1871
ИнБЮМ – IBSS

ISSN 2499-9768 print

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 10 № 1

2025

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Журнал включён в перечень рецензируемых научных изданий, рекомендованных ВАК Российской Федерации, а также в базу данных Russian Science Citation Index (RSCI).
Журнал реферируется международной библиографической и реферативной базой данных Scopus (Elsevier), международной информационной системой по водным наукам и рыболовству ASFA (ProQuest), Всероссийским институтом научно-технической информации (ВИНИТИ), а также Российским индексом научного цитирования (РИНЦ) на базе Научной электронной библиотеки elibrary.ru.
Все материалы проходят независимое двойное слепое рецензирование.

Редакционная коллегия

Главный редактор
Егоров В. Н., акад. РАН, д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ
Заместитель главного редактора
Солдатов А. А., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ
Ответственный секретарь
Корнийчук Ю. М., к. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Адрианов А. В., акад. РАН, д. б. н., проф., ННЦМБ ДВО РАН
Азовский А. И., д. б. н., проф., МГУ
Васильева Е. Д., д. б. н., МГУ
Генкал С. И., д. б. н., проф., ИБВВ РАН
Денисенко С. Г., д. б. н., ЗИН РАН
Довгаль И. В., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ
Зуев Г. В., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ
Коновалов С. К., чл.-корр. РАН, д. г. н., ФИЦ МГИ
Мильчакова Н. А., к. б. н., ФИЦ ИнБЮМ
Неврова Е. Л., д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ
Празукин А. В., д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ
Руднева И. И., д. б. н., проф., ФИЦ МГИ
Рябушко В. И., д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ
Самышев Э. З., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ
Санжарова Н. И., чл.-корр. РАН, д. б. н., ВНИИРАЭ
Совга Е. Е., д. г. н., проф., ФИЦ МГИ
Стельмах Л. В., д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ
Трапезников А. В., д. б. н., ИЭРиЖ УрО РАН
Фесенко С. В., д. б. н., проф., ВНИИРАЭ
Arvanitidis Chr., D. Sc., HCMR, Greece
Bat L., D. Sc., Prof., Sinop University, Turkey
Ben Souissi J., D. Sc., Prof., INAT, Tunis
Kociolek J. P., D. Sc., Prof., CU, USA
Magni P., PhD, CNR-IAS, Italy
Moncheva S., D. Sc., Prof., IO BAS, Bulgaria
Pešić V., D. Sc., Prof., University of Montenegro, Montenegro
Zaharia T., D. Sc., NIMRD, Romania

Адрес учредителя, издателя и редакции:
ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН».
Пр-т Нахимова, 2, Севастополь, 299011, РФ.
Тел.: +7 8692 54-41-10. E-mail: *mbj@imbr-ras.ru*.
Сайт журнала: https://marine-biology.ru.

Адрес соиздателя:
Зоологический институт РАН.
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034, РФ.

Editorial Board

Editor-in-Chief
Egorov V. N., Acad. of RAS, D. Sc., Prof., IBSS, Russia
Assistant Editor
Soldatov A. A., D. Sc., Prof., IBSS, Russia
Managing Editor
Kornyychuk 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
Konovalov S. K., Corr. Member of RAS, D. Sc., Prof., MHI RAS, Russia
Magni P., PhD, CNR-IAS, Italy
Milchakova N. A., PhD, IBSS, Russia
Moncheva S., D. Sc., Prof., IO BAS, Bulgaria
Nevrova E. L., D. Sc., IBSS, Russia
Pešić V., D. Sc., Prof., University of Montenegro, Montenegro
Prazukin A. V., D. Sc., IBSS, Russia
Rudneva I. I., D. Sc., Prof., MHI RAS, Russia
Ryabushko V. I., D. Sc., IBSS, Russia
Samyshev E. Z., D. Sc., Prof., IBSS, Russia
Sanzharova N. I., Corr. Member of RAS, D. Sc., RIRAE, Russia
Sovga E. E., D. Sc., Prof., MHI RAS, Russia
Stelmakh L. V., D. Sc., IBSS, Russia
Trapeznikov A. V., D. Sc., IPAE UB RAS, Russia
Vasil'eva E. D., D. Sc., MSU, Russia
Zaharia T., D. Sc., NIMRD, Romania
Zuyev G. V., D. Sc., Prof., IBSS, Russia

Founder, Publisher, and Editorial Office address:
A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of Sciences.
2 Nakhimov ave., Sevastopol, 299011, Russia.
Tel.: +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.

© Зоологический институт РАН, 2025
© ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», 2025

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

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2025 Том 10 № 1

Основан в феврале 2016 г. НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ *Выходит 4 раза в год*

СОДЕРЖАНИЕ

Научные сообщения

Аль Джуфайли С. М., Чесалин М. В.
Сравнение популяционных параметров жирной индийской сардины *Sardinella longiceps* из района Маската (Султанат Оман) в 1997 и 2020–2021 гг. (in Eng.) 3–20

Геворгиз Р. Г., Шарифуллин Б. Р., Наумов И. В., Железнова С. Н.
Критическая интенсивность закрученных потоков суспензии и продуктивность накопительной культуры *Arthrospira (Spirulina) platensis* при различных световых условиях 21–29

Горяева А. А., Шавыкин А. А., Карнатов А. Н.
Первые локальные перемещения моевки *Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758) над жилыми кварталами города Мурманска 30–38

Губарева Е. С., Аннинский Б. Е.
Аномальное сокращение численности и биомассы популяции копеподы *Calanus euxinus* в глубоководных районах Чёрного моря осенью 2019 г.: что происходит в морской экосистеме? 39–53

Колесникова Е. Э., Головина И. В.
Влияние миметика ГАМК фенибута на активность оксидоредуктаз в компартментах мозга взрослых и неполовозрелых особей скорпены *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 (in Eng.) 54–68

Селифонова Ж. П., Ренева М. А., Полтаруха О. П., Боран-Кешишьян А. Л.
Брюхоногий моллюск *Patella ulyssiponensis* Gmelin, 1791 (Gastropoda: Patellidae) на кавказском шельфе Чёрного моря: биологическая инвазия или восстановление нативной популяции? 69–84

Юрахно В. М.
Влияние фактора солёности воды на распространение миксоспоридий рода *Kudoa* (Cnidaria, Myxozoa) среди рыб мировой фауны 85–107

Хроника и информация

К юбилею доктора биологических наук, профессора Игоря Васильевича Довгаля 108–109

Багнюкова Т. В., Пашков А. Н.
В память о замечательном человеке и ихтиологе — Лидии Сергеевне Овен 110–118

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

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2025 Vol. 10 No. 1

Established in February 2016 SCIENTIFIC JOURNAL *4 issues per year*

CONTENTS

Scientific communications

Al Jufaili S. and Chesalin M.
Comparison of population parameters of the Indian oil sardine *Sardinella longiceps* from the Muscat region (Sultanate of Oman) in 1997 and 2020–2021 3–20

Gevorgiz R., Sharifullin B., Naumov I., and Zheleznova S.
Critical intensity of swirling flows of a suspension and productivity in batch culture of *Arthrospira (Spirulina) platensis* under different light conditions (in Russ.) 21–29

Goryaeva A., Shavykin A., and Karnatov A.
The first local movements of the kittiwake *Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758) above the city blocks of Murmansk (in Russ.) 30–38

Hubareva E. and Anninsky B.
Abnormal decrease in abundance and biomass of population of *Calanus euxinus* (Copepoda) in the deep-sea areas of the Black Sea in autumn 2019: What is happening with the ecosystem? (in Russ.) 39–53

Kolesnikova E. and Golovina I.
Effect of GABA mimetic phenibut on oxidoreductase activity in the brain compartments of adult and juvenile scorpionfish *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 54–68

Selifonova Zh., Reneva M., Poltarukha O., and Boran-Keshishyan A.
A gastropod *Patella ulyssiponensis* Gmelin, 1791 (Gastropoda: Patellidae) from the Caucasian Black Sea shelf: Biological invasion or recovery of the native population? (in Russ.) 69–84

Yurakhno V.
The influence of water salinity on the distribution of myxosporeans of the genus *Kudoa* (Cnidaria, Myxozoa) among fish of the world fauna (in Russ.) 85–107

Chronicle and information

On the anniversary of D. Sc., Prof. Igor Dovgal (in Russ.) 108–109

Bagnyukova T. and Pashkov A.
Tribute to a wonderful person and ichthyologist, Lidiya Oven (in Russ.) 110–118

1871
ИнБЮМ – IBSS

Морской биологический журнал
Marine Biological Journal
2025, том 10, № 1, с. 3–20
https://marine-biology.ru

SCIENTIFIC COMMUNICATIONS

UDC [597.541:639.2.053](267.36)

COMPARISON OF POPULATION PARAMETERS OF THE INDIAN OIL SARDINE *SARDINELLA LONGICEPS* FROM THE MUSCAT REGION (SULTANATE OF OMAN) IN 1997 AND 2020–2021

© 2025 **S. Al Jufaili[1] and M. Chesalin[2]**

[1]Department of Marine Science and Fisheries, College of Agricultural and Marine Sciences, Sultan Qaboos University, Muscat, Sultanate of Oman
[2]A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: *chesalin@ibss.su*

Received by the Editor 23.04.2024; after reviewing 27.08.2024;
accepted for publication 25.12.2024.

The Indian oil sardine *Sardinella longiceps* plays a key role in the coastal ecosystem of Oman and its fisheries. Total sardine landings along the Omani coast have increased dramatically: from approximately 17,000 t in 1997 to 440,000 t in 2021. A comparison of *S. longiceps* size structure, length–weight relationship, maturity, spawning seasons, growth, mortality parameters, and some stock characteristics in 1997 and in 2020–2021, as well as data obtained during earlier studies in Oman, shows that the biological structure of the population has been relatively stable over the time. The exploitation rate was higher than 0.5, and although the Indian oil sardine can sustain high exploitation rates, its stock in the Omani waters was overexploited. The biological data acquired during the present study provide a basis for management of the fishery; however, monitoring of catches should be continued, so that a longer time series of biological information can be collected and analyzed.

Keywords: Indian oil sardine, *Sardinella longiceps*, length composition, reproductive characteristics, growth, mortality, stock, long-term changes, Muscat, Sea of Oman

Fisheries play a vital role in coastal communities contributing significantly to employment, food security, nutrition, and national economy of the Sultanate of Oman. According to fisheries statistics of FAO [2024], the total fish catches in Oman rose from about 118,600 metric tons (t) in 1994 to 922,000 t in 2021 (Fig. 1A). This remarkable growth was mainly due to increased catches of sardines by almost 27 times, from 14,100 t in 2008 to 376,000 t in 2021, in two regions, Al Wusta and Al Sharqiyah [Fisheries Statistics Book, 2013, 2022]. In other regions, the changes of the sardine landings were not as noticeable. For example, in the Muscat region, the mean landing of sardines during 1994–2011 was around 10,000 t and decreased to only 3,200 t during 2012–2022 [Fisheries Statistics Book, 2003, 2013, 2022] (Fig. 1B). Overall, sardine landings contributed to about 24% of total fishery production in Oman in 1994–2011, and their share increased to approximately 50% in 2018–2021. Recently, the total sardine landing in Oman has dropped significantly, from 440,156 t in 2021 to 280,623 t in 2022. In the Muscat region, the landing has also decreased, from 5,404 t to 3,906 t during these years.

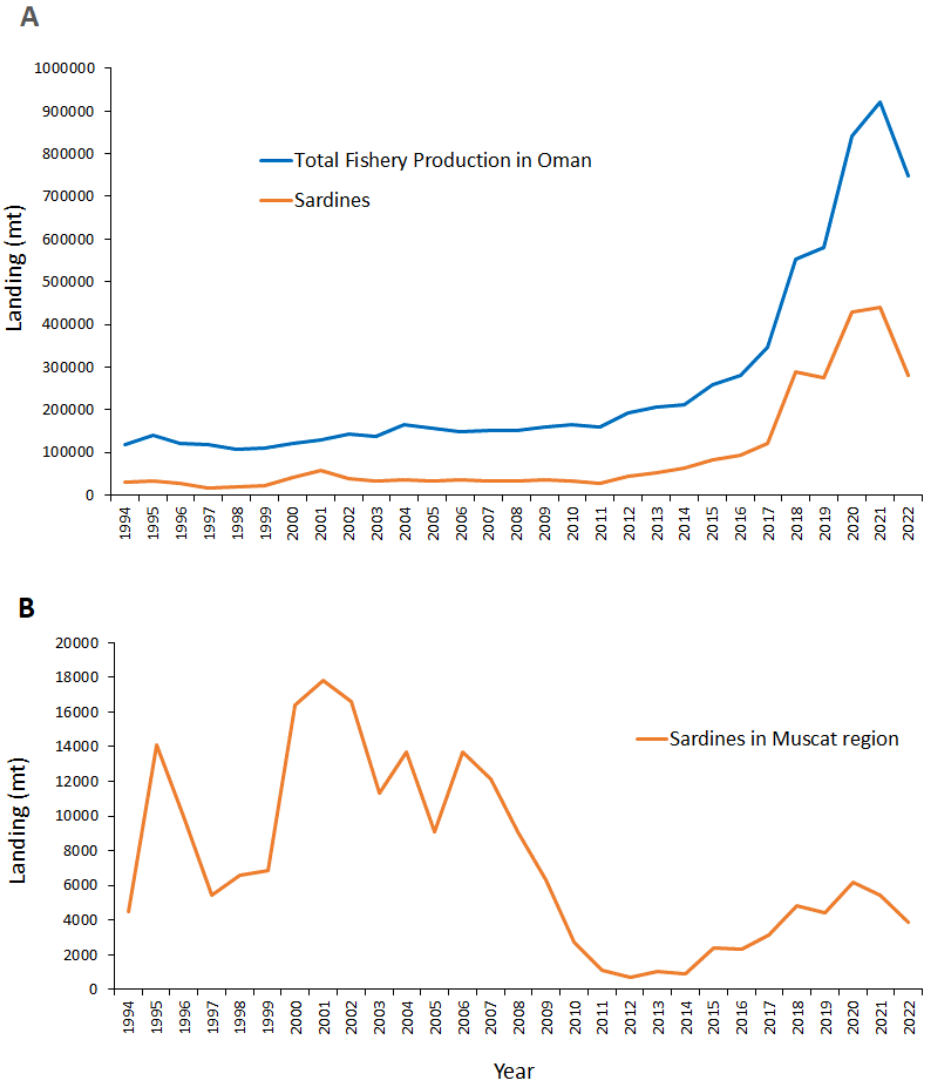


Fig. 1. Total fishery production and sardine landings in Oman (A) and total catches of sardines in the Muscat region (B) in 1994–2022

Рис. 1. Общий вылов рыбы и вылов сардин в водах Омана (A) и общий вылов сардин в районе Маската (B) в 1994–2022 гг.

Five species of sardines (*Sardinella albella*, *S. gibbosa*, *S. longiceps*, *S. melanura*, and *S. sindensis*) are reported from the Omani waters [FishBase, 2024; Randall, 1995]. However, in addition to these species, the blue stripe herring (*Herklotsichthys quadrimaculatus*) and gizzard shad (*Nematalosa nasus*) have been included in the statistics of sardine landings in Oman in recent years [Fisheries Statistics Book, 2013, 2020, 2022]. According to [Al Jufaili, 2021; Al-Abdessalaam, 1995; Zaki et al., 2021], the Indian oil sardine *Sardinella longiceps* Valenciennes, 1847 contributes to about 80% of the total sardine catches in Oman; therefore, this species is of particular interest.

The biology of the Indian oil sardine from different areas of Oman was first studied by M. Al-Barwani *et al.* [1989]. Research by J. Shaklee and M. Shaklee [1990] suggested the presence of a unit stock of *S. longiceps* in the Omani waters. Different aspects of the reproduction biology of this species have been described by M. Siddeek *et al.* [1994], S. Al Jufaili [2011] S. Al Jufaili *et al.* [2006], I. Al-Anbouri *et al.* [2013], and S. Zaki *et al.* [2021]. A comprehensive study on the fishery, biology, and stock assessment of the Indian oil sardine was undertaken along the Omani coast during 2007–2009 under

the "Small Pelagic Fisheries Project" [Zaki et al., 2011]. Age, growth, mortality, and some stock parameters have been investigated in various regions of Oman, including Muscat [Al-Anbouri et al., 2011; Zaki et al., 2011], Salalah [Zaki et al., 2011, 2013a], Sohar [Zaki et al., 2011, 2013b], and Mahout [Jayabalan et al., 2014; Zaki et al., 2011]. Several articles were published on *S. longiceps* fishery in Oman, *inter alia* those covering studies on gillnet selectivity [Govender, Al-Oufi, 2020], factors driving seasonal and interannual fluctuations of sardine catches [Al Jufaili, Piontkovski, 2020; Piontkovski et al., 2014], and changes in sardine landings along different regions of the Omani coast in 1995–2020 [Al Jufaili, 2021]. Recently, S. Dutta *et al.* [2021; 2024] estimated some population parameters of *S. longiceps* based on samples from the Muscat region in 1997 and between 2004 and 2009. The research of S. Dutta *et al.* [2024] showed that the stock of the species was largely overexploited during these years, with the exception of 2007. Dramatic fluctuations in the Indian oil sardine catches not only lead to changes in income from its fishery, but also affect other valuable marine species, because the sardine is the primary food source for a variety of large pelagic fish, marine mammals, and birds.

The main aim of the study was to compare population parameters of *Sardinella longiceps* in the Muscat region between 1997 and 2020–2021 to determine whether there have been any changes in the biological structure of its assumed single unit stock due to an increase in its total catch in Oman by almost 27 times, although this rise occurred in other areas.

MATERIAL AND METHODS

S. longiceps was sampled randomly in Seeb fish market (the Muscat region) on a monthly basis January to December 1997 (1,375 specimens) and during the period October 2020 to August 2021, except July (394 specimens). The fish were caught by traditional artisanal fishermen using gillnets, surrounding nets, and cast nets. The fish were transferred to the laboratory of the Sultan Qaboos University and measured in total length (TL) to the nearest 1 mm. The total weight (W) and gonad weight (GW) were recorded to the nearest 0.01 g using an electronic balance (Mettler PE 360). Sex and stage of gonad maturity were identified by visual observation of gonads using the five maturity stages scale based on size and color appearance of gonads [Al-Anbouri et al., 2011; Fisheries Techniques, 1995].

The length–weight relationship was estimated using the allometric formula [Le Cren, 1951]:

$$W = a \times L^b , \tag{1}$$

where W is the total wet weight (g);

L is the total length (cm);

a and b are the constants.

The values of the constants a and b were estimated by the least-square linear regression from the logarithmic transformation values of length and weight:

$$\log W = \log a + b \log L , \tag{2}$$

where b is the slope;

log a is the intercept [Zar, 1999].

The regression analysis was conducted using the Regression Analysis tool in MS Office Excel. The 95% confidence limits (*CL*) of parameters a and b and coefficient of determination (Pearson r^2) were estimated. The coefficient of determination was used as an indicator of the linear regression quality. Regressions were calculated for males, females, and both sexes combined. Analysis of covariance (ANCOVA) was used to find out the significant difference, if any, between relationships of males and females at the 5% level [Snedecor, Cochran, 1989]. The data on length and weight were log transformed in PAST 4.14 [Hammer et al., 2001], and one-way ANCOVA was used to calculate the *p*-value.

The length at first capture (L_c) at which 50% of fish is vulnerable for the given fishing gear was defined by calculating cumulative percentage of fish in 1-cm size classes and applying logistic function [King, 2007]:

$$P = 1/(1 + e^{-a(L-L_c)}) , \quad (3)$$

where P is the proportion of fish in 1-cm length classes;

L is the mid-class length;

L_c is the length at first capture;

a is the constant.

The non-linear least-squares fitting with MS Office Excel Solver was used to obtain the best fit of two parameters, L_c and a.

The same method was applied to calculate the length at first maturity (L_m). Females with ovaries and males with testis in stages 3, 4, and 5 were considered sexually mature. The cumulative percentage occurrence of mature fish of both sexes in 1-cm size groups for the studied years was determined; the logistic function (formula 3) and the non-linear least-squares fitting with MS Office Excel Solver were used to obtain L_m.

The sex ratio was determined as a number of males to number of females (M : F). The monthly sex ratios were tested for significant deviations from the expected ratio with Pearson's chi-square (χ^2) goodness-of-fit test [Snedecor, Cochran, 1989] using the formula:

$$\chi^2 = \sum (O - E)^2/E , \quad (4)$$

where O is observed numbers;

E is expected numbers.

The *p*-value was calculated applying CHISQ.TEST function in MS Office Excel.

To determine the spawning season, percentage occurrence of different maturity stages of gonads during various months was calculated and plotted separately for males and females together with the gonadosomatic index (hereinafter GSI). Stages 1 and 2 were considered immature and inactive; stage 3, developing/ripening; stage 4, ripe; and stage 5, running/spawning. GSI was established using the formula of R. Wydoski and E. Cooper [1966]:

$$GSI = GW/W \times 100 , \quad (5)$$

where GW is the gonad weight (g);

W is the total weight (g).

No clear annual growth rings were found in *S. longiceps* scales and otoliths, or they were highly inconsistent [Abdussamad et al., 2023; Al-Barwani, Prabhakar, 1989; Zaki et al., 2011]; hence, calculated length-based method was applied for age and growth estimations in the present study. To determine growth parameters in von Bertalanffy growth function (hereinafter VBGF), the Electronic Length Frequency Analysis (ELEFAN) with nonseasonal growth was used; this technique is incorporated in Tropical Fisheries Analysis (TropFishR) package [Mildenberger et al., 2017].

The age at first maturity at which fish of a given population mature for the first time was calculated from the length at first maturity using the inverse of VBGF [Mackay, Moreau, 1990]:

$$T_m = t_o - ln(1 - L_m/L_\infty)/K , \quad (6)$$

where T_m is age at first maturity;

t_o is the age in VBGF;

L_∞ is the asymptotic length;

L_m is the length at first maturity;

K is the growth coefficient.

The potential life span (longevity) was determined by the formula of C. Taylor [1958] which is based on the estimated parameters of VBGF:

$$T_{max} = t_o + 3/K \,, \tag{7}$$

where t_o is the hypothetical age;

K is instantaneous growth coefficient in VBGF.

The optimal fishing length (L_{opt}), the length at which the unfished cohort provides the maximum possible yield, was estimated from the equation given by R. Beverton [1992]:

$$L_{opt} = L_\infty(3/(3 + M/K)) \,, \tag{8}$$

where L_∞ and *K* are parameters of VBGF;

M is the natural mortality.

The annual instantaneous rate of natural mortality (M) was estimated in TropFishR by the empirical equation of A. Then *et al.* [2015]:

$$M = 4.118K^{0.73}L_\infty^{-0.33} \,, \tag{9}$$

where L_∞ (cm) is the von Bertalanffy coefficient.

The length converted catch curve method incorporated in TropFishR was employed for the calculation of total mortality coefficient (Z).

The fishing mortality (F) was determined as follows: F = Z – M.

The exploitation rate (E), or the fraction of deaths caused by fishing [Gulland, 1971; Ricker, 1975; Sparre, Venema, 1998], was computed as:

$$E = F/Z \,. \tag{10}$$

The exploitation ratio (U), as a fraction of the fish caught during the year, was obtained from the equation given by W. Ricker [1975]:

$$U = F/Z(1 - e^{-Z}) \,. \tag{11}$$

The annual landing (in tons) in the present study was considered as the yield (Y).

The total stock (P) in weight was estimated from the ratio [Amin et al., 2002]:

$$P = Y/U \,, \tag{12}$$

where Y is the annual average yield of the species (t);

U is the exploitation ratio.

The term standing stock biomass (B) refers to the concentration of fish populations in a given area at a given time. This can be estimated in terms of numbers or weight. In the present study, the standing stock was determined by weight using the formula [Amin et al., 2002]:

$$B = Y/F \,, \tag{13}$$

where Y is the annual yield (t);

F is the fishing mortality.

The maximum sustainable yield (hereinafter MSY) was calculated by the equation suggested by E. Cadima [Sparre, Venema, 1998; Troadec, 1977]:

$$MSY = 0.5(Y + M \times B) \,, \tag{14}$$

where Y is the total landing in a year;

M is the natural mortality;

B is the standing stock biomass in that same year.

Statistical analysis was performed using MS Office Excel and PAST 4.14 [Hammer et al., 2001].

RESULTS

Size composition. The total length of the Indian oil sardine in the studied samples in 1997 ranged between 10.0 and 21.3 cm [mean was (16.26 ± 2.04) cm], and weight ranged between 8.2 and 91.0 g [mean was (38.66 ± 14.91) g]. Females were slightly smaller than males; the mean length of females was (16.06 ± 2.14) cm, and that of males was (16.59 ± 1.81) cm. Student's *t*-test and Kolmogorov–Smirnov two-sample test showed significant differences between means and length frequency distributions of females and males ($p < 0.001$).

In the samples of 2020–2021, the total length of *S. longiceps* varied between 9.7 and 20.9 cm [mean was (16.26 ± 2.20) cm], and weight varied between 7.3 and 77.6 g [mean was (39.71 ± 14.88) g]. In contrast to the case of 1997, females were slightly larger than males; their mean length was (16.45 ± 2.30) cm, and that of males was (16.05 ± 2.03) cm. Differences between total length means and length distributions of males and females were non-significant in this case.

Comparisons between 1997 and 2020–2021 showed no significant differences in the mean length and length frequency distribution of *S. longiceps* (*t*-test, $p = 0.978$; Kolmogorov–Smirnov test, $p = 0.09$). Fish less than 14 cm contributed to about 5–6% of the catch in 1997 and 2021–2022, while the largest specimens, more than 20 cm, 10–11%. The length frequency distribution indicates three distinct modes in both cases: 13.5–14.0, 16.5–17.0, and 19.5–20.0 cm for 1997 and 14.5–15, 17.0–17.5, and 19.5–20.0 cm for 2020–2021 (Fig. 2).

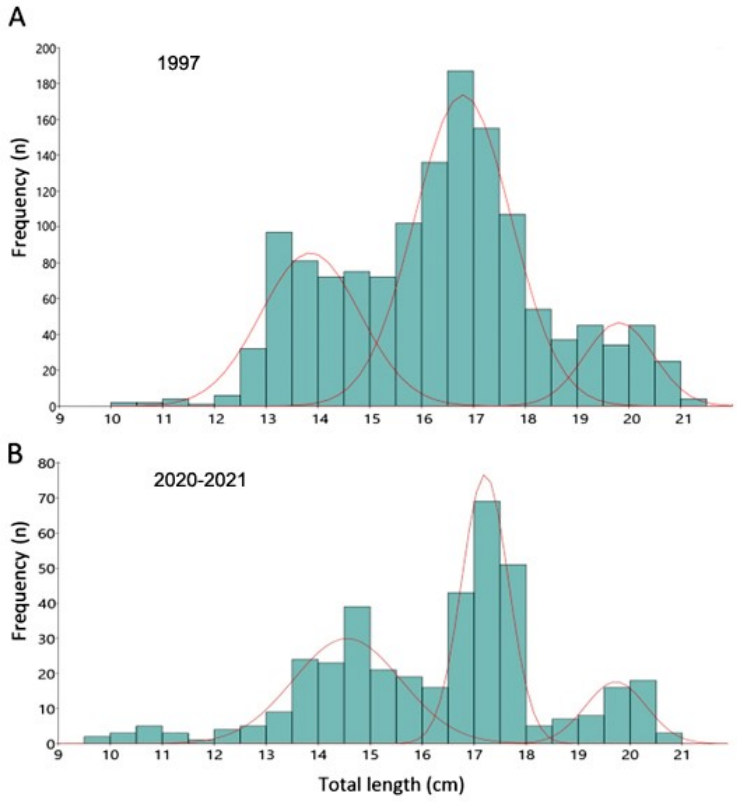


Fig. 2. Length frequency distribution of *Sardinella longiceps* from commercial catches in the Muscat region in 1997 (A) and 2020–2021 (B)

Рис. 2. Размерно-частотное распределение *Sardinella longiceps* в коммерческих уловах в районе Маската в 1997 г. (A) и 2020–2021 гг. (B)

Monthly fluctuations of the mean length were very similar during 1997 and in 2020–2021 combined by months in one year (Fig. 3). Larger specimens were observed in winter time (December to February), while smaller sardines occurred mostly during summer and autumn (June to October).

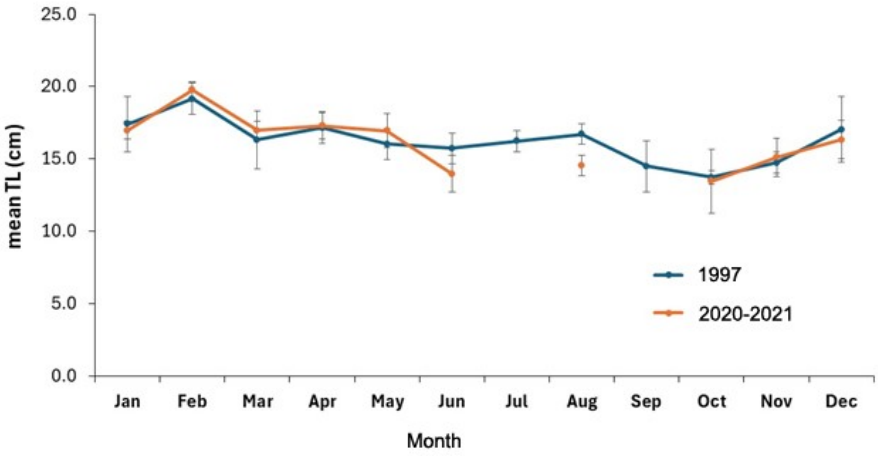


Fig. 3. Monthly fluctuations of the mean total length (TL) of *Sardinella longiceps* from the Muscat region in 1997 and 2020–2021

Рис. 3. Изменение средней длины (TL) по месяцам у *Sardinella longiceps* из района Маската в 1997 и 2020–2021 гг.

Length–weight relationship. Parameters a and b in the relationship between somatic weight and total length of *S. longiceps* for both sexes combined in 1997 and 2020–2022 (formula 2) were very similar (Table 1). The value of parameter b was estimated in 3.01 and 3.05, respectively, indicating a close to isometric growth in weight for the species. The coefficient of determination (r^2) was very high in both cases ranging 0.96–0.97. ANCOVA test showed no significant difference between the slopes of the length–weight relationship in 1997 and 2020–2021 ($p > 0.05$).

Table 1. Length–weight relationship of *Sardinella longiceps* from the Muscat region in 1997 and 2020–2021 (*CL*, confidence limits)

Таблица 1. Соотношение длины и массы тела *Sardinella longiceps* из района Маската в 1997 и 2020–2021 гг. (*CL* — доверительные интервалы)

Years	*n*	a	95% *CL* a	b	95% *CL* b	r^2
1997	1,375	0.0083	0.0077–0.0089	3.0114	2.9871–3.0368	0.970
2020–2021	394	0.0076	0.0064–0.0090	3.0494	3.9867–3.1127	0.955

Length at first capture. The mean length at which 50% of fish were caught (L_c) (formula 3) was estimated to be 16.20 cm for 1997 and 16.28 cm for 2020–2021 (Fig. 4).

Length and age at first maturity. During 1997, the smallest male with ripening testis (stage 3) was 13.2 cm, and the smallest female with ripening ovary (stage 3) was 13.5 cm, while in 2020–2021, the sizes were 13.5 and 13.6 cm, respectively. Maturing testis (stage 3 and above) and maturing ovaries (stage 3 and above) were used for determination of the length at first sexual maturity. The logistic function (formula 3) showed that the mean size at the first maturity (L_m) during 1997 was 17.06 cm in males and 17.36 cm in females; during 2020–2021, it was 16.59 and 17.21 cm, respectively (Fig. 5). The result indicates that males of the Indian oil sardine mature at a slightly earlier length than females.

The age at first maturity (formula 5) was calculated for females at 1.35 years in 1997 and 1.38 years in 2020–2021.

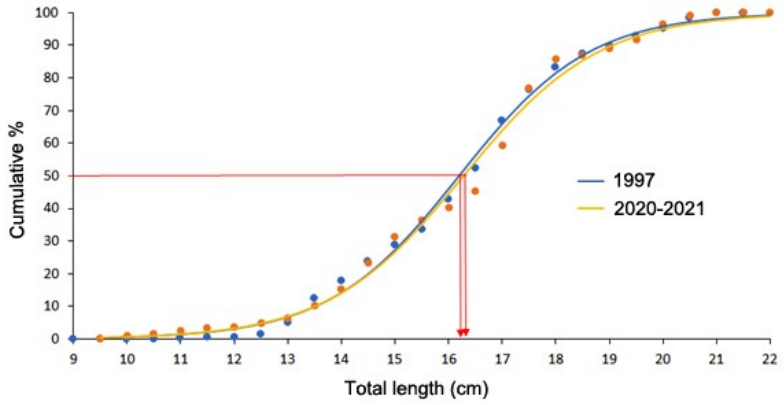


Fig. 4. Curves of cumulative percentages of catches of *Sardinella longiceps* of different sizes in the Muscat region and the length at first capture in 1997 and 2020–2021

Рис. 4. Кривые суммарной доли уловов *Sardinella longiceps* разных размеров в районе Маската и средняя длина первой поимки 50 % сардин (L_c) в 1997 и 2020–2021 гг.

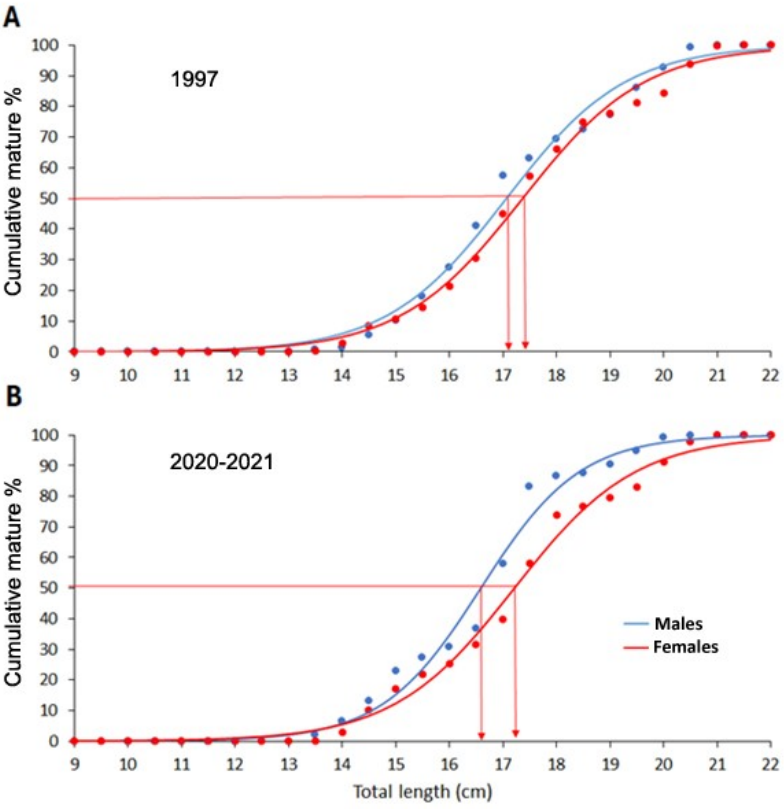


Fig. 5. Curves of cumulative percentage of mature *Sardinella longiceps* and the length at first maturity for males and females from the Muscat region in 1997 (A) and 2020–2021 (B)

Рис. 5. Кривые суммарной доли половозрелых *Sardinella longiceps* из района Маската и средняя длина, при которой 50 % самок и самцов достигают зрелости (L_m), в 1997 г. (A) и 2020–2021 гг. (B)

Sex ratio. The sex ratio of *S. longiceps* during both studied periods was in favor of females. In 1997, females constituted 62% of the analyzed fish, and M : F = 0.60 : 1. In 2020–2021, the percentage of females was 55%, and M : F = 0.83 : 1.

The investigation of the monthly sex ratio indicated the dominance of females over males during most of the year. Males were absent in the sample from commercial catches in October 1997. The share of males was found to be larger than that of females only in June 1997, November 2021, and April 2021. The chi-square test revealed that the monthly sex ratio was significantly different from what was expected in June, August, and October 1997, while in 2020–2021, only in November. In general, the monthly sex ratio differed significantly during 1997 ($\chi^2 = 46.64$, $p = 0.002$) and non-significantly during the studied months of 2020–2021 ($\chi^2 = 12.47$, $p = 0.65$).

Spawning season. The monthly occurrence of fish with immature, ripening, and spawning gonads during 1997 indicated higher percentages of spawning males and females during November–March, in June, and during August–September. Higher GSI values were calculated for males in February and August and for females in March and August (Fig. 6).

A similar picture was observed during 2020–2021: the fish with ripening and spawning gonads dominated from November to April and in August. Higher GSI values were recorded for males during January–April and in August, and for females, during February–April and in August. Hence, spawning of the Indian oil sardine in the Muscat region may occur between November and April with a peak in March–April and again in June to September with a peak in August.

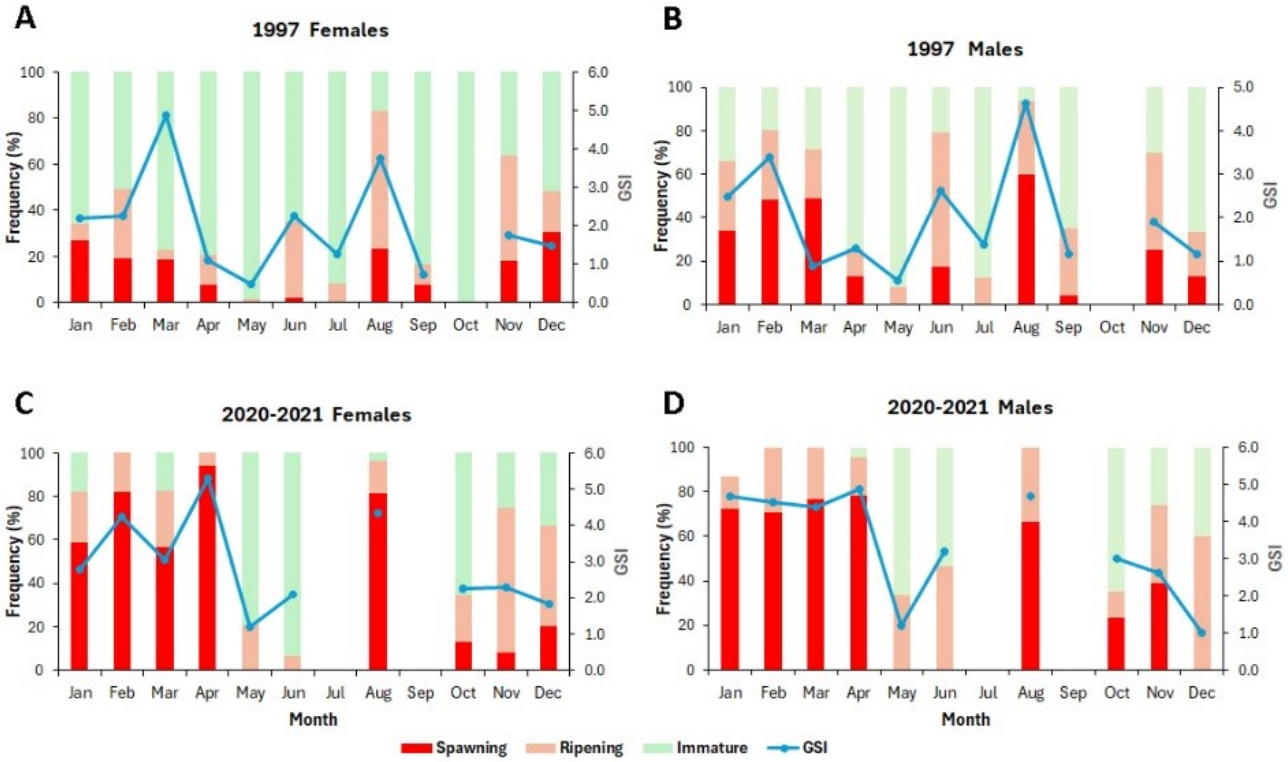


Fig. 6. Monthly changes of different gonad developmental stages (in percentage) and values of the gonadosomatic index (GSI) of *Sardinella longiceps* in the waters of Muscat: A and B, females and males, respectively, in 1997; C and D, females and males, respectively, in 2020–2021

Рис. 6. Изменение разных стадий развития гонад (в процентах) и значений гонадосоматического индекса (GSI) у *Sardinella longiceps* по месяцам в водах Маската: A и B — самки и самцы соответственно в 1997 г.; C и D — самки и самцы соответственно в 2020–2021 гг.

Age, growth, and life span. Growth parameters of *S. longiceps* in VBGF estimated based on the monthly length frequency distributions using ELEFAN technique in TropFishR are provided in Fig. 7 and Table 2. In 1997 and 2020–2021, the asymptotic length (L_∞) and growth coefficient (K) were similar. Calculated lengths of one-, two-, and three-year-old fish were 15.7, 18.7–19.0, and 19.6–20.2 cm in 1997 and 2020–2021. Our result showed that *S. longiceps* grows very rapidly during the first year of life; then, its growth slows down, until it becomes almost negligible (after 2.5 years). From Fig. 7, new generations appeared in February 1997 and February 2021.

According to calculation by empirical formula 7, the maximum life span of the studied species was 2.36 years in 1997 and 2.60 in 2020–2021. Commercial catches of the sardine during 1997 comprised mainly one- to two-year-old fish, while in 2020–2021, fish younger by one year.

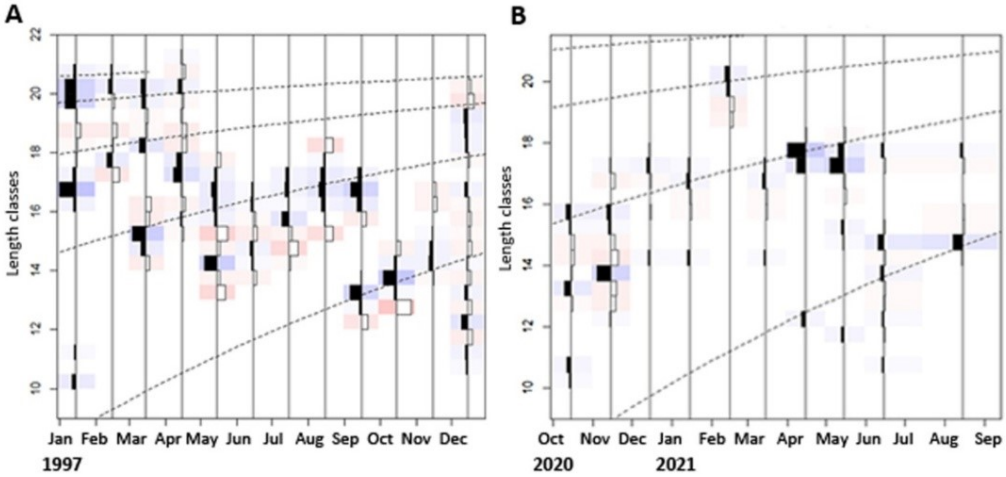


Fig. 7. Monthly length frequency distribution and growth curves for *Sardinella longiceps* from the Muscat region: A, 1997; B, 2020–2021

Рис. 7. Размерно-частотное распределение по месяцам и кривые роста *Sardinella longiceps* из района Маската: A — 1997 г.; B — 2020–2021 гг.

Table 2. Growth parameters in von Bertalanffy growth function and calculated length at different age for *Sardinella longiceps* from the Muscat region

Таблица 2. Параметры роста в уравнении Берталанфи и расчётная длина *Sardinella longiceps* разного возраста из района Маската

Years	L_∞	*K*	t_o	Mean TL, cm					
				0.5 years	1 year	1.5 years	2 years	2.5 years	3 years
1997	20.1	1.11	–0.37	12.4	15.7	17.6	18.7	19.3	19.6
2020–2021	20.9	1.00	–0.40	12.4	15.7	17.8	19.0	19.8	20.2

Optimal fishing length. The length at which a year class (cohort) provides the maximum biomass in an unfished population (L_{opt}) was calculated (formula 8) to be 13.37 cm in 1997 and 13.90 cm in 2020–2021.

Mortality. The natural mortality (M) estimated in TropFishR package with the empirical Then's equation (formula 9) was 1.66 yr^{-1} in 1997 and 1.51 yr^{-1} in 2020–2021.

The total mortality (Z) assessed using the length converted catch curve method in TropFishR was 4.29 yr^{-1} (*SE* = 0.23) in 1997 and 4.42 yr^{-1} (*SE* = 0.19) in 2020–2021.

The fishing mortality (F) was estimated at 2.63 yr^{-1} for 1997 and 2.91 yr^{-1} for 2020–2021.

Exploitation rate, biomass, and maximum sustainable yield. *S. longiceps* fishery in the Muscat region was assessed applying several simple formulas. The exploitation rates (E) calculated based on formula 10 were 0.61 in 1997 and 0.66 in 2020–2021, and the exploitation ratios (U) determined from formula 11 were 0.60 and 0.65, respectively (Table 3). Further calculations were carried out separately for total catches of *S. longiceps* in Oman and catches in the Muscat region alone. It was assumed that in both cases, the Indian oil sardine accounted for 80% of the total sardine catches. The landings, or yield (Y), of *S. longiceps* in the Muscat region in 1997 and 2021 were very similar comprising approximately 4.3 thousand tons, while the total oil sardine landings in Oman differed by more than 26 times: from about 13.5 thousand tons in 1997 to 352 thousand tons in 2020–2021. Annual landings in Oman and the Muscat region in 1997 were about 123% of calculated MSY, and in 2021, approximately 132% of MSY. So, the effort for *S. longiceps* fishery in these years was higher than MSY indicating overfishing of the stock.

Table 3. Assessment of stock parameters of *Sardinella longiceps* based on annual landings in the Muscat region and total landings in the waters of Oman in 1997 and 2021 (t, tons)

Таблица 3. Оценка параметров запаса *Sardinella longiceps* на основе величин уловов в районе Маската и общих уловов в водах Омана в 1997 и 2021 гг. (t — тонны)

Year	Region	E	U	Y, t	P, t	B, t	MSY, t
1997	Oman	0.61	0.60	13,412	22,353	5,100	10,939
	Muscat			4,356	7,260	1,656	3,552
2021	Oman	0.66	0.65	352,125	541,731	121,005	267,421
	Muscat			4,324	6,652	1,486	3,284

DISCUSSION

The Indian oil sardine is a small pelagic fish playing a key role in the coastal ecosystem and fisheries of Oman. The sardine landings in Oman have increased almost 27 times in the compared years: from 16,765 t in 1997 to 440,156 t in 2021. However, in the Muscat region, the sardine landings remained relatively stable: 5,445 and 5,405 t, respectively. This sharp gain in catches raises questions about possible overfishing and its effect on the population structure and the sardine stock. It also causes concerns about the future of fishing in Oman and the potential effects on other species in the ecosystem. Therefore, the population parameters of *S. longiceps* in 1997 were compared with those in 2020–2021, as well as with the results of other studies conducted in other years and areas of Oman.

According to our data, the maximum total length of *S. longiceps* was 21.3 cm in 1997 and 20.9 cm in 2020–2021. The mean length of the fish in the compared years was exactly the same (16.26 cm), and the average weight did not differ significantly: 38.66 *vs.* 39.71 g (Table 4). According to literature data, the maximum total length of *S. longiceps* in the Omani waters has reached 23.0 cm, and the maximum weight, 152.0 g, was recorded in Mahut in 2007–2009 [Zaki et al., 2021]. The mean length of this species in commercial catches in various regions of Oman in 2007–2009 ranged 16.05 to 18.42 cm, and the average weight ranged 37.96 to 57.47 g [Zaki et al., 2011].

The length–weight relationship of *S. longiceps* was similar in 1997 and 2021–2021 (a = 0.008; b = 3.01…3.05) that evidences for isometric growth of the species. However, as we know, the body shape and the coefficients a and b depend on many factors, in particular, the fat content and gonad condition, and can vary significantly between seasons and between different years. S. Dutta *et al.* [2021] found that the parameter b for *S. longiceps* from the Muscat region was < 3 in some years suggesting negative allometric growth, but in other years, it was > 3 indicating positive allometric growth for this species.

We calculated the length at first capture of *S. longiceps* from the Muscat region in 1997 to be 16.20 cm, and in 2020–2021, 16.28 cm. It is quite similar and comparable to the results of S. Zaki *et al.* [2011; 2013b] but slightly smaller than the length calculated for Mahout region by N. Jayabalan *et al.* [2014].

The length at first maturity (L_m) for *S. longiceps* males and females ranged 16.6 to 17.4 cm. It has also been found that the fish attain the first maturity at the end or just after the first year of life. Most other studies have also shown that the Indian oil sardine from the Omani coast reaches maturity at about 16–18 cm and at the age of about 1 year [Al Jufaili, 2011; Siddeek et al., 1994; Zaki et al., 2011, 2012]. However, as reported in some papers, this species can mature at a smaller length (12.5–13.5 cm) [Dorr III, 1990] or larger one (18–19 cm) [Al-Anbouri et al., 2013; Zaki et al., 2021]. The age of maturation or rate of sexual maturity of a particular fish species depends on some external factors, and the most important of them are food, temperature, photoperiod, and water currents [Bhukaswan, 1980]. Notably, in most studies, when assessing the size at the first maturity of *S. longiceps* in Oman, it was found that males reach maturity at a slightly smaller length than females.

Table 4. Comparison of data on sizes, parameters of length–weight relationship (LWR), length at first capture (L_c), length at first maturity (L_m), and spawning seasons for *Sardinella longiceps* in different regions of Oman (M, male; F, female)

Таблица 4. Сравнение данных о размерах, параметрах соотношения длины и массы, средней длине первой поимки 50 % сардин (L_c), средней длине, при которой 50 % самок и самцов достигают зрелости (L_m), и сезонах нереста *Sardinella longiceps* из разных регионов Омана (M — самец; F — самка)

Years	Region	Mean TL, cm	Maximum TL, cm	Mean W, g	Maximum W, g	LWR		L_c, cm	L_m, cm	Spawning season, months	Reference
						a	b				
–	Muscat	–	–	–	–	–	–	–	12.5–13.5	Sep–Feb, Mar–Apr	Dorr III, 1990
–	Muscat	–	–	–	–	–	–	–	15.9	Apr, Oct	Siddeek et al., 1994
1997–1998	Muscat	16.47 M, 16.60 F	21.9	–	–	0.0081	3.0	–	16.7 M, 16.9 F	Feb, Mar, Aug	Al Jufaili, 2011
2005	Muscat	–	–	–	–	–	–	–	–	Mar–Apr, Aug	Al Jufaili et al., 2006
1997	Muscat	16.19	21.3	38.24	91.00	0.0063	3.0	–	–	–	Dutta et al., 2021
2004	Muscat	16.71	22.0	44.50	94.60	0.0043	3.18	–	–	–	
2005	Muscat	16.05	18.2	37.96	58.40	0.0097	2.81	–	–	–	
2006	Muscat	18.42	21.1	57.47	89.70	0.011	2.76	–	–	–	
2007	Muscat	16.34	22.0	39.58	83.60	0.0087	2.85	–	–	–	
2009	Muscat	17.76	22.0	52.34	108.00	0.0036	3.25	–	–	–	
2008–2009	Muscat	–	20.0	–	–	–	–	–	18.2	Dec–Mar, Jun–Sep	Al-Anbouri et al., 2013
2007–2009	Muscat	–	22.0	–	–	0.005	3.09	16.9	16.2–17.4 M, 16.4–17.6 F	Jan–Apr, Jun–Sep	Zaki et al., 2011
2007–2009	Mahout	–	22.8	–	–	0.001	2.91	19.3	–	–	Jayabalan et al., 2014
2007–2009	Mahout	–	23.0	–	152.0	–	–	–	18.7 M, 19.1 F	Jan–Feb, Jul–Sep	Zaki et al., 2021
2007–2009	Salalah	–	21.0	–	–	0.007	3.03	18.5	–	–	Zaki et al., 2013a
2007–2009	Sohar	–	–	–	–	–	–	–	15.6 M, 16.3 F	Feb–Mar, Sep–Oct	Zaki et al., 2012
2007–2009	Sohar	–	21.0	–	–	0.004	2.70	16.8	17.8–18.2 M, 18.2–18.4 F	Mar–Jul	Zaki et al., 2013b
1997	Muscat	16.26	21.3	38.66	91.0	0.0083	3.01	16.2	17.1 M, 17.4 F	Mar–Apr, Jun–Sep	present study
2020–2021	Muscat	16.26	20.9	39.71	77.6	0.0076	3.05	16.3	16.6 M, 17.2 F	Feb–Apr, Aug	present study

Our analysis of monthly fluctuations in occurrence of various gonad stages of males and females showed that there were ripening and spawning sardines in almost all the studied months, except for May and October 1997. This indicates that the Indian oil sardine spawns, as a rule, all year round; however, the spawning activity varies greatly throughout the year. The higher percentage of ripe and spawning fish (stages 4 and 5) was observed in January–April, August, and November–December both during 1997 and in 2020–2021. Higher GSI values were obtained in February–March and August 1997, as well as in April and August 2021. Thus, two peaks of spawning activity were detected: the first one, in February–April, and the second one, in August. This result is consistent with other investigations that also reported two spawning seasons of *S. longiceps* in the Omani waters (see Table 4). In particular, in the Muscat region, the first spawning season was observed December to April, and the second, June to October [Al Jufaili, 2011; Al Jufaili et al., 2006; Al-Anbouri et al., 2013; Siddeek et al., 1994; Zaki et al., 2011]. The spawning season of *S. longiceps* depends on environmental conditions in the sea and might vary from year to year and from region to region in Oman [Al Jufaili et al., 2006; Siddeek et al., 1994].

The sex ratio of *S. longiceps* was in favor of females – 0.60 : 1 (38% males and 62% females) in 1997 and 0.83 : 1 (45% males and 55% females) in 2020–2021 – demonstrating a significant deviation from the expected ratio of 1 : 1 ($p < 0.01$). This is consistent with the studies of S. Al Jufaili *et al.* [2011] and S. Zaki *et al.* [2011; 2012; 2021] which also showed the dominance of *S. longiceps* females over males in all analyzed regions – Muscat, Mahout, Salalah, and Sohar – in 1997–1998 and 2007–2009. Combining our material with literature data [Zaki et al., 2011] on abundance of males and females, we concluded that the Indian oil sardine has an overall female-biased sex ratio 0.64 : 1 (39% males and 61% females) in the Omani waters. This pattern means increasing egg production *per* population biomass for the species. The sex ratio provides basic information for assessing the reproductive potential and estimating stock size of fish populations. There is a wide variation in sex determination systems in fish, where sex can be determined by environmental factors (mainly temperature) and genetic ones [Baroiller et al., 2009; Conover, Heins, 1987]. In this case with *S. longiceps*, the sex ratio seems to be determined primarily by genetic factors.

S. longiceps age and growth are difficult to establish by studying otoliths and other hard parts (scales and vertebrae), as there are no clear annual rings [Al-Barwani, Prabhakar, 1989; Zaki et al., 2011]. However, some attempts were made in early works to analyze the age of sardines [Balan, 1964; Hornell, Naidu, 1924; Nair, 1949, 1952]. These investigations have shown that the Indian oil sardine has a rapid growth rate and a life span of about three years, and the fish reach sexual maturity at about 15 cm in length at the age of one year [Hornell, Naidu, 1924] or two years [Nair, 1952]. Recently, age and growth of *S. longiceps* from Indian waters were assessed by three approaches: interpretation of microstructures on hard parts (mainly otoliths), modal progression analysis of length frequency data of fish caught in commercial fishing, and direct measurement of sardines reared in open sea cages on natural food during 11 months [Abdussamad et al., 2023]. The authors reported a much faster growth rate (K of 1.57 and 1.76 yr^{-1}) for this species compared to values in previous investigations. However, they also found a significant difference in the sardine growth rate between different years, when, according to their results, one-year-old fish reached 20.4 cm in 2011–2013 and only 15.6 cm in 2014–2017.

Studies on *S. longiceps* age and growth in the Omani waters are largely based on length frequency analysis [Al-Anbouri et al., 2011; Dutta et al., 2024; Jayabalan et al., 2014; Zaki et al., 2011, 2013a, b, 2021] which was also used in the present research. Overall, our data showed similar growth parameters for the sardine in 1997 and 2020–2021. When comparing our results with those of other investigations, it can be noted that we obtained lower L_∞ values, except for values in the work of M. Siddeek *et al.* [1994], but K values are similar to those in most previous works (Table 5). Some differences in growth parameters with the results of other authors may be related to calculation procedures, as we used ELEFAN from TropFishR package, while S. Zaki *et al.* [2011; 2013a; 2013b; 2021] and N. Jayabalan *et al.* [2014]

applied ELEFAN routine incorporated in LFDA5 of Fish Stock Assessment Software (FMSP) developed by MRAG Ltd [Kirkwood et al., 2003], and S. Dutta *et al.* [2024] calculated L_∞ and *K* values using ELEFAN I from FiSAT II [Gayanilo et al., 2005]. However, in general, all the results on *S. longiceps* growth and life span presented in Table 5 are comparable, and the observed differences may be due to variations in growth rate in different years and regions which depend on environmental conditions and food availability, but have no clear relationship with fishing intensity.

