

ISSN 2499-9768 print

МОРСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 11 № 2
2026

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

Картавец Ю. Ф., д. б. н., проф., ННЦМБ ДВО РАН

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

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

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

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

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

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

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

Magni P., PhD, CNR-IAS, Italy

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

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

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

Адрес учредителя, издателя и редакции:

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

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

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

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

Адрес соиздателя:

Зоологический институт РАН.

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

Editorial Board

Editor-in-Chief

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

Assistant Editor

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

Managing Editor

Korneychuk Yu. M., PhD, IBSS, Russia

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Kartavtsev Yu. Ph., D. Sc., Prof., NSCMB FEB RAS, Russia

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

Kononov 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

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

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

Sanzhарova 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

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

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

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

Founder, Publisher, and Editorial Office address:

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

2 Nakhimov ave., Sevastopol, 299011, Russia.

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

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

Co-publisher address:

Zoological Institute Russian Academy of Sciences.

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

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

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2026 Том 11 № 2

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Научные сообщения

Буруковский Р. Н., Залота А. К.

Состав пищи и способ питания краба *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841)
(Decapoda, Crustacea, Panopeidae) из северо-восточной части Чёрного
и таманского района Азовского морей 3–15

Варкентин А. И., Тепнин О. Б., Мельник Д. Я., Ильин О. И., Зимин А. В., Коник А. А.

Экология глубоководного нереста восточнокамчатского минтая 16–40

Губанова А. Д.

Сезонная динамика и межгодовые изменения численности
инвазивного вида копепод *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913
в Севастопольской бухте и его распространение в сопредельных водах 41–47

Даурцева А. В., Облучинская Е. Д., Колбеева С. В.

Содержание метаболитов и энергетическая ценность
бурой водоросли *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis в условиях Баренцева моря 48–66

Ефимова Т. В., Чурилова Т. Я., Моисеева Н. А., Скороход Е. Ю., Салюк П. А., Яцук А. В.

Фотосинтетические характеристики фитопланктона
в шельфовых водах полуострова Камчатка в августе — сентябре 2023 г. (in Eng.) 67–84

Королёв В. Г., Вербенко В. Н., Терещенко Н. Н., Шалгуев В. И., Мирзоева Н. Ю.,

Матязова О. И., Комиссаров А. Е.

Исследование микробных сообществ в подповерхностных слоях донных отложений
шельфовой и глубоководной зоны Чёрного моря
с использованием секвенирования Oxford Nanopore (in Eng.) 85–97

Рябушко Л. И., Лишаев Д. Н.

Видовое разнообразие диатомовых водорослей эпилимтона каменистых грунтов
в заливе Донузлав (Крым, Чёрное море) 98–115

Хроника и информация

К юбилею профессора Германа Васильевича Зуева 116–118

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

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2026 Vol. 11 No. 2

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

CONTENTS

Scientific communications

Burukovsky R. and Zalota A.

On the food composition of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841)
(Decapoda, Crustacea, Panopeidae) from the northeastern Black Sea
and Taman area of the Sea of Azov (in Russ.) 3–15

Varkentin A., Tepnin O., Melnik D., Ilyin O., Zimin A., and Konik A.

Ecology of deep-water spawning of East Kamchatka pollock (in Russ.) 16–40

Gubanova A.

Seasonal dynamics and interannual variability in abundance
of a non-indigenous copepod *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 in the Sevastopol Bay
and its distribution in adjacent waters (in Russ.) 41–47

Daurtseva A., Obluchinskaya E., and Kolbeeva S.

Metabolite content and energy value of the brown alga *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis
under conditions of the Barents Sea (in Russ.) 48–66

Efimova T., Churilova T., Moiseeva N., Skorokhod E., Salyuk P., and Yatsuk A.

Phytoplankton photosynthetic parameters in waters near the Kamchatka Peninsula
in August–September 2023 67–84

Korolev V., Verbenko V., Tereshchenko N., Shalguev V., Mirzoeva N., Matyazova O., and Komissarov A.

Investigation of microbial communities of subsurface sediment layers
of the shelf and deep-sea zones of the Black Sea using Oxford Nanopore sequencing 85–97

Ryabushko L. and Lishaev D.

Species diversity of the epilithon diatoms of Donuzlav Gulf (Crimea, the Black Sea) (in Russ.) 98–115

Chronicle and information

On the anniversary of Professor German Zuyev 116–118

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 595.384.2-113-153(262.5+262.54)

**СОСТАВ ПИЩИ И СПОСОБ ПИТАНИЯ
КРАБА *RHITHROPANOPEUS HARRISII* (GOULD, 1841)
(DECAPODA, CRUSTACEA, PANOPEIDAE)
ИЗ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО
И ТАМАНСКОГО РАЙОНА АЗОВСКОГО МОРЕЙ**

© 2026 г. Р. Н. Буруковский¹, А. К. Залота²

¹Калининградский государственный технический университет, Калининград, Российская Федерация

²Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН, Москва, Российская Федерация

E-mail: burukovsky@klgtu.ru

Поступила в редакцию 29.08.2025; после доработки 20.10.2025;
принята к публикации 12.02.2026.

В статье описан состав пищи краба *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841) (Decapoda, Crustacea, Panopeidae) из вод Азовского и Чёрного морей, омывающих Таманский полуостров, и его онтогенетическая изменчивость, а также способ питания. *R. harrisii* — один из самых известных инвазийных видов, попавший в Европу в 1874 г. с балластными водами судов. С того времени краб освоил Северное, Балтийское, Средиземное, Чёрное, Азовское и Каспийское моря; также он был найден в Арале. В водах, омывающих Таманский полуостров, как и в других частях ареала, где исследовали состав его пищи, *R. harrisii* — эпибентофаг, в питании которого полностью преобладает растительная пища (высшие водные растения и нитчатые водоросли). Объекты питания животного происхождения попадают в состав пищи краба спорадически или, возможно, случайно. С учётом малых размеров *R. harrisii* (наибольшая ширина карапакса — 26 мм) и по способу питания его можно отнести к безвыборочным собирателям.

Ключевые слова: краб *Rhithropanopeus harrisii*, состав пищи, онтогенетическая изменчивость состава пищи, способ питания

Краб *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841) — один из наиболее известных представителей тех гидробионтов, которых сегодня называют инвазионными видами. Его нативный ареал — воды Атлантического побережья США и Канады, где он, демонстрируя завидную эврибионтность, обитает от залива Святого Лаврентия до Мексики [Williams, 1984]. К настоящему времени вид обнаружен и у побережья Бразилии [Petrescu et al., 2010]. Вероятно, именно из вод у Восточного побережья США он в балластных водах судов попал в конце XIX в. в европейские воды. Первые там его нашли в 1874 г. в заливе Зейдерзе (Северное море, Голландия). Судовые балластные воды создали условия для распространения этого вида [Leppäkoski, Olenin, 2000]. В 1939 г. он был обнаружен в Днепровском и Бугском лиманах, а в 1948 г. — в Азовском море [Мордухай-Болтовской, 1952]. В этом же сообщении автор упомянул, что в желудках краба встречаются «различные органические остатки животного и растительного происхождения» и что он, вероятно, не нападает на подвижную добычу. Первые наблюдения за ильным, как его называют польские

исследователи, или голландским, крабом в Балтийском море осуществили у польского побережья и в Вислинском заливе в 1951 г. К тому времени вид уже стал постоянным компонентом фауны Вислинского залива и так называемой Мёртвой Вислы [Turoboyski, 1973]. С тех пор *R. harrisii* освоил Средиземное, Северное, Балтийское, Чёрное и Каспийское моря и был найден в Аральском море. Известен он и у Тихоокеанского побережья США [Залота, 2017; Инвазионные виды, 2016; Плотников, 2021; Petrescu et al., 2010].

Специалисты неоднократно проводили исследования состава пищи *R. harrisii* (обзор результатов их работ см. в «Обсуждении»). После Ф. Д. Мордухай-Болтовского [1952] первыми, кто описал состава пищи краба из российской части его современного ареала, стали В. В. Мурина и О. Г. Резниченко [1960]. Далее на протяжении более чем полувека на этот вид из восточной части Вислинского залива, принадлежащей России, никто не обращал внимания. Затем появилось сообщение А. И. Колесниченко с соавторами [2014] со сравнительной характеристикой состава пищи *R. harrisii* и *Palaemon elegans* Rathke, 1837 — двух вселенцев в Вислинский залив — и доклад Р. Н. Буруковского [2022b] на Балтийском форуме о составе пищи этого краба в Вислинском заливе в 2010–2013 гг., выполненный по результатам обработки позднее собранных более полных материалов. А. К. Залота с соавторами [2017] использовали изотопно-биохимические методы для характеристики положения этого чужеродного для Чёрного и Азовского морей краба в трофической сети Таманского залива Азовского моря.

Цель данной работы — описать состав пищи и способ питания *Rhithropanopeus harrisii* в упомянутом выше регионе стандартными зоологическими методами [2022a].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран А. К. Залота и группой студентов в Динском и Таманском заливах Таманского полуострова, у азовского побережья Керченского полуострова и у черноморского побережья от Таманского полуострова до Пицунды [Залота, 2017].

Мы исследовали содержимое 449 желудков. Из них 52 оказались пустыми, 375 были с пищей (из них полными — 100); у 22 особей содержимое желудков находилось в состоянии литогенеза. Это явление — окаменение пищевого комка в желудке краба — было впервые обнаружено нами у краба *Pinnixa rathbuni* Sakai, 1934 (Brachyura: Pinnotheridae), комменсала эхиуриды *Urechis unicinctus* (von Drasche, 1881) [Burukovsky, Marin, 2018].

Состав пищи изучали по методике Р. Н. Буруковского [2017; 2022a]. Она разработана и апробирована в процессе исследования состава пищи и способов питания десятиногих раков из различных районов Арктики, Атлантического, Индийского, Тихого и Южного океанов, а также Балтийского, Белого и Чёрного (в данной статье) морей. Этим методом мы ранее анализировали содержимое желудков и способ питания у 25 784 экз. креветок, относящихся к 126 видам из 16 семейств, у 739 экз. трёх видов крабов и у 43 экз. одного вида лангустов [Буруковский, 2022a; Burukovsky, Pushkina, 2016; Burukovsky, Sudnik, 2024; Burukovsky et al., 2021].

Методика исследования состава пищи состояла в следующем. После вскрытия желудка определяли степень его наполнения по четырёхбалльной шкале: 0 — желудок пустой; 1 — пища занимает менее половины объёма желудка; 2 — пища занимает примерно половину (от $\frac{1}{3}$ до $\frac{2}{3}$) объёма желудка; 3 — желудок полный.

Затем пищевой комок помещали в каплю воды в чашке Петри. Определение таксономической принадлежности объектов питания проводили с максимально возможной точностью.

Компоненты пищевого комка, поддающиеся подсчёту и измерению, пересчитывали и измеряли с точностью до 0,01 мм с помощью линейки окуляр-микрометра бинокулярной лупы МБС-10.

Состав содержимого желудков идентифицировали во всех желудках с пищей, независимо от степени их наполнения. В полных желудках долю каждого из отдельных компонентов

пищевого комка определяли визуально с точностью до 10 % от объёма всего пищевого комка [Буруковский, 2022a]. Под названием «компоненты пищевого комка» подразумеваются любые объекты, встреченные в содержимом желудка, а «пищевые объекты» — те из них, которые были использованы крабом в качестве пищи.

Пищевые и несъедобные компоненты пищевого комка перечисляли для того, чтобы оценить их частоту встречаемости (процент встреч определённого компонента пищевого комка от общего числа исследованных желудков с пищей) и рассчитать коэффициент Фроермана. Он представляет собой среднее число пищевых объектов в желудке без учёта песка и других несъедобных компонентов пищевого комка [Буруковский, 2022a]. Для этого суммируют все частоты встречаемости пищевых объектов и делят полученную сумму на 100.

По результатам исследования содержимого полных желудков реконструировали средний (виртуальный) пищевой комок, то есть среднюю долю каждого компонента пищевого комка от его объёма, выраженную в процентах [Буруковский, 2022a]. Всего изучено 362 желудка и 90 виртуальных пищевых комков.

Исследование и описание содержимого желудков выполняли в три этапа:

- 1) описание самих остатков;
- 2) определение частоты (%) встречаемости каждого компонента пищевого комка во всех желудках с пищей, независимо от её количества в желудке;
- 3) визуальное определение объёмных соотношений пищевых компонентов в полных желудках (с точностью до 10 %).

По этим данным производится реконструкция среднего (виртуального) пищевого комка полного желудка.

Метод компенсирует невозможность применения количественных (весовых) методов для исследования состава пищи в желудках *R. harrisii*, так как эти крабы имеют очень небольшие размеры тела. Именно поэтому нами были использованы экспертные оценки доли отдельных компонентов пищевого комка в полных желудках.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты, полученные на каждом этапе описания состава пищи у исследуемого объекта, дополняют друг друга. По отдельности они дают «плоское» представление о питании изучаемого объекта. Так, частота встречаемости фораминифер у некоторых видов может достигать 60–70 %, но их доля в объёме виртуального пищевого комка обычно не превышает 0,1–0,2 %, поскольку фораминиферы, независимо от частоты встречаемости, попадают в желудок в ничтожных количествах и не могут играть сколько-нибудь важной роли в диете этого вида. В результате обнаруживается некий поведенческий акцент в оценке отношений между крабом и объектами питания, в данном случае фораминиферами. Например, при анализе онтогенетических изменений частоты встречаемости и соотношения компонентов виртуального пищевого комка частота встречаемости объекта питания с изменением размеров крабов может уменьшиться, а её доля в виртуальном пищевом комке — увеличиться. Это означает, что краб питается данной жертвой реже, но в большем количестве [Буруковский, 2017, 2022a].

Интенсивность питания. Наполнение желудков у крабов оценивали по четырёхбалльной шкале. Крабы с пустыми желудками или со следами пищи в них (баллы наполнения 0 и 1) составляли почти половину всех исследованных (45,9 %). Доля желудков, наполовину заполненных пищей и полных (баллы 2 и 3), совокупно незначительно превышала долю первой группы (49,2 %). Содержимое оставшихся желудков (4,9 %) имело признаки происходящего в них процесса литогенеза [Burukovsky, Marin, 2018]. Можно считать, что во время сбора материала (днём) крабы питались относительно активно.

Общая характеристика объектов питания. Все компоненты пищевых комков, встреченные в желудках *R. harrisii*, можно подразделить на две крупные группы — на минеральные и органические.

Размеры минеральных компонентов варьировали от 0,01 до 2,5 мм, то есть, в соответствии с общепринятой классификацией морских обломочных осадков в зависимости от их гранулометрического состава [Петелин, 1967], они включали объекты от алевритов до мелких песчинок.

Органические остатки включали детрит, фрагменты растительного и животного происхождения, таксономический статус которых удавалось определить до класса или отряда (например, низшие или высшие растения, полихеты, усоногие раки, насекомые и их личинки и т. п.), и неопределимые остатки.

Кроме перечисленных выше, в пищевых комках регулярно попадались значительно более мелкие чёрные частицы, вероятно тоже неорганического происхождения. Они очень быстро оседали на дно чашки Петри, образуя своеобразный «фон», некую «подстилку» содержимого пищевого комка, или подобие субстрата содержимого желудка. Именно поэтому мы называли их «субстратом», подчеркнув условность термина выделением его кавычками.

Детрит мы относим к пищевым объектам: это сложный комплекс из мёртвого органического вещества, взвешенного в толще воды или отлагающегося на дно водоёма в виде частиц различного размера, и живущих на них микроорганизмов [Буруковский, 1989, 2022a]. В чашке Петри он представляет собой рыхлую бесструктурную массу, имеющую в падающем свете светло-серую окраску. Детрит очень хорошо визуальным образом различим в тех желудках, где он доминирует. Это позволяет идентифицировать его и в других желудках, где он присутствует в небольших количествах, а он попадает почти в каждом (см. ниже).

Среди пищевых объектов прежде всего заметны растительные остатки. Это обрывки высших растений и фрагменты нитчатых водорослей. Они отличались друг от друга «рисунками» клеточного состава, а нитчатые водоросли, помимо этого, сопровождалась спорангиями и спорами. К растительным остаткам мы относим также встречающиеся в пищевых комках гифы грибов и их плодовые тела.

Наряду с ними были встречены остатки животного происхождения. Прежде всего это простейшие, а среди них — фораминиферы и раковинные амёбы диффлюгии.

Многоклеточные животные в желудках ритропанопеуса были представлены двустворчатыми моллюсками (обломки раковин; мягкое тело выделить среди других фрагментов пищевых остатков в желудке не удалось) и эррантными полихетами. Как правило, встречались их отдельные обрывки, но в одном случае удалось из них «реконструировать» жертву. Длина этой полихеты составила около 10 мм. С учётом размеров съевшего её краба полихету можно считать относительно крупной добычей. Но обычно попадались лишь опорные щетинки (ацикулы) длиной 1 мм или «челюсти» длиной 0,5 мм.

Длина тела съеденных амфипод составляла около 1 мм, а копеподы (*Harpacticoida*) — 0,4 мм. Единственная съеденная креветка — *Athanas nitescens* (Leach, 1814), ювенильная особь — имела длину 3 мм (взрослые особи достигают длины 2 см [Picton, Morrow, 2026]). Встречались фрагменты насекомых (не хирономид). Вероятно, это были личинки. Восстановленная из их фрагментов длина тела достигала 5 мм.

Среди неопределённых остатков пищевого комка чаще всего присутствовали бесформенные обрывки хитина. Кроме них, несколько раз попадались сферические тельца чёрного цвета диаметром 0,12 мм, изредка встречались бесформенные глобулы оранжевого цвета.

Состав пищи. В зависимости от частоты встречаемости все компоненты пищевых комков можно разделить на три группы. Первая объединяет объекты питания, встречающиеся примерно в каждом первом-третьем желудке (то есть с частотой от 10 до 30 %) и доминирующие в составе

полных желудков (занимающие 60 % их объёма и более). К ним относятся растительные остатки и детрит. Среди растительных остатков (и вообще среди всех компонентов пищевых комков) господствуют высшие растения, им сопутствуют нитчатые водоросли вместе с их спорами и спорангиями (табл. 1).

Таблица 1. Состав пищи краба *Rhithropanopeus harrisii* в районе Таманского полуострова (количество исследованных желудков — 362, виртуальных пищевых комков — 90)

Table 1. Food content of the crab *Rhithropanopeus harrisii* in the Taman Peninsula area (number of analyzed stomachs is 362, and number of virtual food lumps is 90)

Компонент	Частота встречаемости, %	Виртуальный пищевой комок, %	Индекс доминирования, %
Остатки высших растений	66,8	33,5	30,0
Детрит	53,0	10,0	5,6
Споры и спорангии (нитчатых водорослей?)	43,9	5,9	3,3
Нитчатые водоросли	30,1	9,7	5,6
Высшие раки	13,5	7,2	
Грибы (гифы и плодовые тела?)	10,4	3,1	
Обломки раковин двустворчатых моллюсков	6,6	0,1	
Фораминиферы	5,8	—	
Полихеты	5,0	2,2	
Насекомые и их личинки	4,1	3,6	
Яйца	3,6	—	
Copepoda	2,2	—	
Раковинная амёба	1,1	—	
Ostracoda	0,8	—	
Cirripedia	0,5		
Неопределённые остатки	27,3	3,1	
В том числе:			
обрывки хитина	9,7	3,2	
оранжевые глобулы	4,4	0,4	
«субстрат»	1,4	0,6	
Песчинки	76,3	10,0	
Алевриты	71,3	3,9	

Ко второй группе мы отнесли те пищевые объекты, которые встречаются в полных желудках, но никогда в них численно не доминируют. Исключение тут детрит, занимающий второе место по частоте встречаемости, а также минеральные включения пищевых комков в виде песчинок и алевритов (частота встречаемости составила 76,3 и 71,3 % соответственно, то есть обнаружены они были почти в каждом желудке). Возможно, это результат так называемого неаккуратного питания [Буруковский, Трунова, 2007].

К третьей группе мы относим содержимое пищевых комков животного происхождения и гифы грибов, которые встречаются как минимум в 2–3 раза реже (как максимум в 10 раз реже) и тоже отсутствуют в полных желудках. Среди животных преобладают относительно широко представленные членистоногие — личинки насекомых и высшие раки. В основном это очень мелкие Amphipoda (возможно, их молодь), креветка, остракода, копепода и усоногие раки. Встречаются они, однако, значительно реже, чем растительная пища и детрит. Складывается впечатление, что *R. harrisii* категорически предпочитает растительную пищу, одновременно не «брезгуя» широким спектром мелких животных, от простейших до ракообразных, когда они становятся для него доступными. Коэффициент Фроермана (среднее число пищевых

объектов в одном желудке) равен 2,47, и это значение приближается к таковому у хищников-собираателей [Буруковский, 2022а]. Ритропанопеуса, в диете которого преобладает растительная пища, вряд ли можно назвать хищником. Вероятно, по способу питания его можно считать просто собирателем (см. ниже).

Не менее контрастно распределены объекты питания в полных желудках, реконструированных усреднённых (виртуальных) полных желудках с находящимися в них пищевыми объектами [Буруковский, 2022а]. Треть объёма виртуального пищевого комка, 33,5 %, занята остатками высших растений; 15,6 % составляют вместе споры и спорангии нитчатых водорослей, а также сами нитчатые водоросли; 10 % — детрит. Если добавить к ним долю грибов, 3,1 %, то окажется, что 52,2 % объёма виртуального пищевого комка составляет растительная пища и лишь 14,1 % приходится на объекты питания животного происхождения (из относительно длинного списка) и на детрит. Неопределёнными остатками можно пренебречь, поскольку они в виртуальном пищевом комке занимают лишь 3,1 % объёма. Остальные пищевые объекты и непищевые компоненты пищевого комка в полных желудках не встречались (см. табл. 1).

Преобладание растительной пищи в диете ритропанопеуса подчёркивается индексом доминирования Тарвердиевой — частотой случаев, когда данный пищевой объект составлял 60 % или более объёма пищевого комка полного желудка. У *R. harrisii* это присуще только пищевым объектам растительного происхождения.

Онтогенетическая изменчивость состава пищи. В течение всей жизни крабов в их пищевых комках чаще, чем все остальные объекты питания, попадают высшие растения. Их частота встречаемости у самых мелких животных достигает почти 100 %. У крабов с шириной карапакса 9–18 мм значение снижается до 55–70 %. У самых крупных особей высшие растения опять начинают встречаться чаще всех остальных объектов питания (рис. 1).

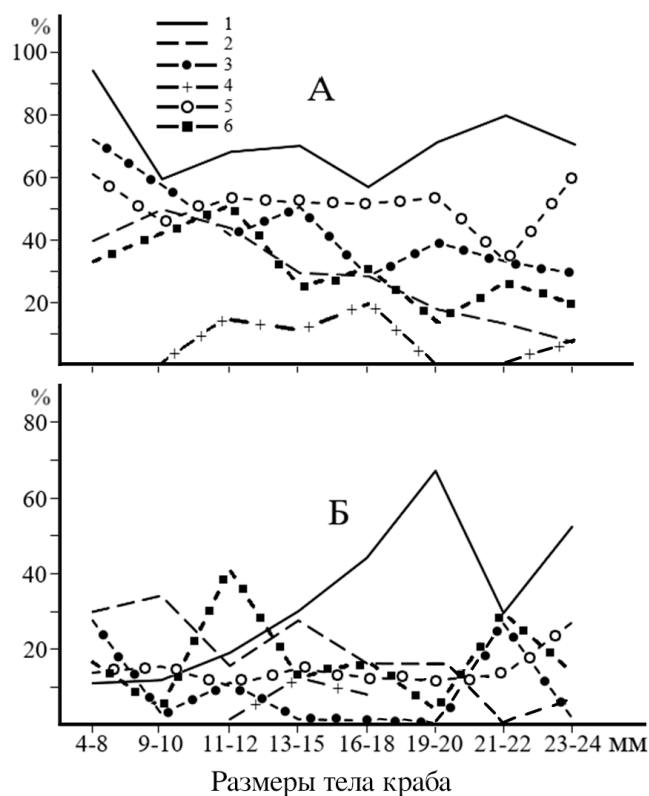


Рис. 1. Онтогенетические изменения состава пищи по частоте её встречаемости (А) и по роли в объёме виртуального пищевого комка (Б). 1 — высшие растения; 2 — нитчатые водоросли; 3 — споры нитчатых водорослей; 4 — гифы грибов; 5 — детрит; 6 — остатки животного происхождения

Fig. 1. Ontogenetic changes in food composition by frequency of occurrence (A) and in the distribution of virtual food lumps (B). 1, higher plants; 2, filamentous algae; 3, filamentous algal spores; 4, fungal hyphae; 5, detritus; 6, remains of animal origin

Почти постоянным «спутником» высших растений в пищевых комках является детрит. Его частота встречаемости колеблется от 40 до 60 %, но обычно составляет 50 %. Можно предположить (и это подтверждено ниже, так как он в полных желудках занимал всегда крайне малую часть пищевых комков), что детрит лишь сопутствует высшим растениям в процессе питания крабов, возможно в результате так называемого неаккуратного питания [Буруковский, Трунова, 2007].

У самых крупных крабов высшим растениям по частоте встречаемости почти всегда сопутствуют споры и спорангии нитчатых водорослей, а сами водоросли встречаются в два раз реже. Однако затем частота встречаемости и тех, и других неуклонно падает, достигая минимума у самых мелких особей (до 5 %). При этом частота встречаемости спорангиев и спор у крупных особей (с шириной карапакса 13 мм и больше) остаётся на уровне 30–40 %. Можно предположить, что нитчатые водоросли становятся менее доступными (особенно для взрослых крабов), чем высшие водные растения.

С одной стороны, онтогенетические изменения частоты встречаемости водных животных свидетельствуют об их второстепенности как объектов питания, в отличие от растительной пищи (диапазон жертв — от раковинных амёб до креветок). С другой стороны, их частота встречаемости в желудках крабов относительно неплохо совпадает с таковой нитчатых водорослей. Это заставляет предположить наличие похожих причин, среди которых наиболее важной нам кажется сходство доступности данных пищевых объектов для крабов.

Это косвенным образом подтверждается редкостью присутствия в пищевых комках гифов грибов вообще и встречаемостью их в основном только у крабов с шириной карапакса 11–18 мм в частности.

Оценить онтогенетическую изменчивость состава пищи в полных желудках возможно лишь по тем объектам питания, из которых формируется виртуальный пищевой комок. Это часть растительной пищи (высшие растения, нитчатые водоросли, их споры и спорангии), а также остатки животных. У молоди с шириной карапакса до 11–12 мм в пищевых комках полных желудков представлены все эти четыре объекта питания, причём доминируют или нитчатые водоросли, или животные. Однако же с увеличением размеров крабов в пище неуклонно возрастает доля высших растений и сопутствующих им нитчатых водорослей, а также животных.

Стратегия питания. Под стратегией питания мы понимаем стереотип трофического поведения, опирающийся на возможности локомоторного и трофического модулей организма, не зависящий от таксономического положения консумента и его жертв, но зависящий от онтогенетической стадии, на которой находится консумент. Связано это с тем, что и отношение к субстрату, и строение тела, а отсюда и возможности локомоторного и трофического модулей меняются лишь в онтогенезе. Это выводит понимание стратегии питания на надвидовой уровень, тем более что на разных этапах онтогенеза данный вид может принадлежать к разным жизненным формам, в том числе по отношению к субстрату. Всё сказанное выше делает применимым понятие «стратегия питания» к жизненным формам, то есть к «надвидовым экологическим категориям, которые служат составной частью экологического единства и поэтому могут служить инструментом для анализа экологической структуры экосистем или их элементов» ([Буруковский, 2022a], с. 456). Этот подход был сформулирован в процессе изучения состава пищи креветок, но он вполне применим и к нашему объекту исследования, о чём свидетельствует содержание самой цитаты.

Как было указано в методике описания состава пищи ([Буруковский, 2022a], с. 456–460), мы визуально оценивали долю, занимаемую данным пищевым объектом в объёме пищевого комка в полном желудке. Эти сведения вносили в специальные рабочие таблицы. Их левый столбец представляет собой список объектов питания по мере убывания их частоты встречаемости,

а верхняя строка содержит данные о доле каждого объекта питания в каждом из исследованных полных желудков, выраженной в процентах от объёма пищевого комка (то есть фактически от объёма желудка). Классовый промежуток был принят равным 10 %.

С учётом этого рассчитывали усреднённый пищевой комок, который мы называем реконструированным (виртуальным). Он даёт представление о среднем значении в питании объекта исследования тех компонентов пищевого комка, которые хотя бы раз встретились в количестве, равном или превышающем 10 % от объёма или от массы пищевого комка в полном желудке. Эти доли объёма или массы, занимаемые пищевым объектом в полном пищевом комке, были нами названы порциями пищи.

В результате оказалось, что, в полном соответствии с логикой «исключённого четвертого» (или то, или другое, или и то и другое вместе), существуют лишь три варианта кривых, описывающих частоту встречаемости тех или иных порций пищи ([Буруковский, 2022а], с. 460–465). Первый из вариантов таков: чаще всего пищевые комки в желудках состоят из небольших порций нескольких пищевых объектов; относительно редко встречаются желудки, заполненные единственным объектом питания. Такая кривая названа нами квазигиперболой. Это говорит о стохастическом взаимоотношении между потребителем и пищевыми объектами, и такие кривые нами названы хищниками-собираателями. Именно такая форма кривой характерна для *R. harrisii* (рис. 2). Правда, к хищникам его отнести вряд ли можно. Это мелкий краб (наибольшая ширина карапакса — 26 мм), и ему, соответственно, полностью доступны водные растения и лишь некоторые объекты питания животного происхождения. Поэтому мы считаем, что его лучше отнести по типу питания к собирателям.

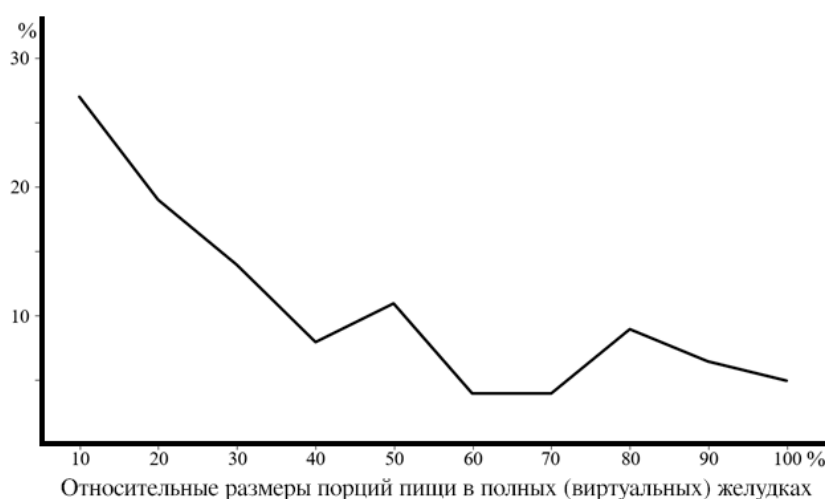


Рис. 2. Частота встречаемости порций пищи разного размера в виртуальных желудках

Fig. 2. The frequency of occurrence of different-sized portions of food in virtual stomachs

ОБСУЖДЕНИЕ

Состав пищи *R. harrisii* неоднократно исследовали специалисты из различных районов его огромного современного ареала. А. Williams [1984] считал его всеядным (omnivorous, с. 403), но одновременно ссылался на W. Odum и R. Heald [1972], которые сообщали, что в нативной части ареала *R. harrisii* (в мангровых зарослях Флориды) в его «всеядной диете» (цит.) преобладал растительный детрит (разъяснение, что́ они под этим понимают, отсутствует) и одновременно крабы питались как мелкими амфиподами, так и харпактикоидными копеподами, которые были более обычны в пище мелких особей крабов. Позднее К. Dowell [2011] отметил, что в нативной

части ареала этот краб — всеядный падальщик, предпочитающий питаться детритом мангровых деревьев и листьев, а также водорослями или мелкими беспозвоночными, такими как амфиподы, веслоногие, полихеты, олигохеты и двустворчатые моллюски, или даже мёртвым органическим веществом. Налицо неплохое совпадение с нашими наблюдениями, хотя сам вывод («всеядный падальщик») выглядит несколько противоречивым.

Довольно интенсивно исследовали состав пищи вселенца *R. harrisii* в Польше, причём особенно часто его изучали в так называемой Мёртвой Висле — в заброшенной тупиковой части русла Вислы (в реке, которая первоначально составляла часть левого рукава, открывающегося в Балтийское море). К сожалению, все работы носят чисто описательный характер. Например, J. Hegele-Drywa и M. Normant [2009], сообщают, что в Мёртвой Висле краб питается в основном такими животными, как тряпичные черви *Hediste (Nereis) diversicolor*, голубые мидии *Mytilus edulis*, мидии-зебры *Dreissena polymorpha* и гидроиды *Cordylophora caspia*. Растительные остатки в публикации не упоминаются вообще.

К. Turoboyski [1973] сообщает, что состав пищи *R. harrisii* варьирует в разных местах обитания. В Кильском канале (Германия) краб охотно питается гастроподами и бокоплавами (*Gammarus* sp.), а также растениями — зелёными водорослями *Enteromorpha* sp. и *Ulva* sp. Он же ссылается, с одной стороны, на Ф. Д. Мордухай-Болтовского [1952], который писал, что в Азовском море крабы потребляют различную органику животного и растительного происхождения и что *R. harrisii* не нападает на живую добычу, а с другой — на О. Г. Резниченко [1958], сообщающего, что в Азовском море *R. harrisii* питается изоподой *Idotea* sp.

В российской части Вислинского залива *R. harrisii* первыми исследовали В. В. Мурина и О. Г. Резниченко [1960], которые обнаружили, что краб питается в основном *Neomysis vulgaris* и *N. diversicolor*, а также личинками Chironomidae. Между тем примерно в то же время в литовской части залива S. Kujaва [1957] упомянул *D. polymorpha* в качестве главного объекта питания для ритропанопеуса. В Мёртвой Висле основными источниками пищи для *R. harrisii* служат *N. diversicolor*, *M. edulis*, *D. polymorpha*, *C. caspia*, мёртвое органическое вещество животного происхождения (детрит? — Р. Б.), а также зелёные водоросли *Cladophora* sp. или *Enteromorpha* sp. [Turoboyski, 1973]. К. Demel [1953] сообщал, что в Вислинском заливе этот краб — падальщик, питающийся детритом (из текста непонятно, падальщик или детритофаг. — Р. Б.). В устье Одры краб питается в основном детритом, но в содержимом кишечника также обнаружены водоросли, останки животных и неорганический материал. Это довольно простое перечисление, но всё же бросается в глаза сходство с составом пищи краба в Вислинском заливе, указанное нами.

Первым серьёзным исследованием состава пищи краба в российских водах (после замечания Ф. Д. Мордухай-Болтовского [1952] и краткой заметки О. Г. Резниченко [1958] о находке *R. harrisii* в реке Дон) была работа В. В. Муриной и О. Г. Резниченко [1960], охватившая российскую часть Вислинского залива. Что особенно интересно, большая часть их материала была собрана из желудков угря (*Anguilla anguilla*), который, как оказалось, активно питался ритропанопеусом. Лишь некоторое количество крабов было собрано из уловов трала на илистых грунтах. Выяснилось, что в желудках *R. harrisii* доминируют мизиды *Neomysis integer* и остракоды, им сопутствуют полихета *N. diversicolor* и хирономиды. Растительные остатки тоже встречаются, но, по мнению авторов, они были, вероятно, случайными или спорадическими объектами. Растительная пища лишь в одном случае доминировала в пищевом комке, а ещё в одном играла второстепенную роль. В желудках крабов из траловых уловов преобладали неопределённые остатки. К сожалению, авторы не конкретизировали, что они под этим понимают, но с первого взгляда налицо доминирование в диете крабов животной пищи. Её состав напоминает таковой у хищников-собирателей [Буруковский, 2022а]. Исходя из вышесказанного

и из всего нашего опыта исследования состава пищи декапод, можно предположить, что угрям были доступны крабы лишь в тех биотопах, где они питались преимущественно мизидами и остракодами.

Это в какой-то степени подтверждается нашим собственным опытом исследования питания ритропанопеуса в Вислинском заливе в 2010–2013 гг. [Буруковский, 2022b]. Было обнаружено, что состав пищи краба кардинально изменился (или же авторы пренебрегали растительными остатками в желудках крабов? — Р. Б.). По нашим наблюдениям, в питании *R. harrisii* полностью преобладает растительная пища. Объекты питания животного происхождения попадают случайно или спорадически. Правда, если они попадают, то заполняют желудок. Мы предположили, что это всё-таки в основном не случайность, а следствие уменьшения доступности пищи для крабов. Действительно, исчезновение из списка жертв *N. diversicolor* вполне объяснимо: он был вытеснен из фауны залива полихетами рода *Marenzelleria* [Гусев и др., 2020]. Правда, и они в составе пищи крабов не появились. Возможно, причина в том, что *R. harrisii* всё-таки эпибентофаг. Вместо мизид, которые по-прежнему многочисленны в заливе, и остракод почему-то изредка попадались высшие раки, обрывок хищной кладоцеры и коловратка. Зато растительная пища доминировала полностью, как и у крабов из нашего материала, собранного на границе Азовского и Чёрного морей.

Можно всё же заключить, что во всех районах своего современного ареала *R. harrisii* по-прежнему предпочитает наиболее доступную растительную пищу и попутно потребляет животную пищу, когда она ему доступна.

Благодарность. Мы хотим поблагодарить всех студентов, участвовавших в полевых работах по сбору материала для данной статьи, а также доцента С. А. Судник (КГТУ, Калининград) и её студентку Д. Чаузову, благодаря которым во время проведения биологического анализа крабов были отпрепарированы и зафиксированы их желудки, затем переданные Р. Н. Буруковскому для исследования их содержимого.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Буруковский Р. Н. *Креветки западноафриканских вод (географическое распространение, закономерности горизонтального и вертикального распределения, жизненные формы и экологическая структура таксоценов)*. Санкт-Петербург : Проспект науки, 2017. 511 с. [Burukovsky R. N. *Krevetki zapadnoafrikanskikh vod (geograficheskoe rasprostranenie, zakonomernosti gorizontального i vertikal'nogo raspredeleniya, zhiznennye formy i ekologicheskaya struktura takso-tsenov)*. Saint Petersburg : Prospekt nauki, 2017, 511 p. (in Russ.)]
2. Буруковский Р. Н. *Креветки: состав пищи и пищевые взаимоотношения*. Санкт-Петербург : Проспект науки, 2022а. 568 с. [Burukovsky R. N. *Shrimps: Food and Trophic Relationships*. Saint Petersburg : Prospekt nauki, 2022а, 568 p. (in Russ.)]
3. Буруковский Р. Н. О составе пищи и типе питания краба *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841) (Decapoda, Crustacea, Panopeidae) Вислинского залива по материалам сборов 2010–2013 гг. // *Балтийский морской форум* : материалы X Международного Балтийского морского форума. В 7 томах. Т. 3. Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоёмов : X Национальная научная конференция. Калининград : Изд-во БГАРФ, 2022b. С. 53–60. [Burukovsky R. N. On the composition of food and type of feeding of the crab *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841) (Decapoda, Crustacea, Panopeidae) from the Vistula Lagoon in 2010–2013. In: *Baltiiskii morskoi forum* : materialy X Mezhdunarodnogo Baltiskogo morskogo foruma. In 7 vols. Vol. 3. Vodnye bioresursy, akvakul'tura i ekologiya vodoe-mov : X Natsional'naya nauchnaya konferentsiya. Kaliningrad : Izd-vo BGARF, 2022b, pp. 53–60. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/slazgr>
4. Буруковский Р. Н. Экологический статус таксоценоа креветок материкового склона в районах с развитым терригенным осадкообразованием // *Журнал общей биологии*. 1989. Т. 50, № 5. С. 621–631. [Burukovskii R. N. Biological

- status of shrimp taxocene from continental slope in areas with pronounced terrigenous sediment formation. *Zhurnal obshchei biologii*, 1989, vol. 50, no. 5, pp. 621–631. (in Russ.)]
5. Буруковский Р. Н., Трунова Н. В. О питании креветки *Crangon crangon* (Decapoda, Crangonidae) в Кандалакшском заливе Белого моря в июле и сентябре 2004 г. // *Труды ВНИРО*. 2007. Т. 147. С. 181–203. [Burukovsky R. N., Trunova N. V. On the feeding of shrimp *Crangon crangon* (Decapoda, Crangonidae) in Kandalaksha Gulf (White Sea) in July and September, 2004. *Trudy VNIRO*, 2007, vol. 147, pp. 181–203. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/trseyr>
 6. Гусев А. А., Гусева Д. О., Рудинская Л. В., Наumenко Е. Н. Полихеты (Polychaeta; Annelida) Калининградской области и история их изучения // *Известия Калининградского государственного технического университета*. 2020. № 58. С. 21–34. [Gusev A. A., Guseva D. O., Rudinskaya L. V., Naumenko E. N. Polychaetes (Polychaeta; Annelida) of the Kaliningrad region and the history of their study. *Izvestiya Kaliningradskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2020, no. 58, pp. 21–34. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/hcentk>
 7. Залота А. К. Чужеродные виды десятиногих ракообразных (Crustacea, Decapoda) в морях России и сопредельных водах : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10 / РАН, Институт океанологии. Москва, 2017. 255 с. [Zalota A. K. *Chuzherodnye vidy desyatinogikh rakoobraznykh (Crustacea, Decapoda) v moryakh Rossii i sopredel'nykh vodakh* / RAS, Institute of Oceanology. [dissertation]. Moscow, 2017, 255 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/awqjsw>
 8. Залота А. К., Колючкина Г. А., Тиунов А. В., Бирюкова С. В., Спиридонов В. А. Положение чужеродного краба *Rhithropanopeus harrisii* (Crustacea Decapoda Panopeidae) в трофической сети Таманского залива Азовского моря // *Океанология*. 2017. Т. 57, № 2. С. 322–330. [Zalota A. K., Kolyuchkina G. A., Spiridonov V. A., Tiunov A. V., Biriukova S. V. The trophic position of the alien crab *Rhithropanopeus harrisii* (Crustacea Decapoda Panopeidae) in the Taman Bay, Sea of Azov community. *Okeanologiya*, 2017, vol. 57, no. 2, pp. 322–330. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/s0030157417020216>
 9. Инвазионные виды (членистоногие). *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841) – краб Харриса // *Top 100 Worst* : [сайт]. 2016. [Invasionnye vidy (chlenistonogie). *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841) – Harris mud crab. In: *Top 100 Worst* : [site], 2016. (in Russ.)]. URL: <https://top100worst.sev-in.ru/priortargets/arthropods/harrisii.html> [accessed: 14.04.2026].
 10. Колесниченко А. И., Буруковский Р. Н., Марин И. Н. Состав пищи краба-вселенца *Rhithropanopeus harrisii* (Panopeidae, Brachyura, Decapoda) в Вислинском заливе Балтийского моря // *Поволжский экологический журнал*. 2014. № 4. С. 508–515. [Kolesnichenko A. I., Burukovsky R. N., Marin I. N. Food composition of the crab-invader *Rhithropanopeus harrisii* (Panopeidae, Brachyura, Decapoda) in the Vistula Bay of the Baltic Sea. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2014, no. 4, pp. 508–515. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/tikbvp>
 11. Мордухай-Болтовской Ф. Д. О вселении нового вида краба в бассейн Дона // *Природа*. 1952. № 1. С. 113. [Mordukhai-Boltovskoi F. D. O vselenii novogo vida kraba v bassein Dona. *Priroda*, 1952, no. 1, pp. 113. (in Russ.)]
 12. Мурина В. В., Резниченко О. Г. Об аутоакклиматизации краба *Rhithropanopeus harrisii tridentatus* (Maitland) в Вислинском заливе // *Труды Всесоюзного гидробиологического общества*. 1960. Т. 10. С. 255–264. [Murina V. V., Reznichenko O. G. To the auto-acclimatisation of the crab *Rhithropanopeus harrisii tridentatus* (Maitland) in the Gulf of Vistula. *Trudy Vsesoyuznogo gidrobiologicheskogo obshchestva*, 1960, vol. 10, pp. 255–264. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/2875>
 13. Петелин В. П. Гранулометрический анализ морских донных осадков. Москва : Наука, 1967. 128 с. [Petelin V. P. *Granulometricheskii analiz morskikh donnykh osadkov*. Moscow : Nauka, 1967, 128 p. (in Russ.)]
 14. Плотников И. С. Фауна свободноживущих беспозвоночных Аральского моря и её многолетние изменения под влиянием антропогенных факторов : дис. ... д-ра биол. наук : 1.5.12 / РАН, Зоологический институт. Санкт-Петербург, 2021. 310 с. [Plotnikov I. S. *Fauna svobodnozhivushchikh bespozvochnnykh Aral'skogo morya i ee mnogoletnie izmeneniya pod vliyaniem antropogennykh faktorov* : дис. ... д-ра биол. наук : 1.5.12 / РАН, Зоологический институт. Санкт-Петербург, 2021. 310 с.

- bespozvonochnykh Aral'skogo morya i ee mnogoletnie izmeneniya pod vliyaniem antropogennykh faktorov* / RAS, Zoological Institute. [dissertation]. Saint Petersburg, 2021, 310 p. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/iwahuz>
15. Резниченко О. Г. Питание некоторых донных ракообразных Азовского моря // *Аннотации к работам, выполненным Всесоюзным научно-исследовательским институтом морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) в 1956 г. : сборник первый*. Москва : [ВНИРО], 1958. С. 20–24. [Reznichenko O. G. Pitanie nekotorykh donnykh rakoobraznykh Azovskogo morya. In: *Annotatsii k rabotam, vypolnennym Vsesoyuznym nauchno-issledovatel'skim institutom morskogo rybnogo khozyaistva i okeanografii (VNIRO) v 1956 g. : sbornik pervyi*. Moscow : [VNIRO], 1958, pp. 20–24. (in Russ.)]
 16. Burukovsky R. N., Marin I. N. The food composition of the symbiotic crab *Pinnixa rathbunae* Sakai, 1934 (Brachyura: Pinnotheridae) from burrows of the spoon worm *Urechis unicinctus* (von Drasche, 1881) (Echiurida: Urechidae) in Vostok Bay of the Sea of Japan. *Arthropoda Selecta*, 2018, vol. 27, no. 4, pp. 319–324. <https://doi.org/10.15298/arthscl.27.4.06>
 17. Burukovsky R. N., Pushkina N. S. Some features of the biology and composition of the diet of the rock lobster *Acantharctus posteli* (Decapoda, Crustacea, Scyllarinae) (West Africa). *Biology Bulletin*, 2016, vol. 43, iss. 9, pp. 1024–1031. <https://doi.org/10.1134/s1062359016090028>
 18. Burukovsky R. N., Sudnik S. A. Size composition, reproductive characteristics and food composition in crabs *Seulocia vittata* (Ortman, 1858) and *Lyphira perplexa* Galil, 2009 (Decapoda: Brachyura: Leucosiidae) from Nha Trang Bay (South Vietnam). *Arthropoda Selecta*, 2024, vol. 33, no. 1, pp. 87–96. <https://doi.org/10.15298/arthscl.33.1.08>
 19. Burukovsky R. N., Syomin V. L., Zalota A. K., Simakov M. I., Spiridonov V. A. Food spectra of snow crabs (*Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788)) (Decapoda, Oregoniidae), non-indigenous species of the Kara Sea. *Oceanology*, 2021, vol. 61, iss. 6, pp. 964–975. <https://doi.org/10.1134/s0001437021060205>
 20. Demel K. Nowy gatunek w faunie Bałtyku. *Kosmos*, Warszawa, 1953, vol. 2, pp. 105–106.
 21. Dowel K. *Rhithropanopeus harrisi*, *Estuarine Mud Crab, or Harris Mud Crab*. URL: <http://depts.washington.edu/oldenlab/wordpress/wp-content>, 2011.
 22. Hegele-Drywa J., Normant M. Feeding ecology of the American crab *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea, Decapoda) in the coastal waters of the Baltic Sea. *Oceanologia*, 2009, no. 51 (3), pp. 361–375.
 23. Kujawa S. Biologia i hodowla kraba z Zalewu Wiślanego *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) subsp. *tridentata* (Maitland). *Wszechświat*, 1957, iss. 2, pp. 57–59.
 24. Leppäkoski E., Olenin S. Non-native species and rates of spread: Lessons from the brackish Baltic Sea. *Biological Invasions*, 2000, vol. 2, iss. 2, pp. 151–163. <https://doi.org/10.1023/a:101005280956>
 25. Odum W. E., Heald E. J. Trophic analyses of an estuarine mangrove community. *Bulletin of Marine Science*, 1972, vol. 22, no. 3, pp. 671–738.
 26. Petrescu A.-M., Krapal A.-M., Popa O. P., Iorgu E. I., Popa L. O. Xenodiversity of decapod species (Crustacea: Decapoda: Reptantia) from the Romanian waters. *Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, 2010, vol. 53, pp. 91–101. <http://doi.org/10.2478/v10191-010-0006-7>
 27. Picton B. E., Morrow C. C. *Athanas nitescens* (Leach, 1814). In: *Encyclopedia of Marine Life of Britain and Ireland*. URL: <https://www.habitas.org.uk/marinelife/species.asp?item=s22390> [accessed: 20.03.2026].
 28. Turoboyski K. Biology and ecology of the crab *Rhithropanopeus harrisi* ssp. *tridentatus*. *Marine Biology*, 1973, vol. 23, iss. 4, pp. 303–313. <https://doi.org/10.1007/bf00389338>
 29. Williams A. B. *Shrimps, Lobsters, and Crabs of the Atlantic Coast of the United States, Maine to Florida*. Washington D. C. : Smithsonian Institution Press, 1984, pp. 401–404.

**ON THE FOOD COMPOSITION
OF THE CRAB *RHITHROPAHOPEUS HARRISII* (GOULD, 1841)
(DECAPODA, CRUSTACEA, PANOPEIDAE)
FROM THE NORTHEASTERN BLACK SEA
AND TAMAN AREA OF THE SEA OF AZOV**

R. Burukovsky¹ and A. Zalota²

¹Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad, Russian Federation

²Shirshov Institute of Oceanology of RAS, Moscow, Russian Federation

E-mail: burukovsky@klgtu.ru

The article describes the food composition of the crab *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841) (Decapoda, Crustacea, Panopeidae) from the waters of Sea of Azov and Black Sea around the Taman Peninsula, its ontogenetic variations, and the mode of feeding. *R. harrisii* is one of the most well-known invasive species which entered Europe with ballast water of ships in 1874. Since then, the crab has colonized the Northern, Baltic, Mediterranean, Black, and Caspian seas, and the Sea of Azov; also, the species was found in the Aral Sea. In waters off the Taman Peninsula coast, as well as in other parts of its range where its food composition was studied, *R. harrisii* feeds on epibenthos, and its diet is completely dominated by plant food (higher aquatic plants and filamentous algae). Food items of animal origin are found in the crab's food by accident or sporadically. Due to a small size of *R. harrisii* (the maximum width of the carapace is 26 mm) and taking into account its mode of feeding, the crab can be attributed to non-selective feeders.

Keywords: crab *Rhithropanopeus harrisii*, food composition, ontogenetic variability of food composition, mode of feeding

УДК 597.555.5(265.52)

ЭКОЛОГИЯ ГЛУБОКОВОДНОГО НЕРЕСТА ВОСТОЧНОКАМЧАТСКОГО МИНТАЯ

© 2026 г. А. И. Варкентин^{1,2}, О. Б. Тепнин^{1,2}, Д. Я. Мельник^{1,2}, О. И. Ильин¹,
А. В. Зимин^{2,3}, А. А. Коник²

¹Камчатский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО»),

Петропавловск-Камчатский, Российская Федерация

²Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН, Москва, Российская Федерация

³Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Российская Федерация

E-mail: a.varkentin@kamniro.vniro.ru

Поступила в редакцию 29.05.2025; после доработки 07.08.2025;
принята к публикации 12.02.2026.

Минтай — один из наиболее распространённых видов рыб Северной Пацифики и важный объект рыболовства. У Юго-Восточной Камчатки и Северных Курил обитает восточнокамчатская популяция этого вида. В 2000–2004 гг. в районе глубоководных каньонов Авачинского (Северного, Центрального и Южного) и Кроноцкого заливов изучены гидрологические условия, экология нереста минтая и его масштабы. В 2022–2024 гг. исследования возобновлены, выявлены значительные изменения гидрологических условий и возможное их влияние на вертикальное распределение икры минтая. Цель работы — обобщить все имеющиеся к настоящему времени данные о глубоководном нересте восточнокамчатского минтая. Для исследования использовали результаты комплексных (ихтиопланктонных и гидрологических) съёмов, выполненных по стандартной сетке станций в апреле — мае 2003–2024 гг., учащённых обловов ихтиопланктона в марте — мае 2003–2024 гг. в реперных точках, расположенных в вершинах каньонов Авачинского залива, послонных обловов в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов, а также наблюдений в промысловом рейсе в марте — апреле 1997 г. Показано, что гидрологические условия в каньонах Авачинского залива весной претерпевают значительные изменения не только в межгодовом плане, но и на временных отрезках порядка десятков часов. Короткопериодные колебания могут быть связаны с приливной динамикой вод. В 1997 г. икрометание минтая в Авачинском и Кроноцком заливах происходило в основном в глубоководных каньонах. В Северном каньоне массовый нерест пришёлся на первую декаду апреля, в Центральном и Южном — на вторую декаду этого месяца. Нерестовым концентрациям в каньонах была присуща вертикальная структура: самцы располагались глубже самок. В 2007 и 2010–2011 гг. в каньонах учитывали в среднем 60,5 % всей икры минтая восточнокамчатской популяции, при этом 44,4 % регистрировали в Северном каньоне. Подтверждено, что сроки массового икрометания в глубоководных каньонах варьируют по годам в зависимости от термических условий. Для Северного каньона установлена достоверная отрицательная связь между днём пика нереста и средневзвешенной к общему количеству икры минтая температурой воды в слое 300–500 м, а также средней температурой воды у дна на шельфе Авачинского залива в период выполнения ихтиопланктонных съёмов. Выявлено, что горизонты нереста минтая в глубоководных каньонах Авачинского залива, устанавливаемые по распределению икры на I стадии развития (возраст 3 ч), изменяются в межгодовом и сезонном аспектах.

Ключевые слова: минтай *Gadus chalcogrammus*, Тихий океан, глубоководные каньоны, нерест, икра, стадии развития, температура, солёность, внутренние волны

Минтай *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814 — один из массовых видов рыб Северной Пацифики и важный объект отечественного и мирового рыболовства. В тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке и северным Курильским островам, от Кроноцкого залива до острова Харимкотан, обитает относительно крупная популяция этого вида — восточнокамчатская [Антонов, 1991; Буслов, 2008; Золотов, Антонов, 1986].

Одним из основных методов изучения воспроизводства минтая являются ихтиопланктонные съёмки [Балыкин, Варкентин, 2006; Балыкин и др., 2002; Золотов и др., 1987; Качина, Сергеева, 1987; Лисовенко, 2000]. В тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке, их проводили в 1940–1950-х гг. Затем длительное время исследований не было. С 1974 г. съёмки стали регулярными [Балыкин, Тепнин, 1998]. Их проведение было приурочено к нересту *G. chalcogrammus* (конец марта — начало мая). Считалось, что размножение восточнокамчатского минтая проходит в основном над шельфом (в интервале глубин 50–170 м) при низких значениях температуры воды [Антонов, 1991; Золотов, Антонов, 1986]. Над глубинами > 200 м обычно встречали не более 30 % всей учтённой икры начальной стадии развития. Принимая во внимание это обстоятельство, во время ихтиопланктонных съёмок там, как и в других районах, облавливали только верхний 200-метровый слой воды [Балыкин, Тепнин, 1998]. В процессе исследований было обнаружено несоответствие между количеством развивающейся икры минтая и нерестовым запасом [Антонов, 1991; Антонов, Золотов, 1987]. П. А. Балыкиным [1997] было высказано предположение, что в Авачинском заливе икра может развиваться в слое 400–500 м, то есть она может быть недоступна для учёта во время стандартных съёмок. Позднее гипотеза была подтверждена результатами исследований А. В. Буслова и О. Б. Тепнина [2002]. Установлено, что в глубоководных каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов нерест протекает в горизонте 400–600 м, ниже слоя осенне-зимней конвенции, и более 90 % икринок сосредоточено глубже 200 м. Таким образом, при выполнении обловов до 200 м основная часть икры не была учтена.

Выявленные особенности воспроизводства восточнокамчатского минтая обусловили изменения в методике проведения ихтиопланктонных исследований. В 2000 г. в стандартную сетку станций добавили точки, расположенные в вершинах глубоководных каньонов в Авачинском и Кроноцком заливах, а нижний предел погружения сети увеличили до 550 м. До 2003 г. работы проводили на промысловых судах по упрощённой сетке станций, а с 2003 г. — в основном на собственных научно-исследовательских судах (МРТК-316 и МРТК «Инженер Мартынов»), при этом у Северных Курил — на промысловых судах и на судах Базы исследовательского флота ВНИРО (Владивосток).

В результате работ 2000–2004 гг. (микросъёмки в районе каньонов Авачинского залива, тотальные и послонные обловы ихтиопланктона в вершинах каньонов и др.) были детально изучены экология глубоководного нереста и его масштабы, проанализированы сроки [Буслов, 2008; Буслов, Тепнин, 2002; Буслов и др., 2004, 2006]. В частности, А. В. Бусловым с соавторами [2004] показано: одной из особенностей воспроизводства минтая в каньонах является наличие так называемых эпицентров нереста, что прослеживается на картах распределения икры начальной стадии. Их регистрируют над изобатами 400–600 м в вершинах каньонов. Многолетние исследования показали, что в этих точках всегда расположены наиболее плотные скопления производителей, а концентрации икры здесь в пик нереста максимальны. Многократные ихтиопланктонные обловы в эпицентрах в течение одного сезона позволяют судить о ходе икрометания. Учитывая вышеизложенное, с 2003 г. в трёх каньонах Авачинского залива специалисты стали выполнять многократные обловы. Позднее была показана определяющая роль в воспроизводстве восточнокамчатского минтая так называемого Северного каньона [Ильин, Сергеева, 2014], и с 2018 г. многократные обловы (до 10 за нерестовый сезон) с начала марта по начало мая с периодичностью 3–5 дней стали выполняться, как правило, только в этом каньоне. Продукция икры в эпицентре

нереста в Северном каньоне используется в качестве одного из индексов нерестового запаса в модельных расчётах [Ильин, 2022; Ильин и др., 2014].

Некоторые сведения об особенностях и интенсивности нереста минтая в каньонах в Кроноцком заливе, полученные по результатам исследований в 2000–2019 гг., приведены в работе Н. П. Сергеевой [2019].

По мере исследований представление о вариабельности гидрологических условий в глубоководных каньонах Авачинского залива также расширялось и претерпевало значительные изменения. По общепринятому мнению, гидрологические условия в районе глубоководных каньонов в заливах восточного побережья Камчатки формируются под влиянием большого количества факторов. В частности, термические условия в весенний сезон для охваченного осенне-зимней конвекцией слоя вод определяются уровнем обменных процессов с атмосферой и зависят от «суровости» предшествующего сезона [Ванин, 2017], а также от адвекции вод течениями [Miura et al., 2002; Rogachev et al., 2007]. В результате к началу интенсивного нереста восточнокамчатского минтая большую часть акватории над шельфом занимают сильно охлаждённые воды зимней формации, холодный подповерхностный слой (далее — ХПС). В отдельные годы температура в ядре ХПС может достигать отрицательных значений, а нижняя граница слоя может опускаться вдоль материкового склона до глубин около 400–500 м. Первоначально считалось [Давыдов, Куцых, 1968], что температура в ядре ХПС мало изменчива и сохраняется на протяжении всего тёплого периода года, до развития процесса нового конвективного перемешивания. Ниже ХПС температура вод возрастает достаточно резко — до уровня около +3,5 °C (слой скачка). Так проявляется присутствие тёплого промежуточного слоя (далее — ТПС). Именно такой является вертикальная структура вод в районе глубоководных каньонов к началу массового нереста минтая. После подтверждения наличия глубоководного икрометания в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов [Буслов, Тепнин, 2002] было высказано предположение о существовании более благоприятных условий (по термике вод) для продуктивного размножения ниже границы ХПС и ТПС, а также о возникновении завихрённости течений над каньонами [Буслов и др., 2004, 2006], концентрирующих выметанную икру и препятствующих её дальнейшему выносу в неблагоприятные для развития минтая места. Однако работы последних лет, в частности анализ данных суточных наблюдений [Варкентин, Саушкина, 2022], показали, что гидрология каньонов характеризуется большой изменчивостью на различных временных интервалах [Коник и др., 2024b].

В 2022–2024 гг. исследования глубоководного нереста минтая были возобновлены. Они выявили возможное влияние на вертикальное распределение икры внутренних волн [Варкентин, Саушкина, 2022; Варкентин и др., 2024; Коник и др., 2024a, b; Саушкина и др., 2023; Zimin et al., 2024]. По данным А. И. Варкентина и Д. Я. Саушкиной [2022], в разные годы икра начальной стадии зарегистрирована в максимальной концентрации на глубинах 200–550 м, а икра более поздних стадий — на тех же или больших глубинах, что может быть связано с вертикальными движениями воды. При проведении суточных станций в каньонах Авачинского залива было обнаружено вертикальное перемещение слоя скачка температуры и солёности между ХПС и ТПС более чем на 100 м за период, близкий к периоду приливного цикла для этого района [Саушкина и др., 2023]. А. А. Коником с соавторами [2024a] по результатам экспериментальных исследований показано, что горизонты основного икрометания минтая в каньонах меняются в течение суток под влиянием процессов, вероятно обусловленных приливным циклом.

Учитывая вышеизложенное, мы сочли целесообразным обобщить в настоящей работе имеющуюся информацию о глубоководном нересте восточнокамчатского минтая, дополнив уже известные сведения из литературных источников данными, полученными в последние годы. Это и определило цель исследования, для достижения которой необходимо было решить ряд задач:

- проследить межгодовую изменчивость термических условий в каньонах;

- охарактеризовать распределение и биологическое состояние минтая в глубоководных каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов в период воспроизводства;
- оценить вклад глубоководного нереста в репродуктивный потенциал восточнокамчатского минтая;
- представить данные о сроках и интенсивности воспроизводства *Gadus chalcogrammus* в каньонах Авачинского залива;
- проанализировать сведения о горизонтах нереста минтая в каньоне Авачинского залива.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для характеристики гидрологических условий и распределения икры минтая использованы результаты комплексных (ихтиопланктонных и гидрологических) съёмок, выполненных по стандартной сетке станций в апреле — мае 2003–2024 гг. (рис. 1).

Для исследования динамики, интенсивности и сроков глубоководного нереста с марта по май 2003–2024 гг. в реперных точках, расположенных в вершинах каньонов Авачинского залива, проводили учащённые (по возможности 1 раз в 5–10 дней) обловы ихтиопланктона.

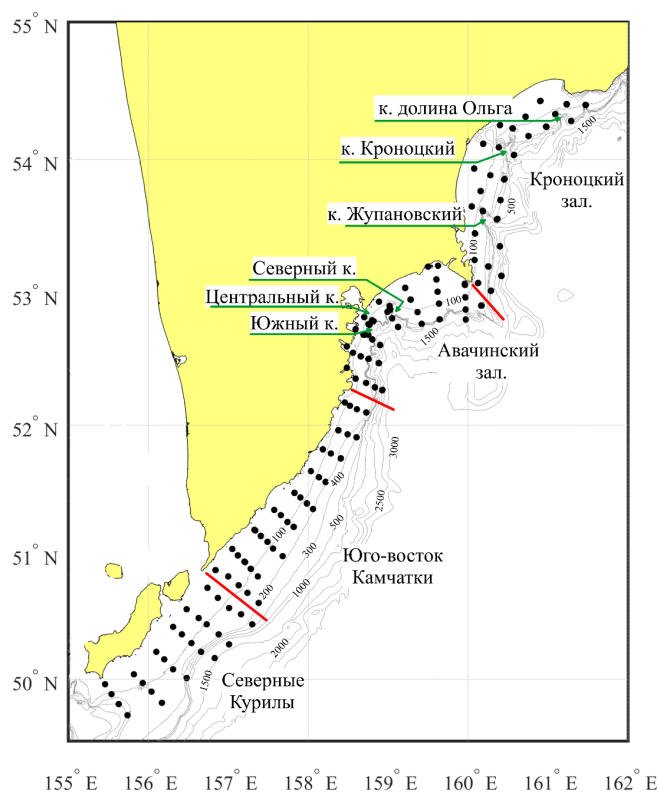


Рис. 1. Схема стандартной сетки станций комплексной (ихтиопланктонной и гидрологической) съёмки в тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатскому полуострову и северным Курильским островам (красными линиями выделены границы стандартных полигонов). Подписаны основные реперные точки в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов: каньон Южный ($52^{\circ}46'$ с. ш., $158^{\circ}46'$ в. д.); каньон Центральный ($52^{\circ}48'$ с. ш., $158^{\circ}47'7''$ в. д.); каньон Северный ($52^{\circ}54'7''$ с. ш., $159^{\circ}01'$ в. д.); каньон Жупановский ($53^{\circ}37'2''$ с. ш., $160^{\circ}14'$ в. д.); каньон Кроноцкий ($54^{\circ}05'4''$ с. ш., $160^{\circ}23'$ в. д.); каньон Долина Ольга ($54^{\circ}20'$ с. ш., $161^{\circ}05'2''$ в. д.). Серыми линиями показаны изобаты от 100 до 500 м и от 500 до 4000 м

Fig. 1. Scheme of the standard grid of stations of integrated surveys (covering ichthyoplankton and hydrological conditions) in Pacific waters adjacent to the Kamchatka Peninsula and the northern Kuril Islands (the boundaries of standard polygons are highlighted with red lines). The main reference points in the canyons of the Avacha and Kronotsky bays are signed: the Yuzhny Canyon ($N52^{\circ}46'$, $E158^{\circ}46'$); the Tsentralny Canyon ($N52^{\circ}48'$, $E158^{\circ}47'7''$); the Severny Canyon ($N52^{\circ}54'7''$, $E159^{\circ}01'$); the Zhupanovsky Canyon ($N53^{\circ}37'2''$, $E160^{\circ}14'$); the Kronotsky Canyon ($N54^{\circ}05'4''$, $E160^{\circ}23'$); the Olga Valley Canyon ($N54^{\circ}20'$, $E161^{\circ}05'2''$). Gray lines show isobaths from 100 to 500 m and from 500 to 4,000 m

С целью изучения вертикального распределения икры минтая в некоторые годы (2013–2014, 2016–2017, 2019–2020 и 2023–2024 гг.) в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов выполняли послойные обловы (см. рис. 1). Перед ними делали тотальные обловы и измеряли основные гидрологические параметры.

За 22 года исследований во всём нерестовом ареале восточнокамчатского минтая выполнено 8 полных комплексных (ихтиопланктонных и гидрологических) съёмок (в 2006–2008, 2010–2011, 2016, 2021 и 2023 гг.), в каньонах Авачинского залива сделано 347 учащённых обловов, в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов проведено 38 послойных обловов. Количество гидрологических станций в каньонах составило 494.

Во время учётных съёмок обловы ихтиопланктона в каньонах проводили до глубины 550 м, на шельфе — преимущественно до дна, а над материковым склоном — до 200 м. Учащённые тотальные обловы в каньонах Авачинского залива выполняли до глубины 550 м. Послойные обловы в реперных точках, расположенных в вершинах каньонов Авачинского и Кроноцкого заливов, делали по стандартным горизонтам (0–25, 25–50, 50–100, 100–200, 200–300, 300–400 и 400–550 м).

Обловы ихтиопланктона проводили ихтиопланктонной конической сетью ИКС-80 (площадь входного отверстия — $0,5 \text{ м}^2$, газ № 14). Гидрологические исследования выполняли от поверхности до 550–600 м с помощью зондирующего комплекса с шагом по глубине 1 м. Снаряжение опускали/поднимали со скоростью $0,5\text{--}0,6 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$. Ихтиопланктон фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида для последующей транспортировки проб и камеральной обработки в лабораторных условиях в КамчатНИРО. Она заключалась в подсчёте количества икринок и личинок минтая и в определении стадий развития икры по шкале N. Naplin и C. Obenchain [1980], адаптированной для минтая D. Blood с соавторами [1994].

В основу исследований распределения и биологического состояния (размерный состав и соотношение стадий зрелости гонад) производителей восточнокамчатского минтая в период нереста легли как литературные данные, так и неопубликованные материалы, собранные А. И. Варкентин в марте и апреле 1997 г. — во время специализированного тралового промысла этого вида в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов на БМРТ «Байковск». Сначала с помощью эхолота выполняли серию галсов, пересекавших изобаты от 50 до 2000 м, для выяснения характера распределения минтая по глубинам. На выявленных скоплениях посредством разноглубинного трала РТ/ТМ 112 (вертикальное раскрытие — 60 м, горизонтальное — 70 м, размер ячеи в кутке — $60 \times 60 \text{ мм}$) делали 1–2 контрольных траления. В районе массовых концентраций рыб в течение двух и более дней работали в промысловом режиме, производя траления в разных его частях и горизонтах и в разное время суток.

По возможности из каждого трала брали выборку в 200–300 экз. минтая. У рыб измеряли длину по Дж. Смигу. При вскрытии определяли пол и стадию зрелости гонад. Всего проанализировано 59 тралений, выполнено 17 277 промеров рыб.

Изменчивость скорости и направления геострофического переноса на поверхности акватории у восточного побережья Камчатки анализировали по данным спутникового мониторинга уровня обработки L4 с интернет-ресурса <https://marine.copernicus.eu/> (Copernicus, Франция).

Динамику температуры поверхности воды для акватории северо-западной части Тихого океана и юго-западной части Берингова моря исследовали по материалам дистанционного мониторинга, полученным с сайта Национального управления океанических и атмосферных исследований США (<https://www.ncei.noaa.gov/data/sea-surface-temperature-optimum-interpolation/>). Для выделения экстремальных периодов в термическом состоянии верхнего квазиоднородного слоя применяли методику статистической обработки ряда наблюдений [Елисеева, Юзбашев, 2008], подробно изложенную в статье А. И. Варкентина с соавторами [2024].

Для построения генерализованной схемы распределения общего количества икры минтая использовали результаты съёмок, выполненных во всём нерестовом ареале популяции (2006–2008, 2010–2011, 2016, 2021 и 2023 гг.). Данные осредняли по трапециям с шагом $0,15^\circ$ по широте и долготе.

Для оценки относительного вклада глубоководного нереста в общий репродуктивный потенциал популяции использовали результаты съёмок 2007 и 2010–2011 гг. В эти годы съёмки были выполнены в наиболее близкие сроки и в полном объёме. Относительный вклад рассчитывали как частное от общего количества учтённой икры в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов к общему количеству учтённой икры на всех полигонах и выражали в процентах.

Интенсивность и сроки нереста минтая в каньонах Авачинского залива исследовали по литературным данным [Ильин, Саушкина, 2022; Ильин, Сергеева, 2014], а также по новым сведениям, которые были получены в марте — начале мая 2020 и 2022–2024 гг. по результатам тотальных обловов в Северном каньоне. Длительность стадий развития икры рассчитывали по формуле:

$$T = a \times e^{-b \times t} + c,$$

где T — продолжительность эмбрионального развития икринок, сут;

a , b и c — коэффициенты;

t — температура воды, $^\circ\text{C}$.

Значения коэффициентов приведены в работе А. В. Буслова и Н. П. Сергеевой [2013]. Принимали, что I стадии развития по шкале Т. С. Расса [1933] соответствуют стадии 1–8 по шкале N. Naplin и C. Obenchain [1980], адаптированной для минтая D. Blood с соавторами [1994], II стадии — стадии 9–15, III — стадии 16–19, IV — стадии 20–21.

Среднюю температуру воды в каньонах во время учащённых тотальных обловов рассчитывали для каждого облова в слое 300–500 м, где развивается основное количество икры минтая [Буслов, Тепнин, 2002; Буслов и др., 2004].

Алгоритм оценки продукции икры и сроков нереста в глубоководных каньонах Авачинского залива подробно описан в работах [Ильин, Саушкина, 2022; Ильин, Сергеева, 2014].

О горизонтах нереста минтая в наиболее изученном каньоне Авачинского залива, в Северном, судили по наличию в пробах икры на стадии развития 1 по шкале N. Naplin и C. Obenchain [1980], адаптированной для минтая D. Blood с соавторами [1994]. Её продолжительность при температуре воды около $+2^\circ\text{C}$ составляет примерно 3 ч [Blood, 2002].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам предыдущих исследований установлено: для восточнокамчатского минтая характерны два типа нереста, различающиеся между собой экологией, сроками и районами икрометания, — глубоководный и шельфовый [Буслов, 2008; Буслов и др., 2004]. Размножение на шельфе можно считать традиционным для минтая. Глубоководное икрометание отмечено лишь в нескольких районах: в проливе Шелихова, в заливе Аляска, у островов Богослова в юго-восточной части Берингова моря, в проливе Канага в центральной части Алеутской гряды [Булатов, 1987; Степаненко, 2003; Kim, 1989], в каньонах Карагинского залива, Четвёртого Курильского пролива и залива Шелихова [Буслов, Тепнин, 2002]. Таким образом, ареал воспроизводства восточнокамчатского минтая составляют глубоководные нерестилища, расположенные в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов, и шельфовые — у Юго-Восточной Камчатки (южнее мыса Поворотный) и северных Курильских островов (до южной оконечности острова Парамушир). В Авачинском и Кроноцком заливах минтай также нерестится на шельфе, но масштабы икрометания, по сравнению с масштабами глубоководного нереста, невелики.

Считается, что воспроизводство в каньонах — это адаптация к комплексу квазистационарных условий, благодаря которым икринки не выносятся из впадин. Здесь же происходит стагнация макропланктона, который является пищей личинок минтая при их переходе на экзогенное питание [Буслов, 2008; Буслов, Тепнин, 2002; Буслов и др., 2004].

Гидрологические условия и их изменчивость. В марте у восточного побережья Камчатки сохраняются зимние условия, лишь в апреле начинается прогрев поверхности. Под поверхностью находится холодный осенне-зимний слой (ХПС) мощностью до 500 м [Давыдов, Куцых, 1968], с низкими температурами и растущей солёностью. Мощность его развития отражает «суровость» предшествующего осенне-зимнего периода [Тепнин, 2022]. Ниже расположен более тёплый слой (ТПС). С января по март температура ХПС снижается, а слой скачка опускается более чем на 100 м. Весной тенденция меняется, и граница поднимается. Примеры за май 2012 г. показывают, что межгодовая изменчивость температуры в районе каньонов может быть значительной (рис. 2).

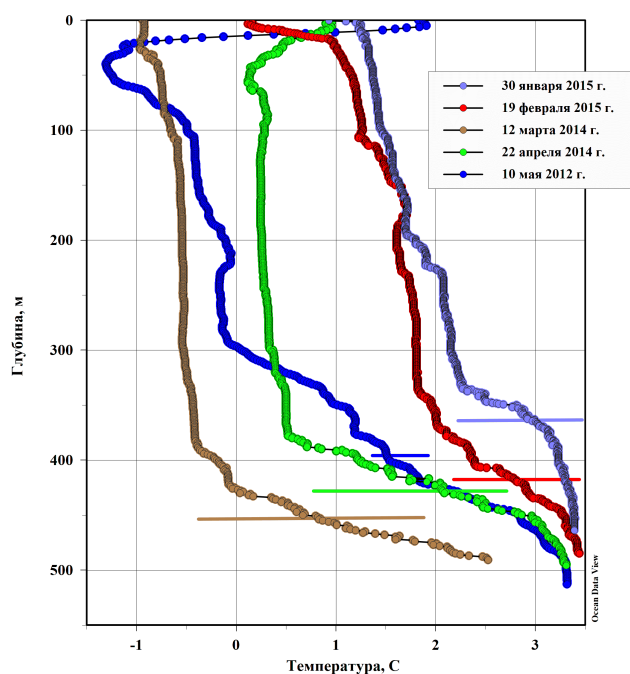


Рис. 2. Примеры вертикального распределения температуры воды в январе — мае для Северного каньона Авачинского залива (линиями разных цветов показаны приблизительные границы распространения холодного промежуточного слоя в отдельные месяцы)

Fig. 2. Examples of vertical distribution of water temperature in January–May for the Severny Canyon of the Avacha Bay (the lines of different colors show the approximate boundaries of the cold intermediate layer in individual months)

Рассмотренные выше изменения гидрологического режима в целом характеризуют длиннопериодные процессы, происходящие в толще вод каждый год:

- развитие осенне-зимнего конвективного перемешивания с постепенным заглублением нижней границы ХПС и с понижением температуры во всём этом слое;
- подъём слоя скачка в апреле — мае и повышение средней температуры в ХПС;
- влияние процессов адвекции — как горизонтальной (течения), так и вертикальной (апвеллинговые явления).

Однако, как показали исследования последних лет [Варкентин и др., 2024; Zimin et al., 2024], существуют и короткопериодные изменения в верхнем полукилометровом слое вод, которые характеризуются не меньшей вертикальной амплитудой. А. А. Коником с соавторами [2024a] при рассмотрении результатов суточной станции, выполненной 27–29 апреля 2024 г., наглядно продемонстрировано значительное перемещение измеряемых параметров в зоне раздела между ХПС и ТПС. Вертикальное перемещение изотермы 1 °C за 10 ч превышало 200 м. При этом смещения изотерм по глубине в зоне ТПС были не столь значительны и составляли около 70 м. Возможно, именно этот фактор является основным при выборе минтаем преимущественного горизонта нереста в каньонах.

Одной из ключевых причин столь заметных короткопериодных вертикальных колебаний поля плотности (температура и солёность) могут быть градиентно-вихревые, или внутренние, волны разной природы. Так, в работе E. Svergun и A. Zimin [2020] показано, что высота внутренних волн на мелководье составляет 10–15 м, в то время как в глубоководной части она не превышает 10 м. Эти волны распространяются от «источника генерации», находящегося в районе изобаты 500 м, где значительно возрастает уклон материкового склона, с приливной периодичностью (полусуточные волны). В той же работе указано на возможность существования другого источника внутренних волн — инерционных колебаний фронтального раздела, образованного меандрами Камчатского течения. По данным спутникового мониторинга, в апреле 2024 г. в районе Авачинского залива зафиксирован мощный антициклональный вихрь с двумя центрами (рис. 3). Возможно, именно его присутствие послужило фактором усиления описанных выше колебаний в зоне раздела двух водных масс. Заметим, что в данном случае речь идёт о вертикальных колебаниях порядка 70 м, и это значение существенно больше, чем высота внутренних волн, зафиксированная в исследованиях 2018 г.

Исходя из столь значительной кратковременной изменчивости гидрологических условий в районе каньонов Авачинского залива, в частности температуры воды по горизонтали, затруднительно провести сколько-нибудь обоснованное сравнение межгодовой изменчивости условий нереста восточнокамчатского минтая по данным многолетних натурных наблюдений. В этом плане более продуктивен подход к определению межгодовой изменчивости термических условий у восточного побережья Камчатки в период воспроизводства *G. chalcogrammus*, предложенный в работах О. Б. Тепнина [2022] и А. И. Варкентина с соавторами [2024]. В этих публикациях показано, что изменение уровня энтальпии вод слоя, в котором предпочитает нереститься минтай, хорошо согласуется с колебаниями уровня ледовитости юго-западной части Берингова моря, то есть с «суровостью» осенне-зимнего периода. На основании статистической обработки временного ряда авторами предложена типизация лет, согласно которой в исследуемом районе в XXI в. преобладали «тёплые» и «нормальные» годы [Варкентин и др., 2024].

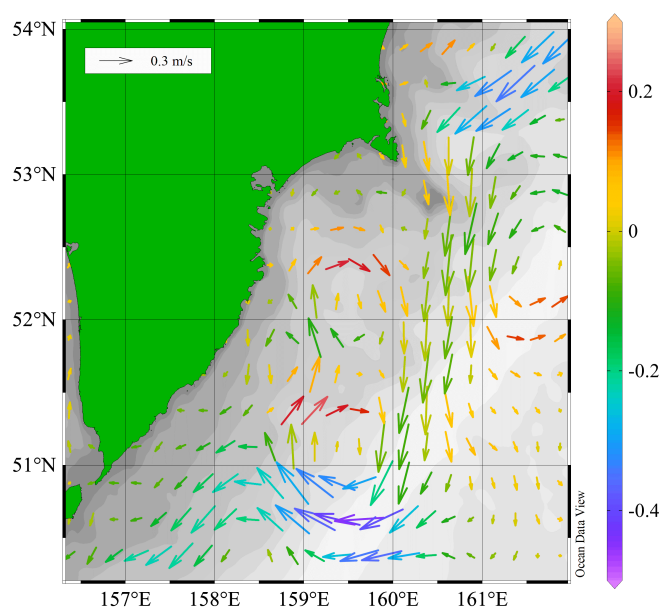


Рис. 3. Поле скорости и направления геострофического переноса вод на поверхности в районе восточного побережья Камчатки в апреле 2024 г.

Fig. 3. Velocity field and directions of geostrophic water transport at the surface off the eastern coast of Kamchatka in April 2024

Распределение и биологическое состояние производителей минтая в глубоководных каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов в нерестовый период. В марте и первых двух декадах апреля минтай сосредотачивается в центральной части Авачинского залива вблизи каньонов [Антонов, 1991; Антонов, Золотов, 1987; Балыкин, 1997]. Его скопления малоподвижны, уловы стабильны, поэтому промысловые суда длительное время работают практически в одних и тех же координатах. В конце апреля — мае, когда большая часть рыб уже отнерестились, минтай у Юго-Восточной Камчатки рассредоточивается. Скопления фиксируются над материковым склоном и над внешним шельфом на глубине 150–400 м. Исследователи отмечают смещение минтая в южном направлении, что связано с изменениями положения центра нереста. К середине мая, когда завершается массовое икрометание, промысел у юго-восточной оконечности заканчивается; флот переходит в Кроноцкий залив, где рыбаки облавливают отнерестившихся особей над шельфом или абиссалью.

По информации, полученной на промысловом судне весной 1997 г., в третьей декаде марта — второй декаде апреля основным районом промысла минтая в Авачинском заливе был Северный каньон. Максимальные концентрации рыб, как правило, располагались в толще воды в горизонте ниже 230 м. При продвижении судна по направлению от берега скопления становились более разреженными, и на выходе из каньона на изобатах 900–1000 м они исчезали вовсе. На экране эхолота хорошо просматривались два насыщенно окрашенных слоя — с центрами в горизонтах 300–320 и 500–540 м. Реже наблюдали трёхслойную запись — в горизонтах 260–300, 400 и 500–540 м. Иногда скопления минтая регистрировали у самого дна, в слое 80–100 м.

Основу уловов (73 %) составляли рыбы длиной 47–57 см (средняя длина — 49,1 см) (рис. 4А). Период наблюдения, очевидно, совпал по времени с интенсивным икрометанием минтая в Северном каньоне: большая часть производителей имела гонады на стадиях V, VI и VI-II (рис. 4Г).

К середине апреля в Северном каньоне уловы минтая снизились в 1,7 раза. Примерно во столько же раз уменьшилась в пробах доля самок, а относительное количество нерестящихся и отнерестившихся рыб многократно возросло. Очевидно, пик размножения уже миновал, и большая часть производителей покинула каньон, в первую очередь самки, завершающие икрометание раньше [Шунтов и др., 1993].

В это же время крупные скопления минтая обнаружены в Центральном и Южном каньонах (см. рис. 1). Примечательно, что в марте здесь скоплений *G. chalcogrammus* не регистрировали, при этом в нескольких милях к северу, в Северном каньоне, наблюдали плотные косяки рыб. Эхозапись появлялась над изобатами 320–360 м. До глубины 450–480 м скопления рыб, как правило, располагались у дна, затем они «отрывались» от склона и над изобатами 500–600 м располагались в толще воды. В сплошной почти 200-метровой «стене» рыбы здесь, как и в Северном каньоне, зачастую отчётливо выделялись два слоя — верхний, более плотный, и нижний (с центрами в горизонтах 340–360 и 450–460 м соответственно). Нередко скопления выглядели однородной массой с глубины 340–360 м и до самого дна. Чем дальше судно продвигалось от вершины каньона в сторону океана, тем более размытой становилась запись; на выходе она исчезала совсем.

Несмотря на малую удалённость Центрального и Южного каньонов друг от друга, подмечен ряд отличий в биологическом состоянии минтая. В обоих глубоководных каньонах уловы состояли в основном из крупных половозрелых рыб, при этом модальные и средние размеры минтая оказались здесь выше, чем в Северном каньоне, а в Южном каньоне рыбы были крупнее, чем в Центральном (рис. 4Б, В). Пик нереста в каньонах к моменту наблюдения, очевидно, миновал: в уловах доминировали рыбы с выметанными половыми продуктами (рис. 4Д, Е).

Изменялись со временем и некоторые биологические показатели рыб. Так, в Центральном каньоне частота встречаемости среди производителей самок уменьшилась с 55,6 % в начале

периода наблюдений до 33,9 % в конце, а в Южном — с 81,5 до 42,9 %. Эти данные в целом подтверждают высказанное выше предположение относительно их миграций с мест размножения сразу после вымета половых продуктов.

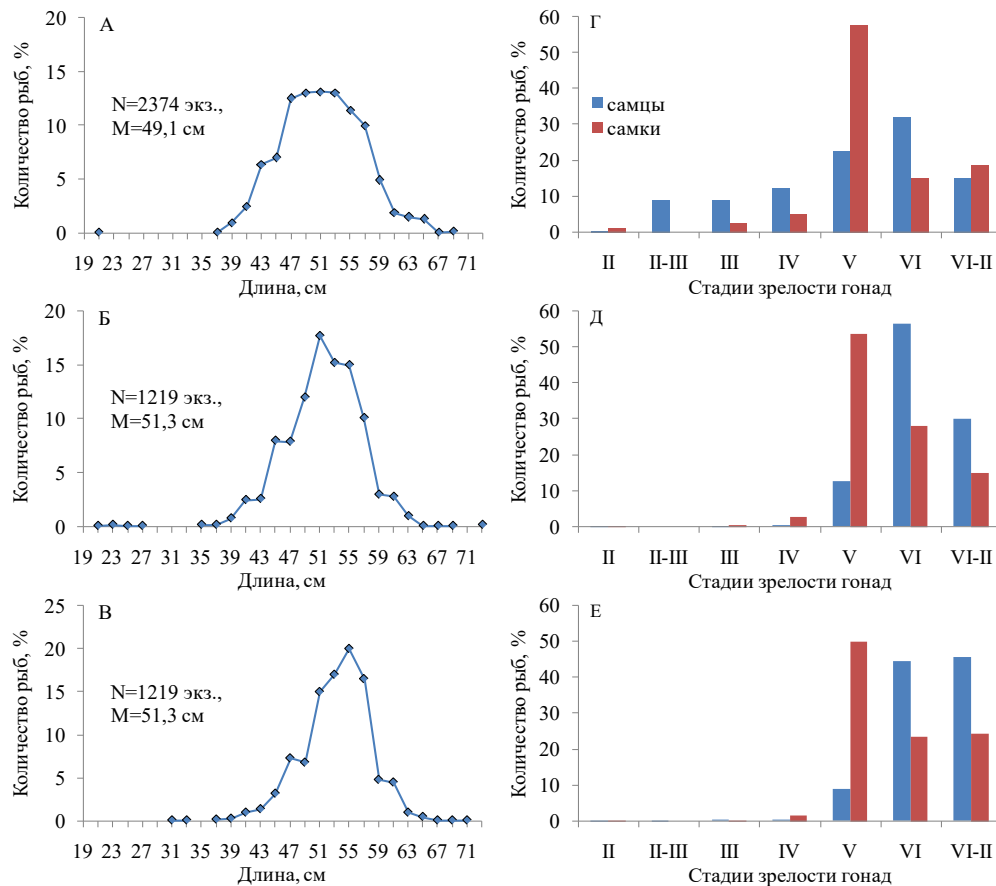


Рис. 4. Размерный состав и соотношение стадий зрелости гонад минтая в каньонах Авачинского залива: в Северном каньоне — 12–16 апреля 1997 г. (А, Г); в Центральном каньоне — 20–27 апреля (Б, Д); в Южном каньоне — 20–28 апреля (В, Е)

Fig. 4. Size composition and ratio of stages of maturity of pollock gonads in the canyons of the Avacha Bay: in the Severnyy Canyon, on 12–16 April, 1997 (A, Г); in the Tsentralny Canyon, on 20–27 April (Б, Д); in the Yuzhny Canyon, on 20–28 April (В, Е)

В тралениях, выполненных в верхних горизонтах скоплений, доля самок составляла около 70 %; в нижних на одну самку приходилось три-четыре самца. Между этими слоями соотношение полов было близким к 1 : 1. Здесь, вероятно, и происходил основной нерест. Напомним, что наиболее часто наблюдавшаяся на эхолоте запись скоплений минтая выглядела именно 2–3-слойной. В данном случае речь идёт, очевидно, о вертикальной структуре нерестовых концентраций, которая описана достаточно хорошо, в частности в отношении восточнокамчатского минтая [Серобаба, 1974; Шунтов и др., 1993]. По информации А. В. Буслова и Н. П. Сергеевой [2013], которые обобщили имеющиеся в литературе сведения о нерестовом поведении минтая, его икрометание сопровождается сложным брачным поведением, описанным в ряде работ [Baird, Olla, 1991; Sakurai, 1989, 1993]. Нересту предшествует соревнование самцов за самку, в процессе которого формируются пары для размножения. Непосредственно вымет икры сопровождается ухаживанием и ритуальными взаимодействиями, включающими синхронное плавание, соприкосновения и конвульсивные движения.

Нередко в утренние часы верхнюю границу эхозаписи фиксировали в более высоких горизонтах — на 280 м, а иногда даже на 185–200 м, то есть минтай совершал суточные вертикальные миграции: ночью он перемещался ближе к поверхности, а днём заглублялся. С питанием это явление не связано: почти у половины всех рыб были пустые желудки, при этом у второй половины в них штучно встречалась икра собственного вида. Более обоснованными представляются вертикальные смещения производителей минтая вместе с выметанной икрой под действием внутренних волн, обусловленных приливной составляющей [Варкентин, Саушкина, 2022; Коник и др., 2024b].

В Кроноцком заливе в начале апреля плотные скопления минтая зарегистрированы лишь в центральной части, в каньоне Кроноцкий, над глубинами 400–600 м в горизонте ниже 360 м. В конце апреля, когда залив был обследован в поисковом режиме, значимых скоплений производителей минтая в указанном каньоне не обнаружили. В каньонах Жупановский и Долина Ольга скоплений минтая также не наблюдали. Очевидно, что в Кроноцком заливе, как и в Авачинском, к концу месяца нерест минтая завершился.

Итак, в 1997 г. икрометание минтая в Авачинском и Кроноцком заливах происходило в основном в каньонах. По информации А. И. Варкентина с соавторами [2024], в конце 1990-х — начале 2000-х гг. ресурсы восточнокамчатского минтая находились на низком уровне. Таким образом, подтверждается высказанное ранее А. В. Бусловым и О. Б. Тепниным [2002] предположение, что в годы снижения запасов размножение протекает преимущественно в глубоководных каньонах.

Сроки массового нереста минтая в Авачинском заливе отличались по районам наблюдений. В Северном каньоне он имел место примерно на неделю раньше, чем в других районах, — в первой декаде апреля; это хорошо согласуется с данными, полученными позднее А. В. Бусловым с соавторами [2004] по результатам ихтиопланктонных исследований. В Центральном и Южном каньонах разгар икрометания, очевидно, приходился на вторую декаду апреля. Конец месяца характеризовался общим падением уловов на единицу усилия, что связано с завершением размножения и с миграциями минтая за пределы нерестилищ. Нерестовым концентрациям в каньонах была присуща вертикальная структура: самцы располагались глубже самок.

Вклад глубоководного нереста в репродуктивный потенциал восточнокамчатского минтая. Ранее А. В. Бусловым с соавторами [2004] по результатам ихтиопланктонных съёмок 2000–2003 гг. в тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке и северным Курильским островам, была построена генерализованная схема количественного распределения развивающейся икры минтая. Чётко выделялись три района её основных концентраций: центральные части Кроноцкого и Авачинского заливов и юго-восточная оконечность полуострова Камчатка. Позднее эта информация подтверждена А. И. Варкентином и Д. Я. Саушкиной [2022] по результатам анализа межгодовой динамики распределения икры минтая в 2013–2022 гг. Построенная нами генерализованная схема распределения общего количества икры по материалам ихтиопланктонных съёмок, выполненных во всём нерестовом ареале восточнокамчатского минтая, в целом хорошо согласуется с данными предыдущих исследований (рис. 5).

По сведениям А. В. Буслова с соавторами [2004], основное икрометание минтая происходит в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов: на 5 % обследованной площади сосредоточено около 35 % всей учтённой икры. Н. П. Сергеева [2019] указывает, что в Кроноцком заливе ведущую роль в воспроизводстве играет глубоководный нерест.

По нашим данным, в 2007 и 2010–2011 гг. в каньонах учитывали в среднем 60,5 % всей икры минтая, при этом 44,4 % регистрировали в Северном каньоне, который можно считать центром воспроизводства рыб восточнокамчатской популяции (табл. 1).

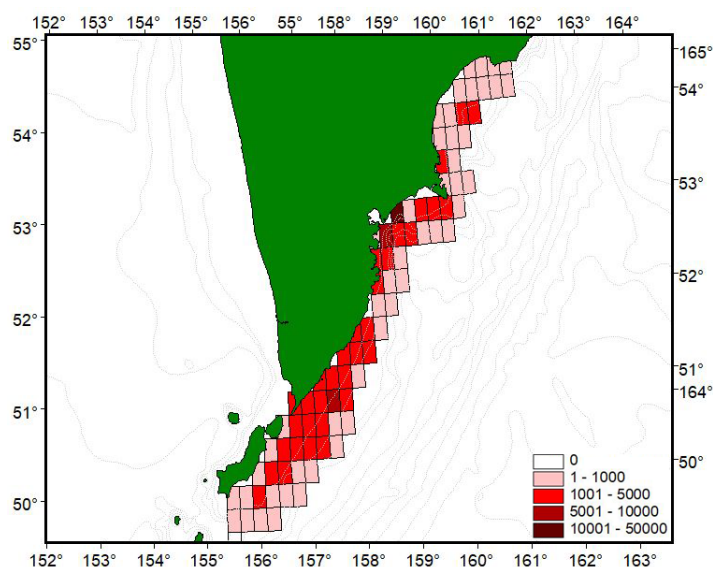


Рис. 5. Среднеголетняя схема распределения общего количества икры минтая (шт.·м⁻²) в тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке и северным Курильским островам

Fig. 5. Mean annual distribution of the total number of pollock eggs (pcs·m⁻²) in Pacific waters adjacent to Kamchatka and the northern Kuril Islands

Таблица 1. Вклад (%) глубоководного нереста в воспроизводство минтая в тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке и северным Курильским островам, по годам

Table 1. Contribution (%) of deep-water spawning to pollock reproduction in Pacific waters adjacent to Kamchatka and the northern Kuril Islands by years

Каньон	2007 г.	2010 г.	2011 г.	Среднее
Авачинский залив				
Северный	39,7	37,7	55,9	44,4
Центральный	14,5	11,4	8,5	11,5
Южный	5,0	1,1	3,5	3,2
Итого	59,2	50,2	67,9	59,1
Кроноцкий залив				
Жупановский	0,1	0,0	0,0	+
Кроноцкий	2,8	1,2	0,1	1,4
Долина Ольга	0,0	0,1	0,0	+
Итого	2,9	1,3	0,1	1,5
Всего	62,1	51,4	68,0	60,5

Примечание: + — менее 0,1 %.

Note: +, less than 0.1 %.

Таким образом, новые данные об относительной значимости глубоководного нереста минтая превосходят приведённые ранее в литературных источниках [Буслов и др., 2004]. Что касается Кроноцкого залива, то очевидно, что нерест в каньонах, прежде всего в центральной его части, только в периоды низкого уровня запасов может быть существенным; в остальные годы преобладает воспроизводство на шельфе.

По данным тех же авторов, при увеличении нерестового запаса масштабы воспроизводства на шельфе возрастают. Рассматриваемый нами временной интервал пришёлся на период высокого уровня запасов [Варкентин и др., 2024]. Очевидно, что в периоды низкого

запаса относительная значимость этого типа икрометания возрастает. Так, по результатам ихтиопланктонной съёмки 2000 г., когда нерестовый запас находился на низком уровне, максимальные скопления икры были зафиксированы в основном в каньонах Авачинского залива [Буслов, Тепнин, 2002]. Косвенно это подтверждают и приведённые выше результаты наблюдений в промысловом рейсе в 1997 г., который также относится к периоду низкого запаса.

О важности вклада глубоководного нереста в общий репродуктивный потенциал восточно-камчатской популяции минтая говорит и следующий факт. До 2002 г. правилами рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна районы и сроки промысла этого вида в тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке и северным Курильским островам, не регламентировались. Добыча велась в основном в зимне-весенний период в каньонах, где, как показано выше на примере 1997 г., эффективность лова была очень высокой. Как следствие, естественное снижение запасов восточнокамчатского минтая из-за отсутствия на протяжении ряда лет урожайных поколений на фоне селективного промыслового изъятия производителей в основных центрах воспроизводства, каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов, привело к тому, что к началу XXI в. ресурсы этой популяции достигли минимального за весь период наблюдений уровня — немногим более 500 тыс. т. Таким образом, подтверждается мнение В. П. Шунтова с соавторами [1993], что промысел на нерестилищах отрицательно отражается на процессе размножения. Негативные тенденции в состоянии запасов восточнокамчатского минтая послужили причиной введения запрета на его специализированный промысел в Авачинском и Кроноцком заливах в период нереста. Во многом благодаря данной мере за время с 2003 г. ресурсы этой группировки постепенно восстановились, и на протяжении последних 15 лет они находятся на относительно высоком и стабильном уровне [Варкентин и др., 2024].

Сроки и интенсивность воспроизводства минтая в каньонах Авачинского залива. В среднемноголетнем аспекте в Авачинском заливе нерест минтая происходит в марте — начале мая с пиком в первой половине апреля [Буслов, Тепнин, 2002; Буслов и др., 2004; Ильин, Саушкина, 2022; Ильин, Сергеева, 2014]. При этом в Северном каньоне максимум воспроизводства отмечается на неделю раньше, чем в Центральном и Южном каньонах. В Кроноцком заливе первые нерестящиеся особи регистрируются в феврале, разгар икрометания наблюдается в последней пятитидневке апреля, а завершается размножение к середине мая [Сергеева, 2019]. У Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских островов воспроизводство начинается в марте и заканчивается в июне [Буслов, Тепнин, 2007], а массовый нерест происходит в конце апреля. В среднемноголетнем аспекте разгар икрометания для всей популяции восточнокамчатского минтая регистрируют в третьей декаде апреля [Антонов, Золотов, 1987].

Ранее А. В. Бусловым с соавторами [2004] было высказано предположение, что в межгодовом плане сроки нереста в каньонах варьируют незначительно, так как условия обитания в них относительно стабильны. Более поздними исследованиями было показано, что это далеко не так. В частности, установлено, что в период с 2003 по 2018 г. сроки начала, пика и завершения массового икрометания минтая в каньонах различались весьма существенно (табл. 2). По среднемноголетним данным, в Южном каньоне начало нереста пришлось на 20 марта, пик — на 8 апреля, завершение — на 28 апреля; в Центральном — на 19 марта, 8 апреля и 28 апреля соответственно; в Северном — на 27 марта, 2 апреля и 17 апреля [Ильин, Саушкина, 2022; Ильин, Сергеева, 2014]. Средняя продолжительность икрометания в первых двух каньонах составляет 39 сут, а в третьем — 33 сут. В Северном каньоне массовый нерест минтая, как правило, протекает раньше примерно на неделю, чем в Южном и Центральном.

Результаты исследований, проведённых в Северном каньоне в 2020 и 2022–2024 гг., в целом подтвердили представления о сроках икрометания минтая в нём (см. табл. 2).

Таблица 2. Характеристика икрометания минтая в каньонах Авачинского залива**Table 2.** Characteristics of pollock spawning in the canyons of the Avacha Bay

Год	Р, тыс. шт.·м ⁻²	а, сут	σ	Сроки и продолжительность массового икрометания			
				Начало	Пик	Конец	Продолжи- тельность, сут
Южный каньон							
2003	79,020	103,190	6,290	24 марта	12 апреля	01 мая	38
2008	111,380	96,404	6,668	16 марта	05 апреля	25 апреля	40
2009	31,420	92,684	7,060	12 марта	02 апреля	23 апреля	42
2010	83,220	101,874	4,407	29 марта	11 апреля	24 апреля	26
2012	19,980	105,796	9,798	16 марта	15 апреля	14 мая	59
2013	9,270	106,485	8,126	22 марта	15 апреля	10 мая	49
2014	8,000	104,249	5,711	27 марта	13 апреля	30 апреля	34
2016	16,430	108,306	3,717	06 апреля	17 апреля	28 апреля	22
2017	7,200	91,170	7,343	19 марта	31 марта	22 апреля	44
2018	11,030	82,339	6,659	02 марта	22 марта	11 апреля	40
Среднее	37,695	99,250	6,578	20 марта	08 апреля	28 апреля	39
Центральный каньон							
2003	394,180	100,496	5,159	25 марта	09 апреля	25 апреля	31
2008	612,970	98,008	5,687	21 марта	07 апреля	24 апреля	34
2009	151,150	89,803	8,235	05 марта	30 апреля	24 апреля	49
2010	240,950	97,657	8,150	13 марта	07 апреля	01 мая	49
2012	165,070	108,595	6,184	30 марта	16 апреля	06 мая	37
2013	53,980	107,626	9,409	19 марта	17 апреля	15 мая	56
2014	36,420	104,056	5,278	28 марта	13 апреля	29 апреля	32
2016	16,490	105,949	6,901	25 марта	15 апреля	06 мая	41
2017	167,140	92,334	5,000	17 марта	01 апреля	16 апреля	30
2018	7,220	84,595	5,674	08 марта	25 марта	11 апреля	34
Среднее	184,557	98,912	6,568	19 марта	08 апреля	28 апреля	39
Северный каньон							
2003	463,540	96,419	4,764	22 марта	05 апреля	20 апреля	29
2008	711,960	87,549	7,953	04 марта	28 марта	20 апреля	48
2009	1359,820	86,243	3,033	17 марта	26 марта	04 апреля	18
2010	2520,670	89,674	4,394	16 марта	30 марта	12 апреля	26
2012	493,570	96,706	9,064	10 марта	06 апреля	03 мая	54
2013	582,700	97,480	5,788	20 марта	06 апреля	24 апреля	35
2014	651,230	100,183	7,649	17 марта	09 апреля	02 мая	46
2016	1066,530	88,328	8,476	03 марта	28 марта	23 апреля	51
2017	271,140	85,068	2,141	19 марта	25 марта	31 марта	13
2018	755,740	87,706	2,442	20 марта	28 марта	04 апреля	15
2020	1325,496	89,520	6,178	11 марта	30 марта	17 апреля	37
2022	133,221	89,744	6,158	11 марта	30 марта	17 апреля	37
2023	304,228	93,625	7,661	11 марта	03 апреля	26 апреля	46
2024	342,712	95,104	9,184	08 марта	04 апреля	02 мая	55
Среднее	784,468	91,668	6,063	13 марта	01 апреля	19 апреля	36

Примечание: Р — общая продукция икры за сезон (на всех стадиях); а — день пика нереста (в сутках от начала календарного года); σ — параметр, характеризующий продолжительность нереста. По правилу трёх сигм, 99,73 % общей продукции икры приходится на интервал времени от $a - 3\sigma$ до $a + 3\sigma$.

Note: Р, total production of eggs during the season (at all stages); а, day of spawning peak (in days from the beginning of the calendar year); σ, parameter characterizing the duration of spawning. According to the three-sigma rule, 99.73% of the total production of eggs occurs in the time interval from $a - 3\sigma$ to $a + 3\sigma$.

Во все рассмотренные годы продукция икры *G. chalcogrammus* в Северном каньоне многократно превосходила таковую в Южном и Центральном каньонах, что подтверждает его исключительную роль в воспроизводстве восточнокамчатского минтая.

Представляет несомненный интерес анализ возможных причин межгодовых различий в сроках массового икрометания минтая в каньонах Авачинского залива. Ранее Д. Я. Саушкина с соавторами [2023] на примере 2014 и 2017 гг. по результатам ихтиопланктонных и гидрологических исследований, выполненных в одни и те же сроки (в начале апреля), проанализировали термические условия в Северном каньоне. Установлено: в 2014 г. мощность ХПС была максимальной, при этом температура в нём отличалась от таковой 2017 г. более чем на 1 °С, что говорит о разных условиях предшествующего осенне-зимнего сезона. Слой скачка параметров в 2014 г. начинался на уровне 350 м, а в 2017 г. — на уровне 300 м, то есть во втором случае отмечен подъём вод ТПС. Вывод об аномальном подъёме ТПС в 2017 г. подтверждает и очень низкое содержание кислорода на глубинах более 300 м, что отличает эти воды от слоёв, расположенных выше.

В 2017 г. к началу апреля интенсивность нереста *G. chalcogrammus* была выше, чем в 2014 г. На это указывало, в частности, существенно большее количество учтённой икры. Кроме того, в 2017 г. в уловах было значительно больше икры на поздних стадиях развития. В целом данные свидетельствуют о более раннем нересте минтая в 2017 г., чем в 2014 г., что подтверждают и результаты модельных расчётов (см. табл. 2). Первый год относится к «тёплым», а второй — к «холодным».

Учитывая вышеизложенное, допустили, что при более высоких значениях температуры воды икрометание минтая в каньонах протекает раньше, чем при более низких. Подобная закономерность была показана А. И. Варкентином с соавторами [2001] на примере минтая у Западной Камчатки. В результате проведённого корреляционного анализа установлена невысокая и недостоверная отрицательная зависимость дня пика нереста минтая (дня от начала календарного года) в Северном каньоне от средневзвешенной к общему количеству икры минтая температуры воды в слое 300–500 м за нерестовый сезон в 2008–2010, 2012–2014, 2017 и 2020–2024 гг. ($r = -0,44$; $p > 0,05$) (рис. 6А). Обращает на себя внимание следующий факт: при относительно небольшом размахе колебаний средней температуры воды в каньоне (до 2,42 °С) различия в сроках нереста даже в смежные годы могут быть значительными (более 10 дней). По нашему мнению, на сроки воспроизводства минтая в каньонах также оказывают влияние термические условия в акватории, прилегающей к глубоководным каньонам. Так, установлена довольно высокая отрицательная, но тоже недостоверная связь между днём разгара икрометания и средней придонной температурой воды на шельфе Авачинского залива в период выполнения ихтиопланктонных съёмок ($r = -0,57$; $p > 0,05$) (рис. 6Б).

Выполненный множественный корреляционный анализ показал высокую и значимую отрицательную зависимость ($r = -0,86$; $p < 0,05$) дня пика нереста в каньонах от обоих рассматриваемых параметров. Можно предположить, что более суровые, отличающиеся по годам термические условия на шельфе, откуда рыбы мигрируют для размножения в каньоны, и межгодовые различия в температуре воды в основных горизонтах нереста в самих каньонах сказываются на сроках созревания гонад производителей и, как следствие, на сроках массового икрометания рыб. В частности, более позднее созревание гонад минтая в «холодные» годы по сравнению со сроками в «тёплые» в северной части Охотского моря ранее было установлено А. И. Варкентином [2015].

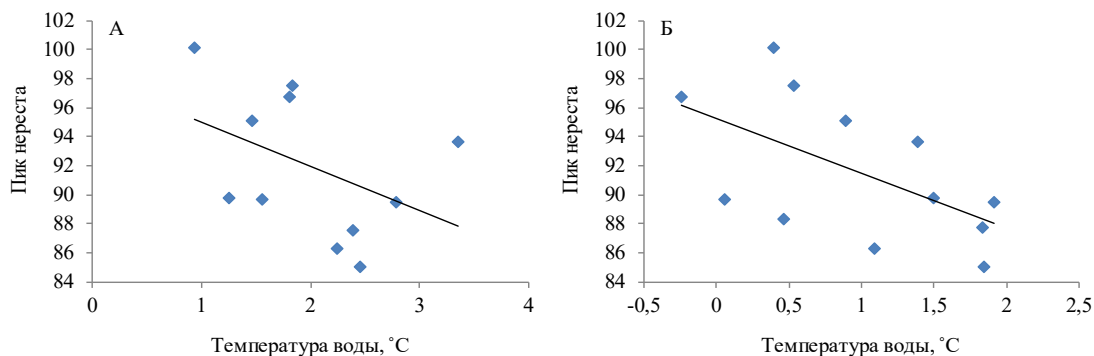


Рис. 6. Зависимость дня пика нереста (день от начала календарного года) от средневзвешенной к общему количеству икры минтая температуры воды в слое 300–500 м (А) за нерестовый сезон в Северном каньоне и средней температуры воды у дна на шельфе Авачинского залива (Б)

Fig. 6. Dependence of the day of spawning peak (day from the beginning of the calendar year) on the weighted mean water temperature in the layer of 300–500 m to total number of pollock eggs (A) for the spawning season in the Severny Canyon and the weighted mean near-bottom water temperature on the Avacha Bay shelf (B)

Горизонты нереста минтая в глубоководных каньонах Авачинского залива. Традиционно при отсутствии натурных данных о распределении производителей с текучими половыми продуктами районы икрометания минтая устанавливают по распределению икры на I стадии развития по шкале Т. С. Расса [1933]. По информации А. В. Буслова и О. Б. Тепнина [2002], при послыйном облове, выполненном в третьей декаде апреля 2000 г. в Северном каньоне, наибольшие уловы икры на этой стадии отмечены в слое 400–500 м, где по показаниям акустических приборов фиксировали скопления производителей. Авторы предположили, что в этом слое сформировались оптимальные условия для нереста — температура +2,9 °C и солёность 33,9 ‰. При больших и меньших значениях указанных показателей масштабы икрометания резко снижались.

При общей продолжительности эмбриогенеза 20–40 сут длительность I стадии составляет 4–7 сут. За это время икра под влиянием различных динамических факторов, в том числе под влиянием внутренних волн [Коник и др., 2024а; Тепнин, 2022], может переноситься на значительные расстояния. По мнению Д. Я. Саушкиной с соавторами [2023], использование для определения возраста эмбрионов минтая шкалы N. Naplin и С. Obenchain [1980], адаптированной для этого вида D. Blood с соавторами [1994], даёт более достоверное представление о распределении икры начальной стадии и, соответственно, о районах и глубинах нереста, поскольку продолжительность стадии 1 по этой шкале при температуре +2 °C составляет всего около 3 ч [Blood, 2002].

По нашим данным, в Северном каньоне в начале апреля 2017 и 2022–2024 гг. в сроки, близкие к пику нереста, икра минтая на стадии развития 1 встречалась в пробах на глубинах более 300 м; максимальные скопления в 2022–2024 гг. обнаружены в слое 300–400 м, в 2017 г. — в слое 400–550 м (рис. 7А). Предположительно, в зависимости от складывающихся в каньонах условий горизонты нереста могут меняться в межгодовом аспекте. В целом полученные данные хорошо согласуются с представленными выше результатами натурных наблюдений, выполненных в этом каньоне весной 1997 г. Средневзвешенная к количеству икры температура воды не превышала +1,78 °C, а солёность — 33,0 ‰, что ниже значений, приводимых А. В. Бусловым и О. Б. Тепниным [2002]. Возможно, это связано с тем, что указанные авторы определяли горизонты нереста по концентрациям икры на I стадии развития по шкале Т. С. Расса [1933], которая за 4–7 сут уже могла перераспределиться.

В Южном каньоне послыйные обловы были выполнены только один раз — в середине апреля 2013 г. Нерест к этому времени уже шёл на спад, икры начальных стадий было немного: на стадии 1 поймано всего 2 икринки в слое 200–300 м.

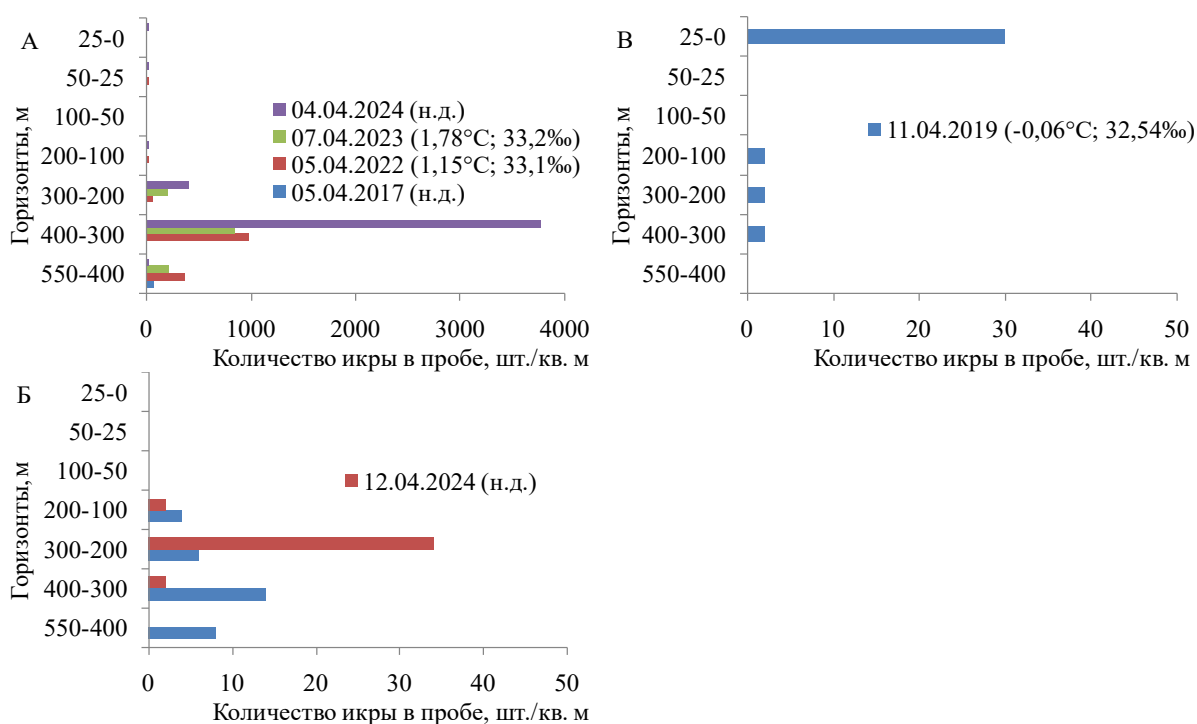


Рис. 7. Межгодовая динамика распределения учтённой икры минтая на стадии развития 1 по шкале N. Naplin и C. Obenchain [1980], адаптированной для минтая D. Blood с соавторами [1994], по стандартным горизонтам в Северном каньоне (А), Центральном каньоне (Б) и в каньоне Долина Ольга (В) (в скобках указаны средневзвешенные к количеству икры температура и солёность воды)

Fig. 7. Interannual dynamics of distribution of recorded pollock eggs at the developmental stage 1 according to the scale of N. Naplin and C. Obenchain [1980], adapted for pollock by D. Blood *et al.* [1994], by standard horizons in the Severny Canyon (A), the Tsentralny Canyon (B), and the Olga Valley Canyon (B) (weighted mean water temperature and salinity to the number of eggs are given in brackets)

В Центральном каньоне примерно в те же сроки в 2013 и 2024 гг. нерест минтая также уже завершался, тем не менее в обловах встречалась икра начальной стадии, а наибольшие её концентрации были отмечены в диапазоне глубин 200–400 м (рис. 7Б). В 2013 г. икрометание протекало при средневзвешенной температуре воды $+2,86^{\circ}\text{C}$ и солёности $32,54\text{‰}$.

В Кроноцком заливе послонные обловы один раз выполнены в каньоне Кроноцкий и один раз — в каньоне Долина Ольга. В первом случае исследования проведены в конце апреля. Нерест тогда уже фактически завершился, доминировали эмбрионы на поздних стадиях развития. Во втором случае обловы пришлось на сроки, близкие к пику воспроизводства. Икра минтая на стадии развития 1 отмечена в слое 0–25 и 100–400 м, при этом наибольшее количество учтено в верхних горизонтах при отрицательной температуре воды (рис. 7В). С чем связано такое распределение икры, пока неясно; требуется проведение дополнительных исследований.

На примере 2024 г. проанализирована также сезонная динамика распределения икры минтая на стадии развития 1 в Северном каньоне. Видно, что интенсивность нереста постепенно нарастала и в первой декаде апреля (4 апреля по модельным расчётам, см. табл. 2) достигла своего апогея (рис. 8). Эмбрионы встречались в пробах практически во всех горизонтах, но максимальное количество было учтено 23 марта и 9 апреля в слое воды 400–550 м, 29 марта и 4 апреля — в слое 300–400 м, а 21 и 27 апреля — в слое 200–300 м. Средневзвешенная к количеству икры температура воды не превышала $+1,48^{\circ}\text{C}$, а солёность — $33,00\text{‰}$. Какой-либо связи горизонтов нереста с условиями среды установить не удалось.

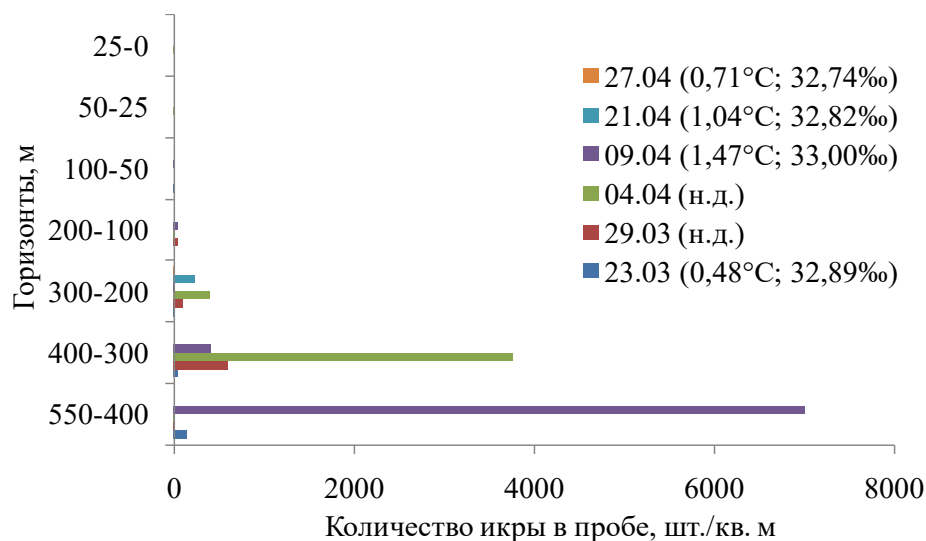


Рис. 8. Сезонная динамика распределения учтённой икры минтая на стадии развития 1 по шкале N. Naplin и C. Obenchain [1980], адаптированной для минтая D. Blood с соавторами [1994], по стандартным горизонтам в Северном каньоне весной 2024 г. (в скобках указаны средневзвешенные к количеству икры температура и солёность воды)

Fig. 8. Seasonal dynamics of distribution of counted pollock eggs at developmental stage 1 according to the scale of N. Naplin and C. Obenchain [1980], adapted for pollock by D. Blood *et al.* [1994], by standard horizons in the Severny Canyon in spring 2024 (weighted mean water temperature and salinity to the number of eggs are given in brackets)

В контексте вышеизложенного уместно отметить, что минтай обитает в широком термическом диапазоне. Нижний предел его встречаемости близок к крайним отрицательным значениям температуры морской воды, а верхний составляет $+12...+14$ °C [Шунтов и др., 1993]. При этом в суровых северных районах оптимальный диапазон сдвинут в сторону более низких температур ($-1...+4$ °C), чем в более южных районах ($+0,5...+5$ °C). При хорошо известной вертикальной стратификации вод в пределах ареала минтай имеет возможность выбирать слои с требуемой температурой. В этой связи и полученные нами значения, и результаты А. В. Буслова и О. Б. Тепнина [2002] соответствуют температурному оптимуму. Можно предположить, что на конкретные горизонты нереста в каньонах влияют и другие, пока не исследованные причины, вероятно связанные с приливной динамикой.

Заключение. Обобщение многолетних данных наблюдений показывает, что термические условия в каньонах Авачинского залива значительно изменяются как в межгодовом масштабе, так и на меньших интервалах времени. Наиболее уверенно по результатам учащённых измерений идентифицируются колебания с периодом в десятки часов. Природа этих волн в настоящее время точно не установлена, но высказаны предположения об их приливной генерации с усилением из-за сложного рельефа местности и из-за возможной подпитки от вихревых образований Камчатского течения. По этой причине межгодовое сравнение данных натурных наблюдений за термическим режимом в глубоководных каньонах заливов восточного побережья Камчатки затруднено. Для частичного решения проблемы была предложена статистическая классификация уровня энтальпии вод района (по данным натурных наблюдений на всех станциях стандартной ихтиопланктонной съёмки) на основе сравнения с материалами дистанционного наблюдения за уровнем охлаждения вод юго-западной части Берингова моря для предшествующего осенне-зимнего сезона. Согласно ей, к «холодным» годам можно отнести 2006, 2008–2010, 2013 и 2024 гг., к «нормальным» — 2004, 2005, 2007, 2011, 2014, 2020 и 2025 гг., к «тёплым» — 2003, 2015–2017 и 2023 гг., к «экстремально тёплым» — 2018, 2019, 2021 и 2022 гг.

На примере 1997 г. показано, что икрометание минтая в Авачинском и Кроноцком заливах происходило в основном в глубоководных каньонах. Сроки массового нереста этого вида в каньонах Авачинского залива различались. В Северном каньоне он имел место примерно на неделю раньше, чем в других районах, — в первой декаде апреля. В Центральном и Южном каньонах разгар икрометания пришёлся на вторую декаду апреля. Нерестовым концентрациям в каньонах была присуща вертикальная структура: самцы располагались глубже самок.

В 2007 и 2010–2011 гг. в каньонах учитывали в среднем 60,5 % всей икры минтая восточно-камчатской популяции, при этом 44,4 % регистрировали в Северном каньоне, который можно считать центром воспроизводства рыб этой группировки.

По среднегодовым данным, в Южном каньоне нерест минтая начинается 20 марта, его разгар приходится на 8 апреля, а завершается икрометание 28 апреля. Даты для Центрального каньона — 19 марта, 8 апреля и 28 апреля соответственно; для Северного — 13 марта, 1 апреля и 19 апреля. В первых двух каньонах средняя продолжительность икрометания составляет 39 сут, в третьем — 36 сут. В Северном каньоне массовый нерест минтая, как правило, протекает раньше примерно на неделю, чем в Южном и Центральном. Сроки массового икрометания в каньонах варьируют по годам в зависимости от термических условий. В частности, для Северного каньона установлена высокая и достоверная отрицательная связь между днём пика нереста и средневзвешенной к общему количеству икры минтая температурой воды в слое 300–500 м, а также средней температурой воды у дна на шельфе Авачинского залива в период выполнения ихтиопланктонных съёмок.

В Северном каньоне в начале апреля 2017 и 2022–2024 гг., в сроки, близкие к пику нереста, икра минтая на стадии развития 1 встречалась в пробах на глубинах более 300 м. Максимальные скопления в 2022–2024 гг. обнаружены в слое 300–400 м, в 2017 г. — в слое 400–550 м. Средневзвешенная к количеству икры температура воды не превышала +1,78 °C, а солёность — 33,0 ‰. В Центральном каньоне в середине апреля 2013 и 2024 гг. наибольшие концентрации икры начальной стадии отмечены в диапазоне глубин 200–400 м. Икрометание протекало при средневзвешенной температуре воды +2,86 °C и солёности 32,54 ‰. В Кроноцком заливе, в каньоне Долина Ольга, икра минтая на стадии развития 1 отмечена в слое 0–25 и 100–400 м, при этом наибольшее количество учтено в верхних горизонтах при отрицательной температуре воды.

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда, грант № 23-17-00174 (<https://rscf.ru/project/23-17-00174>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Антонов Н. П. *Биология и динамика численности восточнокамчатского минтая* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.10 / Институт биологии моря. Владивосток, 1991. 23 с. [Antonov N. P. *Biologiya i dinamika chislennosti vostochnokamchatskogo mintaya* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.10 / Institut biologii morya. Vladivostok, 1991, 23 p. (in Russ.)]
2. Антонов Н. П., Золотов О. Г. Особенности размножения восточнокамчатского минтая // *Популяционная структура, динамика численности и экология минтая* : сборник научных трудов / Тихоокеанский НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии. Владивосток : ТИНРО, 1987. С. 123–132. [Antonov N. P., Zolotov O. G. Peculiarities of Alaska pollock reproduction in south-eastern Kamchatka waters. In: *Populyatsionnaya struktura, dinamika chislennosti i ekologiya mintaya*. Vladivostok : TINRO, 1987, pp. 123–132. (in Russ.)]
3. Балькин П. А. Некоторые особенности экологии размножения минтая *Theragra chalcogramma* // *Вопросы ихтиологии*. 1997. Т. 37, вып. 2. С. 265–269. [Balykin P. A. Some peculiarities in reproductive ecology of the wall-eye pollock *Theragra chalcogramma*. *Voprosy ikhtiologii*, 1997, vol. 37, no. 2, pp. 265–269. (in Russ.)]

4. Балыкин П. А., Варкентин А. И. Интерпретация данных ихтиопланктонных съёмок для оценки нерестового запаса минтая // *Методические аспекты исследований рыб морей Дальнего Востока*. Москва : Изд-во ВНИРО, 2006. С. 159–165. (Труды Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии ; т. 146). [Balykin P. A., Varkentin A. I. Interpretation of ichthyoplankton survey data for the assessment of the spawning stock of pollock. In: *Fish Species of the Far Eastern Seas: Techniques of Research*. Moscow : VNIRO Publishing, 2006, pp. 159–165. (Proceedings of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography ; vol. 146). (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/timgmr>
5. Балыкин П. А., Сергеева Н. П., Балыкина Н. В. Зимне-весенний ихтиопланктон восточной части Охотского моря // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2002. Вып. 6. С. 27–32. [Balykin P. A., Sergeeva N. P., Balykina N. V. Winter/spring ichthyoplankton in the east part of the Sea of Okhotsk. *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana*, 2002, iss. 6, pp. 27–32. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/uywuda>
6. Балыкин П. А., Тепнин О. Б. Динамика вод и нерест минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) (Gadidae) у Восточной Камчатки // *Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа*. 1998. Вып. 4. С. 7–14. [Balykin P. A., Tepnin O. B. Dinamika vod i nerest mintaya *Theragra chalcogramma* (Pallas) (Gadidae) u Vostochnoi Kamchatki. *Issledovaniya biologii i dinamiki chislennosti promyslovykh ryb Kamchatskogo shel'fa*, 1998, iss. 4, pp. 7–14. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/uznhaa>
7. Булатов О. А. Икра и личинки минтая в восточной части Берингова моря // *Популяционная структура, динамика численности и экология минтая*. Владивосток : ТИНРО, 1987. С. 100–114. [Bulatov O. A. The eggs and larvae of Alaska pollock in the eastern Bering Sea. In: *Populyatsionnaya struktura, dinamika chislennosti i ekologiya mintaya*. Vladivostok : TINRO, 1987, pp. 100–114. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/dkfqsh>
8. Буслов А. В. Минтай восточного побережья Камчатки: современное состояние запасов и рекомендации по рациональной эксплуатации // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2008. Т. 152. С. 3–17. [Buslov A. V. Walleye pollock of the eastern Kamchatka coast: Modern state of stock and recommendations for rational exploitation. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2008, vol. 152, pp. 3–17. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/jvuhyx>
9. Буслов А. В., Сергеева Н. П. Эмбриогенез и раннее постэмбриональное развитие тресковых рыб Дальневосточных морей // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2013. Вып. 29. С. 5–69. [Buslov A. V., Sergeeva N. P. Embryogenesis and early postembryonic development of codfishes of the Far Eastern seas. *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana*, 2013, iss. 29, pp. 5–69. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/qsrowh>
10. Буслов А. В., Тепнин О. Б. Условия нереста и эмбриогенеза минтая *Theragra chalcogramma* (Gadidae) в глубоководных каньонах тихоокеанского побережья Камчатки // *Вопросы ихтиологии*. 2002. Т. 42, № 5. С. 617–625. [Buslov A. V., Tepnin O. B. Spawning and embryogenesis conditions of the walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Gadidae) in the deep-water canyons of the Kamchatka's Pacific coast. *Voprosy ikhtiologii*, 2002, vol. 42, no. 5, pp. 617–625. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/borckh>
11. Буслов А. В., Тепнин О. Б. Характеристика нереста минтая у северных Курильских островов и юго-восточной оконечности Камчатки // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2007. № 9. С. 235–245. [Buslov A. V., Tepnin O. B. Characteristics of walleye pollock spawn near the northern Kurile Islands and the southeast extremity of Kamchatka. *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnou chasti Tikhogo okeana*, 2007, no. 9, pp. 235–245. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/jmetct>
12. Буслов А. В., Тепнин О. Б., Дубинина А. Ю. Весенний ихтиопланктон в районе

- глубоководных каньонов Авачинского залива (Восточная Камчатка) // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2006. Т. 144. С. 226–246. [Buslov A. V., Tepnin O. B., Dubinina A. Yu. Spring ichthyoplankton in the area of deep-water canyons in the Avachinsky Bay (East Kamchatka). *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2006, vol. 144, pp. 226–246. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/hyzcxx>
13. Буслов А. В., Тепнин О. Б., Дубинина А. Ю. Особенности экологии нереста и эмбриогенеза восточнокамчатского минтая // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2004. Т. 138. С. 282–298. [Buslov A. V., Tepnin O. B., Dubinina A. Yu. Some features of spawn ecology and embryogenesis of the East Kamchatka wall-eye pollock. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2004, vol. 138, pp. 282–298. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/hpmoyh>
 14. Ванин Н. С. Термическая структура вод в северо-западной части Тихого океана и роль ветра и адвекции в её формировании // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2017. Т. 190. С. 146–158. [Vanin N. S. Thermal water structure in the North-West Pacific and role of wind forcing and advection in its forming. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2017, vol. 190, pp. 146–158. (in Russ.)]. <http://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-190-146-158>
 15. Варкентин А. И. Сезонная динамика зрелости гонад и показателей упитанности минтая (*Theragra chalcogramma*) в северной части Охотского моря // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2015. Т. 180. С. 77–92. [Varkentin A. I. Seasonal dynamics of gonads maturity and indices of body condition for walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the northern part of the Okhotsk Sea. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2015, vol. 180, pp. 77–92. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/tueryp>
 16. Варкентин А. И., Буслов А. В., Тепнин О. Б. Некоторые особенности нереста и распределения икры минтая в водах Западной Камчатки // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2001. Т. 128-1. С. 177–187. [Varkentin A. I., Buslov A. V., Tepnin O. B. Some peculiarities of pollock spawning and eggs distribution off Western Kamchatka. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2001, vol. 128-1, pp. 177–187. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/ibxean>
 17. Варкентин А. И., Саушкина Д. Я. О некоторых вопросах воспроизводства минтая в тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке и северным Курильским островам в 2013–2022 гг. // *Труды Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2022. Т. 189. С. 105–119. [Varkentin A. I., Saushkina D. Y. Some issues of walleye pollock reproduction in the pacific waters adjacent to the Kamchatka peninsula and the northern Kuril Islands in 2013–2022. *Trudy Vserossiiskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2022, vol. 189, pp. 105–119. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2022-189-105-119>
 18. Варкентин А. И., Тепнин О. Б., Саушкина Д. Я., Зимин А. В., Свергун Е. И. Урожайность поколений восточнокамчатского минтая и некоторые причины, её обуславливающие // *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей* : материалы XXV Всероссийской научной конференции, посвящённой 130-летию со дня рождения выдающегося российского исследователя ихтиофауны Дальнего Востока, д. б. н. Г. У. Линдберга, Петропавловск-Камчатский, 14–15 ноября 2024 г. Петропавловск-Камчатский ; Москва : Изд-во Центра охраны дикой природы, 2024. С. 206–212. [Varkentin A. I., Tepnin O. B., Saushkina D. Y., Zimin A. V., Svergun E. I. Yield of East Kamchatka pollock generations and some of the reasons for it. In: *Conservation of Biodiversity of Kamchatka and Coastal Waters* : materials of the XXV All-Russian scientific conference, dedicated of the 130th anniversary

- of the birth of the outstanding Russian researcher of the ichthyofauna of the Far East, Doctor of Biological Sciences G. U. Lindberg. Petropavlovsk-Kamchatsky ; Moscow : BCC Press, 2024, pp. 206–212. (in Russ.)). <https://doi.org/10.53657/kbpgi041.2024.43.18.035>
19. Давыдов И. В., Куцых А. Г. Температура ядра холодного промежуточного слоя как прогностический показатель термического состояния вод, прилегающих к Камчатке // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 1968. Т. 64. С. 301–308. [Davidov I. V., Kutsykh A. G. Temperature of the cold intermediate stratum as a forecasting indicator of thermic conditions off the Kamchatka coast. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 1968, vol. 64, pp. 301–308. (in Russ.)]
 20. Елисеева И. И., Юзбашев М. М. *Общая теория статистики* : учебник для студентов высших учебных заведений / под ред. И. И. Елисеевой ; 5-е изд., перераб. и доп. Москва : Финансы и статистика, 2008. 654 с. [Eliseeva I. I., Yuzbashiev M. M. *Obshchaya teoriya statistiki* : uchebnyk dlya studentov vysshikh uchebnykh zavedenii / I. I. Eliseeva (Ed) ; 5th edition. Moscow : Finansy i statistika, 2008, 654 p. (in Russ.)]
 21. Золотов О. Г., Антонов Н. П. О популяционной структуре восточнокамчатского минтая // *Тресковые дальневосточных морей*. Владивосток : ТИНРО, 1986. С. 43–50. [Zolotov O. G., Antonov N. P. On the population structure of the East-Kamchatkan pollock. In: *Treskovye dal'nevostochnykh morei*. Vladivostok : TINRO, 1986, pp. 43–50. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/yuayup>
 22. Золотов О. Г., Качина Т. Ф., Сергеева Н. П. Оценка запасов восточноокеанского минтая // *Популяционная структура, динамика численности и экология минтая*. Владивосток : ТИНРО, 1987. С. 65–73. [Zolotov O. G., Kachina T. F., Sergeeva N. P. Assessment of Alaska pollock stock in the eastern Okhotsk Sea. In: *Populyatsionnaya struktura, dinamika chislennosti i ekologiya mintaya*. Vladivostok : TINRO, 1987, pp. 65–73. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/cjicz>
 23. Ильин О. И. О применении фильтров Калмана в когортных моделях // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2022. Т. 202, № 3. С. 601–622. [Ilin O. I. On application of Kalman filters in cohort models. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 601–622. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-601-622>
 24. Ильин О. И., Саушкина Д. Я. К оценке продукции икры минтая (*Gadus chalcogrammus*) в каньонах Авачинского залива // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2022. Вып. 64. С. 80–84. [Ilyin O. I., Saushkina D. Ya. On the estimation of egg production of walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) in the canyons of Avachinsky Gulf. *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana*, 2022, iss. 64, pp. 80–84. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2022.64.80-84>
 25. Ильин О. И., Сергеева Н. П. Оценка убыли и продукции икры минтая (*Theragra chalcogramma*) в каньонах Авачинского залива // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2014. № 34. С. 81–86. [Ilin O. I., Sergeeva N. P. Estimation of egg losses waste and production of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in the canyons of the Avachinsky Gulf. *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana*, 2014, no. 34, pp. 81–86. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/stahdh>
 26. Ильин О. И., Сергеева Н. П., Варкентин А. И. Оценка запасов и прогнозирование ОДУ восточнокамчатского минтая (*Theragra chalcogramma*) на основе предосторожного подхода // *Труды Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2014. Т. 151. С. 62–74. [Ilin O. I., Sergeeva N. P., Varkentin A. I. East-Kamchatka walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) stock and TAC assessment based on the precautionary approach. *Trudy Vserossiiskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2014, vol. 151, pp. 62–74. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/tfvzut>
 27. Качина Т. Ф., Сергеева Н. П. Методика расчёта

- нерестового запаса восточноохотского минтая // *Рыбное хозяйство*. 1978. № 12. С. 13–14. [Kachina T. F., Sergeeva N. P. Metodika rascheta nerestovogo zapasa vostochnookhotskogo mintaya. *Rybnoe khozyaistvo*, 1987, no. 12, pp. 13–14. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/vtrdfc>
28. Коник А. А., Зимин А. В., Атаджанова О. А., Свергун Е. И., Романенков Д. А., Софьина Е. В., Варкентин А. И., Тепнин О. Б., Саушкина Д. Я. Внутрисуточная изменчивость вертикальной структуры вод и распределения икры минтая в глубоководных каньонах Авачинского залива: натурный эксперимент в период нереста // *Фундаментальная и прикладная гидрофизика*. 2024а. Т. 17, № 4. С. 77–89. [Konik A. A., Zimin A. V., Atadzhanova O. A., Svergun E. I., Romanenkov D. A., Sofina E. V., Varkentin A. I., Tepnin O. B., Saushkina D. J. Intraday variability of vertical water structure and distributions of walleye pollock eggs in the deep-sea canyons of Avacha Bay: A field experiment during the spawning period. *Fundamental'naya i prikladnaya gidrofizika*, 2024a, vol. 17, no. 4, pp. 77–89. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.59887/2073-6673.2024.17\(4\)-6](https://doi.org/10.59887/2073-6673.2024.17(4)-6)
 29. Коник А. А., Тепнин О. Б., Зимин А. В., Варкентин А. И., Атаджанова О. А., Софьина Е. В., Романенков Д. А., Свергун Е. И., Саушкина Д. Я., Родикова А. Е. Влияние абиотических факторов на распределение минтая на ранних этапах жизненного цикла на акватории Тихого океана, прилегающей к полуострову Камчатка // *Морские исследования и образование (MARESEDU-2023)* : труды XII Международной научно-практической конференции, Москва, 23–27 октября 2023 года. Тверь : ПолиПРЕСС, 2024b. Т. II (IV). С. 308–312. [Konik A. A., Tepnin O. B., Zimin A. V., Varkentin A. I., Atadzhanova O. A., Sofina E. V., Romanenkov D. A., Svergun E. I., Saushkina D. Ya., Rodikova A. E. The influence of abiotic factors on Alaska pollock distribution at the early stages of the life cycle in the Pacific Ocean adjacent to the Kamchatka Peninsula. In: *Marine Research and Education (MARESEDU-2023)* : XII International conference proceedings, Moscow, 23–27 October, 2023. Tver : PoliPRESS, 2024b, vol. II (IV), pp. 308–312. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/kqlbcu>
 30. Лисовенко Л. А. Размножение рыб с прерывистым оогенезом и порционным нерестом на примере минтая Западной Камчатки. Москва : ВНИРО, 2000. 111 с. [Lisovenko L. A. *Reproduction of Fishes with Interrupted Oogenesis and Batch Spawning in Walleye Pollock from the Western Kamchatka as an Example*. Moscow : VNIRO, 2000, 111 p. (in Russ.)]
 31. Расс Т. С. Инструкция по сбору и технике количественной обработки икры и мальков морских рыб. Москва : Изд-во ГОИН, 1933. 24 с. [Rass T. S. *Instruktsiya po sboru i tekhnike kolichestvennoi obrabotki ikry i mal'kov morskikh ryb*. Moscow : Izd-vo GOIN, 1933, 24 p. (in Russ.)]
 32. Саушкина Д. Я., Варкентин А. И., Тепнин О. Б. Новые данные об условиях воспроизводства, вертикальном распределении икры минтая в глубоководном каньоне Авачинского залива // *Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса* : материалы XI международной научно-практической конференции молодых учёных и специалистов, Санкт-Петербург, 25–26 сентября 2023 года. Москва : Изд-во ВНИРО, 2023. С. 211–214. [Saushkina D. Ya., Varkentin A. I., Tepnin O. B. Novye dannye ob usloviyakh vosproizvodstva, vertikal'nom raspredelenii ikry mintaya v glubokovodnom kan'one Avachinskogo zaliva. In: *Sovremennye problemy i perspektivy razvitiya rybokhozyaistvennogo kompleksa* : materialy XI mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii molodykh uchenykh i spetsialistov, Sankt Peterburg, 25–26 sentyabrya 2023 goda. Moscow : Izd-vo VNIRO, 2023, pp. 211–214. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/znzpte>
 33. Сергеева Н. П. Интенсивность нереста минтая в Кроноцком заливе (Восточная Камчатка) // *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей* : материалы XX Международной научной конференции, Петропавловск-Камчатский, 12–13 ноября 2019 г. / отв. ред. А. М. Токранов. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2019. С. 177–182. [Sergeeva N. P. Spawning intensity of walleye pollock in Kronotsky Gulf (Eastern Kamchatka). In: *Conservation of Biodiversity of Kamchatka and Coastal Waters* : materials of the XX International scientific conference, Petropavlovsk-Kamchatsky, 12–13 November 2019 / A. M. Tokranov (Ed.). Petropavlovsk-Kamchatsky : Kamchatpress, 2019, pp. 177–182. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/lfgktl>

34. Серобаба И. И. Экология нереста берингово-морского минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) // *Вопросы ихтиологии*. 1974. Т. 14, вып. 4 (87). С. 635–648. [Serobaba I. I. The spawning ecology of Alaska pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas) in the Bering Sea. *Voprosy ikhtiologii*, 1974, vol. 14, iss. 4 (87), pp. 635–648. (in Russ.)]
35. Степаненко М. А. Нерестовые группировки минтая в восточной части Берингова моря и их функционирование // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2003. Т. 133. С. 67–79. [Stepanenko M. A. Structure and functioning of eastern Bering Sea pollock spawning aggregations. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2003, vol. 133, pp. 67–79. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/icadmt>
36. Тепнин О. Б. Изменчивость гидрологических условий в местах нереста восточнокамчатского минтая (*Gadus chalcogrammus*) в 2012–2022 гг. // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2022. Вып. 66. С. 79–93. [Tepnin O. B. Variability of hydrological conditions at spawning sites of East Kamchatka walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) in 2012–2022. *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana*, 2022, iss. 66, pp. 79–93. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2022.66.79-93>
37. Шунтов В. П., Волков А. Ф., Темных О. С., Дулепова Е. П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток : ТИНРО, 1993. 426 с. [Shuntov V. P., Volkov A. F., Temnykh O. S., Dulepova E. P. *Mintai v ehkositemakh dal'nevostochnykh morei*. Vladivostok : TINRO, 1993, 426 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/ksrdlc>
38. Baird T. A., Olla B. L. Social and reproductive behavior of a captive group of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*. *Environmental Biology of Fishes*, 1991, vol. 30, iss. 3, pp. 295–301. <https://doi.org/10.1007/bf02028845>
39. Blood D. M. Low-temperature incubation of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) eggs from the southeast Bering Sea shelf and Shelikof Strait, Gulf of Alaska. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2002, vol. 49, iss. 26, pp. 6095–6108. [https://doi.org/10.1016/s0967-0645\(02\)00335-1](https://doi.org/10.1016/s0967-0645(02)00335-1)
40. Blood D. M., Matarese A. C., Yoclavich M. M. Embryonic development of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, from Shelikof Strait, Gulf of Alaska. *Fishery Bulletin*, 1994, vol. 92, no. 2, pp. 207–222.
41. Kim S. Early life history of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the Gulf of Alaska. In: *Proceedings of the International Symposium on the Biology and Management of Walleye Pollock*, 14–16 November 1988, Anchorage, Alaska Fairbanks, Alaska, 1989, pp. 117–140. (Alaska Sea Grant Report ; no. 89-1).
42. Miura T., Suga T., Hanawa K. Winter mixed layer and formation of dichothermal water in the Bering Sea. *Journal of Oceanography*, 2002, vol. 58, iss. 6, pp. 815–823. <https://doi.org/10.1023/a:1022871112946>
43. Naplin N. A., Obenchain C. L. A description of eggs and larvae of the snake eel, *Pisodonophis cruentifer* (Ophichthidae). *Bulletin of Marine Science*, 1980, vol. 30, no. 2, pp. 413–423.
44. Rogachev K., Shlyk N., Carmack E. The shedding of mesoscale anticyclonic eddies from the Alaskan Stream and westward transport of warm water. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2007, vol. 54, iss. 23–26, pp. 2643–2656. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.08.017>
45. Sakurai Y. Reproductive characteristics and spawning strategies of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*. *Science Reports of Hokkaido Fisheries Experimental Station*, 1993, no. 42, pp. 51–68.
46. Sakurai Y. Reproductive characteristics of walleye pollock with special reference to ovarian development, fecundity and spawning behavior. In: *Proceedings of the International Symposium on the Biology and Management of Walleye Pollock*, 14–16 November 1988, Anchorage, Alaska Fairbanks, Alaska, 1989, pp. 97–115. (Alaska Sea Grant Report ; no. 89-1).
47. Svergun E. I., Zimin A. V. Characteristics of short-period internal waves in the Avacha Bay based on the *in situ* and satellite observations in August–September, 2018. *Physical Oceanography*, 2020, vol. 27, no. 3, pp. 278–289. <https://doi.org/10.22449/1573-160x-2020-3-278-289>

48. Zimin A. V., Romanenkov D. A., Konik A. A., Atadzhanova O. A., Svergun E. I., Varkentin A. I., Tepnin O. B. Multiscale eddies dynamics in the Pacific Ocean adjacent to the Kamchatka Peninsula and the Northern Kuril Islands. *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea*, 2024, no. 3, pp. 16–35. <https://elibrary.ru/vpbeou>

ECOLOGY OF DEEP-WATER SPAWNING OF EAST KAMCHATKA POLLOCK

A. Varkentin^{1,2}, O. Tepnin^{1,2}, D. Melnik^{1,2}, O. Ilyin¹, A. Zimin^{2,3}, and A. Konik²

¹Kamchatka Branch of “VNIRO” (“KamchatNIRO”), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russian Federation

²Shirshov Institute of Oceanology of RAS, Moscow, Russian Federation

³Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russian Federation

E-mail: a.varkentin@kamniro.vniro.ru

The walleye pollock is one of the most widespread fish in the North Pacific and an important object of fishery. Off the coast of Southeastern Kamchatka and the northern Kuril Islands, there is an East Kamchatka population of this species. In 2000–2004 in the area of deep-water canyons of the Avacha Bay (the Severny, Tsentralny, and Yuzhny canyons) and the Kronotsky Bay, the hydrological conditions were studied, and ecology of pollock spawning and its scale were analyzed. In 2022–2024, the research was resumed, and significant changes in the hydrological conditions were revealed, as well as their possible effect on the vertical distribution of pollock eggs. The aim of the work is to summarize all data available on deep-water spawning of East Kamchatka walleye pollock. For the study, we used the results of integrated surveys (those covering ichthyoplankton and hydrological conditions) carried out on a standard grid of stations in April–May 2003–2024, frequent ichthyoplankton surveys in March–May 2003–2024 at reference points in tops of canyons of the Avacha Bay, layer-by-layer surveys in the canyons of the Avacha and Kronotsky bays, and observations during a fishery cruise in March–April 1997. As shown, hydrological conditions in the canyons of the Avacha Bay in spring undergo noticeable changes not only on an interannual scale, but also over time intervals of tens of hours. Short-term fluctuations may be related to tidal water dynamics. In 1997, pollock spawning in the Avacha and Kronotsky bays occurred chiefly in deep-water canyons. In the Severny Canyon, spawning peaked in the first decade of April, while in the Tsentralny and Yuzhny canyons, in the second decade. Spawning concentrations in the canyons featured vertical structure: males occurred deeper than females. In 2007 and 2010–2011, a mean of 60.5% of all eggs of the East Kamchatka pollock population were counted in the canyons, with 44.4% recorded in the Severny Canyon. It was confirmed that the timing of mass spawning in deep-water canyons varies from year to year depending on thermal conditions. For the Severny Canyon, we revealed a reliable negative relationship between the calendar day of spawning peak and the weighted mean water temperature in the layer of 300–500 m to the total number of pollock eggs and the weighted mean near-bottom water temperature on the Avacha Bay shelf during ichthyoplankton surveys. It was found that pollock spawning horizons in deep-water canyons of the Avacha Bay, determined by the distribution of eggs at the I stage of development (age of 3 h), change in interannual and seasonal aspects.

Keywords: walleye pollock *Gadus chalcogrammus*, Pacific Ocean, deep-water canyons, spawning, eggs, developmental stages, temperature, salinity, internal waves

УДК 595.34(262.5.04)

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА И МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ
ИНВАЗИВНОГО ВИДА КОПЕПОД *PSEUDODIAPTOMUS MARINUS* SATO, 1913
В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ
И ЕГО РАСПРОСТРАНЕНИЕ В СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОДАХ**

© 2026 г. А. Д. Губанова

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

Севастополь, Российская Федерация

E-mail: adgubanova@ibss-ras.ru

Поступила в редакцию 26.01.2025; после доработки 04.04.2025;
принята к публикации 12.02.2026.

Сезонная динамика и межгодовые изменения инвазивного вида копепод *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 проанализированы на базе постоянных регулярных исследований зоопланктона в Севастопольской бухте (Чёрное море) с 2016 по 2020 г. Установлено, что первые единичные особи появлялись в планктоне бухты в июне. Максимальной численности популяция вида достигала в октябре-ноябре. Наибольшая плотность за период исследования, 7773 экз.·м⁻³, зарегистрирована в октябре 2020 г.; это одна из самых высоких концентраций *P. marinus* в Средиземноморском бассейне. Показано, что в ночное время плотность популяции вселенца в планктоне бухты была существенно выше, чем днём, когда большая часть копепод находилась у дна. Впервые за пределами бухты *P. marinus* был обнаружен в 2020 г. Также в работе обсуждаются особенности биологии вида, которые способствовали его широкому расселению в Мировом океане.

Ключевые слова: инвазии, вселенец, копеподы, *Pseudodiaptomus marinus*, Чёрное море, Севастопольская бухта, сезонная динамика, вертикальная миграция, межгодовые изменения

Биологические инвазии признаны одним из фундаментальных аспектов изменений морских экосистем и являются глобальной проблемой морской экологии [Simberloff, 2015]. В настоящее время изучение и мониторинг биоинвазий становятся приоритетом как для учёных, так и для законодателей. Списки видов-вселенцев для разных районов Мирового океана постоянно расширяются. Наиболее восприимчивы к интродукции прибрежные акватории, что связано с серьёзной антропогенной нагрузкой. С одной стороны, она обуславливает уменьшение устойчивости экосистем; с другой стороны, ряд форм деятельности в прибрежных районах, например судоходство и аквакультура, являются основными векторами распространения организмов в новые места обитания. За последние десятилетия в зоопланктоне Чёрного моря интродуцировались и акклиматизировались гребневики *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 и *Beroe ovata* Bruguière, 1789, а также копеподы *Acartia tonsa* Dana, 1849–1852 и *Oithona davisae* Ferrari F. D. & Orsi, 1984. Все они относятся к эппланктонным видам, то есть являются обитателями прибрежных районов. *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 — новый инвазийный вид в Чёрном море. Это абориген северо-западной части Тихого океана, который был описан из проб, собранных у побережья Хоккайдо в Северной Японии [Sato, 1913]. *P. marinus* начал расселяться в новые акватории в 1950-е гг.: именно тогда его обнаружили в гаванях и эвтрофных заливах вдоль побережья

Тихого и Индийского океанов [Brylinski et al., 2012; Srinui et al., 2013]. К 2007 г. вид стремительно распространился в европейских водах — в Северном и Средиземном морях [Uttieri et al., 2020], а в 2016 г. его впервые зарегистрировали в Чёрном море [Garbazei et al., 2016]. Основным вектором его проникновения в Средиземное и Чёрное моря признаны балластные воды [Gubanova et al., 2020; Sabia et al., 2015]. Другим вероятным вектором распространения *P. marinus* является аквакультура [Zagami et al., 2018].

Род *Pseudodiaptomus* Herrick, 1884 объединяет около 80 видов [Razouls et al., 2005–2026]. Согласно [Walter et al., 2006], *P. marinus* относится к группе *Ramosus* и подгруппе *hickmani* этого рода. Они включают девять морфологически близких видов со сходными размерными характеристиками, в связи с чем идентификация представителей данной группы нередко вызывает затруднение. Чтобы убедиться, что обнаруженный нами вид — это именно *P. marinus*, мы провели детальное морфологическое исследование особей из Чёрного моря, а также генетический анализ; они подтвердили видовую принадлежность [Gubanova et al., 2020].

В настоящее время *P. marinus* является одним из самых распространённых видов копепод в Мировом океане. Расселению этого рачка способствовали особенности его биологии и экологии [Sabia et al., 2015]. *P. marinus* толерантен к широкому диапазону температуры и солёности, что позволяет ему успешно адаптироваться к разнообразным условиям среды. Это демерсальный вид, который днём держится у дна, а ночью поднимается к поверхности.

Цель нашей работы — проанализировать сезонные и межгодовые изменения численности *Pseudodiaptomus marinus* в 2016–2020 гг., описать его распространение в Севастопольской бухте и сопредельных водах, а также сравнить плотность популяции, находящейся в пелагиали в разное время суток (днём и после захода солнца).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на базе многолетних регулярных исследований зоопланктона в Севастопольской бухте и сопредельных водах, которые были начаты в 2002 г. В данной работе проанализирован период с 2016 г. (с момента обнаружения нового вида в бухте) по 2020 г. Пробы мы собирали в первой половине дня на трёх постоянных станциях (ст. 1–3), расположенных в бухте и за её пределами (рис. 1).

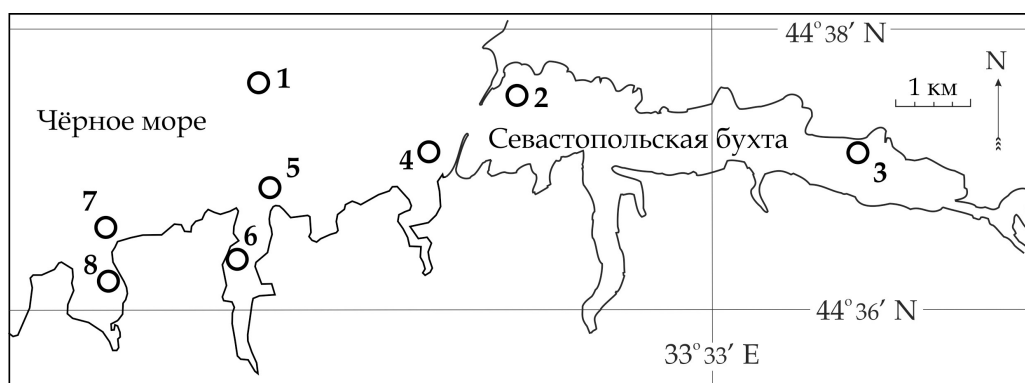


Рис. 1. Карта-схема сбора проб в Севастопольской бухте и сопредельных водах (станции 1–8)

Fig. 1. Map of sampling in the Sevastopol Bay and adjacent waters (stations 1–8)

Сборы на ст. 2 и 3 в бухте осуществляли, как правило, один-два раза в месяц круглый год. Исключением стал 2019 г.: из-за технических неисправностей или метеорологических условий ловы были выполнены только в сентябре, октябре и ноябре. На ст. 1, за пределами Севастопольской бухты, пробы собирали реже — в отдельные месяцы 2017 и 2018 гг. В 2019 г. сборов не было

в январе, июле, сентябре и декабре, а в 2020 г. — в марте, апреле и мае. В 2021 г. сборы мезозoopланктона выполнены также в сопредельных водах — на ст. 4–8 (см. рис. 1). В ноябре и декабре 2020 г., кроме дневных ловов, проведены сборы мезозoopланктона в тёмное время суток для того, чтобы сравнить численность популяции *P. marinus*, находящейся в пелагиали днём и после захода солнца.

Сборы проб проводили большой сетью Джеди (диаметр входного отверстия — 37 см, размер ячеек газа — 150 мкм), облавливая вертикальными ловами слой воды от дна до поверхности. Пробы фиксировали формалином до 4%-ной концентрации и обрабатывали порционным методом [Alexandrov et al., 2020]. При анализе учитывали все стадии развития *P. marinus* от науплиусов до взрослых самок и самцов (CI–CVI).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже отмечено выше, впервые *P. marinus* зарегистрирован в Чёрном море — в центральной части Севастопольской бухты (ст. 3) — в сентябре 2016 г. Тогда было обнаружено 7 самок и 14 копеподитов CI–CV [Garbazev et al., 2016]. Уже через месяц, в ноябре, численность вида резко увеличилась и достигла 1373 экз.·м⁻³. В ноябре вид был найден и в устье бухты (ст. 2), значение составило 102 экз.·м⁻³. Его популяция была представлена всеми стадиями развития, в том числе науплиусами, что свидетельствовало о размножении вида. Таким образом, согласно [Alien Species, 2004], в Чёрном море зарегистрирована самоподдерживающаяся популяция вселенца, который адаптировался к условиям нового для него водоёма [Gubanova et al., 2020].

Как показали наши круглогодичные исследования зоопланктона в Севастопольской бухте, в 2016–2020 гг. сезонный ход численности *P. marinus* был схожим. В первой половине года вселенец в планктоне отсутствовал. Единичные экземпляры науплиев и младших копеподитов (CI–CIII) появлялись в июне, при температуре +21...+22 °C. В сентябре он достигал заметной численности, в октябре и ноябре мы регистрировали резкие пики (рис. 2). В декабре численность рачков существенно снижалась, а затем вид исчезал из планктона до июня. Исключением стал 2019 г.: *P. marinus* был обнаружен в сентябре и октябре в незначительном количестве (см. рис. 2). Таким образом, рачка следует отнести к теплолюбивым видам зоопланктона Чёрного моря. Наши данные подтверждаются наблюдениями в других регионах. В частности, в районе острова Фукуяма во Внутреннем Японском море (Fukuuyama Harbor) минимальная численность вида выявлена при температуре около +7 °C, а пики зарегистрированы при +20...+25 °C [Sabia et al., 2015; Uye et al., 1983]. Отметим, что «неурожайные» для *P. marinus* годы чередовались с годами высокой численности. В 2017 г. в центре бухты наибольшая плотность копеподитов составляла лишь 46 экз.·м⁻³, а науплиусов — 24 экз.·м⁻³. Значения для 2018 г. — 5184 и 1286 экз.·м⁻³ соответственно. В октябре 2020 г. зафиксировано максимальное обилие популяции за весь период наблюдений — 7773 экз.·м⁻³ копеподитов и 556 экз.·м⁻³ науплиусов. Отметим, что эта численность является наибольшей не только для Чёрного моря, но и для Средиземноморского бассейна в целом [Gubanova et al., 2020; Uttieri et al., 2020]. Возможно, этот факт связан с тем, что пики численности рачка приходятся на очень узкий временной интервал, а значит, для их регистрации необходимы более частые сборы зоопланктона. В целом численность *P. marinus* была высокой в 2016, 2018 и 2020 гг. и низкой в 2017 и 2019 гг. (рис. 2).

В центральной части Севастопольской бухты отмечено максимальное обилие *P. marinus*, в устье численность оказалась ниже (рис. 2). В открытом побережье (ст. 1) вселенец в 2016–2019 гг. не встречен. Впервые его здесь зарегистрировали в декабре 2020 г., численность составила 17 экз.·м⁻³. В ноябре 2022 г. мы провели съёмку мезозoopланктона в открытом побережье (см. рис. 1) и обнаружили *P. marinus* напротив Карантинной бухты, на ст. 4 (2 экз.·м⁻³ старших копеподитов, CIV–CV), а также в устье Стрелецкой бухты, на ст. 5 (2 экз.·м⁻³ младших

копеподитов, CI–CIII). Эти данные свидетельствуют о том, что рачок не только успешно натурализовался в Севастопольской бухте, но и начал распространяться за её пределы, как и другой инвазийный вид, *O. davisae*, вселившийся ранее [Altukhov et al., 2014].

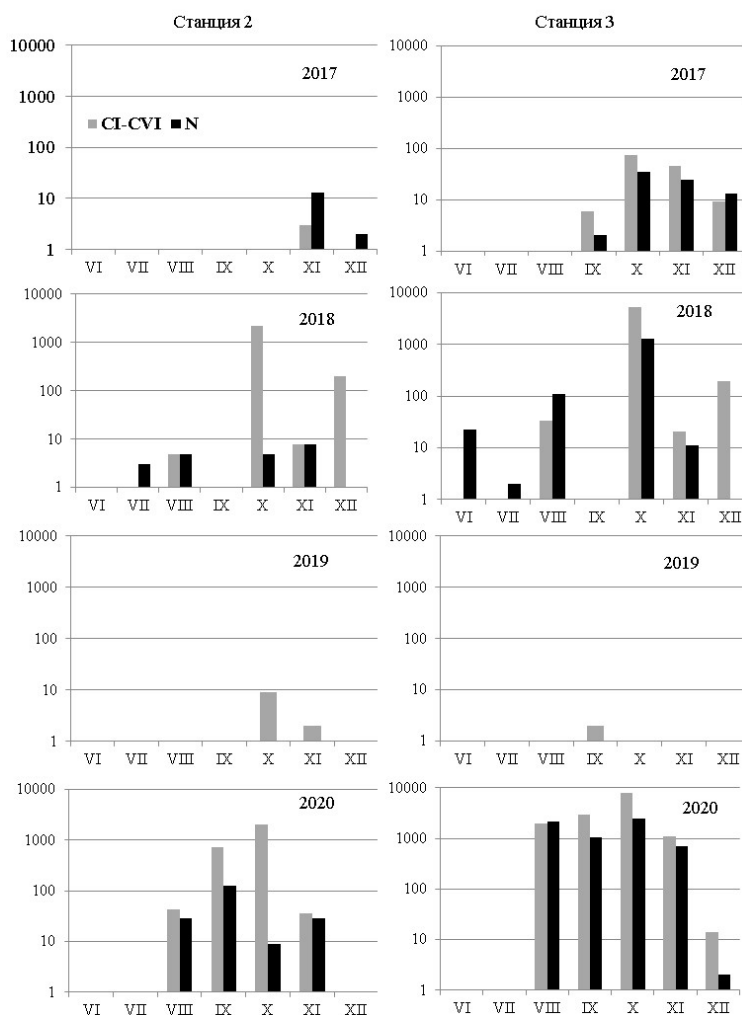


Рис. 2. Сезонная динамика и межгодовые изменения плотности популяции (экз.·м⁻³) нового все-ленца, копеподы *Pseudodiaptomus marinus*, в Севастопольской бухте в 2017–2020 гг. (CI–CVI — копеподиты; N — науплии)

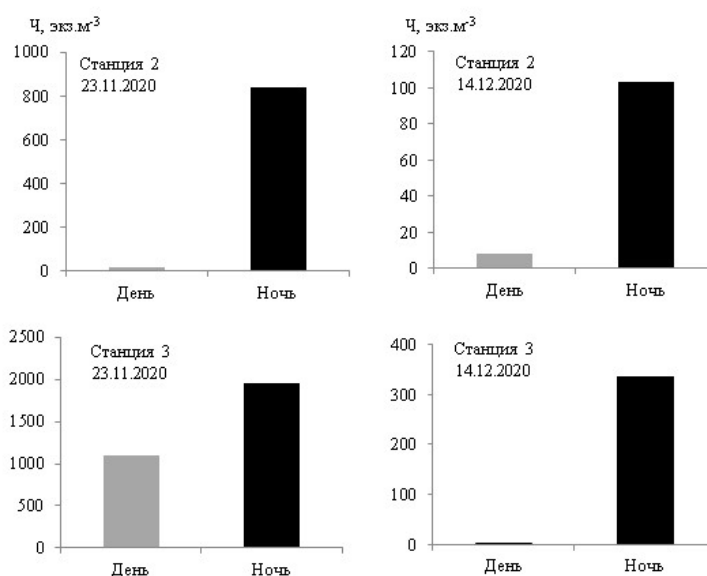
Fig. 2. Seasonal dynamics and interannual variability in abundance (ind.·m⁻³) of a new non-indigenous species, a copepod *Pseudodiaptomus marinus*, in the Sevastopol Bay in 2017–2020 (CI–CVI, copepodites; N, nauplii)

P. marinus — демерсальный вид, который днём держится у дна, а вечером поднимается в вышележащие слои водной толщи. Для выяснения особенностей его вертикальных суточных миграций в ноябре и декабре 2020 г. проведены сборы мезозoopланктона не только днём, но и после захода солнца. Установлено, что ночью численность рачка в планктоне существенно возрастает (рис. 3).

В дневное время 23 ноября на ст. 2 найдено 20 экз.·м⁻³ копеподитных стадий и 3 экз.·м⁻³ науплиев, а половозрелые самки и самцы не отмечены. В тёмное время суток обнаружено 30 экз.·м⁻³ самок и 95 экз.·м⁻³ самцов, численность копеподитных стадий увеличилась до 714 экз.·м⁻³, а науплиусов — до 100 экз.·м⁻³. Днём на ст. 3 обнаружено 3 экз.·м⁻³ самок и 4 экз.·м⁻³ самцов, после захода солнца — 129 и 121 экз.·м⁻³ соответственно. Численность копеподитных стадий возросла с 1083 до 1698 экз.·м⁻³.

Рис. 3. Сравнение численности *Pseudodiaptomus marinus* (Ч , экз. $\cdot\text{м}^{-3}$) днём и после захода солнца в планктоне Севастопольской бухты

Fig. 3. Comparison in *Pseudodiaptomus marinus* abundance (Ч , ind. $\cdot\text{м}^{-3}$) during the day and after sunset in plankton of the Sevastopol Bay



Существенное увеличение обилия копепода выявлено 14 декабря в ночных уловах. Так, в устье бухты, на ст. 2, общая численность днём составила 8 экз. $\cdot\text{м}^{-3}$, а ночью — 103 экз. $\cdot\text{м}^{-3}$. Значения в центральной части бухты, на ст. 3, — 1 экз. $\cdot\text{м}^{-3}$ днём и 337 экз. $\cdot\text{м}^{-3}$ ночью. Таким образом, низкое обилие этого рачка в Чёрном и Средиземном морях может быть связано с тем, что в подавляющем числе экспедиций пробы отбирали в дневные часы, когда особи *P. marinus* держатся у дна. Чтобы определить реальную численность копеподы, необходим сбор проб в ночное время.

Широкому распространению рачка способствовал его высокий инвазивный потенциал, который определяется особенностями биологии и экологии. Популяции *P. marinus* обитают в акваториях с температурой от +6,3 до +31,5 °C и солёностью от 2,5 до 38,5 PPT [Sabia et al., 2015; Uttieri et al., 2020]. Это демерсальный вид: днём он находится у дна, в сумерках поднимается в толщу воды и в ночное время ведёт себя как планктонный вид [Fleminger, Kramer, 1988]. Из-за таких особенностей миграций для *P. marinus* характерен двойной тип питания: это растительноядный вид в планктоне и детритоядный в бентосе [Sabia et al., 2015; Uye et al., 1983]. Плавающее поведение копеподы представляет собой чередование активных движений в пелагиали днём и периодов бездействия в ночное время, когда она остаётся прикреплённой к субстрату [Dur et al., 2010; Sabia et al., 2012]. При этом прилипание к субстрату, которое может служить выигрышной стратегией для сокрытия от хищников, чаще проявляется у самок.

Большую часть года доля *P. marinus* была незначительной, не более 1 % общей численности копепода в Севастопольской бухте, но во время осенних пиков вклад рачка увеличивался до 11 % [Gubanova et al., 2020]. По имеющимся данным, в Средиземном море вид никогда не занимал доминирующее положение в толще воды; кроме того, до настоящего времени не зарегистрировано никаких негативных воздействий на популяции планктонных веслоногих раков [Uttieri et al., 2020]. Тем не менее надо учитывать, что число видов зоопланктона в Чёрном море существенно меньше, чем в Средиземном, где наиболее и наименее чувствительные виды функционально избыточны [Benedetti et al., 2019; Gubanova et al., 2014]. Учитывая тот факт, что виды-вселенцы способны оказывать существенное влияние на аборигенные сообщества зоопланктона Мирового океана, в том числе Чёрного моря [Altukhov et al., 2014; Shiganova et al., 2001], необходимо продолжать регулярные исследования зоопланктона черноморских прибрежных районов и проводить оценку плотности популяции инвазийного рачка *P. marinus*.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Трансформация структуры и функций экосистем морской пелагиали в условиях антропогенного воздействия и изменения климата» (№ гос. регистрации 124030400057-4).

Благодарность. Автор выражает искреннюю благодарность м. н. с. отдела планктона ФИЦ ИнБЮМ Оксане Александровне Гарбазей за помощь в анализе проб зоопланктона и коллегам из отдела планктона — за сбор материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. 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. URL: https://www.blackseacommission.org/Downloads/Mesozooplankton_Manual_2015_ISBN%20%20978-617-7953-33-2.pdf [accessed: 05.04.2026].
2. *Alien Species and Nature Conservation in the EU. The Role of the LIFE Program*. Luxembourg : Office for Official Publications of the European Communities, 2004, 56 p. (LIFE Focus / European Commission ; Environment Directorate-General).
3. Altukhov D., Gubanova A., Mukhanov V. New invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984: Seasonal dynamics in Sevastopol Bay and expansion along the Black Sea coasts. *Marine Ecology*, 2014, vol. 35, iss. s1, pp. 28–34. <https://doi.org/10.1111/maec.12168>
4. Benedetti F., Ayata S. D., Irisson J. O., Adloff F., Guilhaumon F. Climate change may have minor impact on zooplankton functional diversity in the Mediterranean Sea. *Diversity and Distributions*, 2019, vol. 25, iss. 4, pp. 568–581. <https://doi.org/10.1111/ddi.12857>
5. Brylinski J.-M., Antajan E., Raud T., Vincent D. First record of the Asian copepod *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 (Copepoda: Calanoida: Pseudodiaptomidae) in the southern bight of the North Sea along the coast of France. *Aquatic Invasions*, 2012, vol. 7, iss. 4, pp. 577–584. <https://doi.org/10.3391/ai.2012.7.4.014>
6. Dur G., Souissi S., Schmitt F., Cheng S.-H., Hwang J.-S. The different aspects in motion of the three reproductive stages of *Pseudodiaptomus annandalei* (Copepoda, Calanoida). *Journal of Plankton Research*, 2010, vol. 32, iss. 4, pp. 423–440. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp141>
7. Fleminger A., Kramer S. H. Recent introduction of an Asian estuarine copepod, *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida), into southern California embayments. *Marine Biology*, 1988, vol. 98, iss. 4, pp. 535–541. <https://doi.org/10.1007/bf00391545>
8. Garbazey O. A., Popova E. V., Gubanova A. D., Altukhov D. A. First record of *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida: Pseudodiaptomidae) in the Black Sea (Sevastopol Bay). *Marine Biological Journal*, 2016, vol. 1, no. 4, pp. 78–80. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.4.11>
9. Gubanova A., Altukhov D., Stefanova K., Arashkevich E., Kamburska L., Prusova I., Svetlichny L., Timofte F., Uysal Z. Species composition of Black Sea marine planktonic copepods. *Journal of Marine Systems*, 2014, vol. 135, pp. 44–52. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.12.004>
10. Gubanova A., Drapun I., Garbazey O., Krivenko O., Vodiasova E. *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 in the Black Sea: Morphology, genetic analysis, and variability in seasonal and inter-annual abundance. *PeerJ*, 2020, iss. 8, art. e10153 (26 p.). <https://doi.org/10.7717/peerj.10153>
11. Razouls C., De Bovée F., Kouwenberg J., Desreumaux N. Diversity and geographic distribution of marine planktonic copepods. In: *Marine Planktonic Copepods* : [site]. Sorbonne University, CNRS, 2005–2026. URL: <https://copepodes.obs-banyuls.fr/en/> [accessed: 24.01.2026].
12. Sabia L., Uttieri M., Pansera M., Souissi S., