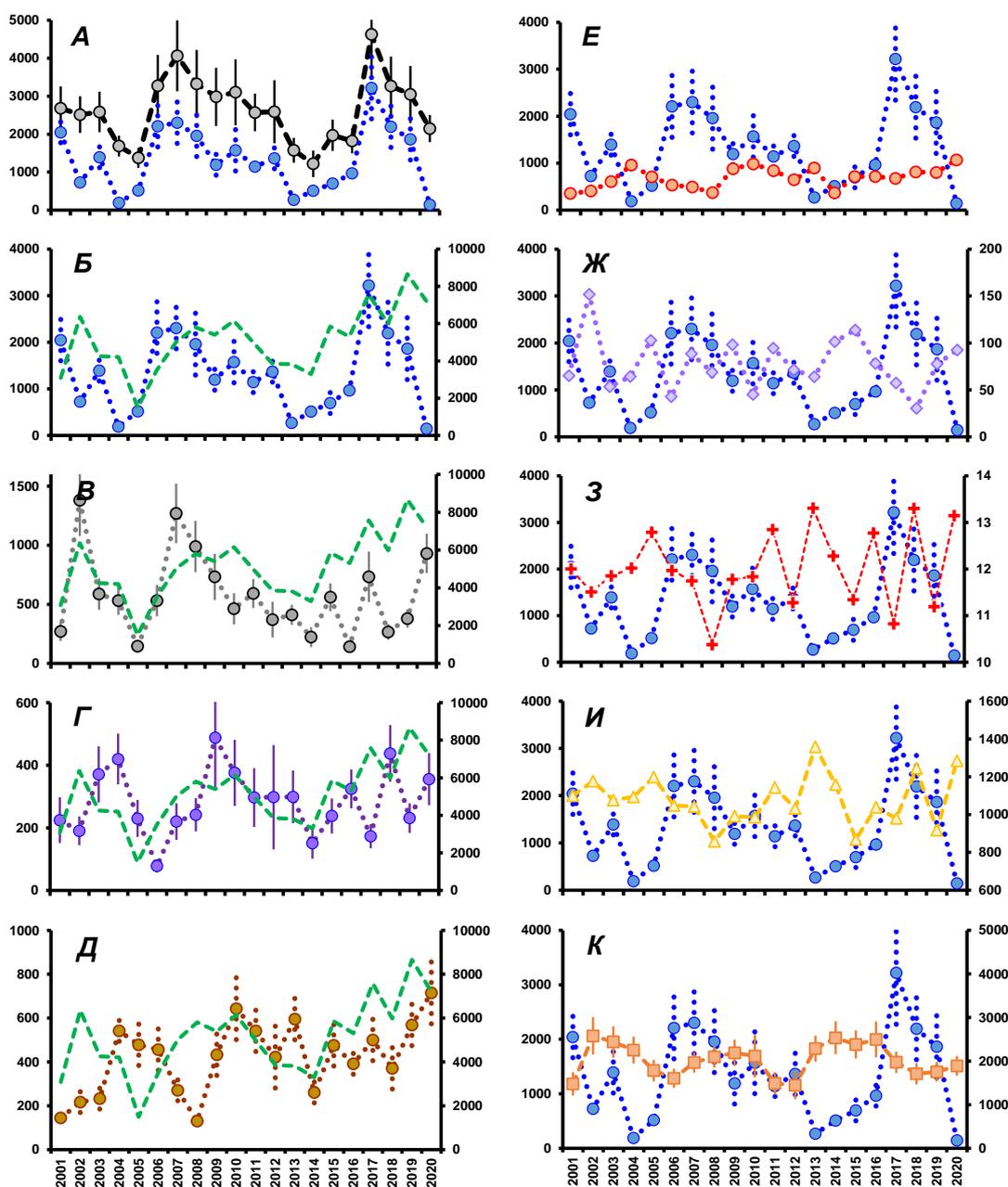


Рис. 1. Динамика изменения плотности поселения различных возрастных групп *Littorina obtusata* (А–Е) и факторов окружающей среды (Ж–К) в период исследований. Пунктирными линиями (маркер ○) обозначены различные возрастные группы моллюсков: чёрной — вся популяция; синей — 0+; серой — 1+; фиолетовой — 2+; красной — $\geq 2+$; коричневой — $\geq 3+$. Штриховыми линиями обозначены переменные: сиреновой — H_{VII} (◆); красной — T_{VI-IX} (+); жёлтой — DS_{V-IX} (▲); оранжевой — W_{ME} (■); зелёной — W_{FV} (без маркера). Обозначения переменных и возрастных групп приведены в тексте. На оси абсцисс указаны годы. На левой оси ординат — плотность особей (экз.·м⁻²). На правой оси ординат — значения факторов окружающей среды: биомассы (г·м⁻²), количества осадков (мм), температуры (°С) и продолжительности солнечного сияния (ч). Показаны стандартные ошибки среднего

Fig. 1. Dynamics of changes in density of different age groups of *Littorina obtusata* (A–E) and environmental factors (Ж–К) during the study period. The dotted lines (○ marker) denote different age groups of molluscs: black, the entire population; blue, 0+; gray, 1+; purple, 2+; red, $\geq 2+$; and brown, $\geq 3+$. The dashed lines denote the variables: lilac, H_{VII} (◆); red, T_{VI-IX} (+); yellow, DS_{V-IX} (▲); orange, W_{ME} (■); and green, W_{FV} (no marker). Variables and age groups are explained in the text. On the abscissa axis, years are shown. On the left ordinate axis, the density of individuals is shown (ind.·m⁻²). On the right ordinate axis, the values of environmental factors are shown: biomass (g·m⁻²), precipitation (mm), temperature (°C), and sunshine duration (h). The standard errors of the mean are indicated

Фильтрация данных. На первом этапе с помощью корреляционного анализа были отобраны релевантные, то есть заметно коррелированные с анализируемой переменной (D_{LO0+}), показатели. Для определённости мы считали существенными значения коэффициентов корреляции, большие или равные по модулю 0,30, что соответствует вкладу анализируемых показателей в изменчивость зависимой переменной около 10 % (следует отметить, что статистически достоверными на 5%-ном уровне значимости были значения коэффициентов корреляции, большие или равные по модулю 0,45). Корреляция NAO_{ASO} с плотностью сеголеток *L. obtusata* формально была несколько меньше принятого критического уровня ($R = +0,27$), однако мы сохранили эту переменную в анализе как интегральный показатель, характеризующий погодные условия во второй половине тёплого периода. Проверка уровня корреляции между численностью сеголеток *L. obtusata* и тремя ненормально распределёнными переменными (D_{LS0+} , W_{AN} и DS_{IX}) с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена показала, что он был ниже принятой критической величины, 10,30. В результате к числу релевантных было отнесено 18 переменных: W_{LO} , $D_{LO\geq 2+}$, $D_{LO\geq 3+}$, D_{PN} , W_{FV} , W_{ME} , H_{VII} , H_{IX} , NAO_{JUL} , NAO_{ASO} , DS_{V-IX} , DS_{V-X} , T_{VI} , T_{IX} , T_{VI-IX} , T_{VI-X} , T_{V-IX} и T_{V-X} .

Далее релевантные показатели были проверены на избыточность, и из их числа были исключены признаки, достоверно ($\alpha < 0,05$) связанные с другими отобранными для анализа переменными, если они были слабее коррелированы с зависимой переменной (D_{LO0+}) или — при сходной силе связи — менее предпочтительны с точки зрения использования в анализе. T_{VI} , T_{IX} , T_{VI-X} , T_{V-IX} и T_{V-X} были исключены из дальнейшего анализа, так как были достоверно коррелированы с переменной T_{VI-IX} . Последняя, в свою очередь, была исключена из анализа, поскольку была достоверно коррелирована с плотностью *L. obtusata* в возрасте двух лет и старше ($R = 0,45$; $\alpha = 0,049$). Из четырёх переменных, характеризующих состояние популяции *L. obtusata* ($D_{LO\geq 2+}$, $D_{LO\geq 3+}$, W_{LO} и D_{PN}), наиболее сильно с плотностью сеголеток вида была связана численность моллюсков в возрасте двух лет и старше ($R = 0,35$; $\alpha = 0,133$). Три другие были достоверно коррелированы с этим показателем ($R \geq 0,80$; $\alpha < 0,001$) и были исключены из анализа. Продолжительность солнечного сияния в период с мая по октябрь (DS_{V-X}) была исключена из анализа, так как она была достоверно связана с переменной DS_{V-IX} ($R = 0,99$; $\alpha < 0,001$), которая более точно соответствует понятию «тёплый период». Наконец, количество осадков в сентябре (H_{IX}) было достоверно коррелировано с биомассой *F. vesiculosus* ($R = 0,46$; $\alpha < 0,044$). В итоге для дальнейшего анализа было отобрано 7 показателей ($D_{LO\geq 2+}$, W_{FV} , W_{ME} , H_{VII} , DS_{V-IX} , NAO_{JUL} и NAO_{ASO}), достоверная связь между которыми отсутствовала (табл. 1).

Таблица 1. Коэффициенты корреляции Пирсона между переменными, отобранными для множественного регрессионного анализа

Table 1. Pearson correlation coefficients between the variables selected for multiple regression analysis

D_{LO0+}	—							
H_{VII}	-0,50	—						
DS_{V-IX}	-0,46	0,04	—					
NAO_{JUL}	0,35	-0,23	0,19	—				
NAO_{ASO}	0,27	-0,24	-0,01	0,06	—			
$D_{LO\geq 2+}$	-0,35	-0,20	0,24	-0,12	0,15	—		
W_{ME}	-0,41	0,37	-0,03	-0,03	-0,15	-0,07	—	
W_{FV}	0,30	0,03	-0,33	0,25	0,23	0,30	0,10	—
	D_{LO0+}	H_{VII}	DS_{V-IX}	NAO_{JUL}	NAO_{ASO}	$D_{LO\geq 2+}$	W_{ME}	W_{FV}

Примечание: полужирным шрифтом выделены коэффициенты, достоверные на 5%-ном уровне значимости. Обозначения переменных приведены в тексте.

Note: the coefficients at 5% confidence level are highlighted in bold. Variables are explained in the text.

Выбор регрессионной модели. Поскольку корреляция между независимыми переменными была низкой, варианты множественного регрессионного анализа, использующие процедуру регуляризации для повышения устойчивости модели (гребневая регрессия, LASSO-регрессия и «эластичная сеть»), не использовались. Нами проанализированы модели как с ненулевым свободным членом, так и без него. В обоих случаях использованы различные методы отбора переменных — пошаговое включение, пошаговое исключение и принудительное включение всех переменных. Модели с нулевым свободным членом исключены из рассмотрения ввиду плохого качества — высокой стандартной ошибки оценки (*SEE*, standard error of the estimate), низкой толерантности переменных, а также сильной корреляции между некоторыми коэффициентами регрессии и между остатками и независимыми переменными.

Результаты регрессионного анализа: факторы, влияющие на воспроизводство популяции. Анализ регрессионных моделей с ненулевым свободным членом и различным числом переменных показал, что в подавляющее большинство моделей входят две переменные — H_{VII} и $D_{LO \geq 2+}$. При добавлении к такой «базовой» модели переменных DS_{V-IX} , NAO_{JUL} и NAO_{ASO} в различных сочетаниях соответствующие им коэффициенты регрессии недостоверно отличались от нуля. Наиболее высокие значения коэффициента множественной корреляции ($R = 0,881$) и наименьшая стандартная ошибка оценки ($SEE = 446,7$) получены для уравнения с участием четырёх переменных — $D_{LO \geq 2+}$, W_{FV} , H_{VII} и W_{ME} :

$$D_{LO0+} = -2,46 \times D_{LO \geq 2+} + 0,26 \times W_{FV} - 15,63 \times H_{VII} - 0,73 \times W_{ME} + 4363,37. \quad (1)$$

Соответствующий модели график представлен на рис. 2. Полученная зависимость позволяет объяснить 77,6 % изменчивости зависимой переменной. Значение *F*-критерия (критерия Фишера) свидетельствует о высокой достоверности аппроксимации ($F(4,15) = 13,03$; $\alpha \ll 0,001$).

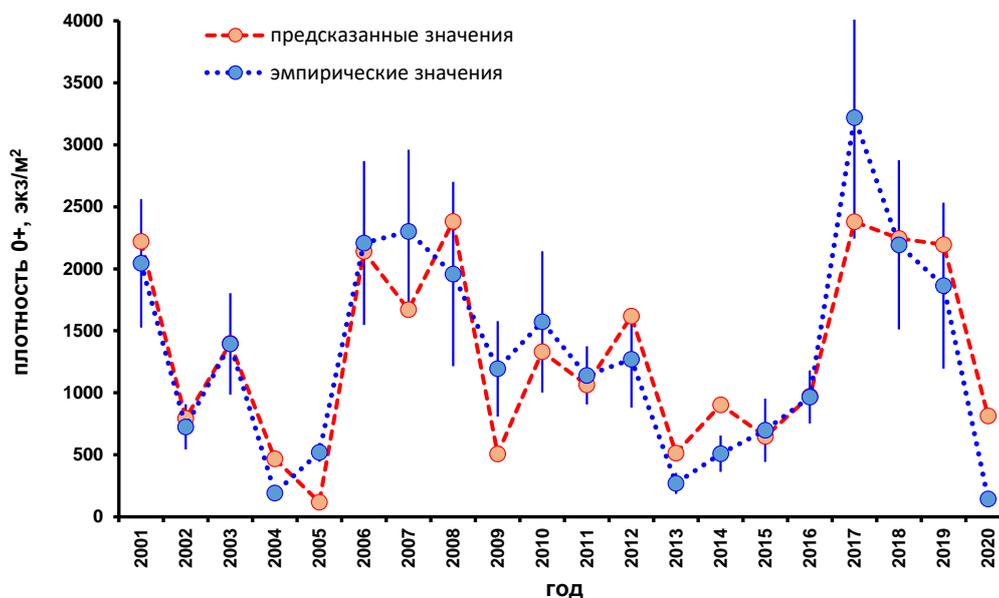


Рис. 2. Эмпирические и предсказанные значения плотности сеголеток *Littorina obtusata*. Показаны стандартные ошибки среднего

Fig. 2. The observed and predicted densities of *Littorina obtusata* yearlings. The standard errors of the mean are indicated

Анализ параметров (табл. 2) свидетельствует о высоком качестве модели. Все основные статистики были достоверны не менее чем на 5%-ном уровне значимости. Толерантность всех независимых переменных достаточно высока, что свидетельствует о слабой корреляции между ними. На величину толерантности, по-видимому, влияет наличие слабых связей в двух парах переменных — $D_{LO\geq 2+}$ и W_{FV} ($R = +0,30$) и H_{VII} и W_{ME} ($R = +0,37$). Между переменными разных пар корреляция существенно слабее. Частные и получастичные корреляции во всех случаях высоки, что подтверждает наличие сильной связи между независимыми и зависимой переменными. Корреляция между коэффициентами регрессии недостоверна и не превышает по модулю 0,35. Анализ остатков показал низкий уровень корреляции между ними и независимыми переменными (R порядка 10^{-7}). Остатки хорошо ложатся на прямую нормального вероятностного графика; анализ распределения стандартизованных остатков демонстрирует, что все они находятся в пределах $\pm 2\sigma$. Оба показателя свидетельствуют о нормальности распределения остатков. Показатель Кука умеренно значителен только для трёх точек (2005, 2017 и 2020 гг.), однако расстояния Махаланобиса и распределение стандартизованных остатков указывают: нет оснований считать, что эти точки являются выбросами.

Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют, что в период проведения исследований на уровень воспроизводства популяции *L. obtusata* влияли четыре переменные — $D_{LO\geq 2+}$, W_{FV} , H_{VII} и W_{ME} .

Таблица 2. Основные параметры уравнения регрессии для плотности сеголеток *Littorina obtusata*

Table 2. The main parameters of the regression equation for the density of *Littorina obtusata* yearlings

	BETA	SE _{BETA}	B	SE _B	R _{PART}	R _{SPART}	T	t(15)	α
Int			4363,37	706,18				6,18	0,0000
$D_{LO\geq 2+}$	-0,6376	0,1313	-2,46	0,51	-0,782	-0,593	0,864	-4,86	0,0002
W_{FV}	0,5369	0,1292	0,26	0,06	0,731	0,507	0,892	4,15	0,0008
H_{VII}	-0,5265	0,1338	-15,63	3,97	-0,713	-0,480	0,832	-3,93	0,0013
W_{ME}	-0,3200	0,1318	-0,73	0,30	-0,531	-0,296	0,858	-2,43	0,0283

Примечание: BETA — коэффициенты уравнения регрессии, рассчитанные по стандартизованным значениям переменных; SE_{BETA} — стандартные ошибки коэффициентов BETA; B — коэффициенты уравнения регрессии, рассчитанные по исходным значениям переменных; SE_B — стандартные ошибки коэффициентов B; R_{PART} — частные корреляции; R_{SPART} — получастичные корреляции; T — толерантность переменных; t — величина t-критерия, ассоциированная с рассчитанными статистиками; α — соответствующие значения вероятности; Int — свободный член уравнения. Обозначения переменных приведены в тексте.

Note: BETA, regression equation coefficients calculated from standardized values of the variables; SE_{BETA}, standard errors of BETA; B, regression equation coefficients calculated from initial values of the variables; SE_B, standard errors of B; R_{PART}, partial correlations; R_{SPART}, semipartial correlations; T, tolerance; t, t-test value associated with the calculated statistics; α , corresponding probabilities; and Int, intercept. Variables are explained in the text.

Анализ отдельных факторов. Как показывает величина стандартизованного коэффициента регрессии (BETA = -0,6376) (табл. 2), плотность особей в возрасте двух лет и старше в наибольшей степени влияет на изменения численности сеголеток *L. obtusata*. Эти переменные находятся в отношениях, близких к противофазным ($R = -0,35$; $\alpha = 0,133$) (рис. 1Е).

Вторым по значению фактором (BETA = +0,5369), влияющим на численность сеголеток, является биомасса бурых водорослей *F. vesiculosus*. Хотя корреляция между биомассой этих водорослей и плотностью сеголеток *L. obtusata* недостоверна ($R = +0,30$; $\alpha = 0,203$), можно видеть, что численность сеголеток в целом следует за обилием фукусов (рис. 2Б), то есть выживает тем больше молоди, чем выше биомасса *F. vesiculosus*. На этом фоне отмечены многочисленные хаотические отклонения, обусловленные, по-видимому, тем, что на выживание сеголеток *L. obtusata* влияет большое количество факторов. Вышеупомянутая тенденция нарушается только в самом

конце периода исследований (в 2018–2020 гг.). Численность моллюсков в возрасте одного года тоже изменялась почти синхронно с биомассой *F. vesiculosus* ($R = +0,40$; $\alpha = 0,082$) (рис. 1В). Численности *L. obtusata* в возрастной группе 2+, а также 3+ и старше следовали за биомассой фукусов с некоторым запаздыванием (рис. 1Г, Д). Это свидетельствует о том, что при высоком обилии *F. vesiculosus* выживает больше молоди *L. obtusata*. В период с 2014 по 2020 г. на фоне быстрого увеличения биомассы *F. vesiculosus* плотность литторин в возрасте 1+, 2+, 3+ и старше также возрастала.

Третьим по значению фактором ($\text{ВЕТА} = -0,5265$), сопоставимым по силе воздействия с биомассой *F. vesiculosus*, является количество осадков в июле (H_{VII}). Эта переменная отражает воздействие абиотических факторов внешней среды на воспроизводство популяции моллюсков. Плотность сеголеток находится в противофазе с количеством осадков ($R = -0,50$; $\alpha = 0,026$) (рис. 1Ж). Следует также отметить, что численность сеголеток *L. obtusata* отрицательно коррелирована с температурой воздуха ($T_{\text{VI-IX}}$) ($R = -0,47$; $\alpha = 0,036$) (рис. 1З) и с продолжительностью солнечного сияния ($DS_{\text{VI-IX}}$) ($R = -0,46$; $\alpha = 0,043$) (рис. 1И) в тёплый период. Обе эти характеристики достоверно связаны между собой ($R = 0,84$; $\alpha \ll 0,001$), но не коррелированы с количеством осадков в июле.

Последним по силе связи с плотностью сеголеток *L. obtusata* фактором ($\text{ВЕТА} = -0,3200$) является биомасса *M. edulis*. Как и количество осадков, эта переменная находится в отношениях, близких к противофазным (рис. 1К), с плотностью сеголеток ($R = -0,42$; $\alpha = 0,069$). Достоверных корреляций между биомассой *M. edulis* и большинством других рассмотренных переменных не обнаружено, за исключением трёх случаев. Первое исключение — положительная связь ($R = +0,53$; $\alpha = 0,017$) между обилием *M. edulis* и количеством осадков в тёплый период ($H_{\text{VI-IX}}$). Второе — отрицательная корреляция между биомассой мидий и общей заражённостью литторин партенитами трематод ($R = -0,59$; $\alpha = 0,006$). Третье исключение — положительная связь между обилием *M. edulis* и биомассой *L. saxatilis* ($R = +0,72$; $\alpha < 0,001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетние исследования выявили значительные межгодовые флуктуации плотности популяций литторин с выраженной цикличностью [Козминский, 2017, 2020; Kozminsky, 2013; Sergievsky et al., 1997]. Анализируя колебания плотности популяции этих моллюсков, С. О. Сергиевский и соавторы [1997] пришли к выводу, что они обусловлены изменениями уровня воспроизводства популяции. Наши данные полностью согласуются с этим заключением: обнаруженные флуктуации на 82,5 % были обусловлены изменениями численности сеголеток.

Ранее нами было показано [Козминский, 2017, 2020; Kozminsky, 2013], что квазициклические флуктуации численности обусловлены наличием внутривидовой конкуренции между сеголетками и особями *L. obtusata* в возрасте трёх лет и старше за ресурс, в качестве которого выступает *F. vesiculosus*, в условиях ограниченной ёмкости местообитания. Эти бурые водоросли — основной источник корма для литторин (и сами по себе, и за счёт микрообрастаний), а также субстрат для обитания и откладки яиц [Бескупская, 1963; Матвеева, 1974]. Численность *L. obtusata* младших возрастов (0+, 1+) следует за обилием *F. vesiculosus*, а значит, фукусы являются ключевым ресурсом, ограничивающим численность популяции литторин. О наличии внутривидовой конкуренции свидетельствует существование отношений, близких к противофазным, между количеством сеголеток, численностью и биомассой половозрелых *L. obtusata* [Козминский, 2017, 2020; Kozminsky, 2013].

Полученные в ходе настоящего исследования данные хорошо согласуются с ранее сделанными наблюдениями. Ключевая роль *F. vesiculosus* как ресурса, ограничивающего плотность популяции моллюсков, подтверждается согласованными изменениями его обилия и численности

отдельных возрастных групп (рис. 1Б–Д). На это указывает и тот факт, что биомассы *L. obtusata* и *F. vesiculosus* были достоверно коррелированы ($R = +0,55$; $\alpha = 0,013$). Существование внутривидовой конкуренции подтверждается наличием отношений, близких к противофазным, между численностью сеголеток *L. obtusata* и плотностью крупных моллюсков — особей в возрасте двух лет и старше (рис. 1Е). Интересно отметить, что в настоящем исследовании, в отличие от более ранних [Козминский, 2017, 2020; Kozminsky, 2013], наиболее сильная отрицательная корреляция обнаружена между плотностями сеголеток и моллюсков в возрасте двух лет и старше, а не между сеголетками и половозрелыми особями ($\geq 3+$). По-видимому, это означает, что важно количество не столько половозрелых, сколько просто крупных особей *L. obtusata*. Ещё один момент, на который следует обратить внимание, — увеличение с 2014 г. плотностей моллюсков в возрасте 1+, 2+, 3+ и старше на фоне резкого возрастания биомассы *F. vesiculosus*. По-видимому, эти процессы отражают увеличение ёмкости данного местообитания. Численность сеголеток в то время также нарастала (вплоть до 2018 г.), однако потом резко сократилась (очевидно, вследствие увеличения плотности крупных литторин).

Таким образом, первая переменная в уравнении (1) — численность моллюсков в возрасте двух лет и старше — отражает уровень внутривидовой конкуренции, в то время как вторая — биомасса *F. vesiculosus* — отражает ёмкость данного местообитания, то есть его способность к поддержанию популяции *L. obtusata* определённой численности.

Важнейшим фактором, влияющим на морских животных, является солёность. Зона оптимальной солёности у беломорских *L. obtusata* ограничена сверху 34–36 ‰, а снизу — 14–16 ‰. Нижняя граница зоны переходных низких солёностей (при которых часть моллюсков ещё сохраняет активность) — 6–8 ‰ [Бергер, 1976а]. Как и у большинства морских животных [Бергер, 1986; Kinne, 1971; Remane, Schlieper, 1972], у литторин наиболее уязвимыми к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды являются особи на ранних стадиях онтогенеза. Установлено, что у близкого вида, *L. saxatilis*, в условиях пониженной солёности увеличивается уровень перинатальной и ювенильной смертности [Соколова, 1997; Sokolova, 2000]. Устойчивость литторин к снижению солёности меняется в течение года и максимальна в весенне-летний период [Бергер, 1976b].

Связь между количеством осадков и уровнем воспроизводства популяции *L. obtusata* обусловлена, очевидно, колебаниями солёности при выпадении осадков. Наличие связи между количеством осадков и солёностью (уровнем опреснения) подтверждено данными В. М. Хайтова [2008; 2009; 2010]. Средняя солёность летом 2007, 2008 и 2009 гг. в Южной губе острова Рязков составила 18,8, 19,9 и 20,2 ‰ соответственно, в то время как количество осадков в период с ноября предыдущего года по август текущего (по данным метеостанции в Кандалакше) — 561, 514 и 501 мм. По-видимому, воздействие осадков на молодь *L. obtusata* обусловлено в первую очередь распреснением поверхностного слоя морской воды непосредственно в момент их выпадения. Массовая откладка яиц *L. obtusata* происходит в конце мая — начале июля. Продолжительность эмбрионального развития *L. obtusata* составляет около месяца, поэтому большая часть молоди вылупляется в конце июня — начале июля [Козминский, 2006; Кузнецов, 1960; Матвеева, 1974]. Логично предположить, что молодь *L. obtusata* наиболее чувствительна к опреснению сразу после вылупления, что, видимо, и объясняет отрицательную корреляцию между плотностью сеголеток *L. obtusata* и количеством осадков в июле.

Таким образом, третья переменная в уравнении (1) характеризует воздействие факторов окружающей среды (в данном случае — осадков) на воспроизводство популяции литторин.

Как показывают полученные результаты, численность сеголеток *L. obtusata* также отрицательно коррелирована с температурой и продолжительностью солнечного сияния в тёплый период. Следовательно, выживаемость молоди должна быть ниже, если лето тёплое и солнечное.

Это заключение подтверждается как литературными данными, так и нашими собственными наблюдениями. В частности, для *Littorina plena* показано [Chow, 1989], что высокая температура может быть причиной массовой гибели моллюсков. При увеличении температуры воды до значений выше +22 °C у *L. obtusata* растут смертность молоди и частота эмбриональных уродств [Козминский и др., 2008]. Температура достоверно коррелирована с продолжительностью солнечного сияния. Очевидно, в ясную погоду воздух нагревается сильнее, что, в свою очередь, приводит к большему нагреву поверхностного слоя морской воды и поверхности субстратов во время отлива. И то, и другое может обуславливать увеличение смертности молоди. В то же время продолжительность солнечного сияния имеет, по-видимому, и самостоятельное значение, так как в ясную, солнечную погоду возрастает риск гибели молоди вследствие обсыхания.

Тем не менее ни одна, ни вторая из вышеупомянутых переменных не вошла в полученное нами уравнение (1). Скорее всего, это объясняется тем, что для *L. obtusata* солёность морской воды имеет более важное значение, чем возможность перегрева или высыхания. Между тем оба этих фактора могут выйти на первый план при изменении условий существования популяции. В уравнение (1) не вошли также значения индекса североатлантического колебания (NAO_{JUL} и NAO_{ASO}). Судя по всему, так произошло потому, что это интегральные показатели, подспудно «учитывающие» и осадки, и температуру, в силу чего связь с ними должна быть слабее.

Наличие связи между биомассой *M. edulis* и уровнем воспроизводства популяции *L. obtusata* несколько неожиданно. Объяснить его возможно двояко: связь может быть обусловлена, во-первых, существованием некоего общего фактора, с которым скоррелированы обе переменные, во-вторых — наличием межвидовых взаимодействий между *M. edulis* и *L. obtusata*.

Из числа рассмотренных в настоящем исследовании переменных единственным реальным кандидатом на роль общего фактора, влияющего одновременно на воспроизводство популяции *L. obtusata* и на обилие *M. edulis*, является, по нашему мнению, количество осадков, которое скоррелировано как с воспроизводством популяции *L. obtusata*, так и с биомассой *M. edulis*. Отрицательная связь между количеством осадков и уровнем воспроизводства популяции литторин обсуждалась нами ранее. Положительная корреляция между количеством осадков и биомассой *M. edulis* может быть объяснена ростом количества биогенных элементов, поступающих в Кандалакшский залив со стоками пресных вод с материка при увеличении количества осадков, и, соответственно, более бурным развитием фито- и зоопланктона, который является пищей *M. edulis*. Кроме того, нельзя исключать существование некоего общего фактора, не учтённого в данной работе.

Конкурентные взаимодействия между разными видами моллюсков достаточно распространены, хотя их возникновение, по-видимому, видоспецифично, и во многих случаях межвидовая конкуренция не обнаружена [Watz, Nyqvist, 2022]. В результате межвидовой конкуренции могут происходить разделение экологических ниш совместно обитающих видов моллюсков [Golikov et al., 2020; Kimura, Chiba, 2010], увеличение смертности [Baker, 2021; Espinosa et al., 2006], а также изменение интенсивности питания [Smallridge, Kirby, 1988], скорости роста [Aguilera, Navarrete, 2012; Campbell et al., 2015; Yamada, Mansour, 1987], индивидуальной плодовитости особей и уровня воспроизводства популяции [Rollo, 1983].

Предпосылки к возникновению конкурентных взаимодействий между *M. edulis* и *L. obtusata* действительно существуют. Оба вида используют макрофиты вообще и фукусы в частности в качестве субстрата для обитания. Для *L. obtusata* водоросли *F. vesiculosus* являются основным субстратом для обитания, питания и откладки яиц. В случае *M. edulis* это только один из возможных субстратов для поселения, однако, как показывают наши данные, даже если на фукусах живёт всего 5 % мидий, их биомасса уже будет эквивалентна таковой *L. obtusata*. Конкурентные отношения между литторинами и мидиями могут быть косвенными — в том случае, если площадь

субстрата, пригодного для обитания сеголеток *L. obtusata*, существенно сокращается. Более реальным, однако, представляется наличие прямой конкуренции, связанной с выделением *M. edulis* каких-то биологически активных веществ (репеллентов или метаболитов). В таком случае в конкуренции могут участвовать не только мидии, которые живут на фукусах, но и моллюски, прикрепленные к подлежащему субстрату. Это предположение согласуется с литературными данными: показано, в частности, что мидии способны вытеснять с субстрата как других моллюсков, так и ракообразных [Золотницкий, 2011].

Таким образом, четвёртый компонент уравнения (1) — биомасса *M. edulis* — может свидетельствовать о наличии межвидовой конкуренции или являться результатом наличия общего фактора, с которым коррелированы и плотность сеголеток литторин, и биомасса мидий. Для проверки сделанных предположений необходимы дополнительные исследования.

Следует отметить, что было бы логичным ожидать также наличия межвидовых конкурентных взаимодействий с близкородственным совместно обитающим видом моллюсков — *L. saxatilis*. Тем не менее нами не выявлено существенных связей между показателями обилия *L. saxatilis* (биомассой или численностью различных возрастных групп) и воспроизводством популяции *L. obtusata*. Показатели обилия *L. saxatilis* не «включаются» в итоговое уравнение — ни как альтернатива биомассе *M. edulis*, ни дополнительно к обилию мидий. Заметим, что отсутствие значимого воздействия со стороны *L. saxatilis* на воспроизводство популяции *L. obtusata* не исключает всё же возможности обратного воздействия, так как межвидовые конкурентные отношения не обязательно симметричны [Aguilera, Navarrete, 2012; Espinosa et al., 2006].

Ещё одним фактором, влияющим на воспроизводство популяции моллюсков, может быть воздействие паразитов. В беломорских литторинах паразитирует десять видов трематод. При этом, как упомянуто выше, все обнаруженные виды сосальщиков вызывают полную паразитарную кастрацию моллюсков [Галактионов, 1993; Ганжа, Гранович, 2008; Гранович, Сергиевский, 1990], а значит, в той или иной степени влияют на репродуктивный потенциал их популяции. В ряде случаев показано, что паразитарный пресс приводит к существенному снижению уровня воспроизводства популяции хозяина [Brown et al., 1988; Kohler, Wiley, 1992]. Между тем известны и другие случаи — когда воздействие паразитов не оказывало заметного влияния на популяционный уровень [Kube et al., 2006]. В своём исследовании мы не обнаружили заметной связи между численностью сеголеток и уровнем заражённости популяции ($R = +0,028$; $\alpha = 0,906$). Так как общая экстенсивность инвазии была относительно невелика (от 4 до 15 % в различные годы), это можно объяснить низким уровнем заражённости. Сходным образом влияние заражения на уровень воспроизводства популяции *L. obtusata* в обследованном нами местообитании не было зарегистрировано С. О. Сергиевским с соавторами [1997], хотя экстенсивность инвазии в рассмотренный ими период (1982–1995 гг.) была существенно выше (20–60 %). Влияние заражения на воспроизводство изученной популяции не выявили также А. И. Гранович и А. Н. Максимович [2013], но ими была обнаружена отрицательная корреляция между плотностью популяции хозяина в текущем году и экстенсивностью инвазии трематод в предыдущем году, обусловленная гибелью инфицированных особей среднего возраста. Кроме того, была выявлена положительная связь между экстенсивностью инвазии трематодами в предыдущем году и численностью *L. obtusata* в возрасте одного года в текущем году. Последний результат хорошо согласуется с нашими наблюдениями о существовании внутривидовой конкуренции между взрослыми особями и молодью литторин [Козминский, 2017, 2020; Kozminsky, 2013; настоящее исследование]. Обнаруженная вышеупомянутыми авторами положительная корреляция, скорее всего, объясняется высвобождением дополнительных ресурсов (бурые водоросли *F. vesiculosus*) при гибели взрослых заражённых особей, благодаря чему выживает больше молоди.

Заключение. Большинство проанализированных нами переменных было исключено из анализа вследствие низкой релевантности или сильной коррелированности с другими переменными. Набор переменных, отобранных для множественного регрессионного анализа или вошедших в итоговую зависимость (1), по-видимому, не случаен: все они отражают условия обитания моллюсков (биотические и абиотические) и так или иначе могут быть связаны с уровнем воспроизводства популяции *Littorina obtusata*. В частности, биомасса *Fucus vesiculosus* отражает обилие ключевого ресурса, ограничивающего численность популяции *L. obtusata*. Плотность моллюсков в возрасте двух лет и старше характеризует уровень внутривидовой конкуренции между сеголетками и крупными особями. Двустворки *Mytilus edulis* являются одним из самых массовых литоральных видов, использующих, как и литорины, фукусы в качестве субстрата для обитания, в силу чего между ними возможна межвидовая конкуренция. Четыре климатические переменные (H_{VII} , DS_{V-IX} , NAO_{JUL} и NAO_{ASO}) отражают условия обитания молоди в течение первого года её жизни. Из них наиболее важную роль играет количество осадков, вошедшее в итоговое уравнение регрессии (1) и характеризующее уровень распреснения поверхностного слоя морской воды.

Полученное уравнение (1) имеет ясный биологический смысл. Оно показывает, что в период исследований воспроизводство популяции *L. obtusata* определялось как внутривидовыми факторами, так и факторами внешней среды (и биотическими, и абиотическими). Совершенно очевидно, что на воспроизводство популяции *L. obtusata* должно влиять значительно большее число факторов, чем было выявлено в ходе настоящего исследования. Уровень воздействия факторов и их состав могут измениться при изменении условий существования популяции: на первый план могут выйти другие факторы.

Работа выполнена в рамках государственного задания ЗИН РАН № 122031100283-9. На разных этапах исследование было также поддержано грантом РФФИ № 05-04-48056, программами фундаментальных исследований РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека» и «Биологическое разнообразие: инвентаризация, функции, сохранение» и программой фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России».

Благодарности. Выражаю искреннюю признательность администрации Кандалакшского государственного природного заповедника и Беломорской биологической станции ЗИН РАН за поддержку многолетних мониторинговых исследований на острове Ряжков. Я глубоко признателен экипажам НИС «Беломор» и «Профессор Владимир Кузнецов» за техническую помощь, оказанную при выполнении работы. Пользуясь случаем, хочу выразить глубокую признательность сотрудникам заповедника и биостанции, оказавшим в разное время ту или иную помощь в проведении исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бергер В. Я. О приспособлениях к меняющейся солёности некоторых литоральных беломорских моллюсков // *Солёностные адаптации водных организмов*. Ленинград : ЗИН РАН, 1976а. С. 59–111. (Исследования фауны морей ; вып. 17 (25)). [Berger V. Ya. About the adaptation of some intertidal snails of the White Sea to salinity changes. In: *Salinity Adaptations of the Aquatic Animals*. Leningrad : ZIN RAN, 1976a, pp. 59–111. (Exploration of the Fauna of the Seas ; vol. 17 (25)). (in Russ.)]
2. Бергер В. Я. Сезонные изменения чувствительности беломорского моллюска *Littorina obtusata* (L.) к солёности среды обитания // *Солёностные адаптации водных организмов*. Ленинград : ЗИН РАН, 1976б. С. 155–159. (Исследования фауны морей ; вып. 17 (25)). [Berger V. Ya. The season changes of sensitivity of the White Sea snail *Littorina obtusata* (L.) to environmental salinity. In: *Salinity Adaptations of the Aquatic Animals*. Leningrad : ZIN RAN, 1976b, pp. 155–159. (Exploration of the Fauna of the Seas ; vol. 17 (25)). (in Russ.)]
3. Бергер В. Я. *Адаптации морских моллюсков к изменениям солёности среды*. Ленинград : Наука, 1986. 216 с. (Исследования фауны морей ;

- вып. 32 (40)). [Berger V. Ya. *Adaptations of Marine Molluscs to Environmental Salinity Changes*. Leningrad : Nauka, 1986, 216 p. (Exploration of the Fauna of the Seas ; vol. 32 (40)). (in Russ.)]
4. Бескупская Т. И. Питание некоторых массовых литоральных беспозвоночных Белого моря // *Труды Кандалакшского государственного заповедника*. 1963. Вып. 4. С. 135–158. [Beskupskaya T. I. Pitaniye nekotorykh massovykh litoral'nykh bespozvonochnykh Belogo morya. *Trudy Kandalakshskogo gosudarstvennogo zapovednika*, 1963, iss. 4, pp. 135–158. (in Russ.)]
 5. Галактионов К. В. *Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae)*. Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 1993. 190 с. [Galaktionov K. V. *Zhiznennyye tsikly trematod kak komponenty ekosistem (opyt analiza na primere predstavitelei semeistva Microphallidae)*. Apatity : Izd-vo KNTs RAN, 1993, 190 p. (in Russ.)]
 6. Галактионов К. В., Добровольский А. А. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы «pygmaeus» (Trematoda: Microphallidae) // *Эколого-паразитологические исследования северных морей* / ред. Ю. И. Полянский. Апатиты : Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1984. С. 8–41. [Galaktionov K. V., Dobrovolsky A. A. Opyt populyatsionnogo analiza zhiznennykh tsiklov trematod na primere mikrofallid gruppy “pygmaeus” (Trematoda: Microphallidae). In: *Ekologo-parazitologicheskie issledovaniya severnykh morei* / Yu. I. Polyansky (Ed.). Apatity : Izd-vo Kol'skogo filiala AN SSSR, 1984, pp. 8–41. (in Russ.)]
 7. Ганжа Е. В., Гранович А. И. Изменение строения пениальных желёз самцов литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* под влиянием заражения партенитами трематод // *Паразитология*. 2008. Т. 42, № 1. С. 13–22. [Ganzha E. V., Granovich A. I. Modification of the structure of penial glands in males of the intertidal molluscs *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* under the influence of the infestation by trematode parthenites. *Parazitologiya*, 2008, vol. 42, no. 1, pp. 13–22. (in Russ.)]
 8. Гранович А. И., Сергиевский С. О. Оценка репродуктивной структуры популяций моллюска *Littorina saxatilis* (Oliv) (Gastropoda: Prosobranchia) в Белом море // *Зоологический журнал*. 1990. Т. 69, № 8. С. 32–41. [Granovitch A. I., Sergiyevsky S. O. Assessment of the reproductive structure of mollusc populations, *Littorina saxatilis* (Oliv) (Gastropoda, Prosobranchia) in the White Sea. *Zoologicheskii zhurnal*, 1990, vol. 69, no. 8, pp. 32–41. (in Russ.)]
 9. Золотницкий А. П. О влиянии крупномасштабного культивирования мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819) на экосистему шельфовой зоны Чёрного моря // *Учёные записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия»*. 2011. Т. 24 (63), № 4. С. 73–82. [Zolotnitsky A. P. Large-scale cultivation on the influence of mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819) on the ecosystem of the Black Sea shelf zone. *Uchenye zapiski Tavricheskogo natsional'nogo universiteta im. V. I. Vernadskogo. Seriya “Biologiya, khimiya”*, 2011, vol. 24 (63), no. 4, pp. 73–82. (in Russ.)]
 10. Козминский Е. В. Определение возраста у *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia) // *Зоологический журнал*. 2006. Т. 85, № 2. С. 146–157. [Kozminsky E. V. Determination of age in *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia). *Zoologicheskii zhurnal*, 2006, vol. 85, no. 2, pp. 146–157. (in Russ.)]
 11. Козминский Е. В., Лезин П. А., Фокин М. В. Методика изучения наследования признаков окраски раковины у моллюсков рода *Littorina* (Gastropoda, Prosobranchia) // *Зоологический журнал*. 2008. Т. 87, № 5. С. 614–619. [Kozminsky E. V., Lezin P. A., Fokin M. V. A methodology of studying the inheritance of shell color in mollusks of the genus *Littorina* (Gastropoda, Prosobranchia). *Zoologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 87, no. 5, pp. 614–619. (in Russ.)]
 12. Козминский Е. В. Внутривидовая конкуренция как причина изменений численности популяции у беломорских моллюсков *Littorina obtusata* (Gastropoda: Littorinidae) // *Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря : материалы XIII Всероссийской конференции с международным участием, Санкт-Петербург, 17–20 октября 2017 г.* Санкт-Петербург : Зоологический институт РАН, 2017. С. 112–114. [Kozminsky E. V. Vnutrividovaya konkurentsia kak prichina izmenenii chislennosti populyatsii u belomorskikh

- mollyuskov *Littorina obtusata* (Gastropoda: Littorinidae). In: *Izuchenie, ratsional'noe ispol'zovanie i okhrana prirodnnykh resursov Belogo morya* : materialy XIII Vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, Saint Petersburg, 17–20 October, 2017. Saint Petersburg : Zoologicheskii institut RAN, 2017, pp. 112–114. (in Russ.)]
13. Козминский Е. В. Многолетняя динамика численности популяции литоральных моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* (Gastropoda: Littorinidae) в Южной губе о. Ряжков (Кандалакшский государственный природный заповедник) // *Пространственно-временные аспекты функционирования биосистем* : сборник материалов XVI Международной научной экологической конференции, посвящённой памяти Александра Владимировича Присного, Белгород, 24–26 ноября 2020 г. / отв. ред. Ю. А. Присный. Белгород : ИД «БелГУ» : НИУ «БелГУ», 2020. С. 47–50. [Kozminsky E. V. Mnogoletnyaya dinamika chislennosti populyatsii litoral'nykh mollyuskov *Littorina obtusata* i *L. saxatilis* (Gastropoda: Littorinidae) v Yuzhnoi gube o. Ryazhkov (Kandalakshskii gosudarstvennyi prirodnyi zapovednik). In: *Prostranstvenno-vremennye aspekty funktsionirovaniya biosistem* : sbornik materialov XVI Mezhdunarodnoi nauchnoi ekologicheskoi konferentsii, posvyashchennoi pamyati Aleksandra Vladimirovicha Prsnogo, Belgorod, 24–26 November, 2020 / Yu. A. Prisny (Ed.). Belgorod : ID “BelGU” : NIU “BelGU”, 2020, pp. 47–50. (in Russ.)]
 14. Кузнецов В. В. *Белое море и биологические особенности его флоры и фауны*. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1960. 322 с. [Kuznetsov V. V. *Beloe more i biologicheskie osobennosti ego flory i fauny*. Moscow ; Leningrad : Izd-vo AN SSSR, 1960, 322 p. (in Russ.)]
 15. Кулачкова В. Г. Гибель птенцов обыкновенной гаги и причины, её вызывающие // *Труды Кандалакшского государственного заповедника*. 1960. Вып. 3. С. 91–116. [Kulachkova V. G. Gibel' ptentsov obyknovennoi gagi i prichiny, ee vyzuyvayushchie. *Trudy Kandalakshskogo gosudarstvennogo zapovednika*, 1960, vol. 3, pp. 91–116. (in Russ.)]
 16. Кулачкова В. Г. Гельминты как причина смертности обыкновенной гаги в вершине Кандалакшского залива // *Экология и морфология гаг в СССР* : [сборник научных трудов] / ред. А. А. Кищинский. Москва : Наука, 1979. С. 119–125. [Kulachkova V. G. Gel'minty kak prichina smertnosti obyknovennoi gagi v vershine Kandalakshskogo zaliva. In: *Ekologiya i morfologiya gag v SSSR* : [sbornik nauchnykh trudov] / A. A. Kishchinsky (Ed.). Moscow : Nauka, 1979, pp. 119–125. (in Russ.)]
 17. Максимович Н. В., Герасимова А. В. Долговременный мониторинг литоральных поселений двустворчатых моллюсков (Mollusca, Bivalvia) в губе Чупа (Белое море) // *Морские и пресноводные биосистемы Севера Карелии* / под ред. А. И. Раилкина. Санкт-Петербург : Изд-во СПбГУ, 2004. С. 95–120. (Труды Биологического научно-исследовательского института ; вып. 51). [Maximovich N. V., Gerasimova A. V. Dolgovremenniy monitoring litoral'nykh poselenii dvustvorchatykh mollyuskov (Mollusca, Bivalvia) v gube Chupa (Beloe more). In: *Morskije i presnovodnye biosistemy Severa Karelii* / A. I. Railkin (Ed.). Saint Petersburg : Izd-vo SPbGU, 2004, pp. 95–120. (Trudy Biologicheskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta ; iss. 51). (in Russ.)]
 18. Матвеева Т. А. Экология и жизненные циклы массовых видов брюхоногих моллюсков Баренцева и Белого морей // *Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей*. Ленинград : Наука, Ленингр. отд-ние, 1974. С. 65–190. (Исследования фауны морей ; вып. 13 (21)). [Matveeva T. A. Ecology and the life cycles of gastropods in the Barents and White seas. In: *Seasonal Phenomena in the Life of the White and Barents Seas*. Leningrad : Nauka, Leningr. otd-nie, 1974, pp. 65–190. (Exploration of the Fauna of the Seas ; vol. 13 (21)). (in Russ.)]
 19. Наумов А. Д., Оленев А. В. *Зоологические экскурсии на Белом море* : пособие для летней учебной практики по зоологии беспозвоночных. Ленинград : Изд-во ЛГУ, 1981. 175 с. [Naumov A. D., Olenev A. V. *Zoologicheskie ekskursii na Belom more* : posobie dlya letnei uchebnoi praktiki po zoologii bespozvonochnykh. Leningrad : Izd-vo LGU, 1981, 175 p. (in Russ.)]
 20. Русанова М. Н., Хлебович В. В. О влиянии на фауну Белого моря аномальных условий 1965–1966 годов // *Океанология*. 1967. Т. 7, № 1. С. 164–167. [Rusanova M. N., Khlebovich V. V. On the effects of the anomalous conditions of 1965–1966 on the White Sea fauna.

- Okeanologiya*, 1967, vol. 7, no. 1, pp. 164–167. (in Russ.)]
21. Соколова И. М. *Популяционные аспекты адаптации литоральных брюхоногих моллюсков Littorina saxatilis к пониженной солёности* : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.08. Санкт-Петербург, 1997. 273 с. [Sokolova I. M. *Populyatsionnye aspekty adaptatsii litoral'nykh bryukhonogikh mollyuskov Littorina saxatilis k ponizhennoi solenosti*. [dissertation]. Saint Petersburg, 1997, 273 p. (in Russ.)]
 22. Хайтов В. М. Динамика солёности и температуры морской воды, Южная губа, о. Рязьков, 31.05–20.08.2007 // *Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2007 год* / ред. А. С. Корякин. Кандалакша, 2008. Т. 1. С. 83–88. [Khaitov V. M. Dinamika solenosti i temperatury morskoi vody, Yuzhnaya guba, o. Ryazhkov, 31.05–20.08.2007. In: *The Chronicle of Nature of the Kandalaksha Reserve, 2007* / A. S. Koryakin (Ed.). Kandalaksha, 2008, vol. 1, pp. 83–88. (in Russ.)]
 23. Хайтов В. М. Динамика солёности и температуры морской воды, Южная губа, о. Рязьков, 23.05–20.08.2008 // *Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2008 год* / ред. А. С. Корякин. Кандалакша, 2009. Т. 1. С. 57–68. [Khaitov V. M. Dinamika solenosti i temperatury morskoi vody, Yuzhnaya guba, o. Ryazhkov, 23.05–20.08.2008. In: *The Chronicle of Nature of the Kandalaksha Reserve, 2008* / A. S. Koryakin (Ed.). Kandalaksha, 2009, vol. 1, pp. 57–68. (in Russ.)]
 24. Хайтов В. М. Динамика солёности и температуры морской воды, Южная губа, о. Рязьков, 09.06–23.08.2009 // *Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2009 год* / ред. А. С. Корякин. Кандалакша, 2010. Т. 1. С. 79–90. [Khaitov V. M. Dinamika solenosti i temperatury morskoi vody, Yuzhnaya guba, o. Ryazhkov, 09.06–23.08.2009. In: *The Chronicle of Nature of the Kandalaksha Reserve, 2009* / A. S. Koryakin (Ed.). Kandalaksha, 2010, vol. 1, pp. 79–90. (in Russ.)]
 25. Aguilera M. A., Navarrete S. A. Interspecific competition for shelters in territorial and gregarious intertidal grazers: Consequences for individual behaviour. *PLoS ONE*, 2012, vol. 7, iss. 9, art. no. e46205 (13 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046205>
 26. Bachelet G. Recruitment and year-to-year variability in a population of *Macoma balthica* (L.). *Hydrobiologia*, 1986, vol. 142, iss. 1, pp. 233–248. <https://doi.org/10.1007/BF00026762>
 27. Baker G. H. Interactions between the land snails *Theba pisana* and *Cerzuela virgata* in the laboratory. *Journal of Molluscan Studies*, 2021, vol. 87, iss. 1, art. no. eyaa038 (6 p.). <https://doi.org/10.1093/mollus/eyaa038>
 28. Baltensweiler W. *Zeiraphera griseana* Hübner (Lepidoptera: Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem of cycles. *The Canadian Entomologist*, 1964, vol. 96, iss. 5, pp. 792–800. <https://doi.org/10.4039/ent96792-5>
 29. Branch G. M., Branch M. L. Experimental analysis of intraspecific composition in an intertidal gastropod, *Littorina unifasciata*. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 1981, vol. 32, no. 4, pp. 573–589. <https://doi.org/10.1071/mf9810573>
 30. Brown K. M., Leathers B. K., Minchella D. J. Trematode prevalence and the population dynamics of freshwater pond snails. *The American Midland Naturalist*, 1988, vol. 120, no. 2, pp. 289–301. <https://doi.org/10.2307/2426001>
 31. Campbell S. P., Frair J. L., Gibbs J. P., Rundell R. J. Coexistence of the endangered, endemic Chittenango ovate amber snail (*Novisuccinea chittenangoensis*) and a non-native competitor. *Biological Invasions*, 2015, vol. 17, iss. 2, pp. 711–723. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0763-5>
 32. Chow V. Intraspecific competition in a fluctuating population of *Littorina plena* Gould (Gastropoda : Prosobranchia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1989, vol. 130, iss. 2, pp. 147–165. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(89\)90201-3](https://doi.org/10.1016/0022-0981(89)90201-3)
 33. Elton C. *Voles, Mice and Lemmings: Problems in Population Dynamics*. Oxford : Clarendon Press, 1942, 496 p.
 34. Espinosa F., Guerra-García J. M., Fa D., García-Gómez J. C. Effects of competition on an endangered limpet *Patella ferruginea* (Gastropoda: Patellidae): Implications for conservation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2006, vol. 330, iss. 2, pp. 482–492. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.09.020>
 35. Golikov A. V., Ceia F. R., Sabirov R. M., Batalin G. A., Blicher M. E., Gareev B. I., Gudmundsson G., Jørgensen L. L., Mingazov G. Z.,

- Zakharov D. V., Xavier J. C. Diet and life history reduce interspecific and intraspecific competition among three sympatric Arctic cephalopods. *Scientific Reports*, 2020, vol. 10, art. no. 21506 (11 p.). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-78645-z>
36. Granovitch A. I., Maximovich A. N. Long-term population dynamics of *Littorina obtusata*: The spatial structure and impact of trematodes. *Hydrobiologia*, 2013, vol. 706, iss. 1, pp. 91–101. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1411-7>
37. Granovitch A. I., Sergievsky S. O., Sokolova I. M. Spatial and temporal variation of trematode infection in coexisting populations of intertidal gastropods *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* in the White Sea. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2000, vol. 41, no. 1, pp. 53–64. <https://doi.org/10.3354/dao041053>
38. Hudson P. J., Dobson A. P., Newborn D. Prevention of population cycles by parasite removal. *Science*, 1998, vol. 282, iss. 5397, pp. 2256–2258. <https://doi.org/10.1126/science.282.5397.2256>
39. Högstedt G., Seldal T., Breistøl A. Period length in cyclic animal populations. *Ecology*, 2005, vol. 86, iss. 2, pp. 373–378. <https://doi.org/10.1890/02-0561>
40. Kimura K., Chiba S. Interspecific interference competition alters habitat use patterns in two species of land snails. *Evolutionary Ecology*, 2010, vol. 24, iss. 4, pp. 815–825. <https://doi.org/10.1007/s10682-009-9339-8>
41. Kinne O. Salinity: Animals – invertebrates // *Marine Ecology: A Comprehensive, Integrated Treatise on Life in Oceans and Coastal Waters*. Vol. 1: *Environmental Factors*. Pt 2 / O. Kinne (Ed.). London : Wiley-Interscience, 1971, pp. 821–996.
42. Kohler S. L., Wiley M. J. Parasite-induced collapse of populations of a dominant grazer in Michigan streams. *Oikos*, 1992, vol. 65, no. 3, pp. 443–449. <https://doi.org/10.2307/3545561>
43. Kozminsky E. V. Effects of environmental and biotic factors on the fluctuations of abundance of *Littorina obtusata* (Gastropoda: Littorinidae). *Hydrobiologia*, 2013, vol. 706, iss. 1, pp. 81–90. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1418-0>
44. Kube S., Kube J., Bick A. A loss of fecundity in a population of mudsnails *Hydrobia ventrosa* caused by larval trematodes does not measurably affect host population equilibrium level. *Parasitology*, 2006, vol. 132, iss. 5, pp. 725–732. <https://doi.org/10.1017/s0031182005009704>
45. Lack D. L. *Population Studies of Birds*. Oxford : Clarendon Press, 1966, 247 p.
46. Lilliefors H. W. On the Kolmogorov–Smirnov test for normality with mean and variance unknown. *Journal of the American Statistical Association*, 1967, vol. 62, iss. 318, pp. 399–402. <https://doi.org/10.1080/01621459.1967.10482916>
47. MacLulich D. A. *Fluctuations in the Numbers of the Varying Hare (Lepus americanus)*. Toronto : University of Toronto Press, 1937, pp. 1–136. (University of Toronto Studies, Biological Series ; vol. 43). <https://doi.org/10.3138/9781487583064>
48. Petraitis P. S. Effects of intraspecific competition and scavenging on growth of the periwinkle *Littorina littorea*. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, vol. 236, pp. 179–187. <https://doi.org/10.3354/meps236179>
49. Remane A., Schlieper C. *Biology of Brackish Water*. 2nd ed. Stuttgart : John Wiley and Sons, 1972, 372 p. (Die Binnengewässer ; Bd 25).
50. Rollo C. D. Consequences of competition on the reproduction and mortality of three species of terrestrial slugs. *Researches on Population Ecology*, 1983, vol. 25, iss. 1, pp. 20–43. <https://doi.org/10.1007/BF02528782>
51. Sergievsky S. O. Populational approach to the analysis of the periwinkle *Littorina obtusata* (L.) invasions with the trematode parthenitae. *Helminthologia*, 1985, vol. 22, iss. 1, pp. 5–14.
52. Sergievsky S. O., Granovitch A. I., Sokolova I. M. Long-term studies of *Littorina obtusata* and *Littorina saxatilis* populations in the White Sea. *Oceanologica Acta*, 1997, vol. 20, no. 1, pp. 259–265.
53. Sinclair A. R. E., Chitty D., Stefan C. I., Krebs C. J. Mammal population cycles: Evidence for intrinsic differences during snowshoe hare cycles. *Canadian Journal of Zoology*, 2003, vol. 81, no. 2, pp. 216–220. <https://doi.org/10.1139/z03-006>
54. Smallridge M. A., Kirby G. C. Competitive interactions between the land snails *Theba pisana* (Müller) and *Ceriuella virgata* (Da Costa) from South Australia. *Journal of Molluscan Studies*, 1988, vol. 54, iss. 3, pp. 251–258. <https://doi.org/10.1093/mollus/54.3.251>
55. Sokolova I. M. Effects of salinity on the growth rate and survival of juvenile *Littorina saxatilis* gastropods from habitats with different salinity regimes. *Russian Journal of Marine Biology*,

- 2000, vol. 26, iss. 6, pp. 427–431. <https://doi.org/10.1023/A:1009498822068>
56. Watz J., Nyqvist D. Interspecific competition among terrestrial slugs. *Journal of Molluscan Studies*, 2022, vol. 88, iss. 2, art. no. eyac007 (6 p.). <https://doi.org/10.1093/mollus/eyac007>
57. Yamada S. B., Mansour R. A. Growth inhibition of native *Littorina saxatilis* (Olivi) by introduced *L. littorea* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1987, vol. 105, iss. 2–3, pp. 187–196. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(87\)90171-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(87)90171-7)

**FACTORS AFFECTING THE REPRODUCTION
OF *LITTORINA OBTUSATA* POPULATION (GASTROPODA: LITTORINIDAE)
IN THE WHITE SEA**

E. Kozminsky

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

E-mail: ekozminsky@gmail.com

Studying the factors that affect the population size is necessary for understanding the functioning of natural ecosystems and for planning of measures for environmental protection and management. Periwinkles of the genus *Littorina* are an important component of the intertidal ecosystems in the Northern Hemisphere, but the factors involved in their population dynamics are still poorly understood. This paper presents the data obtained during monitoring surveys of *Littorina obtusata* in 2001–2020. During this period, quasi-cyclic changes in periwinkles population density were observed around the average level, which is about 2.6 thousand ind.·m⁻². A total of 67 variables characterizing the state of the studied *L. obtusata* population and the effect of key environmental factors were analyzed. Fluctuations in recruitment were found to account for 83% of observed changes in population density. Multiple regression analysis showed that 78% of changes in the reproduction rate of *L. obtusata* population were determined by four variables: density of individuals aged two years and older, biomass of a brown alga *Fucus vesiculosus*, precipitation in July, and biomass of a bivalve *Mytilus edulis*. The first variable reflects the rate of intraspecific competition, the second, the ability of a given habitat to support a mollusc population of a certain size, and the third, the effect of environmental factors. The connection between the reproduction rate of periwinkle population and bivalve biomass can be explained either by the existence of some common factor with which both variables are correlated, or by the presence of interspecific interactions between *M. edulis* and *L. obtusata*.

Keywords: *Littorina obtusata*, population size, fluctuations in abundance, environmental factors, intraspecific competition, interspecific competition, habitat capacity

УДК [582.282:551.352](262.3)

КУЛЬТУРАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ МИКРОМИЦЕТОВ ИЗ ГЛУБОКОВОДНЫХ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ АДРИАТИЧЕСКОГО МОРЯ

© 2024 г. Н. И. Копытина¹, Е. А. Бочарова², Л. В. Гулина²

¹ФГБУН «Институт биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина РАН»,
Борок, Российская Федерация

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

Поступила в редакцию 18.06.2024; после доработки 02.08.2024;
принята к публикации 10.09.2024; опубликована онлайн 19.11.2024.

Впервые выявлены таксономический состав и особенности структуры комплексов грибов с горизонтов до 30 см ниже границы вода — дно в глубоководных донных отложениях Адриатического моря. Керн донных отложений 0–30 см был взят 18.10.2007 с борта НИС Palagruža (Хорватия) с помощью колончатого пробоотборника подводного телеробота QUEST 4000 на глубине 1020 м в точке с координатами 41°43'13"N, 17°34'19"E. Пробу серого ила разрезали на 30 частей толщиной в 1 см. Грибы выделяли на агаризованные среды Чапека и Сабуро, по две повторности на каждой среде, в аэробных условиях, при температуре +18 °С, с добавлением 3%-ного спиртового раствора хлорамфеникола (1 мл·л⁻¹ среды). Количество грибных колониеобразующих единиц (КОЕ) рассчитывали на 1 г сухого осадка. Обнаружили 16 таксонов; 12 определили до вида, 4 — до рода. Таксоны отнесены к 13 родам, 8 семействам, 7 порядкам, 5 классам отделов Ascomycota и Basidiomycota; также выделен стерильный мицелий. В горизонте осадка 0–1 см грибы не выявлены. Максимальная численность грибов составляла 4300 КОЕ·г⁻¹ сухого осадка (горизонт 6–7 см). Максимальное количество таксонов, 6, обнаружено в горизонте 14–15 см. В этом исследовании к отделу Ascomycota относились 87,5 % видов. По литературным данным составлены списки видов грибов из подстилающих горизонтов осадков Атлантического, Индийского и Тихого океанов и Чёрного моря, на основании которых вычислены значения таксономических индексов Δ^+ (average taxonomic distinctness index, AvTD) и Λ^+ (variation in taxonomic distinctness index, VarTD) и построены их графики. Анализ показал общую структуру микобиот водоёмов, о чём свидетельствуют значения индексов, входящие в 95%-ную доверительную воронку. Близкие значения индексов обусловлены доминированием видов грибов из классов Dothideomycetes, Eurotiomycetes, Sordariomycetes и Saccharomycetes, составляющих от 73,13 % (Индийский океан) до 87,50 (Чёрное и Адриатическое моря) от видового состава.

Ключевые слова: глубоководные донные отложения, подстилающие слои, морские грибы, таксономические индексы

Микромицеты обитают в различных средах: морских, пресноводных, наземных — и сохраняют жизнеспособность в экстремальных условиях. В ряде работ с помощью культурально-зависимых и молекулярных методов было исследовано разнообразие грибов в глубоководных донных отложениях на глубинах от нескольких сантиметров до 1884 м ниже морского дна [Florio Furno et al., 2022; Jebaraj et al., 2010; Rojas-Jimenez et al., 2020; Rédou et al., 2015;

Xu et al., 2018]. Как правило, грибы, выделенные на разных горизонтах донных отложений, — это известные космополиты, которые способны адаптироваться к глубоководным условиям обитания [Damare et al., 2006; Rédou et al., 2015; Wang et al., 2019; Zhang et al., 2014]. Например, в дрожжах *Rhodotorula mucilaginosa* (A. Jörgensen) F. C. Harrison, 1927 есть антифризный белок, играющий важную роль в глубоководной адаптации [Rédou et al., 2015; Zhang et al., 2015].

Благодаря своему структурному и функциональному разнообразию глубоководные грибы, обитающие в морских отложениях на глубине более 1000 м от поверхности дна, стали важным источником промышленных, сельскохозяйственных инутрицевтических соединений. На сегодняшний день в литературе описано более 180 биологически активных вторичных метаболитов, полученных из глубоководных грибов. К ним относятся соединения, которые обладают противоопухолевой, антимикробной, противогрибковой, противопротозойной и противовирусной активностью [Wang et al., 2015].

В осадках подводных каньонов Средиземного моря (Триказе и Кротоне) на глубинах от 200 до 1000 м было обнаружено 1742 грибковых OTU (operational taxonomic units, оперативные таксономические единицы), принадлежащих ко всем известным на сегодня типам грибов. Среди них доминировали представители отдела Ascomycota, известные роды составляли только 36 % [Barone et al., 2018].

Адриатическое море — часть Средиземного моря. Оно расположено между Апеннинским и Балканским полуостровами, является полузамкнутым, имеет площадь 138 600 км². Средняя глубина составляет 252 м, максимальная — 1230 м. Морское биоразнообразие Адриатики обусловлено множеством биогеографических, экологических, геологических и антропогенных факторов. На протяжении длительного времени оно претерпевает существенные изменения вследствие обогащения эндогенными веществами и в результате антропогенных воздействий — добычи углеводородов, интенсивного судоходства, рыболовства и аквакультуры, а также загрязнения пластиком и другими отходами хозяйственной деятельности [Lipej et al., 2022].

Доступных сведений о микобиоте донных отложений Южно-Адриатической котловины Адриатического моря найти не удалось, поэтому проведённые нами исследования являются актуальными. Цель настоящей работы — выявить таксономический состав и особенности структуры микокомплексов из разных горизонтов осадков Адриатического моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Керн донных отложений 0–30 см был взят 18 октября 2007 г. с борта НИС Palagruža (Хорватия) на глубине 1020 м в точке с координатами 41°43′13″N, 17°34′19″E. Солёность воды в месте отбора керна составляла 34 ‰. Отбор проб произвёл д. б. н., проф. С. Б. Гулин. Донные отложения взяты в районе Южно-Адриатической котловины с помощью колончатого пробоотборника подводного телеробота QUEST 4000. Пробу серого ила разрезали на 30 частей толщиной в 1 см (0–1, 1–2, 2–3... 29–30 см). Эти образцы осадков поместили в стерильные чашки Петри и хранили в морозильной камере при температуре –18 °С до обработки в лаборатории (1 месяц).

Грибы выделяли методом посева суспензий осадков на агаризованные среды Чапека и Сабуро, приготовленные на искусственной морской воде, по две повторности на каждой среде. Так, 1 мл суспензии осадка в разведении 1 : 10 вносили в чашку Петри и заливали расплавленной средой, охлаждённой примерно до +45 °С, в которую для подавления роста бактерий добавляли 3%-ный спиртовой раствор хлорамфеникола (1 мл·л⁻¹ среды). Чашки с материалом инкубировали в термостате при температуре +18 °С в аэробных условиях в течение месяца. Из выросших колоний выделяли чистые культуры, которые использовали для идентификации грибов; часть изолятов была определена до рода.

Количество грибных зародышей рассчитывали на 1 г сухого осадка по формуле:

$$A = a \times b \times v / g ,$$

где A — среднее число колониеобразующих единиц в грамме сухого осадка (КОЕ·г⁻¹);

a — среднее количество колоний грибов в чашках Петри (КОЕ);

b — разведение, из которого сделан посев;

v — масса влажного осадка, г;

g — масса сухого осадка, г [Методы экспериментальной микологии, 1982].

Делали две одинаковые навески из образца осадка. Одну из них высушивали до постоянного веса при +105 °С в сухожаровом шкафу.

Микромицеты определяли по морфолого-культуральным признакам, применяя [Билай, Коваль, 1988; Atlas of Clinical Fungi, 2000]. Все названия грибов проверили в электронной базе данных Index Fungorum [2024].

Данные обработаны с использованием MS Office Excel и пакета статистических программ PRIMER 5.2.8. Видовое сходство микокомплексов рассчитано по коэффициенту Брея — Кёртиса на основании наличия/отсутствия таксона, исходя из частоты его встречаемости относительно общего количества проб (функция Similarity). Индекс Шеннона микокомплексов по горизонтам отложений вычислен по количеству таксонов и их численности (DIVERSE).

По литературным данным авторы составили список видов морских микромицетов, которые были выделены из разных горизонтов донных отложений Индийского океана (до 4,7 м) [Damare et al., 2006; Raghukumar, Raghukumar, 1998; Raghukumar et al., 2010; Xu et al., 2018; Zhang et al., 2014], Тихого океана (до 1884 м) [Keeler, 2021; Rédou et al., 2015; Xu et al., 2014], Атлантического океана (до 5 м) [Keeler, 2021] и Чёрного моря (до 40 см) [Копытина и др., 2024; Zaitsev, Polikarpov, 2008]. В случае отсутствия видовой идентификации, но указания рода микромицета другим автором в список включали название рода с обозначением sp. 1. Список состоит из 182 названий таксонов, выделенных методом посева или идентифицированных методами генетического анализа (точность до 98 %).

Список использовали для расчёта показателей таксономического состава грибных комплексов, чтобы построить графики таксономических индексов для каждого рассматриваемого региона. Индексы вычислены на основании данных о наличии или отсутствии вида с учётом родственных отношений между видами (от вида до отдела) и количества видов в каждом сообществе. Δ^+ — индекс средней таксономической отличительности, или таксономического своеобразия (average taxonomic distinctness index, AvTD); Λ^+ — индекс вариабельности (variation in taxonomic distinctness index, VarTD). Они показывают сходство/различие видовой структуры микокомплексов (TAXDTEST). Графики индексов дают статистическое обоснование родства структуры в пределах сообщества. Так, Δ^+ — средняя длина связей в ряду видов таксономического дерева; этот индекс отражает вертикальные связи (количество семейств, порядков и т. д.). Λ^+ — дисперсия парных длин родственных связей; этот индекс воспроизводит горизонтальную пропорцию сообщества (число таксонов на каждом уровне иерархического дерева) [Clarke et al., 2014].

Процентное содержание численности грибов из разных отделов вычисляли как отношение суммарной численности таксонов отдела к общей численности выделенных в образцах осадков. Частоту встречаемости таксонов рассчитывали, принимая количество образцов (30) за 100 %.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Впервые выполнены послойные исследования глубоководных донных отложений ниже границы вода — дно до глубины 30 см в Адриатическом море. До вида идентифицированы 12 таксонов грибов, до рода — 4. Микромицеты отнесены к отделам Ascomycota и Basidiomycota.

Также выделен стерильный мицелий. Большинство видов были сгруппированы в отделе Ascomycota; по количеству представителей доминировали классы Sordariomycetes (5 видов), Dothideomycetes (4) и Eurotiomycetes (4).

В исследуемых осадках все виды микромицетов были представлены наземными видами-космополитами.

Частота встречаемости таксонов изменялась от 3,3 (*Alternaria tenuissima* и *Cladosporium sphaerospermum*) до 56,7 % (*Metschnikowia* sp. 1). В 18 горизонтах отложений выявлено по 1–2 таксона. Информация о систематической принадлежности микромицетов, их распределении по горизонтам осадков и численности представлена в табл. 1.

Таблица 1. Видовой состав, численность и распространение грибов в осадках Адриатического моря (слои 0–30 см)

Table 1. Species composition, abundance, and distribution of fungi in sediments of the Adriatic Sea (0–30-cm layers)

Вид гриба	Горизонт осадка, см	Численность гриба, КОЕ·г ⁻¹ сухого осадка (min–max)
Отдел Ascomycota, класс Dothideomycetes		
<i>Alternaria chartarum</i> Preuss, 1851	8–9, 11–12, 14–15, 24–25	30–180
<i>Al. tenuissima</i> (Kunze) Wiltshire, 1933	18–19	90
<i>Cladosporium sphaerospermum</i> Penzig, 1882	11–12	30
<i>Stemphylium sarciniforme</i> (Cavara) Wiltshire, 1938	4–5, 11–12, 13–14, 14–15, 20–21, 24–25	35–100
Класс Eurotiomycetes		
<i>Aspergillus flavus</i> Link, 1809	17–18, 27–28	40–100
<i>As. fumigatus</i> Fresenius, 1863	16–17, 19–20	40–80
<i>Penicillium chrysogenum</i> Thom, 1910	9–10, 14–15, 15–16, 17–18, 24–25	30–90
<i>Penicillium</i> sp. 1	5–6, 6–7, 17–18, 27–28	30–440
Класс Sordariomycetes		
<i>Acremonium</i> sp. 1	20–21, 21–22, 28–29, 29–30	16–96
<i>Amesia atrobrunnea</i> (L. M. Ames) X. Wei Wang et Samson, 2016	6–7, 13–14, 15–16	30–487
<i>Botryotrichum murorum</i> (Corda) X. Wei Wang et Samson, 2016	4–5, 5–6, 6–7, 13–14	30–792
<i>Chaetomium elongatum</i> Czerepanova, 1962	6–7, 13–14	80–860
<i>Stachybotrys chartarum</i> (Ehrenberg) S. Hughes, 1958	1–2, 14–15, 20–21	30–41
Класс Saccharomycetes		
<i>Metschnikowia</i> sp. 1	2–3, 3–4, 6–7, 8–9, 10–11, 11–12, 12–13, 14–15, 17–18, 18–19, 19–20, 20–21, 22–23, 23–24, 25–26, 27–28, 29–30	90–1720
Отдел Basidiomycota, класс Tremellomycetes		
<i>Trichosporon asteroides</i> (Rischin) M. Ota, 1926	9–10, 26–27	60–90
Класс Malasseziomycetes		
<i>Malassezia</i> sp. 1	1–2, 5–6, 16–17, 21–22, 28–29	150–300
Неидентифицированные таксоны		
<i>Mycelia sterilia</i> 1	2–3, 7–8, 14–15	30–70
<i>Mycelia sterilia</i> 2	25–26	240

В горизонте осадков 0–1 см грибы не обнаружены. В слое 14–15 см выявлено максимальное число таксонов — 6. В слое 7–8 см зарегистрирован только стерильный мицелий. Сходство видового состава грибов по горизонтам изменялось от 0,0 (не найдено общих таксонов) до 100,0 % (выделен один вид, *Metschnikowia* sp. 1) (горизонты отложений 3–4, 10–11, 12–13, 22–23 и 23–24 см). Численность грибов колебалась от 0 (слой 0–1 см) до 4300 КОЕ·г⁻¹ сухого осадка (6–7 см), значение индекса видового разнообразия Шеннона составляло от 0 до 1,55. $H'(\log_e) = 0$ в случае выделения одного вида или отсутствия видов (7 горизонтов отложений) (табл. 2).

В образцах осадков по количеству видов и по численности доминировали представители отдела Ascomycota — 88,9 и 89,64 % соответственно.

Таблица 2. Показатели численности и таксономического разнообразия грибов в горизонтах глубоководных отложений Адриатического моря (0–30 см)

Table 2. Indicators of fungi abundance and taxonomic diversity in deep-sea sediment horizons of the Adriatic Sea (0–30 cm)

Горизонт осадка, см	Количество таксонов	Численность, КОЕ·г ⁻¹ сухого осадка	Индекс Шеннона, $H'(\log_e)$
0–1	0	0	0,000
1–2	2	330	0,305
2–3	2	240	0,604
3–4	1	160	0,000
4–5	2	200	0,693
5–6	3	420	0,759
6–7	5	4300	1,480
7–8	1	30	0,000
8–9	2	300	0,637
9–10	2	90	0,637
10–11	1	400	0,000
11–12	4	570	1,094
12–13	1	100	0,000
13–14	4	240	1,330
14–15	6	380	1,550
15–16	2	120	0,562
16–17	2	220	0,474
17–18	4	400	1,321
18–19	2	220	0,677
19–20	2	420	0,451
20–21	4	574	0,895
21–22	2	178	0,416
22–23	1	480	0,000
23–24	1	360	0,000
24–25	3	120	1,040
25–26	2	640	0,662
26–27	2	160	0,685
27–28	3	190	0,910
28–29	2	250	0,673
29–30	2	176	0,305

В образцах не было выявлено какой-либо закономерности в распределении количества таксонов и численности грибов по горизонтам отложений. Это можно объяснить небольшим количеством исследованных образцов и определёнными ограничениями при выделении микроскопических грибов методом культивирования.

ОБСУЖДЕНИЕ

Во многих работах по глубоководным отложениям Мирового океана указаны таксономические ранги на уровне семейств, порядков, классов, отделов или только родовая принадлежность грибов, что создаёт трудности при сравнении видового состава в водоёмах. Мы составили список из 182 видов грибов, которые были отнесены к 93 родам, 56 семействам, 31 порядку, 13 классам из отделов Ascomycota, Basidiomycota и Mucoromycota. Показатели таксономического богатства и разнообразия комплексов грибов в подстилающих горизонтах осадков Адриатического и Чёрного морей, Атлантического, Индийского и Тихого океанов представлены в табл. 3.

Таблица 3. Показатели таксономического богатства и разнообразия комплексов грибов из глубоководных донных отложений Адриатического и Чёрного морей, Атлантического, Индийского и Тихого океанов (р — род; с — семейство; в — вид)

Table 3. Indices of taxonomic richness and diversity of fungal complexes from deep-sea sediments of the Adriatic and Black seas and Atlantic, Indian, and Pacific oceans (p, genus; c, family; v, species)

Водоём	Количество таксонов					Пропорции		
	вид	род	семейство	порядок	класс	р/с	в/с	в/р
Отдел Ascomycota								
Адриатическое море	15	12	8	6	4	1,50	1,76	1,25
Чёрное море	21	10	8	7	4	1,25	2,62	2,1
Атлантический океан	34	15	12	11	5	1,25	2,83	2,27
Индийский океан	68	37	23	12	6	1,61	2,96	1,84
Тихий океан	63	39	24	15	6	1,63	2,63	1,62
Отдел Basidiomycota								
Адриатическое море	2	2	2	2	2	1,00	1,00	1,00
Чёрное море	2	2	2	2	2	1,00	1,00	1,00
Атлантический океан	4	4	3	3	4	1,33	1,33	1,00
Индийский океан	18	15	10	8	6	1,50	1,80	1,20
Тихий океан	16	12	8	7	3	1,50	2,00	1,33
Отдел Mucoromycota								
Адриатическое море	0	0	0	0	0	0	0	0
Чёрное море	1	1	1	1	1	1,00	1,00	1,00
Атлантический океан	0	0	0	0	0	0	0	0
Индийский океан	0	0	0	0	0	0	0	0
Тихий океан	1	1	1	1	1	1,00	1,00	1,00

Сходство видового состава грибов, выделенных из осадков Адриатического моря и Индийского океана, составляет 5,8 (общими являются виды *Penicillium chrysogenum* и *Cladosporium sphaerospermum* и дрожжи рода *Malassezia*), Атлантического океана — 10,9 (*Alternaria tenuissima*, *C. sphaerospermum* и *P. chrysogenum*), Тихого океана — 18,56 (*Aspergillus fumigatus*, *As. flavus*, *C. sphaerospermum*, *P. chrysogenum* и *Stachybotrys chartarum*, а также виды из родов *Acremonium*, *Metschnikowia* и *Meyerozyma*), Чёрного моря — 34,2 % (*Al. tenuissima*, *As. fumigatus*, *Botryotrichum murorum*, *C. sphaerospermum* и *S. chartarum*, а также дрожжи из родов *Metschnikowia* и *Malassezia*). Семь видов микромицетов и представители четырёх родов, выделенные из образцов донных отложений Адриатического моря, обнаружены и в других районах

Мирового океана [Копытина и др., 2024; Edgcomb et al., 2002; Kiel Reese et al., 2021; Pachiadaki et al., 2016; Rojas-Jimenez et al., 2020; Rédou et al., 2014, 2015; Xu et al., 2018, 2019; Zhang et al., 2014; Zhou et al., 2021].

Глубоководные осадки Чёрного моря заражены сероводородом, однако некоторые виды дрожжевых и мицелиальных грибов легко адаптируются к постоянным или временным условиям аноксии, используя кислород из поражённого ими материала, потому что являются факультативным анаэробами [Кураков и др., 2008, 2011].

Графики таксономических индексов Δ^+ и Λ^+ отражают общую закономерность вертикального и горизонтального распределения низших таксонов (вид, род) по более высоким таксономическим рангам в пяти водоёмах (рис. 1А, Б).

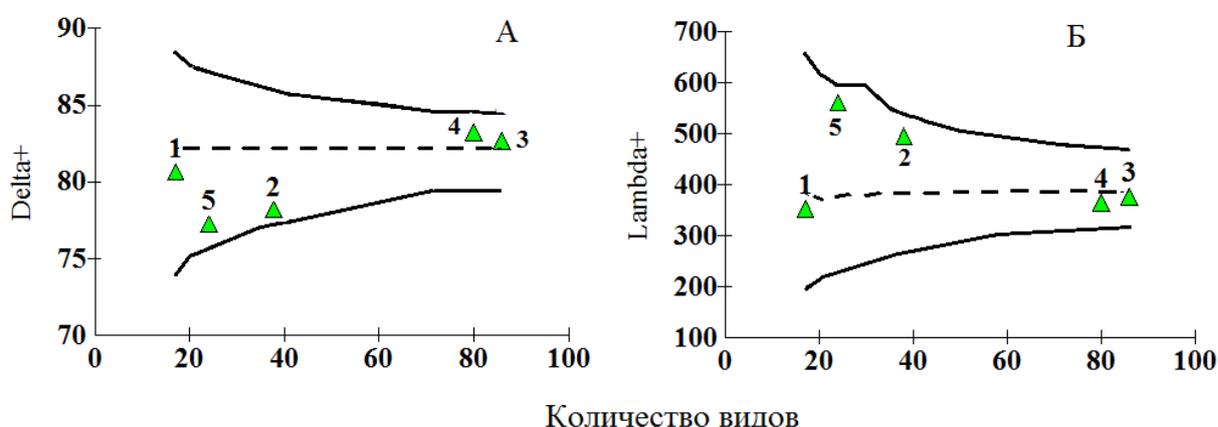


Рис. 1. Значения таксономических индексов Δ^+ (А) и Λ^+ (Б) для микокомплексов подстилающих горизонтов осадков разных водоёмов, рассчитанных согласно общему списку видов этих водоёмов (1 — Адриатическое море; 2 — Атлантический океан; 3 — Индийский океан; 4 — Тихий океан; 5 — Чёрное море). Сплошными линиями обозначена воронка 95%-ной вероятности; пунктиром — среднее расчётное значение индекса

Fig. 1. Values of taxonomic indices Δ^+ (A) and Λ^+ (B) for fungal complexes in underlying sediment horizons in different water bodies calculated according to the general list of species from these water bodies (1, the Adriatic Sea; 2, the Atlantic Ocean; 3, the Indian Ocean; 4, the Pacific Ocean; 5, the Black Sea). Solid lines denote the 95% probability funnel; dashed line denotes the mean calculated value of the index

На рис. 1А значения индексов Δ^+ входят в вероятностную воронку. Следовательно, структуры микокомплексов подобны и статистически значимо не различаются, а распределение низших таксонов по более высоким рангам соответствует среднему, на что указывают значения индексов (77,23–82,66). Несмотря на то, что в водоёмах обнаружено разное количество высших таксонов (2–3 отдела, 7–12 классов), общая структура сохраняла пропорциональность, а близкие значения индексов были обусловлены наличием видов грибов классов Dothideomycetes, Eurotiomycetes, Sordariomycetes, Saccharomycetes и Malasseziomycetes, которые составляли от 71,25 % (Тихий океан) до 94,12 % (Адриатическое море) от видового состава.

На рис. 1Б значения индексов Λ^+ находятся в пределах доверительной воронки расчётного среднего ожидаемого значения. Следовательно, в комплексах подстилающих слоёв осадков глубоководных отложений Адриатического и Чёрного морей, а также Атлантического, Тихого и Индийского океанов выявлено высокое сходство таксономической структуры (с учётом распределения видов по более высоким таксономическим рангам). Этот факт подтверждается пропорциями в/р (см. табл. 3): значения изменяются в пределах от 1,21 до 2,00.

Исследования, выполненные культуральными и транскриптомными методами, показали: в подстилающих отложениях Мирового океана доминируют грибы из отделов Ascomycota (43–80 %) и Basidiomycota (3–20 %). Неидентифицированные виды грибов составляют 2,4–64 %, представители отдела Zygomycota — 0,55–1,5 %, а Chytridiomycota — 0,8 % [Barone et al., 2018; Florio Furno et al., 2022; Jebaraj et al., 2010; Rojas-Jimenez et al., 2020; Vargas-Gastélum, Riquelme, 2020; Xu et al., 2018, 2019; Zhang et al., 2016]. В разных горизонтах глубоководных осадков часто присутствуют таксоны из классов Eurotiomycetes, Sordariomycetes, Dothideomycetes и Saccharomycetes (Ascomycota), а также Tremellomycetes и Malasseziomycetes (Basidiomycota). Представители перечисленных классов были выделены в образцах осадков Адриатического моря. В данном исследовании к отделу Ascomycota относились 87,5 % видов, к Basidiomycota — 12,5 %. Подобность микокомплексов подтверждают графики таксономических индексов.

В водах и донных осадках Адриатического моря доминируют виды родов *Penicillium* и *Aspergillus*; также обнаружены представители *Cladosporium*, *Alternaria* и *Chaetomium* [Muntañola-Cvetković, Ristanović, 1980; Ristanović et al., 1975]. Это говорит о том, что грибы данных родов являются характерными обитателями Адриатического моря.

Заключение. В керне осадков Адриатического моря до глубины 30 см выделены 16 таксонов грибов из отделов Ascomycota и Basidiomycota, а также *Mycelia sterilia*. По количеству представителей доминировали классы Sordariomycetes (5 видов), Dothideomycetes (4) и Eurotiomycetes (4) (отдел Ascomycota). Полученные результаты согласуются с литературными данными о микромицетах из глубоководных отложений, в том числе из подстилающих горизонтов из других районов Мирового океана. Анализ таксономической структуры микокомплексов подстилающих слоёв глубоководных отложений Адриатического и Чёрного морей, а также Атлантического, Тихого и Индийского океанов, который выполнен с использованием таксономических индексов Δ^+ и Λ^+ , продемонстрировал общность их структуры, о чём свидетельствуют значения индексов, входящих в 95%-ную доверительную воронку. Близкие значения индексов обусловлены доминированием видов грибов из классов Dothideomycetes, Eurotiomycetes, Sordariomycetes и Saccharomycetes, составляющих от 73,13 % (Индийский океан) до 87,50 % (Чёрное и Адриатическое моря) от видового состава.

Глубоководные микромицеты изучены недостаточно. Именно поэтому необходимы дальнейшие детальные и скоординированные исследования их биологического разнообразия, количественных характеристик, экологической роли, а также адаптивных механизмов к различным условиям существования в разных районах Мирового океана.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБВВ РАН по теме «Разнообразие, структура, функционирование и роль вирусов, прокариотных и эукариотных микроорганизмов в формировании биологического режима континентальных вод» (№ гос. регистрации 124032500012-6) и ФИЦ ИнБЮМ по темам «Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов» (№ гос. регистрации 124022400152-1) и «Изучение биогеохимических закономерностей радиоэкологических и хемэкологических процессов в экосистемах водоёмов Азово-Черноморского бассейна в сравнении с другими акваториями Мирового океана и отдельными водными экосистемами их водосборных бассейнов для обеспечения устойчивого развития на южных морях России» (№ гос. регистрации 124030100127-7).

Благодарность. Авторы выражают сердечную признательность [Сергею Борисовичу Гулину], доктору биологических наук, профессору, который участвовал в рейсе НИС Palagruža и выполнил отбор проб донных отложений, а также оказал помощь в изучении морских микромицетов. С апреля 2015 г. по май 2016 г. С. Б. Гулин исполнял обязанности директора Института морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН в городе Севастополе, а затем до 27 сентября 2018 г. занимал должность директора этого института (ныне ФИЦ ИнБЮМ). Также авторы благодарят анонимных рецензентов, замечания которых помогли повысить качество рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Билай В. И., Коваль Э. З. *Аспергиллы* : определитель. Киев : Наукова думка, 1988. 204 с. [Bilay V. I., Koval' E. Z. *Aspergilly* : opredelitel'. Kyiv : Naukova dumka, 1988, 204 p. (in Russ.)]
2. Копытина Н. И., Бочарова Е. А., Гулина Л. В. Новые находки культивируемых микромицетов в глубоководных отложениях Чёрного моря // *Труды Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН*. 2024. № 105 (108). С. 45–53. [Kopytina N., Bocharova E., Gulina L. New findings of cultured micromycetes in the deep-sea sediments of the Black Sea. *Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod im. I. D. Papanina RAN*, 2024, no. 105 (108), pp. 45–53. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.47021/0320-3557-2024-45-53>
3. Кураков А. В., Лаврентьев Р. Б., Нечитайло Т. Ю., Голышин П. Н., Звягинцев Д. Г. Разнообразие факультативно-анаэробных микелиальных микроскопических грибов в почвах // *Микробиология*. 2008. Т. 77, № 1. С. 103–112. [Kurakov A. V., Lavrent'ev R. B., Nechitailo T. Yu., Golyshin P. N., Zvyagintsev D. G. Diversity of facultatively anaerobic microscopic mycelial fungi in soils. *Mikrobiologiya*, 2008, vol. 77, no. 1, pp. 103–112. (in Russ.)]
4. Кураков А. В., Хидиров К. С., Садыкова В. С., Звягинцев Д. Г. Способность к анаэробному росту и активность спиртового брожения у микроскопических грибов // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2011. Т. 47, № 2. С. 187–193. [Kurakov A. V., Khidirov K. S., Sadykova V. S., Zvyagintsev D. G. Anaerobic growth ability and alcohol fermentation activity of microscopic fungi. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*, 2011, vol. 47, no. 2, pp. 187–193. (in Russ.)]
5. *Методы экспериментальной микологии* : справочник. Киев : Наукова думка, 1982. 550 с. [*Metody eksperimental'noi mikologii* : spravochnik. Kyiv : Naukova dumka, 1982, 550 p. (in Russ.)]
6. *Atlas of Clinical Fungi*. 2nd ed. / G. S. de Hoog, J. Guarro, J. Gene, M. J. Figueras (Eds). Utrecht : Centraalbureau voor Schimmelcultures, 2000, 1126 p.
7. Barone G., Rastelli E., Corinaldesi C., Tangherlini M., Danovaro R., Dell'Anno A. Benthic deep-sea fungi in submarine canyons of the Mediterranean Sea. *Progress in Oceanography*, 2018, vol. 168, pp. 57–64. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.09.011>
8. Clarke K. R., Gorley R. N., Somerfield P. J., Warwick R. M. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 3rd ed. Plymouth : PRIMER-E, 2014, 260 p.
9. Damare S., Raghukumar C., Raghukumar S. Fungi in deep-sea sediments of the Central Indian Basin. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2006, vol. 53, iss. 1, pp. 14–27. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2005.09.005>
10. Edgcomb V. P., Kysela D. T., Teske A., de Vera Gomez A., Sogin M. L. Benthic eukaryotic diversity in the Guaymas Basin hydrothermal vent environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2002, vol. 99, no. 11, pp. 7658–7662. <https://doi.org/10.1073/pnas.062186399>
11. Florio Furno M., Poli A., Ferrero D., Tardelli F., Manzini C., Oliva M., Pretti C., Campani T., Casini S., Fossi M. C., Varese G. C., Prigione V. The culturable mycobiota of sediments and associated microplastics: From a harbor to a marine protected area, a comparative study. *Journal of Fungi*, 2022, vol. 8, iss. 9, art. no. 927 (18 p.). <https://doi.org/10.3390/jof8090927>
12. *Index Fungorum* / Royal Botanic Gardens, Kew : [site]. URL: <https://www.kew.org/science> [accessed: 23.04.2024].
13. Jebaraj C. S., Raghukumar C., Behnke A., Stoeck T. Fungal diversity in oxygen-depleted regions of the Arabian Sea revealed by targeted environmental sequencing combined with cultivation. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, vol. 71, iss. 3, pp. 399–412. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2009.00804.x>
14. Keeler E., Burgaud G., Teske A., Beaudoin D., Mehiri M., Dayras M., Cassand J., Edgcomb V. Deep-sea hydrothermal vent sediments reveal diverse fungi with antibacterial activities. *FEMS Microbiology Ecology*, 2021, vol. 97, iss. 8, art. no. fiab103 (20 p.). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiab103>
15. Kiel Reese B., Sobol M. S., Bowles M. W., Hinrichs K.-U. Redefining the subsurface biosphere: Characterization of fungi isolated from energy-limited marine deep subsurface sediment. *Frontiers in Fungal Biology*, 2021, vol. 2, art. no. 727543 (19 p.).

- <https://doi.org/10.3389/ffunb.2021.727543>
16. Lipej L., Kovačić M., Dulčić J. An analysis of Adriatic ichthyofauna—ecology, zoogeography, and conservation status. *Fishes*, 2022, vol. 7, iss. 2, art. no. 58 (29 p.). <https://doi.org/10.3390/fishes7020058>
 17. Muntañola-Cvetković M., Ristanović B. A mycological survey of the South Adriatic Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1980, vol. 43, iss. 3, pp. 193–206. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(80\)90047-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(80)90047-7)
 18. Pachiadaki M. G., Rédou V., Beaudoin D. J., Burgaud G., Edgcomb V. P. Fungal and prokaryotic activities in the marine subsurface biosphere at Peru Margin and Canterbury Basin inferred from RNA-based analyses and microscopy. *Frontiers in Microbiology*, 2016, vol. 7, art. no. 846 (16 p.). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00846>
 19. Raghukumar C., Damare S. R., Singh P. A review on deep-sea fungi: Occurrence, diversity and adaptations. *Botanica Marina*, 2010, vol. 53, no. 6, pp. 479–492. <https://doi.org/10.1515/bot.2010.076>
 20. Raghukumar C., Raghukumar S. Barotolerance of fungi isolated from deep-sea sediments of the Indian Ocean. *Aquatic Microbial Ecology*, 1998, vol. 15, no. 2, pp. 153–163. <https://doi.org/10.3354/ame015153>
 21. Ristanović B., Muntañola-Cvetković M., Munjko I. Phenoldegrading fungi from South Adriatic Sea and Lake Skadar. *European Journal of Applied Microbiology and Biotechnology*, 1975, vol. 1, iss. 4, pp. 313–322. <https://doi.org/10.1007/BF01382690>
 22. Rojas-Jimenez K., Grossart H.-P., Cordes E., Cortés J. Fungal communities in sediments along a depth gradient in the Eastern Tropical Pacific. *Frontiers in Microbiology*, 2020, vol. 11, art. no. 575207 (9 p.). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.575207>
 23. Rédou V., Ciobanu M. C., Pachiadaki M. G., Edgcomb V., Alain K., Barbier G., Burgaud G. In-depth analyses of deep subsurface sediments using 454-pyrosequencing reveals a reservoir of buried fungal communities at record-breaking depths. *FEMS Microbiology Ecology*, 2014, vol. 90, iss. 3, pp. 908–921. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12447>
 24. Rédou V., Navarri M., Meslet-Cladière L., Barbier G., Burgaud G. Species richness and adaptation of marine fungi from deep-subseafloor sediments. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, vol. 81, no. 10, pp. 3571–3583. <https://doi.org/10.1128/AEM.04064-14>
 25. Vargas-Gastélum L., Riquelme M. The mycobiota of the deep sea: What omics can offer. *Life*, 2020, vol. 10, iss. 11, art. no. 292 (18 p.). <https://doi.org/10.3390/life10110292>
 26. Wang Y. T., Xue Y. R., Liu C. H. A brief review of bioactive metabolites derived from deep-sea fungi. *Marine Drugs*, 2015, vol. 13, iss. 8, pp. 4594–4616. <https://doi.org/10.3390/md13084594>
 27. Wang Z.-P., Liu Z.-Z., Wang Y.-L., Bi W.-H., Liu L., Wang H.-Y., Zheng Y., Zhang L.-L., Hu S.-G., Xu S.-S., Zhang P. Fungal community analysis in seawater of the Mariana Trench as estimated by Illumina HiSeq. *RSC Advances*, 2019, vol. 9, no. 12, pp. 6956–6964. <https://doi.org/10.1039/c8ra10142f>
 28. Xu W., Gao Y., Gong L., Li M., Pang K.-L., Luo Z.-H. Fungal diversity in the deep-sea hadal sediments of the Yap Trench by cultivation and high throughput sequencing methods based on ITS rRNA gene. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2019, vol. 145, pp. 125–136. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2019.02.001>
 29. Xu W., Gong L., Pang K.-L., Luo Z.-H. Fungal diversity in deep-sea sediments of a hydrothermal vent system in the Southwest Indian Ridge. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2018, vol. 131, pp. 16–26. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.11.001>
 30. Xu W., Pang K.-L., Luo Z.-H. High fungal diversity and abundance recovered in the deep-sea sediments of the Pacific Ocean. *Microbial Ecology*, 2014, vol. 68, pp. 688–698. <https://doi.org/10.1007/s00248-014-0448-8>
 31. Zaitsev Y. P., Polikarpov G. G. Recently discovered new biospheric pelocontour function in the Black Sea reductive bathyal zone. *Journal of the Black Sea / Mediterranean Environment*, 2008, vol. 14, no. 3, pp. 151–165.
 32. Zhang T., Wang N. F., Zhang Y. Q., Liu H. Y., Yu L. Y. Diversity and distribution of fungal communities in the marine sediments of Kongsfjorden, Svalbard (High Arctic). *Scientific Reports*, 2015, vol. 5, art. no. 14524 (11 p.). <https://doi.org/10.1038/srep14524>

33. Zhang X., Tang G., Xu X., Nong X., Qi S.-H. Insights into deep-sea sediment fungal communities from the East Indian Ocean using targeted environmental sequencing combined with traditional cultivation. *PLoS One*, 2014, vol. 9, iss. 10, art. no. e109118 (11 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109118>
34. Zhang X.-Y., Wang G.-H., Xu X.-Y., Nong X.-H., Wang J., Amin M., Qi S.-H. Exploring fungal diversity in deep-sea sediments from Okinawa Trough using high-throughput Illumina sequencing. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2016, vol. 116, pp. 99–105. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2016.08.004>
35. Zhou Y., Gao X., Shi C., Li M., Jia W., Shao Z., Yan P. Diversity and anti-aflatoxigenic activities of culturable filamentous fungi from deep-sea sediments of the South Atlantic Ocean. *Mycobiology*, 2021, vol. 49, iss. 2, pp. 151–160. <https://doi.org/10.1080/12298093.2020.1871175>

CULTURAL STUDY OF MICROMYCETES FROM DEEP-SEA BOTTOM SEDIMENTS OF THE ADRIATIC SEA

N. Kopytina¹, E. Bocharova², and L. Gulina²

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Russian Federation

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

E-mail: kopytina_n@mail.ru

For the first time, taxonomic composition of fungi and features of structure of their complexes were identified for horizons down to 30 cm below the water–bottom boundary in deep-sea bottom sediments of the Adriatic Sea. A 0–30-cm core of bottom sediments was sampled on 18.10.2007 from aboard the RV “Palagruža” (Croatia) with a column sampler of a QUEST 4000 remotely operated vehicle at a 1,020-m depth (41°43′13″N, 17°34′19″E). The sample of gray silt was cut into 30 sections, each 1 cm thick. Fungi were isolated on Czapek agar and Sabouraud agar, two replicates on each medium, under aerobic conditions, at +18 °C, with chloramphenicol 3% alcohol solution added (1 mL per 1 L of a medium). Abundance of fungal colony-forming units (CFU) was calculated per 1 g of dry sediment. Sixteen taxa were found; 12 were identified down to the species level, and 4, to the genus level. The taxa were assigned to 13 genera, 8 families, 7 orders, and 5 classes of the phyla Ascomycota and Basidiomycota; sterile mycelium was identified as well. Fungi were not recorded in a horizon of 0–1 cm. Maximum abundance of fungi was 4,300 CFU·g⁻¹ dry sediment (a horizon of 6–7 cm). Maximum number of taxa, 6, was revealed for a horizon of 14–15 cm. In the sample studied, 87.5% of fungal species belonged to Ascomycota. Based on literature data, we compiled a list of fungal species known for various sediment horizons of the Atlantic, Indian, and Pacific oceans and the Black Sea. This list was used to calculate two indices, Δ^+ (average taxonomic distinctness index, AvTD) and Λ^+ (variation in taxonomic distinctness index, VarTD), and to plot graphs. The analysis showed the similarity of mycobiota structure of the water basins as evidenced by values of the indices within the 95% confidence interval. Close values of the indices are due to the prevalence of fungal species representing the classes Dothideomycetes, Eurotiomycetes, Sordariomycetes, and Saccharomycetes; those account for 73.13% (the Indian Ocean) to 87.50% (the Black and Adriatic seas) of the species composition.

Keywords: deep-sea bottom sediments, underlying horizons, marine fungi, taxonomic distinctness indices

УДК 591.524.11(282.257.6.05)

**МАКРОЗООБЕНТОС ЭСТУАРИЯ РЕКИ СУСУЯ (ОСТРОВ САХАЛИН):
I. ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭСТУАРИЯ,
ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАКРОЗООБЕНТОСА**

© 2024 г. В. С. Лабай, Е. С. Корнеев, Е. В. Абрамова, О. Н. Березова,
А. И. Водопьянова, К. М. Костюченко, О. Б. Шарлай, Т. С. Шпилько

Сахалинский филиал ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии» (СахНИРО), Южно-Сахалинск, Российская Федерация
E-mail: v.labaj@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.03.2023; после доработки 15.12.2023;
принята к публикации 10.09.2024; опубликована онлайн 19.11.2024.

Описаны видовой состав, структура, количественные показатели и особенности распределения вдоль русла реки макрозообентоса эстуария реки Сусуя (остров Сахалин). По гидрологическим характеристикам и показателям макробентоса выделены основные биотопические зоны эстуария: устье (полигалинная), нижеэстуарная полигалинно-мезогалинная, среднеэстуарная олигогалинная, вышеэстуарная δ -хорогалинная и пресноводная. В эстуарии реки обнаружены 58 видов донных гидробионтов. Основу видового состава формируют высшие раки — 22 вида. К амфибиотическим насекомым относятся 15 видов, к полихетам — 9, к моллюскам — 7. Прочие группы представлены 1–2 видами. Каждой из выделенных зон соответствует специфический состав донных гидробионтов. Видовое богатство снижается от устьевого разреза с морской солёностью воды (30 видов) до α -хорогалинной границы (12 видов), что соответствует положениям теории критической солёности. При переходе в пресноводную часть русла значение возрастает до 20 видов. Плотность макробентоса увеличивается от (476 ± 59) экз. \cdot м⁻² в устье реки до (6653 ± 915) экз. \cdot м⁻² в центре нижней части эстуария. Минимум плотности, (653 ± 72) экз. \cdot м⁻², характеризует α -хорогалинную границу, а максимум, (3529 ± 336) экз. \cdot м⁻², — вышеэстуарную зону. В нижней части эстуария основу плотности формируют полихеты, гастроподы и амфиподы; в среднеэстуарной зоне — полихеты, амфиподы и олигохеты; в вышеэстуарной зоне — олигохеты и двукрылые насекомые. Отмечены четыре участка с высокой биомассой макрозообентоса: нижняя часть эстуария, $(51,2 \pm 5,7)$ г \cdot м⁻²; среднеэстуарная зона, $(190,5 \pm 41,2)$ г \cdot м⁻²; верхняя часть, $(397,5 \pm 82,0)$ г \cdot м⁻²; пережат, отграничивающий эстуарий от пресноводной части русла, $(23,4 \pm 2,78)$ г \cdot м⁻². В устье реки основу биомассы формируют десятиногие раки. Выше по течению самый существенный вклад вносят двустворчатые моллюски, преимущественно *Macoma balthica*, и гастроподы, в основном *Fluviocingula nipponica*. В средней олигогалинной зоне наиболее значимы двустворчатые моллюски, представленные почти исключительно *Corbicula japonica*. На границе олигогалинной и вышеэстуарной зон преобладают двукрылые насекомые (хируномиды). На пресноводном пережатке главной группой опять становятся десятиногие раки, представленные исключительно крабом *Eriocheir japonica*. По показателям обилия макробентоса и структурным индексам чётко выделяются границы между устьем и нижеэстуарной зоной, α -хорогалиником и δ -хорогалиником. Граница между вышеэстуарной олигогалинной и пресноводной зонами имеет протяжённость несколько сот метров вдоль эстуария.

Ключевые слова: эстуарий, солёность, макрозообентос, плотность, биомасса, остров Сахалин

Эстуарий — это полузамкнутый водный объект, являющийся частью устьевой области реки и характеризующийся активными процессами смешения речных и морских вод [Михайлов и др., 2009; Pritchard, 1952]. При смешении речных и морских вод вдоль русла эстуария возникает несколько критических для гидробионтов переходных зон — так называемых хорогалиникумов [Аладин, 1988; Аладин, Плотников, 2013; Хлебович, 1974, 1989]. Переходы через хорогалиникумы приводят к смене видового состава донных сообществ, их структуры, трофических характеристик и продукционных показателей [Бурковский, Столяров, 1995; Бурковский и др., 2002; Колпаков, 2018; Лабай и др., 2022; Столяров, 2011, 2015, 2019а, б; Столяров, Бурковский, 2018]. Эстуарии являются местами сосредоточения специфической солоноватоводной фауны, здесь развиваются уникальные сообщества, происходят нагул и нерест многих видов рыб и беспозвоночных. Экосистемы эстуариев отличаются повышенной продуктивностью [Колпаков, 2018; Сафьянов, 1987].

Эстуарный макрозообентос острова Сахалин, донные сообщества и их характеристики изучены плохо [Водотоки острова Сахалин, 2015; Лабай и др., 2022; Сафронов и др., 2000]. В наиболее обследованном эстуарии, эстуарии реки Мануй, типичном для преобладающего числа небольших рек острова Сахалин, макрозообентос сильно обеднён по сравнению с таковым эстуариев других рек Дальнего Востока России, в нём отсутствует чёткое горизонтальное деление на зоны по солёности [Лабай и др., 2022].

В сентябре 2022 г. был обследован эстуарий реки Сусуя — полноразмерный, по сравнению с эстуариями малых рек острова Сахалин. Материалы этого исследования легли в основу данной публикации.

Цель работы — описать основные закономерности изменчивости макробентоса, его структуры и трофических характеристик вдоль градиента солёности в полноразмерном эстуарии реки Сусуя острова Сахалин.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Обследование эстуария реки Сусуя проведено в сентябре 2022 г. (рис. 1, табл. 1). Выполнено 10 бентических разрезов. Количество станций на разрезах варьировало в зависимости от ширины русла: на разрезах 1–4, где ширина русла превышала 40 м, пробы отбирали на семи станциях, на остальных разрезах, при ширине русла менее 30 м, — на пяти станциях (у каждого берега близ уреза воды, на фарватере и по сторонам у фарватера). На каждой станции отбирали по три пробы макробентоса. Всего отобрано 174 пробы.

Отбор проб на глубине менее 0,3 м на галечно-гравийных грунтах осуществляли складным бентометром (0,12 м²), на больших глубинах на мягких грунтах — облегчённой моделью малого дночерпателя Петерсена (0,025 м²) [Методические рекомендации, 2003; Руководство по методам гидробиологического анализа, 1983]. Отобранные пробы промывали, фиксировали 4%-ным нейтрализованным формалином и этикетировали.

Первичную разборку проб и видовое определение производили в лабораторных условиях. Отобранные пробы промывали через сита с различной ячейкой, причём последнее имело ячейку не более 1 мм. После промывки и определения гидробионтов пересчитывали, обсушивали на фильтровальной бумаге до исчезновения влажного пятна и взвешивали на электронных весах с точностью до десятых долей миллиграмма. В последующем количественные данные пересчитывали на квадратный метр.

Параллельно отбору проб бентоса с помощью мультипараметрического зонда Horiba U-5000G измеряли солёность (PSU) и температуру (°C) воды у поверхности и у дна на фарватере.

Названия видов и надвидовых таксонов проверены по сайту World Register of Marine Species [2023]. Наименование типов грунта приведено в соответствии с таблицами Е.1, Е.2 и Е.3 ГОСТ 25100-2011 «Грунты. Классификация (с Поправками)».

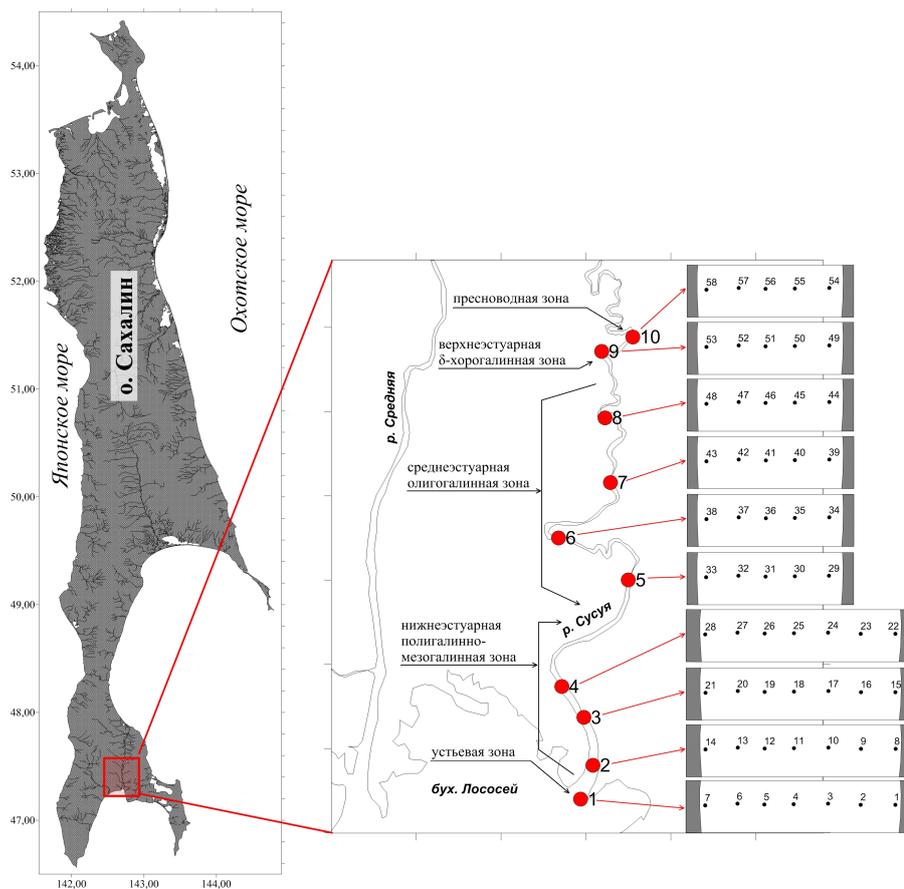


Рис. 1. Карта-схема района исследований; прямоугольниками показаны разрезы отбора проб макробентоса

Fig. 1. Schematic map of the study area; benthos sampling sections are shown with rectangles

Таблица 1. Собранные данные

Table 1. Collected data

№ разреза	Расстояние от устья, км	Глубина, м	Ширина, м	Солёность, PSU	Количество станций
1	0	0	60–70	15,2	7
		0,7		22,3	
2	0,4	0	50–60	18,1	7
		1,35		21,7	
3	1,01	0	50–60	21,7	7
		2		21,7	
4	1,43	0	40–50	24,8	7
		2,1		25	
5	3,10	0	25–30	6,6	5
		0,6		6,6	
6	4,65	0	25–30	3,8	5
		1,4		11,7	
7	5,94	0	25–27	0,6	5
		1,8		7,6	
8	6,95	0	18–20		5
		0,8			
9	7,98	0	12–15		5
		1,6			
10	8,50	0	10–12	0,1	5
		0,15		0,1	

Для сравнительных процедур использовали индекс видового разнообразия (энтропийный индекс) Шеннона (I , бит·экз.⁻¹) [Shannon, 1948; Shannon, Weaver, 1949] отдельно для плотности (I_N) и биомассы (I_B), а также ABC-метод (abundance/biomass comparison method) [Warwick, 1986] по ABC-индексу (I_{ABC} , %) [Meire, Dereu, 1990].

Оценку ожидаемого числа видов проводили с помощью алгоритма экстраполяции видового богатства Chao-2 [Петров, Неврова, 2012; Chao, Chiu, 2016].

Район исследований. Река Сусуя впадает в бухту Лососей залива Анива Охотского моря, имеет длину 83 км; площадь водосбора составляет 823 км² [Ресурсы поверхностных вод СССР, 1963]. На реке, в средней её части, расположен крупный административно-промышленный центр — город Южно-Сахалинск, который является источником загрязнения речных вод железом, цинком, азотной и фосфатной группами биогенных веществ, нефтепродуктами и фенолами [Чайко, 2009, 2014, 2015a, b]. Русло реки в районе села Мицулевка перекрыто дамбой и через канал впадает в русло реки Средняя. Канал выкопан в период 1906–1945 гг. [Макеев, 2020; Ресурсы поверхностных вод СССР, 1964]. В настоящее время нижняя часть русла, включая эстуарий, оказалась изолированной от остальной речной системы. Изолированная часть простирается от впадения реки Мицулевка до устья реки и имеет площадь водосбора 725 км² [Макеев, 2020].

В соответствии с классификацией В. Н. Михайлова с соавторами [2009], эстуарий реки Сусуя относится к речным русловым эстуариям с устьевым расширением (а, нижние части русел рек). Протяжённость эстуария до участка с пресной водой составляет почти 8,5 км (по нашим данным). В верхней части эстуария русло имеет ширину 10–12 м, к устью значение увеличивается до 60–70 м (собственные данные).

Вертикальное распределение солёности воды в эстуарии реки показано на рис. 2. Морские воды с солёностью более 22 PSU распространяются на расстояние до 1,5 км от устья. Измерение солёности было проведено во временной промежуток между приливом и отливом, между тем по приливу граница вод морской солёности может находиться и выше по эстуарию. Этот солёностный барьер отграничивает полигалинную часть эстуария (заполненную морской водой) от мезогалинной (солонатоводной) (границы вод различной солёности приведены по [Аладин, 1988; Аладин, Плотников, 2013; Хлебович, 1974, 1989]). Солонатовые воды с солёностью от 5–7 PSU (α -хорогалинная граница) до 22–26 PSU (β -хорогалинная граница) заполняют эстуарий на расстояние более 3 км от устья. Ниже 6-го км до 3 км по всей акватории эстуарного плёса отмечен вертикальный градиент солёности. Нижний слой соответствует α -хорогалинной границе, при этом узкий верхний слой — опреснённый (олигогалинный). Сходное вертикальное распределение солёности выявлено для типичных эстуариев рек острова Сахалин [Лабай и др., 2022]. От 6-го км вверх по течению примерно на 1 км зарегистрирована олигогалинная зона, которая на расстоянии около 7 км от устья ограничивается δ -хорогалиникумом (0,5–2,0 PSU), распространяющимся вверх до последнего речного переката (разрез 10). Выше речного переката воды реки пресные (около 0 PSU).

По распределению солёности воды выделяются пять эстуарных зон: устьевая, заполненная морской водой (полигалинный участок); нижеэстуарная мезогалинная; среднеэстуарная олигогалинная; вышеэстуарная δ -хорогалинная; пресноводная. Среднеэстуарная зона — самая протяжённая, простирается вдоль русла реки почти на 4 км. Нижеэстуарный и вышеэстуарный участки — более короткие, имеют длину по 1–2 км. Полученная схема схожа с типизацией речных эстуариев, разработанной Н. В. Колпаковым [2018]. В отличие от типичных эстуариев острова Сахалин, здесь наблюдается чётко выраженная нижеэстуарная зона длиной около 1,5 км, заполненная по всей вертикали водами с морской солёностью (в других эстуариях морские воды проникают не далее 100–200 м от устья) [Лабай и др., 2022]. Вероятным объяснением этого явления может быть перераспределение речного потока в среднем течении

в русло реки Средняя [Макеев, 2020; Ресурсы поверхностных вод СССР, 1964]: вследствие него при прежних размерах эстуарного русла существенно снизился объём речного стока, что обусловило значительное проникновение морских вод вверх по руслу в настоящее время.

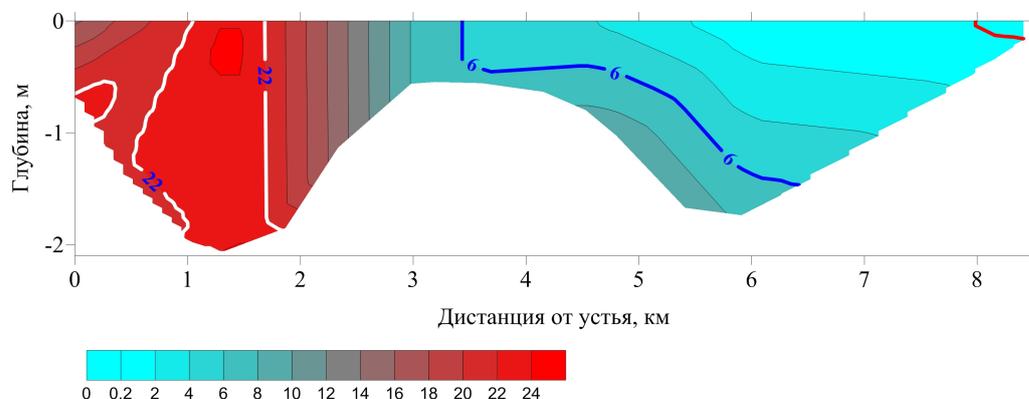


Рис. 2. Вертикальное распределение солёности воды вдоль эстуария реки Сусуя 15.09.2022

Fig. 2. Vertical distribution of water salinity along the Susuya River estuary on 15.09.2022

В устье дно выстлано мелким песком с алевритом и пелитом, на фарватере — песком (около 80 %) с крупной галькой. Вверх по течению в средне- и нижеэстуарной зонах берега реки глинистые или песчано-алевритовые. На эстуарном плёсе представлены чёрный органический ил и пелит, реже — алеврит. На границе между ниже- и среднеэстуарным участками грунт дна представлен песками различной крупности с галькой и илами. В верхней части эстуария на плёсе берега алевритовые, с увеличением глубины грунт дна сменяется на илы. Речной пережат, отграничивающий пресноводную часть русла от δ -хорогалинной, галечно-гравийный с примесью песка.

В период исследований течение было выражено только на пережат (разрез 10): здесь скорость потока изменялась по станциям в пределах $0,15\text{--}0,38\text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$. Уже на разрезе 9 скорость течения не превышала $0,01\text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$. На прочих разрезах однонаправленное течение отсутствовало.

На разрезах 2 и 3 вдоль берега отмечены заросли макрофитов, преимущественно zostеры. Здесь же обнаружены скопления отмерших макрофитов, вероятно занесённых с приливом.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В эстуарии реки обитают солоноватоводные и морские виды рыб. Это дальневосточная навага *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810); малоротые корюшки рода *Hypomesus* — морская *H. japonicus* (Brevoort, 1856), японская *H. nipponensis* McAllister, 1963 и обыкновенная *H. olidus* (Pallas, 1814); японская трёхиглая колюшка *Gasterosteus nipponicus* (Higuchi, Sakai et Goto, 2014); девятииглые колюшки — обыкновенная *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) и китайская *P. sinensis* (Guechenot, 1869); большеротый бычок *Gymnogobius urotaenia* (Hilgendorf, 1879); южная плоскоголовая широколобка *Megalocottus taeniopterus* (Kner, 1868); звёздчатая камбала *Platichthys stellatus* (Pallas, 1787); восточная бельдюга *Zoarces elongatus* (Kner, 1868); сахалинская лисичка *Brachyopsis segaliensis* (Tilesius, 1809). В начале XX в. в эстуарии был многочислен сахалинский осётр *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892; к настоящему времени он полностью исчез [Макеев, 2020; Шмидт, 1905].

Распределение макробентоса. Ранее в эстуарии реки Сусуя были обнаружены уникальные виды донных беспозвоночных, отсутствующие в типичных эстуариях рек острова Сахалин. Здесь впервые для России описаны краб *Deiratonotus cristatum* (De Man, 1895) и бокоплав *Melita shimizui sakhalinensis* Labay, 2016 [Лабай, 2004; Labay, 2016, 2021; Marin, 2017].

Видовой список макробентоса эстуария реки Сусуя формируют 58 видов донных беспозвоночных и круглоротых (табл. 2). Ожидаемое число видов Chaо-2 составило 65. Следовательно, в пробах встречено 89 % от возможного максимального количества видов. Наиболее представленной группой стали высшие раки — 22 вида (амфиподы — 11 видов). Значительным отличием от прочих эстуариев острова является развитая фауна десятиногих раков — 7 видов [Водотоки острова Сахалин, 2015; Лабай, 2011; Лабай и др., 2022; Labay, 2021]. Насекомые, преимущественно хирономиды, включают 15 видов. Полихеты также характеризуются высоким разнообразием — 9 видов. Моллюски представлены 7 видами (3 вида гастропод и 4 вида двустворчатых моллюсков), что сближает эстуарий реки Сусуя с другими эстуариями крупных и среднеразмерных рек Дальнего Востока России [Водотоки острова Сахалин, 2015; Колпаков, 2018; Комендантов, Орлова, 2003]. Прочие группы включают по 1–2 вида. Отличительной особенностью эстуария реки Сусуя является значительная представленность типично лагунных солоноватоводных и морских видов, отсутствующих в прочих эстуариях острова: *Fluviocingula nipponica* Kuroda & Habe, 1954, *Assiminea lutea* A. Adams, 1861, *Batillaria attramentaria* (G. B. Sowerby II, 1855), *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758), *Ampithoe lacertosa* Spence Bate, 1858, *Eogammarus possjeticus* (Tzvetkova, 1967), *Hemigrapsus takanoi* Asakura & Watanabe, 2005 и *Upogebia major* (De Haan, 1841) [Водоёмы острова Сахалин, 2014; Лабай, 2015].

Таблица 2. Видовой состав макробентоса эстуария реки Сусуя

Table 2. The species composition of the Susuya River estuary

№ п/п	Вид	№ разреза									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Тип Nemertea										
1	Nemertea indet.	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
	Тип Annelida										
	Класс Polychaeta										
2	Polychaeta indet.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
	Отряд Phyllodocida										
3	agg. <i>Eteone flava</i> (Fabricius, 1780)	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
4	<i>Glycera capitata</i> Örsted, 1843	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	<i>Goniada maculata</i> Örsted, 1843	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
6	<i>Hediste japonica</i> (Izuka, 1908)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Отряд Spionida										
7	<i>Aonides oxycephala</i> (Sars, 1862)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
8	<i>Polydora</i> indet.	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
	Инфракласс Scolecida										
9	Capitellidae indet.	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
10	<i>Ophelia limacina</i> (Rathke, 1843)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Класс Clitellata										
	Подкласс Oligochaeta										
	Отряд Tubificida										
11	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> f. <i>typica</i> Claparède, 1862	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
12	<i>Tubifex tubifex</i> (O. F. Müller, 1773)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
	Подкласс Hirudinea										
13	Hirudinea indet.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Продолжение на следующей странице...

№ п/п	Вид	№ разреза									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Тип Mollusca										
	Класс Gastropoda										
	Отряд Littorinimorpha										
14	<i>Fluviocingula nipponica</i> Kuroda & Habe, 1954	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
15	<i>Assiminea lutea</i> A. Adams, 1861	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-
	Отряд Caenogastropoda										
16	<i>Batillaria attramentaria</i> (G. V. Sowerby II, 1855)	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
	Класс Bivalvia										
	Отряд Cardiida										
17	<i>Macoma balthica</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-
	Отряд Nuculanida										
18	<i>Nuculana pernula</i> (O. F. Müller, 1779)	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
	Отряд Venerida										
19	<i>Corbicula japonica</i> Prime, 1864	+	+	-	+	+	+	+	+	-	+
	Суперотряд Anomalodesmata										
20	<i>Exolaternula liautaudi</i> (Mittre, 1844)	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
	Тип Arthropoda										
	Подтип Crustacea										
	Суперкласс Multicrustacea										
	Класс Malacostraca										
	Отряд Cumacea										
21	<i>Bodotria parva</i> Calman, 1907	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
	Отряд Amphipoda										
22	<i>Ampithoe lacertosa</i> Spence Bate, 1858	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
23	<i>Caprella algaceus</i> Vassilenko, 1967	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
24	<i>Crassikorophium crassicorne</i> (Bruzelius, 1859)	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
25	<i>Eogammarus kygi</i> (Derzhavin, 1923)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
26	<i>Eogammarus possjeticus</i> (Tzvetkova, 1967)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	<i>Eogammarus tiuschovi</i> (Derzhavin, 1927)	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
28	<i>Ischyrocerus elongatus</i> Gurjanova, 1938	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29	<i>Kamaka derzhavini</i> Gurjanova, 1951	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
30	<i>Kamaka kuthae</i> Derzhavin, 1923	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-
31	<i>Melita shimizui sakhalinensis</i> Labay, 2016	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
32	<i>Melita</i> sp.	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+
	Отряд Isopoda										
33	<i>Gnorimosphaeroma kurilense</i> Kussakin, 1974	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
34	<i>Gnorimosphaeroma ovatum</i> (Gurjanova, 1933)	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
	Отряд Mysida										
35	<i>Neomysis awatschensis</i> (Brandt, 1851)	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
	Отряд Decapoda										
36	<i>Crangon amurensis</i> Bražnikov, 1907	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
37	<i>Deiratonotus cristatum</i> (De Man, 1895)	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-
38	<i>Eriocheir japonica</i> (De Haan, 1835)	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+
39	<i>Hemigrapsus longitarsis</i> (Miers, 1879)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
40	<i>Hemigrapsus takanoi</i> Asakura & Watanabe, 2005	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Продолжение на следующей странице...

№ п/п	Вид	№ разреза									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
41	<i>Palaemonetes sinensis</i> (Sollaud, 1911)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
42	<i>Upogebia major</i> (De Haan, 1841)	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
	Суперкласс Allotriocarida										
	Класс Hexapoda										
	Отряд Diptera										
43	<i>Ceratopogonidae</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
44	<i>Chironomus (Lobochironomus) dorsalis</i> (Meigen, 1818) (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
	<i>Chironomus (Lobochironomus) dorsalis</i> (Meigen, 1818) (pupa)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
45	<i>Chironomus salinarius</i> Kieffer, 1915 (larv.)	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-
46	<i>Cladotanytarsus gr. mancus</i> (Walker, 1856) (larv.)	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-
47	<i>Dicrotendipes</i> indet. (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
48	<i>Glyptotendipes cauliginellus</i> (Kieffer, 1913) (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
49	<i>Glyptotendipes gr. gripekoveni</i> (Kieffer, 1913) (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
50	<i>Glyptotendipes gr. paripes</i> (Edwards, 1929) (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
51	<i>Paratendipes albimanus</i> (Meigen, 1804) (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
52	<i>Polypedilum</i> indet. (pupa)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
53	<i>Polypedilum (Tripodura) scalaenum</i> (Schrank, 1803) (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
54	<i>Psectrocladius gr. zetterstedti</i> Brundin, 1949 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
55	<i>Sergentia baueri</i> Wulker, Kiknadze & Kerkis, 1999 (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
	<i>Sergentia baueri</i> Wulker, Kiknadze & Kerkis, 1999 (pupa)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
56	<i>Stictochironomus pictulus</i> (Meigen, 1830) (larv.)	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
57	<i>Trissopelopia longimana</i> (Staeger, 1839) (larv.)	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
	Тип Chordata										
	Инфратип Agnatha										
	Класс Petromyzonti										
	Отряд Petromyzontiformes										
58	<i>Lethenteron reissneri</i> (Dybowski, 1869)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
	Всего видов	30	27	20	23	16	14	12	17	12	20
	Ожидаемое число видов Chao-2	37	41	20	27	22	17	13	18	15	25

Видовое богатство значительно изменяется по мере удаления от устья — от 30 видов на створ на разрезе 1 в устье реки до 12 видов на разрезе 7 с водами, соответствующими α -хорогалиникуму у дна, и до 20 видов на створ на разрезе 10 при переходе в пресноводную часть русла (рис. 3А). Снижение показателя отмечено от устьевого разреза с морской солёностью воды до α -хорогалинной границы, что соответствует положениям теории критической солёности [Хлебович, 1974, 1989]. Ожидаемое число видов Chao-2 также было наибольшим в области воздействия полигалинных (морских) вод на разрезах 1 и 2, при этом количество обнаруженных видов на данном участке русла составляло 66–81 % от ожидаемого (табл. 2). На солоноватоводном (мезогалинном), олигогалинном и δ -хорогалинном участках эстуария показатель варьировал на уровне 73–100 % от ожидаемого числа видов с минимумом на разрезе 7. В пресноводной части эстуария Chao-2 возрастало и было равно 25 видам (обнаружено 80 % видов).

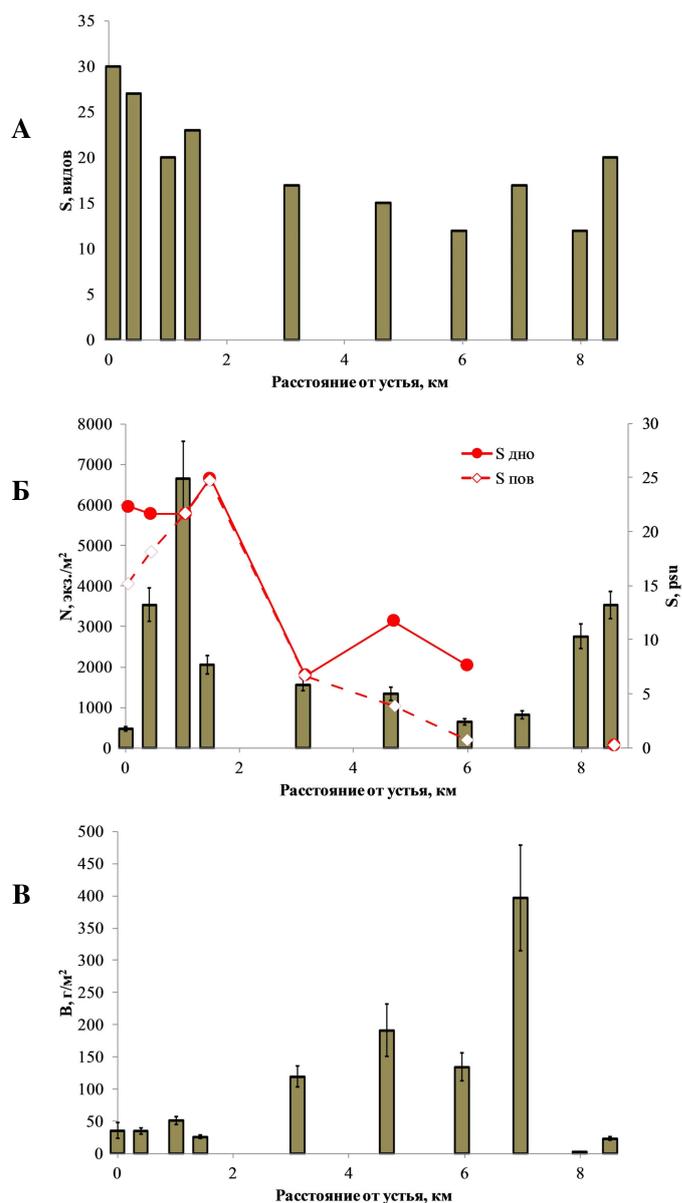


Рис. 3. Изменчивость показателей обилия макрозообентоса вдоль эстуария реки Сусуя: А — число видов на разрез; Б — общая плотность и солёность (S); В — общая биомасса (планки погрешностей соответствуют ошибке средней)

Fig. 3. Variability of macrozoobenthos abundance along the Susuya River estuary: A, number of species per section; Б, total density and salinity (S); В, total biomass (error bars correspond to the error of the mean)

В нижнеэстуарной зоне встречены как специфические для устьев рек гидробионты, так и прибрежно-морские и лагунные виды. Первые включают двустворку *Exolaternula liautaudi* (Mittre, 1844), а также амфипод *Kamaka derzhavini* Gurjanova, 1951 и *M. shimizui sakhalinensis* [Labay, 2021]. Вторые включают полихет *Eteone flava* (Fabricius, 1780), *Glycera capitata* Örsted, 1843, *Goniada maculata* Örsted, 1843 и *Ophelia limacina* (Rathke, 1843); гастропод *F. nipponica*, *As. lutea* и *B. attramentaria*; двустворчатых моллюсков *M. balthica* и *Nuculana pernula* (O. F. Müller, 1779); кумового рака *Bodotria parva* Calman, 1907; амфипод *Am. lacertosa*, *Caprella algaceus* Vassilenko, 1967, *Crassikorophium crassicorne* (Bruzelius, 1859), *Eo. possjeticus* и *Ischyrocerus elongatus* Gurjanova, 1938; крабов *Hemigrapsus longitarsis* (Miers, 1879) и *H. takanoi*; рака-крота *Up. major*.

К типичным представителям солоноватоводной фауны Сахалина в средней части эстуария относятся изоподы *Gnorimosphaeroma ovatum* (Gurjanova, 1933) и крабы *D. cristatum* [Водоёмы острова Сахалин, 2014; Водотоки острова Сахалин, 2015; Лабай, 2015; Labay, 2021].

Индикаторами олигогалинных вод служат полихета *Hediste japonica* (Izuka, 1908), двустворчатый моллюск *Corbicula japonica* Prime, 1864, амфиподы *Melita* sp. и креветка *Palaemonetes sinensis* (Sollaud, 1911) [Водотоки острова Сахалин, 2015; Labay, 2021]. Первая также обнаружена в солоноватоводной зоне эстуария.

Некоторые виды являются эвригалинными и представлены во всех зонах. Это полихета *H. japonica*, олигохета *Limnodrilus hoffmeisteri* f. *typica* Claparède, 1862, мизиды *Neomysis awatschensis* (Brandt, 1851), песчаный шримс *Crangon amurensis* Bražnikov, 1907 и японский мохнаторукий краб *Eriocheir japonica* (De Naan, 1835).

От устья реки (разрез 1) к центру нижней части эстуария (разрез 3) зарегистрирован рост плотности макробентоса с (476 ± 59) до (6653 ± 915) экз. \cdot м⁻² (рис. 3Б). В среднеэстуарной зоне показатель резко снижается — до (653 ± 72) экз. \cdot м⁻² на разрезе 7 у α -хорогалинной границы. В верхнеэстуарной зоне плотность снова возрастает — до максимума, (3529 ± 336) экз. \cdot м⁻², на разрезе 10.

В нижнеэстуарной зоне основу показателя формируют полихеты (7,7–47,4 %), гастроподы (11,4–50,0 %) и амфиподы (21,2–67,8 %). Среди полихет наибольшую плотность имеют *H. japonica* и Capitellidae indet., среди гастропод — *F. nipponica*, среди амфипод — *K. derzhavini*, *M. shimizui sakhalinensis* и *Eogammarus tiuschovi* (Derzhavin, 1927).

В среднеэстуарной зоне ключевой вклад в общую плотность вносят полихеты (45,7–63,7 %); на долю амфипод приходится 7,7–16,1 %; возрастает роль олигохет (0,6–29,7 %) и изопод (до 11,0 %). Основу плотности полихет формируют *H. japonica* и Capitellidae indet., олигохет — *L. hoffmeisteri*, амфипод — *Melita* sp., изопод — *Gn. ovatum*.

На разрезах верхнеэстуарной зоны по плотности преобладают олигохеты (9,9–49,7 %) и двукрылые насекомые (23,3–89,7 %). Наиболее значимым видом олигохет являются *L. hoffmeisteri*, а среди двукрылых — хирономиды *Glyptotendipes cauliginellus* (Kieffer, 1913), *Paratendipes albimanus* (Meigen, 1804), *Sergentia baueri* Wulker, Kiknadze & Kerkis, 1999, *Stictochironomus pictulus* (Meigen, 1830) и *Trissopelopia longimana* (Staeger, 1839).

В распределении общей биомассы по эстуарию выявлены четыре пика (рис. 3В). Первый характеризует область нижнего эстуария на разрезе 3, $(51,2 \pm 5,7)$ г \cdot м⁻². Второй пик зарегистрирован в среднеэстуарной зоне на разрезе 6, $(190,5 \pm 41,2)$ г \cdot м⁻². Третий приходится на разрез 8 в верхней части эстуария, $(397,5 \pm 82,0)$ г \cdot м⁻². Четвёртый пик отмечен на перекате, отграничивающем эстуарий от пресноводной части русла, $(23,4 \pm 2,78)$ г \cdot м⁻². Область критически низкой биомассы зафиксирована на разрезе 9, $(2,67 \pm 0,261)$ г \cdot м⁻².

Вклад различных групп макрозообентоса в общую биомассу вдоль эстуария показан на рис. 4. В устье реки по биомассе преобладают десятиногие раки (95,5 %), представленные преимущественно крабами *H. takanoi* и *Er. japonica* (табл. 3). Выше по течению отмечена смена доминирующих таксонов: на разрезах 2–4 наиболее существенный вклад вносят двустворчатые моллюски, преимущественно *M. balthica* (42,5–81,4 %), и гастроподы, в основном *F. nipponica* (12,2–45,1 %), при меньшей значимости полихет (3,4–6,2 %) и десятиногих раков (0,1–11,3 %). На разрезах 5–8, в средней олигогалинной зоне, основу показателя формируют двустворчатые моллюски, представленные почти исключительно *C. japonica* (90,8–98,1 %). На разрезе 9, указывающем на переход от олигогалинной верхнеэстуарной зоны к пресноводной, наибольший вклад (90,0 %) вносят двукрылые насекомые (хирономиды). На разрезе 10, на пресноводном перекате, главной группой опять становятся десятиногие раки, представленные исключительно крабом *Er. japonica* (91,7 %).

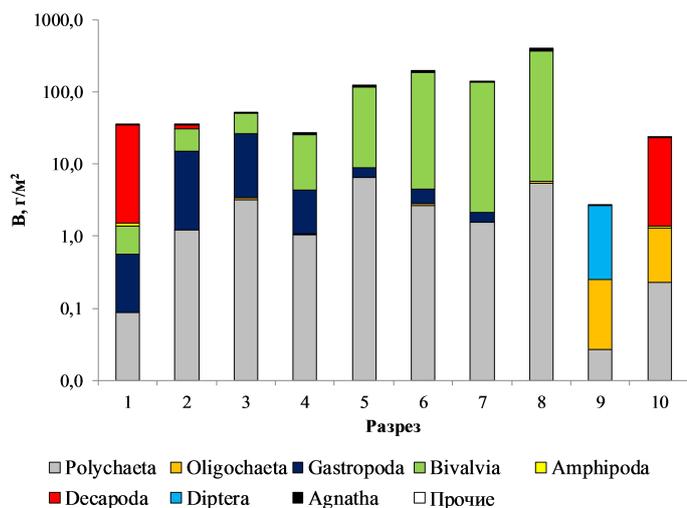


Рис. 4. Биомасса основных таксономических групп макрозообентоса

Fig. 4. The biomass of the main taxonomic groups of macrozoobenthos

Таблица 3. Характеристика зон солёности (S) и изменения в макрозообентосе вдоль эстуария реки Суся

Table 3. Characteristics of salinity zones (S) and changes in macrozoobenthos along the Susuya River estuary

Показатель	Зона				
	устьевая (разрез 1)	нижнеэстуарная полигалинно-мезогалинная (разрезы 2–4)	среднеэстуарная олигогалинная (разрезы 5–8)	верхнеэстуарная δ-хорогалинная (разрез 9)	пресноводная (разрез 10)
$S_{\text{поверхность}}$, PSU	15,2	18,1–24,8	0,6–6,6	0,2	0,1
$S_{\text{дно}}$, PSU	22,3	21,7–25	6,6–11,7	1	0,1
Количество видов на створ	30	20–27	12–17	12	20
Chao-2	37	20–41	13–22	15	25
Численность (N), экз.·м ⁻²	476 ± 59	2051–6653	653–1561	2760 ± 306	3529 ± 336
Биомасса (B), г·м ⁻²	35,7 ± 12,6	26,2–51,2	119,3–397,5	2,67 ± 0,26	23,4 ± 2,78
Ключевые группы по плотности	Amphipoda, Gastropoda	Gastropoda, Polychaeta, Amphipoda	Polychaeta, Amphipoda, Oligochaeta, Diptera, Isopoda	Diptera, Oligochaeta	Oligochaeta, Diptera
Ключевые группы по биомассе	Decapoda	Bivalvia, Gastropoda	Bivalvia, Polychaeta	Diptera, Oligochaeta	Decapoda
Ключевые виды	<i>Eriocheir japonica</i> , <i>Hemigrapsus takanoi</i>	<i>Fluviocingula nipponica</i> , <i>Macoma balthica</i> , <i>Hediste japonica</i>	<i>Corbicula japonica</i> , <i>Hediste japonica</i>	<i>Chironomus dorsalis</i> , <i>Sergentia baueri</i> , <i>Glyptotendipes cauliginellus</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	<i>Eriocheir japonica</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , <i>Stictochironomus pictulus</i>
I_N , бит·экз. ⁻¹	1,97	1,77–2,05	1,24–1,86	1,57	1,35
I_B , бит·экз. ⁻¹	0,71	0,85–1,62	0,12–0,42	1,54	0,40
I_{ABC} , %	39,3	14,6–25,7	14,5–35,9	15,6	11,8

Распределение критических для донных гидробионтов участков вдоль эстуария реки оценивается с помощью индекса Шеннона — Уивера (рис. 5А). Для типичных донных сообществ, где основная биомасса концентрируется в нескольких ключевых видах, значения I по биомассе всегда ниже, чем по плотности [Лабай и др., 2022]. Соотношение значений I меняется на противоположное в критических точках, указывающих на переход от одного типа сообществ к другому. В эстуарии реки Сусуя близкие к критическим соотношения индексов характеризуют разрез 2 (предустье) и разрез 9 (граница верхнеэстуарной олигогалинной зоны и пресноводной части реки). Большее количество критических участков отмечено в распределении ABC-индекса (рис. 5Б): его значения являются низкими на разрезах 2 (β -хорогалиникум), 5 (α -хорогалиникум) и 9–10 (δ -хорогалиникум). Расположение нижней критической (граничной) точки на разрезе 2 закономерно и характеризует границу между нижнеэстуарной зоной и морским участком устья. Верхняя критическая точка (разрез 10) фиксируется на 520 м выше, чем регистрируется по общей биомассе и I (разрез 9). Таким образом, граница между олигогалинной верхнеэстуарной зоной и пресноводной частью русла по биологическим показателям простирается на несколько сот метров. Снижение I_{ABC} на разрезе 5 свидетельствует о его близости к α -хорогалинной границе солёности.

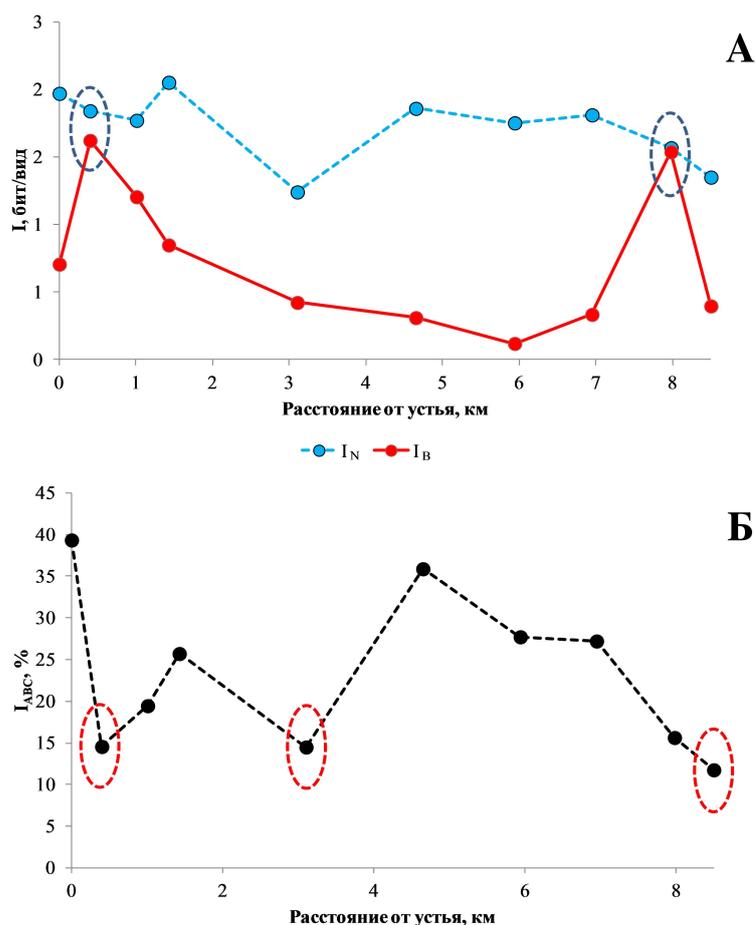


Рис. 5. Изменчивость индекса видового разнообразия I (А) и ABC-индекса I_{ABC} (Б) макробентоса вдоль эстуария реки Сусуя

Fig. 5. Variability of the Shannon–Wiener diversity index I (А) and ABC index I_{ABC} (Б) in macrobenthos along the Susuya River estuary

Заключение. В эстуарии реки Сусуя по гидрологическому режиму и по распределению макробентоса и основных сообществ чётко выделяются пять зон: устьевая, нижеэстуарная полигалинно-мезогалинная, среднеэстуарная олигогалинная, вышеэстуарная δ -хорогалинная и пресноводная. В среднеэстуарной зоне отмечен вертикальный градиент солёности от 0,8 до 7,0 (11,0) PSU. Эстуарий реки сверху ограничен галечно-гравийным перекатом с пресной водой.

Видовой состав макрозообентоса представлен 58 видами. Каждой из выделенных зон соответствует свой состав гидробионтов.

Зарегистрирован рост плотности макрозообентоса от устья реки к нижеэстуарной зоне с последующим снижением показателя у α -хорогалинной границы. В вышеэстуарной зоне удельная численность резко возрастает до максимума на пресноводном перекате. На нижеэстуарном участке основу показателя формируют полихеты, гастроподы и амфиподы. В среднеэстуарной зоне самый существенный вклад в общую плотность вносят полихеты и амфиподы; также возрастает роль олигохет и изопод. На разрезах вышеэстуарной части акватории по плотности наиболее значимы олигохеты и двукрылые насекомые.

В распределении общей биомассы вдоль эстуария определены четыре пика: в области нижеэстуария, в среднеэстуарной зоне, в верхней части олигогалинной зоны и на перекате, отграничивающем эстуарий от пресноводной части русла реки. Область критически низкой биомассы приходится на δ -хорогалиникум в верхней части эстуария. В устье реки по биомассе наиболее значимы десятиногие раки. В нижеэстуарии самый существенный вклад в общую плотность вносят двустворчатые моллюски, преимущественно *Macoma balthica*, и гастроподы, в основном *Fluviocingula nipponica* (при меньшем вкладе полихет и десятиногих раков). В среднеэстуарной олигогалинной зоне основу показателя формируют двустворчатые моллюски, представленные почти исключительно *Corbicula japonica*. В области действия δ -хорогалиникума максимальный вклад вносят двукрылые насекомые (хируномиды). На пресноводном перекате главной группой опять становятся десятиногие раки, которые представлены исключительно крабом *Eriocheir japonica*.

По показателям обилия макробентоса и структурным индексам чётко выделяются границы между устьем и нижеэстуарной зоной, α -хорогалиникум и δ -хорогалиникум. Граница между вышеэстуарной олигогалинной и пресноводной зонами имеет протяжённость несколько сот метров вдоль эстуария реки Сусуя.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Аладин Н. В. Концепция относительности и множественности зон барьерных солёностей // *Журнал общей биологии*. 1988. Т. 49, № 6. С. 825–833. [Aladin N. V. The concept of relativity and plurality of barrier salinity zones. *Zhurnal obshchei biologii*, 1988, vol. 49, no. 6, pp. 825–833. (in Russ.)]
2. Аладин Н. В., Плотников И. С. Концепция относительности и множественности зон барьерных солёностей и формы существования гидросферы // *Труды Зоологического института РАН*. 2013. Т. 317, приложение S3. С. 7–21. [Aladin N. V., Plotnikov I. S. The concept of relativity and plurality of barrier salinity zones and forms of existence of the hydrosphere. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN*, 2013, vol. 317, suppl. S3, pp. 7–21. (in Russ.)]
3. Бурковский И. В., Столяров А. П. Особенности структурной организации макробентоса в биотопе с выраженным градиентом солёности // *Зоологический журнал*. 1995. Т. 74, вып. 2. С. 32–46. [Burkovsky I. V., Stolyarov A. P. Peculiarities of the structural organization of macrobenthos in the biotope with pronounced gradient of salinity. *Zoologicheskii zhurnal*, 1995, vol. 74, iss. 2, pp. 32–46. (in Russ.)]
4. Бурковский И. В., Столяров А. П., Колобов М. Ю. Пространственная организация

- и функционирование морской (эстуарной) прибрежной экосистемы // *Успехи современной биологии*. 2002. Т. 122, № 4. С. 316–325. [Burkovsky I. V., Stolyarov A. P., Kolobov M. Yu. Spatial organization and functioning of a marine (estuary) coastal ecosystem. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2002, vol. 122, no. 4, pp. 316–325. (in Russ.)]
5. *Водоёмы острова Сахалин: от лагун к озёрам* / В. С. Лабай, И. А. Атаманова, Д. С. Заварзин и др. Южно-Сахалинск : Государственное бюджетное учреждение культуры «Сахалинский областной краеведческий музей», 2014. 208 с. [*Reservoirs of Sakhalin Island: From Lagoons to Lakes* / V. S. Labay, I. A. Atamanova, D. S. Zavarzin et al. Yuzhno-Sakhalinsk : Gosudarstvennoe byudzhetnoe uchrezhdenie kul'tury "Sakhalinskii oblastnoi kraevedcheskii muzei", 2014, 208 p. (in Russ.)]
 6. *Водотоки острова Сахалин: жизнь в текущей воде* / В. С. Лабай, Л. А. Живоглядова, А. В. Полтева и др. Южно-Сахалинск : Государственное бюджетное учреждение культуры «Сахалинский областной краеведческий музей», 2015. 236 с. [*Watercourses of Sakhalin Island: Life in the Running Water* / V. S. Labay, L. A. Zhivogljadova, A. V. Polteva et al. Yuzhno-Sakhalinsk : Gosudarstvennoe byudzhetnoe uchrezhdenie kul'tury "Sakhalinskii oblastnoi kraevedcheskii muzei", 2015, 236 p. (in Russ.)]
 7. Колпаков Н. В. *Эстуарные экосистемы северо-западной части Японского моря: структурно-функциональная организация и биоресурсы* / Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2018. 428 с. [Kolpakov N. V. *Estuarnye ekosistemy severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya: strukturno-funktsional'naya organizatsiya i bioresursy* / Tikhookeanskii nauchno-issledovatel'skii rybokhozyaistvennyi tsentr. Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2018, 428 p. (in Russ.)]
 8. Комендантов А. Ю., Орлова М. И. *Экология эстуарных двустворчатых моллюсков и полихет Южного Приморья* / под ред. А. Д. Наумова ; РАН, Зоологический институт. Санкт-Петербург : ЗИН РАН, 2003. 164 с. (Исследования фауны морей ; вып. 52 (60)). [Komendantov A. Yu., Orlova M. I. *Ecology of Estuarine Bivalve Mollusks and Polychaetes of South Primorye* / A. D. Naumov (Ed.) ; RAS, Zoological Institute. Saint Petersburg : ZIN RAS, 2003, 164 p. (Exploration of the Fauna of the Seas ; iss. 52 (60)). (in Russ.)]
 9. Лабай В. С. Видовой состав макрозообентоса лагун о. Сахалин // *Известия ТИНРО*. 2015. Т. 183. С. 125–144. [Labay V. S. Species composition of macrozoobenthos in lagoons of Sakhalin Island. *Izvestiya TINRO*, 2015, vol. 183, pp. 125–144. (in Russ.)]
 10. Лабай В. С. Зоогеографический очерк фауны высших раков (Crustacea Malacostraca) пресных и солоноватых вод острова Сахалин // *Труды СахНИРО. Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях*. 2011. Т. 12. С. 131–151. [Labay V. S. Zoogeographical essay of Malacostraca (Crustacea) fauna from fresh and brackish waters of Sakhalin Island. *Water Life Biology, Resources Status and Condition of Inhabitation in Sakhalin-Kuril Region and Adjoining Water Areas : Transactions of Sakhalin Scientific Research Institute of Fisheries and Oceanography*, 2011, vol. 12, pp. 131–151. (in Russ.)]
 11. Лабай В. С. *Paracleistostoma cristatum* De Man, 1895 (Crustacea: Decapoda) – новый для России вид краба из эстуарных вод Южного Сахалина // *Биология моря*. 2004. Т. 30, № 1. С. 72–75. [Labay V. S. *Paracleistostoma cristatum* De Man, 1895 (Crustacea: Decapoda), a crab species new for the fauna of Russia from the estuarine waters of the South Sakhalin. *Biologiya morya*, 2004, vol. 30, no. 1, pp. 72–75. (in Russ.)]
 12. Лабай В. С., Корнеев Е. С., Абрамова Е. В., Ушаков А. А., Ахмадеева Е. С. Макробентос эстуария типичной «лососевой» реки острова Сахалин (на примере р. Мануй) // *Известия ТИНРО*. 2022. Т. 202, № 3. С. 640–660. [Labay V. S., Korneev E. S., Abramova E. V., Ushakov A. A., Akhmadeeva E. S. Macrobenthos in the estuary of a typical "salmon" river of Sakhalin Island (on example of the Manuy River). *Izvestiya TINRO*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 640–660. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-640-660>
 13. Макеев С. С. *Экологический паспорт реки Сусуя*. Южно-Сахалинск : Кано, 2020. 20 с. [Makееv S. S. *Ekologicheskii pasport reki Susuya*. Yuzhno-Sakhalinsk : Kano, 2020, 20 p. (in Russ.)]

14. *Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России* : методическое пособие / отв. ред. Т. М. Тиунова. Москва : ВНИРО, 2003. 95 с. [*Metodicheskie rekomendatsii po sboru i opredeleniyu zoobentosa pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh vodotokov Dal'nego Vostoka Rossii* : metodicheskoe posobie / Т. М. Tiunova (Ed.). Moscow : VNIRO, 2003, 95 p. (in Russ.)]
15. Михайлов В. Н., Горин С. Л., Михайлова М. В. Новый подход к определению и типизации эстуариев // *Вестник Московского университета. Серия 5: География*. 2009. № 5. С. 3–11. [Mikhailov V. N., Gorin S. L., Mikhailova M. V. New approach to the definition of estuaries and to their typology. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 5: Geografiya*, 2009, no. 5, pp. 3–11. (in Russ.)]
16. Петров А. Н., Неврова Е. Л. Прогностическая оценка видового богатства бентосных диатомовых водорослей // *Альгология*. 2012. Т. 22, № 4. С. 360–382. [Petrov A. N., Nevrova E. L. Prognostic estimation of benthic diatoms species. *Al'gologiya*, 2012, vol. 22, no. 4, pp. 360–382. (in Russ.)]
17. *Ресурсы поверхностных вод СССР: гидрологическая изученность*. Т. 18. *Дальний Восток*. Вып. 2 [3]. *Приморье*. Ленинград : Гидрометеоздат, 1963. 83 с. [*Resursy poverkhnostnykh vod SSSR: gidrologicheskaya izuchennost'*. Vol. 18. *Dal'nii Vostok*. Iss. 2 [3]. *Primor'e*. Leningrad : Gidrometeoizdat, 1963, 83 p. (in Russ.)]
18. *Ресурсы поверхностных вод СССР: гидрологическая изученность*. Т. 18. *Дальний Восток*. Вып. 4. *Сахалин и Курилы*. Ленинград : Гидрометеоздат, 1964. 124 с. [*Resursy poverkhnostnykh vod SSSR: gidrologicheskaya izuchennost'*. Vol. 18. *Dal'nii Vostok*. Iss. 4. *Sakhalin i Kurily*. Leningrad : Gidrometeoizdat, 1964, 124 p. (in Russ.)]
19. *Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений*. Ленинград : Гидрометеоздат, 1983. 239 с. [*Rukovodstvo po metodam gidrobiologicheskogo analiza poverkhnostnykh vod i donnykh otlozhenii*. Leningrad : Gidrometeoizdat, 1983, 239 p. (in Russ.)]
20. Сафронов С. Н., Литенко Н. Л., Пешеходько В. М., Лабай В. С., Степанова Т. Г., Колганова Т. Н. Эколого-биоценотическая характеристика и качество вод внутренних водоёмов острова Сахалин // *Чтения памяти профессора В. В. Станчинского*. Смоленск : СГПУ, 2000. Вып. 3. С. 321–327. [Safronov S. N., Litenko N. L., Peshekhod'ko V. M., Labay V. S., Stepanova T. G., Kolganova T. N. Ekologo-biotsenoticheskaya kharakteristika i kachestvo vod vnutrennikh vodoemov ostrova Sakhalin. In: *Chteniya pamyati professora V. V. Stanchinskogo*. Smolensk : SGPU, 2000, iss. 3, pp. 321–327. (in Russ.)]
21. Сафьянов Г. А. *Эстуарии*. Москва : Мысль, 1987. 189 с. [Saf'yanov G. A. *Estuarii*. Moscow : Mysl', 1987, 189 p. (in Russ.)]
22. Столяров А. П. *Структурно-функциональная организация эстуарных экосистем Белого моря* : дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.10. Москва, 2011. 399 с. [Stolyarov A. P. *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya estuarnykh ekosistem Belogo morya*. [dissertation]. Moscow, 2011, 399 p. (in Russ.)]
23. Столяров А. П. Макробентос эстуарной экосистемы губы Грязной (Кандалакшский залив, Белое море): пространственная структура и разнообразие // *Зоологический журнал*. 2015. Т. 94, № 6. С. 623–633. [Stolyarov A. P. Macrobenthos of a Gryaznaya Bay estuary ecosystem (Kandalaksha Gulf, the White Sea): Spatial structure and diversity. *Zoologicheskii zhurnal*, 2015, vol. 94, no. 6, pp. 623–633. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0044513415060161>
24. Столяров А. П. Видовое разнообразие и трофическая структура литоральных сообществ макробентоса эстуария реки Чёрная (Кандалакшский залив, Белое море) // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 2019а. Т. 124, вып. 4. С. 19–28. [Stolyarov A. P. Species diversity and trophic structure of the littoral communities of the macrobenthos of the estuary of the Black River (Kandalaksha Bay, White Sea). *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2019a, vol. 124, iss. 4, pp. 19–28. (in Russ.)]
25. Столяров А. П. Видовое разнообразие и трофическая структура литоральных сообществ макробентоса Лапшагиной губы (Кандалакшский залив, Белое море) // *Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология*. 2019б. № 4 (56). С. 34–46.

- [Stolyarov A. P. A species diversity and trophic structure of the macrobenthos littoral communities of the estuary ecosystem of the Lapshagina Lip (Kandalaksha Bay, White Sea). *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya i ekologiya*, 2019b, no. 4 (56), pp. 34–46. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26456/vtbio117>
26. Столяров А. П., Бурковский И. В. Нарушение структуры бентосных сообществ в эстуарных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // *Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология*. 2018. № 2. С. 88–102. [Stolyarov A. P., Burkovsky I. V. Disruption of the structure of benthic communities in estuarine ecosystems (Kandalaksha Bay, White Sea). *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya i ekologiya*, 2018, no. 2, pp. 88–102. (in Russ.)]
 27. Хлебович В. В. *Критическая солёность биологических процессов*. Ленинград : Наука, 1974. 236 с. [Khlebovich V. V. *The Critical Salinity of Biological Processes*. Leningrad : Nauka, 1974, 236 p. (in Russ.)]
 28. Хлебович В. В. Критическая солёность и хорогалиникум: современный анализ понятий // *Биология солоноватых вод*. Ленинград : ЗИН АН СССР, 1989. С. 5–11. (Труды Зоологического института АН СССР ; т. 196). [Khlebovich V. V. Kriticheskaya solenost' i khorogalinikum: sovremenniy analiz ponyatii. In: *Biologiya solonovatykh vod*. Leningrad : ZIN AN SSSR, 1989, pp. 5–11. (Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR ; vol. 196). (in Russ.)]
 29. Чайко А. А. Изменение фоновых концентраций азота аммонийного в водах реки Сусуи в период с весны 2007 по осень 2008 гг. // *Успехи современного естествознания*. 2009. № 9. С. 124–125. [Chayko A. A. Izmenenie fonovykh kontsentratsii azota ammoniinogo v vodakh reki Susui v period s vesny 2007 po osen' 2008 gg. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2009, no. 9, pp. 124–125. (in Russ.)]
 30. Чайко А. А. Результаты семилетнего мониторинга: динамика содержания фосфатов в водах реки Сусуя в 2007–2013 гг. // *Евразийский союз учёных*. 2014. № 6–5. С. 98–99. [Chayko A. A. Rezul'taty semiletnego monitoringa: dinamika sodержaniya fosfatov v vodakh reki Susuya v 2007–2013 gg. *Evrasiiskii soyuz uchenykh*, 2014, no. 6–5, pp. 98–99. (in Russ.)]
 31. Чайко А. А. Результаты пятилетних наблюдений свидетельствуют: сероводородное загрязнение реки Сусуя не связано с поступлением биогенных веществ // *Евразийский союз учёных*. 2015а. № 11-4 (13). С. 118–119. [Chayko A. A. Rezul'taty pyatiletnikh nablyudenií svidetel'stvuyut: serovodorodnoe zagryaznenie reki Susuya ne svyazano s postupleniem biogennykh veshchestv. *Evrasiiskii soyuz uchenykh*, 2015a, no. 11-4 (13), pp. 118–119. (in Russ.)]
 32. Чайко А. А. Изменение содержания сульфида водорода в водах реки Сусуя в 2011–2013 гг. // *Национальная ассоциация учёных*. 2015b. Ч. 11, № 2 (7). С. 5–6. [Chayko A. A. Change of hydrogen sulfide content in River Susuya waters in 2011–2013. *Natsional'naya assotsiatsiya uchenykh*, 2015b, pt 11, no. 2 (7), pp. 5–6. (in Russ.)]
 33. Шмидт П. Ю. *Морские промыслы острова Сахалин*. Санкт-Петербург : Типография Г. П. Пожарова, 1905. 458 с. (Рыбные промыслы Дальнего Востока ; 3). [Shmidt P. Yu. *Morskíe promysly ostrova Sakhalin*. Saint Petersburg : Tipografiya G. P. Pozharova, 1905, 458 p. (Rybnye promysly Dal'nego Vostoka ; 3). (in Russ.)]
 34. Chao A., Chiu C.-H. Species richness: Estimation and comparison. In: *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*. Hoboken, New Jersey : John Wiley & Sons, 2016, pp. 1–26. <http://dx.doi.org/10.1002/9781118445112.stat03432.pub2>
 35. Labay V. S. Review of amphipods of the *Melita* group (Amphipoda: Melitidae) from the coastal waters of Sakhalin Island (Far East of Russia). III. Genera *Abludomelita* Karaman, 1981 and *Melita* Leach, 1814. *Zootaxa*, 2016, vol. 4156, no. 1, pp. 1–73. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4156.1.1>
 36. Labay V. S. Malacostraca (Arthropoda: Crustacea) of fresh and brackish waters of Sakhalin Island: The interaction of faunas of different origins. In: *Recent Advances in Freshwater Crustacean Biodiversity and Conservation* / T. Kawai, D. C. Rogers (Eds). Boca Raton : CRC Press, 2021, pp. 19–66. <https://doi.org/10.1201/9781003139560>
 37. Marin I. N. Estuarine crabs of the Okhotsk Sea and the Sea of Japan: Rare species and new records. *Ukrainian Journal of Ecology*, 2017, vol. 7 (4), pp. 444–452. https://doi.org/10.15421/2017_140
 38. Meire P. M., Dereu J. Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: Some considerations based

- on intertidal macrozoobenthos and bird communities. *Journal of Applied Ecology*, 1990, vol. 27, no. 1, pp. 210–223. <https://doi.org/10.2307/2403579>
39. Pritchard D. W. Estuarine hydrography. *Advances in Geophysics*, 1952, vol. 1, pp. 243–280. [https://doi.org/10.1016/S0065-2687\(08\)60208-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2687(08)60208-3)
40. Shannon C. E. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 1948, vol. 27, iss. 3, pp. 379–423. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>
41. Shannon C. E., Weaver W. *The Mathematical Theory of Communication*. Vol. 1. Urbana, IL : University of Illinois Press, 1949, 117 p.
42. Warwick R. M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology*, 1986, vol. 92, iss. 4, pp. 557–562. <https://doi.org/10.1007/BF00392515>
43. *WORMS. World Register of Marine Species* : [site]. URL: <http://www.marinespecies.org/> [accessed: 06.01.2023].

MACROZOOBENTHOS OF THE SUSUYA RIVER ESTUARY (SAKHALIN ISLAND): I. HYDROLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE ESTUARY, SPECIES COMPOSITION AND DISTRIBUTION OF MACROZOOBENTHOS

V. Labay, E. Korneev, E. Abramova, O. Berezova,
A. Vodop'janova, K. Kostyuchenko, O. Sharlay, and T. Shpilko

Sakhalin Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (SakhNIRO),
Yuzhno-Sakhalinsk, Russian Federation
E-mail: v.labaj@yandex.ru

The paper provides description of species composition of macrozoobenthos, its structure, quantitative indicators, and features of distribution along the riverbed of the Susuya River estuary (Sakhalin Island). By hydrological characteristics and macrobenthos parameters, the main biotopic zones of the estuary are distinguished: the mouth (polyhaline zone), the lower estuary polyhaline–mesohaline zone, the middle estuary oligohaline zone, the upper estuary δ -chorohaline zone, and the freshwater zone. In total, 58 species of bottom hydrobionts were found in the river estuary. Malacostraca, 22 species, forms the basis of the species composition. Amphibiotic insects account for 15 species; Polychaeta, 9 species; and Mollusca, 7 species. Other groups are represented by 1–2 species. Each identified zone features its own, specific composition of bottom hydrobionts. Species richness decreases from the mouth with the sea salinity of water (30 species) to the α -chorohaline boundary (12 species) which corresponds to provisions of the theory of critical salinity. The value increases to 20 species when moving to the freshwater zone of the riverbed. The density of macrobenthos rises from $(476 \pm 59) \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ at the river mouth to $(6,653 \pm 915) \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ in the center of the lower estuary. The minimum density, $(653 \pm 72) \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$, characterizes the α -chorohalimum, while the maximum one, $(3,529 \pm 336) \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$, is confined to the upper estuary. The basis of macrozoobenthos density is formed by polychaetes, gastropods, and amphipods in the lower estuary; by polychaetes, amphipods, and oligochaetes in the middle estuary; and by oligochaetes and dipterans in the upper estuary. Four areas with high biomass were registered: the lower estuary, $(51.2 \pm 5.7) \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$; the middle estuary, $(190.5 \pm 41.2) \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$; the upper estuary, $(397.5 \pm 82.0) \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$; and the riffle separating the estuary from the freshwater zone of the riverbed, $(23.4 \pm 2.78) \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$. At the river mouth, decapods form the basis of macrozoobenthos biomass. Upstream, the main contributors are bivalves, chiefly *Macoma balthica*, and gastropods, mostly *Fluviocingula nipponica*. In the middle estuary oligohaline zone, bivalves form the basis of macrozoobenthos biomass; those are represented almost by *Corbicula japonica* alone. At the boundary of the oligohaline zone and upper estuary, Diptera species (Chironomidae) predominate. On the freshwater riffle, decapods become the main group again; those are represented by a crab *Eriocheir japonica* alone. The boundaries between the mouth and lower estuary zone, α -chorohalimum and δ -chorohalimum, are clearly distinguished by macrobenthos abundance and structural indices. The boundary between the upper estuary oligohaline zone and freshwater zone extends for several hundred meters along the estuary.

Keywords: estuary, salinity, macrozoobenthos, density, biomass, Sakhalin Island

УДК 582.232:57.084.1

**ОСОБЕННОСТИ ПРЕДВАРИТЕЛЬНОЙ ПРОБОПОДГОТОВКИ
КУЛЬТУРЫ *ARTHROSPIRA (SPIRULINA) PLATENSIS*
ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ АССОЦИИРОВАННОЙ С НЕЙ МИКРОФЛОРЫ
МЕТОДАМИ ПРОТОЧНОЙ ЦИТОМЕТРИИ
И СКАНИРУЮЩЕЙ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ**

© 2024 г. **О. А. Рылькова, И. А. Харчук, А. С. Лелеков, В. Н. Лишаев, Я. Д. Жондарева**

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

Поступила в редакцию 30.12.2023; после доработки 03.05.2024;
принята к публикации 10.09.2024; опубликована онлайн 19.11.2024.

Контроль количественных характеристик ассоциированной с альгокультурами микрофлоры важен в биотехнологических исследованиях. С целью более полного выявления и детального анализа сопутствующей микрофлоры в культуре *Arthrospira (Spirulina) platensis* использованы методы физико-химической пробоподготовки образцов для последующего изучения суспензии с помощью проточной цитометрии после окраски клеток флуорохромом SYBR Green I и сканирующей электронной микроскопии. Показано, что оптимальными вариантами пробоподготовки являлись применение химического реагента (пирофосфата натрия или метанола), перемешивание суспензии, ультразвуковая обработка, центрифугирование и дополнительные промывочные процедуры. При этом из культуры цианобактерий изначально извлекалось в среднем $(27,1 \pm 3,9) \%$ «потенциальной» кумулятивной численности бактерий. При последующих трёх промывках количество микроорганизмов достоверно увеличивалось в среднем до $(88,9 \pm 6,3) \%$ (парный *t*-тест; $p < 0,05$). Далее в осадке количество микроорганизмов оставалось незначительным, 6–11 %, и этим можно было пренебречь. Показано, что численность бактерий на различных этапах культивирования *A. platensis* изменялась от $6,7 \times 10^6$ до $1,7 \times 10^8$ кл.·мл⁻¹. В морфологической структуре ассоциированной микрофлоры (на стационарной стадии роста *A. platensis*) доминировали крупные палочковидные клетки (67,2 %), доля извитых форм была почти вдвое ниже (30,2 %), ещё реже встречались округлые формы (2,6 %). Средний объём бактериальной клетки составлял $(0,16 \pm 0,02)$ мкм³, биомасса — 0,022–0,025 г·л⁻¹. Полученные величины показателей сопутствующей микрофлоры сопоставимы с данными, приведёнными в литературе для *A. platensis* и других альгокультур. Предложенные методы обработки суспензии *A. platensis* существенно повышали эффективность высвобождения бактерий, способствовали очищению пробы от фрагментов трихом цианобактерий, детрита и прочих частиц и обеспечивали возможность исследования ассоциированной микрофлоры с использованием проточной цитометрии и сканирующей электронной микроскопии.

Ключевые слова: цианобактерии, *Arthrospira (Spirulina) platensis*, ассоциированная микрофлора, бактерии, микроорганизмы, численность бактерий, биомасса бактерий, методы пробоподготовки, десорбция клеток, физико-химическая обработка, ультразвуковая обработка, люминесцентная микроскопия, сканирующая электронная микроскопия, проточная цитометрия

В экспериментальных установках и в открытых бассейнах при выращивании альгокультур всегда есть сопутствующая микрофлора. Микроорганизмы могут влиять на жизнеспособность и биохимические показатели микроводорослей и цианобактерий [Борисова, 1996; Кублановская, 2019; Тархова, 2005]. Взаимоотношения гетеротрофных микроорганизмов с альгокультурой разнообразны — от угнетения до стимулирования роста бактерий водорослями/цианобактериями и наоборот [Игнатенко, Немцева, 2012; Кублановская, 2019; Ashen, Goff, 2000; Ramanan et al., 2015; Sapp et al., 2007; Seymour et al., 2017]. Контроль количественных характеристик ассоциированной микрофлоры является важным моментом в биотехнологических исследованиях, так как получаемая биомасса в дальнейшем может быть использована для производства биологически активных веществ, пищевых добавок и пр. [Каленик и др., 2019; Falquet, Hurni, 2006; Jung et al., 2022].

Известно, что проточная цитометрия, а также сканирующая электронная и люминесцентная микроскопия успешно применяются в альгологических и микробиологических исследованиях. Для большинства автотрофных микроводорослей размером менее 30 мкм (*Chlorella vulgaris*, *Dunaliella salina*, *Isochrysis galbana*, *Phaeodactylum tricornerutum*, *Platymonas viridis*, *Scenedesmus obliquus*, *Tetraselmis viridis*, *Thalassiosira weissflogii* и др.) непосредственно в культуральной суспензии без какой-либо пробоподготовки с помощью проточной цитометрии проводят анализ различных параметров (численность, гранулярность, интенсивность флуоресценции пигментов и пр.) [Пауэн и др., 2011; Solomonova et al., 2024 и др.]. В тех же подпробах после окраски флуорохромами возможно исследование сопутствующей гетеротрофной микрофлоры [Пауэн и др., 2011; Danger et al., 2007].

С учётом того, что трихомы *Arthrospira (Spirulina) platensis* достигают длины 50–300 мкм, использование проточной цитометрии для изучения нативной суспензии цианобактерий невозможно. Однако при условии предварительной пробоподготовки образцов, целью которой является отделение клеток бактерий от трихом *A. platensis* или частиц небиологической природы, проведение цитометрических или электронно-микроскопических исследований сопутствующей микрофлоры вполне допустимо [Kharchuk et al., 2022].

Известно, что при изучении бактерий из образцов почв, донных отложений и слоевищ макрофитов проводят предварительную физико-химическую обработку проб [Звягинцев, 1970; Пуговкин, 2016; Danovaro et al., 2001; Kallmeyer et al., 2008; Lunau et al., 2005]. Такой методический подход обеспечивает десорбцию и отделение клеток микроорганизмов от частиц различной природы, сильно затрудняющих распознавание бактериальных клеток при любом способе их регистрации [Danovaro et al., 2001; Kallmeyer et al., 2008; Morono et al., 2009; Weinbauer et al., 1998].

Наиболее часто в качестве химического реагента используют различные поверхностно-активные вещества — неионные (Tween 80) и ионные (пирофосфат натрия) [Danovaro et al., 2001; Danovaro, Middelboe, 2010; Frischer, Danforth, 2000]. Известно о применении метанола, который разрушает полисахаридные экзополимеры, удерживающие клетки микроорганизмов на органических или неорганических частицах [Kallmeyer et al., 2008; Lunau et al., 2005]. В дополнение к химической обработке проб предложена последующая механическая — перемешивание, использование ультразвука, центрифугирование [Kallmeyer et al., 2008; Lindahl, Bakken, 1995]. Указано, что данный подход позволяет, например, на несколько порядков увеличить значения численности регистрируемых бактерий в морских осадках, а также определить количество бактерий-эпифитов на слоевищах *Macrocystis integrifolia*, хотя стандартными методами этого сделать не удавалось [Velji, Albright, 1986]. При этом необходимо правильно подобрать режим обработки, чтобы максимально извлечь микроорганизмы из образца, не разрушить их и не снизить численность бактерий при их последующем количественном учёте [Пуговкин, 2016]. В литературе нами не обнаружены данные о применении подобного методического подхода при исследовании микрофлоры, ассоциированной с культурой *A. platensis*.

Именно поэтому целью настоящего исследования было проанализировать известные методы физико-химической пробоподготовки для эффективной десорбции и последующего высвобождения клеток бактерий и апробировать их при изучении суспензии *Arthrospira platensis*, а также определить количественные показатели и морфологические характеристики ассоциированной с культурой цианобактерий микрофлоры методами проточной цитометрии и сканирующей электронной микроскопии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Растительный материал. Объектом исследования служила альгологически чистая неаксеничная культура *Arthrospira (Spirulina) platensis* (Nordstedt) Gomont (штамм IBSS-31) из коллекции отдела биотехнологии и фиторесурсов ФИЦ ИнБЮМ [накопительное культивирование, температура +20...+21 °С, непрерывное освещение, интенсивность света на поверхности культуральной среды 5 клк (люксметр Ю-116, Россия)].

На первом этапе (отработка методики предварительной пробоподготовки суспензии цианобактерий для цитометрических и микроскопических исследований) пробы отбирали из коллекционной культуры *A. platensis* ежедневно в течение недели.

На втором этапе работ исследовали численность сопутствующей микрофлоры на различных стадиях культивирования *A. platensis*. На стационарной фазе роста цианобактерий детально изучили морфологическую структуру ассоциата — определили линейные размеры бактерий и рассчитали их биомассу.

Для снижения изначального бактериального загрязнения при подготовке *A. platensis* к эксперименту и далее использовали стерильную посуду, а также стерильные расходные материалы и растворы (среда Заррука для культивирования цианобактерий [Faucher et al., 1979], дистиллированная вода для промывки). Трихомы *A. platensis* (пасту) концентрировали путём фильтрации через мельничный газ 100–105 ПЭ, затем трижды промывали дистиллированной водой (в соотношении 1 : 3) и дважды — питательной средой. Для максимального удаления ассоциированной микрофлоры, оседающей на слизистых чехлах цианобактерий, пасту *A. platensis* помещали в пробирки с питательной средой и центрифугировали 5 мин при 3000 об·мин⁻¹ (центрифуга ОПн-3 УХЛ 42, Россия), супернатант удаляли, к осадку вновь добавляли питательный раствор; процедуру повторяли трижды.

Очищенную таким образом пасту *A. platensis* (2 мл) переносили в стеклянные колбы (объём 0,5 дм³, объём среды 0,3 дм³, высота слоя 5 см) и выращивали накопительным способом при температуре +20...+25 °С на люминистате (непрерывное освещение, интенсивность света на поверхности культуральной среды 10 клк). Оптическую плотность цианобактерий контролировали ежедневно; пробы для оценки ассоциированной микрофлоры отбирали раз в неделю, охватывая все стадии роста культуры *A. platensis*. Длительность эксперимента составляла 35 сут.

Подготовка суспензии *Arthrospira platensis* для микроскопических и цитометрических исследований. При анализе сопутствующей микрофлоры все реактивы фильтровали через фильтр с размером пор 0,2 мкм. В качестве посуды использовали стерильные пробирки объёмом 2 и 15 мл. Аликвоту суспензии *A. platensis* (5–10 мл) фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 2,5 % и хранили в холодильнике при +4 °С не более двух недель.

Подготовка суспензии *Arthrospira platensis* без химической обработки. Для отделения бактерий от трихом *A. platensis* 2 мл фиксированной суспензии тщательно перемешивали и центрифугировали (Microspin FV-2400, Biosan, Латвия) 5 мин при 3000 об·мин⁻¹; в супернатанте определяли начальную общую численность бактерий (старт) с помощью проточной цитометрии, предварительно окрасив пробу флуорохромом SYBR Green I (см. ниже). Далее проводили серию промывок всего объёма осадка (см. ниже).

Обработка суспензии *Arthrospira platensis* пирофосфатом натрия ($\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$). В пробирку с фиксированной *A. platensis* добавляли 50 мМ раствор пирофосфата натрия до конечной концентрации в пробе 5 мМ и инкубировали 15 мин в темноте при комнатной температуре [Danovaro et al., 2001; Danovaro, Middelboe, 2010]. После инкубации для более полной десорбции и отделения бактерий от небиологической фракции и от трихом *A. platensis* все образцы перемешивали с помощью вортекса (Microspin FV-2400) 10–15 с, затем обрабатывали 15 мин при 0 °С на ультразвуковой установке (Unitra Unima 01SZTYN UM-4, VA140, V220, 50 Hz). Для окончательного высвобождения бактерий из осадка пробы центрифугировали (5 мин при 3000 об·мин⁻¹); в супернатанте определяли начальную общую численность бактерий (старт) с помощью проточной цитометрии, предварительно окрасив пробу флуорохромом SYBR Green I. Остатки супернатанта сливали, для всего осадка выполняли серию промывок 3–10 раз (см. ниже).

Обработка суспензии *Arthrospira platensis* метанолом (CH_3OH). В пробирку с фиксированной *A. platensis* добавляли метанол до конечной концентрации в пробе 10 % и перемешивали с помощью вортекса 10–15 с. Затем образцы выдерживали в ультразвуковой установке в течение 15 мин при +35 °С, вновь перемешивали и центрифугировали (5 мин при 3000 об·мин⁻¹) [Kallmeyer et al., 2008; Lunau et al., 2005]. Как и при обработке образца пирофосфатом натрия, аликвоту супернатанта (старт) окрашивали флуорохромом и исследовали с помощью проточного цитометра, для осадка выполняли серию промывок (см. ниже).

Серия промывочных процедур (аналогична для проб без химической обработки и при экспозиции с пирофосфатом натрия или метанолом). Для более полного высвобождения оставшихся микроорганизмов ко всему объёму осадка [после отбора аликвоты для начального определения численности (старт)] добавляли 1 мл стерильной среды Заррука, ресуспендировали с помощью вортекса и вновь центрифугировали 5 мин при 3000 об·мин⁻¹. Аликвоту супернатанта окрашивали флуорохромом SYBR Green I, в ней определяли численность бактерий с помощью проточного цитометра (методологию окраски флуорохромом и цитометрических измерений см. далее). Процедуру промывок повторяли 3–10 раз.

Цитометрические исследования. Окраску бактерий флуорохромом SYBR Green I (×1000, MacIn, Китай) проводили в соответствии с протоколами [Marie et al., 1997; Noble, Fuhrman, 1998]. Раствор флуорохрома готовили из расчёта 10 мкл исходного раствора на 1 мл стерильной Milli-Q воды и хранили при –20 °С. Образцы прокрашивали добавлением 10 мкл этого раствора на 1 мл пробы с последующей инкубацией в темноте в течение 40 мин непосредственно перед измерениями. Анализ проб выполняли на проточном цитометре MACSQuant Analyzer (Miltenyi Biotec, Германия), оборудованном тремя лазерами (405, 488 и 635 нм), в НОЦКП «Спектрометрия и хроматография» ФИЦ ИнБЮМ. Численность бактерий определяли с помощью гейтинга популяции клеток на 2-параметрических цитограммах прямого светорассеивания (forward scatter, FS) и флуоресценции SYBR Green I в зелёной области спектра (канал FL1, 525 нм) на безразмерных логарифмических шкалах. Для обработки данных использовали программу FCS Express 7 Research Edition.

Расчёт численности бактерий. При определении общей численности бактерий учитывали объёмы растворов — фиксатора и вводимых реактивов. Численности микроорганизмов на старте и после промывочных серий суммировали. По полученным данным строили кумулятивные кривые; за 100 % десорбированных из суспензии *A. platensis* клеток принимали результаты, зарегистрированные после 10 промывок.

Микроскопические исследования. Для подготовки препаратов были апробированы различные варианты: только перемешивание и центрифугирование суспензии *A. platensis* (при отсутствии химических реагентов); обработка суспензии пирофосфатом натрия или метанолом с последующей комплексной механической обработкой (перемешивание, ультразвуковая обработка и центрифугирование).

Для люминесцентной микроскопии (далее — ЛМ) 0,5–1 мл надосадочной жидкости *A. platensis* помещали в фильтровальную установку и окрашивали флуорохромом DAPI (4',6-диамидино-2-фенилиндол, Servicebio, Китай). Концентрация рабочего раствора флуорохрома составляла $2 \text{ мкг} \cdot \text{мл}^{-1}$; в пробу добавляли 50 мкл красителя на 1 мл супернатанта, окрашивали 2 мин в темноте [Hoff, 1988]. После окраски пробу концентрировали на поликарбонатный фильтр с диаметром пор 0,2 мкм (производство Объединённого института ядерных исследований, Дубна, Россия), разрежение в процессе фильтрации не превышало 0,2 атм. Для снижения автофлуоресценции фильтры предварительно окрашивали в течение суток иргаланом чёрным (2 г в 0,2%-ной уксусной кислоте) [Hobbie et al., 1977]. Исследования проводили под микроскопом Olympus CX43 (Япония), увеличение $\times 1000$, при возбуждении в ультрафиолетовой области спектра (358 нм) и эмиссии в синей (461 нм).

При подготовке образцов для сканирующего электронного микроскопа 0,5–1 мл супернатанта *A. platensis* концентрировали на поликарбонатный фильтр с диаметром пор 0,2 мкм (производство Объединённого института ядерных исследований). Далее проводили дегидратацию образцов, используя серию разведений этанола: 20, 30, 50, 75, 96 и 100 % [Bratbak, 1993]. Для сушки образцов в критической точке (1,5–2,5 ч) применяли устройство Leica EM CPD300 (Германия), для напыления (Au/Pd, 0,5–1,0 мин) — Leica EM ACE200 (Германия). Образцы просматривали под сканирующим электронным микроскопом Hitachi SU3500 (Япония) при увеличении $\times 4000$.

Морфологические исследования. Определение размеров клеток и расчёт биомассы бактерий. Размеры бактерий [по данным сканирующей электронной микроскопии (далее — СЭМ)] определяли с помощью программы ImageJ 1.50i [Национальные институты здравоохранения США, Java 1.6.0_20 (32-bit)]. Всего измерено 475 клеток, определены линейные размеры, рассчитан вклад каждой из морфологических групп бактерий в численность. Объём кокков устанавливали по формуле объёма шара ($V_{\text{ш}} = 1 / 6\pi d^3$), где d — диаметр кокков. Объём палочек и извитых форм определяли по формуле объёма цилиндра ($V_{\text{ц}} = 1 / 4\pi d^2 h$), где d — ширина; h — длина [Потапова, Королевская, 1991; Романенко, Добрынин, 1973]. При расчёте объёма бактериальных клеток вводили поправочный коэффициент их «усушки» 1,6 [Потапова, Королевская, 1991; Сажин и др., 1987]. Содержание углерода в бактериальных клетках принимали за 11 % от сырой биомассы [Троицкий, Сорокин, 1967].

Биомассу рассчитывали:

а) с учётом численности бактерий (по данным проточной цитометрии) и среднего объёма клеток (по данным СЭМ);

б) с учётом численности бактерий (по данным проточной цитометрии) и коэффициента $2,0 \times 10^{-14} \text{ г} \cdot \text{С} \cdot \text{кл.}^{-1}$ [Lee, Furman, 1987].

Статистический анализ проводили в пакете Statistica (Data Analysis Software System), версия 10 (StatSoft, Inc., <https://www.statsoft.com/>). Графики строили в программах SigmaPlot 10.0 (Systat Software, Inc.), Grapher 8 (Golden Software, Inc., <https://www.goldensoftware.com/>) и Surfer 11 (Golden Software, Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для выяснения эффективности отделения бактерий от частиц детрита и клеток цианобактерий была проведена серия предварительных экспериментов:

- без химической обработки (только центрифугирование и перемешивание суспензии *A. platensis*);
- с обработкой суспензии химическим реагентом (пирофосфат натрия или метанол) и последующей комплексной механической обработкой, включающей перемешивание, ультразвуковую обработку и центрифугирование.

В каждом случае дополнительно проводили серию из 10 промывочных процедур. Численность бактерий регистрировали с помощью проточной цитометрии, предварительно окрасив пробы флуорохромом SYBR Green I.

В результате проведённых исследований оказалось: как без химической обработки, так и при использовании пирофосфата натрия или метанола первично из культуральной суспензии (старт) вымывалось от 14,8 до 45,9 % бактериальных клеток [в среднем $(27,1 \pm 9,0) \%$]. После серии из 3 промывок количество микроорганизмов достоверно (парный t -тест; $p < 0,05$) увеличивалось до 82,0–94,3 % [в среднем $(88,9 \pm 6,3) \%$] (рис. 1А–В).

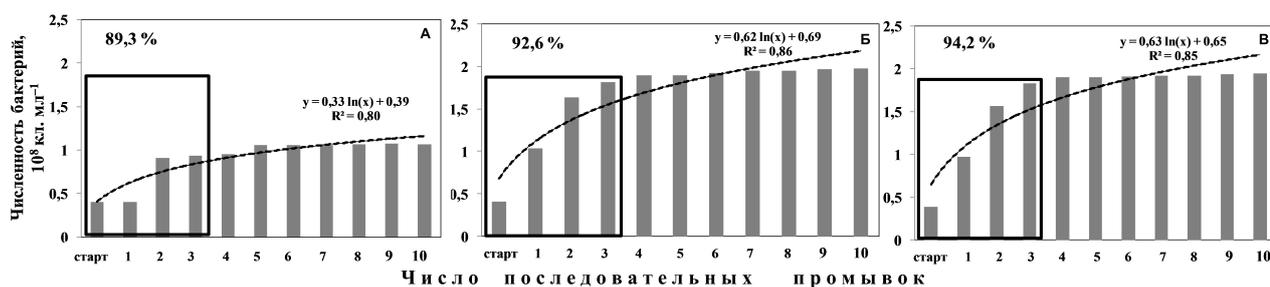


Рис. 1. Начальная численность бактерий (старт) и численность после промывок (1–10) в суспензии *Arthrospira platensis* после окраски SYBR Green I и подсчёта клеток с помощью проточной цитометрии (стационарная стадия роста коллекционной культуры *A. platensis*, накопительное культивирование): А — без химической обработки (только перемешивание и центрифугирование); Б — после обработки метанолом, перемешивания, ультразвуковой обработки и центрифугирования; В — после обработки пирофосфатом натрия, перемешивания, ультразвуковой обработки и центрифугирования

Fig. 1. Initial bacterial abundance (старт) and abundance after washes (1–10) in *Arthrospira platensis* suspension after staining with SYBR Green I and cell counting by flow cytometry (*A. platensis* collection culture at the stationary phase, batch cultivation): А, without chemical treatment (stirring and centrifugation only); Б, after exposure to methanol, stirring, ultrasonic treatment, and centrifugation; В, after exposure to sodium pyrophosphate, stirring, ultrasonic treatment, and centrifugation

При увеличении количества промывок до 4–10 бактерии продолжали вымываться из осадка, однако разница между «потенциальной» кумулятивной численностью клеток в последующих промывках была недостоверной (парный t -тест; $p > 0,05$). Так, без применения химического реагента (только перемешивание и центрифугирование) из суспензии *A. platensis* извлекалось ещё 11 % сопутствующих бактерий. При использовании пирофосфата натрия или метанола и при последующей комплексной механической обработке (перемешивание, ультразвуковая обработка и центрифугирование) вымывалось дополнительно 6–7 % микроорганизмов. Конечно, даже после 10 промывочных процедур не все бактерии вымывались из осадка, некоторые из них оставались связанными с частицами, однако их количество было незначительным и достаточно постоянным, так что этим можно было пренебречь.

В целом в этой предварительной серии экспериментов общая численность бактерий в суспензии *A. platensis* без химической обработки (только центрифугирование) составила в среднем $(1,24 \pm 0,21) \times 10^8$ кл.·мл⁻¹; при использовании пирофосфата натрия или метанола, ультразвуковой обработке и центрифугировании она увеличилась до $(2,10 \pm 0,50) \times 10^8$ кл.·мл⁻¹. Таким образом, в случае предварительной физико-химической подготовки пробы эффективность высвобождения клеток была в среднем в 1,8 раза выше. В дальнейшем (второй этап работ) мы использовали протокол, включающий экспозицию с химическим реагентом (метанолом), перемешивание, ультразвуковую обработку и центрифугирование.

На втором этапе исследования была проведена апробация физико-химической обработки (использование метанола, перемешивание, ультразвуковая обработка и центрифугирование) культуры *A. platensis* на различных стадиях её роста при определении количества сопутствующей микрофлоры с помощью проточной цитометрии. Численность ассоциированных бактерий в начале эксперимента составляла $6,7 \times 10^6$ кл.·мл⁻¹; по мере роста культуры *A. platensis* количество бактерий постепенно увеличивалось в 18–25 раз, до значений от $1,5 \times 10^8$ до $2,2 \times 10^8$ кл.·мл⁻¹, в среднем составляя $(0,9 \pm 0,6) \times 10^8$ кл.·мл⁻¹ (рис. 2).

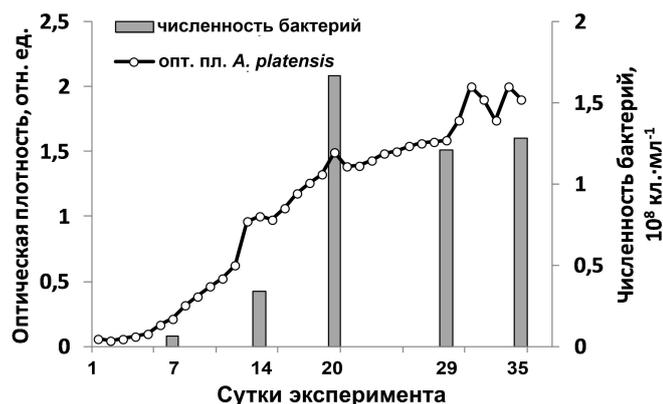


Рис. 2. Численность сопутствующей микрофлоры на различных этапах культивирования *Arthrospira platensis* после предварительной физико-химической обработки суспензии (добавление метанола, перемешивание, ультразвуковая обработка и центрифугирование), окраски SYBR Green I и подсчёта клеток с помощью проточной цитометрии

Fig. 2. Abundance of associated microflora at different stages of *Arthrospira platensis* cultivation after preliminary physical and chemical treatment of suspension (exposure to methanol, stirring, ultrasonic treatment, and centrifugation) followed by staining with SYBR Green I and cell counting by flow cytometry

Контроль цитометрических измерений проводили с помощью микроскопических исследований, которые преследовали две цели. Так, при использовании ЛМ мы проконтролировали, что в супернатанте (после пробоподготовки) содержались бактерии и именно они попадали в капилляр цитометра. Благодаря СЭМ была детализирована морфоструктура бактериального ассоциата. Нами показано, что при отсутствии химической обработки суспензии цианобактерий (в случае использования только центрифугирования) на микроскопические препараты часто попадали фрагменты трихом *A. platensis*. Это усложняло визуализацию клеток бактерий (в случае СЭМ) и делало крайне затруднительным просмотр препарата (в случае ЛМ) из-за сильной автофлуоресценции цианобактерий и быстрого «выгорания» поля зрения.

Наиболее «чистыми» от трихом цианобактерий были препараты, прошедшие предварительную комплексную пробоподготовку — экспозицию с метанолом, перемешивание, ультразвуковую обработку и центрифугирование. На рис. 3А отчётливо видно, что в микрофлоре из суспензии *A. platensis* на стационарной стадии роста культуры преобладали палочки. С помощью СЭМ была детально исследована морфологическая структура сопутствующей микрофлоры и подтверждено доминирование палочковидных, наличие извитых и округлых форм [Лабораторный практикум, 2020; Шлегель, 1987] (рис. 3Б).

В сопутствующем микробиальном сообществе на стационарной стадии роста культуры *A. platensis* доминировали крупные палочковидные клетки (67,2 % от общего числа просчитанных клеток) объёмом $(0,12 \pm 0,01)$ мкм³. Длина клеток изменялась от 0,46 до 7,18 мкм, ширина варьировала от 0,11 до 0,94 мкм. Вклад извитых форм (спириллы и вибрионы) объёмом $(0,07 \pm 0,01)$ мкм³, длиной 0,11–11,04 мкм и шириной 0,05–0,33 мкм составлял 30,2 %.

Ещё реже (в 2,6 % случаев) встречались округлые формы диаметром 0,19–0,55 мкм и объёмом $(0,03 \pm 0,01)$ мкм³ (табл. 1, рис. 3А, Б). В среднем объём бактериальной клетки, рассчитанный по промерам 475 клеток, составлял $(0,10 \pm 0,01)$ мкм³, изменяясь от 0,001 до 1,03 мкм³.

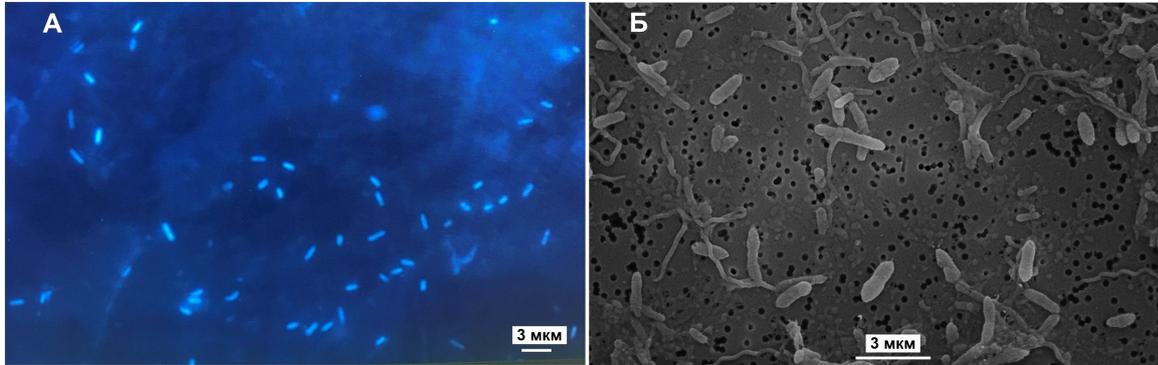


Рис. 3. Микрофлора, сопутствующая культуре *Arthrospira platensis* (стационарная стадия роста, накопительное культивирование) после физико-химической обработки (экспозиция с метанолом, перемешивание, ультразвуковая обработка и центрифугирование): А — по данным люминесцентной микроскопии после окраски флуорохромом DAPI; Б — по данным сканирующей электронной микроскопии

Fig. 3. Microflora associated with *Arthrospira platensis* culture (stationary phase, batch cultivation) after physical and chemical treatment (exposure to methanol, stirring, ultrasonic treatment, and centrifugation): А, according to fluorescence microscopy data after staining with DAPI fluorochrome; Б, according to scanning electron microscopy data

Таблица 1. Морфологические показатели микрофлоры, ассоциированной с культурой *Arthrospira platensis* (стационарная стадия роста, накопительное культивирование) по данным сканирующей электронной микроскопии

Table 1. Morphological parameters of microflora associated with *Arthrospira platensis* culture (stationary phase, batch cultivation) according to scanning electron microscopy data

Морфотип	% встречаемости	Размеры, мкм		Объём, мкм ³
		длина/диаметр	ширина	
Палочки	67,2	$1,35 \pm 0,07$	$0,31 \pm 0,01$	$0,12 \pm 0,01$
		0,46–7,18	0,11–0,94	0,04–1,03
Извитые формы	30,2	$4,76 \pm 0,39$	$0,13 \pm 0,009$	$0,07 \pm 0,01$
		0,11–11,04	0,05–0,33	0,004–0,35
Кокки	2,6	$0,36 \pm 0,05$	–	$0,03 \pm 0,01$
		0,19–0,55		0,0004–0,09

Примечание: над чертой — среднее значение \pm стандартное отклонение; под чертой — диапазон (min–max).

Note: above the line, mean \pm standard deviation; under the line, range (min–max).

Учитывая, что пробоподготовка для СЭМ являлась достаточно «жёсткой» (обработка фиксатором, дегидратация в этаноле, сушка в критической точке, напыление), мы, как отмечено выше, использовали поправочный коэффициент «усушки» клеток 1,6 [Потапова, Королевская, 1991; Сажин и др., 1987]. Таким образом, полученный нами средний объём бактериальной клетки в культуре цианобактерий, $(0,10 \pm 0,009)$ мкм³, был скорректирован до $(0,16 \pm 0,02)$ мкм³. С учётом содержания углерода в бактериальных клетках (11 % от сырой биомассы) [Троицкий, Сорокин, 1967] и средней численности бактерий, установленной по данным проточной цитометрии $[(1,39 \pm 0,28) \times 10^8 \text{ кл.}\cdot\text{мл}^{-1}]$, биомасса микрофлоры, сопутствующей культуре *A. platensis*, составляла 0,022 г·л⁻¹. Кроме того, расчёт биомассы был проведён с использованием коэффициента $2,0 \times 10^{-14}$ г С·кл.⁻¹ [Lee, Furman, 1987] и той же численности бактерий, и биомасса ассоциированных с культурой *A. platensis* бактерий составила 0,025 г·л⁻¹.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно материалам различных руководств по выращиванию *A. platensis*, в неаксеничных культурах обычно содержится от 3×10^4 до $1,6 \times 10^6$ кл.·мл⁻¹ (табл. 2) [Тархова, 2005; Хадад и др., 1990; Falquet, Hurni, 2006; Wu, Pond, 1981]. Однако указанные исследования были выполнены классическими микробиологическими методами посевов бактерий на питательные среды, а известно, что не все бактерии способны расти на средах [ZoBell, 1943].

Таблица 2. Численность бактерий, ассоциированных с различными неаксеничными альгокультурами (средние величины приведены с доверительными интервалами)

Table 2. Abundance of bacteria associated with different non-axenic algal cultures (mean values are given with confidence intervals)

Альгокультура	Численность бактерий, кл.·мл ⁻¹	Метод	Источник
<i>Arthrospira platensis</i>	от 3×10^4 до 6×10^5	посевы на чашках	Тархова, 2005; Хадад и др., 1990; Falquet, Hurni, 2006; Wu, Pond, 1981
Различные штаммы <i>Arthrospira platensis</i>	от $2,1 \times 10^6$ до $1,3 \times 10^7$	окраска DAPI, ЛМ	Shiraishi, 2015
<i>Scenedesmus obliquus</i>	от $1,1 \times 10^7$ до $1,5 \times 10^7$	окраска DAPI, ЛМ	Danger et al., 2007
<i>Pavlova lutheri</i> , <i>Platymonas suecica</i>	$(5,1 \pm 3,6) \times 10^6$, $(1,1 \pm 0,4) \times 10^7$	окраска акридином оранжевым, ЛМ	Nicolas et al., 1989
<i>Chlorella vulgaris</i> , <i>Platymonas viridis</i> , <i>Dunaliella salina</i> , <i>Isochrysis galbana</i> , <i>Thalassiosira weissflogii</i>	от 10^5 до 10^7	окраска SYBR Green I, ПЦ	Рауэн и др., 2011
<i>Arthrospira platensis</i> на различных стадиях роста культуры	от $6,7 \times 10^6$ до $1,7 \times 10^8$, $(0,9 \pm 0,6) \times 10^8$	обработка метанолом, УЗ, ЦФ; окраска SYBR Green I, ПЦ, СЭМ	данное исследование

Примечание: ЛМ — люминесцентная микроскопия; ПЦ — проточная цитометрия; УЗ — ультразвуковая обработка; ЦФ — центрифугирование; СЭМ — сканирующая электронная микроскопия.

Note: ЛМ, fluorescence microscopy; ПЦ, flow cytometry; УЗ, ultrasonic treatment; ЦФ, centrifugation; and СЭМ, scanning electron microscopy.

Именно поэтому в настоящем исследовании использован более точный и современный способ регистрации обилия микроорганизмов — проточная цитометрия после окраски флуорохромом повышенной яркости SYBR Green I. Отметим, что увеличению эффективности высвобождения бактерий способствовали предварительная физико-химическая пробоподготовка и серии промывочных процедур. Это согласуется с мнением авторов, которые изучают с помощью аналогичных методов численность микроорганизмов в пробах, содержащих большое количество частиц различной природы. Так, для донных осадков эффективность высвобождения бактерий из грунта на старте и после трёх промывок составляла 60–95 % от «потенциальной» кумулятивной численности микроорганизмов [Danovaro, Middelboe, 2010; Rylkova et al., 2019; Siem-Jørgensen et al., 2008]. Для микрофлоры, ассоциированной с культурой *A. platensis* (настоящее исследование), получены близкие показатели — 82,0–94,3 %. Промывки несколько увеличивали время обработки проб, но обеспечивали максимально полный учёт клеток.

Полученные нами количественные характеристики ассоциированной микрофлоры на различных фазах роста цианобактерий, от $6,7 \times 10^6$ до $1,7 \times 10^8$ кл.·мл⁻¹, согласуются с данными, описанными в литературе для альгокультур, при регистрации клеток бактерий с помощью люминесцентного микроскопа или проточного цитометра (табл. 2). Для различных штаммов

A. platensis численность ассоциированных бактерий составляла от $2,1 \times 10^6$ до $1,3 \times 10^7$ кл.·мл⁻¹ (при исследовании с помощью ЛМ после окраски DAPI) [Shiraishi, 2015]. Для *S. obliquus* (ЛМ, DAPI) количество микроорганизмов варьировало от $1,1 \times 10^7$ до $1,5 \times 10^7$ кл.·мл⁻¹ [Danger et al., 2007]. В культурах *Pavlova lutheri* и *Platymonas suecica* содержалось $(5,1 \pm 3,6) \times 10^6$ и $(1,1 \pm 0,4) \times 10^7$ кл.·мл⁻¹ соответственно (ЛМ, акридиновый оранжевый) [Nicolas et al., 1989]. Т. Рауэн с соавторами [2011] (по данным проточной цитометрии после окраски SYBR Green I) показано, что численность микрофлоры, сопутствующей культурам *C. vulgaris*, *P. viridis*, *D. salina*, *I. galbana* и *T. weissflogii*, составляла от 10^5 до 10^7 кл.·мл⁻¹.

Таким образом, использованный нами подход предварительной физико-химической подготовки суспензии (экспозиция с метанолом, перемешивание, ультразвуковая обработка и центрифугирование) вполне применим для изучения микрофлоры, ассоциированной с *A. platensis*, при регистрации количества бактерий с помощью проточной цитометрии после окраски SYBR Green I.

Известно, что для расчёта биомассы микрофлоры необходимо знать не только численность микроорганизмов, но и их объём (а значит, линейные размеры клеток), или использовать наиболее часто предлагаемые в литературе переходные коэффициенты, например в диапазоне от $1,7 \times 10^{-14}$ до $2,0 \times 10^{-14}$ г С·кл.⁻¹ [Alongi, 1988; Lee, Furman, 1987].

Оказалось, что применённые нами методы предварительной пробоподготовки (экспозиция с метанолом, перемешивание, ультразвуковая обработка и центрифугирование) суспензии цианобактерий существенно улучшали качество микроскопических препаратов. Однако следует учитывать, что для любого вида микроскопии клетки бактерий проходят дополнительные процедуры обработки. В случае световой микроскопии и ЛМ, кроме фиксации, осуществляются окраска, фильтрация и сушка образца; при этом каждый этап может приводить к деформации и сжатию клеток. Известно, что после фиксации формалином и окраски клеток бактерий эритрозином происходило их «усыхание» в 1,3–2,5 раза (в среднем в 1,6 раза) [Потапова, Королевская, 1991; Сажин и др., 1987; Троицкий, Сорокин, 1967]. Применение флуорохромных красителей и ЛМ (когда нет этапа высушивания препарата) минимизировало искажение линейных размеров, при этом недостатком являлось быстрое выгорание фона (в случае использовании акридина оранжевого). Кроме того, объём бактерий, окрашенных DAPI, составлял 59 % объёма клеток, окрашенных акридином оранжевым [Posch et al., 2001; Suzuki et al., 1993]. Отметим, что промеры и определение морфологической принадлежности бактерий зачастую находятся на грани разрешающей способности оптических микроскопов.

СЭМ, позволяющая увеличить изображение более чем в 1000 раз, существенно снижает погрешности, которые связаны с измерениями клеток и с определением их морфотипов. Однако ещё более «жёсткая» подготовка образца для сканирующего электронного микроскопа (дегидратация в этаноле/ацетоне, последующая сушка в критической точке и напыление) тоже может приводить к деформации клеток. Известно, что при исследовании с помощью СЭМ происходит занижение «истинных» линейных размеров бактерий на 11–37 % (в среднем на 24 %) по сравнению с таковыми при анализе с помощью ЛМ [Fuhrman, 1981]. В таком случае средний объём бактериальной клетки должен быть скорректирован — увеличен в 2,5 раза: это верхний предел коэффициента «усушки», предложенный отечественными авторами [Потапова, Королевская, 1991; Сажин и др., 1987; Троицкий, Сорокин, 1967].

В данном исследовании при расчётах объёма клеток и биомассы микроорганизмов мы применяли среднюю величину коэффициента «усушки» бактериальных клеток 1,6 [Потапова, Королевская, 1991; Сажин и др., 1987] и оперировали значением содержания углерода в бактериальных клетках 11 % от сырой биомассы [Троицкий, Сорокин, 1967]. Интересно, что рассчитанная таким образом биомасса микрофлоры, сопутствующей культуре *A. platensis* ($0,022$ г·л⁻¹), была близка к биомассе, определённой с использованием переходного коэффициента $2,0 \times 10^{-14}$ г С·кл.⁻¹ ($0,025$ г·л⁻¹) [Lee, Furman, 1987].

Как мы указывали ранее для морского бактериопланктона [Рылькова, Поликарпов, 2021], при детальном изучении морфологической структуры микробиального сообщества необходимо определение линейных размеров бактериальных клеток. Однако при отсутствии данных по непосредственным промерам клеток при расчётах биомассы допустимо использование переходных коэффициентов [Alongi, 1988; Lee, Furman, 1987].

Выводы:

1. При определении численности микрофлоры, ассоциированной с *Arthrospira (Spirulina) platensis*, предложено использовать комплексную физико-химическую пробоподготовку культуральной суспензии (обработка метанолом, перемешивание, ультразвуковая обработка и центрифугирование). Из культуры цианобактерий изначально извлекалось в среднем $(27,1 \pm 3,9) \%$ «потенциальной» кумулятивной численности бактерий. При последующих трёх промывках количество микроорганизмов достоверно увеличивалось в среднем до $(88,9 \pm 6,3) \%$ (парный *t*-тест; $p < 0,05$). Далее в осадке, состоящем из трихом *A. platensis*, количество микроорганизмов оставалось незначительным, 6–7 %, и этим можно было пренебречь.
2. Оптимальным методом регистрации численности сопутствующих культуре *A. platensis* бактерий являлась проточная цитометрия после окраски пробы флуорохромом повышенной яркости SYBR Green I. Численность бактериального ассоциата на разных стадиях роста *A. platensis* изменялась в пределах от $6,7 \times 10^6$ до $1,7 \times 10^8$ кл.·мл⁻¹, в среднем составляя $(0,9 \pm 0,6) \times 10^8$ кл.·мл⁻¹. Это сопоставимо с величинами численности бактерий, сопутствующих другим неаксеничным альгокультурам.
3. По данным сканирующей электронной микроскопии, на стационарной стадии роста *A. platensis* в сообществе сопутствующей микрофлоры доминировали (67,2 %) крупные палочковидные клетки; вклад извитых форм составлял 30,2 %; округлые формы встречались в 2,6 % случаев. Средний объём бактериальной клетки с учётом коэффициента «усушки» — $(0,16 \pm 0,02)$ мкм³.
4. Биомасса микроорганизмов в культуре *A. platensis* по «истинным» промерам клеток и при использовании коэффициента $2,0 \times 10^{-14}$ г С·кл.⁻¹ составила 0,022 и 0,025 г·л⁻¹ соответственно, а значит, для расчёта биомассы бактерий при отсутствии данных по линейным размерам клеток вполне допустимо применение известных переходных коэффициентов.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам «Комплексное исследование экологических и физиолого-биохимических особенностей микроводорослей различных таксономических групп при адаптации к меняющимся условиям среды» (№ гос. регистрации 124021300070-2) и «Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов» (№ гос. регистрации 124022400152-1).

Благодарность. Авторы признательны Е. А. Зубак, инженеру НОЦКП «Спектрометрия и хроматография» ФИЦ ИнБЮМ, за помощь в работе на проточном цитометре, а также анонимным рецензентам за замечания и рекомендации, позволившие повысить качество статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Борисова Е. В. Видовой состав бактерий, сопутствующих микроводорослям в культуре (обзор литературы) // *Альгология*. 1996. Т. 6, № 3. С. 303–313. [Borisova E. V. Species composition of bacteria attendant to microalgae in culture (literary review). *Al'gologiya*, 1996, vol. 6, no. 3, pp. 303–313. (in Russ.)]
2. Звягинцев Д. Г. Оценка количества микроорганизмов в почвах разных типов // *Микроорганизмы в сельском хозяйстве* : труды II Межвузовской научной конференции 1968 г. Москва : Издательство Московского университета, 1970. С. 227–229. [Zvyagintsev D. G. Otsenka kolichestva mikroorganizmov v pochvakh raznykh tipov. In: *Mikroorganizmy v sel'skom khozyaistve* : trudy II Mezhvuzovskoi nauchnoi konferentsii

- 1968 g. Moscow : Izdatel'stvo Moskovskogo universiteta, 1970, pp. 227–229. (in Russ.)]
3. Игнатенко М. Е., Немцева Н. В. Механизмы взаимодействия автотрофного и гетеротрофного компонентов в альгобактериальных сообществах // *Бюллетень Оренбургского научного центра УрО РАН*. 2012. № 3. С. 1–10. [Ignatenko M. E., Nemtseva N. V. Mechanisms of interaction of autotrophic and heterotrophic components in algal bacterial communities. *Byulleten' Orenburgskogo nauchnogo tsentra UrO RAN*, 2012, no. 3, pp. 1–10. (in Russ.)]
 4. Каленик Т. К., Добрынина Е. В., Остапенко В. М., Тори Я., Хироми Ю. Исследование пигментов сине-зелёной водоросли спирулины платенсис для практического использования в технологиях кондитерских изделий // *Вестник Воронежского государственного университета инженерных технологий*. 2019. Т. 81, № 2. С. 170–176. [Kalenik T. K., Dobrynina E. V., Ostapenko V. M., Torii Y., Hiromi J. Research of pigments of blue-green algae *Spirulina platensis* for practical use in confectionery technology. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta inzhenernykh tekhnologii*, 2019, vol. 81, no. 2, pp. 170–176. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.20914/2310-1202-2019-2-170-176>
 5. Кублановская А. А. *Микробные сообщества каротиногенной микроводоросли Haematococcus lacustris (Girod-Chantrons) Rostafinski (Chlorophyta) в природе и при культивировании* : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.01. Москва, 2019. 130 с. [Kublanovskaya A. A. *Mikrobnnye soobshchestva karotinogennoi mikrovodorosli Haematococcus lacustris (Girod-Chantrons) Rostafinski (Chlorophyta) v prirode i pri kultivirovanii*. [dissertation]. Moscow, 2019, 130 p. (in Russ.)]
 6. *Лабораторный практикум по общей микробиологии* / В. В. Слизень, Е. Ю. Кирильчик, Ж. Г. Шабан и др. ; 5-е изд. Минск : БГМУ, 2020. 80 с. [*Laboratory Workbook in General Microbiology* / V. V. Slizen, E. Yu. Kirilchik, Zh. G. Shaban et al. ; 5th ed. Minsk : BGMU, 2020, 80 p. (in Russ.)]
 7. Потапова Н. А., Королевская Т. В. К методике определения биомассы бактериальных клеток // *Гидробиологический журнал*. 1991. Т. 27, № 1. С. 83–88. [Potapova N. A., Korolevskaya T. V. On procedure to determine biomass of bacterial cells. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1991, vol. 27, no. 1, pp. 83–88. (in Russ.)]
 8. Пуговкин Д. В. *Эпифитные бактериоценозы Fucus vesiculosus L. Баренцева моря и их роль в деградации нефтяных загрязнений* : дис. ... канд. биол. наук : 25.00.28. Мурманск, 2016. 138 с., 146 с. с прилож. [Pugovkin D. V. *Epifitnye bakteriotsenozy Fucus vesiculosus L. Barentseva morya i ikh rol' v degradatsii neftyanykh zagryaznenii*. [dissertation]. Murmansk, 2016, 138 p., 146 p. with suppl. (in Russ.)]
 9. Рауэн Т. В., Ханайченко А. Н., Муханов В. С. Влияние микроводорослей и их фильтратов на численность бактерий в среде выращивания камбалы калкана // *Морской экологический журнал*. 2011. Т. 10, № 3. С. 48–56. [Rauen T. V., Khanaichenko A. N., Mukhanov V. S. Effect of microalgae and their filtrates on bacterial abundance in the rearing environment of the Black Sea turbot. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2011, vol. 10, no. 3, pp. 48–56. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1171>
 10. Романенко В. И., Добрынин Э. Г. Определение удельного веса сухих бактериальных клеток *Pseudomonas denitrificans* // *Биология внутренних вод* : информационный бюллетень. 1973. № 16. С. 6–8. [Romanenko V. I., Dobyinin E. G. Determination of specific gravity of dry bacterial cells of *Pseudomonas denitrificans*. *Biologiya vnutrennikh vod* : informatsionnyi byulleten', 1973, no. 16, pp. 6–8. (in Russ.)]
 11. Рылькова О. А., Поликарпов И. Г. Сезонная динамика и пространственное распределение структурных показателей бактериопланктонного сообщества бухты Севастопольская (Крым, Чёрное море) // *Морской биологический журнал*. 2021. Т. 6, № 1. С. 82–101. [Rylkova O. A., Polikarpov I. G. Seasonal dynamics and spatial distribution of structural indicators of the bacterioplankton community of the Sevastopol Bay (the Black Sea). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2021, vol. 6, no. 1, pp. 82–101. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2021.06.1.07>
 12. Сажин А. Ф., Мицкевич И. Н., Поглазова М. Н. Изменение размеров клеток бактериопланктона при фиксации и окрашивании // *Океанология*. 1987. Т. 27, № 1. С. 142–145. [Sazhin A. F., Mitskevich I. N., Poglazova M. N. Effect of fixation and staining on bacterial cell size characteristics. *Okeanologiya*, 1987, vol. 27, no. 1, pp. 142–145. (in Russ.)]

13. Тархова Э. П. Микроорганизмы, сопутствующие *Spirulina platensis* в накопительной культуре // *Экология моря*. 2005. Т. 70. С. 49–52. [Tarhova E. P. Microorganisms associated with *Spirulina platensis* (Nordst.) in accumulated culture. *Ekologiya morya*, 2005, vol. 70, pp. 49–52. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4705>
14. Троицкий А. С., Сорокин Ю. И. К методике расчёта биомассы бактерий в водоёмах // *Труды Института биологии внутренних вод*. 1967. Вып. 15. С. 85–90. [Troitsky A. S., Sorokin Yu. I. K metodike rascheta biomassy bakterii v vodoe-makh. *Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod*, 1967, iss. 15, pp. 85–90. (in Russ.)]
15. Хадад Р. И., Багдасарян С. Н., Давидян Т. С., Африкян Э. К. Микроводоросль спирулина и её микрофлора // *Биологический журнал Армении*. 1990. Т. 43, № 3. С. 235–239. [Khadad R. I., Bagdasaryan S. N., Davidyan T. S., Afrikyan E. K. Mikrovodorosl' spirulina i ee mikroflora. *Biologicheskii zhurnal Armenii*, 1990, vol. 43, no. 3, pp. 235–239. (in Russ.)]. <https://arar.sci.am/publication/258206>
16. Шлегель Г. *Общая микробиология* : пер. с нем. Москва : Мир, 1987. 567 с. [Schlegel H. G. *Allgemeine Mikrobiologie* : transl. from German. Moscow : Mir, 1987, 567 p. (in Russ.)]
17. Alongi D. M. Bacterial productivity and microbial biomass in tropical mangrove sediments. *Microbial Ecology*, 1988, vol. 15, iss. 1, pp. 59–79. <https://doi.org/10.1007/BF02012952>
18. Ashen J. B., Goff L. J. Molecular and ecological evidence for species specificity and coevolution in a group of marine algal-bacterial symbioses. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, vol. 66, no. 7, pp. 3024–3030. <https://doi.org/10.1128/aem.66.7.3024-3030.2000>
19. Bratbak G. Microscope methods for measuring bacterial biovolume: Epifluorescence microscopy, scanning electron microscopy, and transmission electron microscopy. In: *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology* / P. F. Kemp, J. J. Cole, B. F. Sherr, E. B. Sherr (Eds). Boca Raton : CRC Press, 1993, chap. 36, pp. 309–318. <https://doi.org/10.1201/9780203752746>
20. Danger M., Oumarou C., Benest D., Lacroix G. Bacteria can control stoichiometry and nutrient limitation of phytoplankton. *Functional Ecology*, 2007, vol. 21, iss. 2, pp. 202–210. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01222.x>
21. Danovaro R., Dell'Anno A., Trucco A., Serresi M., Vanucci S. Determination of virus abundance in marine sediments. *Applied and Environmental Microbiology*, 2001, vol. 67, no. 3, pp. 1384–1387. <https://doi.org/10.1128/aem.67.3.1384-1387.2001>
22. Danovaro R., Middelboe M. Separation of free virus particles from sediments in aquatic systems. In: *Manual of Aquatic Viral Ecology* / S. W. Wilhelm, M. G. Weinbauer, C. A. Suttle (Eds). Waco, TX : American Society of Limnology and Oceanography, 2010, chap. 8, pp. 74–81.
23. Falquet J., Hurni J. P. *Spiruline, Aspects Nutritionnels*. [Sterling, VA] : Antenna Technologies, 2006, 41 p. (in French).
24. Faucher O., Coupal B., Leduy A. Utilization of sea water-urea as a culture medium for *Spirulina maxima*. *Canadian Journal of Microbiology*, 1979, vol. 25, no. 6, pp. 752–759. <https://doi.org/10.1139/m79-109>
25. Frischer M. E., Danforth J. M., Newton Healy M. A., Saunders F. M. Whole-cell versus total RNA extraction for analysis of microbial community structure with 16S rRNA-targeted oligonucleotide probes in salt marsh sediments. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, vol. 66, no. 7, pp. 3037–3043. <https://doi.org/10.1128/aem.66.7.3037-3043.2000>
26. Fuhrman J. A. Influence of method on the apparent size distribution of bacterioplankton cells: Epifluorescence microscopy compared to scanning electron microscopy. *Marine Ecology Progress Series*, 1981, vol. 5, no. 1, pp. 103–106.
27. Hobbie J. E., Daley R. J., Jasper S. Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Applied and Environmental Microbiology*, 1977, vol. 33, no. 5, pp. 1225–1228. <https://doi.org/10.1128/aem.33.5.1225-1228.1977>
28. Hoff K. A. Rapid and simple method for double staining of bacteria with 4',6-diamidino-2-phenylindole and fluorescein isothiocyanate-labeled antibodies. *Applied and Environmental Microbiology*, 1988, vol. 54, no. 12, pp. 2949–2952. <https://doi.org/10.1128/aem.54.12.2949-2952.1988>
29. Jung F., Braune S., Jung C. H. G., Krüger-Genge A., Waldeck P., Petrick I., Küpper J.-H. L. Lipophilic and hydrophilic compounds from *Arthrospira platensis* and its effects on tissue

- and blood cells – an overview. *Life*, 2022, vol. 12, iss. 10, art. no. 1497 (21 p.). <https://doi.org/10.3390/life12101497>
30. Kallmeyer J., Smith D. C., Spivack A. J., D'Hondt S. New cell extraction procedure applied to deep subsurface sediments. *Limnology and Oceanography: Methods*, 2008, vol. 6, iss. 6, pp. 236–245. <https://doi.org/10.4319/lom.2008.6.236>
31. Kharchuk I. A., Rylkova O. A., Beregovaya N. M. State of cyanobacteria *Arthrospira platensis* and of associated microflora during long-term storage in the state of anhydrobiosis. *Microbiology*, 2022, vol. 91, no. 6, pp. 704–712. <https://doi.org/10.1134/S0026261722601786>
32. Lee S., Furman J. A. Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Applied and Environmental Microbiology*, 1987, vol. 53, no. 6, pp. 1298–1303. <https://doi.org/10.1128/aem.53.6.1298-1303.1987>
33. Lindahl V., Bakken L. R. Evaluation of methods for extraction of bacteria from soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 1995, vol. 16, iss. 2, pp. 135–142. [https://doi.org/10.1016/0168-6496\(94\)00077-A](https://doi.org/10.1016/0168-6496(94)00077-A)
34. Lunau M., Lemke A., Walther K., Martens-Habbenha W., Simon M. An improved method for counting bacteria from sediments and turbid environments by epifluorescence microscopy. *Environmental Microbiology*, 2005, vol. 7, iss. 7, pp. 961–968. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00767.x>
35. Marie D., Partensky F., Jacquet S., Vaulot D. Enumeration and cell cycle analysis of natural populations of marine picoplankton by flow cytometry using the nucleic acid stain SYBR Green I. *Applied and Environmental Microbiology*, 1997, vol. 63, no. 1, pp. 186–193. <https://doi.org/10.1128/aem.63.1.186-193.1997>
36. Morono Y., Terada T., Masui N., Inagaki F. Discriminative detection and enumeration of microbial life in marine subsurface sediments. *The ISME Journal*, 2009, vol. 3, iss. 5, pp. 503–511. <https://doi.org/10.1038/ismej.2009.1>
37. Nicolas J. L., Robic E., Ansquer D. Bacterial flora associated with a trophic chain consisting of microalgae, rotifers and turbot larvae: Influence of bacteria on larval survival. *Aquaculture*, 1989, vol. 83, iss. 3–4, pp. 237–248. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(89\)90036-7](https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90036-7)
38. Noble R. T., Fuhrman J. A. Use of SYBR Green I for rapid epifluorescence counts of marine viruses and bacteria. *Aquatic Microbial Ecology*, 1998, vol. 14, no. 2, pp. 113–118.
39. Posch T., Loferer-Krößbacher M., Gao G., Alfreider A., Pernthaler J., Psenner R. Precision of bacterioplankton biomass determination: A comparison of two fluorescent dyes, and of allometric and linear volume-to-carbon conversion factors. *Aquatic Microbial Ecology*, 2001, vol. 25, no. 1, pp. 55–63.
40. Ramanan R., Kang Z., Kim B.-H., Cho D.-H., Jin L., Oh H.-M., Kim H.-S. Phycosphere bacterial diversity in green algae reveals an apparent similarity across habitats. *Algal Research*, 2015, vol. 8, pp. 140–144. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2015.02.003>
41. Rylkova O. A., Gulina S. B., Pimenov N. V. Determination of the total microbial abundance in Black Sea bottom sediments using flow cytometry. *Microbiology*, 2019, vol. 88, iss. 6, pp. 700–708. <https://doi.org/10.1134/S0026261719060158>
42. Sapp M., Schwaderer A. S., Wiltshire K. H., Hoppe H.-G., Gerdtz G., Wichels A. Species-specific bacterial communities in the phycosphere of microalgae? *Microbial Ecology*, 2007, vol. 53, iss. 4, pp. 683–699. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9162-5>
43. Seymour J. R., Amin S. A., Raina J.-B., Stocker R. Zooming in on the phycosphere: The ecological interface for phytoplankton–bacteria relationships. *Nature Microbiology*, 2017, vol. 2, art. no. 17065 (12 p.). <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2017.65>
44. Shiraishi H. Association of heterotrophic bacteria with aggregated *Arthrospira platensis* exopolysaccharides: Implications in the induction of axenic cultures. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2015, vol. 79, iss. 2, pp. 331–341. <https://doi.org/10.1080/09168451.2014.972333>
45. Siem-Jørgensen M., Glud R. N., Middelboe M. Viral dynamics in a coastal sediment: Seasonal pattern, controlling factors and relations to the pelagic–benthic coupling. *Marine Biology Research*, 2008, vol. 4, iss. 3, pp. 165–179, suppl. material. <https://doi.org/10.1080/17451000801888718>
46. Solomonova E., Shoman N., Akimov A., Rylkova O., Meger Ya. Application of confocal microscopy and flow cytometry to identify physiological responses of *Prorocentrum micans* to the herbicide glyphosate. *Marine*

- Environmental Research*, 2024, vol. 196, art. no. 106417 (8 p.). <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2024.106417>
47. Suzuki M. T., Sherr E. B., Sherr B. F. DAPI direct counting underestimates bacterial abundances and average cell size compared to AO direct counting. *Limnology and Oceanography*, 1993, vol. 38, iss. 7, pp. 1566–1570. <https://doi.org/10.4319/lo.1993.38.7.1566>
 48. Velji M. I., Albright L. J. Microscopic enumeration of attached marine bacteria of seawater, marine sediment, fecal matter, and kelp blade samples following pyrophosphate and ultrasound treatments. *Canadian Journal of Microbiology*, 1986, vol. 32, no. 2, pp. 121–126. <https://doi.org/10.1139/m86-024>
 49. Weinbauer M. G., Beckmann C., Höfle M. G. Utility of green fluorescent nucleic acid dyes and aluminum oxide membrane filters for rapid epifluorescence enumeration of soil and sediment bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 1998, vol. 64, no. 12, pp. 5000–5003. <https://doi.org/10.1128/aem.64.12.5000-5003.1998>
 50. Wu J. F., Pond W. G. Amino acid composition and microbial contamination of *Spirulina maxima*, a blue-green alga, grown on the effluent of different fermented animal wastes. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 1981, vol. 27, iss. 1, pp. 151–159. <https://doi.org/10.1007/BF01611001>
 51. ZoBell C. E. The effect of solid surfaces upon bacterial activity. *Journal of Bacteriology*, 1943, vol. 46, no. 1, pp. 39–56. <https://doi.org/10.1128/jb.46.1.39-56.1943>

**SPECIFICS OF SAMPLE PREPARATION
OF ARTHROSPIRA (SPIRULINA) PLATENSIS CULTURE
IN THE STUDY OF ASSOCIATED MICROFLORA
BY FLOW CYTOMETRY AND SCANNING ELECTRON MICROSCOPY**

O. Rylkova, I. Kharchuk, A. Lelekov, V. Lishaev, and Ya. Zhondareva

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

In biotechnological research, it is important to control quantitative characteristics of associated microflora in algal cultures. With the aim of more complete detection and detailed study of associated microflora in *Arthrospira (Spirulina) platensis* culture, we applied methods of physical and chemical preparation of samples and subsequent investigation of a suspension by flow cytometry after cell staining with SYBR Green I fluorochrome and scanning electron microscopy. As shown, optimal sample preparation options were exposure to a reagent (sodium pyrophosphate or methanol), suspension stirring, ultrasonic treatment, centrifugation, and additional washing procedures. A mean of $(27.1 \pm 3.9) \%$ of “potential” cumulative bacterial abundance was initially extracted from a cyanobacterial culture. During the following three washes, abundance of microorganisms increased significantly and averaged $(88.9 \pm 6.3) \%$ (paired *t*-test; $p < 0.05$). Further, abundance of microorganisms in the sediment remained insignificant, 6–11%, and could be neglected. As shown, bacterial abundance at different stages of *A. platensis* cultivation changed from 6.7×10^6 to 1.7×10^8 cells·mL⁻¹. The morphological structure of associated microflora in *A. platensis* at the stationary phase was dominated by large rod-shaped cells (67.2%); the proportion of spiral forms was almost twice as low (30.2%); and spherical forms were even less common (2.6%). The mean bacterial cell volume was $(0.16 \pm 0.02) \mu\text{m}^3$, and biomass was 0.022–0.025 g·L⁻¹. The values obtained for indicators of associated microflora are comparable to those provided in literature for *A. platensis* and other algal cultures. The proposed methods of treatment of *A. platensis* suspension boosted the efficiency of bacterial separation, facilitated removal of fragments of cyanobacterial trichomes, detritus, and other particles in samples, and provided an opportunity to study associated microflora by flow cytometry and scanning electron microscopy.

Keywords: Cyanobacteria, *Arthrospira (Spirulina) platensis*, associated microflora, bacteria, microorganisms, bacterial abundance, bacterial biomass, sample preparation methods, cell desorption, physical and chemical treatment, ultrasonic treatment, fluorescence microscopy, scanning electron microscopy, flow cytometry

UDC 591.524.12(262.5+262.54)

**TAXONOMIC COMPOSITION
AND LONG-TERM DYNAMICS OF MEROPLANKTON ABUNDANCE
IN COASTAL WATERS OF THE TAMAN PENINSULA
(THE KERCH STRAIT, BLACK SEA)**

© 2024 **Zh. Selifonova¹ and O. Poltarukha²**

¹Admiral Ushakov Maritime State University, Novorossiysk, Russian Federation

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

E-mail: selifa@mail.ru

Received by the Editor 23.01.2024; after reviewing 31.03.2024;
accepted for publication 10.09.2024; published online 19.11.2024.

At the study site between the Taman Bay and the Bugazsky Liman, larvae of benthic invertebrates representing 47 taxa were identified: Polychaeta, 14; Cirripedia, 4; Phoronida, 1; Decapoda, 10; Bivalvia, 13; Gastropoda, 3; and Hydrozoa, 2. The highest meroplankton density (up to 30.6×10^3 ind.·m⁻³) against the backdrop of the lowest taxonomic diversity (17 taxa) was recorded in the semi-closed Taman Bay affected by the Sea of Azov waters. In June and July, meroplankton was chiefly represented by bivalves *Cerastoderma* sp. in the Taman Bay; by *Cerastoderma* sp. and *Spisula subtruncata* in the Tuzla Spit–Panagiya Cape; and by *S. subtruncata* and *Mytilaster lineatus* in the Zhelezny Rog Cape–Bugazsky Liman. Despite heavy shipping traffic and significant anthropogenic pollution of the study site, meroplankton density ensured sufficient reproductive potential of the area. In the seaport of Taman, a summer–autumn peak in abundance was registered (13×10^3 to 15.4×10^3 ind.·m⁻³) driven by mass release of larvae of bivalves *C. gallina* and *M. lineatus*; it is characteristic of the Black Sea waters. In the Kerch Strait, larval density of previously rare decapod *Upogebia pusilla* increased (0.24×10^3 ind.·m⁻³), and this confirms the necessity of further study of meroplankton biodiversity in the Taman Peninsula coastal waters.

Keywords: meroplankton, Taman Bay, Tuzla Spit–Panagiya Cape, Zhelezny Rog Cape–Bugazsky Liman, port of Taman

The Kerch Strait and adjacent coastal waters of the Black Sea are the zone of the heaviest shipping traffic and very intensive fishing [Fashchuk, Petrenko, 2008]. Transport-related pollution due to cargo transfers, oil spills, port operations in Taman, dumping of substratum, *etc.* leads to sedimentation, contamination of bottom sediments, and restructuring of zoobenthic taxonomic composition and diversity in the strait area and adjacent coastal waters of the Black Sea [Eremeev et al., 2008; Fashchuk et al., 2012; Golovkina, Nabozhenko, 2012]. As known, taxonomic composition, density, and abundance of benthic animal larvae (meroplankton) are among the main indicators of the state of benthos [Lisitskaya, 2017, 2018; Selifonova, 2012; Selifonova, Samyshev, 2022]. In 2018, autumn meroplankton community was investigated in the Kerch Strait and adjacent coastal waters of the Black Sea [Remizova, Teyubova, 2021]. However, there was no long-term monitoring of dynamics and changes in the meroplankton structure/composition and its current state in this area.

The aim of this study is to analyze the taxonomic composition and seasonal dynamics of meroplankton abundance in the Kerch Strait and adjacent Taman coastal waters of the Black Sea in a long-term perspective.

MATERIAL AND METHODS

The study area. The Taman Peninsula is located in the west of the Kuban Plain and washed by the Black Sea, Sea of Azov, and Kerch Strait connecting them (Fig. 1). The maximum depths at the entrance to the strait from the Black Sea exceed 18 m. In the strait, on the borderline of the Black Sea and Sea of Azov, there is a frontal zone with noticeable salinity gradients (from 11‰ in the north to 17‰ in the south) [Eremeev et al., 2003; Samyshev, 2004]. It is the area of specific distribution of planktonic and benthic communities.

The Taman Bay occupies the eastern coast of the Kerch Strait between the Chushka and Tuzla spits. It juts into the mainland for 16 km (width at the entrance is 8 km, and depth is up to 5 m). The Panagiya Cape is situated on the borderline of the Black Sea and Sea of Azov, on the Kerch Strait coast. This cape, about 30 m high, is a reef built by mosses. It has a much-indented coastline and is characterized by occurrence of numerous bays, coastal spits, estuaries, and mud volcanoes. The Zhelezny Rog Cape occupies the southern coast of the Taman Peninsula. The cape stretches for 1.3 km and is located at an altitude of 65 m above sea level. On the cape, there is the open-type port of Taman, with free water exchange with the open sea. The port is a transshipment point for land and sea transportation.

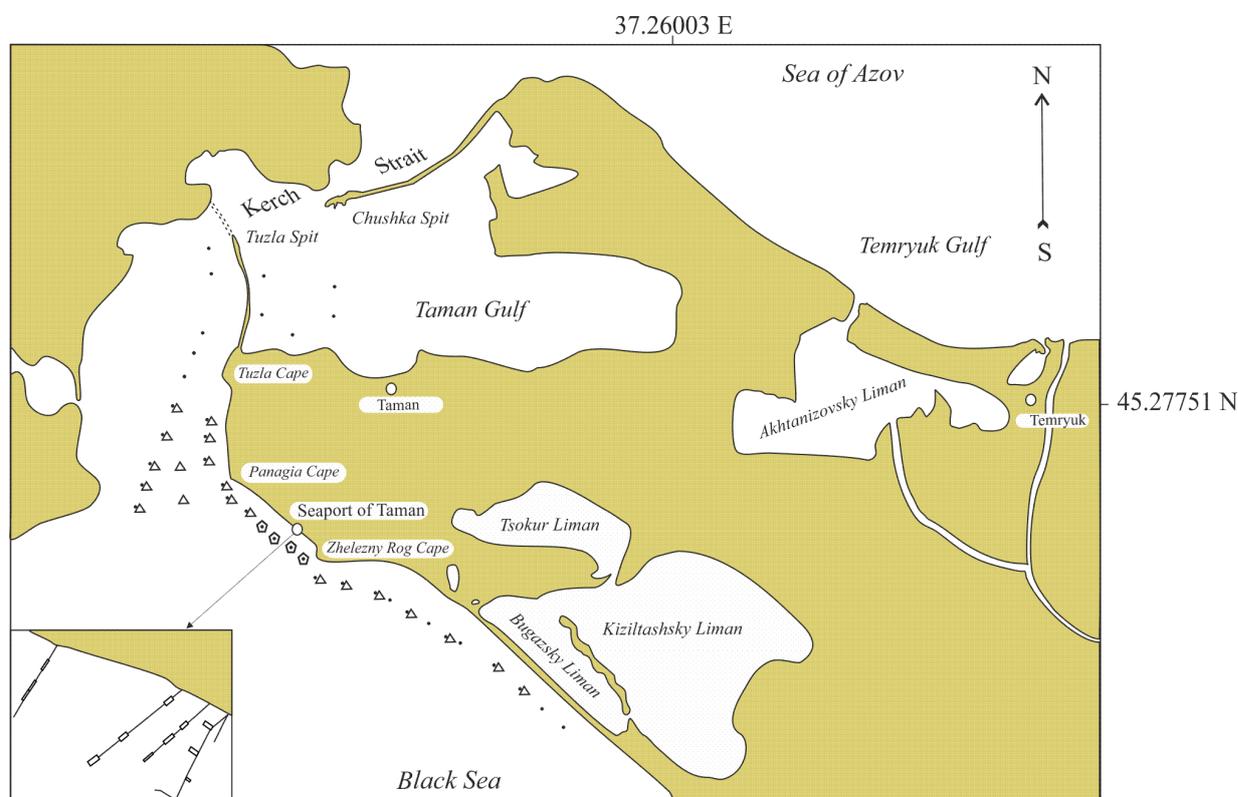


Fig. 1. The scheme of zooplankton sampling stations in the study area. Sampling stations are indicated by points (2010) and triangles (2015); sampling spots in the seaport of Taman are indicated by pentagons (2013–2014 and 2018–2021)

Рис. 1. Схема станций отбора проб зоопланктона в районе исследований. Станции отбора проб обозначены точками (2010 г.) и треугольниками (2015 г.); места отбора проб в районе морского порта Тамань обозначены пятиугольниками (2013–2014 и 2018–2021 гг.)

Sampling and laboratory studies. Zooplankton was sampled in June–July 2010 and 2015 in the Kerch Strait and Taman coastal waters of the Black Sea (see Fig. 1). In 2013–2014 and 2018–2021, a full-season monitoring was carried out in the port of Taman area. Depths of sampling varied from 3 m (the Taman Bay) to 16 m (the seaport of Taman). During sampling, the sea surface temperature ranged from +8.5 °C (December 2018) to +26.5 °C (August 2019) (see Fig. 2). Meroplankton (larvae of benthic organisms > 100–500 µm) was sampled throughout the water column with a medium-sized Juday net with an opening diameter of 25 cm (mesh size of 110 and 120 µm) by total catch. The material was fixed in 2–4% neutral formaldehyde and processed in a laboratory by a conventional procedure. Zooplankton abundance was calculated taking into account the catch power of the net [Shushkina, Vinogradov, 2002; Sorokin, Sorokin, 2010]. Standard plankton nets mostly have mesh size of > 150–200 µm and thus significantly undercatch small hydrobionts, 0.15–0.25 mm wide (2–10 times, depending on zooplankton composition and kind of a net). To calibrate our net, we filtered 50 L of water sampled with a bucket through a 40-µm mesh. The main literature sources used to identify major zooplanktonic species and families were those of K. Zakhvatkina [1972], V. Chukhchin [1984], Yu. Makarov [2004], O. Poltarukha and O. Korn [2008], and V. Surugiu *et al.* [2023]. Systematic classification and nomenclature of zooplankton species are given according to WoRMS [2024].

RESULTS AND DISCUSSION

Meroplankton of the Kerch Strait and adjacent Taman coastal waters of the Black Sea comprised 47 taxa: Polychaeta, 14 species; Cirripedia, 4; Phoronida, 1; Decapoda, 10; Bivalvia, 13; Gastropoda, 3; and Hydrozoa, 2 (Table 1). In the seaport of Taman, the maximum number of taxa was recorded, 36–37. In the Taman Bay, Tuzla Spit–Panagiya Cape, and Zhelezny Rog Cape–Bugazsky Liman, we registered 17, 25, and 26–33 species, respectively.

Table 1. Taxonomic composition of meroplankton of the Kerch Strait and adjacent Taman coastal waters of the Black Sea: TB, Taman Bay; TS–PC, Tuzla Spit–Panagiya Cape; ZRC–BL, Zhelezny Rog Cape–Bugazsky Liman; TSP, the seaport of Taman area; +, taxon was found; ++, common taxon; +++, mass taxon

Таблица 1. Таксономический состав меропланктона Керченского пролива и прибрежных вод Таманского полуострова (Чёрное море): ТВ — Таманский залив; TS–PC — коса Тузла — мыс Панагия; ZRC–BL — мыс Железный Рог — Бугазский лиман; TSP — район морского порта Тамань; + — таксон найден; ++ — обычный таксон, +++ — массовый таксон

Taxon	Kerch Strait			Taman coastal waters of the Black Sea			
	TB	TS–PC		ZRC–BL		TSP	
	2010	2010	2015	2010	2015	2013–2014	2018–2021
POLYCHAETA							
<i>Nephtys hombergii</i> Savigny in Lamarck, 1818	++	+	+	+	+	++	++
<i>Harmothoe</i> spp.						+	+
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)		+	+	+	+	+	+
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)		+	+		+		
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)					+	+	
<i>Hediste diversicolor</i> (O. F. Müller, 1776)					+	+	+
<i>Malacoceros fuliginosus</i> (Claparède, 1868)		+	+		+	++	++
<i>Microspio mecznikowiana</i> (Claparède, 1869)		+	+	+	+	+	+
<i>Spio filicornis</i> (O. F. Müller, 1776)		+	+	+	+	+	+
<i>Polydora cornuta</i> Bosc, 1802	++	+	+		+	++	++
<i>Prionospio</i> spp.		+	+	+	+	+	+

Continued on the next page...

Taxon	Kerch Strait			Taman coastal waters of the Black Sea			
	TB	TS-PC		ZRC-BL		TSP	
	2010	2010	2015	2010	2015	2013–2014	2018–2021
<i>Pygospio elegans</i> Claparède, 1863	+	+					
<i>Capitella capitata capitata</i> (Fabricius, 1780)						+	+
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)						+	+
PHORONIDA							
<i>Phoronis euxinicola</i> Selys-Longchamps, 1907	++	+	+	+	+	+	+
CIRRIPEDIA							
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	++	++	++	+	+	++	++
<i>Amphibalanus eburneus</i> (Gould, 1841)				+	+	+	+
<i>Verruca spengleri</i> Darwin, 1854			+	+	+	+	+
<i>Chthamalus</i> sp.		+	+	+	+	+	+
DECAPODA							
<i>Palaemon elegans</i> Rathke, 1836						+	+
<i>Upogebia pusilla</i> (Petagna, 1792)	++	++	++	+	+	+	++
<i>Diogenes pugilator</i> (Roux, 1829)	+	+	+	+	+	++	++
<i>Pisidia bluteli</i> (Risso, 1816)				+	+		+
<i>Xantho poressa</i> (Olivier, 1792)				+	+	+	+
<i>Eriphia verrucosa</i> (Forskål, 1775)					+		+
<i>Pilumnus spinulosus</i> Kessler, 1861				+	+	+	+
<i>Rhithropanopeus harrisi</i> (Gould, 1841)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Liocarcinus vernalis</i> (Risso, 1827)		+	+	+	+	++	++
<i>Carcinus aestuarii</i> Nardo, 1847					+	+	+
BIVALVIA							
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)						+	+
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	+	+		+	+	+	+
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	+	++	++	+++	+++	+++	+++
<i>Abra segmentum</i> (Récluz, 1843)	+	+	+	+	+		
<i>Spisula subtruncata</i> (da Costa, 1778)		+++	+++	+++	+++	+++	+++
<i>Chamelea gallina</i> (Linnaeus, 1758)						+++	+++
<i>Cerastoderma</i> sp.	+++	+++	+++				
Cardiidae gen. sp.				+	++		
<i>Teredo navalis</i> Linnaeus, 1758						+	+
<i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758	+	+	+				
GASTROPODA							
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	++	+	+	++	++	++	++
<i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846)				+	+	++	++
<i>Parthenina terebellum</i> (R. A. Philippi, 1844)	+	+	+	+	+		
HYDROZOA							
<i>Sarsia tubulosa</i> (M. Sars, 1835)			+		+	+	++
<i>Blackfordia virginica</i> Mayer, 1910	+	+	+	+		+	+

The Taman Bay (Kerch Strait). In June–July 2010, 17 taxa were found in meroplankton: Polychaeta, 3; Phoronida, 1; Cirripedia, 2; Decapoda, 3; Bivalvia, 5; Gastropoda, 2; and Hydrozoa, 1. During the study period, the total abundance of larvae of benthic invertebrates reached the maximum, $(30.6 \pm 0.5) \times 10^3$ ind. \cdot m⁻³ (Table 2). Meroplankton mostly consisted of larvae of bivalves *Cerastoderma* sp. (72.2% of the total abundance of meroplankton). Low values were registered for larvae

of polychaetes *Nephtys hombergii* and *Polydora cornuta*, a gastropod *Bittium reticulatum*, a barnacle *Amphibalanus improvisus*, a decapod *Upogebia pusilla*, a phoronid *Phoronis euxinicola*, and others. It is noteworthy as follows: high density of *P. euxinicola* larvae was observed only in this area and in the Anapa Bay [$(0.3 \pm 0.01) \times 10^3$ ind. \cdot m $^{-3}$ and 0.2×10^3 ind. \cdot m $^{-3}$, respectively], while these larvae are usually rare in summer meroplankton in the northeastern Black Sea [Selifonova, 2012; Selifonova, Samyshev, 2022] and Crimean coastal waters [Lisitskaya, 2017, 2018].

Table 2. Meroplankton abundance ($\times 10^3$ ind. \cdot m $^{-3}$) in the Kerch Strait and adjacent Taman coastal waters of the Black Sea (June–July 2010 and 2015). Designations are the same as in Table 1

Таблица 2. Численность меропланктона ($\times 10^3$ экз. \cdot м $^{-3}$) в Керченском проливе и прибрежных водах Таманского полуострова (Чёрное море) (июнь — июль 2010 и 2015 гг.). Обозначения те же, что в табл. 1

Taxon	Kerch Strait			Taman coastal waters of the Black Sea	
	TB	TS-PC		ZRC-BL	
	2010	2010	2015	2010	2015
Polychaeta	3 ± 0.05	0.78 ± 0.05	0.66 ± 0.09	0.06 ± 0.01	0.07 ± 0.02
Phoronida	0.3 ± 0.01	0.003 ± 0.004	0.01 ± 0.03	0	0.1 ± 0.01
Cirripedia	1.3 ± 0.05	0.3 ± 0.01	0.9 ± 0.01	0.006 ± 0.001	0.2 ± 0.02
Decapoda	0.76 ± 0.03	0.14 ± 0.01	0.3 ± 0.02	0.016 ± 0.01	0.1 ± 0.03
Bivalvia	22.1 ± 0.1	10.3 ± 0.01	15.4 ± 0.05	6.7 ± 0.2	10.5 ± 0.08
Gastropoda	2.9 ± 0.01	1.5 ± 0.05	2 ± 0.06	1.4 ± 0.04	1.9 ± 0.3
Hydrozoa	0.1 ± 0.02	0.007 ± 0.01	0.005 ± 0.01	0	0.02 ± 0.08
Meroplankton share in the total abundance of zooplankton, %	45.5	62	65	34.8	25.2

The Tuzla Spit–Panagiya Cape (Kerch Strait). Species composition of larvae of benthic invertebrates was richer there than in the Taman Bay. In June–July 2010, a total of 25 taxa were recorded in meroplankton: Polychaeta, 9; Phoronida, 1; Cirripedia, 2; Decapoda, 4; Bivalvia, 6; Gastropoda, 2; and Hydrozoa, 1. However, the total abundance of meroplankton was twice lower than in the Taman Bay, while its share in zooplankton reached 62%. Meroplankton was formed chiefly by larvae of bivalves *Spisula subtruncata* and *Cerastoderma* sp. (79.2% of the total abundance of meroplankton). From June to mid-July, larvae of *U. pusilla* (Decapoda), *A. improvisus* (Cirripedia), and *Mytilaster lineatus* (Bivalvia) were common in plankton. Interestingly, 80% of decapod larvae were *U. pusilla* ones; this hydrobiont, the Mediterranean mud shrimp, used to be a protected and rare species in several countries of the Black Sea region [Revkov et al., 2019]. Adult individuals of this species inhabit burrows on soil bottom sediments of coastal zones of the Black Sea (from the water's edge down to 45 m) and Sea of Azov. In 1960s, the communities dominated by *U. pusilla* and a bivalve *Pitar rudis* were registered in the Caucasian coastal waters at depths of 24–30 m [Kiseleva, Slavina, 1965, 1966]. Since the late 1980s, there is a significant drop in *U. pusilla* abundance both off the Caucasian and Crimean coasts. A depressive period in the development of *U. pusilla* population was associated with the Black Sea eutrophication which affected coastal zones the most [Revkov et al., 2019; Zaika, 2011; Zaitsev, 1992]. Nowadays, *U. pusilla* abundance increases off the Crimean coast [Revkov et al., 2019]. Therefore, in the northeastern Black Sea, a rise in this species abundance is possible. It is confirmed by findings of an adult *U. pusilla* specimen in July 2022 at a 49-m depth in Adler vicinity (an oral communication of PhD N. Bulysheva, Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences) and its larvae in the Tuzla Spit–Panagiya Cape (our study).

In 2015, larvae of benthic invertebrates of 25 taxa were recorded in the Tuzla Spit–Panagiya Cape: Polychaeta, 8; Phoronida, 1; Cirripedia, 3; Decapoda, 4; Bivalvia, 5; Gastropoda, 2; and Hydrozoa, 2. The total abundance of meroplankton during the study period averaged $(19.3 \pm 0.3) \times 10^3$ ind. \cdot m⁻³. The value was 1.5 times higher than in 2010. Meroplankton contribution to total zooplankton by density averaged 65%. Larvae of bivalves were the most abundant (79.7% of the total abundance of meroplankton) mainly determining the dynamics of the total density of meroplankton. The key contributors to a summer density peak were larvae of *S. subtruncata* and *Cerastoderma* sp. (80% of the total abundance of bivalves). In 2010 and 2015, we registered maximum density of *U. pusilla* larvae: $(0.11 \pm 0.01) \times 10^3$ and $(0.24 \pm 0.02) \times 10^3$ ind. \cdot m⁻³, respectively.

The Zhelezny Rog Cape–Bugazsky Liman (Taman coastal waters of the Black Sea). In June–July 2010, larvae of benthic invertebrates comprised 26 taxa: Polychaeta, 5; Phoronida, 1; Cirripedia, 4; Decapoda, 7; Bivalvia, 5; Gastropoda, 3; and Hydrozoa, 1. The total abundance of meroplankton was at the minimum, $(8.1 \pm 1.6) \times 10^3$ ind. \cdot m⁻³; this value was 3.5 times lower than in the Taman Bay. Meroplankton share in the total abundance of zooplankton was 34.8%. Summer meroplankton was represented mostly by Bivalvia larvae (81.7% of the total abundance of meroplankton). In larvae of bivalves, *S. subtruncata* and *M. lineatus* dominated accounting for 81.7% of meroplankton. The most common meroplankton species was a gastropod *B. reticulatum*.

In 2015, meroplankton of the Zhelezny Rog Cape–Bugazsky Liman comprised 33 taxa: Polychaeta, 10; Phoronida, 1; Cirripedia, 4; Decapoda, 9; Bivalvia, 5; Gastropoda, 3; and Hydrozoa, 1. The total abundance of meroplankton was of 12.7×10^3 ind. \cdot m⁻³, 1.5 times higher than in 2010. Its share in zooplankton did not exceed 25.2%. Meroplankton mostly consisted of larvae of bivalves *S. subtruncata* and *M. lineatus*. Abundance of larvae of bivalves in total meroplankton reached 82.6%. We noted elevated concentrations of larvae of a non-identified bivalve Cardiidae gen. sp., gastropod *B. reticulatum*, barnacle *A. improvisus*, and decapod *Liocarcinus vernalis*.

The port of Taman area (Taman coastal waters of the Black Sea). In 2013–2014, larvae of benthic invertebrates representing 36 taxa were identified in the seaport area: Polychaeta, 13; Phoronida, 1; Cirripedia, 4; Decapoda, 8; Bivalvia, 6; Gastropoda, 2; and Hydrozoa, 2. Meroplankton abundance averaged $(5.5 \pm 2.1) \times 10^3$ ind. \cdot m⁻³. A noticeable decrease in meroplankton abundance was observed at low temperatures, +6...+12 °C (Fig. 2).

Meroplankton abundance had the lowest values in March and November: 0.09×10^3 to 0.37×10^3 ind. \cdot m⁻³. In these months, water temperature in the port of Taman area did not exceed +10...+14 °C. However, meroplankton share in zooplankton was high, for the basis of zooplankton was formed by larvae of a barnacle *A. improvisus*. Its share in the total abundance of meroplankton reached 94.5–100%. In summer and early autumn, with water warming up to +22.6...+26.5 °C, abundance of larvae of benthic invertebrates in zooplankton naturally rose. In July, a density peak (13×10^3 ind. \cdot m⁻³) was ensured by larvae of a bivalve *M. lineatus* (80% of the total abundance of meroplankton). Meroplankton contribution to total zooplankton was 67%. In August, water temperature reached +26.7 °C, and we recorded elevated density of larvae of bivalves *C. gallina* and *M. lineatus*: up to 6.6×10^3 ind. \cdot m⁻³ in total (77.4% of the total abundance of meroplankton).

In 2018–2021, larvae of benthic invertebrates of 37 taxa were registered in the seaport of Taman area: Polychaeta, 12; Phoronida, 1; Cirripedia, 4; Decapoda, 10; Bivalvia, 6; Gastropoda, 2; and Hydrozoa, 2. Long-term mean abundance of meroplankton, $(10 \pm 4.67) \times 10^3$ ind. \cdot m⁻³, differed much from that of 2013–2014; it was on average 3.5 times higher than in previous years [Remizova, Teyubova, 2021]. Larvae of bivalves made a significant contribution to a larval pool in 2018–2021 (80% of the total abundance of zooplankton). In the dynamics of meroplankton abundance, three density peaks were determined: in July (12.9×10^3 ind. \cdot m⁻³), August (8.5×10^3 ind. \cdot m⁻³), and September (9.9×10^3 to 15.4×10^3 ind. \cdot m⁻³) (see Fig. 2). Larvae of bivalves prevailed in summer and early

autumn (76–93% of the total abundance of meroplankton). In June, with a rise in water temperature up to +24.8 °C, meroplankton abundance reached 1.9×10^3 ind. \cdot m $^{-3}$. In the seaport area, larvae of bivalves *S. subtruncata* and *M. lineatus* dominated ensuring 57.8% of the total abundance of meroplankton. Along with larvae of these species, larvae of a gastropod *B. reticulatum* were recorded in small abundance (26.3%), as well as larvae of polychaetes (5.2%), barnacles (6.3%), etc. Meroplankton share in zooplankton reached 55%. In July, meroplankton was abundant largely due to larvae of a bivalve *M. lineatus* (9.9×10^3 ind. \cdot m $^{-3}$), a gastropod *B. reticulatum* (1.2×10^3 ind. \cdot m $^{-3}$), a barnacle *A. improvisus* (0.8×10^3 ind. \cdot m $^{-3}$), polychaetes *P. cornuta* and *N. hombergii* (0.9×10^3 ind. \cdot m $^{-3}$ in total), and decapods *U. pusilla*, *Diogenes pugilator*, and *Brachynotus sexdentatus* (0.1×10^3 ind. \cdot m $^{-3}$ in total). Meroplankton contribution to the total abundance of zooplankton increased to a mean of 74.8%. In August, we established a rise in meroplankton density due to mass release of *C. gallina* and *M. lineatus* larvae (9.9×10^3 ind. \cdot m $^{-3}$). Along with the latter, significant densities of planktonic larvae were observed for a barnacle *A. improvisus*, gastropods *B. reticulatum* and *Rapana venosa*, a polychaete *Malacoceros fuliginosus*, and others. An autumn generation of larvae of benthic invertebrates was represented chiefly by those of bivalves *C. gallina* and *M. lineatus* (80.8–93.9%). From late autumn to early spring, meroplankton mostly consisted of *A. improvisus* larvae (91.1–94.7%).

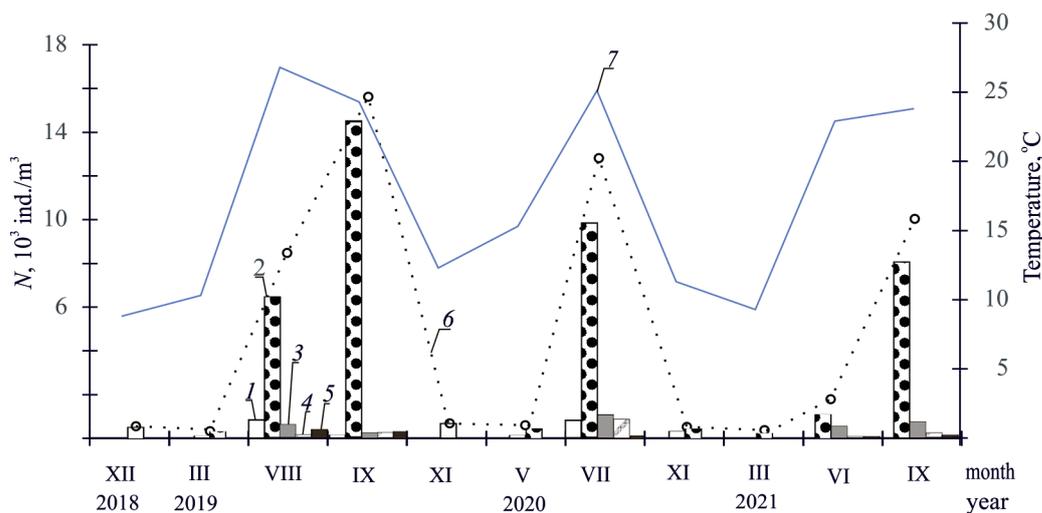


Fig. 2. Dynamics of meroplankton abundance (N , left axis) and water temperature (right axis) in the seaport of Taman area (2018–2021): 1, barnacles; 2, bivalves; 3, gastropods; 4, polychaetes; 5, decapods; 6, total meroplankton; 7, temperature

Рис. 2. Динамика численности меропланктона (N , левая ось) и температуры воды (правая ось) в районе морского порта Тамань (2018–2021 гг.): 1 — усонogie ракообразные; 2 — двустворчатые моллюски; 3 — брюхоногие моллюски; 4 — полихеты; 5 — десятиногие раки; 6 — общий меропланктон; 7 — температура

Hence, larvae of benthic invertebrates of the Kerch Strait and Taman coastal waters of the Black Sea are characterized by higher taxonomic richness, in contrast to meroplankton of the northern Kerch Strait in the area of the seaport Kavkaz and Sea of Azov [Selifonova, 2008; Selifonova, Samyshev, 2022]. However, taxonomic composition registered (47 taxa) is less diverse in comparison with that for other areas of the Black Sea. Specifically, at the well-studied sites, the southwestern Crimea and northeastern Black Sea, researchers recorded 63 and 73 taxa, respectively [Lisitskaya, 2018; Selifonova, 2012]. In the Kerch Strait and Taman coastal waters of the Black Sea, the list of dominant meroplankton species in summer season consisted of larvae of bivalves, and it differed from lists for polluted bays and harbors of the northeastern Black Sea and southwestern Crimea. In June–July, bivalves were represented mostly by *Cerastoderma* sp. in the Taman Bay; *Cerastoderma* sp. and *S. subtruncata* in the Tuzla Spit–Panagiya Cape;

and *S. subtruncata* and *M. lineatus* in the Zhelezny Rog Cape–Bugazsky Liman. Pretty high density of meroplankton, up to 30.6×10^3 ind. \cdot m⁻³, against the backdrop of the lowest taxonomic diversity (17 taxa) was noted only in the semi-closed Taman Bay affected by the Sea of Azov waters. Similar early-summer peaks of meroplankton density were observed for the Sea of Azov [Selifonova, 2008]. As already mentioned, high density of phoronid larvae was reported only for this area and the Anapa Bay, whereas usually these larvae rarely occur in meroplankton [Selifonova, 2012]. In the Tuzla Spit–Panagiya Cape, larvae of decapods were represented mainly by *U. pusilla* which, as noted above, used to be a rare and even protected species in several countries of the Black Sea region. To date, abundance of its larvae increased to 0.24×10^3 ind. \cdot m⁻³. Meroplankton contribution to the total abundance of zooplankton was the most noticeable there accounting for 62–65%.

In spite of heavy shipping traffic and anthropogenic pollution, meroplankton density at the study site is characterized by sufficient reproductive potential. In the seaport of Taman area, a summer–autumn peak in abundance was recorded (13×10^3 to 15.4×10^3 ind. \cdot m⁻³) governed by mass release of larvae of bivalves *C. gallina* and *M. lineatus* which is typical for the Black Sea waters. Larvae of a barnacle *A. improvisus* prevailed from late autumn to early spring.

The results obtained provide an insight into ecological state of marine pelagic and benthic communities in the Kerch Strait and Taman coastal waters of the Black Sea. An increase in larval density of *U. pusilla*, a previously rare decapod, was registered for the Kerch Strait, and it confirms expediency and necessity of further study of meroplankton biodiversity in the Taman Peninsula coastal waters.

REFERENCES

1. Chukhchin V. D. *Ekologiya bryukhonogikh molyuskov Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1984, 176 p. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5646>
2. Ereemeev V. N., Ivanov V. A., Ilyin Yu. P. Oceanographic conditions and ecological problems in the Kerch Strait. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2003, vol. 2, no. 3, pp. 27–40. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/717>
3. Ereemeev V. N., Mironov O. G., Alyomov S. V., Burdijan N. V., Shadrina T. V., Tikhonova E. A., Volkov N. G., Istomina M. I. The preliminary results of oil contamination evaluation in the Kerch Strait after the failure of ships in November, 11, 2007. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2008, vol. 7, no. 3, pp. 15–24. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/970>
4. Fashchuk D. Ya., Flint M. V., Kucheruk N. V., Litvinenko N. M., Terentiev A. S., Kovalchuk K. S. Geography of macrozoobentos of Kerch Channel: Dynamics of distribution, structure and indexes of development level. *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya*, 2012, no. 3, pp. 94–108. (in Russ.). <https://doi.org/10.15356/0373-2444-2012-3-94-108>
5. Fashchuk D. Ya., Petrenko O. A. Kerch strait – the major transport artery and a fishing area of the Azov–Black Sea pool. *Yug Rossii: ekologiya, razvitie*, 2008, vol. 3, no. 1, pp. 15–22. (in Russ.)
6. Golovkina E. M., Nabozhenko M. V. Contemporary condition of benthic communities of Kerch Strait (the Russian sector) and gulfs of Taman Peninsula. *Vestnik Yuzhnogo nauchnogo tsentra RAN*, 2012, vol. 8, no. 2, pp. 53–61. (in Russ.)
7. *Identification Keys of Meroplankton of the Black Sea and the Sea of Azov*. Vol. 1. *Pelagic Larvae of Polychaetes* / V. Surugiu et al. ; E. Z. Samyshev (Ed.). Novorossiysk : Admiral F. F. Ushakov Maritime State University, 2023, 183 p. (in Russ.)
8. Kiseleva M. I., Slavina O. Ya. Kachestvennyi sostav i kolichestvennoe raspredelenie makro- i meiobentosa u severnogo poberezh'ya Kavkaza. In: *Bentos*. Kyiv : Naukova dumka, 1965, pp. 62–80. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/102>
9. Kiseleva M. I., Slavina O. Ya. Kolichestvennoe raspredelenie makrobentosa u poberezh'ya Kavkaza. In: *Raspredelenie bentosa i biologiya*

- donnykh zhyvotnykh v yuzhnykh moryakh. Kyiv : Naukova dumka, 1966, pp. 55–74. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/157>
10. Lisitskaya E. V. Taxonomic composition and seasonal dynamics of meroplankton in the area of mussel-oyster farm (Sevastopol, Black Sea). *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 38–49. <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.4.04>
 11. Lisitskaya E. V. Meroplankton. In: *Biology of the Black Sea Offshore Area at the South-Eastern Crimea* / N. S. Kostenko (Ed.). Simferopol : ARIAL, 2018, pp. 234–244. (in Russ.)
 12. 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.)
 13. Poltarukha O. P., Korn O. M. *Identification Atlas of the Larval Stages of the Barnacle (Cirripedia: Thoracica) Species in the Coastal Waters of Russia*. Moscow : KMK Scientific Press Ltd., 2008, 152 p. (in Russ.)
 14. Remizova N. P., Teyubova V. F. Composition and structure of planktonic communities in the coastal zone of the Taman Peninsula (Kerch Strait, September, 2018). *Okeanologicheskie issledovaniya*, 2021, vol. 49, no. 1, pp. 37–52. (in Russ.). [https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2021.49\(1\).3](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2021.49(1).3)
 15. Revkov N. K., Timofeev V. A., Revkova T. N. The long-term changes of *Upogebia pusilla* (Crustacea: Decapoda) population on the northern shelf of the Black Sea (Crimea). *Ekosistemy*, 2019, iss. 19 (49), pp. 123–132. (in Russ.)
 16. Samyshev E. Z. K voprosu ob ekologicheskikh usloviyakh v Kerchenskom prolyve. In: *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy. Sredstva i monitoring* : sbornik nauchnykh trutov. Sevastopol : MGI, 2004, pp. 238–245. (in Russ.)
 17. Selifonova Zh. P. Taxonomic composition and interannual variations in numerical density of meroplankton in the Sea of Azov. *Russian Journal of Marine Biology*, 2008, vol. 34, iss. 5, pp. 263–269. <https://doi.org/10.1134/S1063074008050015>
 18. Selifonova Zh. P. Taxonomic composition and seasonal dynamics of the meroplankton of the coastal zone of the northeastern Black Sea. *Russian Journal of Marine Biology*, 2012, vol. 38, iss. 1, pp. 1–9. <https://doi.org/10.1134/S1063074012010129>
 19. Selifonova Zh. P., Samyshev E. Z. Meroplankton taxonomic composition and seasonal dynamics near the seaport Kavkaz, Kerch Strait. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2022, vol. 7, no. 2, pp. 88–97. (in Russ.). <https://doi.org/10.21072/mbj.2022.07.2.07>
 20. Shushkina E. A., Vinogradov M. E. Intercomparison of zooplankton concentration estimations based on materials obtained by different types of plankton nets, water bottles and submersible observations in the Black Sea expeditions of IO RAS. In: *Multidisciplinary Investigations of the Northeast Part of the Black Sea* / A. G. Zatsepin, M. V. Flint (Eds). Moscow : Nauka, 2002, pp. 458–468. (in Russ.)
 21. Sorokin Yu. I., Sorokin P. Yu. Plankton of the central Great Barrier Reef: Abundance, production and trophodynamic roles. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2010, vol. 90, spec. iss. 6, pp. 1173–1187. <https://doi.org/10.1017/S0025315410000597>
 22. WoRMS. *World Register of Marine Species* : [site]. URL: <https://www.marinespecies.org/> [accessed: 11.01.2024].
 23. Zaika V. E. De-evtrofikatsiya Chernogo morya i vliyanie klimaticheskikh ostillyatsii. In: *Sostoyanie ekosistemy shel'fovoi zony Chernogo i Azovskogo morei v usloviyakh antropogennogo vozdeistviya* : sbornik statei, posvyashch. 90-letiyu Novorossiiskoi morskoi biologicheskoi stantsii im. prof. V. M. Arnol'di. Krasnodar, 2011, pp. 88–93. (in Russ.)
 24. Zaitsev Yu. P. Ecological state of the Black Sea shelf zone near the Ukrainian coast (a review). *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1992, vol. 28, iss. 4, pp. 3–18. (in Russ.)
 25. Zakhvatkina K. A. Lichinki dvustvorchatykh mollyuskov – Bivalvia. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Vol. 3: *Chlenistonogie (krome rakoobraznykh), mollyuski, iglokozhiye, shchetinkochelyustnye, khordovye*. Kyiv : Naukova dumka, 1972, pp. 250–270. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/6078>

**ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ
И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ МЕРОПЛАНКТОНА
В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ ТАМАНСКОГО ПОЛУОСТРОВА
(КЕРЧЕНСКИЙ ПРОЛИВ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)**

Ж. П. Селифонова¹, О. П. Полтаруха²

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

²Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация
E-mail: selifa@mail.ru

В исследуемом районе от Таманского залива до Бугазского лимана идентифицировано 47 таксонов личинок донных беспозвоночных: Polychaeta — 14, Cirripedia — 4, Phoronida — 1, Decapoda — 10, Bivalvia — 13, Gastropoda — 3, Hydrozoa — 2. В полузакрытом Таманском заливе, находящемся под влиянием вод Азовского моря, отмечена самая высокая плотность меропланктона (до $30,6 \times 10^3$ экз. \cdot м⁻³) при низком таксономическом разнообразии (17 таксонов). В Таманском заливе в июне и июле меропланктон был представлен преимущественно двустворчатыми моллюсками *Cerastoderma* sp.; в районе косы Тузла и мыса Панагия — *Cerastoderma* sp. и *Spisula subtruncata*; в районе мыса Железный Рог и Бугазского лимана — *S. subtruncata* и *Mytilaster lineatus*. Несмотря на интенсификацию судоходства и значительное антропогенное загрязнение исследуемого полигона, высокая плотность меропланктона обеспечивала достаточный репродуктивный потенциал района. В акватории морского порта Тамань зарегистрирован летне-осенний пик численности (от 13×10^3 до $15,4 \times 10^3$ экз. \cdot м⁻³), обусловленный массовым выходом личинок двустворчатых моллюсков *C. gallina* и *M. lineatus*, что характерно для вод Чёрного моря. Увеличение в Керченском проливе плотности личинок ранее редкого вида десятиногих ракообразных *Upogebia pusilla* ($0,24 \times 10^3$ экз. \cdot м⁻³) подтверждает целесообразность и необходимость дальнейшего изучения биоразнообразия меропланктона в прибрежных водах Таманского полуострова.

Ключевые слова: меропланктон, Таманский залив, коса Тузла — мыс Панагия, мыс Железный Рог — Бугазский лиман, порт Тамань

ЗАМЕТКИ

УДК 595.341-152(262.5)

**НОВЫЕ НАХОДКИ КОПЕПОД *OITHONA NANA* И *ACARTIA MARGALEFI*
В ЧЁРНОМ МОРЕ У БЕРЕГОВ КРЫМА**

© 2024 г. Ю. А. Загородняя, И. Е. Драпун, И. Ю. Прусова, Е. В. Попова

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

Поступила в редакцию 28.01.2024; после доработки 26.03.2024;
принята к публикации 10.09.2024; опубликована онлайн 19.11.2024.

Черноморские аборигенные виды копепод *Oithona nana* и *Acartia margalefi*, которых на протяжении 1990–2000 гг. не регистрировали у берегов Крыма, были обнаружены в 2020 и 2023 гг. у Южного берега Крыма, в прибрежной зоне возле Гурзуфа, и в морских экспедициях на НИС «Профессор Водяницкий» (126-й и 127-й рейсы). Представлены фотографии найденных копепод и места их обнаружения.

Ключевые слова: копеподы, новые находки, аборигенные виды, Чёрное море

С середины 1970-х гг. происходили изменения характера и степени антропогенного воздействия на черноморскую экосистему. Начиная с 1990-х гг. отмечены достаточно существенные изменения климата, связанные с общим потеплением и с медленным повышением среднегодовых температур поверхностного слоя Чёрного моря на 1–2 °С за последние десятилетия [Артамонов и др., 2005]. В этих условиях в пелагиали были зарегистрированы новые для региона виды — гребневик *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 и копеподы *Acartia tonsa* Dana, 1849 и *Oithona davisae* Ferrari F. D. & Orsi, 1984 [Загородняя и др., 2003; Temnykh, Nishida, 2012]. В тот же период аборигенные копеподы — ранее массовая *Oithona nana* Giesbrecht, 1893 и обычная в прибрежье *Acartia margalefi* Alcaraz, 1976 (она же «малая форма» *Acartia clausi* [Belmonte, Mazzocchi, 1997]) — практически исчезли из планктона [Загородняя, Скрябин, 1995; Загородняя, Шадрин, 1999; Gubanova et al., 2014]. Усилившееся антропогенное воздействие в сочетании с интенсивным влиянием на биоту мнемииопсиса (выедание этим гребневиком зоопланктона) привело к подрыву кормовой базы не только пелагических, но и ряда придонных рыб за счёт резкого снижения численности копепод и пелагических личинок донных животных. Это имело неблагоприятные последствия для всей черноморской экосистемы [Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма, 2003].

В начале 2000-х гг., с уменьшением антропогенной нагрузки из-за стагнации промышленности в причерноморских странах и вселением активного потребителя мнемииопсиса, хищного гребневика *Beroe ovata* Bruguère, 1789, стали происходить изменения в черноморской биоте: возросло разнообразие различных таксономических групп зоо- и ихтиопланктона, бентоса, увеличилась

общая численность гидробионтов и отдельных видов [Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей, 2011]. В этой связи интересны факты обнаружения в прибрежных водах Крыма в 2020 и 2023 гг. половозрелых особей копепод *O. nana* и *A. margalefi*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили зоопланктонные пробы, собранные с катера на шести станциях у Южного берега Крыма (ЮБК) в районе Гурзуфа в декабре 2020 г., а также в ходе морских экспедиций на НИС «Профессор Водяницкий» в марте (126-й рейс, 55 станций) и июне (127-й рейс, 37 станций) 2023 г. (рис. 1). Зоопланктон ловили сетью Джеди, $\varnothing = 36$, газ с ячейей 112 мкм (на станциях у ЮБК) и 145 мкм (в открытом море), тотальными вертикальными ловами, протяжённость которых зависела от глубины на станции. Собранные пробы фиксировали 4%-ным нейтральным формалином. Исследовали таксономический и количественный состав зоопланктона. Идентификацию, измерение и подсчёт организмов проводили под микроскопом МБС-9 в камере Богорова стандартным счётно-порционным методом [Кожова, Мельник, 1978], редкие и/или крупные организмы просматривали во всей пробе. Видовые названия гидробионтов даны в соответствии с Всемирной базой данных по копеподам [World of copepods, 2024].

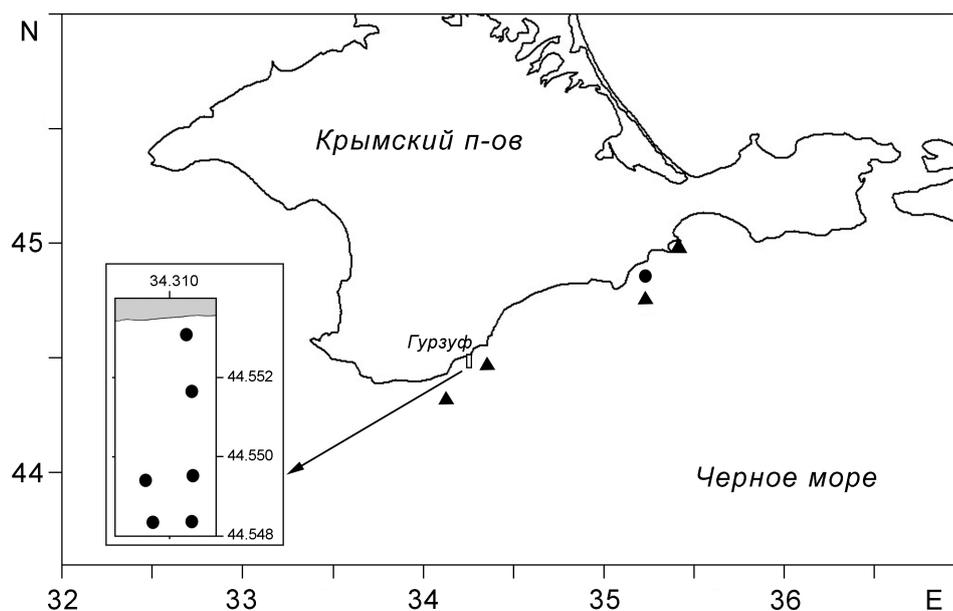


Рис. 1. Расположение станций, где были обнаружены *Oithona nana* (●) и *Acartia margalefi* (▲). Стрелкой указан полигон у Гурзуфа

Fig. 1. Location of stations where *Oithona nana* (●) and *Acartia margalefi* (▲) were found. The arrow indicates the study site near Gurzuf

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Аборигенная *O. nana* в довольно большом количестве ($380 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-3}$) была обнаружена наряду с вселенцем *O. davisae* у южного побережья Крыма в районе Гурзуфа на шести прибрежных станциях в декабрьском материале 2020 г. Её доля в пробах в среднем составляла около 10 % общей численности копепод; встретились самки (рис. 2А–С), самцы и старшие копеподиты. Двумя годами позже, в марте 2023 г., половозрелые самки *O. nana* в количестве 4 экз. были зарегистрированы у побережья Крыма в материале 126-го рейса НИС «Профессор Водяницкий» (см. рис. 1).

Половозрелые самки (рис. 2D–G) и самцы *A. margalefi* были обнаружены в прибрежных водах Крыма в пробах с четырёх станций в июне 2023 г. в материале 127-го рейса НИС «Профессор Водяницкий» (см. рис. 1). Общее количество зарегистрированных рачков — 28 экз.

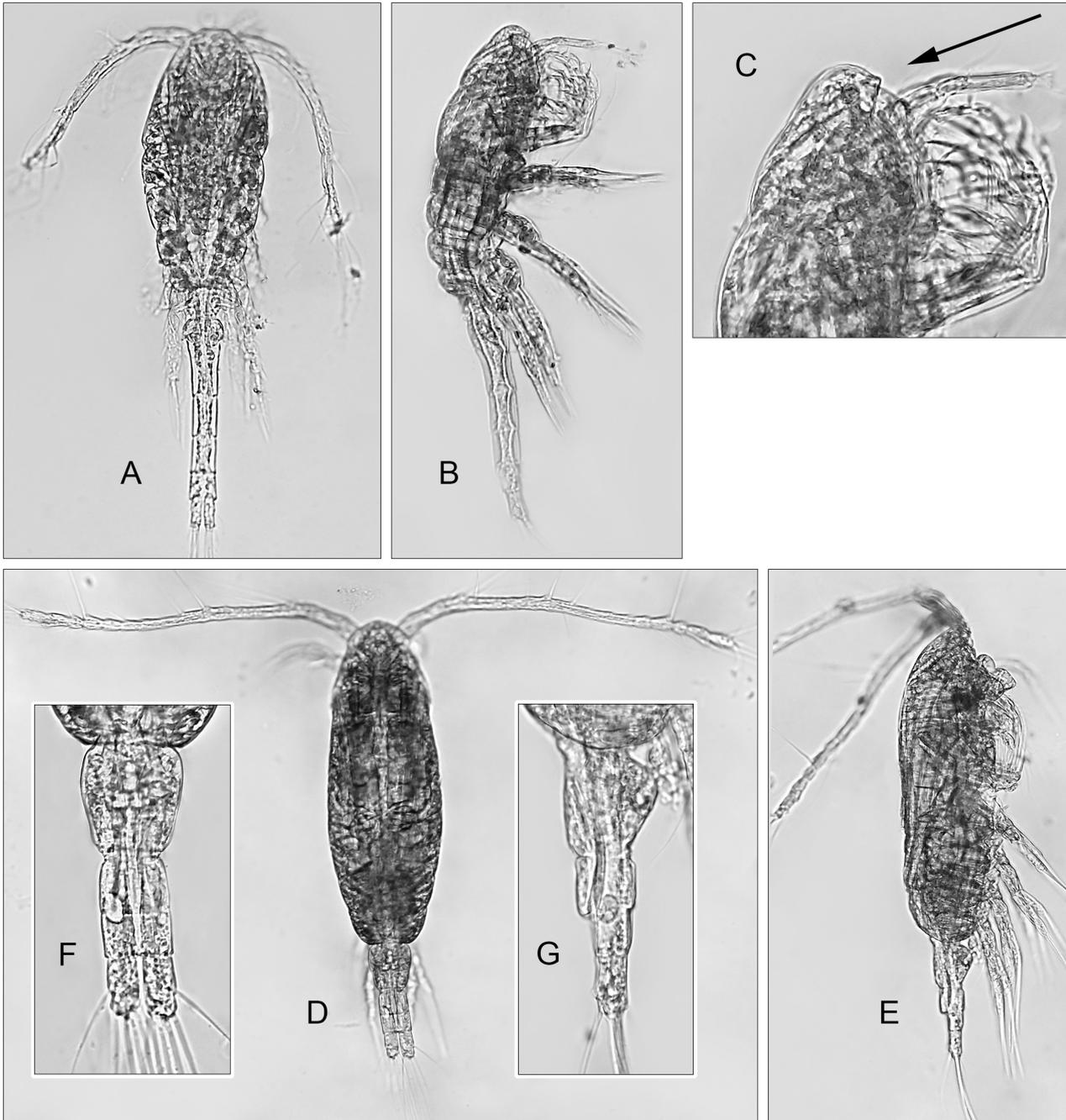


Рис. 2. *Oithona nana*, самка, общая длина тела 0,56 мм, южное побережье Крыма в районе Гурзуфа, декабрь 2020 г. (А — вид со спины; В — вид сбоку; С — верхняя часть головы, вид сбоку, стрелкой указано отсутствие рострума). *Acartia margalefi*, самка, общая длина тела 0,62 мм, июнь 2023 г. (D — вид со спины; E — вид сбоку; F — уросома, вид со спины; G — уросома, вид сбоку)

Fig. 2. *Oithona nana*, female, total length of 0.56 mm, southern coast of the Crimea near Gurzuf, December 2020 (A, dorsal view; B, lateral view; C, anterior head, lateral view, the arrow indicates the absence of a rostrum). *Acartia margalefi*, female, total length of 0.62 mm, June 2023 (D, dorsal view; E, lateral view; F, urosome, dorsal view; G, urosome, lateral view)

Наши находки не позволяют пока оценить современное состояние популяций этих видов у берегов Крыма. Возможно, их обнаружение связано с уменьшением антропогенной нагрузки на биоту и сокращением пресса мнемипсиса на черноморский планктон, и в частности на копепод. В этой связи целесообразно продолжать мониторинг таксономического состава зоопланктона, что позволит получить более полное представление о биоразнообразии пелагических сообществ, описать пространственно-временную динамику и выявить тенденции его формирования в регионе.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения» (№ гос. регистрации 124022400148-4) и «Трансформация структуры и функций экосистем морской пелагиали в условиях антропогенного воздействия и изменения климата» (№ гос. регистрации 124030400057-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Артамонов Ю. В., Бабий М. В., Скрипалева Е. А. Региональные особенности межгодовой изменчивости поля температуры на поверхности океана // *Системы контроля окружающей среды. Средства и мониторинг* : сборник научных трудов / НАН Украины, Морской гидрофизический институт. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. С. 240–242. [Artamonov Yu. V., Babii M. V., Skripaleva E. A. Regional'nye osobennosti mezhgodovoi izmenchivosti polya temperatury na poverkhnosti okeana. In: *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy. Sredstva i monitoring* : sbornik nauchnykh trudov / NAS of Ukraine, Marine Hydrophysical Institute. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2005, pp. 240–242. (in Russ.)]
2. Загородняя Ю. А., Павловская Т. В., Морякова В. К. Современное состояние зоопланктона у берегов Крыма // *Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор)* / под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской ; НАН Украины, Институт биологии южных морей. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 49–83. [Zagorodnyaya Yu. A., Pavlovskaya T. V., Moryakova V. K. Modern zooplankton condition near the Crimean coast. In: *Modern Condition of Biological Diversity in Near-shore Zone of Crimea (the Black Sea Sector)* / V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya (Eds) ; NAS of Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2003, pp. 49–83. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1467>
3. Загородняя Ю. А., Скрыбин В. А. Современные тенденции изменений зоопланктона в прибрежных районах Чёрного моря // *Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна* : сборник научных трудов / НАН Украины ; Морской гидрофизический институт. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 1995. С. 87–95. [Zagorodnyaya Yu. A., Skryabin V. A. Current trends in the zooplankton evolution in the Black Sea coastal areas. In: *Investigations of the Shelf Zone of the Azov-Black Sea Basin* : collected papers / NAS of Ukraine, Marine Hydrophysical Institute. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 1995, pp. 87–95. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/9292>
4. Загородняя Ю. А., Шадрин Н. В. Зоопланктон // *Вопросы развития Крыма* : научно-практический дискуссионно-аналитический сборник. Вып. 11. *Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы*. Симферополь : Сонат, 1999. С. 106–108. [Zagorodnyaya Yu. A., Shadrin N. V. Zooplankton. In: *Points on the Development of the Crimea* : analytical, scientific and practical collected articles open to discussion. Iss. 11. *Biological and Landscape Diversity in the Crimea: Problems and Perspectives*. Simferopol : Sonat, 1999, pp. 106–108. (in Russ.)]
5. Кожова О. М., Мельник Н. Г. *Инструкция по обработке проб планктона счётным методом*. Иркутск : Изд-во Иркутского государственного университета, 1978. 51 с. [Kozhova O. M., Melnik N. G. *Instruksiya po obrabotke prob planktona schetnym metodom*. Irkutsk : Izd-vo Irkutskogo gosuniversiteta, 1978, 51 p. (in Russ.)]

6. *Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей* / под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской, Г. Е. Шульмана, Ю. А. Загородней ; НАН Украины, Институт биологии южных морей. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. 367 с. [*Biological Resources of the Black Sea and Sea of Azov* / V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya, G. E. Shulman, Yu. A. Zagorodnyaya (Eds) ; NAS of Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, 367 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1363>
7. *Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор)* / под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской ; НАН Украины, Институт биологии южных морей. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. 511 с. [*Modern Condition of Biological Diversity in Near-shore Zone of Crimea (the Black Sea Sector)* / V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya (Eds) ; NAS of Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2003, 511 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1467>
8. Belmonte G., Mazzocchi M. G. Records of *Acartia (Acartiura) margalefi* (Copepoda, Calanoida, Acartiidae) from the Norwegian and Black seas. *Crustaceana*, 1997, vol. 70, no. 2, pp. 252–256. <https://doi.org/10.1163/156854097X00889>
9. Gubanov A., Altukhov D., Stefanova K., Arashkevich E., Kamburska L., Prusova I., Svetlichny L., Timofte F., Uysal Z. Species composition of Black Sea marine planktonic copepods. *Journal of Marine Systems*, 2014, vol. 135, pp. 44–52. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.12.004>
10. Temnykh A., Nishida S. New record of the planktonic copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi in the Black Sea with notes on the identity of “*Oithona brevicornis*”. *Aquatic Invasions*, 2012, vol. 7, iss. 3, pp. 425–431. <https://doi.org/10.3391/ai.2012.7.3.013>
11. World of copepods [database]. In: *WORMS : World Register of Marine Species* : [site], 2024. URL: <https://www.marinespecies.org/copepoda> [accessed: 14.01.2024].

NEW RECORDS OF COPEPODS *OITHONA NANA* AND *ACARTIA MARGALEFI* FROM THE BLACK SEA OFF THE COAST OF THE CRIMEA

Yu. Zagorodnyaya, I. Drapun, I. Prusova, and E. Popova

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

Oithona nana and *Acartia margalefi*, native Black Sea copepods which were not recorded in coastal waters of the Crimea in 1990–2000, were registered in 2020 and 2023 in the course of local zooplankton research along the southern coast of the Crimea, inshore Gurezuf, and during the 126th and 127th cruises of the RV “Professor Vodyanitsky.” This short communication provides data on location of the finding sites and presents photographs of these two species.

Keywords: copepods, new findings, native species, Black Sea

УДК 581.526.323(262.5-751.2)

ВИДЫ МАКРОФИТОБЕНТОСА, НОВЫЕ ДЛЯ ЗАПОВЕДНИКА «МЫС МАРТЬЯН» (КРЫМ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2024 г. С. Е. Садогурский, Т. В. Белич, С. А. Садогурская

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

Поступила в редакцию 19.04.2024; после доработки 19.04.2024;
принята к публикации 10.09.2024; опубликована онлайн 19.11.2024.

В эпифитоне сообществ, формируемых представителями *Cystoseira* s. l., в весенних сборах 2019 г. выявлено три вида макроводорослей, новых для прибрежно-морской акватории заповедника «Мыс Мартьян» (Южный берег Крыма, Чёрное море): *Ulva compressa* L., *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellm. и *Phaeostroma bertholdii* Kuck. С учётом этих находок в акватории заповедника насчитывается 166 видов макрофитов, что составляет около 38 % макрофлоры Чёрного моря. Это один из ключевых рефугиумов альгофиторазнообразия у берегов Крыма и в Азово-Черноморском бассейне в целом.

Ключевые слова: Чёрное море, Южный берег Крыма, заповедник «Мыс Мартьян», макрофитобентос, новые виды

На Южном берегу Крыма с 1973 г. функционирует заповедник «Мыс Мартьян» (с 2015 г. — природный парк). В нём сохраняются сухопутные и прибрежно-морские биотопы средиземноморского типа на северной границе своего распространения. Для уточнения представлений о составе и структуре макрофитобентоса территориально-аквальной особо охраняемой природной территории и в связи с оптимизацией природопользования в границах охраняемых и рекреационных участков Южного берега Крыма в заповеднике ведётся гидрботанический мониторинг.

Пробы макрофитов отобраны весной (17.05.2019) в интервале глубин (h) 0–8 м на расстоянии (l) до 300 м от берега (44°30'20.3"N, 34°14'40.4"E в точке пересечения профилем уреза воды) по общепринятой гидрботанической методике [Калугина-Гутник, 1975]. Номенклатура и таксономия макрофитов даны по [AlgaeBase, 2024]; эколого-флористические характеристики — по [Калугина-Гутник, 1975]; общее распространение — по [AlgaeBase, 2024] с уточнениями для Каспийского моря по [Зинова, 1967]; распространение у берегов Крыма в границах гидрботанических районов (ГБР) — по [Калугина-Гутник, 1975] с некоторыми дополнениями, если позже виды были зарегистрированы в новых ГБР.

Впервые для заповедника «Мыс Мартьян» указаны следующие макроводоросли.

Ulva compressa Linnaeus, 1753 — ульва сдавленная (Ulvales F. F. Blackman et Tansley, 1902, Ulvaceae J. V. Lamouroux ex Dumortier, 1822). В СБЛ*, h = 8 м, l = 200...300 м. ОД, КС, ОС, СМ. Общее распространение: берега всех океанов, в том числе субполярные и тропические районы,

*СБЛ — сублитораль, ПСЛ — псевдолитораль; ОД — однолетний, СЗ — сезонный зимний; КС — космополит, АБ — арктическо-бореальный, НБ — нижебореальный; ОС — олигосапробный, МС — мезосапробный; МР — морской, СМ — солоноватоводно-морской.

внутренние моря (включая Средиземноморский бассейн) и океанические острова. Распространение у берегов Крыма широкое (ГБР № 3–8, 16), но встречается относительно редко, обычно в небольшом количестве, в ПСЛ местами обильно [Калугина-Гутник, 1975].

Pyliella littoralis (Linnaeus) Kjellman, nom. cons. 1872 — пиляйелла литоральная (Ectocarpales Bessey, 1907, Acinetosporaceae G. Hamel ex J. Feldmann, 1937). В СБЛ, h = 1 м, l = 30 м. СЗ, АБ, МС, СМ. Общее распространение: берега́ всех океанов, в том числе субполярные и тропические районы, внутренние моря (включая Средиземноморский бассейн) и океанические острова; Каспийское море. Распространение у берегов Крыма достаточно широкое (ГБР № 4, 6–8), но встречается относительно редко, чаще в небольшом количестве [Калугина-Гутник, 1975; Калугина-Гутник, Костенко, 1981; Маслов и др., 1996; Садогурский, 1996; Широян, 2022].

Phaeostroma bertholdii Kuckuck, 1895 — феострома Бертольда (Ectocarpales Bessey, 1907, Chordariaceae Greville, 1830). В СБЛ, h = 5 м, l = 150 м. НБ, МС, МР, продолжительность вегетации не установлена. Общее распространение: Средиземное и Чёрное моря; Каспийское море. Распространение у берегов Крыма ограниченное, встречается редко (ГБР № 3, 5, 7) в небольшом количестве [Калугина-Гутник, 1975; Садогурский, 2009, 2013].

Все перечисленные виды выявлены в эпифитоне сообществ, формируемых представителями рода *Cystoseira* s. l. Они, как правило, не образуют заметных разрастаний и имеют мелко-размерные талломы, идентифицируемые обычно при микроскопировании, что в определённой мере обуславливает относительно редкое обнаружение. С учётом новых находок в акватории заповедника «Мыс Мартьян» насчитывается 166 видов макрофитов, или около 38 % макрофлоры Чёрного моря [Minicheva et al., 2014]. Это один из ключевых рефугиумов природного альгофиторазнообразия у берегов Крыма и в Азово-Черноморском бассейне в целом.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН НБС-НИЦ № 123091200005-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Зинова А. Д. *Определитель зелёных, бурых и красных водорослей южных морей СССР*. Москва ; Ленинград : Наука, 1967. 400 с. [Zinova A. D. *Opredelitel' zelenykh, burykh i krasnykh vodoroslei yuzhnykh morei SSSR*. Moscow ; Leningrad : Nauka, 1967, 400 p. (in Russ.)]
2. Калугина-Гутник А. А. *Фитобентос Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1975. 248 с. [Kalugina-Gutnik A. A. *Fitobentos Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1975, 248 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5645>
3. Калугина-Гутник А. А., Костенко Н. С. Донная растительность Феодосийского залива // *Экология моря*. 1981. Вып. 7. С. 10–25. [Kalugina-Gutnik A. A., Kostenko N. S. Benthophyta of the Feodosiya Bay. *Ekologiya morya*, 1981, iss. 7, pp. 10–25. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/3450>
4. Маслов И. И., Белич Т. В., Садогурский С. Е. Виды водорослей-макрофитов, новые для Южного берега Крыма // *Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод* : материалы научной конференции, Борок, 3–5 декабря 1996 г. Ярославль : [б. и.], 1996. С. 64–65. [Maslov I. I., Belich T. V., Sadogurskiy S. Ye. Species of macroalgae new for the Southern coast of Crimea. In: *Ekologo-fiziologicheskie issledovaniya vodoroslei i ikh znachenie dlya otsenki sostoyaniya prirodnykh vod* : materialy nauchnoi konferentsii, Borok, 3–5 December, 1996. Yaroslavl : [s. n.], 1996, pp. 64–65. (in Russ.)]
5. Садогурский С. Е. К вопросу включения морских и лагунных акваторий в состав национального природного парка «Чаривна гавань» (АР Крым, Украина) // *Труды Никитского ботанического сада*. 2013. Т. 135. С. 85–95. [Sadogurskiy S. Ye. To the problem of including marine and lagoon water areas to the National Nature Park “Charivna gavan” (AR Crimea, Ukraine). *Trudy Nikitskogo botanicheskogo sada*, 2013, vol. 135, pp. 85–95. (in Russ.)]

6. Садогурский С. Е. Флора и растительность акваторий филиала Крымского природного заповедника «Лебяжий острова» (Чёрное море): современное состояние и пути сохранения // *Заповідна справа в Україні*. 2009. Т. 15, вып. 2. С. 41–50. [Sadogursky S. Ye. Aquatic flora and vegetation in the filial “Swan Islands” of the Crimean nature reserve (Black Sea): Its modern state and the ways of preservation. *Zapovidna sprava v Ukraini*, 2009, vol. 15, iss. 2, pp. 41–50. (in Russ.)]
7. Садогурский С. Е. *Эколого-флористическая характеристика фитоценозов морских трав у берегов Крыма* : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.01. Ялта, 1996. 175 с. [Sadogurskiy S. Ye. *Ekologo-floristicheskaya kharakteristika fitotsenozov morskikh trav u beregov Kryma*. [dissertation]. Yalta, 1996, 175 p. (in Russ.)]
8. Широаян А. Г. *Диатомовые водоросли эпифитона макрофитов крымского побережья Чёрного моря* : дис. ... канд. биол. наук : 1.5.16. Севастополь, 2022. 167 с. [Shiroayan A. G. *Diatomovye vodorosli epifitona makrofitov krymskogo pribrezh'ya Chernogo morya*. [dissertation]. Sevastopol, 2022, 167 p. (in Russ.)]
9. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway / M. D. Guiry, G. M. Guiry (Eds) : [site], 2024. URL: <http://www.algaebase.org> [accessed: 10.04.2024].
10. Minicheva G., Afanasyev D., Kurakin A. *Black Sea Monitoring Guidelines. Macrophytobenthos*. [S. l. : s. n.], 2014, 92 p. URL: https://emblasproject.org/wp-content/uploads/2013/12/Manual_macrophytes_EMBLAS_ann.pdf [accessed: 10.04.2024].

MACROPHYTOBENTHIC SPECIES

NEW TO THE CAPE MARTYAN NATURE RESERVE (THE CRIMEA, BLACK SEA)

S. Sadogurskiy, T. Belich, and S. Sadogurskaya

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

E-mail: ssadogurskiy@yandex.ru

In the epiphyton of communities formed by representatives of *Cystoseira* s. l., three species of macroalgae were identified in spring samples in 2019 which are new for the water area of the Cape Martyan nature reserve (southern coast of the Crimea, Black Sea). Those are *Ulva compressa* L., *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellm., and *Phaeostroma bertholdii* Kuck. With these findings taken into account, 166 species of macrophytes are recorded for the reserve which is about 38% of the Black Sea macroflora. It is one of the key refugia of algae diversity and phytodiversity off the coast of the Crimea and in the Sea of Azov–Black Sea Basin as a whole.

Keywords: Black Sea, southern coast of the Crimea, Cape Martyan nature reserve, macrophytobenthos, new species

УДК 597.5-153(262.5)

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О ПИЩЕВОМ СПЕКТРЕ *SARPA SALPA* (LINNAEUS, 1758) (SPARIDAE) В ЧЁРНОМ МОРЕ

© 2024 г. И. Ю. Тамойкин, Н. А. Мильчакова, И. В. Вдодович, Е. Б. Чернышева

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

Поступила в редакцию 01.02.2024; после доработки 20.06.2024;
принята к публикации 10.09.2024; опубликована онлайн 19.11.2024.

Представлены сведения о питании средиземноморского иммигранта *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) в прибрежной зоне региона Севастополя (Юго-Западный Крым). Видовой состав компонентов пищевого комка определён по данным изучения одного экземпляра *S. salpa* — взрослой особи, отловленной на взморье бухты Круглая в августе 2023 г. Показано, что спектр питания сальпы охватывал 13 видов макроводорослей. Среди них по разнообразию и массе преобладали представители красных (Rhodophyta) и бурых водорослей (Ochrophyta), а вклад зелёных (Chlorophyta) был минимальным. Для оценки воздействия *S. salpa* — облигатного и активного фитобентофага — на сообщества макрофитобентоса и прибрежные экосистемы необходим регулярный мониторинг состояния популяции этого вида в бассейне Чёрного моря.

Ключевые слова: *Sarpa salpa*, питание, макроводоросли, Крым, Чёрное море

Средиземноморский вселенец *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) впервые зарегистрирован в Чёрном море в 1937 г. [Майорова, Марти, 1938]. До XXI в. у берегов Болгарии, Румынии, Украины, России, Грузии и Турции были зафиксированы единичные экземпляры этого вида [Guchmanidze, Boltachev, 2017; Öztürk, 2021], а с 2001 г. сальпа стала чаще встречаться у берегов Кавказа и Крыма как поодиночке, так и в стаях вплоть до сотни особей [Guchmanidze, Boltachev, 2017]. Природный ареал *S. salpa* — облигатного бентопелагического фитофага — охватывает восточную часть Атлантического океана и западную часть Индийского [Carpenter, 2016]. Вид является объектом промысла и марикультуры в Средиземном море [Şahinyilmaz, Yigit, 2015].

Ранее сведения о питании *S. salpa* в Чёрном море были приведены на основании исследования двух особей, отловленных более 70 лет назад, с идентификацией трёх родов водорослей [Георгиев, 1954; Майорова, Марти, 1938]. Поэтому была поставлена цель работы — получить данные о пищевом спектре и особенностях питания сальпы в прибрежной зоне региона Севастополя (Юго-Западный Крым).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучен состав пищи взрослой половозрелой особи *S. salpa*, гермафродита. Рыба добыта подводным охотником 29.08.2023 вблизи входных мысов бухты Круглая, Севастополь (44°60′73.51″N, 33°43′83.84″E) в дневное время на глубине 19 м при температуре воды в придонном слое +26 °C. Особь сальпы находилась в стае крупных *Diplodus puntazzo* (Walbaum, 1792).

Идентификацию свежельвленной особи проводили с помощью определителей [Васильева, 2007; Световидов, 1964; Carpenter, 2016; FishBase, 2024]. Линейно-массовые показатели определяли по И. Ф. Правдину [1966]. Общий индекс наполнения желудочно-кишечного тракта (I , ‰) рассчитывали по формуле:

$$I = (m/M) \times 10000 ,$$

где m — вес пищевого комка, г;

M — вес рыбы, г [Руководство по изучению питания рыб, 1961].

Массу рыбы и пищевых объектов определяли при помощи электронных весов AXIS ADG500C с точностью до 0,001 г. Виды моллюсков устанавливали с помощью [Определитель фауны Чёрного и Азовского морей, 1972], их названия приводили в соответствие с WoRMS [2024]. Идентификацию макроводорослей в пищевом комке проводили по [Зинова, 1967], названия видов указывали с учётом номенклатурных изменений [AlgaeBase, 2024].

Температуру воды и глубину определяли при помощи серийного ручного компьютера Suunto D4f (Suunto Oy, Финляндия) с точностью до 1 °C и 1 м соответственно.

Сведения о макрофитобентосе взорья бухты Круглая получены нами ранее (в летний период 2017 и 2018 гг.). Отбор проб осуществляли по стандартной гидробиотической методике [Калугина-Гутник, 1975] при помощи учётной рамки 25 × 25 см, которую закладывали в четырёхкратной повторности на глубинах 0,5; 1; 3; 5; 10 и 15–17 м (до нижней границы фитали). При обработке проб определяли видовой состав макрофитов, проективное покрытие, биомассу и численность ценозообразующих и массовых видов с учётом вклада эпифитирующих водорослей. Удельную калорийность водорослей указывали по Б. Г. Александрову [2001].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика особи *Sarpa salpa* и среды её обитания. Линейно-массовые показатели обследованной нами *S. salpa* (общая длина 485 мм, масса 1700 г) (рис. 1) сопоставимы с максимальными известными для этого вида [Carpenter, 2016]. Индекс наполнения желудочно-кишечного тракта составил 177 ‰.



Рис. 1. Особь *Sarpa salpa*, отловленная вблизи бухты Круглая, Севастополь (29.08.2023)

Fig. 1. *Sarpa salpa* caught off the Kruglaya Bay, Sevastopol (29.08.2023)

В составе ихтиофауны бухты Круглая описано от 42 до 57 видов [Болтачѳв, Карпова, 2012; Гетьман, 2017], её высокое разнообразие связано с экологическими условиями и биотопическими особенностями. Прибрежный склон в районе обнаружения сальпы характеризуется навалом камней, наличием крупных глыб и валунов; для каменисто-глыбовых и скальных биотопов типичен эрикариево-гонголяриевый фитоценоз (*Ericaria crinita* + *Gongolaria barbata* – *Cladostephus spongiosus* – *Ellisolandia elongata*) с проективным покрытием 70–90 % и высоким разнообразием красных водорослей (Rhodophyta), что характерно для этого сообщества в Чѳрном море [Калугина-Гутник, 1975]. Наибольшие значения биомассы зафиксированы у бурых водорослей (Ochrophyta), диапазон варьирования — от 173 до 4300 г·м⁻². У красных водорослей (Rhodophyta) биомасса изменялась от 64 до 1682 г·м⁻², а у зелёных (Chlorophyta) значение не превышало 12 г·м⁻² [Чернышева, 2019].

К биотопам ракушечника и илистых песков приурочен фитоценоз *Phyllophora crispa* (глубина 10–15 м). Мозаичные группировки морских трав рода *Zostera* отмечены лишь на отдельных участках бухты Круглая [Ковардаков, Празукин, 2011].

Макроводоросли пищевого спектра и стратегия питания. Масса пищевого комка *S. salpa* составляла 30 г, сырая масса макрофитов на 1 кг массы рыбы — 18 г, что в 1,4–1,7 раза ниже значений для этой размерно-возрастной группы сальпы в бассейне Средиземного моря [Goldenberg, Erzini, 2014].

В составе пищевого комка нами обнаружено 13 видов макроводорослей, в том числе 2 Chlorophyta, 5 Ochrophyta и 6 Rhodophyta (табл. 1). Вклад бурых и красных водорослей в массу комка достигал 43,6 и 56,1 % соответственно, а вклад зелёных не превышал 0,3 %.

В составе пищевого комка *S. salpa* среди красных макроводорослей основным компонентом являлась *Vertebrata subulifera*, эпифитирующая на талломе эрикарии (табл. 1). Бурая водоросль *E. crinita* встречалась в основном в виде апикальных частей ветвей с рецептакулами. Вклад зелёной водоросли *Ulva rigida* и кальцинированной красной водоросли *Corallina* sp. был минимальным (табл. 1). В незначительных количествах отмечены представители эпифауны макрофитов — моллюски и гидроид *Aglaophenia pluma* (Linnaeus, 1758).

Зарегистрированные нами особенности состава пищевого спектра согласуются с данными о питании *S. salpa* в Средиземном море [Carpenter, 2016; Verlaque, 1990]. В частности, из 138 выявленных видов макроводорослей половина также относилась к красным водорослям, а доля бурых оказалась сходной с таковой, полученной нами, — 46,4 и 43,6 % соответственно [Franco et al., 2015; Verlaque, 1990]. Следует отметить, что при первых поимках сальпы в Чѳрном море красные водоросли в её пище не были обнаружены [Георгиев, 1954; Майорова, Марти, 1938].

Приуроченность *S. salpa* к прибрежной зоне взморья бухты Круглая может быть обусловлена высокими значениями биомассы доминирующего эрикариево-гонголяриевого фитоценоза (687–4611 г·м⁻²), характеризующегося значительным вкладом эрикарии (до 70–90 %) и эпифитов (5–24 %). В составе эпифитной синузиды доминировали *V. subulifera*, *Ectocarpus siliculosus*, *Sphacelaria cirrosa*, *Antithamnion cruciatum* и представители рода *Chondria* [Чернышева, 2019], обнаруженные в пище сальпы (табл. 1). Для нижних ярусов фитоценозов у входных мысов бухты Круглая типичны виды-литофиты *C. spongiosus*, *Carradoriella elongata* (Hudson) Savoie & G. W. Saunders, 2019, *Cladophoropsis membranacea* (Bang ex C. Agardh) Børgesen, 1905, *Gelidium crinale* (Hare ex Turner) Gaillon, 1828, *Gelidium spinosum* (S. G. Gmelin) P. C. Silva, 1996, *Osmundea pinnatifida* (Hudson) Stackhouse, 1809, *Phyllophora crispa* (Hudson) P. S. Dixon, 1964, *Zanardinia typus* (Nardo) P. C. Silva, 2000 и другие тонкоразветвлѳнные сциафильные и мягкие корковые водоросли, также отмеченные в пищевом спектре сальпы в Средиземном море [Чернышева, 2019; Verlaque, 1990].

Таблица 1. Видовой состав, масса и калорийность компонентов пищевого комка *Sarpa salpa* (бухта Круглая, 29.08.2023)**Table 1.** Species composition, weight, and caloric of food bolus components of *Sarpa salpa* (the Kruglaya Bay, 29.08.2023)

Таксон	Масса, г	Вклад, %	Удельная калорийность, кДж·г ⁻¹
Chlorophyta			
<i>Lychaete echinus</i> (Biaosoletto) M. J. Wynne, 2017 (эп.)	0,05	0,17	18,92 / 25,26
<i>Ulva rigida</i> C. Agardh, 1823	0,03	0,1	13,79 / 17,37
Ochrophyta			
<i>Cladostephus spongiosus</i> (Hudson) C. Agardh, 1817	0,5	1,7	21,74 / 23,50*
<i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye, 1819 (эп.)	1,2	4,0	19,27 / 26,28
<i>Ericaria crinita</i> (Duby) Molinari & Guiry, 2020	10,3	34,3	16,46 / 18,00*
<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh, 1824 (эп.)	0,3	1,0	21,74 / 23,50*
<i>Zantheleardinia typus</i> (Nardo) P. C. Silva, 2000	0,8	2,6	18,70 / 20,62*
Rhodophyta			
<i>Antithamnion cruciatum</i> (C. Agardh) Nägeli, 1847 (эп.)	0,05	0,17	20,46 / 22,94*
<i>Chondria capillaris</i> (Hudson) M. J. Wynne, 1991 (эп.)	1,4	4,67	16,99 / 18,61*
<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh, 1817 (эп.)	0,8	2,7	16,99 / 18,61*
<i>Corallina</i> sp.	0,04	0,13	—
<i>Laurencia obtusa</i> (Hudson) J. V. Lamouroux, 1813 (эп.)	0,07	0,23	15,94 / 18,82
<i>Vertebrata subulifera</i> (C. Agardh) Kuntze, 1891 (эп.)	14,5	48,25	20,59 / 22,38
Mollusca			
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	0,041	0,01	—
<i>Tricolia pullus</i> (Linnaeus, 1758)	0,0028	0,009	—
Mytilidae gen. sp.	0,0003	0,01	—
Итого	30,08	100,00	

Примечание: эп. — эпифит. Удельная калорийность приведена по Б. Г. Александрову [2001]: перед чертой — в пересчёте на сухое вещество (dry weight, DW); за чертой — на сухое беззольное вещество (ash-free dry weight, AFDW). * — указаны значения для близкородственных видов. Прочерк означает отсутствие данных.

Note: эп., an epiphyte. Specific caloric content is given according to B. Alexandrov [2001]: before the line, in terms of dry weight (DW); after the line, in terms of ash-free dry weight (AFDW). *, values for closely related species are provided. A dash denotes no data.

Поскольку калорийность красных водорослей (Rhodophyta) в пищевом комке исследованного экземпляра *S. salpa* отличалась незначительно, их преобладание в питании сальпы могло быть связано с особенностями химического состава, в том числе с более высоким содержанием в них протеина (30–40 %) по сравнению с таковым для видов Ochrophyta (5–11 %) и Chlorophyta (до 20 %) [Суховеева, Подкорытова, 2006]. Кроме того, красные водоросли накапливают значительные количества полисахаридов (до 50–80 %) и полиненасыщенных жирных кислот (эйкозапентаеновая и арахидоновая), представленных в тканях рыб. Преобладание Rhodophyta в питании *S. salpa* могло быть связано и с тем, что они относились к эпифитам (табл. 1) с высокой удельной поверхностью, величина которой положительно коррелирует с их калорийностью [Александров, 2001].

Выявленные особенности структуры и распределения макрофитобентоса в прибрежной зоне у входных мысов бухты Круглая имеют важное значение для оценки особенностей питания *S. salpa*. Обнаружение взрослой особи этого вида в тёплом слое (+26 °C) на глубине 19 м может свидетельствовать о миграциях с мест «пастбищного кормления» в зоне плотных зарослей

макрофитов на глубинах от 3 до 7 м в более глубокие слои, в том числе в слой термоклина, ядро залегания которого в районе бухты Круглая, по среднесуточным данным [Троценко и др., 2019], совпадает с глубиной обнаружения сальпы. Такая адаптивная стратегия может быть также связана с ритмикой питания *S. salpa* и длительностью переваривания полисахаридов, преобладающих в её пище [Buñuel et al., 2020]. При этом удаление рыбы на несколько сот метров от берега не требует значительных энергетических ресурсов, которые ограничены у фитобентофагов, особенно при углеводном типе питания [Verlaque, 1990].

Заключение. Впервые в составе пищи черноморских *Sarpa salpa* идентифицированы макроводоросли, выявлено 13 их видов. На красные и бурые водоросли пришлось 85 % видов, их вклад в массу пищевого комка сальпы составил 99,7 %. Необходим регулярный мониторинг состояния популяции *S. salpa* в Чёрном море, особенно в условиях глобальных изменений климата и процессов медитеранизации биоты: он позволит оценить масштабы воздействия сальпы на ключевые ценозообразующие виды макрофитов.

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).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Александров Б. Г. Калорийность водорослей-макрофитов Чёрного моря // *Альгология*. 2001. Т. 11, № 2. С. 180–187. [Alexandrov B. G. Calorie content of the Black Sea macroalgae. *Al'gologiya*, 2001, vol. 11, no. 2, pp. 180–187. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/13576>
2. Болтачев А. Р., Карпова Е. П. Ихтиофауна прибрежной зоны Севастополя (Чёрное море) // *Морской экологический журнал*. 2012. Т. 11, № 2. С. 10–27. [Boltachev A. R., Karпова E. P. The ichthyofauna of the Sevastopol coastal zone (the Black Sea). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2012, vol. 11, no. 2, pp. 10–27. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1209>
3. Васильева Е. Д. Рыбы Чёрного моря. *Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С. В. Богородским*. Москва : ВНИРО, 2007. 238 с. [Vasil'eva E. D. *Ryby Chernogo morya. Opredelitel' morskikh, solonovatovodnykh, evrigalinnykh i prokhodnykh vidov s tsvetnymi illyustratsiyami, sobrannymi S. V. Bogorodskim*. Moscow : VNIRO, 2007, 238 p. (in Russ.)]
4. Георгиев Ж. М. Нов вид за нашата черноморска ихтиофауна *Boops salpa* (Linne) – Златоредица // *Известия на Зоологическия институт*. 1954. Кн. 3. С. 245–248. [Georgiev Zh. M. Nov vid za nashata chernomorska ikhtiofauna *Boops salpa* (Linne) – Zlatoreditsa. *Izvestiya na Zoologicheskaya institut*, 1954, book 3, pp. 245–248. (in Bulg.)]
5. Гетьман Т. П. Ихтиоцены прибрежной акватории бухты Круглая (Севастополь, Чёрное море) // *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія»*. 2017. № 29. С. 126–134. [Hetman T. P. Ichthyocenes of the coastal aquatic complex of the Kruglaya Bay (Sevastopol, Black Sea). *Visnyk Kharkivskoho natsionalnoho universytetu imeni V. N. Karazina. Seriiia "Biolohtia"*, 2017, no. 29, pp. 126–134. (in Russ.)]
6. Зинова А. Д. *Определитель зелёных, бурых и красных водорослей южных морей СССР*. Москва ; Ленинград : Наука, 1967. 400 с. [Zinova A. D. *Opredelitel' zelenykh, burykh i krasnykh vodoroslei yuzhnykh morei SSSR*. Moscow ; Leningrad : Nauka, 1967, 400 p. (in Russ.)]
7. Калугина-Гутник А. А. *Фитобентос Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1975. 248 с. [Kalugina-Gutnik A. A. *Fitobentos Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1975, 248 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5645>
8. Ковардаков С. А., Празукин А. В. Весенние запасы и самоочистительный потенциал макрофитобентоса бухты Круглой (г. Севастополь) // *Системы контроля окружающей среды*.

2011. № 15. С. 283–287. [Kovardakov S. A., Prazukin A. V. Vesennie zapasy i samoochistitel'nyi potentsial makrofitobentosa bukhty Krugloi (g. Sevastopol'). *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2011, no. 15, pp. 283–287. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/14457>
9. Майорова А., Марти В. *Sarpa salpa* в Батумской бухте // *Природа*. 1938. № 5. С. 90. [Maiorova A., Marti V. *Sarpa salpa* in the Batumi Bay. *Priroda*, 1938, no. 5, pp. 90. (in Russ.)]
10. *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Т. 3 : Свободноживущие беспозвоночные. Членистоногие (кроме ракообразных), моллюски, иглокожие, щетинкочелюстные, хордовые / отв. ред. В. А. Водяницкий. Киев : Наукова думка, 1972. 339 с. [*Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Vol. 3 : Svobodnozhivushchie bespozvonochnye. Chlenistonogie (krome rakoobraznykh), mollyuski, iglokozhiye, shchetinkochelyustnye, khordovye / V. A. Vodnyanitsky (Ed.). Kyiv : Naukova dumka, 1972, 339 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/6078>
11. Правдин И. Ф. *Руководство по изучению рыб*. Москва : Пищевая промышленность, 1966. 370 с. [Pravdin I. F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb*. Moscow : Pishchevaya promyshlennost', 1966, 370 p. (in Russ.)]
12. *Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях* / отв. ред. Е. Н. Павловский. Москва : Изд-во АН СССР, 1961. 244 с. [*Rukovodstvo po izucheniyu pitaniya ryb v estestvennykh usloviyakh* / E. N. Pavlovsky (Ed.). Moscow : Izd-vo AN SSSR, 1961, 244 p. (in Russ.)]
13. Световидов А. Н. *Рыбы Чёрного моря*. Москва ; Ленинград : Наука, 1964. 551 с. [Svetovidov A. N. *Ryby Chernogo morya*. Moscow ; Leningrad : Nauka, 1964, 551 p. (in Russ.)]
14. Суховеева М. В., Подкорытова А. В. *Промысловые водоросли и травы морей Дальнего Востока: биология, распространение, запасы, технология переработки*. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2006. 243 с. [Sukhovееva M. V., Podkorytova A. V. *Promyslovye vodorosli i travy morei Dal'nego Vostoka: biologiya, rasprostraneniye, zapasy, tekhnologiya pererabotki*. Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2006, 243 p. (in Russ.)]
15. Трощенко О. А., Субботин А. А., Еремин И. Ю. Изменчивость основных лимитирующих факторов среды в процессе выращивания двустворчатых моллюсков на ферме в районе Севастополя // *Учёные записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. География. Геология*. 2019. Т. 5 (71), № 2. С. 308–321. [Troshchenko O. A., Subbotin A. A., Eremin I. Y. Variability of main limiting environmental factors in the process of bivalve mollusk cultivation at the mussel farm in Sevastopol. *Uchenye zapiski Krymskogo federal'nogo universiteta imeni V. I. Vernadskogo. Geografiya. Geologiya*, 2019, vol. 5 (71), no. 2, pp. 308–321. (in Russ.)]
16. Чернышева Е. Б. Изменение структуры цистозировых фитоценозов в различных экологических условиях (Чёрное море, Севастополь) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря*. 2019. Вып. 3. С. 72–81. [Cernysheva E. B. Changes in the structure of *Cystoseira* communities in various environmental conditions (the Black Sea, Sevastopol). *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon morya*, 2019, iss. 3, pp. 72–81. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2019-3-72-81>
17. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway / M. D. Guiry, G. M. Guiry (Eds) : [site], 2024. URL: <http://www.algaebase.org> [accessed: 15.04.2024].
18. Buñuel X., Alcoverro T., Pagès J. F., Romero J., Ruiz J. M., Arthur R. The dominant seagrass herbivore *Sarpa salpa* shifts its shoaling and feeding strategies as they grow. *Scientific Reports*, 2020, vol. 10, art. no. 10622 (12 p.). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67498-1>
19. Carpenter K. E. Sparidae. In: *The Living Marine Resources of the Eastern Central Atlantic*. Vol. 4: *Bony Fishes Part 2 (Perciformes to Tetradontiformes) and Sea Turtles* / K. E. Carpenter, N. De Angelis (Eds). Rome : FAO, 2016, pp. 2613. (FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes). <https://openknowledge.fao.org/handle/20.500.14283/i5715e>
20. *FishBase*. World Wide Web electronic publication / R. Froese, D. Pauly (Eds) : [site], 2024. URL: <https://fishbase.de/>, version 07/2024 [accessed: 07.07.2024].
21. Franco J. N., Wernberg T., Bertocci I., Duarte P., Jacinto D., Vasco-Rodrigues N.,

- Tuya F. Herbivory drives kelp recruits into 'hiding' in a warm ocean climate. *Marine Ecology Progress Series*, 2015, vol. 536, pp. 1–9. <https://doi.org/10.3354/meps11445>
22. Goldenberg S. U., Erzini K. Seagrass feeding choices and digestive strategies of the herbivorous fish *Sarpa salpa*. *Journal of Fish Biology*, 2014, vol. 84, iss. 5, pp. 1474–1489. <https://doi.org/10.1111/jfb.12371>
23. Guchmanidze A., Boltachev A. Notification of the first sighting of sand steenbras *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758) and modern species diversity of the family Sparidae at the Georgian and Crimean Black Sea coasts. *Journal of the Black Sea / Mediterranean Environment*, 2017, vol. 23, no. 1, pp. 48–55.
24. Verlaque M. Relations entre *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) (Téléostéen, Sparidae), les autres poissons brouteurs et le phytobenthos algal Méditerranéen. *Oceanologica Acta*, 1990, vol. 13, no. 3, pp. 373–388. (in French).
25. WoRMS. *World Register of Marine Species* : [site]. URL: <https://www.marinespecies.org/> [accessed: 03.04.2024].
26. Öztürk B. *Non-indigenous Species in the Mediterranean and the Black Sea* / General Fisheries Commission for the Mediterranean. Rome : FAO, 2021, 92 p. (Studies and Reviews ; no. 87). <https://doi.org/10.4060/cb5949en>
27. Şahinyılmaz M., Yigit M. An alternative species for the Mediterranean aquaculture industry: Production opportunities of *Sarpa salpa* under controlled conditions. In: *Recent Developments in Marine & Environmental Sciences Sustainable Utilization of Water Resources* : International Workshop, Çanakkale, Turkey, 26 Nov., 2015 : [abstracts]. Çanakkale, Turkey, 2015, p. 14. (Turkish–Japanese Marine Forum-III).

**THE NEW DATA
ON THE FOOD SPECTRUM OF *SARPA SALPA* (LINNAEUS, 1758) (SPARIDAE)
IN THE BLACK SEA**

I. Tamoikin, N. Milchakova, I. Vdodovich, and E. Chernysheva

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

The first data on the food spectrum of the Mediterranean immigrant *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) in the Sevastopol coastal area (the southwestern Crimea) are presented. Consumed species were identified in food bolus of one mature *S. salpa* specimen caught off the Kruglaya Bay in August 2023. As shown, the food spectrum covered 13 species of macroalgae. Out of them, red (Rhodophyta) and brown algae (Ochrophyta) predominated by diversity and mass, while the contribution of green algae (Chlorophyta) was minimum. To assess the effect of *S. salpa* (the species that feeds on phytobenthos) on macrophytobenthos communities and coastal ecosystems, regular monitoring of its population in the Black Sea area is required.

Keywords: *Sarpa salpa*, nutrition, macroalgae, Crimea, Black Sea

Учредитель и издатель журнала:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН»
(ОГРН 1159204018478)

Соиздатель журнала:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Зоологический институт РАН

Рекомендовано к печати решением учёного совета
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Федерального исследовательского центра
«Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН»
(протокол № 8 от 10.09.2024).

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., проф. Довгаль И. В.

Корректор:

Копытова О. Ю.

Перевод:

Тренкеншу Т. А., Надточенко И. А.

Компьютерная вёрстка:

Баяндин А. С.

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

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



Уч.-изд. листов 9,3
Усл. печ. листов 13,95

Подп. к печати 10.09.2024
Дата выхода в свет 19.11.2024

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*

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

Заказать журнал

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

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

*publish
scientific journal*

*Морской биологический журнал
Marine Biological Journal*

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

You may order the journal

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