Table 5. Summary of *Sardinella longiceps* growth parameters, mortality, and exploitation rate in the waters of Oman

Таблица 5. Сводные данные о параметрах роста, смертности и степени эксплуатации запаса *Sardinella longiceps* в водах Омана

Years	Region	L_∞, cm	*K*, yr^{-1}	t_o, yr	T_{max}, yr	Z, yr^{-1}	M, yr^{-1}	F, yr^{-1}	E	Reference
–	Muscat	19.72	0.986	–	3.75	–	–	–	–	Siddeek et al., 1994
2008–2009	Muscat	22.02	1.21	–0.01	2.5	4.11	2.21	1.91	0.46	Al-Anbouri et al., 2011
2007–2009	Muscat	23.18	1.21	–0.21	2.0	4.17	2.22	1.99	0.47	Zaki et al., 2011
2007–2009	Mahout	23.00	1.33	–0.09	2.5	3.66	2.21	1.45	0.40	Jayabalan et al., 2014
2007–2009	Salalah	23.02	1.57	–0.49	2.0	4.65	2.45	2.20	0.47	Zaki et al., 2013a
2007–2009	Sohar	23.00	1.40	–0.15	2.5	3.97	2.28	1.69	0.43	Zaki et al., 2013b
1997	Muscat	22.80	1.10	–0.08	2.64	4.69	1.08	3.61	0.77	Dutta et al., 2024
2004	Muscat	23.63	1.20	–0.07	2.43	4.50	1.13	3.37	0.75	
2007	Muscat	23.42	1.0	–0.09	2.91	1.89	1.01	0.88	0.47	
2009	Muscat	23.42	0.94	–0.10	3.10	6.30	0.97	5.33	0.85	
1997	Muscat	20.1	1.11	–0.37	2.36	4.29	1.65	2.63	0.61	present study
2020–2021	Muscat	20.9	1.10	–0.40	2.60	4.42	1.51	2.91	0.66	present study

The Indian oil sardine has a high rate of natural mortality (M) previously estimated based on the empirical equation of D. Pauly [1980]: 2.21 to 2.45 yr^{-1} [Al-Anbouri et al., 2011; Jayabalan et al., 2014; Zaki et al., 2011, 2013a, b, 2021]. However, according to S. Dutta *et al.* [2024], it ranged between 0.97 and 1.13 yr^{-1} (see Table 5). In fact, natural mortality is very difficult to determine, but this parameter is pretty important in most stock assessments. Many methods have been developed to predict natural mortality, and one of the most popular is Pauly's empirical formula based on growth parameters and water temperature [Pauly, 1980]. Recently A. Then *et al.* [2015] proposed new formulas for estimating natural mortality using data from 200 fish species; those are based on maximum age (t_{max}) or asymptotic length (L_∞). This method is included in TropFishR package; therefore, we used it and calculated *S. longiceps* natural mortality at 1.65 yr^{-1} for 1997 and 1.51 yr^{-1} for 2020–2021. In the case of applying Pauly's formula, the coefficient M was estimated at 2.15 and 2.11 yr^{-1}, respectively.

Our estimates of the total mortality (Z) were similar to those for the years studied and to results of most other authors [Al-Anbouri et al., 2011; Jayabalan et al., 2014; Zaki et al., 2011, 2013a, b, 2021]. It can be noted that Z estimates of S. Dutta *et al.* [2024] varied greatly, and for 2007 and 2009, they differed significantly from other results. With the chosen approach, values of natural and total mortalities determine further calculations of fish population parameters, such as fishing mortality, exploitation rate, and, together with catch data, also total stock, standing stock, and MSY. So, the exploitation rate (E) was > 0.5 in the case of using estimates of M according to Then's formula and close to 0.5 if we applied the Pauly's formula.

Previous studies have shown that *S. longiceps* landings in different regions of Oman in some years within 1997–2009 were either lower or close to the optimal level [Al-Anbouri et al., 2011; Jayabalan et al., 2014; Zaki et al., 2011, 2013a, b]. On the other hand, S. Dutta *et al.* [2024] reported that the stock

of the species was largely overexploited in this time. From our results, *S. longiceps* stock was overexploited in 1997, as well as in 2020–2021. J. Gulland [1983] recommends 0.5 as a suitable exploitation rate for fish stocks in temperate water. However, fish forming stocks in tropical and subtropical areas are characterized by short life cycles and rapid growth, and they can sustain high exploitation rates [Wang et al., 2012].

Conclusion. Our results on biological and population parameters of *Sardinella longiceps* for 1997 and 2020–2021, as well as their comparison with results of similar investigations in other years, indicate that its life-history and population parameters have not changed significantly because of a sharp increase in the sardine fishing along the Omani coast in recent years. The present study is based on data from the Muscat region of the Sea of Oman, where sardine catches were almost identical in compared years, while a sharp rise in the sardine catches occurred in the southern regions of the country, Al Wusta and Al Sharqiyah, located in the Arabian Sea. Many investigations have shown that population parameters of *S. longiceps* vary noticeably in different areas and in different years. It is necessary to analyze the structure of stocks of the Indian oil sardine along the Omani coast applying modern genetic techniques.

It would be more appropriate to use otoliths for determining *S. longiceps* age. Data generated from otolith study would aid in better eco-biological understanding of the species, in establishing precise time of birth, and in identifying cohorts that support the fishery and possible interregional migration of this fish. The sardine stock biomass and landings have been highly variable in the long-time series. The present approximate estimations based on growth, mortality, and landing data do not provide true dynamics of the sardine stock; so, it is necessary to apply integrated analytical models that include catch-at-age data, catch-*per*-unit effort, and stock-recruitment model together with direct assessment methods, such as acoustic, trawling, and aerial survey, as well as egg and larvae surveys. The use of direct and indirect methods can help to improve the accuracy and reliability of the sardine stock assessments, and it is essential for the fishery management and development of the fishery sector.

This work is part of the Sultan Qaboos University funded project (IG/AGR/FISH/20/01) and IBSS state research assignment "Functional, metabolic, and molecular genetic mechanisms of marine organism adaptation to conditions of extreme ecotopes of the Black Sea, the Sea of Azov, and other areas of the World Ocean" (No. 124030100137-6).

Acknowledgement. We thank V. Nikolsky (IBSS) for his help in some calculations.

REFERENCES

1. Abdussamad E. M., Rohit P., Ghosh S., Mini K. G., Shameer P., Dipti N. V., Retheesh T. B., Abbas A. M., Akhil A. R., Shihab I., Gopalakrishnan A. Age and growth studies in Indian oil sardine (*Sardinella longiceps*) using hard part microstructure, a tool for biological and ecological understanding. *Thalassas: An International Journal of Marine Sciences*, 2023, vol. 39, iss. 1, pp. 59–68. https://doi.org/10.1007/s41208-022-00498-2
2. Al Jufaili S. M. Weight–length relationships, gonadosomatic indices, sex ratios and relative weight of the Omani–Indian oil sardine, *Sardinella longiceps* (Valenciennes, 1847) from Al-Seeb area; Sultanate of Oman. *Advance Journal of Food Science and Technology*, 2011, vol. 3, iss. 4, pp. 238–244.
3. Al Jufaili S. M. Decadal status of sardine fishery in Oman: Contribution of the Omani–Indian oil sardine *Sardinella longiceps* Valenciennes, 1847 (Teleostei: Clupeidae). *Iranian Journal of Ichthyology*, 2021, vol. 8, no. 4, pp. 271–285.
4. Al Jufaili S. M., Piontkovski S. A. Seasonal and interannual variations of sardine catches along the Omani coast. *International Journal of Oceans and Oceanography*, 2020, vol. 14, no. 1, pp. 77–99. https://doi.org/10.37622/ijoo/14.1.2020.77-99
5. Al Jufaili S. M., Al-Azri A. R., Al-Shuaily S. S., Ambu-Ali A. A. Observation on the fecundity and gonadosomatic index (GSI) of the Omani–Indian oil sardine *Sardinella longiceps* (Valenciennes, 1874). *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 2006, vol. 9, iss. 4, pp. 700–702. https://doi.org/10.3923/pjbs.2006.700.702

6. Amin S. M. N., Rahman M. A., Haldar G. C., Mazid M. A., Milton D. A. Population dynamics and stock assessment of hilsa shad, *Tenualosa ilisha* in Bangladesh. *Asian Fisheries Sciences*, 2002, vol. 15, iss. 2, pp. 123–128. https://doi.org/10.33997/j.afs.2002.15.2.003
7. Al-Abdessalaam T. Z. S. *Marine Species of the Sultanate of Oman. An Identification Guide.* Oman : Ministry of Agriculture and Fisheries, 1995, 412 p.
8. Al-Anbouri I. S., Ambak M. A., Jayabalan N. Studies on the age, growth and mortality rates of Indian oil sardine, *Sardinella longiceps* Valenciennes, 1847 off Oman Sea, Muscat, Sultanate of Oman. *Journal of Biology, Agriculture and Healthcare*, 2011, vol. 1, no. 4, pp. 19–26.
9. Al-Anbouri I. S., Ambak M. A., Haleem S. Z. A. Spawning pattern of Indian oil sardine, *Sardinella longiceps* Valenciennes, 1847 of Oman Sea, Muscat, Sultanate of Oman. *Journal of Fisheries-Sciences.com*, 2013, vol. 7, no. 1, pp. 72–78.
10. Al-Barwani M. A., Prabhakar J. A., Dorr III J. A., Al-Mandhery M. Studies on the biology of *Sardinella longiceps* (Valenciennes) in the Sultanate of Oman, 1985–1986. *Kuwait Bulletin of Marine Science*, 1989, vol. 10, pp. 201–209.
11. *Fisheries Statistics Book 2003* / General Directorate of Planning Investment Promotion Statistics & Information Department. Oman, 2003, 78 p. (in Arabic).
12. *Fisheries Statistics Book 2013* / General Directorate of Planning and Development, Fisheries Statistics Department. Oman, 2013, 250 p. (in Arabic).
13. *Fisheries Statistics Book 2020* / General Directorate of Planning and Development, Fisheries Statistic Department of the Ministry of Agriculture, Fisheries and Water Resources of Oman. Oman, 2020, 245 p. (in Arabic).
14. *Fisheries Statistics Book 2022* / General Directorate of Planning, Statistic Department. Oman, 2022, 243 p. (in Arabic).
15. Balan V. Studies on the age and growth of the oil-sardine *Sardinella longiceps* Val. by means of scales. *Indian Journal of Fisheries*, 1964, vol. 11A, no. 2, pp. 663–686.
16. Baroiller J. F., D'Cotta H., Saillant E. Environmental effects on fish sex determination and differentiation. *Sexual Development*, 2009, vol. 3, iss. 2–3, pp. 118–135. https://doi.org/10.1159/000223077
17. Beverton R. J. H. Patterns of reproductive strategy parameters in some marine teleost fishes. *Journal of Fish Biology*, 1992, vol. 41, iss. sB, pp. 137–160. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb03875.x
18. Bhukaswan T. *Management of Asian Reservoir Fisheries.* Rome : FAO, 1980, 69 p. (FAO Fisheries Technical Paper ; no. 207).
19. Conover D. O., Heins S. W. The environmental and genetic components of sex ratio in *Menidia menidia* (Pisces: Atherinidae). *Copeia*, 1987, no. 3, pp. 732–743. https://doi.org/10.2307/1445667
20. Dorr III J. A. *Small Pelagics.* Final report for the contract for technical services for staffing the Marine Science and Fisheries Center in Oman. Funded by the Omani–American Joint Commission as Project No. 272-0101.1-1, 1990.
21. Dutta S., Al Jufaili S. M., Al Anbouri I. S. Length–weight relationships and condition factors of *Sardinella longiceps* (Valenciennes, 1847) from Seeb, Sultanate of Oman. *Indian Journal of Geo-Marine Sciences*, 2021, vol. 50, no. 12, pp. 1052–1057. https://doi.org/10.56042/ijms.v50i12.42516
22. Dutta S., Al-Jufaili S., Al-Anbouri I., Paul S. Population status of *Sardinella longiceps* of the Sultanate of Oman: Perspectives of length-based approach. *Thalassas: An International Journal of Marine Sciences*, 2024, vol. 40, iss. 1, pp. 353–365. https://doi.org/10.1007/s41208-023-00627-5
23. FAO. Fishery and Aquaculture Statistics. RECOFI (part of Western Indian Ocean) capture production 1986–2022. In: *FishStatJ – Software for Fishery and Aquaculture Statistical Time Series*. Rome, 2024. URL: https://www.fao.org/fishery/en/statistics/software/fishstatj [accessed: 01.06.2024].
24. *Fisheries Techniques* / L. A. Nielsen, D. L. Johnson (Eds). Blacksburg, Virginia, USA : Southern Printing Company Inc., 1995, 468 p.
25. *FishBase.* World Wide Web electronic publication / R. Froese, D. Pauly (Eds) : [site], 2024. URL: https://fishbase.de/, version 06/2024 [accessed: 01.06.2024].
26. Gayanilo F. C., Sparre P., Pauly D. *FAO-ICLARM Stock Assessment Tools II: User's Guide.* Rome : FAO, 2005, 168 p. (FAO Computerized Information Series (Fisheries) ; no. 8).
27. Govender A., Al-Oufi H. Gillnet selectivity of the Indian oil sardine *Sardinella longiceps* fished in the Sea of Oman. *Journal of Agricultural and Marine Sciences*, 2020, vol. 24, pp. 19–23. https://doi.org/10.24200/jams.vol24iss0pp19-23

28. Gulland J. A. *Fish Stock Assessment: A Manual of Basic Method.* Chichester : Wiley, 1983, 233 p. (FAO/Wiley Series on Food and Agriculture ; vol. 1).
29. Gulland J. A. *The Fish Resources of the Ocean.* Rome : FAO, 1971, 428 p. (FAO Fisheries Technical Paper ; no. 97).
30. Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 2001, vol. 4, iss. 1, art. no. 4 (9 p.).
31. Hornell J., Naidu M. R. A contribution to the life history of the Indian oil sardine with notes on the plankton of the Malabar coast. *Madras Fisheries Bulletin*, 1924, vol. 17, no. 5, pp. 129–197.
32. Jayabalan N., Zaki S., Al-Kiyumi F., Al-Kharusi L. Age, growth and stock assessment of the Indian oil sardine *Sardinella longiceps* Valenciennes, 1847 off Mahout coast, Sultanate of Oman. *Indian Journal of Fisheries*, 2014, vol. 61, no. 3, pp. 1–6.
33. King M. *Fisheries Biology, Assessment and Management.* 2nd edition. Oxford, UK : Blackwell Publ., 2007, 396 p. https://doi.org/10.1002/9781118688038
34. Kirkwood G. P., Aukland R., Zara S. J. *Length Frequency Distribution Analysis (LFDA), version 5.0.* London, UK : MRAG Ltd, 2003. URL: https://mrag.co.uk/resources/lfda-version-50 [accessed: 01.06.2024].
35. Le Cren E. D. The length–weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and conditions in the perch *Perca fluviatilis*. *Journal of Animal Ecology*, 1951, vol. 20, no. 2, pp. 201–219. https://doi.org/10.2307/1540
36. Mackay D., Moreau J. A note on the inverse function of the von Bertalanffy growth function. *Fishbyte*, 1990, vol. 8, no. 1, pp. 28–31.
37. Mildenberger T. K., Taylor M. H., Wolff M. TropFishR: An R package for fisheries analysis with length–frequency data. *Methods in Ecology and Evolution*, 2017, vol. 8, iss. 11, pp. 1520–1527. https://doi.org/10.1111/2041-210x.12791
38. Nair R. V. The growth rings on the otoliths of the oil sardine, *Sardinella longiceps* Cuv. & Val. *Current Science*, 1949, vol. 18, no. 1, pp. 9–11.
39. Nair R. V. Studies on the revival of the Indian oil sardine fishery. *Proceedings of Indo-Pacific Fisheries Council*, 1952, sec. 2, pp. 115–129.
40. Pauly D. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *ICES Journal of Marine Sciences*, 1980, vol. 39, iss. 2, pp. 175–192. https://doi.org/10.1093/icesjms/39.2.175
41. Piontkovski S. A., Al-Oufi H. S., Al-Jufaili S. Seasonal and interannual changes of Indian oil sardine, *Sardinella longiceps* landings in the governorate of Muscat (the Sea of Oman). *Marine Fisheries Review*, 2014, vol. 76, no. 3, pp. 50–59. https://doi.org/10.7755/MFR.76.3.3
42. Randall J. E. *Coastal Fishes of Oman.* Bathurst, Australia : Crawford Publishing House, 1995, 439 p.
43. Ricker W. E. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, 1975, vol. 191, 382 p.
44. Shaklee J. B., Shaklee M. A. A biochemical genetic assessment of stock structure of sardine (*Sardinella longiceps*) in Oman. In: *Small Pelagic*. Final report, Appendix SP5 submitted by J. A. Dorr III, University of Michigan, 1990.
45. Siddeek M. S. M., Al-Habsi H. N., Al Jufaily S. M., Al-Ghafry I. N. Spawning cycle, recruitment pattern and maturity length of Indian oil sardine at Al-Azaiba in the Gulf of Oman. In: *The Third Asian Fisheries Forum Proceedings*. Makati City, Philippines : Asian Fisheries Society, 1994, pp. 484–487.
46. Snedecor G. W., Cochran W. G. *Statistical Methods.* 8th edition. Ames : Iowa State University Press, 1989, 503 p.
47. Sparre P., Venema S. *Introduction to Tropical Fish Stock Assessment. Part 1 – Manual.* Rome : FAO, 1998, 407 p. (FAO Fisheries Technical Papers ; no. 306/1, Rev. 2).
48. Taylor C. C. Cod growth and temperature. *ICES Journal of Marine Science*, 1958, vol. 23, iss. 3, pp. 366–370. https://doi.org/10.1093/icesjms/23.3.366
49. Then A. Y., Hoenig J. M., Hall N. G., Hewitt D. A. Evaluating the predictive performance of empirical estimators of natural mortality rate using information on over 200 fish species. *ICES Journal of Marine Science*, 2015, vol. 72, no. 1, pp. 82–92. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx199
50. Troadec J. P. Méthodes semi-quantitatives d'évaluation. *FAO Circulaire Sur Les Pêches*, 1977, vol. 701, pp. 131–141.

51. Wang X., Qiu Y., Du F., Lin Z., Sun D., Huang S. Population parameters and dynamic pool models of commercial fishes in the Beibu Gulf, northern South China Sea. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2012, vol. 30, iss. 1, pp. 105–117. https://doi.org/10.1007/s00343-012-1017-y
52. Wydoski R. S., Cooper E. L. Maturation and fecundity of brook trout from infertile streams. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1966, vol. 23, no. 5, pp. 623–649. https://doi.org/10.1139/f66-055
53. Zaki S., Jayabalan N., Al-Marzouqi A., Al-Habsi S., Al-Kharusi L. *Fishery, Biology and Population Dynamics of Three Small Pelagic Fish Species (Indian Oil Sardine Sardinella longiceps, Indian Mackerel Rastrelliger kanagurta and Indian Scad Decapterus russelli) from the Sultanate of Oman.* Final report. Pt 1 / Marine Science and Fisheries Centre, Ministry of Agriculture and Fisheries Wealth. Oman, 2011, 163 p.
54. Zaki S., Jayabalan N., Al-Kiyumi F., Al-Kharusi L., Al-Habsi S. Maturation and spawning of the Indian oil sardine *Sardinella longiceps* Val. from the Sohar coast, Sultanate of Oman. *Journal of the Marine Biological Association of India*, 2012, vol. 54, iss. 1, pp. 100–107.
55. Zaki S., Jayabalan N., Al-Kiyumi F., Al-Kharusi L., Al-Habsi S., Shejaibi S. Length-based age, growth and stock assessment of the Indian oil sardine *Sardinella longiceps* Val. from the Salalah coast, Sultanate of Oman. *World Journal of Fish and Marine Sciences*, 2013a, vol. 5, no. 2, pp. 137–143.
56. Zaki S., Al-Kiyumi F., Jayabalan N., Al-Kharusi L. Age and growth of the Indian oil sardine, *Sardinella longiceps* Val. from the coast of the Sea of Oman off Sohar, Sultanate of Oman. *Environment & Ecology*, 2013b, vol. 31, no 1A, pp. 220–226.
57. Zaki S., Jayabalan N., Al-Marzouqi A., Al-Kiyumi F., Al-Anboori I. Reproduction and feeding of the Indian oil sardine *Sardinella longiceps* Val. from Mahout along the Arabian sea coast of Oman. In: *The Arabian Seas: Biodiversity, Environmental Challenges and Conservation Measures* / L. A. Jawad (Ed.). Cham : Springer, 2021, pp. 499–518. https://doi.org/10.1007/978-3-030-51506-5_20
58. Zar J. H. *Biostatistical Analysis.* 4th edition. Upper Saddle River, NJ, USA : Prentice Hall, 1999, 663 p.

СРАВНЕНИЕ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПАРАМЕТРОВ ЖИРНОЙ ИНДИЙСКОЙ САРДИНЫ *SARDINELLA LONGICEPS* ИЗ РАЙОНА МАСКАТА (СУЛТАНАТ ОМАН) В 1997 И 2020–2021 ГГ.

С. М. Аль Джуфайли[1], М. В. Чесалин[2]

[1]Факультет морских наук и рыболовства, Колледж сельскохозяйственных и морских наук, Университет Султана Кабуса, Маскат, Султанат Оман
[2]ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Российская Федерация
E-mail: *chesalin@ibss.su*

Жирная индийская сардина *Sardinella longiceps* играет ключевую роль в прибрежной экосистеме и в рыболовстве Омана. Общий объём вылова сардин вдоль побережья Омана резко возрос — примерно с 17 000 т в 1997 г. до 440 000 т в 2021 г. Сравнение размерной структуры, соотношения длины и массы тела, динамики зрелости, периодов нереста, показателей роста, смертности и некоторых популяционных характеристик *S. longiceps* из района Маската в 1997 и 2020–2021 гг., а также сопоставление данных, полученных в ходе более ранних исследований в Омане, демонстрирует, что биологическая структура популяции в исследуемые годы была относительно стабильной. Уровень эксплуатации запаса в то время превышал 0,5, то есть запас *S. longiceps* в водах Омана подвергался чрезмерной эксплуатации (при этом известно, что сардина способна выдерживать высокие уровни). Биологические данные, полученные в ходе настоящей работы, могут служить основой для управления промыслом этого вида, однако необходимо продолжать мониторинг уловов, чтобы собирать и анализировать более длительные временны́е ряды биологической информации.

Ключевые слова: жирная индийская сардина, *Sardinella longiceps*, размерный состав, репродуктивные характеристики, рост, смертность, запас, многолетняя изменчивость, Маскат, Оманский залив

1871
ИнБЮМ – IBSS

Морской биологический журнал
Marine Biological Journal
2025, том 10, № 1, с. 21–29
https://marine-biology.ru

УДК 579.81.082.26.043:574.55

КРИТИЧЕСКАЯ ИНТЕНСИВНОСТЬ ЗАКРУЧЕННЫХ ПОТОКОВ СУСПЕНЗИИ И ПРОДУКТИВНОСТЬ НАКОПИТЕЛЬНОЙ КУЛЬТУРЫ *ARTHROSPIRA (SPIRULINA) PLATENSIS* ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СВЕТОВЫХ УСЛОВИЯХ

© 2025 г. **Р. Г. Геворгиз[1,2], Б. Р. Шарифуллин[2,3], И. В. Наумов[2,3], С. Н. Железнова[1,2]**

[1]ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Российская Федерация
[2]Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Российская Федерация
[3]Институт теплофизики имени С. С. Кутателадзе Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Российская Федерация
E-mail: *r.gevorgiz@yandex.ru*

Поступила в редакцию 18.06.2024; после доработки 31.07.2024; принята к публикации 25.12.2024.

Представлены результаты экспериментального исследования накопительных культур *Arthrospira (Spirulina) platensis* в условиях критической интенсивности закрученных потоков при различной величине рабочего слоя (оптического пути). Показано: несмотря на повышение интенсивности вихревого перемешивания в 10 раз, при увеличении рабочего слоя в 3 раза продуктивность культуры уменьшалась в 2 раза. Отмечено, что для фотосинтезирующих микроорганизмов ведущим фактором, определяющим продуктивность культуры, является пространственная облучённость внутри суспензии клеток (рабочий слой), но с учётом интенсивности перемешивания суспензии. Экспериментально продемонстрированы условия культивирования фотосинтезирующих клеток, при которых рабочий слой отличается в 2 раза, но продуктивность культуры при этом остаётся неизменной.

Ключевые слова: вихревое перешивание, спирулина, фотобиореактор

На продуктивность культур фотосинтезирующих микроорганизмов влияет множество факторов, однако при проектировании промышленных фотобиореакторов (далее — ФБР) ключевыми параметрами являются оптический путь (рабочий слой) и интенсивность перемешивания суспензии клеток. Именно эти два параметра оказывают существенное влияние на производительность системы культивирования, а также определяют конструктивные особенности ФБР и режимы его работы. Экспериментально доказано, что одним из наиболее перспективных методов перемешивания суспензии клеток в промышленной микробиологии является генерация вихревого движения суспензии по типу «торнадо», то есть создание замкнутых закрученных квазистационарных потоков внутри рабочего объёма ФБР [Геворгиз и др., 2021; Мертвецов и др., 2002; Патент 1779690 A1 SU, 1992; Патент 2099413 C1, 1992; Naumov et al., 2023a; Patent EP 1120460 B1, 1998; Patent EP 27446382 A1, 2011]. Вихревой способ позволяет эффективно перемешивать культуру, обеспечивая одновременно трёхмерное циркуляционное и меридиональное движение

культуральной среды, но при этом достаточно мягко — без гидроударов, турбулентности, кавитации, повышенных сдвиговых напряжений и механического воздействия на клетки. Наибольшая эффективность перемешивания сформированного в суспензии вихря достигается, когда радиус вихревого ФБР и рабочий слой равны [Naumov et al., 2023b]. При таких условиях обеспечивается полная меридиональная циркуляция среды по всему рабочему объёму, при этом потери на вязкое трение о неподвижные стенки реактора малы. Между тем фототрофы, в отличие от гетеротрофных микроорганизмов, необходимо обеспечить энергией света во всех слоях рабочего объёма, поэтому промышленные ФБР всегда проектируют с малой величиной рабочего слоя [Штоль и др., 1976]. Несмотря на то, что уже опубликовано множество работ, посвящённых изучению влияния облучённости и интенсивности перемешивания на продуктивность фотосинтезирующих клеток [Bitog et al., 2014; Wang, You, 2013; Ye et al., 2018a, b; Xu et al., 2020], вопрос о повышении урожая в оптически плотных культурах путём увеличения интенсивности закрутки и, как следствие, скорости закрученного потока остаётся открытым.

Цель данной работы — исследовать накопительные культуры низших фототрофов в условиях критической интенсивности закрученных потоков при различной величине рабочего слоя (оптической толщине культуры).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на базе лаборатории перспективных энергоэффективных технологий Новосибирского государственного университета (Новосибирск). Изучали альгологически чистую культуру цианобактерий *Arthrospira (Spirulina) platensis* (Nordstedt) Gomont (штамм IBSS-31), полученную из коллекции культур микроводорослей и цианобактерий в ЦКП «Коллекция гидробионтов Мирового океана» ФИЦ ИнБЮМ (Севастополь). Для интенсивного культивирования цианобактерий использовали питательную среду Заррука [Zarrouk, 1966] следующего состава ($г \cdot л^{-1}$): $NaHCO_3$ — 16,8; $NaNO_3$ — 2,5; $KH_2PO_4 \times 2H_2O$ — 0,66; K_2SO_4 — 1,0; NaCl — 1,0; Na_2EDTA — 0,08; $FeSO_4 \times 7H_2O$ — 0,01; $CaCl_2$ — 0,04; $MgSO_4 \times 7H_2O$ — 0,2; H_3BO_3 — $2{,}86 \times 10^{-3}$; $MnCl_2 \times 4H_2O$ — $1{,}81 \times 10^{-3}$; $ZnSO_4 \times 7H_2O$ — $0{,}222 \times 10^{-3}$; $CuSO_4 \times 5H_2O$ — $0{,}079 \times 10^{-3}$; MoO_3 — $0{,}015 \times 10^{-3}$; NH_4VO_3 — $0{,}02296 \times 10^{-3}$; $Co(NO_3)_2 \times 6H_2O$ — $0{,}04398 \times 10^{-3}$; $K_2Cr_2(SO_4)_4 \times 24H_2O$ — $0{,}0960 \times 10^{-3}$; $NiSO_4 \times 7H_2O$ — $0{,}04785 \times 10^{-3}$; $Na_2WO_4 \times 2H_2O$ — $0{,}01794 \times 10^{-3}$; $Ti_2(SO_4)_3$ — $0{,}0960 \times 10^{-3}$. Питательную среду готовили на дистиллированной воде. Для поддержания постоянного уровня pH (8,4) в культуру добавляли CO_2 из баллона посредством pH-контроллера.

Все работы проводили с адаптированной к условиям эксперимента культурой в двух ФБР вихревого типа. Конструкция ФБР-1 представляла собой цилиндрический контейнер с погруженным вращающимся диском радиуса R_1 = 145 мм. Вращающийся диск генерировал внутри суспензии закрученные потоки, которые позволяли исключить застойные зоны в рабочем объёме. Для генерации вихревого движения у ФБР-2 над суспензией создавался закрученный поток воздуха путём вращения лопаточного колеса (активатора). В результате образующийся над суспензией вихрь за счёт трения воздуха о поверхность раздела фаз и разницы давления между периферией и центром газовоздушного вихря вовлекал суспензию клеток на границе раздела в тангенциальное движение и генерировал во всём рабочем объёме закрученные меридиональные потоки, восходящие вблизи оси и нисходящие на периферии реактора [Naumov et al., 2023b]. Для стабилизации поверхности раздела фаз в ФБР-2 использовали свободно плавающую шайбу (рис. 1). Радиус шайбы R_2 = 76 мм, радиус отверстия в шайбе r_2 = 16 мм. Скорость вращения шайбы у ФБР-1 и активатора у ФБР-2 на протяжении накопительного культивирования была постоянной и определяла интенсивность перемешивания культуры.

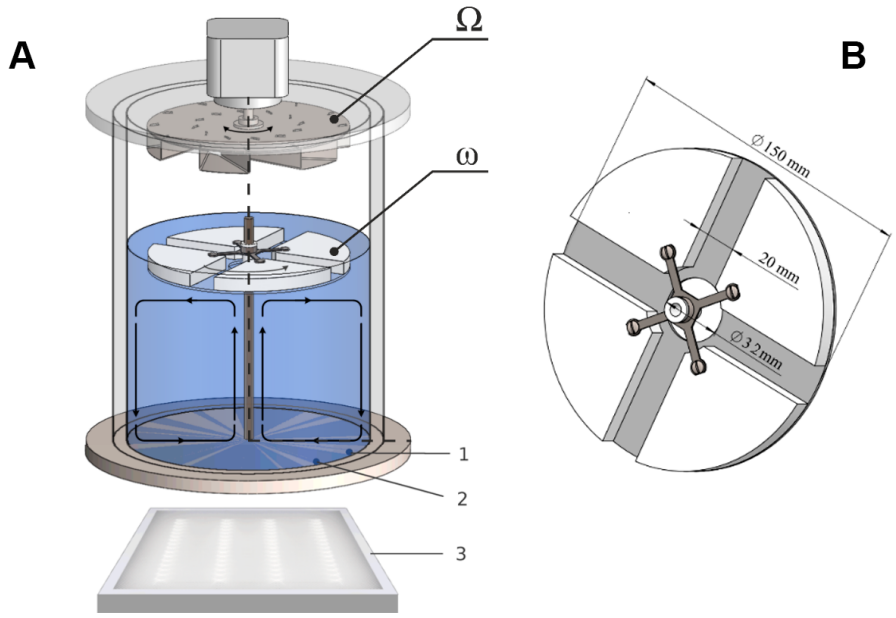


Рис. 1. Схема газовихревого биореактора (A); плоская шайба (B). На схеме: 1 — положение датчика pH; 2 — точка ввода CO_2 в суспензию; 3 — источник излучения

Fig. 1. Schematic diagram of gas-vortex bioreactor (A); flat washer (B). In the diagram: 1, pH sensor position; 2, point of CO_2 injection into the suspension; 3, radiation source

Исследования проводили при постоянной температуре и постоянном круглосуточном освещении. В качестве источника освещения использовали белые светодиоды CRI90 3000K, которые во всех экспериментах на рабочей поверхности ФБР создавали одинаковую облучённость — 20 Вт·м$^{-2}$. Облучённость рассчитывали, используя показания люксметра Ю-116, спектр относительной видности и спектральные характеристики светодиодов, предоставленные производителем [Геворгиз, Малахов, 2018]. В эксперименте № 1 в ФБР-1 рабочий слой h_1 составлял 150 мм (объём суспензии V_1 = 39,6 л), а частота вращения диска — 3,4 Гц (ω_1 = 204 об.·мин$^{-1}$). Максимальная (критическая) скорость движения суспензии в закрученных потоках была подобрана таким образом, чтобы граница раздела фаз не колебалась и не деформировалась, то есть чтобы рабочий слой по всем направлениям оставался неизменным. В условиях эксперимента № 1 значение окружной скорости движения v_1 составляло 3,10 м·с$^{-1}$. Условия эксперимента № 2 были аналогичны, за исключением того, что рабочий слой был уменьшен в 3 раза, до h_2 = 50 мм (V_2 = 13,2 л), а частота вращения диска — в 10 раз, до 0,34 Гц (ω_2 = 20,4 об.·мин$^{-1}$), при этом окружная скорость v_2 составляла 0,31 м·с$^{-1}$. В эксперименте № 3 в ФБР-2 рабочий слой h_3 составлял 105 мм (V_3 = 2,7 л), частота вращения активатора — 1200 об.·мин$^{-1}$, частота вращения шайбы — 0,88 Гц (ω_3 = 52,8 об.·мин$^{-1}$). Максимальное значение окружной скорости v_3 при таком режиме — 0,42 м·с$^{-1}$. Условия эксперимента № 4 были аналогичны условиям эксперимента № 3, за исключением того, что рабочий слой h_4 составлял 50 мм (V_4 = 1,27 л), а частота вращения активатора была уменьшена до 15 Гц (900 об.·мин$^{-1}$); как следствие, частота вращения шайбы снизилась до 0,7 Гц (ω_4 = 42 об.·мин$^{-1}$). Максимальное значение окружной скорости v_4 при таком режиме составило 0,33 м·с$^{-1}$.

В течение всего эксперимента в культуре ежедневно определяли биомассу путём измерения ослабления светового потока на длине волны 750 нм слоем суспензии клеток с помощью концентрационного фотоколориметра КФК-2 (T_{750}, %; кювета 5 мм) с последующим переходом к оптической плотности $D_{750} = -\lg(T_{750}/100)$ и к биомассе $B = D_{750} \times 0{,}85$ (г с. м.·л$^{-1}$) [Геворгиз и др., 2005]. Среднеквадратическое отклонение измерений плотности культуры

во всех экспериментах не превышало 0,02 г с. м.·л$^{-1}$. Максимальную продуктивность культуры рассчитывали для линейного участка накопительной кривой, используя следующее выражение:

$$B(t) = P_m \times (t - t_L) + B_L \ ,$$

где B — биомасса, г с. м.·л$^{-1}$;

P_m — максимальная продуктивность, г с. м.·л$^{-1}$·сут$^{-1}$);

t — время, сут;

t_L — начальный момент времени линейного участка накопительной кривой, сут;

B_L — биомасса в момент времени t_L.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В оптически плотных культурах из-за темнового дыхания и расходов на поддержание структуры всегда наблюдается снижение продуктивности [Авсиян, Лелеков, 2020; Torzillo et al., 1991]. Ввиду двухстадийности процесса фотосинтеза можно предположить, что увеличение интенсивности перемешивания уменьшит время нахождения клеток в слоях с облучённостью ниже компенсационного пункта фотосинтеза, что приведёт к росту продуктивности. Это позволит повысить урожай в промышленных ФБР с большим рабочим слоем.

Во многих экспериментальных исследованиях показано, что световые условия культивирования являются ведущим фактором, определяющим продуктивность культуры [Авсиян, Лелеков, 2020; Лелеков и др., 2020; Тренкеншу и др., 1981], причём важна не только поверхностная облучённость, но и распределение энергии излучения внутри суспензии клеток [Новикова, 2017; Qiang et al., 1998], что в значительной степени определяется текущей плотностью культуры [Richmond, 2000]. Для светолимитированных культур величина продуктивности, как правило, зависит от облучённости линейно; например, для *A. platensis* линейность отмечена при 5–30 Вт·м$^{-2}$ [Лелеков и др., 2020]. Между тем для интенсивно перемешивающихся культур эта закономерность наблюдается не всегда. Так, по результатам наших экспериментов (рис. 2, 3) можно видеть, что интенсивность перемешивания действительно увеличивает продуктивность культур, но не линейно. Следовательно, в исследованиях влияния световых условий на продуктивность необходимо учитывать и интенсивность перемешивания культуры.

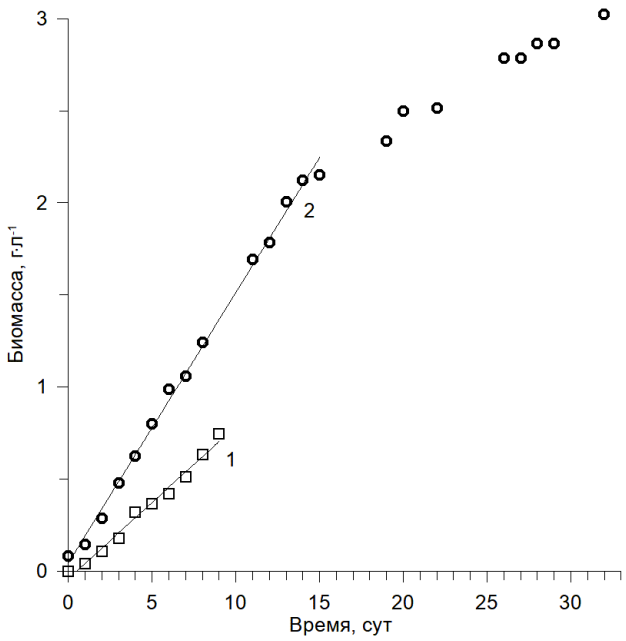


Рис. 2. Динамика плотности накопительной культуры *Arthrospira (Spirulina) platensis* при различной величине рабочего слоя и интенсивности вихревого перемешивания. Среднеквадратическое отклонение измерений не более 0,02. 1 — эксперимент № 1: h_1 = 150 мм; ω_1 = 204 об.·мин$^{-1}$; v_1 = 3,10 м·с$^{-1}$; $B_1 = 0{,}08 \times t - 0{,}04$. 2 — эксперимент № 2: h_2 = 50 мм; ω_2 = 20,4 об.·мин$^{-1}$; v_2 = 0,31 м·с$^{-1}$; $B_2 = 0{,}15 \times t + 0{,}05$

Fig. 2. Density dynamics of *Arthrospira (Spirulina) platensis* batch culture with various working layer size and vortex mixing intensity. The standard deviation of measurements does not exceed 0.02. 1, experiment No. 1: h_1 = 150 mm; ω_1 = 204 rpm; v_1 = 3.10 m·s^{-1}; $B_1 = 0.08 \times t - 0.04$. 2, experiment No. 2: h_2 = 50 mm; ω_2 = 20.4 rpm; v_2 = 0.31 m·s^{-1}; $B_2 = 0.15 \times t + 0.05$

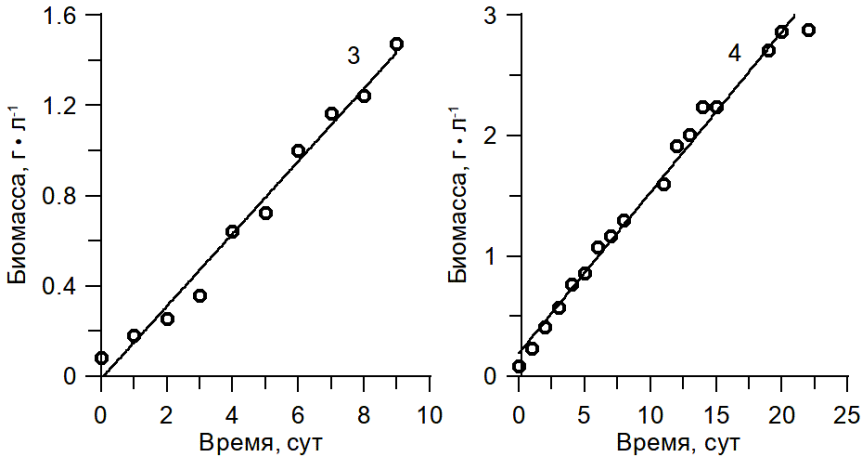


Рис. 3. Динамика плотности накопительной культуры *Arthrospira (Spirulina) platensis* при различной величине рабочего слоя и интенсивности вихревого перемешивания. Среднеквадратическое отклонение измерений не более 0,02. 3 — эксперимент № 3: h_3 = 105 мм; ω_3 = 52,8 об.·мин$^{-1}$; ν_3 = 0,42 м·с$^{-1}$; B_3 = 0,16 × t – 0,01. 4 — эксперимент № 4: h_4 = 50 мм; ω_4 = 42,8 об.·мин$^{-1}$; ν_4 = 0,33 м·с$^{-1}$; B_4 = 0,15 × t + 0,1. Продуктивность культур (угол наклона) *A. (S.) platensis* одинакова в условиях различного светового обеспечения

Fig. 3. Density dynamics of *Arthrospira (Spirulina) platensis* batch culture with various working layer size and vortex mixing intensity. The standard deviation of measurements does not exceed 0.02. 3, experiment No. 3: h_3 = 105 mm; ω_3 = 52.8 rpm; ν_3 = 0.42 m·s^{-1}; B_3 = 0.08 × t – 0.04. 4, experiment No. 4: h_4 = 50 mm; ω_4 = 42.8 rpm; ν_4 = 0.33 m·s^{-1}; B_4 = 0.15 × t + 0.05. The productivity of *A. (S.) platensis* culture (angle of inclination) is similar under different light conditions

Интенсивность перемешивания суспензии клеток всегда ограничена либо конструкцией ФБР, либо видоспецифическими особенностями культивируемых клеток. В частности, в ФБР плоскопараллельного типа при некоторой критической величине барботажа воздуха образуется обильная пена, препятствующая процессу культивирования [Штоль и др., 1976; Kubar et al., 2022]. В ФБР типа «бассейн» при некоторой критической скорости движения механической мешалки из-за локальных перепадов давления и повышения температуры культивируемые клетки погибают [Mazzuca Sobczuk et al., 2006]. Клетки микроводорослей разрушаются при использовании насосов [Jaouen et al., 1999], фильтров [Vandanjon et al., 1999] и разбрызгивателей [García Camacho et al., 2000]. Кроме того, они могут быть повреждены пузырьками газа и высокой турбулентностью культуральной среды [Silva et al., 1987]. Поэтому на практике для культивирования фотосинтезирующих микроорганизмов перемешивание культуры осуществляют недостаточно активно, при этом в ФБР большого объёма ведущим фактором, определяющим продуктивность, практически всегда является пространственная облучённость (рабочий слой). По нашим данным, несмотря на предельную интенсивность вихревого перемешивания суспензии (ν_1 = 3,097 м·с$^{-1}$) в слое h_1 = 150 мм, продуктивность в накопительной культуре была в 2 раз ниже (см. рис. 2) в сравнении с таковой для меньшего рабочего слоя (h_2 = 50 мм, $3h_2 = h_1$) и малой интенсивности перемешивания (ν_2 = 0,3097 м·с$^{-1}$, $10\nu_2 = \nu_1$). Заметим, что при увеличении рабочего слоя в 3 раза продуктивность возросла не в 3 раза, как можно ожидать для светолимитированной культуры, а в 2 раза (P_1 = 0,08 г с. м.·л$^{-1}$·сут$^{-1}$, P_2 = 0,15 г с. м.·л$^{-1}$·сут$^{-1}$). Обусловлено это именно увеличением интенсивности перемешивания суспензии в 10 раз.

При повышении интенсивности перемешивания культуры и изменении рабочего слоя можно установить такой режим культивирования, при котором увеличение рабочего слоя в 2 раза не изменит продуктивность культуры. На рис. 3 представлены две накопительные кривые, которые характеризуются практически одинаковой продуктивностью (P_3 = 0,16 г с. м.·л$^{-1}$·сут$^{-1}$,

$P_4 = 0{,}15$ г с. м.·л$^{-1}$·сут$^{-1}$), хотя рабочий слой культур отличается в 2 раза ($h_3 = 105$ мм, $h_4 = 50$ мм, $h_3 = 2h_4$). Следовательно, при культивировании микроводорослей и цианобактерий в промышленных ФБР для получения максимального урожая с учётом затрат на перемешивание единицы объёма суспензии необходимо устанавливать максимально допустимую интенсивность перемешивания культуры и увеличивать рабочий слой до некоторого предельного значения, при котором продуктивность культуры не снижается. Такой подход однозначно позволит повысить урожай, особенно при промышленном выращивании фотосинтезирующих микроорганизмов в условиях естественного освещения (в частности, в районах с низким притоком солнечной радиации), а также при выращивании в осенне-зимний период [Чекушкин и др., 2022].

Заключение. Наряду со световыми условиями, важным фактором, определяющим продуктивность культуры микроводорослей и цианобактерий, является её перемешивание. Этот фактор особенно проявляет себя при увеличении рабочего объёма и рабочего слоя суспензии клеток в промышленных фотобиореакторах. Повышение интенсивности перемешивания культуры до некоторых критических значений позволит достичь максимальной величины урожая при фиксированных значениях облучённости. На сегодняшний день теоретические представления о перемешивании фотосинтезирующих клеток в культуре развиты слабо, поэтому для управления процессами роста и для поиска оптимальных решений необходимо построение моделей субстратзависимого роста в условиях воздействия двух факторов — перемешивания и светового обеспечения клеток. Это достаточно сложная междисциплинарная задача, которая требует введения новых количественных критериев, позволяющих сравнивать разные способы перемешивания в различных конструкциях фотобиореакторов, а также формально оценивать интенсивность перемешивания суспензии клеток в рабочем объёме.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов» (№ гос. регистрации 124022400152-1), а также при поддержке РНФ, грант № 24-19-00233 «Интенсификация перемешивания в вихревых реакторах для био-, химических и энергетических технологий» (https://rscf.ru/project/24-19-00233/).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Авсиян А. Л., Лелеков А. С. Зависимость удельной скорости эндогенного расхода и валовой продуктивности культуры микроводорослей от облучённости // *Вопросы современной альгологии.* 2020. № 1 (22). С. 8–16. [Avsiyan A. L., Lelekov A. S. Dependence of microalgae culture specific endogenous loss rate and gross productivity on irradiance. *Voprosy sovremennoi al'gologii*, 2020, no. 1 (22), pp. 8–16. (in Russ.)]. https://doi.org/10.33624/2311-0147-2020-1(22)-8-16
2. Геворгиз Р. Г., Алисиевич А. В., Шматок М. Г. Оценка биомассы *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl. по оптической плотности культуры // *Экология моря.* 2005. Вып. 70. С. 96–106. [Gevorgiz R. G., Alisievich A. V., Shmatok M. G. Estimation of biomass of *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl with use of optical density of culture. *Ekologiya morya*, 2005, iss. 70, pp. 96–106. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4711
3. Геворгиз Р. Г., Малахов А. С. *Пересчёт величины освещённости фотобиореактора в величину облучённости* : учебно-методическое пособие / РАН, Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского. Севастополь, 2018. 60 с. [Gevorgiz R. G., Malakhov A. S. *Conversion of the Illumination Quantity of Photobioreactor into the Irradiance Quantity* : educational methodology manual / RAS, Kovalevsky Institute of Marine Biological Research. Sevastopol, 2018, 60 p. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/2068
4. Геворгиз Р. Г., Уваров И. П., Репков А. П., Железнова С. Н. Вихревое перемешивание культур микроводорослей // *Актуальные вопросы биологической физики и химии.* 2021. Т. 6, № 4.

С. 559–563. [Gevorgiz R. G., Uvarov I. P., Repkov A. P., Zheleznova S. N. Vortex mixing of microalgae cultures. *Aktual'nye voprosy biologicheskoi fiziki i khimii*, 2021, vol. 6, no. 4, pp. 559–563. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/ewsafq

5. Лелеков А. С., Клочкова В. С., Гаджи А. В. Максимальная продуктивность накопительной культуры *Porhyridium purpureum* и *Arthrospira platensis* при различной освещённости // *Актуальные вопросы биологической физики и химии.* 2020. Т. 5, № 2. С. 253–260. [Lelekov A. S., Klochkova V. S., Gadzhi A. V. Maximum productivity of *Porphyridium purpureum* and *Arthrospira platensis* batch culture in different light conditions. *Aktual'nye voprosy biologicheskoi fiziki i khimii*, 2020, vol. 5, no. 2, pp. 253–260. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/gdkref
6. Мертвецов Н. П., Рамазанов Ю. А., Репков А. П., Дударев А. Н., Кислых В. И. *Газовихревые биореакторы «БИОК»: использование в современной биотехнологии.* Новосибирск : Наука, 2002. 118 с. [Mertvetsov N. P., Ramazanov Yu. A., Repkov A. P., Dudarev A. N., Kislykh V. I. *Gazovikhrevye bioreaktory "BIOK": ispol'zovanie v sovremennoi biotekhnologii.* Novosibirsk : Nauka, 2002, 118 p. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/ebifjn
7. Новикова Т. М. Влияние средней поверхностной освещённости на ростовые характеристики *Tetraselmis viridis* // *Вопросы современной альгологии.* 2017. № 1 (13). 5 с. [Novikova T. M. Effect of average surface irradiance on growth characteristics of *Tetraselmis viridis*. *Voprosy sovremennoi al'gologii*, 2017, no. 1 (13), 5 p. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/zcdlnp
8. Патент 1779690 A1 SU. МПК C12M 1/04. *Аппарат для культивирования клеток тканей или микроорганизмов* / Бадаев Б. Н., Воробьёв И. Д., Кислых В. И., Харченко В. А., Репков А. П. ; заявитель Всесоюзный научно-исследовательский институт молекулярной биологии – № 4700908/13 ; заявл. 06.06.89 ; опубл. 07.12.92. Бюл. № 45. [Patent 1779690 A1 SU. MPK C12M 1/04. *Apparatus for Cultivation of Cells of Tissues or Microorganisms* / Badaev B. N., Vorob'ev I. D., Kislykh V. I., Kharchenko V. A., Repkov A. P. ; zayavitel' Vsesoyuznyi nauchno-issledovatel'skii institut molekulyarnoi biologii – no. 4700908/13 ; zayavl. 06.06.89 ; opubl. 07.12.92. Byul. no. 45]. https://patents.google.com/patent/RU1779690C/en
9. Патент 2099413 C1 Российская Федерация. МПК C12M 1/04 (1995.01), C12M 3/00 (1995.01). *Аппарат для суспензионного культивирования клеток тканей или микроорганизмов* / Кислых В. И., Репков А. П., Рамазанов Ю. А., Воробьёв И. Д. ; заявитель Кислых В. И. – № 5043856/13, заявл. 15.04.1992 ; опубл. 20.12.1997. [Patent 2099413 C1 Russian Federation. MPK C12M 1/04 (1995.01), C12M 3/00 (1995.01). *Apparatus for Suspension Cultivation of Tissue Cells or Microorganisms* / Kislykh V. I., Repkov A. P. Ramazanov Yu. A., Vorob'ev I. D. ; zayavitel' Kislykh V. I. – no. 5043856/13, zayavl. 15.04.1992 ; opubl. 20.12.1997]. https://patents.google.com/patent/RU2099413C1/en
10. Тренкеншу Р. П., Белянин В. Н., Сидько Ф. Я. *Модель светозависимого роста морских микроводорослей (с учётом фотоингибирования).* Красноярск : ИФСО, 1981. 63 с. (Препринт № ИФСО-18Б). [Trenkenshu R. P., Belyanin V. N., Sidko F. Ya. *Model' svetozavisimogo rosta morskikh mikrovodoroslei (s uchetom fotoingibirovaniya).* Krasnoyarsk : IFSO, 1981, 63 p. (Preprint no. IFSO-18B). (in Russ.)]
11. Чекушкин А. А., Авсиян А. Л., Лелеков А. С. Продуктивность культуры *Arthrospira platensis* Gomont 1892 в условиях естественного освещения // *Труды Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН.* 2022. № 4 (24). С. 33–44. [Chekushkin A. A., Avsiyan A. L., Lelekov A. S. Productivity of *Arthrospira platensis* Gomont 1892 culture under natural light conditions. *Trudy Karadagskoi nauchnoi stantsii imeni T. I. Vyazemskogo – prirodnogo zapovednika RAN*, 2022, no. 4 (24), pp. 33–44. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/oyfgop
12. Штоль А. А., Мельников Е. С., Ковров Б. Г. *Расчёт и конструирование культиваторов для одноклеточных водорослей.* Красноярск, 1976. 96 с. [Shtol' A. A., Mel'nikov E. S., Kovrov B. G. *Raschet i konstruirovanie kul'tivatorov dlya odnokletochnykh vodoroslei.* Krasnoyarsk, 1976, 96 p. (in Russ.)]
13. Bitog J. P. P., Lee I.-B., Oh H.-M., Hong S.-W., Seo I.-H., Kwon K.-S. Optimised hydrodynamic parameters for the design of photobioreactors

using computational fluid dynamics and experimental validation. *Biosystems Engineering*, 2014, vol. 122, pp. 42–61. https://doi.org/10.1016/j.biosystemseng.2014.03.006

14. García Camacho F., Contreras Gómez A., Mazzuca Sobczuk T., Molina Grima E. Effects of mechanical and hydrodynamic stress in agitated, sparged cultures of *Porphyridium cruentum*. *Process Biochemistry*, 2000, vol. 35, iss. 9, pp. 1045–1050. https://doi.org/10.1016/S0032-9592(00)00138-2
15. Jaouen P., Vandanjon L., Quéméneur F. The shear stress of microalgal cell suspensions (*Tetraselmis suecica*) in tangential flow filtration systems: The role of pumps. *Bioresource Technology*, 1999, vol. 68, iss. 2, pp. 149–154. https://doi.org/10.1016/S0960-8524(98)00144-8
16. Kubar A. A., Ali A., Kumar S., Huo S., Ullah M. W., Alabbosh K. F. S., Ikram M., Cheng J. Dynamic foam characteristics during cultivation of *Arthrospira platensis*. *Bioengineering*, 2022, vol. 9, iss. 6, art. no. 257 (11 p.). https://doi.org/10.3390/bioengineering9060257
17. Mazzuca Sobczuk T., García Camacho F., Molina Grima E., Chisti Y. Effects of agitation on the microalgae *Phaeodactylum tricornutum* and *Porphyridium cruentum*. *Bioprocess and Biosystems Engineering*, 2006, vol. 28, iss. 4, pp. 243–250. https://doi.org/10.1007/s00449-005-0030-3
18. Naumov I. V., Gevorgiz R. G., Skripkin S. G., Tintulova M. V., Tsoi M. A., Sharifullin B. R. Experimental study of the topological flow transformations in an aerial vortex bioreactor with a floating washer. *Biotechnology Journal*, 2023a, vol. 18, iss. 8, art. no. 2200644 (7 p.). https://doi.org/10.1002/biot.202200644
19. Naumov I. V., Gevorgiz R. G., Skripkin S. G., Tintulova M. V., Tsoy M. A., Sharifullin B. R. Topological flow transformations in a universal vortex bioreactor. *Chemical Engineering and Processing: Process Intensification*, 2023b, vol. 191, art. no. 109467 (12 p.). https://doi.org/10.1016/j.cep.2023.109467
20. Patent EP 1120460 B1. *Apparatus for the Suspension of Cultured Cells from Tissues and Microorganisms* / Kislykh V. I., Ramazanov Ju. A., Repkov A. P. ; zayavitel' Zakrytoe aktsionernoe obschestvo "Sayany", Biozex Technologies Corp. – no. 98963676.6 ; zayavl. 22.09.1998 ; opubl. 26.11.2003. Byul. no. 2003/48. https://patents.google.com/patent/EP1120460B1
21. Patent EP 27446382 A1. *Vortex Bioreactor* / Ramazanov Yu. A., Repkov A. P. ; zayavitel' Obshchestvo s ogranichennoi otvetstvennostyu "Tsentr vykhrevykh teknology" – no. 11870985.6 ; zayavl. 13.08.2011 ; opubl. 25.06.2014. Byul. no. 2014/26. https://patents.google.com/patent/EP2746382A1
22. Qiang H., Zarmi Y., Richmond A. Combined effects of light intensity, light-path and culture density on output rate of *Spirulina platensis* (Cyanobacteria). *European Journal of Phycology*, 1998, vol. 33, iss. 2, pp. 165–171. https://doi.org/10.1080/09670269810001736663
23. Richmond A. Microalgal biotechnology at the turn of the millennium: A personal view. *Journal of Applied Phycology*, 2000, vol. 12, iss. 3–5, pp. 441–451. https://doi.org/10.1023/A:1008123131307
24. Silva H. J., Cortifas T., Ertola R. J. Effect of hydrodynamic stress on *Dunaliella* growth. *Journal of Chemical Technology & Biotechnology*, 1987, vol. 40, iss. 1, pp. 41–49. https://doi.org/10.1002/jctb.280400105
25. Torzillo G., Sacchi A., Materassi R., Richmond A. Effect of temperature on yield and night biomass loss in *Spirulina platensis* grown outdoors in tubular photobioreactors. *Journal of Applied Phycology*, 1991, vol. 3, iss. 2, pp. 103–109. https://doi.org/10.1007/BF00003691
26. Vandanjon L., Rossignol N., Jaouen P., Robert J. M., Quéméneur F. Effects of shear on two microalgae species. Contribution of pumps and valves in tangential flow filtration systems. *Biotechnology and Bioengineering*, 1999, vol. 63, iss. 1, pp. 1–9. https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0290(19990405)63:1<1::AID-BIT1>3.0.CO;2-K
27. Ye Q., Cheng J., Guo W., Xu J., Li H., Zhou J. Numerical simulation on promoting light/dark cycle frequency to improve microalgae growth in photobioreactor with serial lantern-shaped draft tube. *Bioresource Technology*, 2018a, vol. 266, pp. 89–96. https://doi.org/10.1016/j.biortech.2018.06.055
28. Ye Q., Cheng J., Yang Z., Yang W., Zhoua J., Cena K. Improving microalgal growth by strengthening the flashing light effect simulated with computational fluid dynamics in a panel bioreactor with horizontal baffles. *RSC Advances*,

2018b, vol. 8, iss. 34, pp. 18828–18836. https://doi.org/10.1039/C8RA02863J
29. Xu J., Cheng J., Lai X., Zhang X., Yang W., Park J.-Y., Kim H., Xu L. Enhancing microalgal biomass productivity with an optimized flow field generated by double paddlewheels in a flat plate photoreactor with CO_2 aeration based on numerical simulation. *Bioresource Technology*, 2020, vol. 314, art. no. 123762 (8 p.). https://doi.org/10.1016/j.biortech.2020.123762
30. Wang L., You X. Y. Light-gradient mixing performance improvement of the flat plate photobioreactor with waved baffles. *Chemical and Biochemical Engineering Quarterly*, 2013, vol. 27, no. 2, pp. 211–218.
31. Zarrouk C. *Contribution à l'étude d'une cyanophycée. Influence de divers facteurs physiques et chimiques sur la croissance et la photosynthèse de Spirulina maxima (Setch et Gardner) Geitler*. PhD thesis. Paris, 1966, 114 p. (A la faculté des sciences de l'université de Paris).

CRITICAL INTENSITY OF SWIRLING FLOWS OF A SUSPENSION AND PRODUCTIVITY IN BATCH CULTURE OF *ARTHROSPIRA (SPIRULINA) PLATENSIS* UNDER DIFFERENT LIGHT CONDITIONS

R. Gevorgiz[1,2], B. Sharifullin[2,3], I. Naumov[2,3], and S. Zheleznova[1,2]

[1]A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
[2]Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russian Federation
[3]Kutateladze Institute of Thermophysics of the Siberian Branch of RAS, Novosibirsk, Russian Federation
E-mail: *r.gevorgiz@yandex.ru*

The paper provides results of the experimental study of batch cultures of *Arthrospira (Spirulina) platensis* under conditions of critical intensity of swirling flows at different size of the working layer (the optical path). As shown, despite a 10-fold increase in the intensity of vortex mixing, the productivity of the culture decreased by 2 times, when the working layer rose by 3 times. Notably, for photosynthetic microorganisms, the key factor determining the productivity in the culture is the spatial irradiation inside cell suspension (the working layer) but with the intensity of suspension stirring taken into account. The conditions of cultivation of photosynthetic cells under which the working layer differs by 2 times, but the productivity in the culture remains the same, are experimentally demonstrated.

Keywords: vortex mixing, spirulina, photobioreactor

1871
ИнБЮМ – IBSS

Морской биологический журнал
Marine Biological Journal
2025, том 10, № 1, с. 30–38
https://marine-biology.ru

УДК 598.243.8-154.343

ПЕРВЫЕ ЛОКАЛЬНЫЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ МОЕВКИ *RISSA TRIDACTYLA* (LINNAEUS, 1758) НАД ЖИЛЫМИ КВАРТАЛАМИ ГОРОДА МУРМАНСКА

© 2025 г. **А. А. Горяева, А. А. Шавыкин, А. Н. Карнатов**

Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, Российская Федерация
E-mail: *nastya.goryaeva.12@mail.ru*

Поступила в редакцию 05.03.2023; после доработки 24.12.2023;
принята к публикации 25.12.2024.

Во всём мире регистрируют новые проявления синантропных тенденций у разных видов птиц. В данной работе описано появление моевок в городе Мурманске. Проведено наблюдение за впервые сформированным в 2020 г. маршрутом летней суточной миграции *Rissa tridactyla* через центр Мурманска, где этот вид ранее не встречали. Определены некоторые особенности пролёта в первый (2020 г.) и второй год (2021 г.) существования маршрута. Установлена приблизительная численность пролетающих птиц — до 1500 особей в сутки. Появление этого вида активности птиц можно считать первым этапом в освоении моевкой жилой части города.

Ключевые слова: моевка, *Rissa tridactyla*, город, озеро

Городские экосистемы время от времени подвергаются воздействию факторов, обусловливающих изменения как видового состава животных, так и демографических показателей отдельных видов. Количество видов в городах изменяется, причём в последнее время часто в сторону увеличения [Краснобаев, Константинов, 2008; Подольский, Лобачев, 2016]. Возможно, в некоторой степени это происходит по причине старения городских экосистем, так как «в любом биоценозе отмечается тенденция к постепенному увеличению богатства видами» и «старые биоценозы, как правило, богаче молодых» [Дажо, 1975]. Вследствие разных обстоятельств одни виды могут впервые появляться в биоценозе, а другие, ранее в нём присутствовавшие, могут менять свой статус пребывания. Синурбизация видов — процесс освоения животными городов — длится уже более 100 лет, и отдельные виды имеют свою историю постепенной адаптации к городскому ландшафту в географическом пространстве и во времени [Luniak, 2004].

Данное сообщение описывает появление маршрута перемещения морской птицы, моевки *Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758), над жилыми кварталами города Мурманска. Маршрут ежедневного летнего пролёта птиц, который тянется от Кольского залива (естественной стации обитания вида) до пресноводного озера Большое и проходит через центр Мурманска, характеризующийся повышенной интенсивностью транспортного и пешеходного потока, был впервые сформирован в 2020 г. и сохранился в последующие годы.

Актуальность данной работы состоит в том, что она даёт информацию о первом появлении *R. tridactyla* в жилых районах Мурманска, что может быть начальной стадией синурбизации этого вида.

Целью работы было описать впервые сформированный маршрут ежедневной летней миграции *Rissa tridactyla* через центр города Мурманска.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наблюдения за пролётом проводили с пеших линейных маршрутов и с постоянного стационарного наблюдательного пункта (рис. 1); использовали бинокль с 12-кратным увеличением.



Рис. 1. Схема маршрутов наблюдений и траектория пролёта *Rissa tridactyla* над городом Мурманском: 1, 2 — крайние точки маршрутных учётов; 3 — маршруты учёта; 4 — стационарный наблюдательный пункт; 5 — участки маршрута, на которых наблюдались моевки, без фиксации ширины полосы пролёта; 6, 7 — участки маршрута, на которых наблюдались моевки, с фиксацией ширины полосы пролёта; 8 — крутой обрыв; 9 — примерные границы полосы пролёта

Fig. 1. Scheme of observation routes and trajectory of *Rissa tridactyla* flight over Murmansk: 1, 2, extreme points of the observation routes; 3, the observation routes; 4, stationary observation point; 5, route areas where the kittiwake was observed, with no fixing of the flyway width; 6, 7, route areas where the kittiwake was observed, with fixing of the flyway width; 8, steep cliff; 9, approximate borders of the flyway

На маршрутах фиксировали места перемещения птиц по городу или их отсутствие. Отдельные маршруты (отрезки между точками 1–28 на рис. 1) имели длину от 200 до 2000 м, а количество учётов в год составляло от 2 до 440. Общая длина маршрутных учётов за два года наблюдений — около 2300 км. Со стационарного наблюдательного пункта учёт численности пролёта моевок над городом проводили в период с 16 июля по 8 августа 2020 г. и с 14 июля по 6 августа 2021 г. Визуально учётом охватывали всю ширину полосы перемещения птиц. Был проведён ряд 30-минутных учётов в разное время суток (в период с 7:00 до 21:00). Определяли количество птиц в пролетающих группах, направление и высоту их полёта. Высоту полёта оценивали глазомерно относительно известной высоты расположенных рядом зданий. Погодные условия существенно не различались: в дни наблюдений среднее значение температуры воздуха составляло в 2021 и 2022 гг. +16 и +17 °C соответственно, средняя скорость ветра в оба года — 4 м·с$^{-1}$. Осадков не было.

Аппроксимация суточной плотности потока *R. tridactyla* нормальным распределением и оценка общей численности моевок, летящих на озеро, выполнены по формуле:

$$f(x) = \frac{1}{\sigma(\sqrt{2\pi})} \exp\left[\frac{-(x-a)^2}{2\sigma^2}\right],$$

где x — переменная (время, ч);

a — среднее, или математическое ожидание, для x;

δ — стандартное отклонение для x.

Предполагая, что эти две кривые достаточно близки, определяли общую численность птиц, летящих на озеро Большое; для расчётов использовали программу MS Office Excel. Меняя параметры a и δ, можно максимально близко аппроксимировать результаты наблюдений кривой нормального распределения, тогда значение интегральной функции распределения F(x) для $x = \infty$ даст общую численность N.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Маршрут перемещения *R. tridactyla* над Мурманском в направлении от акватории Кольского залива до озера и обратно пролегал над центральной частью города, где активность транспорта максимальна. Ширина потока птиц составляла около 300 м (см. рис. 1). При этом птицы летели не по прямой: на второй половине маршрута они огибали сопку с высотными домами.

Конечная цель перелёта — озеро Большое, расположенное в 3,7 км от залива и в 0,8 км от жилого района города. Вблизи восточного берега озера проходит Восточно-Объездная дорога, характеризующаяся постоянным потоком автотранспорта. В дневное время в период наблюдений на поверхности озера Большое отмечали около 200–300 моевок. При этом птицы проигнорировали меньшее по размеру озеро Питьевое, которое находится под траекторией их пролёта и располагается на расстоянии 0,2 км от озера Большое. Кроме того, в июле 2020 и 2021 гг. неоднократно были обследованы озёра Семёновское и Ледовое, находящиеся в черте города, и там не было зарегистрировано ни одной *R. tridactyla*, как, впрочем, и в летние сезоны предыдущих лет (с 2000 по 2019 г.). В связи с этим можно констатировать, что в период наблюдений именно озеро Большое привлекло внимание моевок в окрестностях Мурманска.

Динамика численности пролетающих птиц в течение дня имела вид колоколообразной кривой (рис. 2). Первых птиц фиксировали на пролёте в 9 ч, последних — в 18 ч; пик численности приходился на период с 12 до 14 ч и был близок к полудню для Мурманска (12:56). Птицы перемещались по маршруту пролёта в обе стороны одновременно.

В оба года в направлении на озеро Большое отмечено больше птиц, чем в обратном — на Кольский залив. Вероятно, это связано с тем, что птицы организованно (в стаях) направляются на озеро, а возвращаются в большей степени одиночно и избирают для этого индивидуальные пути. При этом фронт пролёта может становиться шире, а плотность потока может, соответственно, уменьшаться. Так, доля одиночных птиц, возвращающихся с озера, была больше в 2–3 раза, чем доля летящих на озеро, в оба года.

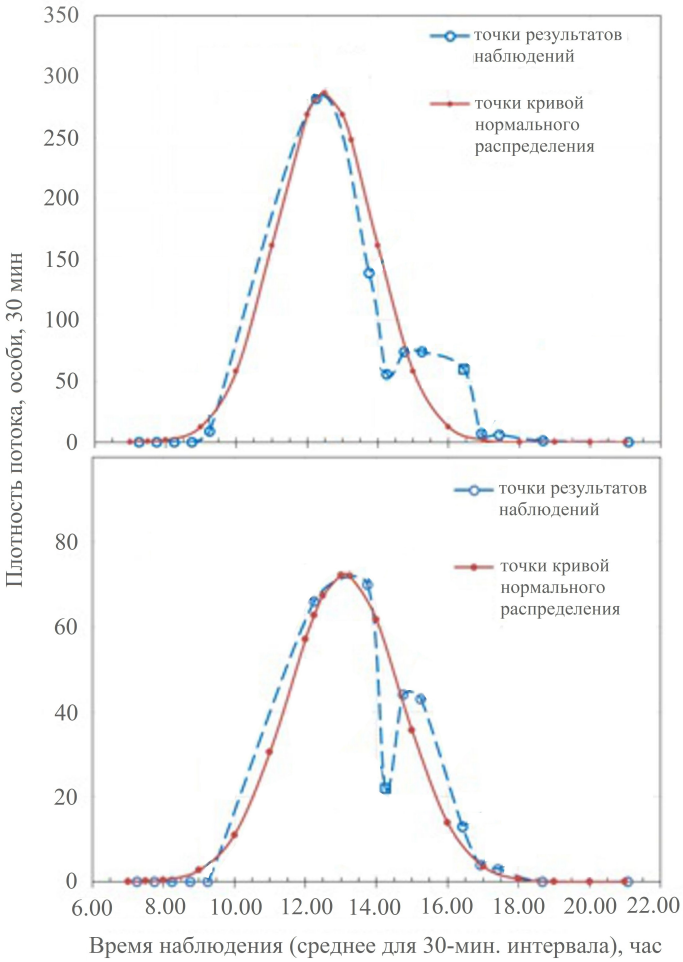


Рис. 2. Результаты наблюдений за количеством птиц (2020 г.), летящих на озеро (верхняя диаграмма) и на залив (нижняя диаграмма), и аппроксимация данных наблюдений кривой нормального распределения. Точки на штриховой линии (○) — результаты наблюдений; точки на сплошной линии (●) — расчётные значения кривой нормального распределения

Fig. 2. The results of count observations of birds (2020) flying to the lake (upper diagram) and to the bay (lower diagram); the normal approximation of the observation data. The dots on the dashed line (○) are results of the observations; the dots on the solid line (●) are calculated values of the normal distribution curve

Путём аппроксимации суточной плотности потока нормальным распределением для птиц, летящих на озеро, получено значение N = 1005 при $a \approx 12{,}50$ (соответствует 12:30 мск) и $\delta \approx 1{,}4$. Для птиц, летящих на залив, получено N = 290 при $a \approx 13{,}10$ (13:06 мск) и $\delta \approx 1{,}6$.

С учётом того, что для всего промежутка времени часть птиц, летящих на озеро Большое, регистрируют одновременно с возвращающимися с него, можно говорить, что общая численность птиц, мигрирующих на озеро и обратно, составляет, вероятно, около 1200–1500 особей.

Высота полёта птиц над поверхностью земли — 10–115 м. Средняя высота полёта достоверно различалась для двух лет. Так, она составила (52,5 ± 2,64) м в 2020 г. и (40,12 ± 1,65) м в 2021 г., то есть уменьшилась за год в среднем на 10 м ($P < 0{,}001$). В первый год прямолинейный пролёт к озеру Большое неоднократно сменялся на короткое время кружением на небольшой высоте (у 21 % всех птиц, учтённых со стационарного пункта наблюдения). На второй год подобное поведение отмечали гораздо реже (у 1,5 % птиц).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для *R. tridactyla* суточные перемещения на пресноводные водоёмы в период гнездования, по-видимому, обычное явление, хотя в литературе они почти не описаны. В 1996 г. в июле — августе А. А. Горяева, проводя полевые работы от Кандалакшского государственного природного заповедника в районе птичьего базара на мысе Крутик (северное побережье Кольского полуострова), ежедневно наблюдала их перелёты на небольшое (280 × 140 м) озеро (69.0849° с. ш., 35.5693° в. д.), находящееся на расстоянии 1 км от базара Крутик. Тогда моевки ежедневно совершали перелёты с базара на это озеро и обратно, игнорируя другие озёра, находящиеся рядом. Подобные миграции моевок на озёра были отмечены и на архипелаге Шпицберген. Они осуществлялись в дневное время и представляли собой непрерывный пролёт на озёра, на которых моевки скапливались стаями до 200 особей [Иваненко, 2012]. По мнению Ю. В. Краснова и Н. Г. Николаевой [1998], регулярное посещение стаями моевок устья реки Харловка и пресных озёр на острове Харлов (Восточный Мурман) является важным элементом поведения птиц в период линьки, но не связано с их трофической активностью. При этом к устью реки моевки двигаются стаей, напоминающей по своей форме извилистую ленту и достигающей порой длины более 1 км. Между тем В. М. Модестов называл устье реки Харловка, где наблюдал скопления этих птиц, излюбленным местом их кормления; там же он обнаружил экземпляр мелкой форели *Salmo trutta* в желудке одной моевки [Модестов, 1967]. Несмотря на то, что моевка целиком зависит от кормов, добываемых в море (рыба, ракообразные и моллюски) [Белопольский, 1957], на материковом побережье в состав кормовых территорий этих птиц также входят участки суши, включающие тундровые озёра и реки [Куклин, 2013]. При посещении таких биотопов *R. tridactyla* заражаются пресноводными гельминтами, что свидетельствует об их кормлении и на этих водоёмах [Куклин, 2013].

Направленный полёт чайковых птиц в литературе освещён не очень широко. Н. Тинберген [1974] различает для серебристой чайки следующие типы такого полёта: полёт к месту ночлега, возвращение с моря в гнездовую колонию, полёт к местам кормёжки. Как пишет Н. Тинберген, серебристые чайки каждое утро улетают с мест общего ночлега и к вечеру возвращаются. По его мнению, миграция — это только крайний случай направленного полёта, лишь количественно отличающийся от таких явлений, как полёт к месту ночлега, возвращение с моря в гнездовую колонию или полёт к местам кормёжки. В. Р. Дольник в фундаментальном труде «Миграционное состояние птиц» [1975] выделяет следующие типы перемещений птиц: суточные миграции между местами кормёжки и отдыха, смена биотопов в связи с изменением количества пищи или плотности популяции, дисперсия с целью расселения, инвазии как сброс популяцией избытка особей за пределы ареала, регулярные сезонные миграции. Исходя из классификации перелётов В. Р. Дольника, можно заключить, что в данном случае мы, скорее всего, имеем дело с «суточной миграцией между местами кормёжки и отдыха».

Моевка гнездится плотными колониями на отвесных участках скал морских берегов, образуя так называемые птичьи базары [Белопольский, 1957].

Впервые факт размножения *R. tridactyla* в Кольском заливе установлен в 1999 г. С тех пор небольшая гнездовая колония (около 50 пар в 1999 г.) существовала на плавучем доке у южных причалов торгового порта. В 2004 г. её численность достигла примерно 200 пар. В 2000-е гг. небольшая колония моевок (50–60 размножавшихся пар) существовала на стенках дока во внутренней гавани посёлка Росляково (среднее колено Кольского залива). В 2009 г. док был притоплен, моевки перебрались на материковое побережье гавани, где основали колонию. Летом 2010 г. в ней размножались 75–80 пар птиц. Моевки размножаются также в небольших колониях в северной части Кольского залива; самая крупная (не менее 100–200 пар) и постоянная колония

находится на восточном берегу Пала-губы. Летом птицы периодически появляются в северной части Кольского залива в больших количествах, преследуя косяки мелкой пелагической рыбы [Краснов, Горяев, 2013].

В отличие от крупных чаек, серебристой и морской, много лет гнездящихся в жилых кварталах города Мурманска [Горяева, 2007, 2013], моевку не регистрировали в само́м городе и на озёрах в его окрестностях с 1998 г. [Харламова, Новиков, 2019]. По данным А. А. Горяевой, *R. tridactyla* ни разу не отмечена при проведении учётов птиц в Мурманске с 2000 по 2019 г. (около 300 км маршрутных учётов в год по жилым районам города). Кроме того, непосредственно на месте, где моевки были обнаружены в 2020 г. (маршрут перемещения птиц над центром города), А. А. Горяевой ежегодно с 2005 г. в летние месяцы проводились наблюдения за гнездящимися серебристыми чайками; здесь моевок ранее не регистрировали. Вероятно, размножение *R. tridactyla* с конца 1990-х гг. на берегах Кольского залива, испытывающего значительную антропогенную нагрузку, к 2020 г. привело к тому, что птицы смогли перемещаться над Мурманском.

Синантропные тенденции в поведении моевки отмечены далеко не везде. В литературе нет упоминания о присутствии этого вида в жилых районах российских городов. В зарубежных публикациях сообщается о случаях гнездования моевок в городах Великобритании и Норвегии [Nilsen, 2020; Turner, 2010].

Сочетание использования моевками технических сооружений с целью гнездования (синантропизация) и одновременного присутствия этих птиц на пресноводных водоёмах описано для окрестностей реки Тайн (Северо-Восточная Англия) [Coulson, MacDonald, 1962; Temperley, 1951; Turner, 2010]. Моевки не встречались на реке Тайн до 1951 г., а в тот год там была отмечена одиночная птица [Temperley, 1951]. За последующие 10 лет ситуация значительно изменилась, и к 1961 г. *R. tridactyla* можно было заметить почти ежедневно с февраля по июнь в пределах видимости моста через реку Тайн. В этот период большинство моевок, которых видели в реке, искали там пищу и собирали её с поверхности воды на плаву [Coulson, MacDonald, 1962]. Кроме того, птицы скапливались для кормления у канализационных стоков. В те же годы на пресноводной реке Деруэнт (17 км от морского побережья Англии вглубь материка), впадающей в Тайн, моевки питались почти исключительно рыбой, которая достигала длины 6 дюймов (15 см) (её вид определён не был). По [Coulson, MacDonald, 1962], моевки обычно избегают полётов над сушей, за исключением тех случаев, когда собираются искупаться в пресной воде или — в условиях Высокой Арктики — когда путешествуют к внутренним гнездовым утёсам и обратно. К 1961 г. моевки стали посещать пресноводное озеро в парке Саут-Шилдса (город на правом берегу реки Тайн). Первоначально они прилетали на озеро исключительно купаться, но через 5 лет начали кормиться там хлебом, брошенным другим птицам — озёрной чайке *Larus ridibundus* и лебедю-шипуну *Cygnus olor*. К 1961 г. моевки уже регулярно летали и над центром Норт-Шилдса (город на левом берегу реки Тайн) к небольшому водохранилищу, расположенному в центре города, примерно в полутора милях от побережья. После посещения озера птицы отдыхали на парапете ближайшей церкви. В 1962 г. J. C. Coulson отметил, что *R. tridactyla*, вероятно, впервые регулярно питается рыбой, выловленной в пресной воде, а также чаще питается хлебом, и предположил, что в течение следующих лет эта птица будет чаще встречаться в пресной воде в период размножения. К 1962 г. моевки стали отдыхать на зданиях по берегам реки Тайн, в связи с чем исследователь высказал предположение, что в дальнейшем там появятся гнездовые колонии. Его ожидания на этот счёт оправдались в последующие годы. По берегам реки Тайн на стенах зданий стали появляться гнездовые колонии моевок, которые в период с 1995 по 2005 г. уже насчитывали 450–550 пар, а в 2007 г. — 755 пар [Turner, 2010]. Таким образом, в отношении этого региона зарегистрированы такие проявления синурбизации, как появление птиц в пространстве города и посещение ими пресноводных водоёмов в антропогенном ландшафте.

Предположительно, для моевок, отмеченных над Мурманском, снижение высоты полёта над городом на второй год существования маршрута можно рассматривать как их привыкание к городской среде. Об этом же может свидетельствовать уменьшение кружения птиц на месте в полёте на второй год.

Некоторые вопросы вызывает избирательность *R. tridactyla* в отношении озера Большое, так как моевки отмечены только на этом озере в пределах Мурманска и его ближайших окрестностей. Согласно материалам других мурманских исследователей [Харламова, Новиков, 2019], при наблюдениях за птицами, посещающими озеро Большое, моевку там в период 1998–2019 гг. не встречали. По данным ихтиологических изысканий [Зубова и др., 2021], в 2020 г. в озере Большое встречались кумжа *S. trutta* длиной 149–233 мм (вид, который ранее нашёл В. М. Модестов [1967] в желудке моевки в районе острова Харлов), а также ряпушка *Coregonus albula* и трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*. Для сравнения: в озере Семёновское обнаружены лишь два вида рыб — речной окунь *Perca fluviatillis* и щука *Esox lucius*; в озере Ледовое в сетных орудиях лова рыба отсутствовала [Зубова и др., 2021], что объясняется, вероятно, сильным загрязнением водоёма. Таким образом, ихтиофауна озера Большое вполне соответствует требованиям моевки к потребляемой рыбе. Хотя поиск пищи не является главной целью посещения пресноводных водоёмов моевкой [Краснов, Николаева, 1998], его возможность, скорее всего, имеет определяющее значение при выборе озёр.

Выводы:

- В 2020 г. впервые был сформирован маршрут суточной миграции морской птицы моевки над жилыми кварталами города Мурманска.
- Суточная динамика численности пролёта имела вид кривой нормального распределения, располагающейся в интервале с 9 до 18 ч, с пиком в 13–14 ч.
- Численность *Rissa tridactyla*, пролетающих через центр Мурманска, в июле — августе в 2020–2021 гг. составляла до 1500 особей за сутки при ширине полосы пролёта около 300 м.
- Поведение птиц в первый год формирования маршрута суточной миграции и на следующий год несколько отличалось по характеру и высоте полёта.
- Посещение моевками озера Большое может быть связано с купанием в пресной воде и с питанием *R. tridactyla* на данном водоёме в период гнездования.

Работа выполнена в рамках государственного задания ММБИ РАН № 0228-2019-0004 и № FVEE-2021-9.

Благодарность. Авторы признательны за ценные замечания сотрудникам Мурманского морского биологического института РАН Н. В. Лебедевой, Ю. В. Краснову, Ю. И. Горяеву и П. С. Ващенко.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Белопольский Л. О. *Экология морских колониальных птиц Баренцева моря.* Москва ; Ленинград : АН СССР, 1957. 460 с. [Belopolsky L. O. *Ekologiya morskikh kolonial'nykh ptits Barentseva morya.* Moscow ; Leningrad : AN SSSR, 1957, 460 p. (in Russ.)]
2. Горяева А. А. Об успешности размножения серебристой чайки *Larus argentatus* в городе Мурманске в 2006 году // *Доклады Академии наук.* 2007. Т. 416, № 6. С. 833–835. [Goryaeva A. A. Reproduction success of the herring gull *Larus argentatus* in Murmansk in 2006. *Doklady Akademii nauk*, 2007, vol. 416, no. 6, pp. 833–835. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/iazmnv
3. Горяева А. А. Экология морских птиц, обитающих в антропогенных ландшафтах // *Птицы северных и южных морей России: фауна, экология* / отв. ред. П. Р. Макаревич. Апатиты : Кольский научный центр Российской академии наук, 2013. С. 117–123. [Goryaeva A. A. Ekologiya morskikh ptits, obitayushchikh v antropogennykh landshaftakh. In: *Ptitsy severnykh i yuzhnykh morei Rossii: fauna, ekologiya* / P. R. Makarevich (Ed.). Apatity : Kol'skii nauchnyi tsentr Rossiiskoi

akademii nauk, 2013, pp. 117–123. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/trjlmv

4. Дажо Р. *Основы экологии* / пер. с фр. В. И. Назарова ; под ред. В. В. Алпатова. Москва : Прогресс, 1975. 415 с. [Dajor R. *Precis d'ecologie* [*Fundamentals of Ecology*] : transl. from French by V. I. Nazarov ; V. V. Alpatov (Ed.). Moscow : Progress, 1975, 415 p. (in Russ.)]
5. Дольник В. Р. *Миграционное состояние птиц.* Москва : Наука, 1975. 398 с. [Dol'nik V. R. *Migratsionnoe sostoyanie ptits.* Moscow : Nauka, 1975, 398 p. (in Russ.)]
6. Зубова Е. М., Терентьев П. М., Постнова С. В. Новые данные о видовом составе и биологических характеристиках рыб озёр г. Мурманск // *Труды Ферсмановской научной сессии ГИ КНЦ РАН.* 2021. № 18. С. 183–187. [Zubova E. M., Terentjev P. M., Postnova S. V. New data on the species composition and biological characteristics of fish in lakes from Murmansk. *Trudy Fersmanovskoi nauchnoi sessii GI KNTs RAN*, 2021, no. 18, pp. 183–187. (in Russ.)]. https://doi.org/10.31241/FNS.2021.18.033
7. Иваненко Н. Ю. Численность и распределение птиц в Грен-фьорде (Западный Шпицберген) в позднелетний период 2011 года // *Комплексные исследования природы Шпицбергена* : материалы XI Международной научной конференции, Мурманск, 1–3 ноября 2012 г. / отв. ред. Г. Г. Матишов, Г. А. Тарасов. Москва : ГЕОС, 2012. Вып. 11. С. 91–101. [Ivanenko N. Yu. Chislennost' i raspredelenie ptits v Gren-f'orde (Zapadnyi Shpitsbergen) v pozdneletnii period 2011 goda. In: *Kompleksnye issledovaniya prirody Shpitsbergena* : materialy XI Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, Murmansk, 1–3 November, 2012 / G. G. Matishov, G. A. Tarasov (Eds). Moscow : GEOS, 2012, iss. 11, pp. 91–101. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/rhomez
8. Краснов Ю. В., Горяев Ю. И. Основные тенденции развития авифауны Кольского залива и факторы, её определяющие // *Птицы северных и южных морей России: фауна, экология* / отв. ред. П. Р. Макаревич. Апатиты : Кольский научный центр Российской академии наук, 2013. С. 38–64. [Krasnov Yu. V., Goryaev Yu. I. Osnovnye tendentsii razvitiya avifauny Kol'skogo zaliva i faktory, ee opredelyayushchie. In: *Ptitsy severnykh i yuzhnykh morei Rossii: fauna, ekologiya* / P. R. Makarevich (Ed.). Apatity : Kol'skii nauchnyi tsentr Rossiiskoi akademii nauk, 2013, pp. 38–64. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/trjlcb
9. Краснов Ю. В., Николаева Н. Г. Итоги комплексного изучения биологии моевки в Баренцевом море // *Океанография Карского и Баренцева морей (по трассе Севморпути)* / отв. ред. Г. Г. Матишов. Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 1998. С. 180–247. [Krasnov Yu. V., Nikolaeva N. G. Itogi kompleksnogo izucheniya biologii moevki v Barentsevom more. In: *Biology and Oceanography of the Kara and Barents Seas (Along the Northern Sea Route)* / G. G. Matishov (Ed.). Apatity : Izd-vo KNTs RAN, 1998, pp. 180–247. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/wnsqlt
10. Краснобаев Д. А., Константинов В. А. Сезонная и многолетняя динамика фауны и населения птиц урбанизированных ландшафтов Центрального района Европейской России за 40-летний период // *Русский орнитологический журнал.* 2008. Т. 17, № 423. С. 879–907. [Krasnobaev D. A., Konstantinov V. M. Seasonal and long-term dynamics of fauna and population of birds in urban landscapes of central region of European Russia in the last 40 years. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 17, no. 423, pp. 879–907. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/jjzcfj
11. Куклин В. В. Гельминтофауна моевки (*Rissa tridactyla*) Баренцева моря // *Зоологический журнал.* 2013. Т. 92, № 7. С. 781–789. [Kuklin V. V. The helminth fauna of the kittiwake (*Rissa tridactyla*) from the Barents Sea. *Zoologicheskii zhurnal*, 2013, vol. 92, no. 7, pp. 781–789. (in Russ.)]. https://doi.org/10.7868/S004451341307009X
12. Модестов В. М. Экология колониально гнездящихся птиц (по наблюдениям на Восточном Мурмане и в дельте Волги) // *Труды Кандалакшского государственного заповедника.* 1967. Вып. 5. С. 49–155. [Modestov V. M. Ekologiya kolonial'no gnezdyashchikhsya ptits (po nablyudeniyam na Vostochnom Murmane i v del'te Volgi). *Trudy Kandalakshskogo gosudarstvennogo zapovednika*, 1967, iss. 5, pp. 49–155. (in Russ.)]
13. Подольский А. Л., Лобачев Ю. Ю. Экологическая обусловленность динамики видового разнообразия и обилия птиц в большом городе // *Научные труды национального парка «Хвалынский»* : материалы III Всероссийской научно-практической конференции с между-

народным участием «Особо охраняемые природные территории: прошлое, настоящее, будущее», Саратов, 13–14 октября 2016 г. Саратов ; Хвалынск : Амирит, 2016. Вып. 8. С. 133–136. [Podolsky A. L., Lobachev Yu. Yu. Ekologicheskaya obuslovlennost' dinamiki vidovogo raznoobraziya i obiliya ptits v bol'shom gorode. In: *Nauchnye trudy natsional'nogo parka "Khvalynskii"* : materialy III Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem "Osobo okhranyaemye prirodnye territorii: proshloe, nastoyashchee, budushchee", Saratov, 13–14 October, 2016. Saratov ; Khvalynsk : Amirit, 2016, iss. 8, pp. 133–136. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/wzyljn

14. Харламова М. Н., Новиков М. А. Динамика фауны птиц в окрестностях г. Мурманска в последнем десятилетии // *Проблемы обеспечения экологической безопасности и устойчивое развитие арктических территорий* : сборник материалов Всероссийской конференции с международным участием «II Юдахинские чтения», Архангельск, 24–28 июня 2019 г. Архангельск : ОМ-Медиа, 2019. С. 513–519. [Kharlamova M. N., Novikov M. A. Dinamika fauny ptits v okrestnostyakh g. Murmanska v poslednem desyatiletii. In: *Problemy obespecheniya ekologicheskoi bezopasnosti i ustoichivoe razvitie arkticheskikh territorii* : materialy Vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem "II Yudakhinskie chteniya", Arkhangelsk, 24–28 June, 2019. Arkhangelsk : OM-Media, 2019, pp. 513–519. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/vtmtov
15. Тинберген Н. *Мир серебристой чайки* / пер. с англ. И. Г. Гуровой ; под ред. К. Н. Благосклонова. Москва : Мир, 1974. 272 с. [Tinbergen N. *The Herring Gull's World. A Study of the Social Behaviour of Birds* / transl. from Engl. by I. G. Gurova ; K. N. Blagosklonov (Ed.). Moscow : Mir, 1974, 272 p. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/qkulll
16. Coulson J. C., MacDonald A. Recent changes in the habits of kittiwake. *British Birds*, 1962, vol. 55, no. 5, pp. 171–177.
17. Luniak M. Synurbization – adaptation of animal wildlife to urban development. In: *Proceedings of the 4th International Symposium on Urban Wildlife Conservation, Tucson, Arizona, 1–5 May, 1999* / W. W. Shaw, K. L. Harris, L. VanDruff (Eds). Tucson, USA : University of Arizona, 2004, pp. 50–55.
18. Nilsen T. Climate refugees: Kittiwakes flee bird cliffs to resettle in urban spaces. In: *Arctic Today* : [site], 2020. URL: https://www.arctictoday.com/climate-refugees-kittiwakes-flee-bird-cliffs-to-resettle-in-urban-spaces/ [accessed: 09.02.2023].
19. Temperley G. W. *A History of the Birds of Durham*. Newcastle, UK : Large and Sons, 1951, 296 p. (Transactions of the Natural History Society of Northumberland, Durham and Newcastle upon Tyne ; vol. 9).
20. Turner D. M. Counts and breeding success of black-legged kittiwakes *Rissa tridactyla* nesting on man-made structures along the River Tyne, northeast England, 1994–2009. *Seabird*, 2010, vol. 23, pp. 111–126. https://doi.org/10.61350/sbj.23.111

THE FIRST LOCAL MOVEMENTS OF THE KITTIWAKE *RISSA TRIDACTYLA* (LINNAEUS, 1758) ABOVE THE CITY BLOCKS OF MURMANSK

A. Goryaeva, A. Shavykin, and A. Karnatov

Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russian Federation
E-mail: *nastya.goryaeva.12@mail.ru*

All over the world, new manifestations of synanthropic tendencies for various bird species are constantly observed. This paper provides data on *Rissa tridactyla* occurrence in Murmansk. Observations were carried out on the route of the summer daily migration of the kittiwake, formed for the first time in 2020, through the center of Murmansk, where this species has not been encountered before. Some features of the flight during the first (2020) and the second year (2021) of the route existence are determined. The approximate abundance of flying birds has been established: 1,500 ind. *per* day. The occurrence of this type of bird activity can be considered as the first stage of the kittiwake adaptation to environment of the residential part of the city.

Keywords: kittiwake, *Rissa tridactyla*, city, lake

1871
ИнБЮМ – IBSS

Морской биологический журнал
Marine Biological Journal
2025, том 10, № 1, с. 39–53
https://marine-biology.ru

УДК 595.34-152(262.5.03)

АНОМАЛЬНОЕ СОКРАЩЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ ПОПУЛЯЦИИ КОПЕПОДЫ *CALANUS EUXINUS* В ГЛУБОКОВОДНЫХ РАЙОНАХ ЧЁРНОГО МОРЯ ОСЕНЬЮ 2019 Г.: ЧТО ПРОИСХОДИТ В МОРСКОЙ ЭКОСИСТЕМЕ?

© 2025 г. **Е. С. Губарева, Б. Е. Аннинский**

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

Поступила в редакцию 15.02.2024; после доработки 05.08.2024;
принята к публикации 25.12.2024.

В ходе планктонных работ, проведённых в глубоководных районах Чёрного моря и на его шельфе у Крымского полуострова в октябре 2019 г. (110-й рейс НИС «Профессор Водяницкий»), исследовали количественное распределение, численность, биомассу, размерно-возрастную структуру и жировые резервы популяции копеподы *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991. Пробы зоопланктона отбирали сетью Богорова — Расса (площадь входного отверстия 0,5 м^2, ячея 300 мкм) методом тотальных вертикальных ловов от дна или от нижней границы кислородной зоны до поверхности моря. Размеры и возраст *C. euxinus* определяли под микроскопом. Содержание запасных липидов в популяции оценивали по удельному объёму жировых мешков у рачков старших возрастных стадий. Установлено, что продолжающееся потепление в Азово-Черноморском регионе привело в 2019 г. к сокращению численности и биомассы *C. euxinus* в глубоководных районах до (5,3 ± 0,5) тыс. экз.·м$^{-2}$ и (3,7 ± 0,3) г·м$^{-2}$ соответственно, а также к изменениям в структуре популяции. Отчасти этому способствовало ослабление зимнего конвективного перемешивания водных масс. Вероятно, ещё более существенным для *C. euxinus* было то́, что из-за сильной засухи 2018–2019 гг. произошло резкое снижение паводкового стока рек, ограничившее до минимума поступление биогенных элементов в море. Вследствие слабого выноса с речным стоком нитратов, фосфатов и особенно силикатов массовый фитопланктон (прежде всего нуждающиеся в силикатах диатомовые водоросли) не имел в 2019 г. минеральных ресурсов для своего развития и, соответственно, не обеспечивал на уровне прежних лет трофические потребности *C. euxinus*. Некоторое повышение жирности V копеподитов осенью 2019 г. объяснимо аномальной разреженностью популяции *C. euxinus* в этом году, обусловленной, возможно, беспрецедентно высокой биомассой желетелых планктофагов и особенно медузы *Aurelia aurita* Linnaeus, 1757 в зимне-весенний период 2017–2018 гг.

Ключевые слова: *Calanus euxinus*, численность, биомасса, запасные липиды, межгодовая динамика, Чёрное море

Копепода *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 — ключевой вид мезозоопланктона Чёрного моря, формирующий в глубоководных районах от 60 до 75 % всей его биомассы, или от 76 до 85 % биомассы планктонных ракообразных [Аннинский, Тимофте, 2009; Загородняя и др., 2023; Arashkevich et al., 2014]. Этот вид относится к наиболее крупным черноморским веслоногим: длина тела самок может достигать 4,5 мм, самцов — 3,4 мм [Сажина, 1987].

Примечательной особенностью *C. euxinus* является высокое содержание восков (до 40 % от объёма тела) [Yuneva et al., 1999], аккумулируемых преимущественно старшими копеподитами и взрослыми рачками в жировом мешке. Из-за жировых включений некоторые особи иногда приобретают красноватую окраску. Благодаря своей заметности, высокой пищевой ценности и склонности к образованию локальных скоплений, *C. euxinus* исключительно важен для рациона мелких пелагических рыб, особенно холодолюбивого черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1827), в пище которого преобладает крупный холодноводный зоопланктон [Латун, 2014; Bayhan, Sever, 2015; Yuneva et al., 2016].

В течение года *C. euxinus* может иметь до восьми генераций [Сажина, 1987], что сохраняет общую биомассу особей почти на одном уровне, обычно с небольшим повышением весной и сокращением в зимние месяцы [Vinogradov et al., 1999]. В 1970–1980-х гг. средняя биомасса вида в открытых районах моря колебалась в пределах 5–10 г·м$^{-2}$, однако под влиянием проникшего в Чёрное море гребневика *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1860) в 1991–1992 гг. она сократилась здесь до 1–3 г·м$^{-2}$ [Ковалев, 1996; Vinogradov et al., 1999]. К октябрю 2005 г. биомасса *C. euxinus* в глубоководной западной части моря вновь достигла 6,2 г·м$^{-2}$ [Аннинский, Тимофте, 2009], а осенью 2016 и 2017 гг. южнее Крыма составила 7,1 и 7,3 г·м$^{-2}$ соответственно [Губарева, Аннинский, 2022; Hubareva, Anninsky, 2024].

Вместе с тем существенные межгодовые флуктуации численности и биомассы мезозоопланктона на шельфе Чёрного моря [Аннинский и др., 2020; Gubanova et al., 2022] свидетельствуют о том, что популяции копепод не только восприимчивы к экспансии желетелых планктофагов, но и зависимы от изменений гидрологического режима Чёрного моря. Среднегодовая температура его поверхности повышалась в последние десятилетия в среднем на 0,052 °C в год [Гинзбург и др., 2021]. Глубина проникновения кислорода в Чёрном море сократилась с 140 м в 1955 г. до 90 м в 2015 г., а его общий запас уменьшился на 44 % [Capet et al., 2016]. В море развиваются застойные явления [Полонский, Валле, 2020; Vidnichuk, Konovalov, 2021], воздействующие на вертикальные миграции и на формирование липидов у холодноводных ракообразных, прежде всего копеподы *C. euxinus*, значительная часть популяции которой постоянно находится в состоянии диапаузы вблизи нижней границы оксиклина [Vinogradov et al., 1992].

Осенние исследования численности, биомассы, распределения, размерно-возрастной структуры и жировых резервов популяции копеподы *Calanus euxinus* в Чёрном море в 2019 г. продолжили серию аналогичных работ 2016 и 2017 гг. [Губарева, Аннинский, 2022; Hubareva, Anninsky, 2024], направленных на изучение реакции этого вида на потепление климата в регионе и на вызванные этим изменения гидрологического режима моря в последние годы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Осенью 2019 г. в Чёрном море (110-й рейс НИС «Профессор Водяницкий», 7–21 октября) зоопланктон исследовали на 69 станциях, находящихся в глубоководных и шельфовых районах к юго-западу, югу и юго-востоку от Крыма в секторе с координатами от 43°02′ до 44°59′ с. ш. и от 32°10′ до 38°40′ в. д. (рис. 1). Три станции располагались в зоне внутреннего шельфа (глуби́ны < 50 м), десять станций — в зоне внешнего (глуби́ны 50–200 м). Глубоководные станции по своему гидрологическому режиму были условно разделены на относящиеся к районам ядра циклонических круговоротов с глубиной залегания изопикнического слоя (σ_t = 16,2) менее 125 м (18 станций), циклонической периферии — с глубиной этого слоя в пределах 126–150 м (31 станция), а также антициклонических вихрей — с его заглублением, превышающим 150 м (7 станций) (рис. 2).

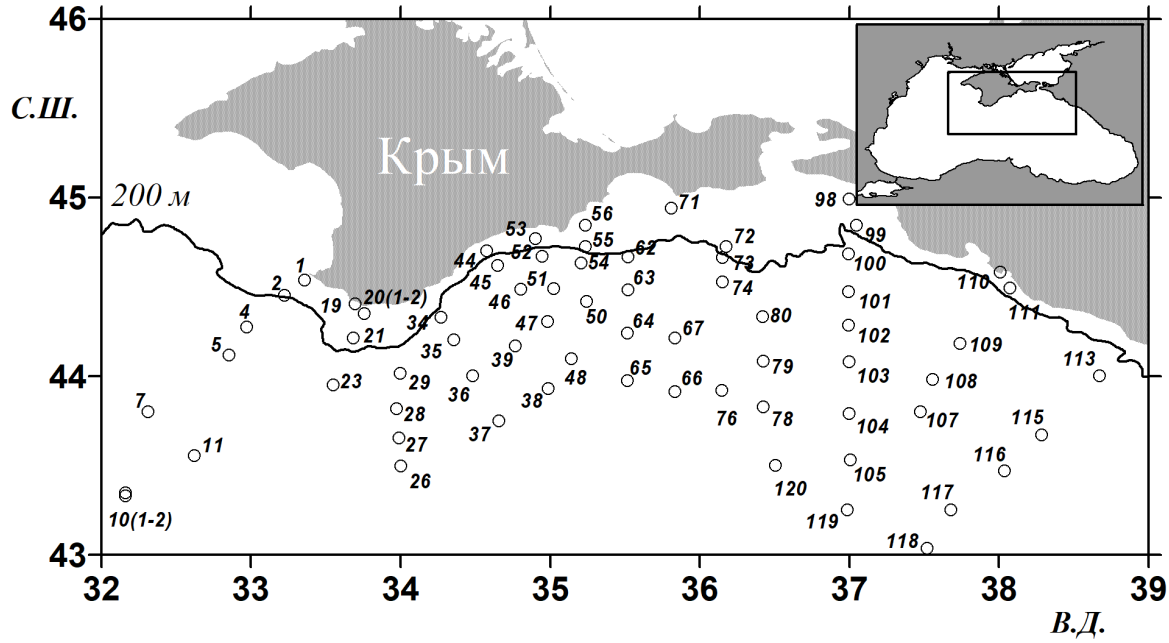


Рис. 1. Карта-схема станций отбора планктонных проб в северо-западных, центральных и северо-восточных районах Чёрного моря в октябре 2019 г. (110-й рейс НИС «Профессор Водяницкий»). Линией показана 200-м изобата. Цифровые обозначения — номера станций

Fig. 1. The map of sampling survey (with station numbers identified) in the northwestern, central, and northeastern Black Sea during the 110th cruise of the RV "Professor Vodyanitsky" in October 2019. The line shows the 200-m isobath

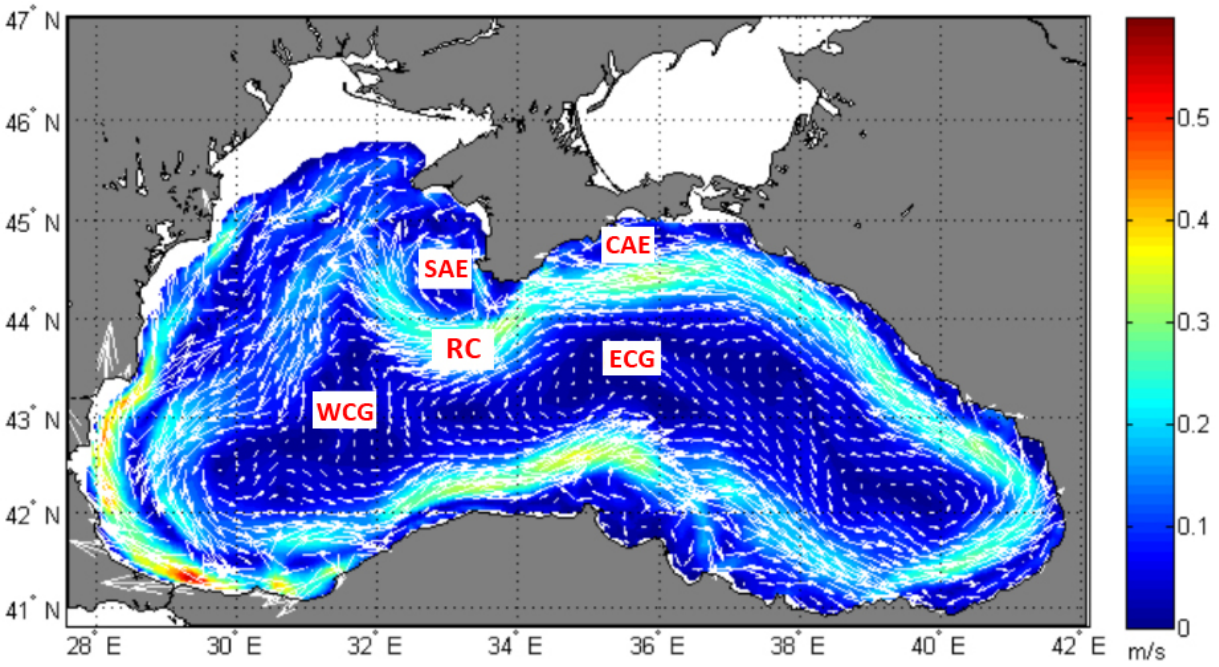


Рис. 2. Гидродинамическая активность в Чёрном море на глубине 30 м в период с 15 октября по 15 ноября 2019 г. (https://dekosim.ims.metu.edu.tr/BlackSeaModels/BlackSeaModels.shtml). RC — Основное черноморское течение; WCG — Западный циклонический круговорот; ECG — Восточный циклонический круговорот; SAE — Севастопольский антициклон; CAE — Крымский антициклон

Fig. 2. Hydrodynamic activity in the Black Sea at a 30-m depth from 15 October to 15 November, 2019 (https://dekosim.ims.metu.edu.tr/BlackSeaModels/BlackSeaModels.shtml). RC, the Rim Current; WCG, the Western Cyclonic Gyre; ECG, the Eastern Cyclonic Gyre; SAE, the Sevastopol Anticyclonic Eddy; CAE, the Crimea Anticyclonic Eddy

Перед планктонными работами на станциях проводили гидрологические измерения с использованием зонда Sea-Bird 911plus CTD (США), оценивая вертикальные профили температуры, солёности и удельной плотности морской воды (σ_t). Зоопланктон количественно отбирали сетью Богорова — Расса (площадь входного отверстия 0,5 м^2, ячея 300 мкм) методом тотальных вертикальных ловов от дна или от нижней границы кислородной зоны (σ_t = 16,2) до поверхности моря. Пробы с *C. euxinus*, включающие копеподитные и взрослые стадии развития, фиксировали 4%-ным раствором нейтрализованного боратами формалина. Последующую их обработку проводили в лаборатории: пробы просматривали в камере Богорова под стереомикроскопом, измеряя и идентифицируя возрастные стадии *C. euxinus*. Обычно о структуре популяции судили по тотальному просмотру всей пробы, но при высокой численности старших возрастных стадий их количество определяли по аликвотам [Alexandrov et al., 2020]. Содержание резервного жира у *C. euxinus* оценивали по объёму жировых мешков у V копеподитов, самок и самцов на основе соответствующих измерений, выполненных для 20 особей определённой стадии на каждой станции.

Индивидуальный сырой вес копеподитов и половозрелых особей *C. euxinus* (WW, мг) рассчитывали по формуле:

$$WW = 0,58 \times l \times d^2 \times \rho\ ,$$

где l и d — длина и ширина просомы соответственно, мм;

ρ — средняя плотность тела, г·см$^{-3}$ [Светличный, Губарева, 2014].

Объём тела копеподитных стадий, самцов и самок (V_b, мм^3) определяли по формуле:

$$V_{\text{b}} = k \times L_{pr} \times d_{pr}^2\ ,$$

где L_{pr} и d_{pr} — длина и ширина просомы соответственно, мм;

k — эмпирический коэффициент, равный 0,64 у самцов и 0,58 у копеподитов и самок [Svetlichny et al., 2009].

Объём жирового мешка (V_{sac}) рассчитывали в соответствии с формулой:

$$V_{\text{sac}} = \pi \times l_{sac} \times d_{sac}^2/6\ ,$$

где l_{sac} и d_{sac} — длина и ширина жирового мешка соответственно, мм [Светличный, Губарева, 2011].

Данные обработаны с использованием программ MS Office Excel 2010, Grapher 7, PAST 4.05 [Hammer et al., 2001] и Surfer 8. Во всех случаях приведены средние величи́ны и соответствующие значения стандартной ошибки (± *SE*). Различия между сопоставляемыми рядами данных оценены по *t*-критерию Стьюдента и по непараметрическому критерию Манна — Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрологические условия в районе исследований. Температура поверхности моря изменялась в анализируемый период от +15,6 до +20,4 °С, составляя в среднем (+18,4 ± 0,1) °С, и была несколько ниже в центральных глубоководных районах к югу от Крымского полуострова (рис. 3).

Поле температуры в этом районе указывает на значительное поступление глубинных холодных вод к поверхности, что могло быть связано с гидродинамической нестабильностью периферии Восточного циклонического круговорота. Об этом же свидетельствует топографически близкий к изменению температуры рост солёности поверхностных вод. В западной части сектора исследований солёность варьировала в пределах 18,28–18,62 PSU,

в среднем составляя (18,4 ± 0,02) PSU. На востоке диапазон её изменений был шире — от 17,37 до 19,36 PSU, в среднем (18,6 ± 0,1) PSU, при минимальных значениях на ст. 72 и 73 (17,37–18,27 PSU). Снижение солёности на этих станциях было вызвано выносом в предпроливный Керченский район распреснённых вод Азовского моря.

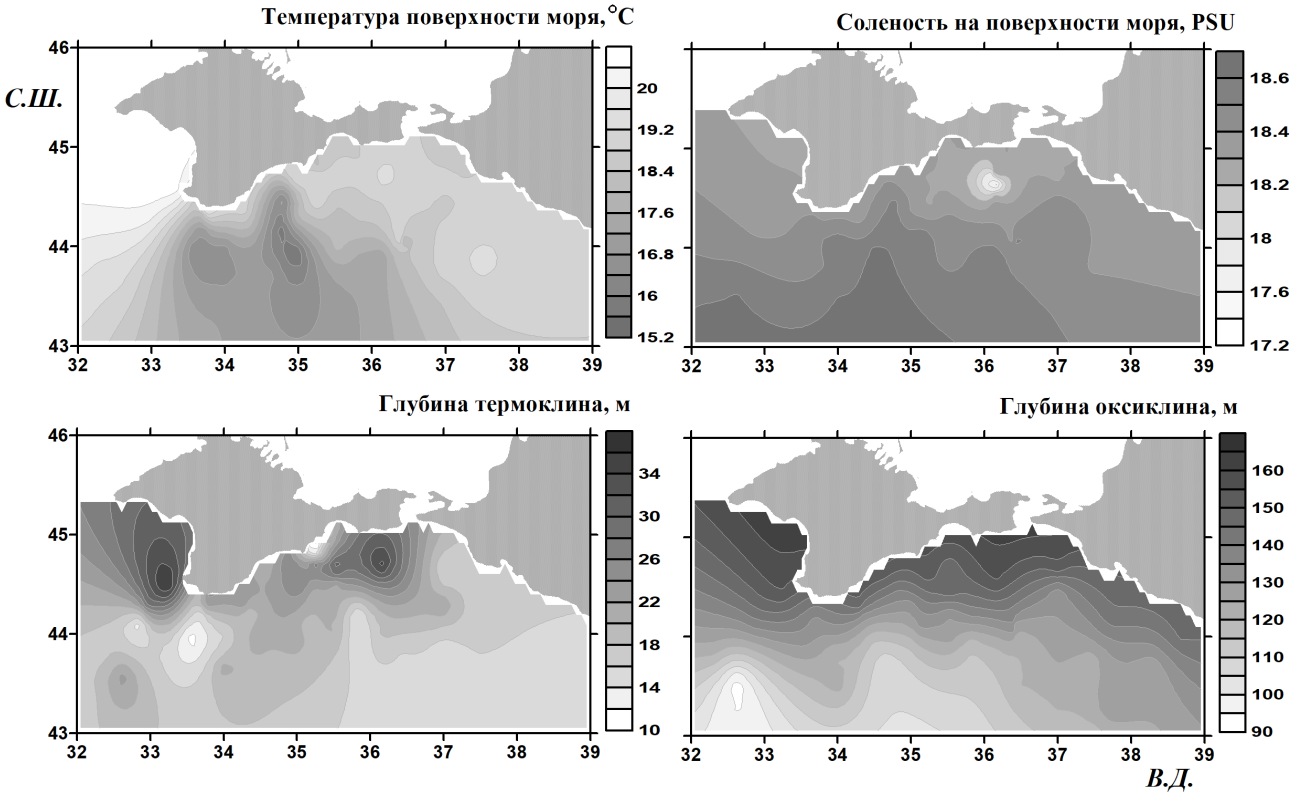


Рис. 3. Пространственное распределение температуры (°C) и солёности (PSU) в верхнем слое моря, а также глубины залегания (м) верхней границы термоклина и нижней границы кислородной зоны Чёрного моря в период с 7 по 21 октября 2019 г.

Fig. 3. Spatial distribution of temperature (°C) and salinity (psu) in the sea upper layer, as well as depths (m) of the upper boundary of the thermocline and the lower boundary of the oxygen zone in the Black Sea on 7–21 October, 2019

Нижняя граница верхнего квазиоднородного слоя, соответствующая верхней границе термоклина, на западе и востоке глубоководной части моря находилась приблизительно на одном глубинном горизонте — 11–36 м [в среднем (21,0 ± 1,0) м] и 14–34 м [в среднем (20,0 ± 1,4) м]. В обоих случаях глубина залегания термоклина в основном регулировалась мезомасштабной циркуляцией водных масс: термоклин поднимается в районах циклонической циркуляции (южнее мыса Херсонес, ст. 23) и опускается в ядрах антициклонических вихрей, среди которых особенно заметны Севастопольский и Крымский антициклоны.

Количественное распределение *Calanus euxinus*. Максимальные величины численности (21,2 тыс. экз.·м$^{-2}$) и биомассы (15,3 г·м$^{-2}$) *C. euxinus* в октябре 2019 г. (рис. 4) были отмечены в области циклонического меандра Основного черноморского течения, регистрируемого по относительно небольшой глубине нахождения термоклина и по локальному снижению температуры поверхности моря в этом районе (ст. 23) (см. рис. 3). Вместе с тем в целом достоверной зависимости биомассы вида от характера гидродинамических явлений в глубоководной части моря выявлено не было, хотя общая численность особей всё же постепенно возрастала по мере заглубления нижней границы кислородной зоны (далее — НГКЗ) ($r = 0{,}32$; $p < 0{,}05$). Средняя биомасса

C. euxinus немного повышалась в направлении от центральных районов циклонических круговоротов [(3,2 ± 0,3) г·м$^{-2}$] к их периферии [(4,2 ± 0,5) г·м$^{-2}$], но при опускании НГКЗ до 150–160 м снижалась [(2,9 ± 0,4) г·м$^{-2}$]. Аналогичным образом изменялась численность этого вида, составлявшая (3,7 ± 0,4), (6,2 ± 0,7) и (5,8 ± 1,1) тыс. экз.·м$^{-2}$ (в той же последовательности). Небольшое повышение численности по мере заглубления НГКЗ обусловлено увеличением количества младших копеподитных стадий, которые развиваются в более прогретых водах, вытесняемых к периферии циклонических круговоротов центробежными течениями.

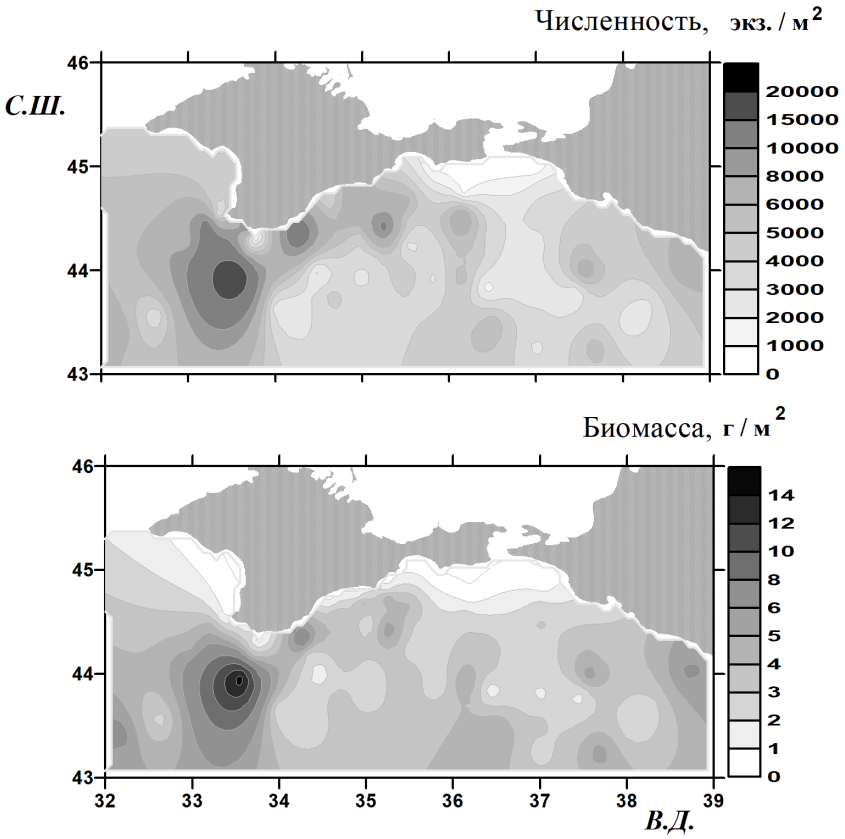


Рис. 4. Численность и биомасса копеподы *Calanus euxinus* в северо-западных, центральных и северо-восточных районах Чёрного моря в октябре 2019 г.

Fig. 4. Abundance and biomass of a copepod *Calanus euxinus* in the northwestern, central, and northeastern Black Sea in October 2019

Численность и биомасса *C. euxinus* в глубоководных районах составили (5,3 ± 0,5) тыс. экз.·м$^{-2}$ и (3,7 ± 0,3) г·м$^{-2}$ соответственно, тогда как на внешнем шельфе эти популяционные показатели уменьшились до (4,8 ± 1,1) тыс. экз.·м$^{-2}$ и (1,5 ± 0,5) г·м$^{-2}$. Значительное (в 2,5 раза; $p < 0{,}001$) снижение биомассы рачка связано с тем, что вид в мелководной зоне представлен преимущественно младшими возрастными стадиями. На внутреннем шельфе численность и биомасса этой копеподы были ещё меньше — (2,2 ± 1,5) тыс. экз.·м$^{-2}$ и (0,3 ± 0,3) г·м$^{-2}$ соответственно.

Возрастная структура популяции *Calanus euxinus*. Структура популяции копеподы зависела от особенностей гидродинамического режима (рис. 5). В центральных районах циклонических круговоротов доли V копеподитов [(49,5 ± 4,1) %] и самок [(33,1 ± 3,2) %] были в 1,5–2 раза выше, чем в антициклонических вихрях [(31,4 ± 2,4) и (15,9 ± 4,5) % соответственно]. Доли I–III и IV копеподитов возрастали в обратном направлении — от (6,2 ± 1,3) и (2,2 ± 0,4) % соответственно при НГКЗ 100–125 м до (35,3 ± 5,0) и (10,5 ± 2,4) % при НГКЗ 150–160 м. Относительная численность самцов в среднем варьировала в пределах 6,7–10,5 %.

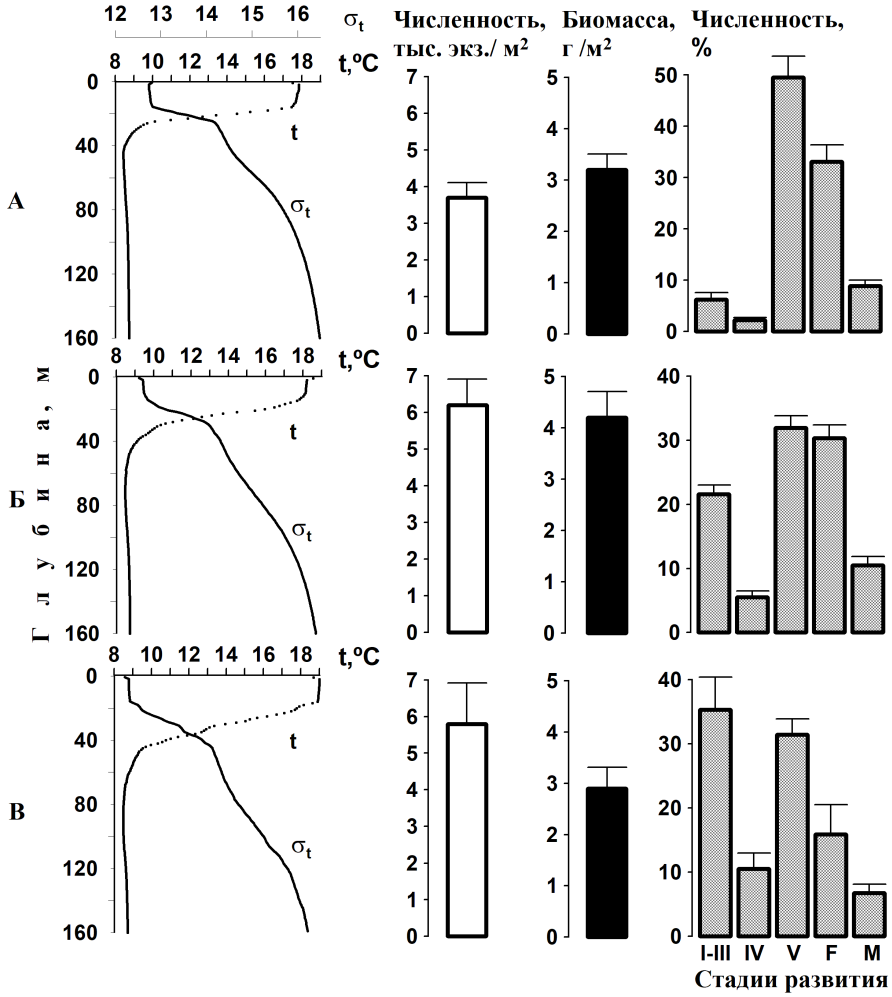


Рис. 5. Изменение численности (тыс. экз.·м$^{-2}$), биомассы (г·м$^{-2}$) и возрастной структуры (% общей численности) популяции *Calanus euxinus* в зависимости от особенностей гидрологического режима — вертикального распределения температуры (t, °C) и условной плотности (σ_t) морской воды в глубоководных районах Чёрного моря. Глубина нижней границы кислородной зоны моря (σ_t = 16,2): 100–125 м (А); 126–150 м (Б); 151–160 м (В)

Fig. 5. Total abundance (thousand ind.·m^{-2}), biomass (g·m^{-2}), and age structure (% of total abundance) in *Calanus euxinus* population in relation to vertical profiles of seawater temperature (t, °C) and density (σ_t) in deep-sea areas of the Black Sea. The depth of the lower boundary of the oxygen zone (σ_t = 16.2): 100–125 m (A); 126–150 m (Б); 151–160 m (В)

На внешнем шельфе доля I–III копеподитов повысилась до (64,8 ± 7,8) %, а доли V копеподитов, самок и самцов сократились до (13,2 ± 3,1), (9,3 ± 4,0) и (2,8 ± 0,9) % соответственно. Численное доминирование ранних возрастных стадий в популяции *C. euxinus* стало ещё более заметным на внутреннем шельфе, где доля I–III копеподитов возросла до (89,0 ± 2,1) %, а V копеподиты и взрослые особи присутствовали осенью, как правило, единично.

Жировые резервы популяции *Calanus euxinus*. Содержание запасных липидов в теле старших копеподитных стадий было выше в глубоководных районах, где удельный объём жировых мешков у V копеподитов, самок и самцов достигал (24,0 ± 0,7), (7,0 ± 1,1) и (11,5 ± 0,5) % объёма тела соответственно. Особенно много липидов было накоплено V копеподитами [(25,7 ± 1,2) %], самками [(9,7 ± 1,2) %] и самцами [(13,1 ± 0,8) %] в центральной части циклонических круговоротов (по сравнению с периферическими участками), однако эти различия оказались недостоверными ($p > 0,05$). На внешнем шельфе V копеподиты имели вдвое меньшие,

чем в открытом море, запасы жиров [(11,9 ± 1,7) %; $p < 0{,}001$]. При этом средний объём жирового мешка у самок и самцов [(6,3 ± 0,8) и (8,0 ± 1,4) % соответственно] существенно не изменился ($p > 0{,}05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

В глубоководных районах биомасса *C. euxinus* в октябре 2019 г. оказалась практически вдвое ниже ($p < 0{,}001$), чем в осенние периоды 2016 и 2017 гг. [Губарева, Аннинский, 2022; Hubareva, Anninsky, 2024]. Более того, она существенно уступала ($p < 0{,}05$) биомассе этого вида в 2005 г. [Аннинский, Тимофте, 2009], когда мезозоопланктонное сообщество, по-видимому, ещё только восстанавливалось после ущерба, нанесённого ему проникшим в море гребневиком *M. leidyi*. Сильнее всего биомасса копеподы сократилась в центральных районах циклонической циркуляции ($p < 0{,}001$) и на их периферии ($p < 0{,}001$ в 2016 г.; $p < 0{,}05$ в 2017 г.). Между тем и в районах заглубления поверхностных вод биомасса рачка в среднем была в 2–2,5 раза ниже, чем в 2016 и 2017 гг., хотя из-за существенной вариабельности данных в первом случае это не нашло статистического подтверждения ($p > 0{,}05$). На внешнем шельфе двукратное снижение биомассы *C. euxinus* также было недостаточно значимым ($p > 0{,}05$).

Межгодовые изменения в численности рачка в целом по своему характеру были схожи с синхронной динамикой его биомассы. Однако замечено, что в 2019 г., по сравнению с 2016 и 2017 гг., на периферии циклонических круговоротов снижение численности *C. euxinus* оказалось на 10–20 % менее интенсивным, чем уменьшение биомассы, а в антициклонической глубоководной части моря разница достигала уже 30–40 %. Это означает, что негативные изменения в популяции копеподы в 2019 г. в большей мере затронули старшие возрастные стадии, чей вклад в формирование общей биомассы является определяющим. Ранние копеподиты, более значимые при оценке общей численности, в основном сохранили своё количественное присутствие в планктоне.

Действительно, анализ изменений в структуре популяции *C. euxinus* показал, что доля I–III копеподитов в глубоководной части моря в среднем постепенно увеличивалась — от 5,7 % в 2016 г. до 17,6 % в 2017 г. и до 21,0 % в 2019 г. В основном это было обусловлено ростом их относительного количества в зоне антициклонической циркуляции, где в те же годы на эти стадии приходилось 12,2, 16,1 и 35,3 % всей численности особей соответственно. В то же время доля V копеподитов здесь последовательно сокращалась от 48,2 и 35,7 % в 2016 и 2017 гг. до 31,4 % в 2019 г. Аналогичные изменения (от 27,7 и 25,3 до 15,9 %) прослеживались и в относительном количестве самок.

Сокращению численности и биомассы V копеподитов в глубоководной части моря в 2019 г. сопутствовало повышение их жирности (рис. 6). Объём жирового мешка этих копеподитов в 2019 г. увеличился по сравнению с таковым в 2016 и 2017 гг. в условиях с разным гидрологическим режимом — в центральных районах циклонической циркуляции (от 16,6 и 17,2 до 23,7 %), на их периферии (от 16,6 и 18,7 до 24,4 %) и в зоне антициклонических вихрей (от 17,4 и 18,6 до 23,7 %). В то же время значительных межгодовых изменений объёма жировых мешков самок и самцов *C. euxinus* не обнаружено, что указывает на неоднородность их состава по готовности к размножению, тогда как большие запасы липидов у V копеподитов в 2019 г. свидетельствуют о близости завершающей стадии метаморфоза этих рачков, а также об их высоком репродуктивном потенциале при созревании. Судя по возросшим жировым запасам, в 2019 г. V копеподиты были лучше обеспечены пищей, чем в 2016 и 2017 гг. [Губарева, Аннинский, 2022; Hubareva, Anninsky, 2024]. Возможно, это произошло из-за того, что популяция *C. euxinus* в 2019 г. оказалась вдвое более разреженной, чем в 2016–2019 гг., и внутрипопуляционная конкуренция за пищу была ослабленной.

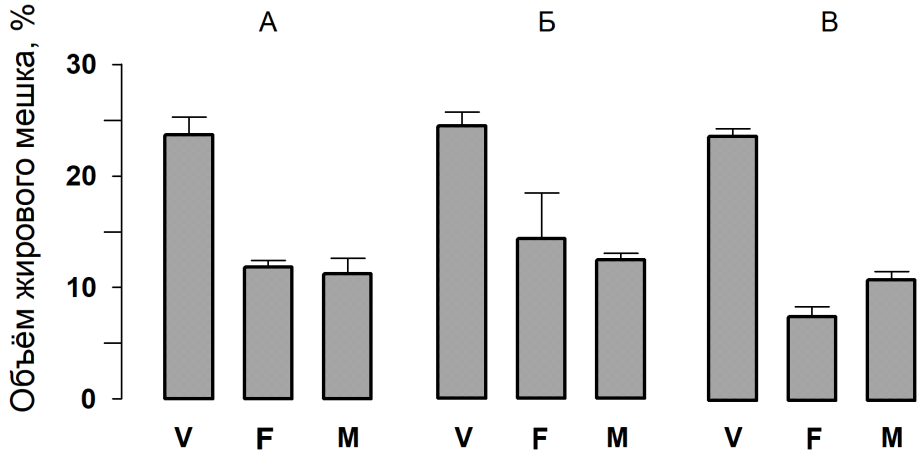


Рис. 6. Объём жировых мешков (% объёма тела) у V копеподитов (V), самок (F) и самцов (M) *Calanus euxinus* из районов Чёрного моря с разной глубиной залегания нижней границы кислородного слоя (σ_t = 16,2) в октябре 2019 г.: 100–125 м (А); 126–150 м (Б); 151–160 м (В)

Fig. 6. Specific oil sac volume (% of body volume) in V copepodites (V), females (F), and males (M) of *Calanus euxinus* from the Black Sea areas with different depths of the lower boundary of the oxygen zone (σ_t = 16.2) in October 2019: 100–125 m (A); 126–150 m (Б); 151–160 m (В)

Таким образом, к наиболее характерным особенностям популяции *C. euxinus* в 2019 г. можно отнести:

1) значительное сокращение численности и биомассы особей;
2) структурные популяционные изменения, в основном обусловленные бóльшим представительством молоди и снизившейся численностью старших возрастных стадий;
3) увеличившееся количество резервных липидов у V копеподитов.

Конкретные причины указанных изменений, как и временны́е рамки, в которые эти изменения произошли, точно не известны. Однако можно отметить ряд важных обстоятельств, несомненно имевших значение в 2017–2019 гг. и для черноморской пелагической биоты в целом, и для популяции *C. euxinus* в частности.

За 2017–2019 гг. среднегодовая температура в бассейне Чёрного моря повысилась на ~ 2 °C, причём зима 2017/2018 г. была более тёплой, чем обычно, а зима 2018/2019 г. — экстремально тёплой, с температурой воздуха на 2,7 °C выше нормы [Гинзбург и др., 2021]. Такое потепление не только замедлило сезонное остывание поверхности моря, но и сохранило по меньшей мере на 1 °C более высокую температуру в ядре холодного перемешанного слоя и в зоне основного пикноклина. Конвективное перемешивание вод в зимний период сильно ослабло, что, наряду с повышением температуры, способствовало развитию застойных явлений вблизи нижней границы кислородной зоны [Полонский, Валле, 2020]. Вдвое сократилась концентрация кислорода в слое оксиклина (σ_t = 15,4), замедлился переход нитратов из слоя основного пикноклина в верхние слои, снизилась интенсивность весеннего цветения водорослей [Vidnichuk, Konovalov, 2021]. Зимне-весенний максимум фитопланктона, приходившийся на февраль, в последние годы не обнаруживался вообще [Stelmakh et al., 2023] или наблюдался лишь в прибрежной зоне моря [Востоков и др., 2019].

Эти изменения в гидрологическом режиме, проецируемые на всю пелагическую биоту, не могли не отразиться и на популяции *C. euxinus* уже потому, что сузили границы кислородного биотопа и ослабили поступление биогенов в зону активного фотосинтеза. Однако влияние весеннего цветения на популяцию *C. euxinus*, по-видимому, второстепенно из-за кратковременности

этого процесса или из-за малых размеров клеток водорослей, развивающихся в данный период [Силкин и др., 2022] и не имеющих большой пищевой ценности для крупных копепод [Amelina et al., 2017].

Положительная связь ($r = 0{,}81$; $p < 0{,}01$) между биомассой рачка на внешнем шельфе Севастопольской бухты в 2003–2021 гг. и температурой поверхности моря в апреле — мае [Аннинский и др., 2020] указывает на сильную зависимость популяции *C. euxinus* от специфики климата в регионе преимущественно в зимне-весенний период. Доминирование циклонической атмосферной циркуляции, сопровождавшееся ранним потеплением, а также увеличением количества осадков и объёма речного стока в Чёрное море [Oguz et al., 2006], способствовало большей продуктивности популяции этого вида. Вероятно, в основном это происходит за счёт значительно возрастающего в такие годы паводкового стока рек, прежде всего Дуная и Днепра, на долю которых приходится более 70 % всего речного стока в Чёрное море с максимумом в апреле — мае [Иванов, Белокопытов, 2011]. Сильный паводок интенсифицирует обогащение пелагиали биогенными элементами и создаёт более благоприятные трофические условия для копеподы вследствие лучшего летне-осеннего развития крупных диатомовых водорослей и фитопланктона в целом [Yunev et al., 2021]. Более того, аномалии концентрации хлорофилла *a* в верхнем квазиоднородном слое достоверно коррелируют со стоком Дуная во всех регионах Чёрного моря [Nezlin, 2006].

В бассейне Дуная и в Азово-Черноморском регионе 2018 г. был одним из самых засушливых за столетие [Гинзбург и др., 2021; Hänsel et al., 2022]; речной сток в почти таком же маловодном 2019 г., по-видимому, также оставался крайне слабым [Часовников, Бородулина, 2022]. Вследствие ослабленного выноса биогенов с речным стоком, концентрации в морской воде нитратов, фосфатов и особенно силикатов в 2019 г. были рекордно низкими за многолетний период, по крайней мере с 2009 г. [Орехова, 2021; Часовников, Бородулина, 2022]. Это означает, что массовый фитопланктон (прежде всего нуждающиеся в силикатах диатомовые водоросли) не имел в 2019 г. минеральных ресурсов для своего развития и, соответственно, не обеспечивал на уровне прежних лет трофические потребности *C. euxinus* и копепод в целом [Дацык и др., 2020].

Чем же в таком случае можно объяснить высокое содержание липидов у V копеподитов в 2019 г.? Одним из факторов, способствовавших формированию значительных жировых запасов у этой копеподы, может быть разреженность её популяции (и, соответственно, ослабленная конкуренция особей этого вида за пищу) в условиях ограниченного количества мелких диатомовых водорослей в море. Не исключено, что к этому причастны желетелые и другие планктофаги. В 2019 г. биомасса *M. leidyi* повысилась до (144 ± 21) г·м$^{-2}$, а *C. euxinus* иногда преобладал среди жертв гребневика в глубоководных районах [Anninsky et al., 2024]. Но ещё больший ущерб популяции рачка мог быть нанесён вследствие беспрецедентно высокой биомассы медузы *Aurelia aurita* Linnaeus, 1757 осенью 2017 г. — (514 ± 159) и (634 ± 87) г·м$^{-2}$ на внешнем шельфе и в глубоководных районах соответственно, что не менее чем втрое выше среднемноголетнего уровня за 2005–2019 гг. [Anninsky et al., 2022]. Тó, что в период осенних исследований 2017 г. биомасса *C. euxinus* сохранялась довольно высокой, не означает, очевидно, что она не могла существенно снизиться уже в конце этого года или в начале 2018 г. Так, после массового развития *M. leidyi* в 1988–1989 гг. сокращение биомассы рачка стало заметным лишь в 1991–1992 гг. [Vinogradov et al., 1999]. При распределении по вертикали популяция медузы *A. aurita* в большей степени пересекается с популяцией *C. euxinus*, чем это было характерно для *M. leidyi*. Численность рачка могла снизиться за счёт интенсивного выедания медузой яиц и ранних возрастных стадий копеподы, а также — в отдельных случаях — мигрирующих V копеподитов и взрослых особей. Активная аккумуляция резервных липидов в теле *C. euxinus* оказалась возможной, по-видимому, и благодаря его способности питаться крупноклеточными диатомовыми водорослями, адаптированными к обитанию в обеднённых биогенными элементами водах [Stelmakh et al., 2023].

Заключение. Продолжающееся потепление в Азово-Черноморском регионе привело в 2019 г. к масштабным трансформациям в пелагической зоне Чёрного моря, вызвавшим резкое сокращение численности и биомассы, а также изменение структуры популяции ключевого вида мезозоопланктона — копеподы *Calanus euxinus*. Вследствие того, что бóльшая часть годового цикла этого рачка протекает при невысокой температуре вблизи нижней границы кислородной зоны, непосредственное тепловое воздействие на популяцию копеподы за последние годы изменилось слабо, однако даже небольшое отклонение температурного режима моря от ранее наблюдавшегося в зимний период качественно ухудшило условия обитания данного вида в 2019 г. Ослабление зимнего конвективного перемешивания водных масс способствовало развитию застойных явлений вблизи нижней границы кислородной зоны. Вдвое сократилась концентрация кислорода в слое оксиклина, замедлился переход нитратов из слоя основного пикноклина в верхние слои, снизилась интенсивность весеннего цветения фитопланктона. Но, вероятно, ещё более существенным для *C. euxinus* было тó, что из-за сильной засухи 2018–2019 гг. произошло резкое снижение паводкового стока рек, ограничившее до минимума аллохтонное поступление биогенных элементов в море. Концентрации в морской воде нитратов, фосфатов и особенно силикатов в 2019 г. были рекордно низкими за многолетний период (начиная с 2009 г.) вследствие слабого выноса с речным стоком. Это означает, что массовый фитопланктон (прежде всего нуждающиеся в силикатах диатомовые водоросли) не имел в 2019 г. минеральных ресурсов для развития и, соответственно, не обеспечивал на уровне прежних лет трофические потребности *C. euxinus*, как и копепод в целом. Некоторое повышение жирности V копеподитов в 2019 г. объяснимо аномальной разреженностью популяции *C. euxinus* в этом году, обусловленной, возможно, беспрецедентно высокой биомассой желетелых планктофагов и особенно медузы *Aurelia aurita* в зимне-весенний период 2017–2018 гг.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Функциональные, метаболические и молекулярно-генетические механизмы адаптации морских организмов к условиям экстремальных экотопов Чёрного и Азовского морей и других акваторий Мирового океана» (№ гос. регистрации 124030100137-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Аннинский Б. Е., Тимофте Ф. Распределение зоопланктона в западном секторе Чёрного моря в октябре 2005 г. // *Морской экологический журнал.* 2009. Т. 8, № 1. С. 17–31. [Anninsky B. E., Timofte F. The distribution of zooplankton in the western Black Sea in October 2005. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 1, pp. 17–31. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/996
2. Аннинский Б. Е., Финенко Г. А., Дацык Н. А. Альтернативные условия массового появления сцифоидной медузы *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и гребневика *Pleurobrachia pileus* (O. F. Muller, 1776) в планктоне Чёрного моря // *Юг России: экология, развитие.* 2020. Т. 15, № 2. С. 35–47. [Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A. Alternative conditions of mass appearance of the scyphozoan jellyfish, *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758), and the ctenophore, *Pleurobrachia pileus* (O. F. Muller, 1776), in plankton of the Black Sea. *Yug Rossii: ekologiya, razvitie*, 2020, vol. 15, no. 2, pp. 35–47. (in Russ.)]. https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-2-35-47
3. Востоков С. В., Лобковский Л. И., Востокова А. С., Соловьев Д. М. Сезонная и многолетняя изменчивость фитопланктона в Чёрном море по данным дистанционного зондирования и контактным измерениям хлорофилла *a* // *Доклады Академии наук.* 2019. Т. 485, № 1. С. 99–103. [Vostokov S. V., Lobkovskiy L. I., Vostokova A. S., Solov'ev D. M. Estimation of seasonal and inter-annual variations of phytoplankton in the Black Sea on the base of remote sensed data procession and chlorophyll *a in situ* measurements. *Doklady Akademii nauk*, 2019, vol. 485, no. 1, pp. 99–103. (in Russ.)]. https://doi.org/10.31857/S0869-5652485199-103

4. Гинзбург А. И., Костяной А. Г., Серых И. В., Лебедев С. А. Климатические изменения гидрометеорологических параметров Чёрного и Азовского морей (1980–2020 гг.) // *Океанология*. 2021. Т. 61, № 6. С. 900–912. [Ginzburg A. I., Kostianoy A. G., Serykh I. V., Lebedev S. A. Climatic changes in hydrometeorological parameters of the Black and Azov seas (1980–2020). *Okeanologiya*, 2021, vol. 61, no. 6, pp. 900–912. (in Russ.)]. https://doi.org/10.21046/2070-7401-2021-18-5-277-291
5. Губарева Е. С., Аннинский Б. Е. Состояние популяции *Calanus euxinus* (Copepoda) в открытой пелагиали и зоне крымского шельфа Чёрного моря осенью 2016 г. // *Морской биологический журнал*. 2022. Т. 7, № 3. С. 17–27. [Hubareva E. S., Anninsky B. E. State of population of *Calanus euxinus* (Copepoda) in the open pelagial and on the shelf of the Black Sea near Crimea in autumn 2016. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2022, vol. 7, no. 3, pp. 17–27. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/aonidn
6. Дацык Н. А., Аннинский Б. Е., Финенко Г. А. Зоопланктон глубоководных районов Чёрного моря в осенний период 2019 г. // *Экологические проблемы. Взгляд в будущее* : сборник трудов IX Международной научно-практической конференции, БП и СОТ «Витязь» – БП и СОТ «Лиманчик», 22–23 октября 2020 г. / под ред. Ю. А. Федорова. Таганрог : Изд-во Южного федерального университета, 2020. С. 201–205. [Datsyk N. A., Anninsky B. E., Finenko G. A. Zooplankton of open regions of the Black Sea in autumn 2019. In: *Ecological Problems. A Look into the Future* : proceedings of the IX International Scientific and Practical Conference, recreation center “Vityaz” – recreation center “Limanchik,” 22–23 October, 2020 / Yu. A. Fedorov (Ed.). Rostov-on-Don ; Taganrog : Publishing House of Southern Federal University, 2020, pp. 201–205. (in Russ.)]
7. Загородняя Ю. А., Драпун И. Е., Галаговец Е. А., Гарбазей О. А., Губанов В. В., Кудякова А. С., Литвинюк Д. А., Попова Е. В. Сезонные изменения численности, биомассы и видового разнообразия зоопланктона в открытом море у берегов Крыма (Чёрное и Азовское моря) // *Океанология*. 2023. Т. 63, № 2. С. 255–265. [Zagorodnyaya Ju. A., Drapun I. E., Galagovets E. A., Garbazey O. A., Gubanov V. V., Kudyakova A. S., Litvinuk D. A., Popova E. V. Seasonal changes in abundance, biomass, and species diversity of zooplankton in areas offshore the Crimea (Black and Azov seas). *Okeanologiya*, 2023, vol. 63, no. 2, pp. 255–265. (in Russ.)]. https://doi.org/10.31857/S0030157423010173
8. Иванов В. А., Белокопытов В. Н. *Океанография Чёрного моря*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. 212 с. [Ivanov V. A., Belokopytov V. N. *Oceanography of the Black Sea*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, 212 p. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/xperzr
9. Ковалев А. В. Изменение состава и количественных показателей зоопланктона в период интенсивного антропогенного воздействия на экосистему моря // *Современное состояние ихтиофауны Чёрного моря* / под ред. С. М. Коновалова. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 1996. С. 134–138. [Kovalev A. V. Changes in species composition and quantitative characteristics of zooplankton during the period of intensive anthropogenic impact on marine ecosystem. In: *The Modern State of Black Sea Ichtyofauna* / S. M. Konovalov (Ed.). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 1996, pp. 134–138. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8415
10. Латун В. С. Влияние условий нереста шпрота на его промысловые запасы // *Системы контроля окружающей среды*. 2014. № 20. С. 209–215. [Latun V. S. Effect of conditions of spawning of the sprat on its fishery stores. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2014, no. 20, pp. 209–215. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/vucswl
11. Орехова Н. А. Режим биогенных элементов Чёрного моря // *Морской гидрофизический журнал*. 2021. Т. 37, № 6 (222). С. 710–726. [Orekhova N. A. Nutrients dynamics in the surface waters of the Black Sea. *Morskoi gidrofizicheskii zhurnal*, 2021, vol. 37, no. 6 (222), pp. 710–726. (in Russ.)]. https://doi.org/10.22449/0233-7584-2021-6-710-726
12. Полонский А. Б., Валле А. А. Определение сезонного хода и тенденции изменений концентрации растворённого кислорода и температуры в верхнем слое глубоководной части Чёрного моря по современным данным // *Системы контроля окружающей среды*.

2020. № 2 (40). С. 134–143. [Polonsky A. B., Valle A. A. Determination of the seasonal course and trends of the dissolved oxygen concentration and temperature in the upper layer of a deep water part of the Black Sea according to modern data. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2020, no. 2 (40), pp. 134–143. (in Russ.)]. https://doi.org/10.33075/2220-5861-2020-2-134-143

13. Сажина Л. И. Размножение, рост, продукция морских веслоногих ракообразных. Киев : Наукова думка, 1987. 156 с. [Sazhina L. I. *Razmnozhenie, rost, produktsiya morskikh veslonogikh rakoobraznykh*. Kyiv : Naukova dumka, 1987, 156 p. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8396
14. Светличный Л. С., Губарева Е. С. Продукционные характеристики *Calanus euxinus* – важного компонента кормовой базы планктоноядных рыб Чёрного моря // *Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей* / под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской, Г. Е. Шульмана, Ю. А. Загородней. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 283–293. [Svetlichny L. S., Hubareva E. S. Produktsionnye kharakteristiki *Calanus euxinus* – vazhnogo komponenta kormovoi bazy planktonoyadnykh ryb Chernogo morya. In: *Biological Resources of the Black Sea and Sea of Azov* / V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya, G. E. Shulman, Yu. A. Zagorodnyaya (Eds). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, pp. 283–293. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1363
15. Светличный Л. С., Губарева Е. С. Состояние популяции *Calanus euxinus* (Copepoda) в северо-западной части Чёрного моря в октябре 2010 г. // *Морской экологический журнал*. 2014. Т. 13, № 1. С. 69–71. [Svetlichny L. S., Hubareva E. S. State of *Calanus euxinus* (Copepoda) population in the north-western Black Sea in October 2010. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2014, vol. 13, no. 1, pp. 69–71. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1326
16. Силкин В. А., Подымов О. И., Лифанчук А. В. Биологическая углеродная помпа в Чёрном море // *Экология гидросферы*. 2022. № 2 (8). С. 69–92. [Silkin V. A., Podymov O. I., Lifanchuk A. V. Biological carbon pump in the Black Sea. *Ekologiya gidrosfery*, 2022, no. 2 (8), pp. 69–92. (in Russ.)]. https://doi.org/10.33624/2587-9367-2022-2(8)-69-92
17. Часовников В. К., Бородулина П. А. Тенденции межгодовой изменчивости биогенных элементов в северо-восточной части Чёрного моря по данным судовых наблюдений за 2017–2021 гг. // *Экология гидросферы*. 2022. № 2 (8). С. 37–46. [Chasovnikov V. K., Borodulina P. A. Trends in the interannual variability of nutrients in the northeastern part of the Black Sea according to ship observations for 2017–2021. *Ekologiya gidrosfery*, 2022, no. 2 (8), pp. 37–46. (in Russ.)]. https://doi.org/10.33624/2587-9367-2022-2(8)-37-46
18. Alexandrov B., Arashkevich E., Gubanova A., Korshenko A. *Black Sea Monitoring Guidelines. Mesozooplankton* / EU/UNDP Project: Improving Environmental Monitoring in the Black Sea (EMBLAS). Dnipro : Seredniak T. K., 2020, 34 p.
19. Amelina A. B., Sergeeva V. M., Arashkevich E. G., Drits A. V., Louppova N. E., Solovyev K. A. Feeding of the dominant herbivorous plankton species in the Black Sea and their role in coccolithophorid consumption. *Oceanology*, 2017, vol. 57, no. 6, pp. 806–816. https://doi.org/10.1134/S000143701706011X
20. Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A., Hubareva E. S. Expansion of gelatinous macrozooplankton in the open Black Sea off Crimea under the weather events of recent years. *Mediterranean Marine Science*, 2022, vol. 23, no. 3, pp. 460–472. https://doi.org/10.12681/mms.27021
21. Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A. Mesozooplankton communities in deep-water areas of the Black Sea: Are their composition and biomass regulated by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865. *Biology Bulletin*, 2024, vol. 51, no. 1, pp. 165–176. https://doi.org/10.1134/S106235902360397X
22. Arashkevich E. G., Stefanova K., Bandelj V., Siokou I., Terbiyik Kurt T., Ak Orek Y., Timofte F., Timonin A., Solidoro C. Mesozooplankton in the open Black Sea: Regional and seasonal characteristics. *Journal of Marine Systems*, 2014, vol. 135, pp. 81–96. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.07.011
23. Bayhan B., Sever T. M. Spring diet and feeding strategy of the European sprat *Sprattus sprattus* (L., 1758) from the Black Sea coast of Turkey.

Turkish Journal of Agriculture – Food Science and Technology, 2015, vol. 3, no. 9, pp. 697–700. https://doi.org/10.24925/turjaf.v3i9.697-700.424

24. Capet A., Stanev E. V., Beckers J.-M., Murray J. W., Grégoire M. Decline of the Black Sea oxygen inventory. *Biogeosciences*, 2016, vol. 13, iss. 4, pp. 1287–1297. https://doi.org/10.5194/bg-13-1287-2016
25. Gubanova A., Goubanova K., Krivenko O., Stefanova K., Garbazey O., Belokopytov V., Liashko T., Stefanova E. Response of the Black Sea zooplankton to the marine heat wave 2010: Case of the Sevastopol Bay. *Journal of Marine Science and Engineering*, 2022, vol. 10, iss. 12, art. no. 1933 (19 p.). https://doi.org/10.3390/jmse10121933
26. Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 2001, vol. 4, iss. 1, art. no. 4 (9 p.).
27. Hänsel S., Hoy A., Brendel C., Maugeri M. Record summers in Europe: Variations in drought and heavy precipitation during 1901–2018. *International Journal of Climatology*, 2022, vol. 42, iss. 12, pp. 6235–6257. https://doi.org/10.1002/joc.7587
28. Hubareva E. S., Anninsky B. E. Quantitative distribution and lipid reserves of the *Calanus euxinus* (Copepoda) population in the Black Sea in late autumn 2017. *Okeanologiya*, 2024, vol. 64, no. 3, pp. 402–410. https://doi.org/10.1134/S0001437024700073
29. Nezlin N. P. Seasonal and interannual variability of remotely sensed chlorophyll. In: *The Black Sea Environment* / A. G. Kostianoy, A. N. Kosarev (Eds). Berlin ; Heidelberg : Springer, 2006, pp. 333–349. (The Handbook of Environmental Chemistry ; vol. 5 Water Pollution, pt Q). https://doi.org/10.1007/698_5_063
30. Oguz T., Dippner J. W., Kaymaz Z. Climatic regulation of the Black Sea hydro-meteorological and ecological properties at interannual-to-decadal time scales. *Journal of Marine Systems*, 2006, vol. 60, iss. 3–4, pp. 235–254. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2005.11.011
31. Stelmakh L., Kovrigina N., Gorbunova T. Phytoplankton seasonal dynamics under conditions of climate change and anthropogenic pollution in the western coastal waters of the Black Sea (Sevastopol region). *Journal of Marine Science and Engineering*, 2023, vol. 11, iss. 3, art. no. 569 (14 p.). https://doi.org/10.3390/jmse11030569
32. Svetlichny L. S., Yuneva T. V., Hubareva E. S., Schepkina A. M., Besiktepe S., Kıdeyş A. E., Bat L., Şahin F. Development of *Calanus euxinus* during spring cold homothermy in the Black Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, vol. 374, pp. 199–213. https://doi.org/10.3354/meps07740
33. Vidnichuk A. V., Konovalov S. K. Changes in the oxygen regime in the deep part of the Black Sea in 1980–2019. *Physical Oceanography*, 2021, vol. 28, iss. 2, pp. 180–190. https://doi.org/10.22449/1573-160X-2021-2-180-190
34. Vinogradov M. E., Arashkevich E. G., Ilchenko S. V. The ecology of the *Calanus ponticus* population in the deeper layer of its concentration in the Black Sea. *Journal of Plankton Research*, 1992, vol. 14, iss. 3, pp. 447–458. https://doi.org/10.1093/plankt/14.3.447
35. Vinogradov M. E., Shushkina E. A., Mikaelyan A. S., Nezlin N. P. Temporal (seasonal and interannual) changes of ecosystem of the open waters of the Black Sea. In: *Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies* / Ş. Beşiktepe, Ü. Ünlüata, A. Ş. Bologa (Eds). Dordrecht ; Boston ; London : Kluwer Academic Publishers, 1999, vol. 56, pp. 109–129. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4568-8_8
36. Yunev O. A., Carstensen J., Stelmakh L. V., Belokopytov V. N., Suslin V. V. Reconsideration of the phytoplankton seasonality in the open Black Sea. *Limnology and Oceanography Letters*, 2021, vol. 6, iss. 1, pp. 51–59. https://doi.org/10.1002/lol2.10178
37. Yuneva T. V., Svetlichny L. S., Yunev O. A., Romanova Z. A., Kideys A. E., Bingel F., Yilmaz A., Uysal Z., Shulman G. E. Nutritional condition of female *Calanus euxinus* from cyclonic and anticyclonic regions of the Black Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, vol. 189, pp. 195–204. https://doi.org/10.3354/meps189195
38. Yuneva T. V., Zabelinskii S. A., Datsyk N. A., Shchepkina A. M., Nikolsky V. N., Shulman G. E. Influence of food quality on lipids and essential fatty acids in the body of the Black Sea sprat *Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae). *Journal of Ichthyology*, 2016, vol. 56, no. 3, pp. 397–405. https://doi.org/10.1134/S0032945216030188

ABNORMAL DECREASE IN ABUNDANCE AND BIOMASS OF POPULATION OF *CALANUS EUXINUS* (COPEPODA) IN THE DEEP-SEA AREAS OF THE BLACK SEA IN AUTUMN 2019: WHAT IS HAPPENING WITH THE ECOSYSTEM?

E. Hubareva and B. Anninsky

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: *ehubareva@ibss.su*

During plankton sampling in deep and shelf areas of the Black Sea off the Crimea in October 2019 (the 110th cruise of the RV "Professor Vodyanitsky"), the quantitative distribution, abundance, biomass, size and age structures, and lipid reserves of *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 population were studied. Zooplankton was sampled with the Bogorov–Rass net (inlet area of 0.5 m^2, and mesh size of 300 μm) by vertical net hauls from the bottom or the lower boundary of the oxygen zone to the sea surface. Size and age of *C. euxinus* were determined under a stereomicroscope in a laboratory. Lipid reserves in the population were estimated based on the specific oil sac volume at the late copepodite stages. As shown, in 2019, ongoing warming in the Sea of Azov–Black Sea region led to a decrease in *C. euxinus* abundance and biomass in deep-sea areas down to (5.3 ± 0.5) thousand ind.·m^{-2} and (3.7 ± 0.3) g·m^{-2}, respectively, and also to changes in the population structure. Partly, these phenomena could be related to a weakening of winter convective mixing in the sea. Probably, a drop in river inflow after severe drought in 2018–2019 was even more important for *C. euxinus*, as it dramatically reduced the supply of nutrients to the sea. Due to a weak transfer of nitrates, phosphates, and especially silicates with the river flow, abundant phytoplankton (first of all, diatoms critically needing silicates) had insufficient mineral sources for its development in 2019 and, correspondingly, could not satisfy *C. euxinus* trophic requirements at the level of previous years. An increase in lipid content of V copepodites in autumn 2019 is explicable by an abnormally low density of *C. euxinus* population that year driven, apparently, by an extremely high biomass of planktivorous jellyfish, especially the medusa *Aurelia aurita* Linnaeus, 1757, in winter–spring 2017–2018.

Keywords: *Calanus euxinus*, abundance, biomass, lipid reserves, interannual dynamics, Black Sea

1871
ИнБЮМ – IBSS

Морской биологический журнал
Marine Biological Journal
2025, том 10, № 1, с. 54–68
https://marine-biology.ru

UDC [577.152.1:547.466.24]:597.556.31-148.11

EFFECT OF GABA MIMETIC PHENIBUT ON OXIDOREDUCTASE ACTIVITY IN THE BRAIN COMPARTMENTS OF ADULT AND JUVENILE SCORPIONFISH *SCORPAENA PORCUS* LINNAEUS, 1758

© 2025 **E. Kolesnikova and I. Golovina**

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

Received by the Editor 23.05.2024; after reviewing 16.12.2024;
accepted for publication 25.12.2024.

An increase in GABA levels serves to the survival of neurons during hypoxia/anoxia. During ontogenesis, GABA is capable of transforming its mediator function from excitatory to inhibitory. The oxidoreductase activity (MDH, 1.1.1.37; LDH, 1.1.1.27; and catalase, 1.11.1.6) was studied in the brain compartments – the medulla oblongata (MB) and the forebrain, diencephalon, and midbrain (AB) – in juvenile and adult black scorpionfish *Scorpaena porcus* against the backdrop of injection of GABA mimetic phenibut (400 mg·kg^{-1}, i. p.). AB structures of juvenile scorpionfish were characterized by an intensity of aerobic metabolism comparable to that of adults. At the same time, an elevated LDH activity in juvenile MB and AB was observed which may serve to increased survivorship at low environmental PO_2. Catalase activity in both age groups was somewhat higher in MB which may be related both to the intensity of oxidative phosphorylation and MB tolerance to injuries during hypoxia. Moreover, catalase activity in the brain of juveniles (especially in AB) was slightly lower than that of adults. Phenibut simultaneously increased MDH and LDH activity in the brain compartments of adult scorpionfish which may be associated with the activation of the malate-aspartate shuttle, with an opposite trend towards the restriction of anaerobic glycolysis in the juvenile brain being mostly pronounced in AB ($p < 0.05$). Simultaneously, phenibut contributed to a rise in catalase activity in all brain compartments, regardless of the age of scorpionfish ($p < 0.05$). Catalase activity was the highest in MB of adult individuals ($p < 0.05$). Apparently, catalase-controlled H_2O_2 level translates the changes in cellular metabolism into a meaningful physiological response by influencing H_2O_2-sensitive ion channels that determine neuronal excitability and modulates GABAergic transmission. Such a mechanism may be involved in the brain maturation, maintain brain resistance to hypoxia, and ensure adaptive processes in juvenile and adult scorpionfish.

Keywords: teleost fish, brain, phenibut, GABA receptors, oxidoreductases

Freshwater and marine aquatic ecosystems are subjected to episodes of hypoxia (dissolved oxygen deficiency) of varying severity, periodicity, and duration. Animals appeal to various ways of adaptation to hypoxia, including physiological and molecular mechanisms, metabolic depression, or intensification of anaerobic glycolysis [Hochachka, Somero, 2002]. In any case, fish survival under hypoxia requires a well-coordinated response to either obtain more O_2 from the hypoxic aquatic environment or limit the metabolic consequences of O_2 deficiency.

The brain is the most actively functioning organ of vertebrates requiring O_2 to produce energy. A significant part of energy consumed by the brain (50–60%) is spent on maintaining ionic gradients and restoring them after depolarization of cell membranes. Under hypoxia, the primary and universal

cause of fish death is a violation of ATP homeostasis in the brain, regardless of the general hypoxic tolerance of a particular species [Nilsson, Ostlund-Nilsson, 2008].

Hypoxia- and anoxia-tolerant vertebrates can serve as model organisms in the studies of mechanisms of neuronal cell survival under conditions of O_2 starvation [Little et al., 2021]. A common feature for all groups of hypoxia/anoxia-tolerant animals, as O_2 decreases, is the release of the inhibitory neurotransmitter γ-aminobutyric acid (GABA) [Hylland, Nilsson, 1999; Nilsson et al., 1991] against the backdrop of a relative decrease in the level of excitatory mediator glutamate [Nilsson et al., 1991]. At the same time, GABA is the only inhibitory amino acid in anoxia-sensitive species the level of which increases during hypoxia, while concentrations of glutamate and glutamine, as its precursor, remain unchanged or even rise [Nilsson et al., 1991]. It is assumed that one of the main ways of neuronal survival during hypoxia/anoxia is an increase in GABA level, in particular, providing the suppression of electrical activity and limiting energy consumption [Nilsson et al., 1991]. A feature of GABA is the transformation of its mediator function from excitatory to inhibitory during ontogenesis [Ben-Ari, 2014].

The adaptive capabilities of inhabitants of an aquatic environment with constantly varying levels of O_2 and periodic episodes of hypoxia/anoxia largely depend on the effectiveness of the interaction of aerobic and anaerobic pathways of energy metabolism. Oxidoreductases, malate dehydrogenase (MDH, L-malate: NAD-oxidoreductase, 1.1.1.37) and lactate dehydrogenase (LDH, L-lactate: NAD-oxidoreductase, 1.1.1.27), are directly involved in energy production, regulate the redox potential of cells, and serve as markers of the oxidative and glycolytic capacity of energy metabolism. About 90% of MDH activity is localized in the cytoplasm, and only 10%, in mitochondria. The involvement of cytosolic MDH in the transport of NADH equivalents across the mitochondrial membrane allows it to control the format of the tricarbonic acids (TCA) cycle pool size. LDH takes part in the anaerobic fermentation of the end product of glycolysis, *i. e.*, in the reversible pyruvate-to-lactate conversion in cytosol in the absence of O_2, being the terminal enzyme of anaerobic glycolysis. Any change in O_2 intake causes shifts between aerobic and anaerobic pathways of energy metabolic processes oxidoreductases are involved in. The reactions of glycolysis provided by oxidoreductases are an integral part of the mechanism of adaptation to hypoxia.

Disturbances in normal O_2 metabolism in cells lead to enhanced generation of reactive oxygen species (hereinafter ROS) the excess of which forms conditions for oxidative stress. For a whole host of reasons, the brain is very vulnerable to oxidative stress: its tissues are adapted to intensive O_2 consumption, contain more oxidizable substrates, and have a less active antioxidant defense system. Catalase (H_2O_2-oxidoreductase, 1.11.1.6) is one of the key enzymes of the antioxidant system. Catalase provides transformation of peroxide (H_2O_2), a product of side reactions in the mitochondrial respiratory chain, into water and O_2. A peculiarity of brain tissues is a very low catalase activity in comparison with that of other organs [Galkina, 2013]. The different activity of antioxidant enzymes and the intensity of spreading of thiobarbituric acid (TBA) reaction products in the brain compartments [Mizuno, Ohta, 1986] may be indicative of different degrees of their vulnerability to ROS.

In contrast to mammals, hypoxia-tolerant animals provide an opportunity, under experimental conditions, to activate or block selectively single parts of the whole mechanism of survival in order to assess their functions. A 90-fold increase of extracellular [GABA] leading to a coma-like state is observed under anoxia in the brain of a turtle *Chrysemys picta belli* tolerant to O_2 deficiency [Nilsson et al., 1991]. [GABA] increases only 2-fold in the hypoxic brain of crucian carp, while motion activity is maintained [Hylland, Nilsson, 1999]. It is known that the effect of excitatory and inhibitory neurotransmitters appears only upon the release from intracellular stores. The administration of a GABA mimetic (phenibut, γ-amino-β-phenylbutyric acid hydrochloride) makes it possible to recreate features of the GABAergic link activation and evaluate GABA influence on the oxidoreductase functioning similar to that during acute hypoxia/anoxia.

Teleosts are a convenient experimental neurobiological object that allows the data obtained to be extrapolated to higher vertebrates and humans. A zebrafish *Danio rerio*, the most famous Teleostei representative among model organisms, has a high homology with the human genome (about 70%) in view of a certain physiological similarity of the main organ systems and tissues [Lim et al., 2022].

The Black Sea scorpionfish (ruff) *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 is a hypoxia-tolerant teleost. The scorpionfish is able to survive under severe hypoxia conditions (0.35 mg $O_2 \cdot L^{-1}$ for 4 h) [Soldatov et al., 2021] and can recover after 20–30 min of asphyxia resulting from air exposure [Lushchak et al., 1998]. Establishing features of the GABA function implementation, which allow such vertebrates, as the scorpionfish, to survive with little O_2 or being deprived of it, offers a new look at the problems associated with hypoxia and possible ways of counteracting hypoxic brain damage.

The objective of this study was to investigate the effect of phenibut on oxidoreductase activity in the brain compartments of adult and juvenile scorpionfish.

MATERIAL AND METHODS

Scorpionfish *S. porcus* used for the present study were captured in July 2023 in the Sevastopol Bay using a seine net and were transferred to a laboratory in aerated 60-L plastic tanks within 2–3 h after capture. After transportation, the fish were placed into a flow-through aquarium for one week. The animals were fed on minced fish flesh, and only robust, actively feeding fish specimens were used for further experiments.

The study was carried out using a specially designed stand that made it possible to stabilize the required temperature and oxygen concentration for an unlimited period. The water temperature in the experimental chamber was maintained at the seawater temperature level in the summer season (+21…+22 °C). All fish were kept at oxygen concentration of 5.6–6.7 mg $O_2 \cdot L^{-1}$ in water (normoxia). The oxygen level in water was monitored potentiometrically with an oxygen sensor ELWRO PRL T N5221 (Poland).

Experiments were carried out on adult (n = 16; body length 12–18 cm; weight 70–250 g; gonadal maturity stage IV–V) and juvenile scorpionfish (n = 16; body length 8.5–12.0 cm; weight 35–63 g; gonadal maturity stage I) divided into the control and experimental groups (8 specimens in each group). In the experimental groups, a GABA mimetic, phenibut, was injected intraperitoneally (400 mg·kg^{-1}, i. p.); after that, the animals were returned to the darkened experimental chamber for 60 min. The scorpionfish did not manifest any signs of intoxication or movement disorders after phenibut administration and till the removal of tissue samples.

Fish in the control and experimental groups were killed by transspinal dissection. Brain tissues were sampled on an ice table, (0 ± 4) °C, immediately after fish decapitation and were divided into two parts: medulla oblongata (MB) and forebrain, midbrain, and diencephalon (AB). The weighed brain samples were instantly frozen on dry ice and stored at −80 °C until analysis (Forma 900 Series, Thermo Scientific, USA). The supernatant was obtained by centrifuging the homogenates in an Eppendorf 5424 F centrifuge (refrigerated) at 10,000 rpm for 15 min.

The activities of cytoplasmic oxidoreductases, malate dehydrogenase and lactate dehydrogenase (MDH and LDH, respectively), were evaluated using spectrophotometric measurements of the speed of NADH oxidation in 0.2 M Tris-HCl buffer (pH 7.5) in a 3-mL quartz cuvette with 10-mm pathlength at a wavelength λ = 340 nm and +25 °C. The reaction was initiated by adding 0.025–0.05 mL of extract, and the measurements were taken every 30 s during 2–3 min. Pyruvate was used as a substrate to measure LDH activity, and oxaloacetate was used to measure MDH activity. Each measurement was repeated 2–3 times, and the values of the corresponding measurements were averaged. Specific activity of oxidoreductases was expressed as μmol NADH·min^{-1}·mg^{-1}

of supernatant protein. The ratio of the cytosolic MDH/LDH was defined as MDH activity divided by LDH activity, and this allowed evaluating a potential capacity to conduct aerobic metabolism.

Catalase activity (H_2O_2: H_2O_2-oxidoreductase; 1.11.1.6) was assessed by the change in extinction at λ = 410 nm by a method based on the ability of hydrogen peroxide to form a colored complex with ammonium molybdate. The measurements were repeated two times, and the results were averaged. The tubes were filled with 1 mL of 0.03% hydrogen peroxide solution, 0.25 mL of 0.05 M phosphate buffer, pH 8.0, and 0.05 mL of supernatant. The control sample contained 0.25 mL of 12 mM sodium azide solution. After samples incubation for 10 min at +25 °C, the reaction was stopped by adding 2 mL of 4% ammonium molybdate solution. The specific activity of catalase was expressed in μM $H_2O_2 \cdot min^{-1} \cdot mg^{-1}$ of supernatant protein.

Protein content was estimated using the micro-biuret method. The colorimetric reaction was carried out at +25 °C for 15 min, and the optical density was measured at λ = 330 nm. Crystalline serum albumin was used as a standard for creating a calibration curve.

The MDH/catalase and LDH/catalase indices were calculated based on the oxidoreductase activity, in relation to which the ratio of the intensity of functioning of energy metabolism pathways to metabolic tension was assessed.

Data are presented as mean ± *SD*. The normality of data distribution was checked by the Pearson's test. Statistical comparisons were made using the two-sided Student's *t*-test. The differences were considered statistically significant at $p < 0.05$. The two-sided correlation coefficient (r) between MDH, LDH, and catalase activity in the brain compartments was calculated applying the Spearman's rank correlation coefficient. Statistical analysis and graphic representation of the obtained data were carried out using the standard software package of MS Office Excel.

RESULTS

Oxidoreductase activity in the brain compartments of adult and juvenile scorpionfish. In MB and AB of adult scorpionfish, MDH activity was almost identical, while in AB of juvenile individuals, this index was slightly increased (Fig. 1a). In its turn, LDH activity in the brain samples of adult and juvenile fish was lower than that of MDH (Fig. 1b).

Similar rates of catalase activity for the brain compartments in adult individuals contrasted with the lower activity of this enzyme in juvenile fish (Fig. 1d). The lowest catalase activity was registered in juvenile AB ($p < 0.05$).

A trend towards higher values of MDH/LDH index in the mature brain of scorpionfish was observed (Fig. 1d). The lowest ratio of MDH/LDH was recorded in MB of juveniles ($p < 0.05$) (Fig. 1d). At the same time, the values of MDH/catalase and LDH/catalase indices in the brain regions of juveniles exceeded those in adults ($p < 0.05$) (Fig. 2).

MDH and LDH activities in MB of adult scorpionfish positively correlated with body weight ($r = 0.65$ and $r = 0.80$, respectively; $p < 0.05$) and body length ($r = 0.67$ and $r = 0.80$, respectively; $p < 0.05$). Alongside with that, a close relationship was established between MDH and LDH activity in their AB and body weight ($r = 0.62$ and $r = 0.60$, respectively; $p < 0.05$), as well as that of LDH activity and body length ($r = 0.66$; $p < 0.05$).

Oxidoreductase activity in the brain compartments of adult and juvenile scorpionfish under the effect of phenibut. After phenibut administration, MDH activity increased significantly – 2.1-fold and 1.5-fold in MB and AB of adult individuals, respectively ($p < 0.05$) – reaching 4.60 μM $NADH \cdot min^{-1} \cdot mg^{-1}$ of protein in MB and 3.26 μM $NADH \cdot min^{-1} \cdot mg^{-1}$ of protein in AB (Fig. 1a). At the same time, LDH activity rose 1.8-fold in MB and 1.6-fold in AB ($p < 0.05$) acquiring a maximum value in MB: 2.64 μM $NADH \cdot min^{-1} \cdot mg^{-1}$ of protein.

After phenibut administration to juveniles, MDH and LDH activity in their brain compartments decreased insignificantly, with the exception of AB (Fig. 1a), where LDH activity decreased from 1.63 to 1.22 μM NADH·min^{-1}·mg^{-1} of protein ($p < 0.05$). Compared to the adult group, in juvenile fish, MDH activity was lower in MB and AB, and LDH activity was lower in AB ($p < 0.05$). Differences between the brain regions of juveniles were established only in LDH activity under experimental conditions ($p < 0.05$).

It should be noted that after phenibut administration, LDH activity in the fish brain structures remained significantly lower than MDH activity ($p < 0.05$).

At the same time, catalase activity increased in all brain compartments of scorpionfish in both age groups treated with phenibut ($p < 0.05$) (Fig. 1c). The most prominent shifts were observed in MB of mature scorpionfish: the enzyme activity was almost doubled ($p < 0.05$) and amounted to 2.51 μM H_2O_2·min^{-1}·mg^{-1} of protein. Catalase activity increased from 0.54 to 0.83 μM H_2O_2·min^{-1}·mg^{-1} of protein in AB of juveniles (Fig. 1b). At the same time, catalase activity in immature fish remained significantly lower compared to that of adults ($p < 0.05$).

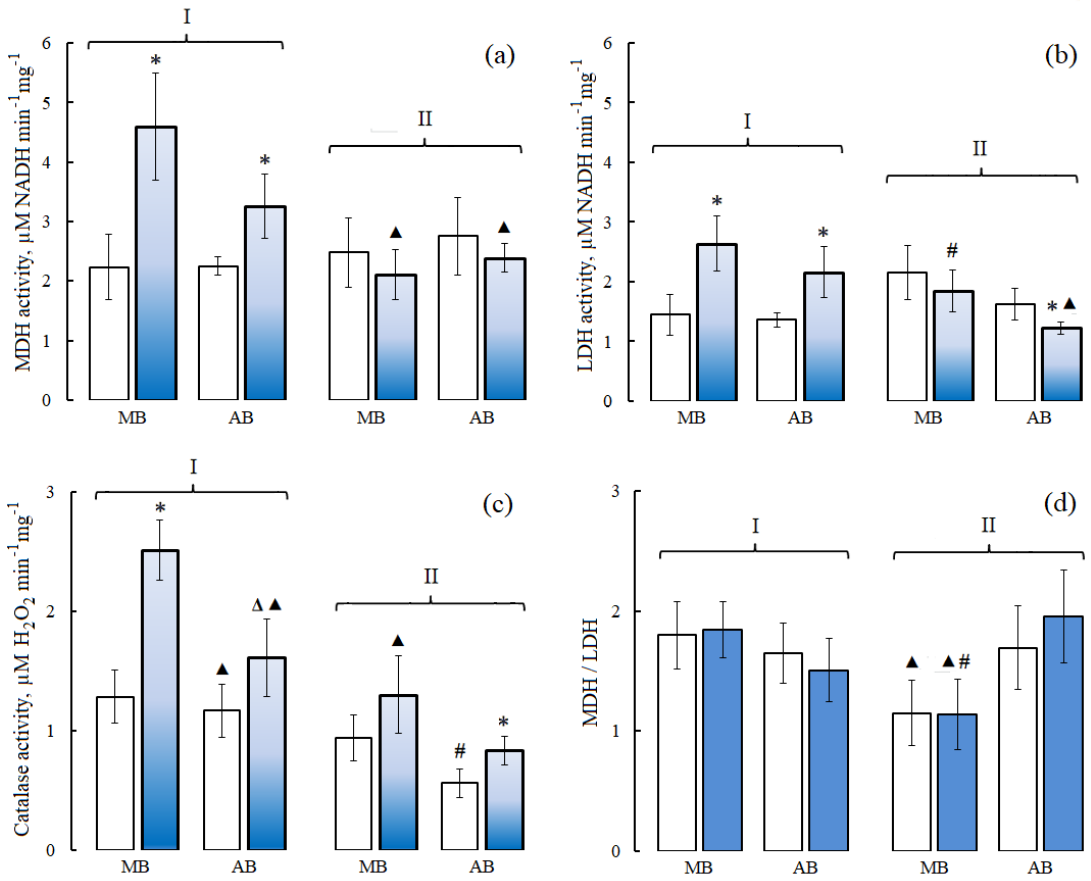


Fig. 1. Effect of phenibut on the activity of MDH (a), LDH (b), and catalase (c) and MDH/LDH index (d) in the brain compartments of *Scorpaena porcus*. White bars, control; dark bars, experiment. I, adults; II, juveniles. MB, medulla oblongata; AB, anterior brain compartments. Significant difference, $p < 0.05$: *, *vs.* control; ▲, *vs.* the same brain compartment of another age group; Δ, between brain compartments of adults; #, between brain compartments of juveniles

Рис. 1. Влияние фенибута на активность МДГ (a), ЛДГ (b) и каталазы (c), индекс МДГ/ЛДГ (d) в отделах мозга *Scorpaena porcus*. Светлые столбики — контроль; тёмные — опыт. I — взрослые особи; II — молодь. MB — продолговатый мозг; AB — передние отделы мозга. Достоверно, $p < 0{,}05$: * — по сравнению с контролем; ▲ — по сравнению с аналогичным отделом мозга другой возрастной группы; Δ — между отделами мозга взрослых особей; # — между отделами мозга молоди

A close relationship was found between MDH and LDH activities in MB ($r = 0.93$; $p < 0.05$) and AB ($r = 0.91$; $p < 0.05$) in juveniles, as well as in adult fish (Table 1).

Table 1. Correlation coefficient (r) between MDH and LDH activities in the brain compartments of adult and juvenile *Scorpaena porcus* after phenibut administration

Таблица 1. Коэффициент корреляции (r) между активностью МДГ и ЛДГ в отделах мозга половозрелых рыб и молоди *Scorpaena porcus* после введения фенибута

Tissues	Adults		Juveniles	
	Control	Phenibut	Control	Phenibut
Medulla oblongata	0.92**	0.63*	0.93**	0.77*
Anterior brain compartments	0.92**	0.80*	0.91**	0.60*

Note: *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

Примечание: * — $p < 0{,}05$; ** — $p < 0{,}01$.

MDH/LDH ratio in the brain of adult scorpionfish did not change significantly under the effect of phenibut (Fig. 1d), and a weak trend towards its decrease was observed only in AB. MDH/catalase and LDH/catalase indices also showed some stability (Fig. 2). Alongside with that, a decline of the above-mentioned indices was registered practically in all brain compartments of immature scorpionfish (Fig. 2).

Previously noted high values of the correlation coefficient between MDH and LDH activity in the brain compartments of different age groups of scorpionfish slightly decreased under the effect of phenibut (Table 1). Moreover, phenibut administration canceled the initially established correlation dependence of oxidoreductase activity on the weight and length of adult fish.

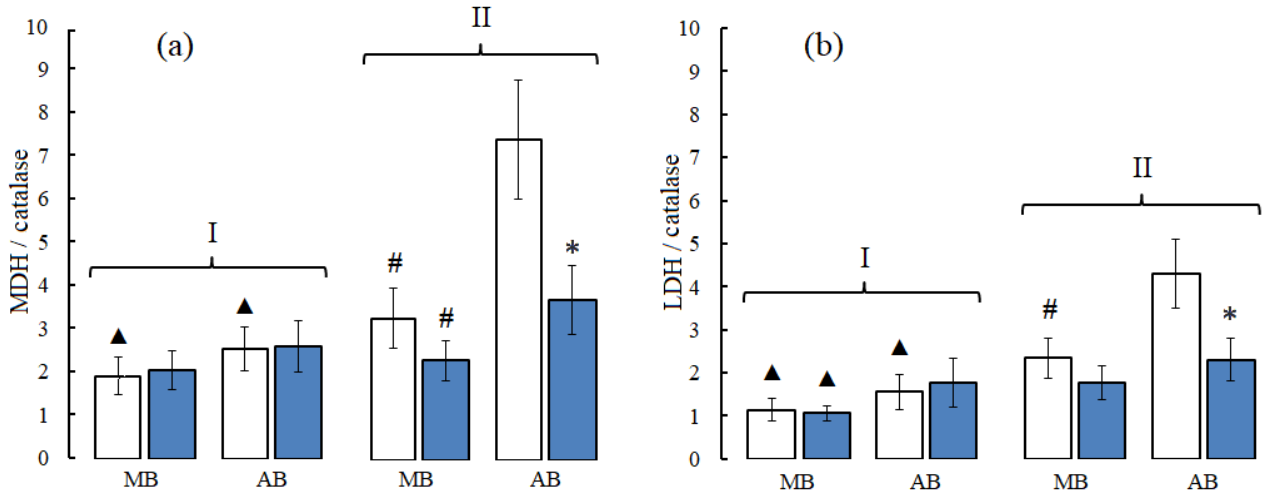


Fig. 2. Effect of phenibut on the ratio of oxidoreductase activity in the brain compartments of *Scorpaena porcus*. White bars, control; dark bars, experiment. A, MDH/catalase; b, LDH/catalase. I, adults; II, juveniles. MB, medulla oblongata; AB, anterior brain compartments. Significant difference, $p < 0.05$: *, *vs.* control; ▲, *vs.* the same brain compartment of another age group; #, between brain compartments of juveniles

Рис. 2. Влияние фенибута на соотношение активности оксидоредуктаз в отделах мозга *Scorpaena porcus*. Светлые столбики — контроль; тёмные — опыт. А — МДГ/каталаза; b — ЛДГ/каталаза. I — взрослые особи; II — молодь. МВ — продолговатый мозг; АВ — передние отделы мозга. Достоверно, $p < 0{,}05$: * — по сравнению с контролем; ▲ — по сравнению с аналогичным отделом мозга другой возрастной группы; # — между отделами мозга молоди

DISCUSSION

Age-related features of MDH and LDH activity in the brain compartments of scorpionfish. The brain regions of adult and juvenile scorpionfish were characterized by comparable values of MDH activity, although this parameter was slightly higher in juveniles.

A weak trend to an increase in MDH activity in the brain of juveniles (especially in AB) may serve as an age-related feature of the maturing brain that consumes energy on plastic processes, synaptogenesis, and myelination. In particular, brain development in rats, reaching sexual maturity by two months of age, is completely terminated only on the 90th day after birth, when myelination is completed in the cerebral cortex [Bon, 2021]. Alongside with that, the intensity of energy metabolism in the brain can be indirectly related to the lifestyle and nutrition. Juvenile scorpionfish live mainly on small crustaceans, molluscs, and worms hiding in the thickets of aquatic plants, while adult individuals prefer fish. AB structures can be relatively more active in juveniles compared to adult ambush predators due to differences in foraging behavior. In addition, AB includes the centers of regulation of muscle tone and body balance coordination, as well as smell and vision centers that are necessary for defensive behavior, since juvenile fish are a relatively easy prey for large predators.

LDH activity in the brain of juvenile scorpionfish noticeably exceeded that of adult fish. As shown, the LDH activity level in the fish brain is a significant part of the mechanism of resistance to hypoxia making it possible to endure O_2 starvation and adapt to low PO_2 [Mandic et al., 2013]. Obviously, increased LDH activity in the brain of juvenile scorpionfish (MB and AB) is a part of an adaptive apparatus that enhances the survivorship of young individuals under conditions of varying O_2 in aquatic environments.

There is a close correlation between MDH and LDH activities in the brain compartments of scorpionfish which reflects the features of the regulation of metabolic pathways during energy production. The mixed aerobic and anaerobic functions of MDH occupying an intermediate position between glycolytic enzymes and citrate synthase should be taken into account. Moreover, the activity of above-mentioned oxidoreductases in both brain compartments of adult fish and in MB of immature individuals was positively correlated with body weight. At the same time, an identical positive relationship between oxidoreductase activity and body length was observed in adult fish, and it was completely absent in immature scorpionfish. The changes in energy metabolism during growth have been reported in many fish species and may reflect the way organisms deal with environmental constraints [Almeida-Val et al., 2000]. Such a positive correlation of MDH and LDH with the body size of juvenile *Astronotus ocellatus* allows them to increase their anaerobic potential with growth [Almeida-Val et al., 2000]. It is obvious that survivorship under hypoxia will rise due to a combination of effects of metabolic rate suppression and an increase in anaerobic capacity as the fish grow. At the same time, the constancy of LDH and pyruvate kinase activity in the brain tissues of adult individuals of bathybenthic species (the barred sand bass *Paralabrax nebulifer* and kelp bass *Paralabrax clathratus*) was observed over a wide range of body sizes [Somero, Childress, 1980] which probably reflects the reaching of a certain plateau in the adaptive capability of the mature brain.

Thus, apparently, the degree of MDH and LDH activity in the brain structures in different age groups of scorpionfish is closely intertwined with the lifestyle, including foraging and defensive behavior and the features of biochemical mechanisms of adaptation.

Age-related features of MDH and LDH activity in the brain compartments of scorpionfish under the effect of phenibut. During hypoxia, the amount of released GABA is determined by species differences and the brain's need for metabolic depression which, in turn, depends on the ability for anaerobic ATP production. The extracellular level of neurotransmitters is approximately 1/1000 of intracellular stores in the brain cells. The administration of GABA or its agonists makes it possible to reconstruct the "manners" of metabolic pathways under acute hypoxia *in vivo*. Since hypoxic GABA release

is subjected to significant individual variations [Hylland, Nilsson, 1999], the injection of a GABA mimetic when converted to the body weight of model organisms allows to standardize and detail the influence of GABA on the mechanisms providing the tolerance to O_2 starvation. One of such agents, phenibut, is a nonselective GABA agonist and GABA mimetic affecting both ionotropic GABA(A) and metabotropic GABA(B) receptors.

In the brain compartments of adult scorpionfish, phenibut administration led to a simultaneous increase in MDH and LDH activity, with an opposite trend towards a notable decrease in LDH activity, *i. e.*, limitation of anaerobic glycolysis in the juvenile brain.

The importance of cytoplasmic MDH rises, when there is a need to enhance glycolytic capacity. MDH may support glycolysis in the absence of O_2, since it delivers NAD^+ as a key cofactor required for functioning of glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase (GAPDH). In its turn, the function of GAPDH as a catalyst is meant to accelerate the reversible oxidative phosphorylation of glyceraldehyde-3-phosphate to 1,3-diphosphoglycerate with NADH formation. During cerebral ischemia, a simultaneous increase in the activity of mitochondrial and cytosolic MDH forms accompanied by an increase in malate is associated with the activation of the malate-aspartate shuttle mechanism for transporting reduced equivalents from cytoplasm into mitochondria [Belenichev et al., 2012].

Simultaneously with an increase in MDH activity, LDH activity under the effect of phenibut also enhanced in the brain of adult scorpionfish. During hypoxia, such a rise in LDH activity fulfils the immediate energy demand for overcoming possible consequences of insufficient O_2 intake. In particular, such an increase in LDH activity during hypoxia is observed in muscles of a catfish *Clarias batrachus* tolerant to O_2 deficiency [Tripathi et al., 2013]. As a dietary supplement, GABA also caused a gain in LDH activity in liver tissues of a hypoxia-tolerant Indian major carp, mrigal *Cirrhinus mrigala*, during O_2 starvation [Varghese et al., 2020]. At the same time, LDH activity in mrigals under the effect of GABA was somewhat lower than that when exposed to hypoxia. The term “pseudohypoxia” is often used to indicate the activation of the pathway to a decrease in O_2 availability under non-hypoxic conditions. Obviously, an increase in LDH activity in the brain compartments of adult scorpionfish subjected to phenibut administration and in the presence of a sufficient amount of O_2 may correspond to the above notion, *i. e.*, it gives evidence of the reaction of this enzyme according to the “pseudohypoxic” type.

The simultaneous increase in MDH and LDH activity against the backdrop of phenibut reflects an enhanced intensity of glycolytic processes in scorpionfish. The occurring discrepancy in the degree of shifts in the oxidoreductase activity in different brain structures may be a consequence of significant differences in the rate of GABA metabolism and specificity of GABA effect on energy metabolism in the separate brain regions.

Noteworthy, phenibut administration contributed to a decrease in LDH activity (especially in AB) in the absence of a noticeable MDH reaction in juvenile scorpionfish *vs.* mature individuals. It is possible to explain LDH “behavior” in the age-related aspect only using a number of certain assumptions.

Hence, a decrease in LDH activity in juvenile scorpionfish (during catalase activation associated with a probable increase in H_2O_2 production) can be conditioned by oxidation of cysteine residues by ROS in the enzyme molecule determining the formation of its spatial configuration [Ledo et al., 2022].

In addition, variations in the response of oxidoreductases to phenibut in scorpionfish individuals of different age may be indirectly related to the phenomenon of transit of GABA mediator function. It is known that GABA excitatory action is observed in higher vertebrates only at the early stages of development (embryogenesis and early postnatal period) [Ben-Ari, 2014]. In the perinatal period, GABA effect shifts from excitation to inhibition and, accordingly, from depolarization to hyperpolarization of the cell membrane [Ben-Ari, 2014]. Transit of GABA function is mediated through the developmentally regulated expression of cation-Cl-cotransporters NKCC1 (Na^+-K^+-Cl^- cotransporter 1) and KCC2 (K^+-Cl^- cotransporter 2). It is assumed that the ratio between NKCC1 and KCC2 activities

providing incoming and outgoing Cl^- fluxes, respectively, plays a key role in functioning of GABA(A) receptors [Virtanen et al., 2021]. A decrease in NKCC1 activity with an increase in KCC2 activity is the cause for a sharp change in the properties of GABA(A) receptors during mammalian ontogenesis.

After the final formation of interneuronal connections and the establishment of constant network activity, time-averaged Cl^- loading, KCC2 expression level, and hyperpolarizing effect of GABAergic currents reach their peak values [Virtanen et al., 2021]. Alongside with that, ion transport and energy metabolism of neurons tend to their maximum values. In its turn, the neuronal damage leads to KCC2 loss and to a "reversal" of the polarity of GABAergic currents which may be a part of a larger pattern of dedifferentiation that is necessary for the neuronal survival in adverse conditions [Virtanen et al., 2021] and is manifested by a return to immature high $[Cl^-]$ and the excitatory effect of GABA [Ben-Ari, 2014].

The excitatory/inhibitory sequence of GABA function is just one of many aspects of the maturation of brain activity. Since the shift from one to a diametrically opposite functional role of GABA occurs in higher vertebrates at the prenatal and postnatal developmental stages, the oxidoreductase reaction is likely to be observed in the brain of juvenile scorpionfish against the backdrop of a slowed transit of the mediator function (transitional stage of the GABA function) to the classical inhibition of neuronal activity. In case of a possible prolonged transit of the GABA function, the difference and direction of the change in LDH activity in MB and AB of juveniles *vs.* mature scorpionfish correlates directly with the unfolding of KCC expression in the caudal-to-rostral direction in the process of brain maturation [Watanabe, Fukuda, 2015]. At the same time, phenibut makes it possible to maintain the interdependence (observed in the control) between MDH and LDH activity in different brain compartments of juvenile and adult scorpionfish which is indicative of a rather physiological, but not toxic effect of this agent.

Age-related features of catalase activity in the brain compartments of scorpionfish. Energy metabolism is both a source and a target for various oxidants which determines the close coordination of enzymes of metabolic pathways and the antioxidant system. Brain tissue is notable for a particular intensity of oxidative phosphorylation (hereinafter OXPHOS) which makes this tissue more susceptible to oxidative stress. The main source of ROS is the leakage of electrons from the mitochondrial electron transport chain. Approximately 2–5% of the electron flow in the respiratory chain of isolated brain mitochondria produce superoxide anion (O_2^-) and H_2O_2. The high dependence of the brain on ATP production *via* intensive OXPHOS determines the necessity for effective methods of O_2^- and H_2O_2 detoxification. O_2^- is inactivated by superoxide dismutase (SOD). H_2O_2 formed in this process is decomposed by catalase and glutathione peroxidase (hereinafter GPx). While catalase serves as the main H_2O_2 detoxification enzyme, GPx is more efficient in H_2O_2 decomposition [Bagnyukova et al., 2005]. Moreover, GPx has a much higher affinity for H_2O_2 which suggests the importance of GPx at low H_2O_2 concentrations, while the role of catalase increases under severe oxidative stress.

The brain antioxidant system is characterized by a low or moderate activity of catalase and GPx against the backdrop of the predominant SOD activity [Bagnyukova et al., 2005]. The low catalase activity may be associated with the production of H_2O_2 as a transmitter which acquires a specificity in mediating signaling effects [Sies, Jones, 2020] and has the ability to modulate synaptic transmission [Lee et al., 2015]. The level of antioxidant enzyme activity in fish has features that are characteristic and inherent to certain species, and this makes it difficult to compare the antioxidant system parameters [Radi et al., 1985]. Moreover, the discrepancies in the activity of antioxidant enzymes in relation to the brain structures manifest morphological and functional heterogeneity of the brain [Brannan et al., 1981].

Catalase activity in MB was slightly higher than that in AB in both age groups of scorpionfish. The brainstem neurons in the mammalian brain (including MB) have a relatively high degree of catalase immunoreactivity compared to those of the forebrain [Moreno et al., 1995]. However, within the brain

structures themselves, there are regions with different catalase staining intensity [Moreno et al., 1995]. In many cases, densely stained cells appear to be more resistant to ischemia/reperfusion injury, whereas weakly stained cells are more susceptible to ischemic injury.

The manifestation of catalase activity in the brain compartments of scorpionfish can be regarded in two ways. On the one hand, high activity of antioxidant enzymes (catalase in particular) may be of certain importance for scorpionfish MB that contains cardiorespiratory reflexogenic centers and ensures its viability. On the other hand, AB in a resting ambush predator should be less active functionally at the appropriate OXPHOS intensity and at a lower rate of ROS/H_2O_2 production.

H_2O_2 is considered a dynamic reporter of neuronal activity and a "translational substance" blurring the boundary between energy and information [Lee et al., 2015]. O_2 consumption is believed to be proportional to the activity of brain structures which are characterized by the greatest demand for macroergs in order to support ATP-dependent signaling, *i. e.*, information processes. H_2O_2 produced during OXPHOS rapidly retranslates dynamic shifts in cellular metabolism, especially in the mitochondrial O_2 consumption, into a meaningful physiological signal [Lee et al., 2015]. H_2O_2-sensitive ion channels are the target of such a physiological signal and can affect the excitability of neurons directly producing H_2O_2. H_2O_2 can modulate GABAergic neurotransmission. Cellular transient receptor potential (TRP) ion channels, subclass TRPM2 (transient receptor potential melastatin 2, non-selective cation channel), are uniquely sensitive to the action of H_2O_2, and this leads to the activation of GABAergic neurons. At the same time, such activation of KATP channels (ATP-dependent potassium channels) by H_2O_2 reduces neuronal excitability [Lee et al., 2015]. There are certain differences in the H_2O_2-dependent activation of KATP and TRPM2 channels for different animal species which is indicative of special functions of this regulatory process. Apparently, the resulting effect of H_2O_2 will reflect the balance of activity of the expressed H_2O_2-sensitive target channels (KATP and TRPM2) and thus ensure cellular type-specific modulation patterns.

It should be noted that catalase activity in different brain compartments of juvenile scorpionfish (especially AB) was lower compared to that of adult individuals, and this is consistent with the data on a gain in catalase activity in the mammalian brain in the process of its maturation from the postnatal period to full maturity [Mavelli et al., 1982] and on a further age-dependent increase in the enzyme activity [Vertechy et al., 1993]. On the other hand, under normal conditions, low catalase activity is partially compensated by GPx function [Bagnyukova et al., 2005]. In addition, total glutathione level is quite high in the brain of goldfish highly tolerant to hypoxia (670 nmol *per* g wet weight) which indicates the importance of this antioxidant tripeptide in H_2O_2 neutralization. In its turn, low GPx activity can be compensated by high catalase activity. The activity of the mentioned enzymes is negatively correlated in different mammalian species [Godin, Garnett, 1992]. Thus, GPx is likely to maintain cellular function and adapt to the normal cellular metabolic activity, while catalase will be a part of the stress response mechanism regardless of low metabolic rate or O_2 concentration in the aquatic environment. Moreover, catalase does not require cofactors or energy expenditure for its activity, while GPx oxidizes glutathione to GSSG that must then be processed by NADPH-dependent glutathione reductase. The preference for an enzyme with minimal energy consumption in the environment with limited availability of resources may be an effective survival strategy, especially for immature animals.

Relatively low catalase activity may suggest an increase in H_2O_2 level in the brain regions of juvenile scorpionfish. As mentioned above, H_2O_2 is assigned the function of a volume neurotransmitter [Ledo et al., 2022] and of a second messenger as well [González et al., 2020]. O_2-dependent production of H_2O_2 is a regulator of the erythropoietin (Epo) gene expression [Fandrey et al., 1994], a "multi-purpose" factor of general oxygen homeostasis. In particular, Epo exerts protective functions in different organs, including brain, in case of ischemic injury [Grasso et al., 2004]. Epo gene and Epo receptor (EpoR) expression has been identified in teleost species [Chu et al., 2007].

A decrease in catalase activity is likely to ensure functioning of H_2O_2 as a second messenger in juvenile scorpionfish which provides their adaptive potential and survivorship in hypoxia.

As mentioned above, calculated MDH/catalase and LDH/catalase indices reflect the ratio of energy metabolism intensity to physiological tension (eustress). Adult scorpionfish, as well as juvenile ones, were similarly characterized by slightly higher MDH/catalase and LDH/catalase indices in AB. Moreover, MDH/catalase and LDH/catalase in juvenile individuals were noticeably higher ("their own" age norm), since less intense functioning of "energy-saving" catalase may be associated with an increased "need" for H_2O_2 as a second messenger in the processes of brain maturation and adaptation. Aerobic and anaerobic pathways of energy metabolism in the brain of juvenile scorpionfish that supply ATP for the protein synthesis, the development, and maintenance of synaptic transmission of neural networks acquire special significance. At the same time, a sufficient amount of H_2O_2 ensures the transcription of genetic factors.

Age-related features of catalase activity in the brain compartments of scorpionfish under the effect of phenibut. Increased catalase activity under the effect of phenibut in the scorpionfish brain may serve as an indirect sign of large-scale H_2O_2 production. Any stress response of the organism is accompanied by a short-term burst in ROS production and the development of oxidative stress. A putative increase in H_2O_2 production in the scorpionfish brain under phenibut administration is associated with the ability of GABA derivatives to stimulate OXPHOS [Mokrousov et al., 2019]. In MB of adult scorpionfish, catalase activity reached the highest value among the studied brain samples which may indirectly evidence for the dominant functional activity of this part of the brain of the ambush predator, as mentioned above.

For successful survival in hypoxia, an organism must not only maintain its viability amidst O_2 shortage, but also have an effective mechanism to minimize or prevent oxidative stress during the transition from hypoxia back to aerobic conditions. Some animal species consistently demonstrate high levels of the activity of antioxidant system, while the others increase the antioxidant defense directly on exposure to hypoxia in an anticipatory process coined "preparation for oxidative stress" [Hermes-Lima et al., 1998]. The latter mechanism occurs in stress-tolerant species that are regularly exposed to significant fluctuations in O_2 availability in their habitat [Víg, Nemcsók, 1989]. The enhancement of antioxidant defense during physiological states requiring decreased ROS production is a preparative mechanism that minimizes potential damage due to oxidative stress, including reoxygenation. It is obvious that phenibut has the properties of an agent quickly increasing the antioxidant status of the scorpionfish brain.

The ability of exogenous GABA to enhance H_2O_2 production [Jin et al., 2019] which provides modulation of the currents mediated by GABA(A) receptors constitutes a reversible redox-sensitive signaling mechanism [Hogg et al., 2015]. H_2O_2 can limit GABAergic neurotransmission not only through the effect on presynaptic sites [Sah, Schwartz-Bloom, 1999], but also on postsynaptic sites [Sah et al., 2002]. ROS-induced plasticity of different GABA(A) receptor subtypes suggests oxidation of cysteine residues by ROS in receptor subunits, and this is critical for ion channel activation [González et al., 2020]. In addition, it was shown that the activation of a special type of GABA(A) receptors by ROS, including α3 subunit, may enhance GABAergic synaptic transmission [Accardi et al., 2014]. Obviously, ROS, as a putative homeostatic signaling unit, couple the cellular metabolism with the "strength" of inhibitory neurotransmission [Accardi et al., 2014].

Anyway, the effect of ROS on GABAergic signaling and the resulting effect is likely to depend entirely on the cell type and the region of the central nervous system [González et al., 2020]. The sensitivity of GABA(A) receptors to ROS/H_2O_2 remains an important factor in the development of neuronal injury during ischemia and neurodegenerative processes [Accardi et al., 2014].

The MDH/catalase and LDH/catalase indices, before and after phenibut administration in the different brain compartments of adult scorpionfish, remained comparable which is indicative of the stability of functioning of energy metabolism pathways without signs of oxidative stress. At the same time,

a sharp reduction in similar indices, especially in AB, was observed in juvenile scorpionfish which was determined by a decrease in the activity of energy metabolism-related oxidoreductases and by the increased catalase activity. As MDH/LDG index in MB of adult and juvenile scorpionfish turned out to be quite stable, it is possible to assume greater stability and protection of this part of the brain. However, a simultaneous decrease in MDH/catalase and LDH/catalase in the brain compartments of juveniles indicates pronounced physiological tension. A decline in the mentioned ratios of oxidoreductase/catalase activity occurred mainly due to catalase activation which can be regarded as an indirect sign of a rise in the production of substrate (H_2O_2) for this enzyme. Given that H_2O_2 actually acts as a second messenger [González et al., 2020], the physiological meaning of increased H_2O_2 production is to trigger a regulatory cascade providing increased antioxidant protection through ROS-sensitive transcription factors [Bagnyukova et al., 2005] as a protective mechanism in the maturing brain.

Conclusions. The brain of juvenile scorpionfish is characterized by a trend toward a higher intensity of energy metabolism which may be determined by the completion of growth processes, with a noticeably lower catalase activity. In the mature fish brain, GABA mimetic phenibut causes activation of oxidoreductases according to a "pseudohypoxic" scenario. At the same time, activation of the GABAergic mechanism can suppress LDH activity in the anterior brain compartments of juvenile fish that are more vulnerable to O_2 starvation. A concomitant increase in catalase activity in the brain tissues of both age groups is probably indirect evidence of an increase in H_2O_2 production due to OXPHOS intensification. Deviations in catalase activity are likely to contribute to the implementation of the function of H_2O_2 as a second messenger and a modulator of GABAergic signaling. Such a mechanism involving H_2O_2 may be especially significant for the maturing brain that completes the adjustment of neural networks and also ensures and maintains brain resistance to hypoxia in juvenile and adult scorpionfish.

This work was carried out within the framework of IBSS state research assignment "Functional, metabolic, and molecular genetic mechanisms of marine organism adaptation to conditions of extreme ecotopes of the Black Sea, the Sea of Azov, and other areas of the World Ocean" (No. 124030100137-6).

REFERENCES

1. Accardi M. V., Daniels B. A., Brown P. M., Fritschy J. M., Tyagarajan S. K., Bowie D. Mitochondrial reactive oxygen species regulate the strength of inhibitory GABA-mediated synaptic transmission. *Nature Communications*, 2014, vol. 5, art. no. 3168 (12 p.). https://doi.org/10.1038/ncomms4168
2. Almeida-Val V. M. F., Val A. L., Duncan W. P., Souza F. C., Paula-Silva M. N., Land S. Scaling effects on hypoxia tolerance in the Amazon fish *Astronotus ocellatus* (Perciformes: Cichlidae): Contribution of tissue enzyme levels. *Comparative Biochemistry Physiology B, Biochemistry Molecular Biology*, 2000, vol. 125, iss. 2, pp. 219–226. https://doi.org/10.1016/S0305-0491(99)00172-8
3. Bagnyukova T. V., Vasylkiv O. Yu., Storey K. B., Lushchak V. I. Catalase inhibition by amino triazole induces oxidative stress in goldfish brain. *Brain Research*, 2005, vol. 1052, iss. 2, pp. 180–186. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2005.06.002
4. Belenichev I. F., Kolesnik Yu. M., Pavlov S. V., Sokolik E. P., Bukhtiyarova N. V. Malate-aspartate shunt in neuronal adaptation to ischemic conditions: Molecular-biochemical mechanisms of activation and regulation. *Neurochemical Journal*, 2012, vol. 6, iss. 1, pp. 22–28. https://doi.org/10.1134/S1819712412010023
5. Ben-Ari Y. The GABA excitatory/inhibitory developmental sequence: A personal journey. *Neuroscience*, 2014, vol. 279, pp. 187–219. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2014.08.001
6. Bon E. I. Development of the rat isocortex in antenatal and postnatal ontogenesis. *Journal of Chronomedicine*, 2021, vol. 23, pp. 31–34. https://doi.org/10.36361/2307-4698-2020-23-1-31-34
7. Brannan T. S., Maker H. S., Raes I. P. Regional distribution of catalase in the adult rat brain. *Journal of Neurochemistry*, 1981, vol. 36, iss. 1, pp. 307–309. https://doi.org/10.1111/j.1471-4159.1981.tb02411.x

8. Chu C. Y., Cheng C. H., Chen G. D., Chen Y. C., Hung C. C., Huang K. Y., Huang C. J. The zebrafish erythropoietin: Functional identification and biochemical characterization. *FEBS Letters*, 2007, vol. 581, iss. 22, pp. 4265–4271. https://doi.org/10.1016/j.febslet.2007.07.073
9. Fandrey J., Frede S., Jelkmann W. Role of hydrogen peroxide in hypoxia-induced erythropoietin production. *Biochemical Journal*, 1994, vol. 303, iss. 2, pp. 507–510. https://doi.org/10.1042/bj3030507
10. Galkina O. V. The specific features of free-radical processes and the antioxidant defense in the adult brain. *Neurochemical Journal*, 2013, vol. 7, iss. 2, pp. 89–97. https://doi.org/10.1134/S1819712413020025
11. Godin D. V., Garnett M. E. Species-related variations in tissue antioxidant status–I. Differences in antioxidant enzyme profiles. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 1992, vol. 103, iss. 3, pp. 737–742. https://doi.org/10.1016/0305-0491(92)90399-c
12. González A. N. B., Pazos M. I. L., Calvo D. J. Reactive oxygen species in the regulation of the GABA mediated inhibitory neurotransmission. *Neuroscience*, 2020, vol. 439, pp. 137–145. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2019.05.064
13. Grasso G., Sfacteria A., Cerami A., Brines M. Erythropoietin as a tissue-protective cytokine in brain injury: What do we know and where do we go? *The Neuroscientist*, 2004, vol. 10, iss. 2, pp. 93–98. https://doi.org/10.1177/1073858403259187
14. Hermes-Lima M., Storey J. M., Storey K. B. Antioxidant defenses and metabolic depression. The hypothesis of preparation for oxidative stress in land snails. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 1998, vol. 120, iss. 3, pp. 437–448. https://doi.org/10.1016/S0305-0491(98)10053-6
15. Hochachka P. W., Somero G. N. *Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution.* Oxford : Oxford University Press, 2002, 466 p.
16. Hogg D. W., Pamenter M. E., Dukoff D. J., Buck L. T. Decreases in mitochondrial reactive oxygen species initiate $GABA_A$ receptor-mediated electrical suppression in anoxia-tolerant turtle neurons. *Journal of Physiology*, 2015, vol. 593, iss. 10, pp. 2311–2326. https://doi.org/10.1113/JP270474
17. Hylland P., Nilsson G. E. Extracellular levels of amino acid neurotransmitters during anoxia and forced energy deficiency in crucian carp brain. *Brain Research*, 1999, vol. 823, iss. 1–2, pp. 49–58. https://doi.org/10.1016/S0006-8993(99)01096-3
18. Jin X., Liu T., Xu J., Gao Z., Hu X. Exogenous GABA enhances muskmelon tolerance to salinity-alkalinity stress by regulating redox balance and chlorophyll biosynthesis. *BMC Plant Biology*, 2019, vol. 19, iss. 1, art. no. 48 (15 p.). https://doi.org/10.1186/s12870-019-1660-y
19. Ledo A., Fernandes E., Salvador A., Laranjinha J., Barbosa R. M. *In vivo* hydrogen peroxide diffusivity in brain tissue supports volume signaling activity. *Redox Biology*, 2022, vol. 50, art. no. 102250 (9 p.). https://doi.org/10.1016/j.redox.2022.102250
20. Lee C. R., Patel J. C., O'Neill B., Rice M. E. Inhibitory and excitatory neuromodulation by hydrogen peroxide: Translating energetics to information. *Journal of Physiology*, 2015, vol. 593, iss. 16, pp. 3431–3446. https://doi.org/10.1113/jphysiol.2014.273839
21. Lim S., Kang H., Kwon B., Lee J. P., Lee J., Choi K. Zebrafish (*Danio rerio*) as a model organism for screening nephrotoxic chemicals and related mechanisms. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2022, vol. 242, art. no. 113842 (12 p.). https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2022.113842
22. Little A. G., Pamenter M. E., Sitaraman D., Templeman N. M., Willmore W. G., Hedrick M. S., Moyes C. D. Utilizing comparative models in biomedical research. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B, Biochemistry and Molecular Biology*, 2021, vol. 255, art. no. 110593 (12 p.). https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2021.110593
23. Lushchak V. I., Bahnjukova T. V., Storey K. B. Effect of hypoxia on the activity and binding of glycolytic and associated enzymes in sea scorpion tissues. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 1998, vol. 31, iss. 8, pp. 1059–1067. https://doi.org/10.1590/S0100-879X1998000800005
24. Mandic M., Speers-Roesch B., Richards J. G. Hypoxia tolerance in sculpins is associated with high anaerobic enzyme activity in brain but not in liver or muscle. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2013, vol. 86, no. 1, pp. 92–105. https://doi.org/10.1086/667938
25. Mavelli I., Rigo A., Federico R., Ciriolo M. R.,

Rotilio G. Superoxide dismutase, glutathione peroxidase and catalase in developing rat brain. *Biochemical Journal*, 1982, vol. 204, iss. 2, pp. 535–540. https://doi.org/10.1042/bj2040535

26. Mizuno Y., Ohta K. Regional distributions of thiobarbituric acid-reactive products, activities of enzymes regulating the metabolism of oxygen free radicals, and some of the related enzymes in adult and aged rat brains. *Journal of Neurochemistry*, 1986, vol. 46, iss. 5, pp. 1344–1352. https://doi.org/10.1111/j.1471-4159.1986.tb01745.x
27. Mokrousov I. S., Perfilova V. N., Prokofiev I. I., Popova T. A., Vodopyanova E. G., Vasil'eva O. S., Tyurenkov I. N. Effect of a new cyclic derivative of GABA, RGPU-207, on the functions of cardiac and cerebral mitochondria of stressed animals. *Journal of Pharmacy and Pharmacology*, 2019, vol. 71, iss. 7, pp. 1055–1064. https://doi.org/10.1111/jphp.13086
28. Moreno S., Mugnaini E., Cerù M. P. Immunocytochemical localization of catalase in the central nervous system of the rat. *Journal of Histochemistry and Cytochemistry*, 1995, vol. 43, iss. 12, pp. 1253–1267. https://doi.org/10.1177/43.12.8537642
29. Nilsson G. E., Lutz P. L., Jackson T. L. Neurotransmitters and anoxic survival of the brain: A comparison of anoxia-tolerant and anoxia-intolerant vertebrates. *Physiological Zoology*, 1991, vol. 64, iss. 3, pp. 638–652. https://doi.org/10.1086/physzool.64.3.30158198
30. Nilsson G. E., Ostlund-Nilsson S. Does size matter for hypoxia tolerance in fish? *Biological Reviews*, 2008, vol. 83, iss. 2, pp. 173–189. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00038.x
31. Radi A. R., Matkovics B., Gabrielak T. Comparative antioxidant enzyme study in freshwater fish with different types of feeding behaviour. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Comparative Pharmacology*, 1985, vol. 81, iss. 2, pp. 395–399. https://doi.org/10.1016/0742-8413(85)90026-x
32. Sah R., Schwartz-Bloom R. D. Optical imaging reveals elevated intracellular chloride in hippocampal pyramidal neurons after oxidative stress. *Journal of Neuroscience*, 1999, vol. 19, iss. 21, pp. 9209–9217. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.19-21-09209.1999
33. Sah R., Galeffi F., Ahrens R., Jordan G., Schwartz-Bloom R. D. Modulation of the $GABA_A$-gated chloride channel by reactive oxygen species. *Journal of Neurochemistry*, 2002, vol. 80, iss. 3, pp. 383–391. https://doi.org/10.1046/j.0022-3042.2001.00706.x
34. Sies H., Jones D. P. Reactive oxygen species (ROS) as pleiotropic physiological signaling agents. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2020, vol. 21, iss. 7, pp. 363–383. https://doi.org/10.1038/s41580-020-0230-3
35. Soldatov A. A., Andreenko T. I., Kukhareva T. A., Andreeva A. Yu., Kladchenko E. S. Catalase and superoxide dismutase activity in erythrocytes and the methemoglobin level in blood of the black scorpionfish (*Scorpaena porcus*, Linnaeus, 1758) exposed to acute hypoxia. *Russian Journal of Marine Biology*, 2021, vol. 47, iss. 4, pp. 283–289. https://doi.org/10.1134/S106307402104012X
36. Somero G. N., Childress J. J. A violation of the metabolism-size scaling paradigm: Activities of glycolytic enzymes in muscle increase in larger-size fish. *Physiological Zoology*, 1980, vol. 53, no. 3, pp. 322–337. https://doi.org/10.1086/physzool.53.3.30155794
37. Tripathi R. K., Mohindra V., Singh A., Kumar R., Mishra R. M., Jena J. K. Physiological responses to acute experimental hypoxia in the air-breathing Indian catfish, *Clarias batrachus* (Linnaeus, 1758). *Journal of Bioscience*, 2013, vol. 38, iss. 2, pp. 373–383. https://doi.org/10.1007/s12038-013-9304-0
38. Varghese T., Rejish Kumar V. J., Anand G., Dasgupta S., Pal A. K. Dietary GABA enhances hypoxia tolerance of a bottom-dwelling carp, *Cirrhinus mrigala* by modulating HIF-1α, thyroid hormones and metabolic responses. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2020, vol. 46, iss. 1, pp. 199–212. https://doi.org/10.1007/s10695-019-00708-4
39. Vertechy M., Cooper M. B., Ghirardi O., Ramacci M. T. The effect of age on the activity of enzymes of peroxide metabolism in rat brain. *Experimental Gerontology*, 1993, vol. 28, iss. 1, pp. 77–85. https://doi.org/10.1016/0531-5565(93)90022-6
40. Víg E., Nemcsók J. The effects of hypoxia and paraquat on the superoxide dismutase

activity in different organs of carp, *Cyprinus carpio* L. *Journal of Fish Biology*, 1989, vol. 35, iss. 1, pp. 23–25. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb03389.x

41. Virtanen M. A., Uvarov P., Mavrovic M., Poncer J. C., Kaila K. The multifaceted roles of KCC2 in cortical development. *Trends of Neuroscience*, 2021, vol. 44, iss. 5, pp. 378–392. https://doi.org/10.1016/j.tins.2021.01.004
42. Watanabe M., Fukuda A. Development and regulation of chloride homeostasis in the central nervous system. *Frontiers of Cellular Neuroscience*, 2015, vol. 9, art. no. 371 (14 p.). https://doi.org/10.3389/fncel.2015.00371

ВЛИЯНИЕ МИМЕТИКА ГАМК ФЕНИБУТА НА АКТИВНОСТЬ ОКСИДОРЕДУКТАЗ В КОМПАРТМЕНТАХ МОЗГА ВЗРОСЛЫХ И НЕПОЛОВОЗРЕЛЫХ ОСОБЕЙ СКОРПЕНЫ *SCORPAENA PORCUS* LINNAEUS, 1758

Е. Э. Колесникова, И. В. Головина

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

Повышение уровня ГАМК служит выживанию нейронов при гипоксии/аноксии. В процессе онтогенеза ГАМК способна трансформировать свою медиаторную функцию от возбуждающей к тормозной. Изучали активность оксидоредуктаз (МДГ, 1.1.1.37; ЛДГ, 1.1.1.27; каталазы, 1.11.1.6) в отделах мозга — продолговатом мозге (МВ) и переднем, промежуточном и среднем мозге (АВ) — неполовозрелых и взрослых особей морского ерша *Scorpaena porcus* на фоне введения миметика ГАМК фенибута (400 мг·кг$^{-1}$, i. p.). Структуры АВ неполовозрелых особей скорпены характеризовались интенсивностью аэробного метаболизма, сопоставимой с таковой взрослых особей; в то же время в МВ и АВ молоди была отмечена более высокая активность ЛДГ, служащая, по-видимому, повышению выживаемости при низком PO_2. В обеих возрастных группах показатели активности каталазы были несколько выше в МВ, что может быть связано как с интенсивностью окислительного фосфорилирования, так и с устойчивостью к повреждению МВ при гипоксии. При этом активность каталазы в мозге молоди (особенно АВ) была несколько ниже показателей взрослых особей. Фенибут повышал активность МДГ и ЛДГ в компартментах мозга взрослых особей скорпены, что, вероятно, связано с активацией малат-аспартатного шунта, при противоположном тренде к ограничению анаэробного гликолиза в незрелом мозге, особо выраженном в АВ ($p < 0,05$). Одновременно фенибут способствовал увеличению активности каталазы во всех компартментах мозга вне зависимости от возраста скорпены ($p < 0,05$); наибольшей величины активность каталазы достигала в МВ взрослых особей ($p < 0,05$). Предполагается, что контролируемая каталазой продукция H_2O_2 переводит изменения в клеточном метаболизме в значимый физиологический ответ путём воздействия на H_2O_2-чувствительные ионные каналы, которые определяют возбудимость нейронов, и модулирует ГАМКергическую передачу сигналов. Такой механизм может быть задействован при созревании мозга, поддерживать устойчивость мозга к гипоксии и обеспечивать адаптационные процессы неполовозрелых и взрослых особей скорпены.

Ключевые слова: костистые рыбы, мозг, фенибут, ГАМК-рецепторы, оксидоредуктазы

1871
ИнБЮМ – IBSS

Морской биологический журнал
Marine Biological Journal
2025, том 10, № 1, с. 69–84
https://marine-biology.ru

УДК 594.323.2-152.411(262.5)

БРЮХОНОГИЙ МОЛЛЮСК *PATELLA ULYSSIPONENSIS* GMELIN, 1791 (GASTROPODA: PATELLIDAE) НА КАВКАЗСКОМ ШЕЛЬФЕ ЧЁРНОГО МОРЯ: БИОЛОГИЧЕСКАЯ ИНВАЗИЯ ИЛИ ВОССТАНОВЛЕНИЕ НАТИВНОЙ ПОПУЛЯЦИИ?

© 2025 г. **Ж. П. Селифонова[1], М. А. Ренева[2], О. П. Полтаруха[3], А. Л. Боран-Кешишьян[1]**

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

[2]Сочинский национальный парк, Сочи, Российская Федерация

[3]Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация

E-mail: *selifa@mail.ru*

Поступила в редакцию 30.07.2023; после доработки 08.10.2023;
принята к публикации 25.12.2024.

Весной 2023 г. в районе Сочинского порта обнаружена многочисленная популяция, состоящая из взрослых особей брюхоногого моллюска *Patella ulyssiponensis* Gmelin, 1791. *P. ulyssiponensis*, так называемое морское блюдечко, — контуробионт, ползающий съедобный брюхоногий моллюск; он занесён в Красную книгу Чёрного моря, Крыма и Севастополя и до сих пор отсутствует на шельфе Крыма, Украины, Румынии, Болгарии и Турции. На кавказском шельфе моллюска не находили примерно с середины XX в. В работе приведены данные о распространении, морфологической структуре и плотности поселения моллюсков *P. ulyssiponensis*, собранных в районе Сочинского порта в июне 2023 г. По выраженности радиальных рёбер и их объединению в пучки, положению макушки, морфометрии самой раковины, цвету внутренней поверхности раковины, а также цельности или зубчатости перистомы обнаруженный нами вид был отнесён к *P. ulyssiponensis*, который известен в Чёрном море как *Patella tarentina* Salis Marschlins, 1793, *P. caerulea* var. *tenuistriata* Weinkauff, 1880 и *P. pontica* Milaschewitsch, 1914 (syn.). В более ранних работах по Чёрному морю его объединяли с *P. caerulea* Linnaeus, 1758 — эндемиком Средиземного моря. Плотность *P. ulyssiponensis* в районе Сочинского порта достигала 240–320 экз.·м$^{-2}$ и была выше на станции, расположенной на внешней стороне южного мола, чем в районе пляжей. Изученные нами особи были несколько мельче ранее отмеченных в Чёрном море. Максимальная длина раковины в районе исследования достигала 43,0 мм, ширина — 17,3 мм, высота — 20 мм. Особи из района Сочи имели более высокую раковину, чем особи черноморской популяции и популяции из северной части Эгейского моря, что характерно для обитателей уреза воды. Для первого и второго исследованного местообитания отношение высоты раковины к её длине составляло (0,43 ± 0,05) и (0,45 ± 0,07) соответственно. Реинвазия *P. ulyssiponensis* в северо-восточную часть кавказского шельфа могла быть связана с антропогенным переносом судами и с естественным расселением. Это открытие, наряду с другими аспектами, отмеченными в последние годы в экосистеме Чёрного моря, иллюстрирует позитивные изменения в фауне брюхоногих моллюсков кавказского шельфа.

Ключевые слова: *Patella ulyssiponensis*, распространение, морфометрия, плотность, Сочинский порт

С конца 1990-х гг. в разных районах Чёрного моря всё чаще стали появляться редкие виды зоопланктона и зообентоса, исчезнувшие во время сильного загрязнения и эвтрофикации вод бассейна, а также под прессом хищного гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865.

Тенденция к восстановлению морских экосистем на шельфах Крыма и Кавказа в первое десятилетие XXI в. совпадала с аналогичным трендом на северо-западном побережье Украины, Румынии, Болгарии и на черноморском побережье Турции [Арашкевич и др., 2015; Кучерук и др., 2002; Ревков, Болтачева, 2022; Ревков и др., 2019; Селифонова, 2012; Aydın et al., 2021; Filimon, 2020; Todorova et al., 2022 и др.]. Такое явление связывают со сменой фазы эвтрофикации экосистемы Чёрного моря фазой деэвтрофикации и с постепенной тенденцией к восстановлению планктонных и бентосных сообществ [Заика, 2011; Oguz et al., 2008; Yunev et al., 2007]. С 2000-х гг. отмечено не только повышение обилия отдельных популяций ранее редких, краснокнижных нативных видов, но и массовое вселение инвазивных, чужеродных видов, заносимых с балластными водами судов торгового флота [Александров, 2004; Шиганова и др., 2012; Çinar et al., 2021; Seebens et al., 2019; Selifonova, 2018; Selifonova et al., 2021 и др.].

Одним из черноморских видов, исчезнувших или резко сокративших свою численность в период экологического кризиса экосистемы, является брюхоногий моллюск *Patella ulyssiponensis* Gmelin, 1791, так называемое морское блюдечко. Факт его отсутствия в опубликованных материалах и в коллекции моллюсков Сочинского географического общества, собранной в 1960-е гг., свидетельствует о вероятном исчезновении *P. ulyssiponensis* на кавказском шельфе Чёрного моря в середине XX в. Вид считался находящимся на грани вымирания и был занесён в Красную книгу Чёрного моря, Крыма и города Севастополя [Ревков, 2011, 2015; Black Sea Red Data Book, 1999]. По имеющимся данным, этот моллюск до сих пор отсутствует на шельфе Украины, Румынии, Болгарии и Турции. Последний раз *P. ulyssiponensis* обнаружили в Крыму в 2007 г., однако вид не был включён в Красную книгу Краснодарского края [2017]. С 2012–2014 гг. от Лазаревского до Адлера сотрудники Сочинского географического общества Соничева Л. В. и Антонова И. М. периодически находили единичные экземпляры *Patella* spp. [Ренева, 2024]. В 2019–2020 гг. авторы наблюдали развитие моллюска в заметных количествах не только в районе Сочи, но и в Абхазии, на побережье Пицунды и Гудауты. В 2017 г. появилось интернет-сообщение о регистрации *Patella* spp. у побережья Грузии, южнее города Батуми [Куракин, 2023]. Найденные особи были определены автором публикации как *Patella tarentina* Salis Marschlins, 1793, но это название является младшим синонимом *P. ulyssiponensis*. Напомним, что в разных районах турецкого побережья Чёрного моря отмечают другой, средиземноморский вид — *Patella caerulea* Linnaeus, 1758 [Aydın et al., 2021; Çulha et al., 2007; Güngör, Turan, 2019]. В апреле 2023 г. мы обнаружили в районе Сочинского порта многочисленную популяцию моллюсков, предварительно определённых как *P. ulyssiponensis*. В этой связи возникает вопрос: произошла биологическая инвазия средиземноморского вида или идёт процесс восстановления ранее исчезнувшей на кавказском шельфе популяции *P. ulyssiponensis*?

В данной работе уточняется видовая принадлежность и обсуждается распространение брюхоногого моллюска *Patella ulyssiponensis*, обнаруженного в районе Сочинского порта. Приведены данные о морфологической структуре и плотности поселения этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для лабораторного анализа образцы моллюсков *P. ulyssiponensis* были собраны 22 и 26 июня 2023 г. в псевдолиторали на бунах и причальных сооружениях с внешней стороны южного мола Сочинского порта (станция 1) и на волнорезе у пляжа жилого комплекса (ЖК) «Александрийский маяк» (станция 2). Карта-схема района сбора пателлы представлена на рис. 1. Моллюски собраны вручную на глубине менее 1 м с помощью перочинного ножа и рамки 25 × 25 см (в трёхкратной повторности); количество — 144 экз. Собранные образцы в живом состоянии измерены, взвешены и зафиксированы в 70%-ном спирте. Видовая принадлежность брюхоногих моллюсков

определена на основе исследования их морфологии по работам [Голиков, Старобогатов, 1972; Christiaens, 1973]. Названия таксонов приведены в соответствии с современной редакцией WoRMS Editorial Board [2023].

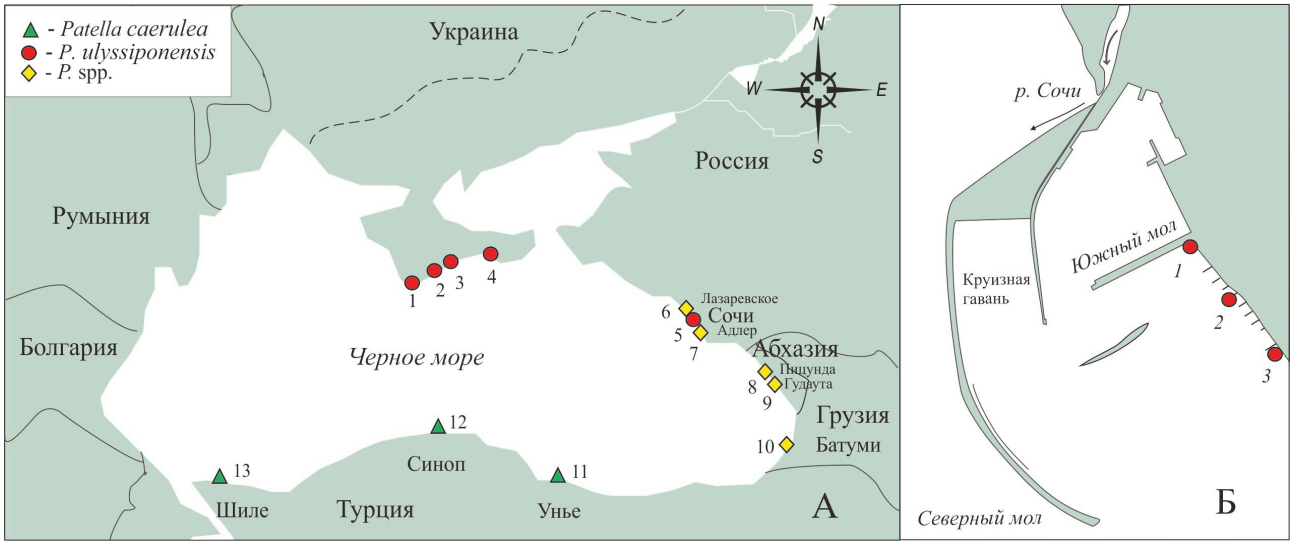


Рис. 1. А — карта-схема обнаружения брюхоногих моллюсков рода *Patella* в Чёрном море. *Patella ulyssiponensis* (●): 1–4 — [Ревков, 2015]; 5 — Селифонова и др. (наши данные). *Patella* spp. (◆): 6, 7 — Соничева Л. В. (Сочинское географическое общество, устное сообщение); 8, 9 — Антонова И. М. (Сочинское географическое общество, устное сообщение); 10 — [Куракин, 2023]. *Patella caerulea* (▲): 11 — [Aydın et al., 2021]; 12 — [Çulha et al., 2007]; 13 — [Güngör, Turan, 2019]. Б — станции обнаружения моллюска (1–3) и отбора проб: 1 — внешняя сторона южного мола Сочинского порта; 2 — волнорез пляжа ЖК «Александрийский маяк»

Fig. 1. A, schematic map of records of gastropods of the genus *Patella* in the Black Sea. *Patella ulyssiponensis* (●): 1–4, [Revkov, 2015]; 5, Selifonova *et al.* (our data). *Patella* spp. (◆): 6, 7, Sonicheva L. V. (Sochi Geographical Society, oral report); 8, 9, Antonova I. M. (Sochi Geographical Society, oral report); 10, [Kurakin, 2023]. *Patella caerulea* (▲): 11, [Aydın et al., 2021]; 12 — [Çulha et al., 2007]; 13 — [Güngör, Turan, 2019]. Б, stations of the mollusc records (1–3) and sampling: 1, outer side of the southern pier of the Sochi port; 2, breakwater near the beach of the “Alexandriisky Mayak” apartment complex

РЕЗУЛЬТАТЫ

Таксономическая, морфологическая и экологическая характеристика моллюсков.

Класс Gastropoda Cuvier, 1795

Подкласс Patellogastropoda Lindberg, 1986

Подсемейство Patelloidea Rafinesque, 1815

Семейство Patellidae Rafinesque, 1815

Род *Patella* Linnaeus, 1758

Patella ulyssiponensis Gmelin, 1791 (рис. 2, 3).

Материал. Ст. 1 — 80 экз., длина раковины 21,4–43,0 мм. Чёрное море, буна, внешняя сторона южного мола Сочинского порта (43.578912° с. ш., 39.717003° в. д.), гладкая бетонная поверхность. Обрастание — водоросли родов *Ulva*, *Cladophora* (Chlorophyta), *Ceramium*, *Polysiphonia* (Rhodophyta) и *Cystoseira* (Phaeophyta); гидроиды (Hydrozoa); седентарные формы полихет рода *Spirorbis* (Polychaeta); усоногие раки *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) (Cirripedia); мшанки (Bryozoa); двустворчатые моллюски *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) (Bivalvia). Мидии в районе трещин и впадин субстрата формировали друзы из некрупных особей (длина не более 20–30 мм). Сборщики — Ренева М. А. и Боран-Кешишьян А. Л. (22.06.2023).



Рис. 2. Поселение брюхоногого моллюска *Patella ulyssiponensis* на бунах Сочинского порта
Fig. 2. Settlement of a gastropod *Patella ulyssiponensis* on the buoys of the Sochi port

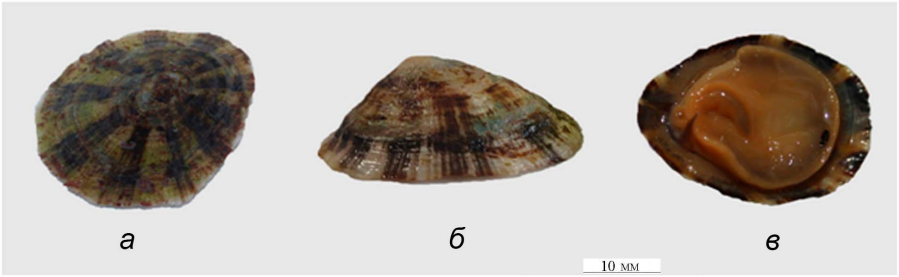


Рис. 3. *Patella ulyssiponensis*: вид сверху (а), сбоку (б), снизу (в)
Fig. 3. *Patella ulyssiponensis*: view from above (а); side view (б); view from below (в)

Ст. 2 — 64 экз., длина раковины 19,1–35,1 мм. Чёрное море, волнорез пляжа ЖК «Александрийский маяк» (43.575430° с. ш., 39.723044° в. д.), гладкая бетонная поверхность. Обрастание — водоросли *U. rigida* (Chlorophyta), *Cystoseira* (Phaeophyta), известковые водоросли *Phymatolithon calcareum* (Pallas) W. H. Adey & D. L. McKibbin ex Woelkering & L. M. Irvine, 1986 (Rhodophyta); гидроиды (Hydrozoa); седентарные многощетинковые черви рода *Spirorbis* (Polychaeta); усоногие раки *A. improvisus* (Cirripedia); мшанки (Bryozoa); мидии *M. galloprovincialis* (Bivalvia); раки-отшельники *Clibanarius erythropus* (Latreille, 1818) (Decapoda). Сборщики — Ренева М. А. и Боран-Кешишьян А. Л. (26.06.2023).

Собранные образцы моллюсков хранятся в коллекциях лаборатории морской биологии и экологии Государственного морского университета имени адмирала Ф. Ф. Ушакова, ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» (отдел экологии бентоса) и Сочинского географического общества.

Голова и головные щупальца *P. ulyssiponensis* полупрозрачные, окрашены в белый цвет, буккальный диск жёлтый. Нога овально-грушевидной формы, оранжевого цвета, у более мелких особей обычно окрашена бледнее. Край мантии полупрозрачный, обычно темнее тела, окрашен в желтовато-белый цвет.

По краю мантии располагались чередуясь белого или желтоватого цвета длинные и короткие щупальца. При этом у живого моллюска край мантии мог немного выступать за пределы раковины. Часто передний конец раковины исследованных пателл был несколько у́же заднего. Верхушка раковины имела центральное положение или была несколько смещена вперёд.

С внешней стороны раковина слегка ребристая. Край раковины неровный, часто зубчатый. С внутренней стороны раковина окрашена в молочно-белый цвет, иногда с голубоватым оттенком, а также с крупными пятнами жёлто-оранжевого цвета.

Для идентификации обнаруженных моллюсков мы использовали классическую работу, посвящённую ревизии рода *Patella* [Christiaens, 1973]. Отмеченные в ней диагностические признаки нашли подтверждение и в последующих исследованиях. Так, для экземпляров из прибрежных вод Алжира [Beldi et al., 2012] главные отличия между *P. caerulea* и *P. ulyssiponensis* были связаны со строением раковины, окраской подошвы ноги и длиной радулы. У *P. caerulea* раковина более тонкая, более округлая, характеризуется наличием несколько эксцентрической вершины и изнутри окрашена в переливчатый голубовато-серый цвет. У *P. ulyssiponensis* раковина более толстая, более вытянутая, её вершина имеет центральное расположение, изнутри окрашена в фарфорово-белый цвет со слабо выраженными голубыми отблесками. Также *P. caerulea* характеризуется серой подошвой ноги и длинной радулой, составляющей около 1,5 длины раковины. Для *P. ulyssiponensis* характерны окраска подошвы ноги в жёлто-оранжевый цвет и наличие короткой радулы, примерно равной раковине по длине [Beldi et al., 2012]. Впрочем, как указывают другие исследователи [Christiaens, 1973; Fischer-Piette, 1935; Öztürk, Ergen, 1999], различия в относительной длине радулы между двумя обсуждаемыми видами не столь велики. Данный признак настолько вариабелен, что использовать его в качестве идентификационного невозможно.

Эти данные хорошо согласуются с результатами исследования представителей рода *Patella* из прибрежных вод Тирренского моря [Cretella et al., 1994], в котором большое внимание уделено строению мягких частей тела. Согласно этой работе, *P. caerulea* характеризуется наличием головы серого цвета с тёмно-серыми головными щупальцами и буккальным диском кремового цвета. Подошва ноги по краю окрашена в тёмно-серый цвет, иногда с голубоватым оттенком; центральная часть имеет кремовый оттенок. Щупальца по бокам тела у *P. caerulea* бывают длинными, короткими и средней длины, причём между 2 длинными располагается группа из 5–8 чередующихся средних и коротких щупалец. Для *P. ulyssiponensis* характерна белая окраска головы, беловатые головные щупальца и жёлтый буккальный диск. Подошва ноги равномерно окрашена в абрикосовый, жёлтый или кремовый цвет. По бокам тела имеются только длинные и короткие щупальца, которые располагаются чередуясь. Результаты проведённого в рамках этой, а также более ранней работы [Sella et al., 1989] сравнительного исследования белков методом гель-электрофореза тоже не позволяют сомневаться в том, что *P. caerulea* и *P. ulyssiponensis* представляют собой близкие, но отдельные виды.

Изученные особи по выраженности радиальных рёбер и их объединению в пучки, положению макушки раковины, её морфометрии и цвету внутренней поверхности, цельности или зубчатости перистомы, окраске мягких тканей, а также строению боковых щупалец нами были отнесены к виду *P. ulyssiponensis*. Главные его отличия от *P. caerulea* связаны со строением раковины и с окраской подошвы ноги. Как уже отмечено выше, у *P. caerulea* раковина более тонкая, более округлая, характеризуется наличием несколько эксцентрической вершины и изнутри окрашена в переливчатый голубовато-серый цвет. У *P. ulyssiponensis* раковина более толстая, более вытянутая, её вершина имеет центральное расположение, изнутри окрашена в фарфорово-белый цвет со слабо выраженными голубыми отблесками. Подошва ноги *P. caerulea* окрашена в серый цвет. Для *P. ulyssiponensis* характерна окраска подошвы ноги в жёлто-оранжевый цвет [Beldi et al., 2012]. Что касается других видов рода *Patella*, то *Patella rustica* Linnaeus, 1758 характеризуется тёмной окраской внутренней части раковины, а также коричневым цветом подошвы ноги, что отличает её от обсуждаемого вида [Beldi et al., 2012]. *Patella vulgata* Linnaeus, 1758 похожа на *P. ulyssiponensis* жёлтым цветом подошвы ноги (впрочем, цвет у неё может быть и серым), но отличается серой наружной и жёлто-оранжевой внутренней окраской раковины [Beldi et al., 2012]. *Patella ferruginea* Gmelin, 1791 также сходна с *P. ulyssiponensis* жёлто-оранжевым цветом подошвы

ноги, но у неё обычно имеется серая окантовка по краю подошвы. Кроме того, у *P. ferruginea* по краю мантии располагаются щупальца трёх видов — длинные, средние и короткие. Длинные щупальца расположены как бы в продолжении радиальных рёбер. Между длинными щупальцами располагается группа из 9–13 средних и коротких щупалец, которые обычно чередуются [Cretella et al., 1994]. Напомним, что у *P. ulyssiponensis* по краям мантии располагаются чередующиеся длинные и короткие щупальца. *Patella depressa* Pennant, 1777 отличается от *P. ulyssiponensis* серо-чёрным цветом подошвы ноги, а также оранжевой или коричневой окраской внутренней части раковины [Beldi et al., 2012].

Морфометрическая структура популяции. Раковина *P. ulyssiponensis* из района Сочинского порта колпачковидная, довольно толстая, с заострённой верхушкой, овальная, реже округлая. Раковина имела чётко выраженные кольца роста. Если судить по ним, можно заключить, что возраст моллюсков колебался от 1 до 5 лет. Её длина варьировала в диапазоне 19,1–43,0 мм, ширина — 15,2–43,0 мм, высота — 7,0–20,0 мм. Отношение высоты раковины к её длине составляло для первого и второго исследованного местообитания (0,43 ± 0,05) и (0,45 ± 0,07) соответственно. В среднем особи *P. ulyssiponensis* были несколько крупнее в районе Сочинского порта. Более подробные сведения о морфометрии изученных особей приведены в табл. 1.

Таблица 1. Морфометрическая структура популяции *Patella ulyssiponensis* (n = 144) в районе порта Сочи

Table 1. Morphometric structure of *Patella ulyssiponensis* population (n = 144) in the Sochi port area

Параметр	Станция 1, внешняя сторона южного мола порта Сочи	Станция 2, волнорез с платформой у пляжа ЖК «Александрийский маяк»
Длина, мм*	34,4 ± 1,1	26,9 ± 0,5
Min	21,4	19,1
Max	43,0	35,1
Ширина, мм*	27,9 ± 1,2	21,7 ± 0,5
Min	15,2	17,3
Max	43,0	29,1
Высота, мм*	14,5 ± 0,6	12,2 ± 0,3
Min	7,0	8,1
Max	18,1	20,0
Высота/длина*	0,43 ± 0,05	0,45 ± 0,07
Min	0,33	0,35
Max	0,53	0,62
Вес, г*	5,99 ± 0,5	3,68 ± 0,28
Min	0,9	1,1
Max	10,06	6,67

Примечание: * — указано среднее значение ± стандартное отклонение.

Note: *, mean ± standard deviation is indicated.

Плотность поселения популяции и весовые характеристики вида. Плотность поселения *P. ulyssiponensis* колебалась от 240 до 320 экз.·м$^{-2}$, в среднем составляя (260 ± 75,7) экз.·м$^{-2}$, вес моллюска — от 3,68 до 5,99 г·м$^{-2}$, в среднем (4,8 ± 0,3) г·м$^{-2}$. Плотность поселения моллюска была выше на ст. 1, расположенной на внешней стороне южного мола Сочинского порта.

ОБСУЖДЕНИЕ

Следует ли считать, что произошла биологическая инвазия средиземноморского вида или речь идёт о процессе восстановления нативной черноморской популяции? Для ответа на этот вопрос рассмотрим таксономический статус морского блюдечка из Чёрного и Средиземного

морей. В литературе существуют разные точки зрения на происхождение вида. Обзор имеющихся сведений, дополненный литературными данными по биологии *P. ulyssiponensis*, приводим ниже.

Моллюск *Patella ulyssiponensis* (*P. tarentina* Salis Marschlins, 1793; *P. caerulea* var. *tenuistriata* Weinkauff, 1880 [Остроумов, 1983]; *P. pontica* Milaschewitsch, 1914; *P. caerulea pontica* Milaschewitsch, 1916 [Ильина, 1966]) относится к классу Gastropoda, семейству Patellidae (морские блюдечки) [Голиков, Старобогатов, 1972; Кантор, Сысоев, 2006; Милашевич, 1916; WoRMS, 2023] (см. рис. 3).

Согласно классической сводке по фауне Чёрного и Азовского морей [Голиков, Старобогатов, 1972], в Чёрном море обитали два вида рода *Patella* — *P. ferruginea* и *P. tarentina*. Последний вид, по мнению авторов сводки, близок к *P. caerulea* и проникал, помимо Чёрного моря, в Азовское. При этом, по утверждению исследователей, *P. caerulea* не встречался в Чёрном море, даже в прибосфорском районе, тогда как в Средиземном море, а также вдоль атлантического побережья Европы на север до Англии обитают и *P. tarentina*, и *P. caerulea*. Кроме того, есть пояснение, что *P. ferruginea* не был отмечен в Чёрном море на протяжении последних 50 лет. Следует подчеркнуть, что в монографии, посвящённой моллюскам Азовского моря [Анистратенко и др., 2011], род *Patella* не указан.

Совершенно по-другому рассмотрено биологическое разнообразие черноморских представителей рода *Patella* в более поздней монографии, посвящённой брюхоногим моллюскам Чёрного моря [Чухчин, 1984]. Согласно мнению этого автора, в Чёрном море обитал единственный (причём крайне изменчивый) вид — *P. caerulea*, являющийся к тому же эндемиком Средиземного моря.

Согласно каталогу моллюсков России и сопредельных стран [Кантор, Сысоев, 2006], в Чёрном море известно три вида рода *Patella* — *P. caerulea*, *P. ferruginea* и *P. ulyssiponensis*. При этом последний вид рассмотрен в качестве синонима *P. tarentina* и указан также для Азовского моря. Кроме того, есть пояснение, что *P. ferruginea* в Чёрном море, вероятно, вымер.

Обитание *P. ulyssiponensis* в Чёрном море отмечено не только отечественными, но и зарубежными авторами [Katsanevakis et al., 2008]. В одной из недавних публикаций [Gomes et al., 2021] на основе генетических и биогеографических исследований доказано, что *P. aspera* Röding, 1798 — синоним *P. ulyssiponensis*, хотя в международной базе данных WoRMS эти виды рассмотрены как отдельные. Согласно WoRMS [2023], *P. tarentina*, *P. caerulea* var. *tenuistriata* и *P. pontica* являются синонимами *P. ulyssiponensis*. Последний вид, наряду с *P. caerulea* и *P. ferruginea*, рассматривается как самостоятельный и валидный. Между тем, как указано выше, ранее *P. ulyssiponensis* объединяли с крайне изменчивым видом *P. caerulea* — эндемиком Средиземного моря [Чухчин, 1984]. Таким образом, в настоящее время предположение о самостоятельности *P. ulyssiponensis* и об обитании данного вида в Чёрном море может считаться доказанным.

Анализ морфометрической структуры моллюсков имеет большое значение для их систематики. Исследованные нами особи были в целом несколько мельче, но имели более высокую раковину, чем гидробионты черноморской популяции и популяции из северной части Эгейского моря (залив Сарос), где средняя длина раковины *P. ulyssiponensis* составляла 36,4 мм (максимальная достигала 48,6 мм) при средней ширине раковины 28,9 мм и её средней высоте 9,5 мм [Öztürk, Ergen, 1999]. Согласно работе [Голиков, Старобогатов, 1972], длина черноморских моллюсков может достигать 45,0 мм, ширина — 30,0 мм, высота — 14,0 мм. Более сильная приплюснутость раковин у средиземноморских представителей рода *Patella*, чем у особей черноморских популяций тех же видов, известна давно и характерна для пателл, обитающих у уреза воды [Чухчин, 1984]. Таким образом, черноморские особи *P. ulyssiponensis* имеют некоторые морфологические

отличия от представителей этого вида из Средиземного моря. При этом остаётся открытым вопрос, следует ли рассматривать эти различия как проявление внутривидовой изменчивости или целесообразно выделить черноморские популяции *P. ulyssiponensis* в отдельный подвид либо даже вид.

Нам не удалось найти в литературе данные по размножению и развитию *P. ulyssiponensis*, но на основании того, что известно про *P. caerulea* [Чухчин, 1984; Aydın et al., 2021; Ferranti et al., 2018; Wanninger et al., 1999a, b], можно предположить, что *P. ulyssiponensis* также является многолетним полицикличным видом с протерандрическим гермафродитизмом и имеет короткую планктонную личиночную стадию. У этого вида, как и у *P. caerulea*, размножение происходит, вероятно, осенью (в октябре и ноябре).

Как и другие представители этого рода, *P. ulyssiponensis* может питаться, соскабливая бактериально-водорослевые плёнки со скал. Также, как отмечено в литературе [Ayas, 2010; Silva et al., 2008], эти животные используют в пищу многоклеточные зелёные водоросли, в частности *Ulva lactuca* Linnaeus, 1753. Считается, что основу питания *P. ulyssiponensis* составляют красные известковые водоросли, в основном *Ellisolandia elongata* (J. Ellis et Solander) K. R. Hind et G. W. Saunders, 2013, которая чаще упоминается в литературе под своим старым названием, *Corallina elongata* J. Ellis et Solander, 1786. Именно пигменты красных известковых водорослей могут придавать внутренним слоям раковины *P. ulyssiponensis* оранжевый оттенок. В литературе отмечено [Branch, 1981; Katsanevakis et al., 2008], что *P. ulyssiponensis* является территориальным видом. Взрослые особи после кормовых экскурсий всегда стремятся вернуться на привычное место, в котором может образоваться глубокий рубец из-за локального разрушения покрывающих субстрат мягких известковых водорослей. Однако исследования, проведённые M. Seabra *et al.* [2019], не подтвердили гипотезу об усиленном заселении личинок *P. ulyssiponensis* на субстрат из красных известковых водорослей. Интенсивность заселения личинок, выращенных в лабораторных условиях, была сходной с интенсивностью заселения на бетонные и каменные поверхности. Указанные особенности биологии позволяют считать практически невозможным переселение взрослых особей *P. ulyssiponensis* с поверхности скал на борта или днища судов и последующий их перенос в другие районы. С другой стороны, нельзя исключить оседание личинок данного вида на подводные части судов, где они могут вырасти, достичь половой зрелости и выбросить оплодотворённые яйца в воду, что может привести к заселению *P. ulyssiponensis* новых акваторий.

Что касается экологии переднежаберных моллюсков с коротким пелагическим существованием, таких как *P. ulyssiponensis*, то следует отметить: представители рода *Patella* — контуробионты, ползающие брюхоногие моллюски, обитатели сообществ с твёрдым субстратом в срединно-литоральной, верхней инфралиторальной и отчасти супралиторальной зонах восточноатлантического и средиземноморского побережий в умеренных широтах [Vafidis et al., 2020]. *P. ulyssiponensis* обитает на скалистых берегах с уровнем волнения по шкале Бофорта от 1 до 4–5 [Ballantine, 1961], где мутность воды не препятствует росту водорослей. Вид распространён на открытых или полуоткрытых побережьях; в закрытых бухтах его численность падает. Основной ограничивающий фактор для моллюсков — загрязнение прибрежных вод, особенно токсичными поверхностно-активными веществами, включая нефть [Black Sea Red Data Book, 1999]. Антропогенное давление растёт и всё сильнее воздействует на прибрежную среду, изменяя места обитания и структуру популяций моллюсков рода *Patella*. В районе Сочинского порта поселение *P. ulyssiponensis* располагалось на гладких бетонных поверхностях (на буне и тетраподах), главным образом обросших зелёными, красными и бурыми водорослями, а также устрицами и мидиями. Красная известковая водоросль, с которой связывают основное местообитание вида, была обнаружена единично на волнорезе у пляжа ЖК «Александрийский маяк» (ст. 2).

Отметим, что внешняя сторона южного мола (ст. 1), где численность популяции была выше, имеет хороший водообмен с открытой частью моря и характеризуется прозрачностью воды до дна. Эта станция значительно удалена от более загрязнённой полузакрытой портовой акватории с низкой прозрачностью воды (до 1–2 м) и с илистыми чёрными донными осадками с сильным запахом сероводорода (см. рис. 1). Улучшение условий местообитания на сочинском побережье привело к распространению *P. ulyssiponensis* в регионе.

Появление популяции этого вида на кавказском шельфе можно объяснить оздоровлением экосистемы Чёрного моря после периода эвтрофикации, снижением пресса планктонных (гребневиков *M. leidyi*) и донных хищников, в частности сокращением и измельчением популяции рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), а также меняющимися климатическими условиями [Арашкевич и др., 2015; Переладов, 2013; Саенко, Марушко, 2018]. Анализ литературных источников позволяет предполагать, что в настоящее время также наблюдается тенденция к восстановлению популяции пателл в южной части Чёрного моря (на турецком побережье) [Aydın et al., 2021; Güngör, Turan, 2019].

Возможные пути расселения *Patella ulyssiponensis* в Чёрном море. В настоящее время в разных районах турецкого побережья Чёрного моря зарегистрирован вид *P. caerulea* [Aydın et al., 2021; Çulha et al., 2007; Güngör, Turan, 2019]. Для него был выполнен генетический и морфологический анализ, были изучены его репродуктивные функции [Aydın et al., 2021; Güngör, Turan, 2019]. Сравнительный ДНК-анализ выявил близкие гаплотипы у особей *P. caerulea*, обитающих на турецком побережье в районе порта Шиле и в Мраморном море. По данным авторов [Güngör, Turan, 2019], наибольшая дивергенция определена между популяциями из Чёрного моря и из Средиземного. В морях Средиземноморья отмечено пять видов рода *Patella* — *P. caerulea*, *P. rustica*, *P. ulyssiponensis*, *P. ferruginea* и *P. depressa*; из них только *P. caerulea* является эндемичным видом [Mauro et al., 2003]. Исследованный нами брюхоногий моллюск *P. ulyssiponensis* имеет существенные морфологические отличия от других видов пателл, обитающих в Средиземном море, о чём было сказано выше. Можем предположить с учётом вышеизложенного, что между популяциями *P. ulyssiponensis* из Чёрного и Средиземного морей также может быть значительная генетическая дивергенция.

Остаётся загадкой, каки́м образом *P. ulyssiponensis* мог попасть в северо-восточную часть кавказского шельфа, если на турецком побережье Чёрного моря он не зарегистрирован. Напомним, что факт отсутствия этого вида в опубликованных материалах и в коллекции моллюсков Сочинского географического общества, собранной в 1960-е гг., свидетельствует о вероятном его исчезновении на кавказском шельфе Чёрного моря в середине XX в. Летние бентосные съёмки с использованием легководолазной техники были проведены сотрудниками Государственного морского университета имени адмирала Ф. Ф. Ушакова в районе Сочинского порта, волнорезов Хосты и мыса Видного в 2012–2013 гг., а в Сухумском порту — в 2016–2017 гг. [Selifonova, 2018; Selifonova, Bartsits, 2018; Selifonova et al., 2019]. *Patella ulyssiponensis* в обрастании причалов, волнорезов, скал и камней отсутствовала. Начиная с 2012–2014 гг., как отмечено выше, от Лазаревского до Адлера сотрудники Сочинского географического общества регистрировали единичные экземпляры *Patella* spp. (Соничева Л. В. и Антонова И. М., устные сообщения). В 2019–2020 гг. авторы наблюдали развитие моллюска в заметных количествах не только в районе Сочи, но и в Абхазии, на побережье у Пицунды и Гудауты. Если судить по возрасту *P. ulyssiponensis*, установленному нами по его раковинам, можно заключить, что вид расселялся по всему сочинскому побережью от Адлера до Лазаревского примерно с 2017–2018 гг. У побережья Грузии, южнее города Батуми, моллюск *Patella* spp. зафиксирован в 2017 г. [Куракин, 2023].

Рассмотрим возможные пути расселения (векторы интродукции) вида в шельфовой зоне кавказского побережья Чёрного моря.

Один из них (с учётом обнаружения на турецком побережье Чёрного моря *P. caerulea*) — это реинвазия *P. ulyssiponensis* из Средиземного моря. Вероятно, такой перенос морского блюдечка произошёл аналогично переносу брюхоногого моллюска *R. venosa*. Согласно общеизвестной гипотезе, рапана была завезена в Чёрное море в 1940-х гг. судном, на днище которого была прикреплена кладка её яиц. Однако предполагают и другой способ её интродукции — в замкнутом объёме судовых балластных вод [Переладов, 2013]. Как и в случае с рапаной, после интродукции *P. ulyssiponensis* в Чёрное море в новых условиях обитания можно допустить увеличение изменчивости её морфологических и биологических характеристик в зависимости от экологических условий существования.

Мы не отвергаем гипотезу переноса морского блюдечка в обрастании корпусов пластиковых судов типа яхт и лодок. Взрослую особь этого гидробионта могли транспортировать пассажирские суда при условии, что моллюск присосался к подводной части корпуса. В Сочи располагается самый большой на Чёрном море пассажирский порт. Его специализация — пассажирские перевозки в черноморские и средиземноморские страны и республики: в Абхазию, Грузию, Турцию и Египет (до недавнего времени также на Кипр, в Грецию и Израиль). Порт объединяет морской порт в городе Сочи, восемь морских терминалов (Имеретинка, Адлер, Кургородок, Хоста, Мацеста, Дагомыс, Лоо и Лазаревское) и грузовой район морского порта Сочи Имеретинский в устье реки Мзымта. В литературе описан только один случай интродукции (до сих пор единственный), произошедший в районе глубоководного океанского торгового порта Синиш на атлантическом побережье Португалии [Seabra et al., 2008]. В 2005 г. там была проверена гипотеза о различных моделях расселения моллюсков рода *Patella* на естественный каменистый береговой субстрат за пределами порта и в искусственные приливные бассейны внутри порта. Экспериментально выявлено, что плотность осевших личинок была самой высокой на пластике (ПВХ-панель). Некоторые исследователи описывают случаи интродукции морского блюдечка далеко за пределы морских бассейнов. Окатанная по озёрному типу раковина *P. ulyssiponensis* возрастом 4–5 лет была выброшена после шторма на пустынный берег реки Волги осенью 2022 г. (Куйбышевское водохранилище, город Ульяновск) [Артемьева, Семенов, 2022]. Как полагают авторы, моллюск мог быть занесён на корпусе судов смешанного плавания (река — море), которые курсируют по водной системе Волга — Дон — Азовское море — Чёрное море — Средиземное море.

Существует и другой вектор распространения вида *P. ulyssiponensis* — перенос личинок с вдольбереговым течением и с балластными водами торговых судов. Однако и его можно подвергнуть сомнению из-за наличия у морских блюдечек лецитрофной личинки с короткой фазой развития. Наиболее вероятно, что моллюск попал на кавказский шельф Чёрного моря во взрослом состоянии в замкнутом объёме морской балластной воды с судами, перевозившими в годы строительства объектов Олимпийского парка и позже (2010–2022 гг.) контейнеры и сыпучие грузы через грузовой район морского порта Сочи Имеретинский. Основное черноморское течение у берегов Кавказа идёт с востока на запад, поэтому *P. ulyssiponensis* впоследствии мог расселиться по всему побережью города Сочи. Между Сочи и Абхазией (Сухум и Гагра) в летний сезон курсируют катамараны, теплоходы и прогулочные катера. В этой связи возникает вопрос: каковы возможные пределы дальнейшего расширения ареала морского блюдечка в Чёрном море?

Несмотря на наличие указанных выше диагностических ключей, идентификация *P. ulyssiponensis* на основании морфологических признаков считается весьма затруднительной, а сами признаки не являются надёжными для определения представителей рода. Это факт побуждает шире использовать молекулярно-генетические методы [Sanna et al., 2012], применение которых позволило подтвердить самостоятельность видов *P. caerulea* и *P. ulyssiponensis* путём сравнения митохондриальных ДНК [Sá-Pinto et al., 2005]. Также эти два вида различаются формой и числом хромосом: у *P. ulyssiponensis* в гаплоидном наборе их 8, а у *P. caerulea* — 9 [Petraccioli et al., 2010].

Учитывая выраженную морфологическую изменчивость *P. ulyssiponensis* в Чёрном и Средиземном морях, следует заключить, что лишь более детальный генетический анализ *P. ulyssiponensis* поможет, вероятно, ответить на вопрос о таксономическом статусе данного моллюска и понять, вид это, подвид, экоморфа или случай индивидуальной изменчивости.

Выводы. На основании литературного анализа морфологических особенностей черноморских и средиземноморских пателл, их биологии и экологии, а также анализа собственных материалов, собранных в июне 2023 г., мы приходим к выводу, что многочисленная популяция, обнаруженная в районе Сочинского порта, относится к виду *Patella ulyssiponensis*.

Мы полагаем, что появление *P. ulyssiponensis* в северо-восточной части кавказского шельфа было связано с антропогенным переносом судами и с последующим естественным расселением вида по региону. Тем не менее нельзя отвергать и возможность естественного восстановления его популяции, ранее существовавшей здесь. Имеющиеся данные не позволяют сделать обоснованный выбор между двумя этими предположениями. Точный ответ об источниках появления *P. ulyssiponensis* могут дать только сравнительно-генетические исследования видов пателл, обитающих на кавказском и турецком побережьях Чёрного моря. Появление *P. ulyssiponensis* в заметном количестве на кавказском шельфе можно объяснить оздоровлением экосистемы Чёрного моря после периода эвтрофикации, снижением пресса планктонных (гребневиков *Mnemiopsis leidyi*) и донных хищников, в частности сокращением и измельчением популяции рапаны *Rapana venosa*, а также меняющимися климатическими условиями.

Несмотря на наметившуюся тенденцию к восстановлению популяции *P. ulyssiponensis* в одном регионе (на кавказском побережье Чёрного моря в районе Сочинского порта), в других черноморских регионах (Крым, Украина, Болгария и Румыния) проявляются отдалённые экологические последствия угнетения этого вида. Там представители рода *Patella* до сих пор считаются редкими, краснокнижными видами. Охранный статус *P. ulyssiponensis* и его отсутствие в ряде прибрежных акваторий Чёрного моря пока не позволяют рассматривать этот вид в качестве объекта промысла.

Вместе с тем эта находка, наряду с другими аспектами, отмеченными в последние годы, иллюстрирует позитивные изменения в фауне брюхоногих моллюсков в кавказских водах Чёрного моря.

Благодарность. Авторы выражают искреннюю признательность к. б. н. Ревкову Николаю Константиновичу (ФИЦ ИнБЮМ) за помощь в определении вида и анонимным рецензентам — за конструктивную критику рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Александров Б. Г. Проблема переноса водных организмов судами и некоторые подходы к оценке риска новых инвазий. *Морской экологический журнал*. 2004. Т. 3, № 1. С. 5–17. [Alexandrov B. G. Problem of aquatic organisms transportation by ships and some approaches for risk assessment of the new invasions. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2004, vol. 3, no. 1, pp. 5–17. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/729
2. Анистратенко В. В., Халиман И. А., Анистратенко О. Ю. *Моллюски Азовского моря*. Киев : Наукова думка, 2011. 173 с. [Anistratenko V. V., Khaliman I. A., Anistratenko O. Yu. *Mollyuski Azovskogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 2011, 173 p. (in Russ.)]
3. Арашкевич Е. Г., Луппова Н. Е., Никишина А. Б., Паутова Л. А., Часовников В. К., Дриц А. В., Подымов О. И., Романова Н. Д., Станичная Р. Р., Зацепин А. Г., Куклев С. Б., Флинт М. В. Судовой экологический мониторинг в шельфовой зоне Чёрного моря: оценка современного состояния пелагической экосистемы // *Океанология*. 2015. Т. 55, № 6. С. 964–970. [Arashkevich E. G., Louppova N. E., Nikishina A. B., Pautova L. A., Chasovnikov V. K., Drits A. V., Podymov O. I., Romanova N. D., Stanichnaya R. R.,

Zatsepin A. G., Kuklev S. B., Flint M. V. Marine environmental monitoring in the shelf zone of the Black Sea: Assessment of the current state of the pelagic ecosystem. *Okeanologiya*, 2015, vol. 55, no. 6, pp. 964–970. (in Russ.)]. https://doi.org/10.7868/S0030157415060015

4. Артемьева Е. А., Семенов Д. Ю. Находка улитки морское блюдечко *Patella ulyssiponensis* (Mollusca: Gastropoda: Patellidae) в городе Ульяновске // *Природа Симбирского Поволжья* : сборник научных трудов. Ульяновск : УлГПУ имени И. Н. Ульянова, 2022. Вып. 23. С. 53–58. [Artemyeva E. A., Semenov D. Yu. Nakhodka ulitki morskoe blyudechko *Patella ulyssiponensis* (Mollusca: Gastropoda: Patellidae) v gorode Ul'yanovske. In: *Priroda Simbirskogo Povolzh'ya* : sbornik nauchnykh trudov. Ulyanovsk : UlGPU imeni I. N. Ul'yanova, 2022, vol. 23, pp. 53–58. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/ihyzhu
5. Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. Класс брюхоногие моллюски – Gastropoda // *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. С. 65–166. [Golikov A. N., Starobogatov Ya. I. Klass bryukhonogiye mollyuski – Gastropoda. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Vol. 3 : *Svobodnozhivushchie bespozvonochnye. Chlenistonogie (krome rakoobraznykh), mollyuski, iglokozhie, shchetinkochelyustnye, khordovye* / V. A. Vodyanitsky (Ed.). Kyiv : Naukova dumka, 1972, pp. 65–166. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/6078
6. Заика В. Е. Де-эвтрофикация Чёрного моря и влияние климатических осцилляций // *Состояние экосистемы шельфовой зоны Чёрного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия* : сборник статей, посвящ. 90-летию Новороссийской морской биологической станции имени проф. В. М. Арнольди. Краснодар, 2011. С. 88–93. [Zaika V. E. De-evtrofikatsiya Chernogo morya i vliyanie klimaticheskikh ostsillyatsii. In: *Sostoyanie ekosistemy shel'fovoi zony Chernogo i Azovskogo morei v usloviyakh antropogennogo vozdeistviya* : sbornik statei, posvyashch. 90-letiyu Novorossiiskoi morskoi biologicheskoi stantsii imeni prof. V. M. Arnol'di. Krasnodar, 2011, pp. 88–93. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/iknemc
7. Ильина Л. Б. *История гастропод Чёрного моря.* Москва : Наука, 1966. 245 с. (Труды Палеонтологического института ; т. 110). [Il'ina L. B. *Istoriya gastropod Chernogo morya.* Moscow : Nauka, 1966, 245 p. (Trudy Paleontologicheskogo instituta ; vol. 110). (in Russ.)]
8. Кантор Ю. И., Сысоев А. В. *Морские и солоноватоводные брюхоногие моллюски России и сопредельных стран* : иллюстрированный каталог. Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2006. 371 с. [Kantor Yu. I., Sysoev A. V. *Marine and Brackish Water Gastropoda of Russia and Adjacent Countries* : an illustrated catalogue. Moscow : KMK Scientific Press Ltd., 2006, 371 p. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/qkptqd
9. *Красная книга Краснодарского края. Животные* / отв. ред. А. С. Замотайлов, Ю. В. Лохман, Б. И. Вольфов ; 3-е изд. Краснодар : Администрация Краснодарского края, 2017. 720 с. [*Red Data Book of Krasnodar Territory. Animals* / A. S. Zamotailov, Yu. V. Lokhman, B. I. Volfov (Eds) ; the 3rd ed. Krasnodar : Administratsiya Krasnodarskogo kraya, 2017, 720 p. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/yjmamu
10. Куракин Александр. *Пателла черноморская (Patella tarentina).* [Kurakin Aleksandr. *Patella chernomorskaya (Patella tarentina).* (in Russ.)]. URL: https://www.youtube.com/watch?v=OGkpxu5lHe8 [accessed: 28.07.2023].
11. Кучерук Н. В., Басин А. Б., Котов А. В., Чикина М. В. Макрозообентос рыхлых грунтов северо-кавказского побережья Чёрного моря: многолетняя динамика сообществ // *Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря* / под ред. А. Г. Зацепина, М. В. Флинта. Москва : Наука, 2002. С. 289–297. [Kucheruk N. V., Basin A. B., Kotov A. V., Chikina M. V. Macrobenthos of crumbly sediments of the Black Sea Caucasian coast: Long term dynamics of the communities. In: *Multi-Disciplinary Investigations of the North-Eastern Part of the Black Sea* / A. G. Zatsepin, M. V. Flint (Eds). Moscow : Nauka, 2002, pp. 289–297. (in Russ.)]
12. Милашевич К. О. *Фауна России и сопредельных стран* : в 6 т. Т. 1. *Моллюски русских морей : Моллюски Чёрного и Азовского морей.* Петроград : Типография Императорской академии

наук, 1916. 312 с. [Milaschewitsch K. O. *Fauna Rossii i sopredel'nykh stran* : in 6 vols. Vol. 1. *Mollyuski russkikh morei : Mollyuski Chernogo i Azovskogo morei.* Petrograd : Tipografiya Imperatorskoi akademii nauk, 1916, 312 p. (in Russ.)]

13. Остроумов А. А. *Поездка на Босфор, совершённая по поручению Академии наук : чит. в заседании физ.-мат. отд-ния 20 янв. 1893 г.* Санкт-Петербург : Типография Императорской академии наук, 1893. 55 с. [Ostroumov A. A. *Poezdka na Bosfor, sovershennaya po poruchenіyu Akademii nauk : chit. v zasedanii fiz.-mat. otd-niya 20 yanv. 1893 g.* Saint Petersburg : Tipografiya Imperatorskoi akademii nauk, 1893, 55 p. (in Russ.)]
14. Переладов М. В. Современное состояние популяции и особенности биологии рапаны (*Rapana venosa*) в северо-восточной части Чёрного моря // *Труды ВНИРО.* 2013. Т. 150. С. 8–20. [Pereladov M. V. Modern status and biological aspects of veined rapa whelk (*Rapana venosa*) in the North-East Black Sea. *Trudy VNIRO*, 2013, vol. 150, pp. 8–20. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/tfsjnf
15. Ревков Н. К. Макрозообентос украинского шельфа Чёрного моря // *Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей.* Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 140–162. [Revkov N. K. Macrozoobenthos of the Ukrainian zone of the Black Sea shelf. In: *Biological Resources of the Black Sea and Sea of Azov*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, pp. 140–162. (in Russ.)]. https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4583.7280
16. Ревков Н. К. Морское блюдечко // *Красная книга Республики Крым. Животные* / отв. ред. С. П. Иванов, А. В. Фатерыга. Симферополь : АРИАЛ, 2015. С. 44. [Revkov N. K. Morskoe blyudechko. In: *Red Book of the Republic of Crimea. Animals* / S. P. Ivanov, A. V. Fateryga (Eds). Simferopol : ARIAL, 2015, pp. 44. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/vumkdx
17. Ревков Н. К., Болтачева Н. А. Восстановление биоценоза черноморского гребешка *Flexopecten glaber* (Bivalvia: Pectinidae) у берегов Крыма (район Ласпи) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря.* 2022. № 4. С. 90–103. [Revkov N. K., Boltacheva N. A. Restoration of the biocoenosis of the Black Sea scallop *Flexopecten glaber* (Bivalvia: Pectinidae) off the coast of Crimea (Laspi area). *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon morya*, 2022, no. 4, pp. 90–103. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/wqvqwd
18. Ревков Н. К., Тимофеев В. А., Ревкова Т. Н. Многолетние изменения популяции *Upogebia pusilla* (Crustacea: Decapoda) на северном участке шельфа Чёрного моря (побережье Крыма) // *Экосистемы.* 2019. № 19 (49). С. 123–132. [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.)]. https://elibrary.ru/npqsaf
19. Ренева М. Возвращение морского блюдечка // *Сочинское географическое общество : Новости* : [сайт]. [Reneva M. Vozvrashchenie morskogo blyudechka. In: *Sochinskoe geograficheskoe obshchestvo : Novosti* : [site]. (in Russ.)]. URL: https://sochigeo.ru/news [accessed: 12.10.2024].
20. Саенко Е. М., Марушко Е. А. Состояние популяции рапаны *Rapana venosa* (Valeciennes, 1846) в северо-восточной части Чёрного моря // *Водные биоресурсы и среда обитания.* 2018. Т. 1, № 2. С. 28–39. [Sayenko Ye. M., Marushko Ye. A. Status of the veined rapa whelk *Rapana venosa* (Valeciennes, 1846) population in the north-eastern Black Sea. *Vodnye bioresursy i sreda obitaniya*, 2018, vol. 1, no. 2, pp. 28–39. (in Russ.)]. https://doi.org/10.47921/2619-1024_2018_1_2_28
21. Селифонова Ж. П. *Экосистемы акваторий черноморских портов Новороссийска и Туапсе.* Санкт-Петербург : Наука, 2012. 227 с. [Selifonova Zh. P. *Marine Ecosystems of the Ports of Novorossiysk and Tuapse of the Black Sea.* Saint Petersburg : Nauka, 2012, 227 p. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/rucmwb
22. Чухчин В. Д. *Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря.* Киев : Наукова думка, 1984. 176 с. [Chukhchin V. D. *Ekologiya bryukhonogikh mollyuskov Chernogo morya.* Kyiv : Naukova dumka, 1984, 176 p. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5646
23. Шиганова Т. А., Мусаева Э. И., Лукашова Т. А., Ступникова А. Н., Засько Д. Н., Анохина Л. Л., Сивкович А. Е., Гагарин В. И., Булгакова Ю. В. Увеличение числа находок

средиземноморских видов в Чёрном море // *Российский журнал биологических инвазий.* 2012. Т. 5, № 3. С. 61–99. [Shiganova T. A., Musaeva E. I., Lukasheva T. A., Stupnikova A. N., Zasko D. N., Anokhina L. L., Sivkovich A. E., Gagarin V. I., Bulgakova Yu. V. Increasing of Mediterranean non-native species findings in the Black Sea. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2012, vol. 5, no. 3, pp. 61–99. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/rthzub

24. Ayas D. Distribution and morphometric characteristics of *Patella* species (Archaeogastropoda) in Mersin-Viransehir region of the Northeastern Mediterranean Sea. *Journal of Fisheries-Sciences.com*, 2010, vol. 4, no. 2, pp. 171–176.
25. Aydın M., Şahin A. E., Karadurmuş U. Some biological parameters of *Patella caerulea* from the Black Sea. *Marine Science and Technology Bulletin*, 2021, vol. 10, no. 4, pp. 396–405. https://doi.org/10.33714/masteb.906225
26. Ballantine W. J. *The Population Dynamics of Patella vulgata and Other Limpets.* PhD thesis. London, United Kingdom : Queen Mary College, University of London, 1961, 206 p. http://qmro.qmul.ac.uk/xmlui/handle/123456789/1459
27. Beldi H., Boumazai F. Z., Draredja B., Soltani N. Biodiversité des Patelledae (Gastropoda, Prosobranchia) du golfe d'Annaba (Algérie Nord-Est). *Bulletin de la Societe Zoologique de France*, 2012, vol. 137, no. 1–4, pp. 121–132.
28. *Black Sea Red Data Book* / H. Dumont (Ed.). New York : UNOPS, 1999, 413 p.
29. Branch G. M. The biology of limpets: Physical factors, energy flow, and ecological interactions. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review*, 1981, vol. 19, pp. 235–380.
30. Christiaens J. Révision du genre *Patella* (Mollusca, Gastropoda). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle. Série 3*, 1973, no. 182, pp. 1305–1392.
31. Cretella M., Scillitani G., Toscano F., Turella P., Picariello O., Cataudo A. Relationships between *Patella ferruginea* Gmelin, 1791 and other Tyrrhenian species of *Patella* (Gastropoda: Patellidae). *Journal of Molluscan Studies*, 1994, vol. 60, pp. 9–17. https://doi.org/10.1093/mollus/60.1.9
32. Çinar M. E., Bilecenoğlu M., Yokeş M. B., Öztürk B., Taşkin E., Bakir K., Doğan A., Açik Ş. Current status (as of end of 2020) of marine alien species in Turkey. *PLoS ONE*, 2021, vol. 16, no. 5, art. no. e0251086 (46 p.). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0251086
33. Çulha M., Bat L., Çulha S. T., Gargacı A. Sinop yarımadası (orta Karadeniz) sert substratumlarında yer alan bazı Mollusk türleri. Ulusal Su Günleri. Antalya. *Türk Sucul Yaşam Dergisi [Turkish Journal of Aquatic Life]*, 2007, vols 3–5, iss. 5–8, pp. 242–250.
34. Ferranti M. P., Monteggia D., Asnaghi V., Chiantore M. Artificial reproduction protocol, from spawning to metamorphosis, through noninvasive methods in *Patella caerulea* Linnaeus, 1758. *Aquaculture Research*, 2018, vol. 49, iss. 10, pp. 3386–3391. https://doi.org/10.1111/are.13802
35. Filimon A. First record of *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Pectinidae) from the Romanian Black Sea shelf. *Cercetări Marine – Recherches Marines*, 2020, vol. 50, no. 1, pp. 186–191.
36. Fischer-Piette E. Systématique et biogéographie. Les Patelles d'Europe et d'Afrique du Nord. *Journal de Conchyliologie*, 1935, vol. 79, pp. 5–66.
37. Gomes N., Antunes C., de Araújo Costa D. Insights into the migration routes and historical dispersion of species surviving the Messinian Crisis: The case of *Patella ulyssiponensis* and epizoic rhodolith *Lithophyllum hibernicum*. *Hydrobiology*, 2021, vol. 1, iss. 1, pp. 10–38. https://doi.org/10.3390/hydrobiology1010003
38. Güngör M., Turan C. Genetic and morphological analyses of the mediterranean limpet (*Patella caerulea*) populations on the Turkish marine waters. In: *Uluslararası Mersin Sempozyumu [International Mersin Symposium], Mersin, 23–25 May, 2019* / D. Ali Arslan (Ed.) : the book of full text – book 5. Mersin, 2019, pp. 359–372.
39. Katsanevakis S., Lefkaditou E., Galinou Mitsoudi S., Koutsoubas D., Zenetos A. Molluscan species of minor commercial interest in Hellenic seas: Distribution, exploitation and conservation status. *Mediterranean Marine Science*, 2008, vol. 9, no. 1, pp. 77–118. https://doi.org/10.12681/mms.145
40. Mauro A., Arculeo M., Parrinello N. Morphological and molecular tools in identifying the Mediterranean limpets *Patella caerulea*, *Patella aspera* and *Patella rustica*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2003, vol. 295, iss. 2,

pp. 131–143. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(03)00291-0

41. Oguz T., Velikova V., Kideys A. Overall assessment of the present state of Black Sea ecosystem. In: *State of the Environment of the Black Sea (2001–2006/7)* / T. Oguz (Ed.). Istanbul : Publications of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC), 2008, pp. 417–448.
42. Öztürk B., Ergen Z. *Patella* species (Archaeogastropoda) distributed in Saros Bay (northest Aegean Sea). *Turkish Journal of Zoology*, 1999, vol. 23, no. 6, pp. 513–519.
43. Petraccioli A., Guarino F. M., Maio N., Odierna G. Molecular cytogenetic study of three common Mediterranean limpets, *Patella caerulea*, *P. rustica* and *P. ulyssiponensis* (Archaeogastropoda, Mollusca). *Genetica*, 2010, vol. 138, iss. 2, pp. 219–225. https://doi.org/10.1007/s10709-009-9412-9
44. Sanna D., Dedola G. L., Lai T., Curini-Galletti M., Casu M. PCR-RFLP: A practical method for the identification of specimens of *Patella ulyssiponensis* s. l. (Gastropoda: Patellidae). *Italian Journal of Zoology*, 2012, vol. 79, iss. 1, pp. 50–59. https://doi.org/10.1080/11250003.2011.620988
45. Sá-Pinto A., Branco M., Harris D. J., Alexandrino P. Phylogeny and phylogeography of the genus *Patella* based on mitochondrial DNA sequence data. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2005, vol. 325, iss. 1, pp. 95–110. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.04.025
46. Seabra M. I., Cruz T., Fernandes J. N., Silva T., Hawkins S. J. Recruitment of the limpet *Patella ulyssiponensis* and its relationship with crustose coralline algae: Patterns of juvenile distribution and larval settlement. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2019, vol. 99, iss. 8, pp. 1787–1796. https://doi.org/10.1017/S0025315419000869
47. Seabra M. I., Cruz T., Jacinto D., Fernandes J., Espírito-Santo C., Castro J. J., Hawkins S. J. A massive settlement event of patellid limpets in artificial tidepools (Sines, SW Portugal) In: *The 8th Larval Biology Symposium, July 2008*. Lisbon, Portugal, 2008, poster. https://doi.org/10.13140/RG.2.2.33475.40488
48. Seebens H., Blasius B., Briski E., Ghabooli S., MacIsaac H. J., Shiganova T. Non-native species spread in a complex network: The interaction of global transport and local population dynamics determines invasion success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2019, vol. 286, iss. 1901, art. no. 20190036 (9 p.). https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0036
49. Selifonova Zh. P. *Ecosystems of Bays and Harbours of the Northeastern Black Sea and the Sea of Azov*. Novorossiysk : SMU named after admiral F. F. Ushakov, 2018, 60 p. https://elibrary.ru/payiqg
50. Selifonova Zh. P., Bartsits L. M. First occurrence of the invasive alien species *Streblospio gynobranchiata* (Rice & Levin, 1998) and *Polydora cornuta* Bosc, 1802 (Polychaeta: Spionidae) on the coast of Abkhazia (Sukhum Bay, Black Sea). *Ecologica Montenegrina*, 2018, vol. 18, pp. 129–132. https://doi.org/10.37828/em.2018.18.13
51. Selifonova Zh. P., Makarevich P. R., Kondratiev S. I., Samyshev E. Z., Boran-Keshishyan A. L. Principles of collection and plankton sample handling from ballast tanks to assess the efficiency of ship ballast water treatment systems. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2021, vol. 867, iss. 1, art. no. 012108 (6 p.). https://doi.org/10.1088/1755-1315/867/1/012108
52. Selifonova Zh. P., Makarevich P. R., Samyshev E. Z., Bartsits L. M. Study of ecosystem of the Sukhum Bay with emphasis on anthropogenic impact, Abkhazian Black Sea coast. *Ecologica Montenegrina*, 2019, vol. 22, pp. 108–116. https://doi.org/10.37828/em.2019.22.8
53. Sella G., Robotti C. A., Biglione V. Evolutionary divergence between sympatric species of Mediterranean *Patella*. Electrophoretic analysis of proteins. *Atti dell'Associazione Genetica Italiana*, 1989, vol. 35, pp. 333–334.
54. Silva A. C. F., Hawkins S. J., Boaventura D. M., Thompson R. C. Predation by small mobile aquatic predators regulates populations of the intertidal limpet *Patella vulgata* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2008, vol. 367, iss. 2, pp. 259–265. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.10.010
55. Todorova V. R., Panayotova M. D., Bekova R. I., Prodanov B. K. Recovery of *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Pectinidae) in the Bulgarian Black Sea waters: Recent distribution,

population characteristics and future perspectives for protection and commercial utilization. *Acta Zoologica Bulgarica*, 2022, vol. 74, no. 3, pp. 437–444.
56. Vafidis D., Drosou I., Demetriou K., Klaoudatos D. Population characteristics of the limpet *Patella caerulea* (Linnaeus, 1758) in Eastern Mediterranean (Central Greece). *Water*, 2020, vol. 12, no. 4, art. no. 1186 (19 p.). https://doi.org/10.3390/w12041186
57. Wanninger A., Ruthensteiner B., Dictus W. J. A. G., Haszprunar G. The development of the musculature in the limpet *Patella* with implications on its role in the process of ontogenetic torsion. *Invertebrate Reproduction and Development*, 1999a, vol. 36, iss. 1–3, pp. 211–215. https://doi.org/10.1080/07924259.1999.9652702
58. Wanninger A., Ruthensteiner B., Lobenwein S., Salvenmoser W., Dictus W. J. A. G., Haszprunar G. Development of the musculature in the limpet *Patella* (Mollusca, Patellogastropoda). *Development Genes and Evolution*, 1999b, vol. 209, iss. 4, pp. 226–238. https://doi.org/10.1007/s004270050247
59. *WoRMS. World Register of Marine Species* : [site]. URL: https://www.marinespecies.org/ [accessed: 28.07.2023].
60. Yunev O. A., Carstensen J., Moncheva S., Khaliulin A., Ærtebjerg G., Nixon S. Nutrient and phytoplankton trends on the western Black Sea shelf in response to cultural eutrophication and climate changes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2007, vol. 74, iss. 1–2, pp. 63–76. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.03.030

A GASTROPOD *PATELLA ULYSSIPONENSIS* GMELIN, 1791 (GASTROPODA: PATELLIDAE) FROM THE CAUCASIAN BLACK SEA SHELF: BIOLOGICAL INVASION OR RECOVERY OF THE NATIVE POPULATION?

Zh. Selifonova[1], M. Reneva[2], O. Poltarukha[3], and A. Boran-Keshishyan[1]

[1]Admiral Ushakov Maritime State University, Novorossiysk, Russian Federation
[2]Sochi National Park, Sochi, Russian Federation
[3]Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
E-mail: *selifa@mail.ru*

In spring 2023, an abundant population of adult gastropods *Patella ulyssiponensis* Gmelin, 1791 was recorded in the Sochi port area. *P. ulyssiponensis*, also known as a limpet, is an inhabitant of contour biotopes and a crawling edible gastropod. This species is listed in Red Data Books of the Black Sea, the Crimea, and Sevastopol and still does not occur on shelves of the Crimea, Ukraine, Romania, Bulgaria, and Turkey. It was not registered on the Caucasian shelf since the middle of the XX century. The paper provides data on distribution, morphological structure, and settlement density of *P. ulyssiponensis* sampled in the Sochi port area in June 2023. According to the severity of radial ribs and their association into bundles, the position of the crown, the morphometry of the shell itself, the color of the shell inner surface, and the integrity or serration of the peristome, the found species was assigned to *P. ulyssiponensis*. In the Black Sea, the limpet is known as *Patella tarentina* Salis Marschlins, 1793, *P. caerulea* var. *tenuistriata* Weinkauff, 1880, and *P. pontica* Milaschewitsch, 1914 (syn.). In earlier works on the Black Sea, it was combined with *P. caerulea* Linnaeus, 1758 endemic to the Mediterranean Sea. *P. ulyssiponensis* abundance reached 240–320 ind.·m^{-2} and was higher at the station on the outer side of the southern pier than in the beach area. The limpets we registered were somewhat smaller than those previously noted for the Black Sea. The maximum length of the shell for molluscs of the Sochi port area reached 43.0 mm; width, 17.3 mm; and height, 20 mm. However, these individuals had a higher shell than those of the Black Sea population and the population from the northern Aegean Sea; this is typical for inhabitants of the water's edge. The ratios of the shell height to its length were (0.43 ± 0.05) and (0.45 ± 0.07) for the first and second study areas, respectively. *P. ulyssiponensis* reinvasion to the northeastern Caucasian shelf could be governed by anthropogenic transfer by ships and by natural dispersal. Along with other aspects revealed in recent years in the Black Sea ecosystem, this finding illustrates positive changes in gastropod fauna from the Caucasian shelf.

Keywords: *Patella ulyssiponensis*, distribution, morphometry, density, Sochi port

1871
ИнБЮМ – IBSS

Морской биологический журнал
Marine Biological Journal
2025, том 10, № 1, с. 85–107
https://marine-biology.ru

УДК 591.69-72/75-319.4:556.114.5

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРА СОЛЁНОСТИ ВОДЫ НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ МИКСОСПОРИДИЙ РОДА *KUDOA* (CNIDARIA, MYXOZOA) СРЕДИ РЫБ МИРОВОЙ ФАУНЫ

© 2025 г. **В. М. Юрахно**

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

Поступила в редакцию 20.12.2023; после доработки 15.02.2024;
принята к публикации 25.12.2024.

Изучена встречаемость миксоспоридий рода *Kudoa* в рыбах, обитающих в водах разной солёности. Работа основана на собственных материалах по миксоспоридиям рыб, собранных в 1987–2021 гг. Это более чем 12 000 экз. около 100 видов рыб в бассейнах Атлантического океана [Азовское (Россия, Украина), Чёрное (Россия, Украина, Турция) и Средиземное (Италия, Испания) моря; регионы Центрально-Восточной Атлантики (на траверзе Мавритании) и южные широты у берегов Африки (на траверзе Намибии); во́ды северной (недалеко от Норвегии) и южной (на траверзе Аргентины) частей океана; юго-восточные берега США], Индийского океана [побережье Йемена] и Тихого океана [Южно-Китайское море (Вьетнам)]. Всего на оригинальном материале исследовано 27 представителей миксоспоридий рода *Kudoa*, из которых 19 определены до вида. Также проанализированы все доступные литературные источники и электронная база FishBase. Установлено, что из 291 представителя рыб — хозяев *Kudoa* 169 видов являются чисто морскими, 76 видов могут обитать в морской и солоноватоводной среде, 42 вида эвригалинны и могут быть встречены как в морских и солоноватых, так и в пресных водах, и лишь 4 вида являются чисто пресноводными. Из 128 видов *Kudoa* 117 (91,4 %) были найдены в морской зоне Мирового океана, 8 (6,3 %) — в его эстуариях (7 видов — в морских рыбах, 1 вид — в пресноводном хозяине), 3 (2,3 %) — в пресноводных водоёмах. В 2008–2019 гг. проведены исследования *Kudoa nova* Naidenova, 1975 в экосистемах эстуарного типа у берегов Крыма в устье реки Чёрная и в Каркинитском заливе (Чёрное море), а также в Восточном Сиваше (Азовское море). Всего вскрыто 2232 экз. 11 видов бычковых рыб. Установлено, что периодическое опреснение этих районов водами рисовых чеков, а также постоянное присутствие пресной воды в поверхностном слое устья реки Чёрная не вызывали сильного изменения солёности (за исключением мелководной северной части Восточного Сиваша), которое было бы губительным для данного вида паразитов. При этом *K. nova* полностью отсутствовала в бычках, выловленных в 1998 г. в значительно опреснённом водами реки Дон Таганрогском заливе Азовского моря. Не обнаружена она и в 2011 г. в реках Буг и Висла при исследовании микропаразитов бычков, распространившихся из северо-западной части Чёрного моря по центральному инвазивному коридору. Поставленный нами опыт засвидетельствовал негативное влияние пресной воды на споры данного паразита: под её воздействием они деформировались и темнели; также нарушалась функция выстреливания полярной нити.

Ключевые слова: миксоспоридии, *Kudoa*, солёность воды, мировая фауна

Одним из важных экологических факторов внешней среды (среды второго порядка), оказывающих существенное влияние на заражённость рыб теми или иными видами миксоспоридий, является солёность воды, в которой обитают рыбы и периодически их паразиты, о чём свидетельствует факт чёткого деления всех видов миксоспоридий на морских и пресноводных [Шульман и др., 1997]. В данной монографии этот вопрос довольно хорошо рассмотрен на примере как пресноводных, так и морских форм, не принадлежащих к роду *Kudoa* Meglitsch, 1947, исключая *K. nova* Naidenova, 1975, для которого указано, что это морской вид, найденный в опреснённом Азовском море. Подчёркнуты качественное и количественное обеднение фауны миксоспоридий морских водоёмов в их опреснённых участках и негативное влияние осолонения на видовой состав и численность чисто пресноводных видов в водоёмах с пресной водой, что вполне естественно. Авторами особо выделена группа эвригалинных рыб-хозяев, миксоспоридии которых, как правило, имеют как морское, так и пресноводное происхождение, могут встречаться в зонах различной солёности и должны считаться солоноватоводными. Такие хозяева, по мнению С. С. Шульмана [1966], представляют для паразитов своего рода «вагон с искусственным климатом», а возможность сравнительно лёгкого перехода отдельных видов миксоспоридий из морских водоёмов в пресноводные и наоборот объясняется не только наличием эвригалинных хозяев, но и защитными свойствами створок спор Myxosporea, предохраняющих амёбоидный зародыш от вредного воздействия окружающей среды.

Нами ранее был рассмотрен вопрос влияния солёности на заражённость рыб Чёрного моря миксоспоридиями других родов [Юрахно, 1994]. Кроме того, нами было установлено, что при продвижении с запада на восток от Чёрного моря к Каспийскому наблюдаются постепенное обеднение фауны морских миксоспоридий и замещение пресноводными элементами при сильном обеднении видового состава миксоспоридий рыб Азовского и Каспийского морей в целом по сравнению с таковым Чёрного моря [Юрахно, 1994; Юрахно, Озер, 2018; Yurakhno, Özer, 2020].

При анализе мировой фауны миксоспоридий рода *Kudoa*, наиболее полно отражённой в последнем синопсисе видов [Eiras et al., 2014], мы нашли подтверждение данной закономерности на примере представителей этого рода. Так, в Чёрном море известно пять видов *Kudoa* [*K. anatolica* Özer, Okkay, Gurkanlı, Çiftci & Yurakhno, 2018, *K. niluferi* Özer, Okkay, Gurkanlı, Çiftci & Yurakhno, 2018, *K. nova*, *K. stellula* V. Yurakhno, 1991 и *K. quadratum* (Thélohan, 1895)], в Азовском море — лишь два (*K. nova* и *K. dicentrarchi* Sitjà-Bobadilla & Alvarez-Pellitero, 1992), а в Каспийском море миксоспоридии данного рода вообще отсутствуют. Казалось бы, негативное влияние опреснения водоёма налицо, что подтверждает бытовавшее ранее мнение о том, что весь отряд Multivalvulida, к которому относятся и *Kudoa*, — это чисто морские формы [Шульман и др., 1997]. Однако данные последних лет показали, что представители этого рода в редких случаях могут встречаться и в пресноводных видах рыб не только в лагуне [Fomena, Bouix, 1997; Siau, 1971] или эстуарии [Sarkar, Chaudhury, 1996], но и в реке, связанной с Атлантическим океаном [Azevedo et al., 2016; Casal et al., 2008; Velasco et al., 2015]. Вопрос о влиянии солёности на заражённость рыб миксоспоридиями рода *Kudoa* в литературе целенаправленно рассмотрен не был, за исключением проведения опытов по выживаемости в пресной и солёной воде спор *K. nova* [Юрахно, 2016a; Yurakhno, 2015b, 2018] и *Kudoa septempunctata* Matsukane, Sato, Tanaka, Kamata & Sugita-Konishi, 2010 [Yokoyama et al., 2016], а также наших исследований фауны миксоспоридий в эстуарных зонах Крыма, данные которых представлены только в тезисах и материалах конференций [Дмитриева и др., 2015; Корнийчук и др., 2016; Юрахно, Токарев, 2017; Юрахно, 2012, 2014, 2015a, 2016b; Yurakhno, 2013]. Именно поэтому мы решили восполнить этот пробел и дать наиболее полную информацию по указанной теме.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа основана на собственных материалах по миксоспоридиям рыб, собранных в 1987–2021 гг. Всего нами изучено более 12 000 экз. около 100 видов рыб в бассейнах Атлантического океана [в Азовском (Россия, Украина), Чёрном (Россия, Украина, Турция) и Средиземном (Италия, Испания) морях; в регионах Центрально-Восточной Атлантики (на траверзе Мавритании) и в южных широтах у берегов Африки (на траверзе Намибии); в водах северной (недалеко от Норвегии) и южной (на траверзе Аргентины) частей океана; у юго-восточных берегов США], Индийского океана [побережье Йемена] и Тихого океана [Южно-Китайское море (Вьетнам)]. Всего на оригинальном материале исследовано 27 представителей миксоспоридий рода *Kudoa* — 19 определённых до вида (*K. alliaria* Kovaleva, Shulman & Yakovlev, 1979, *K. anatolica*, *K. borimiri* Yurakhno, Slynko, Nguyen, Vo & Whipps, 2022, *K. clupeidae* (Hahn, 1917), *K. dicentrarchi*, *K. histolytica* (Pérard, 1928) Meglitsch, 1947, *K. igori* Yurakhno, Slynko, Nguyen, Vo & Whipps, 2022, *K. inornata*, *K. mirabilis* Naidenova & Gaevskaya, 1991, *K. monodactyli* Gunter, Cribb, Whipps & Adlard, 2006, *K. niluferi*, *K. nova*, *K. paniformis* Kabata & Whitaker, 1981, *K. rosenbuschi* (Gelormini, 1943), *K. stellula*, *K. thyrsites* (Gilchrist, 1924) Meglitsch, 1947, *K. trifolia* Holzer, Blasco-Costa, Sarabeev, Ovcharenko & Balbuena, 2006, *K. unicapsula* Yurakhno, Ovcharenko, Holzer, Sarabeev & Balbuena, 2007 и *K. whippsi* Burger & Adlard, 2010) и 8 *Kudoa* spp. Также проанализированы описания 128 видов миксоспоридий рода *Kudoa*, известных в мировой научной литературе до 2021 г. включительно. При изучении встречаемости миксоспоридий рода *Kudoa* в рыбах, обитающих в водах разной солёности, мы руководствовались FishBase (https://www.fishbase.se/search.php), уточняя данные в доступной нам литературе [Дебелиус, 2009; Световидов, 1964; Фадеев, 2005; The Living Marine Resources, 2016].

При изучении влияния солёности воды на заражённость бычковых рыб *K. nova* всего в 1998 и 2008–2019 гг. нами было исследовано 2232 экз. рыб 11 видов в биотопах эстуарного типа Чёрного и Азовского морей, а также в водах центрального инвазивного коридора, связанного с Чёрным морем (в реках Буг, Нарев и Висла на территории Польши).

Солёность отобранных нами в 2014–2016 гг. проб воды из Каркинитского залива была определена в лаборатории аргентометрическим методом (РД 52.10.243-92 Руководство по химическому анализу морских вод, 01.07.1993) Т. А. Богдановой (ФИЦ ИнБЮМ). Данные по солёности вод из этого региона за 2008–2013 гг. приведены по устному сообщению Н. В. Шадрина (ФИЦ ИнБЮМ). Солёность в Сиваше известна по устному сообщению А. Р. Болтачева (ФИЦ ИнБЮМ) (определение солёности было выполнено Т. А. Богдановой) и по работе Н. В. Шадрина [Shadrin et al., 2018]. Сведения о солёности вод Таганрогского залива в 1998 г. предоставлены сотрудниками АзНИИРХ. По рекам Висла и Буг взяты литературные данные [Kasprzak et al., 2016] и материалы из Интернета (https://ru.wikipedia.org/wiki/Западный_Буг) с уточнением нижней границы солёности вод реки Буг по сведениям, любезно предоставленным Н. А. Овчаренко (Институт паразитологии, Варшава, Польша). Данные о солёности вод в устье Днепра (Днепро-Бугский лиман) взяты из литературы [Гриневецкий и др., 2015].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Если рассмотреть всех хозяев *Kudoa* по их возможности обитания в водах с различной солёностью (табл. 1), то окажется, что подавляющее большинство миксоспоридий рода *Kudoa* паразитируют в морских видах рыб, обитающих в морях и океанах. Из 294 представителей рыб — хозяев *Kudoa* для 291 вида удалось установить среду обитания. Из них 169 видов оказались чисто морскими формами, 76 видов могут обитать в морской и солоноватоводной среде, 42 вида эвригалинны и могут быть встречены как в морских и солоноватых, так и в пресных водах, и лишь 4 вида являются чисто пресноводными. Для 3 представителей рыб-хозяев, видовая принадлежность которых не установлена, мы не смогли определить среду обитания.

Большинство видов *Kudoa* были найдены в морских зонах Мирового океана, что подтверждает морское происхождение этого рода. Исключением явились находки четырёх представителей рода *Kudoa* в пресноводных рыбах из пресноводных водоёмов, прилегающих к Атлантическому океану. Три из них констатированы в рыбах отряда цихлообразных — в *Aequidens plagiozonatus* Kullander, 1984 (*Kudoa aequidens* Casal, Matos E., Matos P. & Azevedo, 2008) [Casal et al., 2008] и *Chaetobranchopsis orbicularis* (Steindachner, 1875) (*Kudoa orbicularis* Azevedo, Rocha, Matos, Oliveira, Matos, Al-Quraishy & Casal, 2016) [Azevedo et al., 2016] — и отряда сомообразных — в *Hypophthalmus marginatus* Valenciennes, 1840 (*Kudoa* sp.) [Velasco et al., 2015] — в нижней части бассейна реки Амазонка (Бразилия), причём *K. orbicularis* был найден во впадающей в неё реке Арари в 135 км от её устья, а четвёртый (*Kudoa eleotrisi* Siau, 1971) был обнаружен в элеотрисе *Kribia kribensis* (Boulenger, 1907) на африканском побережье, в лагуне Порто-Ново (Бенин) [Fomena, Bouix, 1997; Siau, 1971]. Один вид (*Kudoa cascasia* Sarkar & Chaudhury, 1996) зарегистрирован в пресноводной желтохвостой кефали *Minimugil cascasia* (Hamilton, 1822) в эстуарии Хугли (Индийский океан, Западная Бенгалия, Индия) [Sarkar, Chaudhury, 1996].

Таблица 1. Встречаемость миксоспоридий рода *Kudoa* в рыбах различных таксонов мировой фауны с указанием принадлежности хозяев к водам разной солёности*

Table 1. Occurrence of myxosporeans of the genus *Kudoa* in fish of various taxa of the world fauna, with indication of the affiliation of hosts to waters of different salinity*

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды миксоспоридий рода *Kudoa*
Класс Chondrichthyes — хрящевые рыбы **Подкласс Elasmobranchii — пластиножаберные** **Надотряд Selachomorpha — акулы**		
Отряд Carcharhiniformes — кархаринообразные		
Семейство Carcharhinidae — кархариновые (серые акулы, пилозубые акулы)		
Carcharhinus amboinensis	М, С	*K. carcharhini*
C. cautus	М	*K. carcharhini*
C. limbatus	М, С	*K. carcharhini*
Отряд Orectolobiformes — воббегонгообразные		
Семейство Hemiscylliidae — азиатские кошачьи акулы		
Hemiscyllium ocellatum	М	*K. hemiscylli*
Семейство Orectolobidae — ковровые акулы		
Orectolobus hutchinsi	М	*K. hemiscylli*
O. maculatus	М	*K. hemiscylli*
O. ornatus	М	*K. hemiscylli*
Надотряд Batomorpha — скаты		
Отряд Myliobatiformes — хвостоколообразные		
Семейство Dasyatidae — хвостоколовые		
Hemitrygon fluviorum	М, С	*K. hemiscylli*
Neotrygon kuhlii	М	*K. hemiscylli*
Taeniura lymma	М	*K. hemiscylli*
Отряд Rhinopristiformes — гитарникообразные		
Семейство Rhinobatidae — гитарниковые		
Aptychotrema rostrata	М, С	*K. hemiscylli*
Glaucostegus typus	М, С, Пр	*K. hemiscylli*

Продолжение на следующей странице…

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды миксоспоридий рода *Kudoa*
Класс Actinopterygii — лучепёрые **Инфракласс Teleostei — костистые рыбы**		
Отряд Carangaria incertae sedis		
Семейство Sphyraenidae — барракудовые		
Sphyraena jello	М, С	*K. sphyraeni*
S. pinguis	М	*K. megacapsula*
S. putnamae	М	*K. barracudai*
Отряд Eupercaria incertae sedis		
Семейство Gerreidae — мохарровые		
Eugerres brasilianus	М	*K. eugerres*
Семейство Labridae — губановые		
Coris julis	М	*K. quadratum*
Halichoeres bivittatus	М	*K. ovivora*
H. garnoti	М	*K. ovivora*
H. poeyi	М	*K. ovivora*
Tautogolabrus adspersus	М	*K. clupeidae*
Thalassoma bifasciatum	М	*K. ovivora*
Th. lunare	М	*K. thalassomi*
Th. lutescens	М	*K. thalassomi*
Семейство Lethrinidae — летриновые		
Gymnocranius audleyi	М	*K. lethrini*
Lethrinus harak	М, С	*K. lethrini*
L. nebulosus	М, С	*K. iwatai*
L. variegatus	М	*K. iwatai*
Семейство Lutjanidae — луциановые		
Caesio cuning	М	*K. chaetodoni*
Lutjanus campechanus	М	*K. hypoepicardialis*
L. carponotatus	М	*K. chaetodoni*
L. ehrenbergii	М, С, Пр	*K. lethrini*, *K. yasunagai*
L. erythropterus	М	*K. iwatai*, *K. lutjanus*
L. fulviflamma	М	*K. lethrini*
L. lemniscatus	М	*K. lemniscati*
Семейство Monodactylidae — монодактиловые		
Monodactylus argenteus	М, С, Пр	*K. monodactyli*
Семейство Moronidae — мороновые		
Dicentrarchus labrax	М, С, Пр	*K. dicentrarchi*, *K. iwatai*
D. punctatus	М, С	*K. dicentrarchi*
Семейство Nemipteridae — нитепёрые		
Nemipterus japonicus	М	*K. schulmani*
Scolopsis monogramma	М	*K. yasunagai*
Семейство Priacanthidae — каталуфовые		
Priacanthus hamrur	М	*K. iwatai*
Семейство Scaridae — скаровые (рыбы-попугаи)		
Calotomus japonicus	М	*K. igami*, *K. lateolabracis*, *K. thalassomi*, *K. yasunagai*
Scarus flavipectoralis	М	*K. thalassomi*
Sparisoma aurofrenatum	М	*K. ovivora*
S. radians	М	*K. ovivora*

Продолжение на следующей странице…

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды миксоспоридий рода *Kudoa*
S. rubripinne	М	*K. ovivora*
Семейство Sciaenidae — горбылёвые		
Cheilotrema fasciatum	М	*K. sciaenae*
Cynoscion nebulosus	М, С	*K. inornata*
Leiostomus xanthurus	М, С	*K. branchiata*, *K. leiostomi*
Nibea coibor	М, С	*K. coibori*
Paralonchurus peruanus	М	*K. sciaenae*
Pogonias cromis	М, С	*K. hypoepicardialis*
Sciaena deliciosa	М	*K. sciaenae*
Stellifer minor	М	*K. sciaenae*
Семейство Sillaginidae — силаговые		
Sillago analis	М, С	*K. ciliatae*
S. ciliata	М, С	*K. ciliatae*, *K. yasunagai*
S. maculata	М, С	*K. ciliatae*, *K. yasunagai*
S. sihama	М, С	*K. petala*
Семейство Sparidae — спаровые (морские караси)		
Acanthopagrus latus	М, С, Пр	*K. lutjanus*
A. schlegelii	М, С	*K. iwatai*
Argyrops filamentosus	М	*K. iwatai*
Boops boops	М	*K. boopsi*
Dentex macrophthalmus	М	*K. nova*
Pagellus acarne	М	*K. nova*
Pagrus major	М	*K. iwatai*, *K. yasunagai*
P. pagrus	М	*K. pagrusi*
Rhabdosargus haffara	М	*K. aegyptia*
Sparus aurata	М, С	*K. dicentrarchi*, *K. iwatai*
Stenotomus chrysops	М	*K. clupeidae*
Отряд Ovalentaria incertae sedis		
Семейство Pomacentridae — помацентровые		
Abudefduf bengalensis	М	*K. amamiensis*, *K. thalassomi*, *K. whippsi*
A. septemfasciatus	М	*K. gunterae*
A. sexfasciatus	М	*K. amamiensis*, *K. gunterae*
A. sordidus	М, С	*K. gunterae*
A. vaigiensis	М	*K. amamiensis*, *K. whippsi*
A. whitleyi	М	*K. amamiensis*, *K. thalassomi*, *K. whippsi*
Acanthochromis polyacanthus	М	*K. whippsi*
Amblyglyphidodon curacao	М	*K. thalassomi*
Amphiprion akindynos	М	*K. kenti*, *K. thalassomi*, *K. whippsi*
A. melanopus	М	*K. kenti*, *K. thalassomi*, *K. whippsi*
Chromis chrysura	М	*K. amamiensis*
Ch. notata	М	*K. amamiensis*
Ch. viridis	М	*K. gunterae*, *K. whippsi*
Chrysiptera assimilis	М	*K. amamiensis*
C. cyanea	М	*K. gunterae*, *K. thalassomi*
Dascyllus aruanus	М	*K. gunterae*, *K. thalassomi*
D. trimaculatus	М	*K. iwatai*
Dischistodus perspicillatus	М, С	*K. kenti*
D. pseudochrysopoecilus	М	*K. gunterae*

Продолжение на следующей странице…

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды миксоспоридий рода *Kudoa*
Neoglyphidodon melas	М	*K. gunterae*, *K. thalassomi*, *K. whippsi*
Neopomacentrus miryae	М	*K. iwatai*
Plectroglyphidodon leucozonus	М	*K. gunterae*, *K. kenti*
Pomacentrus chrysurus	М	*K. gunterae*, *K. whippsi*
Отряд Acanthuriformes — хирургообразные		
Семейство Chaetodontidae — щетинозубовые		
Chaetodon baronessa	М	*K. thalassomi*
C. collare	М	*K. muscularis*
C. paucifasciatus	М	*K. iwatai*
C. unimaculatus	М	*K. chaetodoni*, *K. thalassomi*
C. vagabundus	М	*K. thalassomi*
Chelmon rostratus	М, С	*K. thalassomi*
Heniochus monoceros	М	*K. thalassomi*
Семейство Leiognathidae — лиогнатиды (лиогнатовые, сребробрюшковые)		
Leiognathus brevirostris	М, С	*K. uncinata*
Nuchequula nuchalis	М, С	*K. uncinata*
Семейство Lobotidae — лоботовые (трёххвостые окуни)		
Lobotes surinamensis	М, С	*K. hypoepicardialis*
Семейство Siganidae — сигановые		
Siganus rivulatus	М, С	*K. iwatai*
Отряд Acropomatiformes — акропоматовые		
Семейство Lateolabracidae — морские судаки (японские лавраки, азиатские морские окуни)		
Lateolabrax japonicus	М, С, Пр	*K. cruciformum*, *K. iwatai*, *K. yasunagai*
Lateolabrax sp.	?	*K. lateolabracis*
Семейство Pempheridae — пемферовые		
Pempheris ypsilychnus	М	*K. amamiensis*, *K. minithyrsites*
Отряд Atheriniformes — атеринообразные		
Семейство Atherinidae — атериновые		
Atherina hepsetus	М, С, Пр	*K. anatolica*, *K. stellula*
Отряд Batrachoidiformes — батрахообразные		
Семейство Batrachoididae — батраховые		
Batrachoides surinamensis	М, С	*K. viseuensis*
Отряд Beloniformes — сарганообразные		
Семейство Belonidae — саргановые		
Strongylura strongylura	М, С	*K. chilkaensis*
Семейство Exocoetidae — летучие рыбы		
Cypsilurus ago	М	*K. thyrsites*
Cypsilurus sp.	М	*K. thyrsites*
Семейство Hemiramphidae — полурыловые		
Hyporhamphus gamberur	М	*K. iwatai*
Отряд Beryciformes — бериксообразные		
Семейство Berycidae — бериксовые		
Beryx splendens	М	*K. thyrsites*
Отряд Blenniiformes — собачкообразные		
Семейство Blenniidae — собачковые		
Parablennius gattorugine	М	*K. quadratum*
P. zvonimiri	М	*K. quadratum*
Отряд Callionymiformes — лирообразные		

Продолжение на следующей странице…

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды миксоспоридий рода *Kudoa*
Семейство Callionymidae — лировые (морские мыши)		
Callionymus lyra	М	*K. quadratum*
Отряд Carangiformes — ставридообразные		
Семейство Carangidae — ставридовые		
Alepes djedaba	М	*K. javaensis*, *K. pyramidalis*
Atropus atropus	М	*K. atropi*
Carangoides fulvoguttatus	М	*K. quadricornis*
C. plagiotaenia	М	*K. paraquadricornis*
Caranx crysos	М, С	*K. hypoepicardialis*
C. ignobilis	М, С	*K. paraquadricornis*
C. papuensis	М, С	*K. paraquadricornis*
C. sexfasciatus	М, С, Пр	*K. amamiensis*, *K. paraquadricornis*
Decapterus maruadsi	М	*K. decaptera*
D. russeli	М	*K. thyrsites*
Seriola dumerili	М	*K. amamiensis*, *K. insolita*
S. lalandi	М	*K. neurophila*, *K. thyrsites*
S. quinqueradiata	М	*K. amamiensis*, *K. iwatai*, *K. yasunagai*, *K. megacapsula*, *K. pericardialis*
Trachurus capensis	М	*K. nova*
T. mediterraneus	М, С	*K. quadratum*
T. picturatus	М	*K. nova*
T. trachurus	М	*K. azevedoi*, *K. nova*, *K. quadratum*, *K. thyrsites*
T. trecae	М	*K. nova*
T. japonicus	М	*K. trachuri*
Семейство Coryphaenidae — корифеновые		
Coryphaena hippurus	М, С	*K. thyrsites*
Семейство Istiophoridae — марлиновые (парусниковые)		
Istiophorus platypterus	М	*K. musculoliquefaciens*
Семейство Xiphiidae — мечерылые (меч-рыбы)		
Xiphias gladius	М	*K. musculoliquefaciens*
Отряд Centrarchiformes		
Семейство Latridae — трубачёвые		
Latris lineata	М	*K. neurophila*
Семейство Oplegnathidae — ножезубы (оплегнаты)		
Oplegnathus fasciatus	М	*K. iwatai*, *K. yasunagai*
O. punctatus	М	*K. iwatai*
Отряд Cichliformes — цихлообразные		
Семейство Cichlidae — цихловые (цихлиды)		
Aequidens plagiozonatus	Пр	*K. aequidens*
Chaetobranchopsis orbicularis	Пр	*K. orbicularis*
Отряд Clupeiformes — сельдеобразные		
Семейство Clupeidae — сельдевые		
Alosa aestivalis	М, С, Пр	*K. clupeidae*
A. mediocris	М, С, Пр	*K. clupeidae*
A. pseudoharengus	М, С, Пр	*K. clupeidae*
Brevoortia tyrannus	М, С	*K. clupeidae*
Clupea harengus	М, С	*K. clupeidae*

Продолжение на следующей странице…

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды миксоспоридий рода *Kudoa*
Konosirus punctatus	М, С	*K. guangdongensis*
Sardinella lemuru	М	*K. thyrsites*
Sardinops sagax	М	*K. thyrsites*
Семейство Engraulidae — анчоусовые		
Engraulis australis	М, С	*K. thyrsites*
E. encrasicolus	М, С	*K. histolytica*
E. japonicus	М	*K. thyrsites*
Семейство Spratelloididae		
Spratelloides delicatulus	М	*K. thyrsites*
S. robustus	М, С	*K. thyrsites*
Отряд Cyprinodontiformes — карпозубообразные		
Семейство Fundulidae — фундуловые		
Fundulus heteroclitus	М, С, Пр	*K. funduli*
F. majalis	М, С	*K. funduli*
Отряд Gadiformes — трескообразные		
Семейство Gadidae — тресковые		
Gadus chalcogrammus	М, С	*K. thyrsites*
Macruronus magellanicus	М	*K. alliaria*
Micromesistius australis	М	*K. alliaria*
M. poutassou	М	*K. thyrsites*
Pollachius pollachius	М	*K. thyrsites*
Семейство Merlucciidae — мерлузовые		
Merluccius australis	М	*K. alliaria*
M. capensis	М	*K. thyrsites*
M. gayi	М	*K. hallado*, *K. peruvianus*
M. hubbsi	М	*K. alliaria*, *K. rosenbuschi*
M. productus	М, С	*K. paniformis*, *K. thyrsites*
Отряд Gobiiformes — бычкообразные		
Семейство Butidae — бутовые		
Kribia kribensis	Пр	*K. eleotrisi*
Семейство Gobiidae — бычковые		
Acanthogobius hasta	М, С, Пр	*K. akihitoi*, *K. empressmichikoae*
Acentrogobius chlorostigmatoides	М, С, Пр	*K. acentrogobia*
Gobius cobitis	М, С	*K. nova*
G. cruentatus	М	*K. niluferi*
G. niger	М, С	*K. nova*
G. ophiocephalus	М, С	*K. nova*
Knipowitschia longicaudata	М, С, Пр	*K. nova*
Mesogobius batrachocephalus	М, С, Пр	*K. nova*
Neogobius melanostomus	М, С, Пр	*K. niluferi*, *K. nova*
N. fluviatilis	М, С, Пр	*K. nova*
Pomatoschistus microps	М, С, Пр	*K. camarguensis*, *K. nova*
P. minutus	М, С	*K. camarguensis*, *K. nova*
Ponticola cephalargoides	М	*K. nova*
P. eurycephalus	М, С	*K. nova*
P. platyrostris	М, С	*K. nova*
P. ratan	М, С	*K. nova*
P. syrman	М, С	*K. nova*

Продолжение на следующей странице…

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды миксоспоридий рода *Kudoa*
Proterorhinus marmoratus	М, С, Пр	*K. nova*
Tridentiger trigonocephalus	М, С, Пр	*K. nova*
Отряд Kurtiformes — куртообразные		
Семейство Apogonidae — апогоновые (кардиналовые)		
Cheilodipterus macrodon	М	*K. thalassomi*
Ch. quinquelineatus	М	*K. cheilodipteri*
Ostorhinchus aureus	М	*K. cheilodipteri*, *K. whippsi*, *K. iwatai*
O. cookii	М	*K. cookii*
O. cyanosoma	М	*K. cheilodipteri*, *K. whippsi*
O. doederleini	М	*K. whippsi*
O. fleurieu	М, С	*K. iwatai*
O. properuptus	М	*K. gunterae*, *K. whippsi*
Zoramia leptacantha	М	*K. leptacanthae*
Z. viridiventer	М	*K. leptacanthae*
Отряд Mugiliformes — кефалеобразные		
Семейство Mugilidae — кефалевые		
Chelon auratus	М, С, Пр	*K. dicentrarchi*, *K. trifolia*, *K. unicapsula*
Ch. labrosus	М, С, Пр	*K. dicentrarchi*
Ch. ramada	М, С, Пр	*K. dicentrarchi*, *K. trifolia*, *K. unicapsula*
Ch. saliens	М, С	*K. dicentrarchi*
Crenimugil crenilabis	М, С	*K. crenimugilis*
C. seheli	М, С, Пр	*K. dicentrarchi*
Ellochelon vaigiensis	М, С, Пр	*K. yasunagai*
Minimugil cascasia	Пр	*K. cascasia*
Mugil cephalus	М, С, Пр	*K. bora*, *K. dicentrarchi*, *K. tetraspora*, *K. intestinalis*, *K. iwatai*, *K. quadratum*, *K. surabayaensis*
M. japonica	М, С	*K. bora*
Osteomugil cunnesius	М, С, Пр	*K. borimiri*, *K. dicentrarchi*, *K. igori*, *K. valamugili*
O. perusii	М, С	*K. bora*, *K. borimiri*, *K. dicentrarchi*, *K. fujitai*
Planiliza carinata	М, С	*K. bora*
P. melinoptera	М, С, Пр	*K. dicentrarchi*
P. parsia	М, С, Пр	*K. haridasae*, *K. sagarica*
Planiliza sp. D sensu	М, С, Пр	*K. borimiri*, *K. dicentrarchi*
Отряд Ophidiiformes — ошибнеобразные		
Семейство Carapidae — караповые		
Echiodon sp.	?	*K. cutanea*
Отряд Perciformes — окунеобразные		
Семейство Aulorhynchidae — длиннорылые колюшки		
Aulorhynchus flavidus	М	*K. thyrsites*
Семейство Cheilodactylidae — джакасовые		
Cheilodactylus zonatus	М	*K. whippsi*
Семейство Cottidae — рогатковые (керчаковые)		
Icelinus filamentosus	М	*K. thyrsites*
Leptocottus armatus	М, С	*K. thyrsites*
Myoxocephalus brandtii	М	*K. nova*

Продолжение на следующей странице…

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды миксоспоридий рода *Kudoa*
M. scorpius	М, С	*K. quadratum*
Семейство Cyclopteridae — пинагоровые		
Cyclopterus lumpus	М	*K. islandica*
Семейство Hexagrammidae — терпуговые		
Hexagrammos octogrammus	М	*K. azoni*
Ophiodon elongatus	М	*K. thyrsites*
Pleurogrammus azonus	М	*K. azoni*, *K. pleurogrammi*
P. monopterygius	М	*K. pleurogrammi*
Семейство Nototheniidae — нототениевые		
Patagonotothen canina	М	*K. alliaria*
P. ramsayi	М	*K. alliaria*, *K. ramsayi*
Семейство Pholidae — маслюковые		
Pholis ornata	М	*K. thyrsites*
Семейство Platycephalidae — плоскоголовые		
Platycephalus sp.	?	*K. iwatai*
Семейство Polynemidae — пальцепёровые		
Pentanemus quinquarius	М, С	*K. iidae*
Семейство Sebastidae — себастиды (себастовые, морские окуни)		
Sebastes elongatus	М	*K. miniauriculata*
S. minor	М	*K. sebastea*
S. paucispinis	М	*K. clupeidae*, *K. miniauriculata*
Семейство Serranidae — каменные окуни		
Cephalopholis boenak	М	*K. thalassomi*
Hyporthodus nigritus	М	*K. hypoepicardialis*
Morone saxatilis	М, С, Пр	*K. cerebralis*
Семейство Zoarcidae — бельдюговые		
Zoarces americanus	М, С	*K. clupeidae*
Отряд Pleuronectiformes — камбалообразные		
Семейство Bothidae — ромбовые (арноглоссовые)		
Arnoglossus imperialis	М	*K. lunata*
A. laterna	М	*K. lunata*
A. thori	М	*K. lunata*
Семейство Cynoglossidae — циноглоссовые (левосторонние морские языки)		
Cynoglossus senegalensis	М, С, Пр	*K. cynoglossi*
Семейство Paralichthyidae — паралихтиевые		
Paralichthys adspersus	М	*K. thyrsites*
P. olivaceus	М	*K. lateolabracis*, *K. paralichthys*, *K. septempunctata*, *K. shiomitsui*, *K. thyrsites*, *K. yasunagai*
Семейство Pleuronectidae — камбаловые (правосторонние камбалы)		
Atheresthes stomias	М	*K. aburakarei*, *K. thyrsites*
Hippoglossus stenolepis	М	*K. thyrsites*
Lepidopsetta bilineata	М	*K. thyrsites*
Microstomus pacificus	М	*K. thyrsites*
Parophrys vetulus	М	*K. thyrsites*
Platichthys flesus	М, С, Пр	*K. clupeidae*
Семейство Scophthalmidae — калкановые		
Zeugopterus punctatus	М	*K. kabatai*

Продолжение на следующей странице…

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды миксоспоридий рода *Kudoa*
Отряд Salmoniformes — лососеобразные		
Семейство Salmonidae — лососёвые		
Oncorhynchus gorbuscha	М, С, Пр	*K. thyrsites*
O. kisutch	М, С, Пр	*K. thyrsites*
O. mykiss	М, С, Пр	*K. thyrsites*
O. tshawytscha	М, С, Пр	*K. thyrsites*
Salmo salar	М, С, Пр	*K. thyrsites*
Отряд Scombriformes — скумбриеобразные		
Семейство Centrolophidae — центролофовые		
Hyperoglyphe japonica	М	*K. ogawai*
Icichthys australis	М	*K. vesica*
Семейство Gempylidae — гемпиловые (змеевидные макрели)		
Thyrsites atun	М, С	*K. thyrsites*
Семейство Nomeidae — номеевые		
Nomeus gronovii	М	*K. hypoepicardialis*
Семейство Pomatomidae — луфаревые		
Pomatomus saltatrix	М, С	*K. clupeidae*, *K. hypoepicardialis*, *K. nova*
Семейство Scombridae — скумбриевые		
Auxis thazard	М	*K. histolytica*
Euthynnus alletteratus	М, С	*K. nova*
Grammatorcynus bicarinatus	М	*K. grammatorcyni*
Rastrelliger kanagurta	М	*K. quraishii*, *K. saudiensis*
Sarda sarda	М, С	*K. histolytica*
Scomber japonicus	М	*K. caudata*, *K. histolytica*, *K. scomberi*, *K. thyrsites*
S. scombrus	М, С	*K. histolytica*, *K. thyrsites*
Scomberomorus commerson	М	*K. crumena*, *K. permulticapsula*, *K. scomberomori*
S. maculatus	М	*K. crumena*
S. niphonius	М	*K. konishiae*
S. sierra	М	*K. rayformis*
Thunnus albacares	М, С	*K. crumena*, *K. hexapunctata*, *K. neothunni*
T. alalunga	М	*K. thunni*
T. obesus	М	*K. nova*
T. orientalis	М, С	*K. hexapunctata*, *K. prunusi*, *K. yasunagai*
T. thynnus	М, С	*K. clupeidae*, *K. nova*
Семейство Trichiuridae — волосохвостые (рыбы-сабли)		
Lepidopus caudatus	М	*K. thyrsites*
Trichiurus lepturus	М, С	*K. mirabilis*
Отряд Scorpaeniformes — скорпенообразные		
Семейство Anarhichadidae — зубатковые		
Anarhichas lupus	М	*K. islandica*
A. minor	М	*K. islandica*
Отряд Siluriformes — сомообразные		
Семейство Ariidae — ариевые		
Ariopsis felis	М, С	*K. shkae*
Plicofollis layardi	М, С	*K. tachysurae*
P. platystomus	М, С	*K. bengalensis*

Продолжение на следующей странице…

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды миксоспоридий рода *Kudoa*
P. polystaphylodon	М, С, Пр	*K. quadratum*
Семейство Plotosidae — угрехвостые сомы		
Plotosus lineatus	М, С	*K. yasunagai*
Отряд Syngnathiformes — иглообразные		
Семейство Syngnathidae — игловые		
Entelurus aequoreus	М, С	*K. quadratum*
Syngnathus abaster	М, С, Пр	*K. quadratum*
S. acus	М, С	*K. quadratum*
S. tenuirostris	М	*K. quadratum*
Отряд Tetraodontiformes — иглобрюхообразные		
Семейство Tetraodontidae — четырёхзубые (иглобрюхие, скалозубые, кантигастровые)		
Sphoeroides annulatus	М, С	*K. dianae*
Takifugu rubripes	М, С, Пр	*K. shiomitsui*, *K. yasunagai*
Отряд Zeiformes — солнечникообразные		
Семейство Zeidae — солнечниковые		
Zeus capensis	М	*K. thyrsites*
Z. faber	М, С	*K. thyrsites*

Примечание: * — все систематические группы и виды выставлены в алфавитном порядке, начиная от хрящевых рыб и заканчивая костистыми; ** — обитание в водах разной солёности (М — морская вода; С — солоноватая вода; Пр — пресноводная среда).

Note: *, all systematic groups and species are alphabetized, starting from cartilaginous fishes and ending with bony fishes; **, habitation in waters of different salinity (М, marine water; С, brackish water; Пр, freshwater environment).

Считается, что миксоспоридии изначально возникли в морских рыбах [Шульман и др., 1997]. С учётом этого, а также подавляющего преобладания находок *Kudoa* в водоёмах с солёной водой можно заключить следующее: вероятнее всего, переход к паразитированию в нескольких пресноводных хозяевах стал эволюционно более поздним явлением и происходил, скорее всего, с участием эвригалинных хозяев.

Известны также случаи обнаружения семи видов миксоспоридий рода *Kudoa* в морских рыбах, обитающих в эстуарных зонах. В частности, они встречались в эвригалинных кефалях: *Kudoa haridasae* Sarkar & Ghosh, 1991 и *Kudoa sagarica* Das, 1996 зарегистрированы из золотистой кефали *Planiliza parsia* (Hamilton, 1822) (Индийский океан, эстуарий реки Хугли, Бенгальский залив, Индия) [Das, 1996; Sarkar, Ghosh, 1991], а *K. unicapsula* — из головача *Chelon ramada* (Risso, 1827) и сингиля *Ch. auratus* (Risso, 1810) (Средиземное море, Санта-Пола, дельта реки Эбро, Испания) [Yurakhno et al., 2007]. Кроме того, миксоспоридии были найдены в солоноватоводных бычках: описаны *Kudoa camarguensis* Pampoulie, Marques, Rosecchi, Crivelli & Bouchereau, 1999 из малого бычка-бубыря *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) и обыкновенного бычка-бубыря, или бычка-лысуна, *P. microps* (Krøyer, 1838) (Средиземное море, дельта реки Рона, Франция) [Pampoulie et al., 1999]. Известно обнаружение *Kudoa cerebralis* Paperna & Zwerner, 1974 в полосатом лавраке *Roccus saxatilis* (Walbaum, 1792) из Атлантического океана, где данный вид встречается преимущественно в эстуариях (североамериканское побережье, устья рек Роппаханнок и Йорк), реже — непосредственно в морских водах (берег у Чимпочигне, Чесапикский залив, США) [Paperna, Zwerner, 1974]. Этот вид хозяина относится к проходным рыбам, которые мигрируют между пресной и солёной водой. Нерест происходит в пресной воде. *K. inornata* обнаружили в эстуарном виде рыб *Cynoscion nebulosus* (Cuvier, 1830) (Атлантический океан, побережье Южной Каролины, США, гавань Ромейн, река Ашли, бассейн Ашепу — Комбахи — Эдисто) [Dykova et al., 2009]. *Kudoa viseuensis* Monteiro, Da Silva, Hamoy, Sanches & Matos, 2019 была найдена в морском хозяине *Batrachoides surinamensis* (Bloch

& Schneider, 1801) в регионе впадения в Атлантический океан реки Амазонка (муниципалитет Визеу, штат Пара на севере Бразилии) [Monteiro et al., 2019]. Другой представитель рода *Kudoa* от солоноватоводного хозяина — *Kudoa* sp. из мороны, или белого американского лаврака, *Morone americana* (Gmelin, 1789) — был зарегистрирован в бассейне Атлантического океана, в реке Чоптенк, Чесапикский залив (Мэриленд, США) [Bunton, Poynton, 1991].

В пяти видах проходных лососёвых рыб [в тихоокеанских горбуше *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792), кижуче *O. kisutch* (Walbaum, 1792), микиже *O. mykiss* (Walbaum, 1792) и чавыче *O. tshawytscha* (Walbaum, 1792), а также в обитателе Атлантического и Северного Ледовитого океанов, сёмге *Salmo salar* Linnaeus, 1758] известен только один океанический вид миксоспоридий — *K. thyrsites* [Eiras et al., 2014], что говорит о вероятности заражения хозяев этим видом паразитов исключительно в морских водах.

Таким образом, из 128 видов *Kudoa* 117 (91,4 %) были найдены в морской зоне Мирового океана, 8 (6,3 %) — в его эстуариях (7 видов — в морских рыбах, 1 вид — в пресноводном хозяине), 3 (2,3 %) — в пресноводных водоёмах.

С целью изучения влияния опреснения на фауну миксоспоридий рыб Чёрного и Азовского морей мы проводили многолетние исследования в экосистемах эстуарного типа у берегов Крыма, анализируя в том числе и представителей рода *Kudoa* в бычковых рыбах. В 2008–2019 гг. нами изучены миксоспоридии от 308 экз. этих рыб в устье реки Чёрная и от 807 экз. бычков в Каркинитском заливе (Чёрное море), а также от 757 экз. рыб семейства Gobiidae в Восточном Сиваше (Азовское море) (табл. 2).

Мы изучали видовой состав и численность паразитов рыб, которые обитают в двух биотопах эстуарного типа, расположенных в месте впадения реки Чёрная в Севастопольскую бухту (Чёрное море), — в устье реки с повышенной солёностью воды у дна и в 1,5 км выше по течению, в биотопе с солёностью 4–5 ‰ [Юрахно, 2012, 2014, 2015а]. У обследованных гидробионтов наряду с восемью видами преимущественно морских миксоспоридий был найден один представитель рода *Kudoa* — *K. nova* от трёхзубого полосатого бычка *Tridentiger trigonocephalus* (Gill, 1859), травяника *Gobius ophiocephalus* Pallas, 1814, чёрного бычка *G. niger* Linnaeus, 1758, цуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814), рыжика *Neogobius eurycephalus* (Kessler, 1874) и кругляка *N. melanostomus* (Pallas, 1814). Экстенсивность инвазии рыб этим видом миксоспоридий колебалась от 5 до 92 % для разных хозяев в различные сезоны. В нашем исследовании он был встречен в биотопе с солёностью у дна 12–16 ‰. В изученном нами пресноводном участке реки Чёрная данный паразит найден не был, так как его хозяева (бычки) в уловах отсутствовали.

Исследование *K. nova* в бычках Каркинитского залива было проведено с 2008 по 2018 г. *K. nova* была найдена в трёх видах бычков — в кругляке, песочнике *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814) и цуцике. Травяник и мартовик *Mesogobius batrachocephalus* (Pallas, 1814) оказались свободными от этого паразита. Рыбу ловили в районах с различными гидрологическими условиями. При этом места́ отбора проб находились в ряде случаев на расстоянии 8–13 км от села Портовое, в котором мы базировались (сёла Андреевка, Аврора, Стерегущее и Рисовое). Так, в 2008–2013 гг. бычки исследованы в открытом море, при регистрации в то время его периодического опреснения водой рисовых чеков у сёл Портовое и Рисовое, а также в отдалённых от них районах сёл Аврора и Стерегущее. При этом показатели экстенсивности инвазии (далее — ЭИ) рыб *K. nova* в разные сезоны были достаточно велики для песочника из подвергавшихся некоторому опреснению участков моря (31–56 %), встречаемость паразита в кругляке также была высокой и сравнимой в зонах разной солёности (40 и 47 %), однако у села Рисовое она составляла только 12 %. В последующие годы, когда прекратилось разведение риса на крымских землях, *K. nova* продолжала встречаться в бычках, причём показатели ЭИ этим паразитом кругляка стали значительно ниже (4–30 %), хотя в песочнике они были порой очень высокими (до 47–63 %).

Таблица 2. Количество экземпляров, заражённых *Kudoa nova* / количество исследованных рыб (средняя экстенсивность инвазии, %) семейства Gobiidae с указанием экстенсивности инвазии хозяев в районах с различной солёностью воды

Table 2. Number of fish infected with *Kudoa nova* / number of fish studied (average prevalence, %) of the family Gobiidae, with indication of hosts prevalence in areas of various water salinity

Регион	Чёрное море				Азовское море						Река Буг	Реки Нарев и Висла
	устье реки Чёрная	Каркинитский залив		устье реки Днепр	Восточный Сиваш					Таган-рогский залив		
					северная часть	центральная часть		южная, кутовая часть				
Годы исследования	2010–2019	2008–2013	2014–2017	2012	2010, 2013	2010, 2013	2014–2016	2013	2014–2015	1998	2011	2011
Солёность воды, ‰	12–16 (у дна)	10–15	18,6–27,6	0,05–16	1–11,5	10–40	22,7–65	10–40	22,7–75	1–3	0,25–0,5	0,2–0,573
Вид рыбы												
Gobius niger	2 / 17 (11,8)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
G. ophiocephalus	4 / 82 (4,9)	0 / 61 (0)	0 / 209 (0)	–	0 / 105 (0)	0 / 30 (0)	0 / 58 (0)	–	0 / 3	–	–	–
Mesogobius batrachocephalus	–	–	0 / 2	–	–	–	–	0 / 1	–	–	–	–
Neogobius fluviatilis	–	13 / 35 (37,1)	35 / 98 (35,8)	–	1 / 7	–	12 / 16 (75)	–	4 / 18 (22,2)	0 / 14 (0)	0 / 24 (0)	0 / 118 (0)
N. gymnotrachelus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0 / 35 (0)	0 / 85 (0)
N. melanostomus	40 / 79 (50,6)	27 / 80 (33,8)	48 / 271 (17,7)	1 / 37 (2,7)	11 / 74 (14,9)	–	53 / 127 (41,7)	54 / 230 (23,5)	41 / 88 (46,6)	0 / 2	–	0 / 21 (0)
Pomatoschistus microps	–	–	0 / 3	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ponticola eurycephalus	13 / 75 (17,3)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Proterorhinus marmoratus	22 / 43 (51,2)	–	28 / 48 (58,3)	–	–	–	–	–	–	–	–	–
P. semilunaris	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0 / 24 (0)
Tridentiger trigonocephalus	2 / 12 (16,7)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Всего рыб, экз.	308	176	631	37	186	30	201	231	109	16	59	248

В 2014 и 2015 гг. пробы рыбы на миксоспоридий были взяты у бывшего села Андреевка (напротив посёлка Огни) и у села Аврора, расположенных южнее села Портовое, ближе к Бакальской косе. Глубина отбора проб составляла чуть более 1 м, причём, по словам рыбаков, такие небольшие глубины там тянутся лишь на 200 м от берега, а дно представляет собой песок (в районе села Аврора — с примесью глины). Здесь лишь 10 % кругляков были заражены *K. nova*. Одна проба песочников была отобрана в 2014 г. в районе села Портовое в небольшом мелководном озерце с солёностью 27,60 ‰ на Сары-Булатской косе с илистым грунтом; там 18 % бычков были заражены *K. nova*. Самыми высокими значения заражённости бычков этим паразитом были в 2015 г. в Сары-Булатском лимане у берегов села Портовое, где глубúны составляют от 10 до 60 см на протяжении более чем 2 км по направлению к островам, а дно представляет собой чёрный ил. Также эти районы отличались по солёности. У села Андреевка и у села Аврора вода была в своё время значительно менее подвержена опреснению, тогда как на мелководье у села Портовое шесть каналов выносили днепровскую воду в море вплоть до 2014 г. Данные последующих лет, полученные в открытой части моря у села Портовое и в прилегающем к нему Сары-Булатском лимане, подтвердили бóльшую заражённость бычков именно в последнем. ЭИ *K. nova* кругляка из Сары-Булатского лимана была выше порой в 4 раза в 2016 г. и в 2,6 раза в 2017 г. по сравнению с ЭИ в открытой части моря. Максимальное значение ЭИ *K. nova* песочника в этом лимане составляло 63 %, а для цуцика — 50–65 %. Таким образом, в более мелководном и сильно заиленном участке Каркинитского залива отмечены более высокие значения показателей инвазии рыб миксоспоридиями, так как там, вероятно, происходит более интенсивное накопление заразного начала [Дмитриева и др., 2015; Корнийчук и др., 2016; Юрахно, 2015a, 2016b; Юрахно, Токарев, 2017; Yurakhno, 2013].

В целом миксоспоридии рода *Kudoa* и других родов в регионе заповедника «Лебяжьи острова» представляют собой типично морскую фауну. Это закономерно, так как, по сведениям, любезно предоставленным Н. В. Шадриным (ФИЦ ИнБЮМ), солёность воды в периодически опресняемом открытом море у села Рисовое и у села Портовое в 2008–2013 гг. колебалась от 10 до 15 ‰, а в условиях прекращения сбрасывания в море вод рисовых чеков, по нашим данным, солёность воды в окрестностях Портового была даже повышенной: в открытом море в 2014 г. — 19,30 ‰, в 2015 г. — 21,08 ‰, в 2016 г. — 17,90–18,59 ‰, а в Сары-Булатском лимане в 2015 и 2016 гг. — 20,87 и 18,14–21,35 ‰ соответственно. Периодическое опреснение открытого моря в Каркинитском заливе водами рисовых чеков, по всей видимости, не меняло солёность до критических значений, губительных для *K. nova*, как в случаях, описанных ниже (в других исследованных нами регионах).

Ещё одним биотопом эстуарного типа, изученным нами на предмет обнаружения миксоспоридий рода *Kudoa*, стал Восточный Сиваш. Бычки кругляк, травяник и песочник были исследованы нами в ноябре — декабре 2010 г. в северной его части, у сёл Мысовое, Чайкино и Чонгар [Юрахно, 2015a; Юрахно, Горчанок, 2011]. Пробы рыб брали из ставников на глубине 2–4 м при температуре воды +10…+14 °С в районах с различной её солёностью. У сёл Мысовое и Чайкино в момент взятия пробы солёность воды составляла 11,5 ‰, однако, по сведениям, предоставленным А. Р. Болтачевым (ФИЦ ИнБЮМ), известно, что из-за периодического сброса в Сиваш пресных вод рисовых чеков значение зачастую снижалось в данном регионе до 1 ‰. У села Чонгар солёность составляла 17 ‰. Оказалось, что в 2010 г. в опресняемой зоне близ сёл Мысовое и Чайкино 47 экз. кругляков были свободны от паразита, а в 1 из 5 экз. исследованных песочников была найдена *K. nova*. У Чонгара ЭИ кругляков этой миксоспоридией составляла 43 % рыб. В 1 экз. песочника у Чонгара *K. nova* обнаружена не была. Зато в 2013 г. у села Мысовое 47 % кругляков были заражены данным паразитом, что свидетельствует о том, что в предшествующее время сильного опреснения в этом районе, вероятно, не было.

В период с декабря 2012 г. по июнь 2015 г. нами продолжено изучение миксоспоридий бычковых рыб Восточного Сиваша в его кутовой, осолонённой зоне (село Семисотка, село Каменское) и в срединной части (село Дмитровка). Исследованы кругляк, песочник, травяник и мартовик [Юрахно, 2015a]. Найден один вид паразитов — *K. nova* — в мышцах кругляка и песочника.

Судя по показателям заражённости бычков данным видом миксоспоридий (ЭИ песочника составляла 22 %, кругляка — 16–69 %; ЭИ имела сезонную и межгодовую изменчивость), ни в кутовой зоне Восточного Сиваша, ни в срединной его части не наблюдается сильного опреснения воды, так как показатели ЭИ хозяев этим паразитом относительно высоки и сравнимы со значениями для морских вод, как и в 2013 г. в северной части залива. Это подтвердилось и данными Н. В. Шадрина с соавторами [Shadrin et al., 2018]. Так, в 2013 г. солёность воды в срединной и кутовой частях колебалась от 10,0 до 40,0 ‰ (средняя 25,2 ‰). В 2014 г. она составляла от 25,9 до 26,7 ‰ летом и от 22,7 до 42,2 ‰ осенью, достигая в отдельных точках 50,0–65,0 ‰. В 2015 г. в центральной части солёность была 55,0–65,0 ‰, а в южной — 70,0–75,0 ‰.

В 2014 г. прекратилось опреснение Восточного Сиваша водами, сливаемыми с рисовых чеков, что создало, возможно, более благоприятные условия для развития миксоспоридии *K. nova* в популяции местных бычков. Об этом свидетельствует и наибольшая заражённость кругляка в последние годы исследования в самой кутовой, южной зоне Сиваша — у села Каменское (максимальные значения ЭИ по сезонам составили 53–69 %), в самой удалённой от рисовых чеков зоне максимальной солёности [Юрахно, 2015a].

K. nova явилась общим видом в фауне паразитов бычков всех трёх сравниваемых экосистем эстуарного типа.

Анализ полученных нами данных из морских, периодически опресняемых зон Крыма свидетельствует об отрицательном воздействии на заражённость бычков *K. nova* сильного опреснения морской воды (до 1 ‰ и меньших значений) и о высоких показателях заражённости рыб этим видом миксоспоридий в районах с достаточно высокими значениями солёности (табл. 2). Анализируя изменения в показателях средней ЭИ бычков этим видом паразитов до 2013 г. включительно, когда осуществлялся сброс вод с рисовых чеков в Каркинитский залив и в Сиваш (с учётом выделенных районов в последнем), и в более поздний период, нам удалось проследить их только на примере кругляка, причём они противоречивы для сравниваемых регионов. Так, с 2014 г. средняя ЭИ бычка *K. nova* в Каркинитском заливе уменьшилась почти в два раза, тогда как в кутовой зоне Сиваша она, наоборот, вдвое увеличилась. Возможно, это связано не с солёностью, а с какими-то другими факторами среды.

То, что в сильно опреснённых районах Понто-Азова *K. nova* либо отсутствовала, либо была представлена единично, подтверждается и литературными, и другими нашими данными. По результатам, полученным Н. Н. Найдёновой [1974], и согласно нашим более ранним экспедиционным исследованиям, летом 1998 г. этот вид паразитов отсутствовал в бычках, выловленных в сильно опреснённом Таганрогском заливе Азовского моря, в который впадает река Дон [Юрахно, Горчанок, 2011]. По данным сотрудников АзНИИРХ, средняя солёность этого региона в год исследования составляла 1–3 ‰. Летом 2011 г. в реках Буг и Висла при изучении миксоспоридий бычков, распространившихся из северо-западной части Чёрного моря по центральному инвазивному коридору, нами зафиксировано отсутствие миксоспоридий в паразитофауне бычков: кругляка *N. melanostomus*, гонца *N. gymnotrachelus* (Kessler, 1857), песочника *N. fluviatilis* и представителя тупоносых бычков *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837). В 2012 г. в черноморской эстуарной зоне Днепра у берегов города Очакова ЭИ кругляка *K. nova* составляла лишь 2,7 % [Kvach et al., 2014] (табл. 2).

Полное отсутствие этого вида миксоспоридий или же чрезвычайно низкие значения его встречаемости в хозяевах, выловленных в сильно опреснённых районах, свидетельствуют о следующем. Во-первых, возможно, что споры *K. nova*, которые значительную часть времени после гибели хозяев проводят либо в толще воды, либо на дне или в грунте, не выдерживают низкой солёности и погибают. Во-вторых, известно, что в регионах с сильным опреснением и колебанием солёности воды наблюдается значительное обеднение видового состава олигохет и полихет, которые теоретически могут являться окончательными хозяевами данного вида миксоспоридий. Однако сложный двухххозяинный жизненный цикл миксоспоридий пока доказан только для 36 из более чем 2000 видов этих паразитов [Dykova, Lom, 2007]; при этом большинство из них — пресноводные виды, и все они не принадлежат к роду *Kudoa*. Таким образом, мы можем высказать лишь предположение о том, что в жизненном цикле, помимо рыб, могут участвовать и беспозвоночные.

С целью выявления выживаемости спор миксоспоридии *K. nova* при содержании их в воде различной солёности летом 2014 г. нами был поставлен опыт [Юрахно, 2016a; Yurakhno, 2015b, 2018]. Он показал, что уже на третьи сутки содержания выделенных из мышц цист этого паразита в родниковой пресной воде в холодильнике чуть менее половины спор имели аномальное строение, были деформированными; к 34-м суткам число таких уродливых форм выросло до 87 %. Полярные капсулы в таких спорах не выстреливали при погружении их в раствор щелочи, то есть наблюдалось нарушение жизнедеятельности потемневших спор. Наиболее же комфортные условия создавались в цистах, помещённых в морскую воду в холодильник; там число нормальных спор составляло от 94 до 98 % на протяжении всего периода опытных исследований (более месяца). Что касается цист, находящихся в мышцах, то здесь огромную роль в сохранности спор играло нахождение их в ткани хозяина в определённой биохимической среде. В таком случае число аномальных спор в пресной и морской воде при уличной температуре было сопоставимо и относительно невысоко: в пресной воде оно колебалось от 9 до 17 %, а в морской воде — от 4 до 20 %.

Столь быстрое негативное воздействие пресной воды на споры *K. nova* удивительно: считается, что они очень прочны, а значит, теоретически должны были бы дольше сохраняться в инородной среде. Хорошо известно, что *K. nova* выдерживает незначительное опреснение и в гораздо большем количестве встречается в мезогалинном мелководном Азовском море, чем в Чёрном море, особенно в мелководных лиманах. Однако чистая пресная вода является фактором, негативно влияющим на строение и состояние спор данного паразита при его непосредственном контакте с инородной средой. В случае нахождения спор паразита в мышечной ткани биохимическая среда организма хозяина смягчает негативное воздействие пресной воды на споры *K. nova*. Впрочем, для спор океанических видов влияние пресной воды бывает более губительным. Так, одним из эффективных средств, которое убивает споры *K. septempunctata* перед употреблением в пищу сырого мяса азиатского паралихта *Paralichthys olivaceus* (Temminck & Schlegel, 1846), приводящим обычно к диарее и рвоте, явилось помещение его в пресную воду (0 ‰) либо в гиперсолёный раствор (160 ‰) на 5 мин [Yokoyama et al., 2016].

K. nova была зарегистрирована нами ранее как в полносолёных водах Чёрного моря, так и в мезогалинных водах Азовского моря (в последнем ЭИ нередко достигала 100 % в случае обитания рыб-хозяев в мелководных лиманах), но она не была встречена в олигогалинных и пресных водах. Споры этого вида имеют отрицательную плавучесть, что является приспособлением для заражения хозяев, ведущих донный образ жизни. В водной среде с меньшей солёностью они быстрее оседают на дно, перемешиваясь с поверхностным илистым слоем, что обеспечивает наилучший контакт с потенциальными хозяевами. Распространение этого вида в олигогалинные и пресные водоёмы, очевидно, ограничивается встречаемостью его возможных окончательных хозяев, в качестве которых в данном бассейне выступают, предположительно, олигохеты

и полихеты. Кроме того, сами споры *K. nova*, как показано нашим опытом, не выдерживают длительного пребывания в пресной воде после гибели хозяев. Таким образом, данный паразит, скорее всего, является морским по происхождению видом, встречающимся в водоёмах с различной солёностью, включая океаническую, и широко распространённым в представителях семейства Gobiidae в Чёрном и Азовском морях [Юрахно, 2014; Юрахно, Горчанок, 2011].

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

Благодарность. Мы признательны сотрудникам ФИЦ ИнБЮМ Т. А. Богдановой, А. Р. Болтачеву и Н. В. Шадрину, профессору Института паразитологии ПАН Н. А. Овчаренко, а также работникам АзНИИРХ за предоставленные данные по солёности воды в исследованных нами акваториях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Гриневецкий С. Р., Зонн И. С., Жильцов С. С. *Чёрное море. Энциклопедия*. Москва : Международные отношения, 2015. 664 с. (Серия: «Моря России»). [Grinevetsky S. R., Zonn I. S., Zhil'tsov S. S. *Chernoe more. Entsiklopediya.* Moscow : Mezhdunarodnye otnosheniya, 2015, 664 p. (Seriya: "Morya Rossii"). (in Russ.)]
2. Дебелиус Х. *Рыбы Атлантики, Средиземного и Чёрного морей.* [Москва] : IKAN, 2009. 308 с. [Debelius Kh. *Ryby Atlantiki, Sredizemnogo i Chernogo morei.* [Moscow] : IKAN, 2009, 308 p. (in Russ.)]
3. Дмитриева Е. В., Корнийчук Ю. М., Юрахно В. М., Пронькина Н. В., Полякова Т. А., Попюк М. П. Характеристика видового разнообразия и структуры сообществ паразитов рыб в Каркинитском заливе (Чёрное море) // *Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов* : материалы Международной научной конференции, Ростов-на-Дону, 27 ноября 2015 г. Ростов-на-Дону : АзНИИРХ, 2015. С. 92–98. [Dmitrieva E. V., Yurakhno V. M., Kornyychuk Yu. M., Pronkina N. V., Polyakova T. A., Popyuk M. P. Characterization of species diversity and structure of fish parasite communities from Karkinitsky Bay (Black Sea). In: *Voprosy sokhraneniya bioraznoobraziya vodnykh ob'ektov* : materialy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, Rostov-on-Don, 27 November, 2015. Rostov-on-Don : AzNIIRKh, 2015, pp. 92–98. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/xvxcgt
4. Корнийчук Ю. М., Дмитриева Е. В., Юрахно В. М., Полякова Т. А., Пронькина Н. В., Попюк М. П., Тарина Н. А., Руденко М. И. Фауна паразитов в биоценозах заповедной акватории у Лебяжьих островов // *Заповедники Крыма – 2016: биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление* : тезисы VIII Международной научно-практической конференции, Симферополь, 28–30 апреля 2016 г. Симферополь : Эльиньо, 2016. С. 305–307. [Korniichuk Yu. M., Dmitrieva E. V., Yurakhno V. M., Polyakova T. A., Pron'kina N. V., Popyuk M. P., Tarina N. A., Rudenko M. I. Fauna parazitov v biotsenozakh zapovednoi akvatorii u Lebyazh'ikh ostrovov // *The Nature Reserves of the Crimea – 2016. Biological and Landscape Diversity, Conservation and Management* : the abstracts of the VIII International Scientific-Practical Conference, Simferopol, 28–30 April, 2016. Simferopol : El'in'o, 2016, pp. 305–307. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5142
5. Найдёнова Н. Н. *Паразитофауна рыб семейства бычковых Чёрного и Азовского морей* / АН УССР ; Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского. Киев : Наукова думка, 1974. 182 с. [Naidenova N. N. *Parazitofauna ryb semeistva bychkovykh Chernogo i Azovskogo morei* / AN USSR ; Institut biologii yuzhnykh morei imeni A. O. Kovalevskogo. Kyiv : Naukova dumka, 1974, 182 p. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5657
6. 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.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8655
7. Фадеев Н. С. *Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана.*

Владивосток : ТИНРО-Центр, 2005. 366 с. [Fadeev N. S. *Spravochnik po biologii i promyslu ryb severnoi chasti Tikhogo okeana.* Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2005, 366 p. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/qkxhkn

8. Шульман С. С. *Миксоспоридии фауны СССР.* Москва ; Ленинград : Наука, 1966. 507 с. [Shulman S. S. *Miksosporidii fauny SSSR.* Moscow ; Leningrad : Nauka, 1966, 507 p. (in Russ.)]
9. Шульман С. С., Донец З. С., Ковалева А. А. *Класс миксоспоридий мировой фауны.* Т. 1. *Общая часть.* Санкт-Петербург : Наука, 1997. 578 с. [Shulman S. S., Donets Z. S., Kovaleva A. A. *Klass miksosporidii mirovoi fauny.* Vol. 1. *Obshchaya chast'.* Saint Petersburg : Nauka, 1997, 578 p. (in Russ.)]
10. Юрахно В. М. *Миксоспоридий рыб Чёрного моря: систематика, фауна, экология, зоогеография* : автореф. дис. … канд. биол. наук : 03.00.18, 03.00.19. Севастополь, 1994. 23 с. [Yurakhno V. M. *Miksosporidii ryb Chernogo morya: sistematika, fauna, ekologiya, zoogeografiya* : avtoref. dis. … kand. biol. nauk : 03.00.18, 03.00.19. Sevastopol, 1994, 23 p. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/9666
11. Юрахно В. М. Миксоспоридии черноморских рыб в эстуарии реки Чёрная (Севастополь, Крым) // *Материалы V Всероссийской конференции с международным участием по теоретической и морской паразитологии, Светлогорск, 23–27 апреля 2012 г.* / науч. ред. Ч. М. Нигматуллин. Калининград : АтлантНИРО, 2012. С. 229–231. [Yurakhno V. M. Miksosporidii chernomorskikh ryb v estuarii reki Chernaya (Sevastopol', Krym). In: *Materialy V Vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem po teoreticheskoi i morskoi parazitologii, Svetlogorsk, 23–27 April, 2012* / Ch. M. Nigmatullin (Ed.). Kaliningrad : Atlant-NIRO, 2012, pp. 229–231. (in Russ.)]
12. Юрахно В. М. Видовой состав и сезонная встречаемость миксоспоридий рыб в низовьях р. Чёрная (Севастополь, Россия) // *Труды Центра паразитологии* / Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН. Т. 48: *Систематика и экология паразитов* / отв. ред. С. О. Мовсесян. Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2014. С. 346–348. [Yurakhno V. M. Vidovoi sostav i sezonnaya vstrechaemost' miksosporidii ryb v nizov'yakh r. Chernaya (Sevastopol', Rossiya). In: *Trudy Tsentra parazitologii* / Tsentr parazitologii Instituta problem ekologii i evolyutsii imeni A. N. Severtsova RAN. Vol. 48: *Sistematika i ekologiya parazitov* / S. O. Movsesyan (Ed.). Moscow : Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2014, pp. 346–348. (in Russ.)]
13. Юрахно В. М. Миксоспоридии морских рыб, обитающих в экосистемах эстуарного типа прибрежной зоны Крыма // *Биологическое разнообразие Кавказа и юга России* : материалы XVII Международной конференции, Нальчик, 5–6 ноября 2015 г. Махачкала : Изд-во «Наука-Дагестан», 2015а. С. 499–502. [Yurakhno V. M. Miksosporidii morskikh ryb, obitayushchikh v ekosistemakh estuarnogo tipa pribrezhnoi zony Kryma In: *Biologicheskoe raznoobrazie Kavkaza i yuga Rossii* : materialy XVII Mezhdunarodnoi konferentsii, Nalchik, 5–6 November, 2015. Makhachkala : Izd-vo "Nauka-Dagestan", 2015a, pp. 499–502. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/zeapev
14. Юрахно В. М. Влияние воды различной солёности на морфологию спор *Kudoa nova* (Myxosporea, Kudoidae): экспериментальное исследование // *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : в 3 т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции, Севастополь, 19–24 сентября 2016 г. Севастополь, 2016а. Т. 1. С. 354–357. [Yurakhno V. M. Influence of water different salinity on the morphology of *Kudoa nova* (Myxosporea, Kudoidae) spores: Experimental study. In: *Morskie biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy* : v 3 t. : sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii, Sevastopol, 19–24 September, 2016. Sevastopol, 2016a, vol. 1, pp. 354–357. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/3058
15. Юрахно В. М. Миксоспоридии и микроспоридии рыб Каркинитского залива (Крым, Чёрное море) // *Труды Центра паразитологии* / Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова

РАН. Т. 49: *Фауна и экология паразитов* / отв. ред. С. О. Мовсесян. Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2016b. С. 215–217. [Yurakhno V. M. Miksosporidii i mikrosporidii ryb Karkinitskogo zaliva (Krym, Chernoe more). In: *Trudy Tsentra parazitologii* / Tsentr parazitologii Instituta problem ekologii i evolyutsii imeni A. N. Severtsova RAN. Vol. 49: *Fauna i ekologiya parazitov* / S. O. Movsesyan (Ed.). Moscow : Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2016b, pp. 215–217. (in Russ.)]

16. Юрахно В. М., Горчанок Н. В. Миксоспоридия *Kudoa nova* (Myxosporea: Kudoidae) – паразит рыб Чёрного и Азовского морей // *Морской экологический журнал.* 2011. Т. 10, № 2. С. 68–77. [Yurakhno V. M., Gorchanok N. V. Myxosporea *Kudoa nova* (Myxosporea: Kudoidae) – parasite of the Black Sea and the Sea of Azov fish. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2011, vol. 10, no. 2, pp. 68–77. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1157
17. Юрахно В. М., Озер А. Н. Фауна миксоспоридий рыб Понто-Каспийского бассейна (происхождение, сравнительный анализ) // *Современные проблемы паразитологии и экологии. Чтения, посвящённые памяти С. С. Шульмана* : сборник трудов Всероссийской научной конференции с международным участием, Тольятти, 15–17 мая 2018 г. Тольятти : Полиар, 2018. С. 334–345. [Yurakhno V. M., Özer A. N. Myxosporean fauna of the Ponto-Caspian basin fish (origin, comparative analysis). In: *Sovremennye problemy parazitologii i ekologii. Chteniya, posvyashchennye pamyati S. S. Shul'mana* : sbornik trudov Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, Tolyatti, 15–17 May, 2018. Tolyatti : Poliar, 2018, pp. 334–345. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/otlfol
18. Юрахно В. М., Токарев Ю. С. Микропаразиты рыб Каркинитского залива Чёрного моря по данным весны и осени 2017 года // *Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны – 3* : материалы Международной конференции, 27–29 сентября 2017 г., Ереван, Армения. Ереван : ООО «ТАСК», 2017. С. 337–339. [Yurakhno V. M., Tokarev Y. S. Fish microparasites of Karkinitsky Gulf of the Black Sea according to the data of spring and autumn of 2016. In: *Biological Diversity and Conservation Problems of the Fauna – 3* : proceedings of the international conference, 27–29 September, 2017, Yerevan, Armenia. Yerevan : LLC "TASK", 2017, pp. 337–339. (in Russ.)]
19. Azevedo C., Rocha S., Matos E., Oliveira E., Matos P., Al-Quraishy S., Casal G. Ultrastructural and phylogenetic description of *Kudoa orbicularis* n. sp. (Myxosporea: Multivalvulida): A parasite infecting the muscle of the fish *Chaetobranchopsis orbicularis* (Teleostei: Cichlidae) in the Amazon region. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2016, vol. 63, iss. 1, pp. 27–36. https://doi.org/10.1111/jeu.12244
20. Bunton T. E., Poynton S. L. *Kudoa* sp. (Myxosporea, Multivalvulida) infection in juvenile white perch, *Morone americana* (Gmelin): Histopathology and spore morphology. *Journal of Fish Diseases*, 1991, vol. 14, iss. 5, pp. 589–594. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1991.tb00615.x
21. Casal G., Matos E., Matos P., Azevedo C. Ultrastructural description of a new myxosporean parasite *Kudoa aequidens* sp. n. (Myxozoa, Myxosporea), found in the sub-opercular musculature of *Aequidens plagiozonatus* (Teleostei) from the Amazon River. *Acta Protozoologica*, 2008, vol. 47, iss. 2, pp. 135–141.
22. Das M. K. Myxozoan and urceolarid ciliate parasites of wild and cultured *Liza parsia* in deltaic West Bengal. *Journal of the Inland Fisheries Society of India*, 1996, vol. 28, no. 2, pp. 46–56.
23. Dykova I., Lom J. Comments on the recent knowledge and some of the topics to be solved in the research on Myxozoa. *Parassitologia*, 2007, vol. 49, suppl. 2, pp. 146. (The 7th International Symposium on Fish Parasites, 24–28 September, 2007, Viterbo, Italy).
24. Dykova I., de Buron I., Fiala I., Roumillat W. R. *Kudoa inornata* sp. n. (Myxosporea: Multivalvulida) from the skeletal muscles of *Cynoscion nebulosus* (Teleostei: Sciaenidae). *Folia Parasitologica*, 2009, vol. 56, iss. 2, pp. 91–98. https://doi.org/10.14411/fp.2009.014
25. Eiras J. C., Saraiva A., Cruz C. Synopsis of the species of *Kudoa* Meglitsch, 1947 (Myxozoa: Myxosporea: Multivalvulida). *Systematic Parasitology*, 2014, vol. 87, iss. 2, pp. 153–180. https://doi.org/10.1007/s11230-013-9461-4
26. Fomena A., Bouix G. Myxosporea (Protozoa: Myxozoa) of fresh-water fishes in Africa: Keys to genera and species. *Systematic*

Parasitology, 1997, vol. 37, iss. 3, pp. 161–178. https://doi.org/10.1023/A:1005839220014
27. Kasprzak A., Juśko K., Motyka J. Zmienność jonu chlorkowego i siarczanowego w Wiśle między zbiornikiem Goczałkowickim a ujściem Skawy. *Zeszyty Naukowe Instytutu Gospodarki Surowcami Mineralnymi i Energią Polskiej Akademii Nauk*, 2016, no. 94, pp. 197–204.
28. Kvach Yu., Kornyychuk Y., Mierzejewska K., Rubtsova N., Yurakhno V., Grabowska J., Ovcharenko M. Parasitization of invasive gobiids in the eastern part of the central trans-European corridor of invasion of Ponto-Caspian hydrobionts. *Parasitology Research*, 2014, vol. 113, iss. 5, pp. 1605–1624. https://doi.org/10.1007/s00436-014-3791-2
29. Monteiro E. P., Da Silva D. T., Hamoy I., Sanches O., Matos E. R. Morphological and molecular characteristics of *Kudoa viseuensis* n. sp. (Myxosporea: Multivalvulida), found in the muscle of *Batrachoides surinamensis* (Teleostei: Batrachoididae) in the Brazilian Amazon region. *Acta Protozoologica*, 2019, vol. 58, iss. 1, pp. 7–16. https://doi.org/10.4467/16890027AP.19.002.10833
30. Pampoulie C., Marques A., Rosecchi E., Crivelli A. J., Bouchereau J. L. A new myxosporean parasite, *Kudoa camarguensis* n. sp., recorded on two goby species (Teleostei: Pisces) in the Rhône delta (Mediterranean Sea, France). *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 1999, vol. 46, iss. 3, pp. 304–310. https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1999.tb05129.x
31. Paperna I., Zwerner D. E. *Kudoa cerebralis* sp. n. (Myxosporidea, Chloromyxidae) from the striped bass, *Morone saxatilis* (Walbaum). *The Journal of Protozoology*, 1974, vol. 21, iss. 1, pp. 15–19. https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1974.tb03610.x
32. Sarkar N. K., Chaudhury S. R. *Kudoa cascasia* sp. n. (Myxosporea: Kudoidae) parasitic in the mesentery of *Sicamugil cascasia* (Ham.) from Hooghly estuary of West Bengal, India. *Acta Protozoologica*, 1996, vol. 35, no. 4, pp. 335–338.
33. Sarkar N. K., Ghosh S. Two new coelozoic myxosporida (Myxozoa: Myxosporea) from estuarine teleost fishes (Mugilidae) of West Bengal, India. *Proceeding of the Zoological Society, Calcutta*, 1991, vol. 44, pp. 131–135.
34. Shadrin N. V., Anufriieva E. V., Kipriyanova L. M., Kolesnikova E. A., Latushkin A. A., Romanov R. E., Sergeeva N. G. The political decision caused the drastic ecosystem shift of the Sivash Bay (the Sea of Azov). *Quaternary International*, 2018, vol. 475, pp. 4–10. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.12.009
35. Siau Y. Myxosporidies de *Synodontis ansorgii* Bouleng. Ann. et Mag. N. H., 1911 et de *Eleotris (Kribia) kribensis* Boulenger 1964, poissons des eaux saumâtres de la lagune de Porto-Novo (Dahomey). *Bulletin de la Société zoologique de France*, 1971, vol. 96, pp. 563–570.
36. *The Living Marine Resources of the Eastern Central Atlantic.* Vol. 3. *Bony Fishes pt 1 (Elopiformes to Scorpaeniformes)* / K. E. Carpenter, N. De Angelis (Eds). Rome : FAO, 2016, pp. 1511–2342. (FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes).
37. Velasco M., Videira M., Viana da Silva J. M., Sanches O., Matos P. S., Carmona de São Clemente S., Matos E. Esophageal infection due to *Kudoa* sp. (Myxozoa) in mapará catfish, *Hypophthalmus marginatus*. *Aquaculture Reports*, 2015, vol. 2, pp. 22–25. https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2015.05.001
38. Yokoyama H., Funaguma N., Kobayashi S. *In vitro* inactivation of *Kudoa septempunctata* spores infecting the muscle of olive flounder *Paralichthys olivaceus*. *Foodborne Pathogens and Disease*, 2016, vol. 13, no. 1, pp. 21–27. https://doi.org/10.1089/fpd.2015.2003
39. Yurakhno V. M. The nature protection aspect of the Black Sea fish myxosporean studies. *Vestnik zoologii*, 2013, vol. 47, iss. 6, pp. 537–545. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/11600
40. Yurakhno V. Experimental research of *Kudoa nova* (Myxosporea: Kudoidae) spores in saline and fresh water. In: *The 9th International Symposium on Fish Parasites*, 31 August – 4 September, 2015, Valencia, Spain : book of abstracts. [Valencia], 2015b, pp. 138. https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4227.8482
41. Yurakhno V. Effect of water different salinity on the morphology of *Kudoa nova* (Myxosporea: Kudoidae) spores: Experimental study. In: *Diversity in the Coastal Marine Sciences: Historical Perspectives and Contemporary Research of Geology, Physics, Chemistry, Biology and Remote*

Sensing / C. W. Finkl, C. Makowski (Eds). Dordrecht, the Netherlands : Springer, 2018, chap. 29, pp. 495–503. (Coastal Research Library ; vol. 23). https://doi.org/10.1007/978-3-319-57577-3_29

42. Yurakhno V. M., Ovcharenko M. O., Holzer A. S., Sarabeev V. L., Balbuena J. A. *Kudoa unicapsula* n. sp. (Myxosporea: Kudoidae), a parasite of the Mediterranean mullets *Liza ramada* and *L. aurata* (Teleostei: Mugilidae). *Parasitology Research*, 2007, vol. 101, iss. 6, pp. 1671–1680. https://doi.org/10.1007/s00436-007-0711-8
43. Yurakhno V. M., Özer A. N. History of formation and peculiarities of Ponto-Caspian fish myxosporean fauna. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2020, vol. 5, no. 1, pp. 99–110. https://doi.org/10.21072/mbj.2020.05.1.10

THE INFLUENCE OF WATER SALINITY ON THE DISTRIBUTION OF MYXOSPOREANS OF THE GENUS *KUDOA* (CNIDARIA, MYXOZOA) AMONG FISH OF THE WORLD FAUNA

V. Yurakhno

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

The occurrence of myxosporeans of the genus *Kudoa* in fish inhabiting waters of different salinity was studied. The work is based on own materials on fish myxosporeans sampled in 1987–2021: more than 12,000 specimens of about 100 fish species in the basins of the Atlantic Ocean [the Sea of Azov (Russia and Ukraine), Black Sea (Russia, Ukraine, and Turkey), and Mediterranean Sea (Italy and Spain); the Central Eastern Atlantic (abeam Mauritania) and southern latitudes off the coast of Africa (abeam Namibia); waters of the northern (near Norway) and southern (abeam Argentina) parts of the ocean; and off the southeastern coast of the USA], the Indian Ocean [the coast of Yemen], and the Pacific Ocean [South China Sea (Vietnam)]. In total, 27 representatives of myxosporeans of the genus *Kudoa* were analyzed using original material; out of them, 19 were identified down to the species level. Also, all available literature sources and a global database of fish species FishBase were investigated. As established, out of 291 species of fish hosting *Kudoa*, 169 species are exclusively marine, 76 species can inhabit marine- and brackish-water environments, 42 species are euryhaline and can occur both in marine and brackish waters and in freshwater, and only 4 species are exclusively freshwater ones. Out of 128 *Kudoa* species, 117 (91.4%) were found in the marine zone of the World Ocean; 8 (6.3%), in its estuaries (7, in marine fish; 1, in a freshwater host); and 3 (2.3%), in freshwater reservoirs. In 2008–2019, *Kudoa nova* Naidenova, 1975 was studied in estuarine-type ecosystems off the coast of the Crimea at the Chernaya River mouth and Karkinitsky Bay (the Black Sea), as well as in Eastern Sivash (the Sea of Azov). A total of 2,232 specimens of 11 goby species were examined. As established, the periodic desalination of some areas by waters of paddy fields and the constant occurrence of freshwater in a surface layer of the Chernaya River mouth did not cause a noticeable change in salinity (except for the northern area of Eastern Sivash) which would be destructive for this parasitic species. However, there were no *K. nova* in gobies caught in 1998 in the Taganrog Bay (the Sea of Azov) significantly desalinated by the Don River water. Also, this species was not recorded in 2011 in the Bug and Vistula rivers when studying microparasites of gobies that spread from the northwestern Black Sea along the central invasive corridor. Our experiment testified to the negative influence of freshwater on spores of this parasite: under its effect, spores were deformed and darkened, and the function of the polar filament extrusion was disrupted.

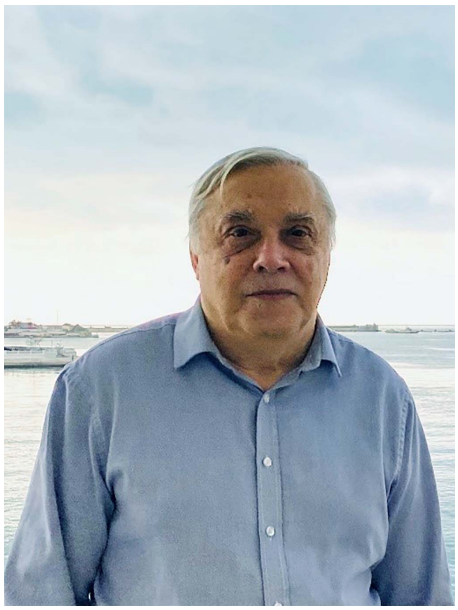
Keywords: myxosporeans, *Kudoa*, water salinity, world fauna

1871
ИнБЮМ – IBSS

Морской биологический журнал
Marine Biological Journal
2025, том 10, № 1, с. 108–109
https://marine-biology.ru

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

К ЮБИЛЕЮ ДОКТОРА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК, ПРОФЕССОРА ИГОРЯ ВАСИЛЬЕВИЧА ДОВГАЛЯ



29 октября 2024 г. свой 70-летний юбилей отметил известный протистолог Игорь Васильевич Довгаль — доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», руководитель лаборатории популяционной биологии гидробионтов.

Игорь Васильевич родился на острове Сахалин в семье военного. В 1959 г. переехал с родителями в Киев. В 1980 г. он окончил биологический факультет Киевского государственного университета имени Т. Г. Шевченко по специальности «зоология и ботаника». Ещё в студенческие годы начал изучение паразитических кругоресничных инфузорий в лаборатории беспозвоночных Института зоологии имени И. И. Шмальгаузена АН УССР, успешно защитил курсовую и дипломную работы. В 1979 г. был принят в Институт зоологии, где проработал вплоть до 2014 г.

В круг интересов молодого протистолога входили слабо изученные группы инфузорий — суктории и хонотрихи. В 1981–1982 гг. по этой тематике И. В. Довгаль проходил годичную стажировку в Зоологическом институте АН СССР в Ленинграде под руководством известного специалиста по инфузориям д. б. н. А. В. Янковского.

В 1989 г. Игорь Васильевич в Киеве защитил кандидатскую диссертацию по теме «Щупальцевые инфузории (Ciliophora, Suctoria) Украинского Полесья», а в 2003 г. в Санкт-Петербурге — докторскую диссертацию на тему «Эволюция, филогения и система щупальцевых инфузорий (Ciliophora, Suctorea)».

С 1987 по 1992 г. он принимал участие в изучении экологических последствий аварии на Чернобыльской АЭС.

В 2005 г. Высшей аттестационной комиссией Украины И. В. Довгалю было присвоено научное звание старшего научного сотрудника, а в 2010 г. указом Министра образования и науки Украины — звание профессора.

За годы своей профессиональной деятельности Игорь Васильевич внёс существенный вклад в развитие протистологии как систематик. В результате проведённых систематических и номенклатурных ревизий он обосновал выделение 1 отряда, 1 подотряда и 4 семейств инфузорий, описал 6 новых родов и 23 новых вида.

И. В. Довгаль разработал оригинальную концепцию гидродинамического пограничного слоя воды как адаптивной зоны сидячих простейших, формулировку закона Бэра для одноклеточных эукариот («принцип подобия томитов») и гипотетический эволюционный сценарий формирования морфогенетических механизмов при переходе одноклеточных эукариот к многоклеточности. Вместе с соавторами предложил масштабно-зависимую модель распространения

морских планктонных инфузорий. Совместно с коллегами из Швейцарии и Китая на основании данных по сравнительной морфологии, онтогенезу и молекулярной генетике разработал схему филогении инфузорий подкласса Chonotrichia.

По результатам исследований Игорь Васильевич опубликовал более 250 печатных работ, в том числе 4 монографии, 138 статей (55 в журналах, индексируемых в Web of Science, и 20 в журналах, индексируемых в Scopus), 1 научно-популярную книгу, 4 учебника по биологии для средней школы. В качестве ответственного редактора И. В. Довгаль участвовал в подготовке Красной книги города Севастополя. Также он стал соавтором двух патентов Украины на изобретения.

С 2004 по 2014 г. Игорь Васильевич исполнял обязанности заведующего отделом фауны и систематики беспозвоночных, а с 2007 по 2014 г. был заместителем директора Института зоологии имени И. И. Шмальгаузена НАН Украины по научным вопросам. С 2003 по 2013 г. преподавал в Житомирском государственном университете.

С 2016 г. И. В. Довгаль — главный научный сотрудник ФИЦ ИнБЮМ, член диссертационного совета института, заместитель председателя учёного совета.

Игорь Васильевич является членом редколлегий научных журналов Ecologica Montenegrina, Protistology, «Биоразнообразие и устойчивое развитие», «Морской биологический журнал» и «Экосистемы», а также членом тематической консультативной группы журнала Diversity. С 2006 г. он состоит в Международном обществе протистологов (International Society of Protistologists, ISOP), на период с 2007 по 2008 г. избирался его вице-президентом, а в 2022 г. стал заслуженным членом общества (emeritus member). С 2021 г. он член Гидробиологического общества при РАН.

На протяжении многих лет И. В. Довгаль проводил совместные исследования с зарубежными коллегами, участвовал в международных научных собраниях в организациях Германии, Дании, Турции, Черногории, Италии и Мексики, выступал с лекциями в Шаньдунском университете (Shandong University, SDU) и Национальном автономном университете Мексики (Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM). Среди его соавторов — учёные из 30 стран. По сей день И. В. Довгаль является активным участником экспедиционных исследований, конференций, съездов и симпозиумов.

Игорь Васильевич читает курсы «Систематика и морфология водных организмов» и «Популяционная биология гидробионтов» для магистров базовой кафедры «Гидробиология и общая экология» Севастопольского государственного университета. Он подготовил десять кандидатов и одного доктора биологических наук.

За весомый вклад в науку и высокие достижения И. В. Довгаль удостоен премии имени И. И. Шмальгаузена НАН Украины, награждён благодарностью губернатора города Севастополя, благодарностью Департамента природных ресурсов и экологии города Севастополя, Почётной грамотой РАН.

Друзья и коллеги из ФИЦ ИнБЮМ сердечно поздравляют Игоря Васильевича с юбилеем, желают крепкого здоровья и дальнейшего плодотворного труда на благо отечественной и мировой науки.

Дорогой Игорь Васильевич, в Вашем лице наш институт приобрёл высококлассного специалиста, талантливого педагога, отзывчивого коллегу, честного и порядочного человека, а все мы — настоящего друга!

ON THE ANNIVERSARY OF D. SC., PROF. IGOR DOVGAL

On 29 October, 2024, D. Sc. Igor Dovgal celebrated his 70th birthday. Prof. I. Dovgal is a well-known protistologist heading IBSS laboratory of population biology of hydrobionts. He is the author and co-author of more than 250 scientific papers, including 138 articles, 4 monographs, 4 textbooks, and 1 popular science book. Moreover, he serves on editorial boards of five scientific journals.

1871
ИнБЮМ – IBSS

Морской биологический журнал
Marine Biological Journal
2025, том 10, № 1, с. 110–118
https://marine-biology.ru

УДК 929:597.2/.5

В ПАМЯТЬ О ЗАМЕЧАТЕЛЬНОМ ЧЕЛОВЕКЕ И ИХТИОЛОГЕ — ЛИДИИ СЕРГЕЕВНЕ ОВЕН

© 2025 г. **Т. В. Багнюкова[1], А. Н. Пашков[2]**

[1]Онкологический центр Фокс Чейз, Филадельфия, Пенсильвания, США
[2]Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»),
Ростов-на-Дону, Российская Федерация
E-mail: *pashkovan@azniirkh.vniro.ru*

Поступила в редакцию 18.11.2024; после доработки 18.11.2024;
принята к публикации 25.12.2024.

В январе 2021 г. ушла из жизни Лидия Сергеевна Овен — замечательный человек и блестящий ихтиолог. Она внесла весомый вклад в ихтиологию, особенно в изучение репродуктивной биологии рыб, фактически заложив и развив методологические основы исследования особенностей оогенеза и характера размножения порционно нерестующих морских рыб. Не менее важными нам кажутся её человеческие, личностные качества. Мы, бывшие аспиранты Лидии Сергеевны, хотим почтить её память этим неформальным некрологом. Мы оба обучались в аспирантуре в сложное время — в первой половине 1990-х гг., когда само по себе решение стать учёным было нетривиальным. Вклад Л. С. Овен в формирование нас как учёных неоценим: она руководила нашими первыми шагами в науке и учила самостоятельно анализировать исследуемые биологические процессы. Данной публикацией мы хотим напомнить новым поколениям молодых биологов об этом прекрасном человеке.

Всему, что необходимо знать, научить нельзя,
учитель может сделать только одно — указать дорогу.

Ричард Олдингтон, 1933 г.

Лидия Сергеевна Овен (до замужества Егураздова) родилась 6 мая 1930 г. в посёлке Первомайский Горьковской области (ныне Нижегородская). Её отец занимался партийной и профсоюзной деятельностью, мать была домохозяйкой и вырастила пятерых детей.

В 1953 г. Лидия Сергеевна окончила кафедру ихтиологии биолого-почвенного факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова (МГУ) по специальности «зоолог-ихтиолог», защитив дипломную работу «Скат эмбрионов и личинок пелагофильных рыб в Амуре у Елабуги летом 1952 года» и положив тем самым начало своей долгой научной деятельности, связанной с изучением репродуктивной биологии рыб.

На сайте МГУ (http://ichthyology.msu.ru/?page_id=84) приведён список десяти выпускников кафедры ихтиологии 1953 г. Это Юровицкий Юрий Герцович, Васильева И. С., Арройо Буэно Долорес, Матвеева Альвина А., Вронский Борис Борисович, Митюшкин В. А., Богородицкий Пётр Владимирович, **Егураздова (Овен) Лидия Сергеевна**, Помпик (Калинина) Эльза Михайловна и Монтес Канад Хуанита.

Проработав около года на родной кафедре, Л. С. Овен в 1954 г. переехала в Крым [Памяти Лидии Сергеевны Овен, 2021] и приступила к работе на Карадагской биологической станции (в настоящее время Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского — природный заповедник РАН — филиал Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»).



Карадагская биостанция в 1960-х гг. (из архива Н. Г. Кустенко). Здание слева — лабораторный корпус, справа — административный корпус с библиотекой и медпунктом. Вдали над ним — здание гидрометеорологической станции, где жили её сотрудники

The Karadag Biological Station in the 1960s (from the archive of N. Kustenko). The laboratory building is on the left, and the administrative building with a library and a first-aid post is on the right. Above it at a distance, there is a building of the hydrometeorological station, where its staff lived

В послевоенные годы Карадагская биостанция приобрела всесоюзную известность как крупный центр морских исследований. До 1952 г. её возглавлял известный морской биолог и ихтиолог Константин Александрович Виноградов, много сил отдавший развитию различных научных направлений, подготовке студентов и научно-просветительской деятельности в этом прекрасном уголке Крыма.

Его сын в воспоминаниях об отце пишет, что в послевоенные годы Карадаг был заметным центром морской науки в СССР. Сюда в этот период приезжали многие учёные с мировым именем, например биохимик А. В. Палладин, биологи академики Е. Н. Павловский, Е. М. Крепс, Л. А. Зенкевич, Б. Е. Быховский и Г. Ф. Гаузе, член-корреспондент П. Г. Светлов, профессора А. А. Любищев и Н. С. Гаевская, геологи академик Д. И. Щербаков и член-корреспондент М. В. Муратов, астроном академик В. Г. Фесенков и др. Общение с ними было прекрасной школой для К. А. Виноградова и других сотрудников биостанции. Здесь часто проводили научные семинары. Карадагскую биологическую станцию ежегодно посещали десятки студентов — биологов, географов и геологов — с преподавателями — известными учёными из ведущих университетов страны [Виноградов, 2009].

По воспоминаниям карадагских старожилов, в 1950–1960-е гг. научная жизнь на биостанции буквально кипела. Здесь сформировался мощный научный коллектив, с большим энтузиазмом изучавший морские и наземные экосистемы Крыма. Штат биостанции регулярно пополняли молодые специалисты. В такую среду попала в 1954 г. Лидия Сергеевна. В должности младшего

научного сотрудника (1954–1959 гг.), а затем и. о. учёного секретаря станции (1960–1963 гг.) она изучала репродуктивные особенности черноморских рыб, в первую очередь их оогенез и плодовитость.

В 1950 г. К. А Виноградов совместно с К. С. Ткачевой обнаружил и описал явление многопорционного икрометания у рыб, обитающих в Чёрном море [Виноградов, Ткачева, 1950], но именно Лидия Сергеевна впервые детально изучила порционный нерест и особенности оогенеза у значительного числа черноморских видов рыб. Много лет спустя она вспоминала о работе на Карадаге и о своём неожиданном открытии — о том, что самки небольшой прибрежной рыбки барабули (султанки) оказались способны вымётывать икру практически ежедневно в течение всего нерестового периода, то есть 3–3,5 месяца в году. Такой длительный нерест не был известен для черноморских рыб; общепринятым было представление, что большинство видов откладывают икру один раз в сезон.

Открытие и развитие представлений о многопорционном нересте у черноморских рыб позволили переоценить их репродуктивный потенциал в сторону существенного увеличения.

Карадаг стал для Лидии Сергеевны не только местом первых шагов в науке. После приезда сюда на работу она познакомилась с молодым сотрудником гидрометеорологической станции в посёлке Курортное Евгением Никандровичем Овеном. Вскоре они стали супругами и прожили счастливую жизнь в браке. Их объединяла любовь к природе Карадага, Крыма и Чёрного моря.

После успешной защиты диссертации на соискание учёной степени кандидата биологических наук в Одесском государственном университете (1963 г.) Л. С. Овен перешла на работу в Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского в городе Севастополе (ныне ФИЦ ИнБЮМ).

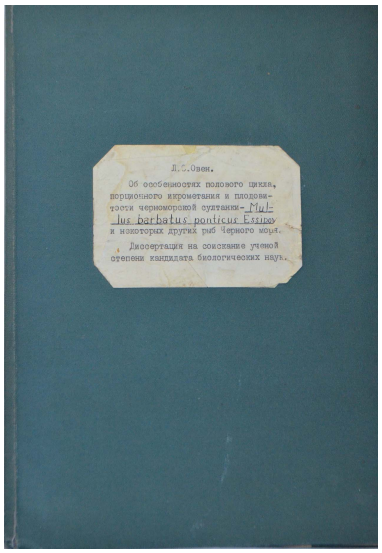
С 1964 г. вся трудовая деятельность Лидии Сергеевны была связана с институтом: здесь она прошла путь от младшего научного сотрудника до заведующей отделом ихтиологии.

Основные научные интересы Л. С. Овен охватывали изучение репродуктивной биологии рыб с акцентом на гаметогенез, половое созревание, формирование плодовитости, а также анализ влияния антропогенного загрязнения водной среды на эти процессы [70-летие, 2000].

Выявление и исследование порционного нереста у морских рыб изменили представления об их репродуктивном потенциале. Лидия Сергеевна показала, что в течение одного нерестового сезона могут созревать и вымётываться ооциты не только трофоплазматического, но и протоплазматического роста, что значительно увеличивает общую сезонную плодовитость рыб.

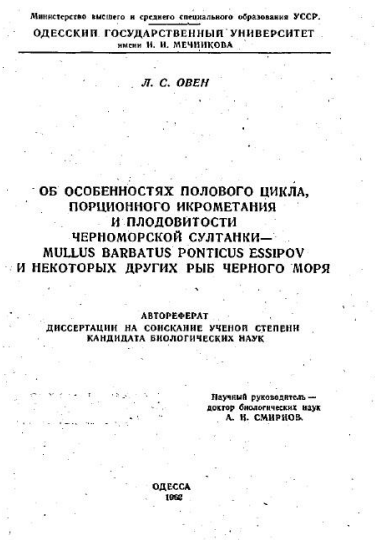
Результаты своих многолетних исследований Л. С. Овен обобщила в монографии «Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб» [1976]. В книге приведены сведения по размножению представителей 18 семейств рыб Чёрного моря и 7 семейств рыб субтропических и тропических вод Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Материал для этой работы был собран в Азовском, Чёрном, Средиземном и Красном морях, а также в Индийском и Атлантическом океанах в период с 1955 по 1973 г. Он представлял собой результаты наблюдений за созреванием и нерестом 38 видов морских рыб с пелагической и демерсальной икрой в экспериментальных и природных условиях. В ходе работы над книгой Лидией Сергеевной были изготовлены гистологические препараты яичников и семенников 1500 экземпляров рыб 89 видов. Для изучения размерного состава икры в каждом яичнике измеряли от 100 до 700 желтковых ооцитов.

Л. С. Овен предложила для характеристики рыб с многопорционным нерестом и для изучения их размножения использовать следующие основные показатели: размерный состав ооцитов в яичниках половозрелых самок, коэффициент порционности, количественное соотношение желтковых ооцитов разных размерных групп, а также изменение коэффициента зрелости самок в течение нерестового сезона — и применять при этом биометрический анализ овариальной икры, гистологический анализ половых желёз, подсчёт отдельно зрелых икринок и желтковых ооцитов по размерным группам.



Обложка диссертации Л. С. Овен на соискание учёной степени кандидата биологических наук (из архива первого автора)

The cover of the PhD thesis of L. Oven (from the archive of the first author)



Титульный лист автореферата диссертации Л. С. Овен на соискание учёной степени кандидата биологических наук

The title page of the PhD thesis abstract of L. Oven

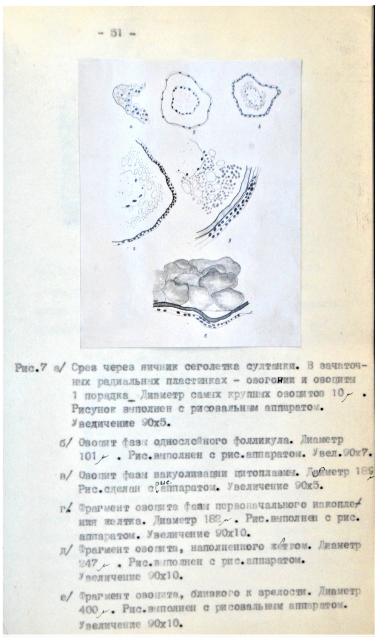
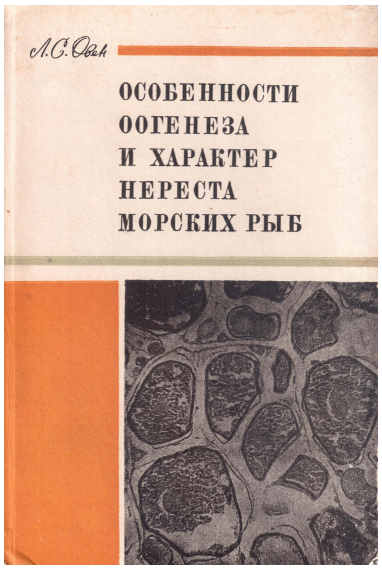


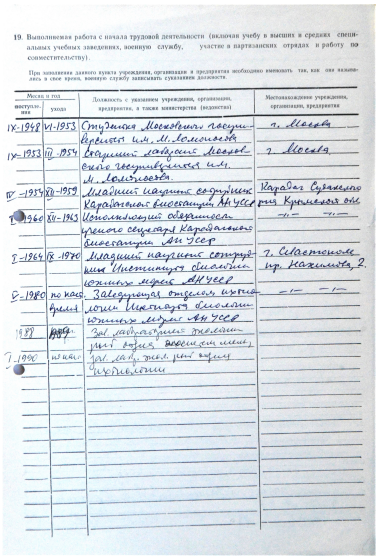
Иллюстрация из кандидатской диссертации Л. С. Овен. Рисунки выполнены с помощью микроскопа и рисовального аппарата (из архива первого автора)

A figure from the PhD thesis of L. Oven. The drawings were made using a microscope and a drawing apparatus (from the archive of the first author)



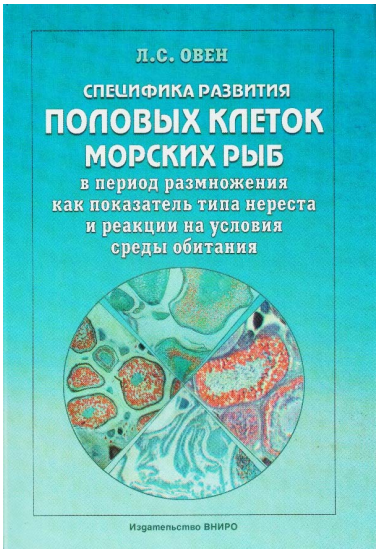
Обложка монографии Л. С. Овен, вышедшей в свет в 1976 г.

The cover of the monograph by L. Oven published in 1976



Фрагмент личного листка по учёту кадров, заполненного Л. С. Овен (из архива первого автора)

Records on the scientific career from the human resources department form filled by L. Oven (from the archive of the first author)



Обложка второй монографии Л. С. Овен, опубликованной в издательстве ВНИРО в 2004 г.

The cover of the second monograph by L. Oven published by VNIRO in 2004



Сотрудники отдела ихтиологии ИнБЮМ. Слева направо: Г. В. Зуев, А. В. Ткач, Т. В. Дехник, Э. М. Калинина, А. Д. Гордина и Л. С. Овен [Лидия Овен: путь науки и просвещения, 2024]

Staff of IBSS ichthyology department. Left to right: G. Zuev, A. Tkach, T. Dekhnik, E. Kalinina, A. Gordina, and L. Oven [Lidiya Oven: put' nauki i prosveshcheniya, 2024]



Сотрудники отдела ихтиологии ИнБЮМ. Слева направо: А. Д. Гордина, Л. П. Салехова, Л. С. Овен и Н. Ф. Шевченко [Лидия Овен: путь науки и просвещения, 2024]

Staff of IBSS ichthyology department. Left to right: A. Gordina, L. Salekhova, L. Oven, and N. Shevchenko [Lidiya Oven: put' nauki i prosveshcheniya, 2024]

Следует также отметить разработанную Л. С. Овен и использованную ею в исследованиях модификацию метода Р. А. Маиляна для подсчёта количества икринок в яичниках морских рыб.

В 1978 г. в диссертационном совете Института эволюционной морфологии и экологии животных (ныне Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН) Л. С. Овен успешно защитила диссертацию на соискание учёной степени доктора биологических наук по теме «Особенности гаметогенеза и типы нереста морских рыб».

Лидия Сергеевна никогда не была кабинетным учёным. Она приняла участие в семи масштабных научных экспедициях — в Чёрном, Красном и Средиземном морях и в Атлантическом и Индийском океанах — на научно-исследовательских судах «Академик А. Ковалевский» и «Профессор Водяницкий». Трижды она была начальником экспедиций [70-летие, 2000].

Долгие годы Л. С. Овен являлась членом учёного совета ИнБЮМ, членом редколлегий выпускавшегося институтом сборника научных трудов «Экология моря» и авторитетнейшего российского журнала «Вопросы ихтиологии».

В 1990-е гг. она сосредоточилась на изучении состояния репродуктивной системы рыб в условиях антропогенной трансформации экосистемы Чёрного моря. Ею фактически было заложено новое направление исследований — биоиндикация состояния морской среды путём анализа состояния гонад рыб.

Свою вторую монографию Лидия Сергеевна выпустила в Москве, в издательстве ВНИРО [2004]. В ней рассмотрены особенности размножения 17 семейств морских рыб с пелагической икрой и 8 с демерсальной. Приведённые в монографии материалы показали, что порционное икрометание свойственно существенному числу видов морских рыб умеренных, субтропических и тропических широт. У большинства морских полицикличных видов рыб ооциты в течение всего оогенеза растут асинхронно, развиваясь по одному из двух типов — прерывистому или непрерывному. Для рыб с прерывистым типом оогенеза может быть характерен как единовременный, так и двух-, трёх- или многопорционный нерест. У рыб с непрерывным типом оогенеза икрометание многопорционное.

Лидия Сергеевна продолжала вести научную работу и консультировать молодых учёных ИнБЮМ и после выхода на заслуженный отдых.

Немного личного

Жизнь, связавшая нас с Лидией Сергеевной в конце 1980-х гг., потом разбросала нас по разным городам и даже странам, но у нас, её аспирантов, остались самые тёплые воспоминания об Учителе.

Татьяна Владимировна Багнюкова, к. б. н.

Я поступила в заочную аспирантуру Института биологии южных морей в 1988 г., после окончания Одесского университета, а первым местом моей работы стала бывшая Карадагская биологическая станция, преобразованная к тому времени в Карадагский природный заповедник. По совету Лидии Сергеевны, мои исследования размножения рыб опирались на её работы, проведённые в этом же районе, но почти 40 годами ранее. В результате появилась сравнительная работа, в которой установленное ухудшение репродуктивных показателей ряда видов черноморских рыб в конце 1980-х — первой половине 1990-х гг. по сравнению с 1950-ми гг. хорошо объяснялось антропогенным загрязнением прибрежных вод в конце XX в.

С большой теплотой вспоминаю моменты своего общения с Лидией Сергеевной. Меня поражал живой блеск в её глазах, подлинный интерес к моей работе, к Карадагу, где начиналась её собственная карьера. Помню, с каки́м восторгом она описывала свои выходы в море за ихтиопланктонными пробами, настоятельно советовала мне при определении ихтиопланктона работать с живыми, нефиксированными пробами, чтобы увидеть всю палитру окраски и игры оттенков цвета икры и личинок, которые формалин в значительной степени обесцвечивает (и действительно: живой мир, который я увидела под бинокуляром, был изумителен!).

Гистологические препараты яичников рыб, собранные мной на Карадаге, вызвали в некотором смысле фурор. Я изучала виды рыб, детально исследованные Лидией Сергеевной в 1950-е гг.: барабулю, ставриду, ласкиря, спикару и других. Многочисленные фотографии аналогичных препаратов этих видов вошли в её монографию 1976 г. Но гистология яичников рыб, собранных в 1989–1991 гг., разительно отличалась от «старого» набора препаратов: в новых пробах была отмечена резорбция созревающих ооцитов вплоть до их полного разрушения, появились и другие множественные патологии развития икринок. Ситуация около Карадага, да и во всех прибрежных водах Чёрного моря, изменилась, и усиливающееся загрязнение в первую очередь отразилось на наиболее чувствительных, ранних стадиях онтогенеза рыб. Эта часть работы, сделанная при непосредственном участии Лидии Сергеевны, являлась, по мнению многих специалистов, лучшей в моей диссертации.

Хочу отметить невероятное терпение Лидии Сергеевны в работе с моими первыми попытками написания статей, а потом и диссертации. Мало кто умеет хорошо излагать мысли и формулировать результаты собственных исследований в самом начале своей карьеры, и на плечи научного руководителя ложится нелёгкий труд по обучению учеников и этому. Мой стиль изложения в первых вариантах статей и особенно диссертации Лидия Сергеевна в шутку называла немецким: я пыталась одной фразой передать как можно больше информации, мои тексты настолько изобиловали сложносочинёнными и сложноподчинёнными предложениями, что часто на одну печатную страницу их помещалось не больше двух-трёх. Лидия Сергеевна многое сделала для улучшения моего стиля.

Лидия Сергеевна и в зрелом возрасте (когда я с ней познакомилась) была человеком с молодой душой. Она осталась в моей памяти очень мягким, доброжелательным человеком, не допускавшим резких высказываний по отношению к другим людям. Она была одной из немногих, благодаря кому я не ушла из науки в непростые 1990-е гг., и, хотя я сменила с тех пор область исследований, результаты наставничества, заложенные за время работы под руководством Лидии Сергеевны, ощущаю до сих пор.

Справка: Т. В. Багнюкова — аспирант Л. С. Овен в 1988–1992 гг. Окончила Одесский государственный университет в 1988 г. и была распределена на работу в Карадагский природный заповедник. В том же году поступила в заочную аспирантуру ИнБЮМ (Севастополь). В 1996 г. защитила диссертацию на соискание степени кандидата биологических наук на тему «Динамика репродуктивных характеристик и интенсивности нереста массовых видов черноморских рыб в районе Карадага» (руководитель — Л. С. Овен). После защиты диссертации вела научные исследования гликолитических ферментов рыб в разных физиологических условиях, а также окислительных процессов и антиоксидантных ферментов у рыб и земноводных под воздействием стрессовых факторов. Впоследствии изучала эпигенетические механизмы развития некоторых видов рака в Национальном центре токсикологических исследований (Джефферсон, Арканзас, США). С 2009 г. занимается изучением молекулярных механизмов резистентности к антираковым лекарствам и разработкой новых подходов к лечению рака в онкологическом центре Фокс Чейз (Филадельфия, США).

Андрей Николаевич Пашков, к. б. н.

В 1970–1980-х гг. выпускников биологического факультета Кубанского государственного университета по окончании вуза нередко направляли на работу в ИнБЮМ в город Севастополь. Узнав, что я вырос в приморском городе и мечтаю изучать биологию морских рыб, мой университетский научный руководитель Ю. И. Абаев связался с Лидией Сергеевной и рекомендовал меня к прохождению практики в её лаборатории.

Прекрасно помню мою первую с Лидией Сергеевной встречу в её кабинете. Узнав, что я увлекаюсь дайвингом, она сказала: «На нашей биостанции в Батилимане работают замечательные ребята. Опускаясь под воду с аквалангами, они обнаружили много нового. Например, что морские ерши ночью «бегают» по песочку. Думаю, Ваше место именно там».

Для обучения я был прикреплён к м. н. с. М. В. Круглову. Помощь в работе оказывали как сотрудники лаборатории Лидии Сергеевны (В. Е. Гирагосов, Т. Н. Климова, Н. Ф. Шевченко и Т. Л. Чесалина), так и специалисты других подразделений ИнБЮМ (А. Н. Петров и Н. К. Ревков).

Собранный в тот период под руководством Лидии Сергеевны материал лёг в основу дипломной работы, а затем, расширенный и дополненный в ходе обучения в аспирантуре, — и в основу кандидатской диссертации «Ихтиофауна прибрежного шельфа Чёрного моря в полигалинных акваториях». Лидия Сергеевна помогла определить ключевое направление научных исследований. Им стало изучение видового состава и особенностей биологии прибрежных рыб Чёрного моря на основе комбинированного метода сбора материалов, включающего обловы акваторий с использованием сетных орудий лова и проведение визуальных подводных наблюдений.

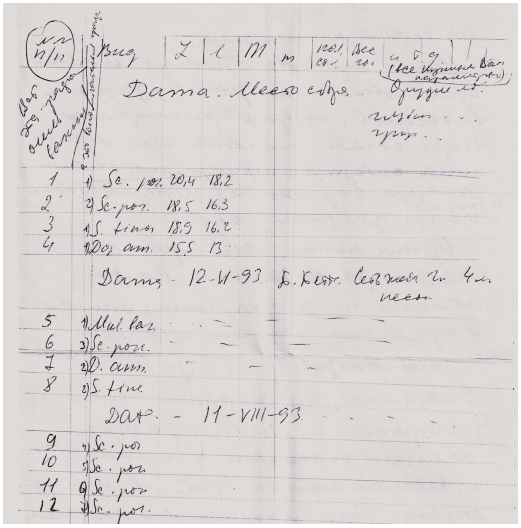
Обучение в аспирантуре было заочным, возможность проводить длительные междугородные переговоры или использовать Интернет в то время отсутствовала, поэтому с Лидией Сергеевной мы общались преимущественно с помощью писем. Обсудив с ней два-три раза за год, во время своего приезда в Севастополь, основные вопросы по сбору, обработке и анализу материалов, я уезжал на биостанцию Кубанского государственного университета (хутор Бетта), откуда вёл с Лидией Сергеевной переписку. Эти письма были для меня бесценным источником идей и образцом грамотного подхода к организации научной деятельности.

Для Лидии Сергеевны я оставался Андреем и в свои 20, и в 30, и в 50 лет — будучи студентом, преподавателем вуза и научным сотрудником. Но с первой нашей встречи и до последнего разговора по телефону обращение ко мне с её стороны всегда было на «вы». Априори уважительное отношение к коллегам, в том числе к своим подчинённым и научным оппонентам, было одной из ярких черт характера Лидии Сергеевны. Ни разу не слышал, чтобы она на кого-то повысила голос.

Очень трепетно Лидия Сергеевна относилась к оформлению результатов исследований. До сих пор помню, как она строго отчитала меня, обнаружив несколько опечаток в дипломной работе, копию которой я с гордостью привёз ей перед поступлением в аспирантуру.

И после завершения активной трудовой деятельности Лидия Сергеевна активно интересовалась моей работой, помнила даты рождения членов моей семьи и никогда не забывала поздравлять с праздниками.

Поддержка Лидии Сергеевны помогла мне остаться в науке в 1990-е гг. и вела по жизни в дальнейшем.



Фрагмент письма Л. С. Овен второму автору (1993 г.)

Fragment of a letter from L. Oven to the second author (1993)

Справка: А. Н. Пашков — аспирант Л. С. Овен в 1992–1996 гг. Специальность — биолог (Кубанский государственный университет, Краснодар, 1987–1992 гг.). В 1990–1992 гг. проходил практику в ИнБЮМ (Севастополь). После окончания вуза в 1992 г. начал работу на биологической станции «Бетта» Кубанского государственного университета и параллельно поступил в заочную аспирантуру ИнБЮМ. С 1993 по 2001 г. заведовал биологической станцией «Бетта», а после защиты в 2001 г. в ФГБНУ «ВНИРО» диссертации на соискание учёной степени кандидата биологических наук работал преподавателем, старшим преподавателем, доцентом и заведующим кафедрой Кубанского государственного университета. В 2016–2019 гг. — заместитель руководителя Краснодарского отделения ФГБНУ «Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства». С 2019 г. по настоящее время — ведущий научный сотрудник отдела «Краснодарский» Азово-Черноморского филиала ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»).

Текст статьи согласован с дочерью Лидии Сергеевны Овен — Марией Евгеньевной Рубахиной.

Авторы выражают глубокую благодарность за помощь в подготовке материалов д. б. н., проф. Ирине Ивановне Рудневой.

Ознакомиться с основными научными трудами Лидии Сергеевны Овен можно в репозитории открытого доступа ФИЦ ИнБЮМ (https://repository.marine-research.ru/).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. 70-летие доктора биологических наук Овен Лидии Сергеевны // *Экология моря*. 2000. Т. 51. С. 103–104. [70-letie doktora biologicheskikh nauk Oven Lidii Sergeevny. *Ekologiya morya*, 2000, vol. 51, pp. 103–104. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4312
2. Виноградов А. К. *Морской биолог Константин Александрович Виноградов*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. 105 с. [Vinogradov A. K. *Morskoi biolog Konstantin Aleksandrovich Vinogradov*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2009, 105 p. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/9339
3. Виноградов К. А., Ткачева К. С. Материалы по плодовитости рыб Чёрного моря // *Труды Карадагской биологической станции*. 1950. Вып. 9. С. 3–63. [Vinogradov K. A., Tkacheva K. S. Materialy po plodovitosti ryb Chernogo morya. *Trudy Karadagskoi biologicheskoi stantsii*, 1950, iss. 9, pp. 3–63. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/6713

4. *Лидия Овен: путь науки и просвещения.* [*Lidiya Oven: put' nauki i prosveshcheniya.* (in Russ.)]. URL: https://vk.com/@ibssras-lidiya-oven-put-nauki-i-prosvescheniya [accessed: 10.08.2024].
5. Овен Л. С. *Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб* / АН УССР ; Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского. Киев : Наукова думка, 1976. 132 с. [Oven L. S. *Osobennosti oogeneza i kharakter neresta morskikh ryb* / AN USSR ; Institut biologii yuzhnykh morei imeni A. O. Kovalevskogo. Kyiv : Naukova dumka, 1976, 132 p. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1767
6. Овен Л. С. *Специфика развития половых клеток морских рыб в период размножения как показатель типа нереста и реакции на условия среды обитания.* Москва : Изд-во ВНИРО, 2004. 188 с. [Oven L. S. *Spetsifika razvitiya polovykh kletok morskikh ryb v period razmnozheniya kak pokazatel' tipa neresta i reaktsii na usloviya sredy obitaniya.* Moscow : Izd-vo VNIRO, 2004, 188 p. (in Russ.)]. https://repository.marine-research.ru/handle/299011/11942
7. Памяти Лидии Сергеевны Овен (06.05.1930 – 09.01.2021) // *Морской биологический журнал.* 2021. Т. 6, № 1. С. 117–118. [To the memory of Lidiya Oven (06.05.1930 – 09.01.2021). *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2021, vol. 6, no. 1, pp. 117–118. (in Russ.)]. https://elibrary.ru/kfxegq

TRIBUTE TO A WONDERFUL PERSON AND ICHTHYOLOGIST, LIDIYA OVEN

T. Bagnyukova[1] and A. Pashkov[2]

[1]Fox Chase Cancer Center, Philadelphia, PA, USA
[2]Azov–Black Sea branch of the FSBSI "VNIRO" ("AzNIIRKh"), Rostov-on-Don, Russian Federation
E-mail: *pashkovan@azniirkh.vniro.ru*

Lidiya Oven, a remarkable person and brilliant ichthyologist, passed away in January 2021. She contributed much to ichthyology, especially to investigation of fish reproductive biology, by building and developing the methodological principles for studying oogenesis and reproduction of portion-spawning marine fish. Her human and personal qualities are no less important to us. We, her former graduate students, would like to honor her memory with this informal obituary. We both were graduate students in difficult times: in the early 1990s, when a decision to become a scientist was not trivial in itself. Lidiya Oven supervised our first steps in science and taught us to analyze the biological processes on our own; her contribution to the shaping us as researchers was invaluable. With this publication, we would like to remind about this wonderful person to new generations of young biologists.

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 № 14 от 25.12.2024).

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., Солонченко Е. А.

Компьютерная вёрстка:
Баяндин А. С.

Оригинал-макет подготовлен в пакете XЭLaTeX (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	Подп. к печати 25.12.2024	Тираж 100 экз.
Усл. печ. листов 13,72	Дата выхода в свет 21.03.2025	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.

ISSN 2499-9768 25001
9 772499 976005 >

Вниманию читателей!

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

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

ISSN 2499-9768 Морской биологический журнал Marine Biological Journal 2025 Том 10 № 1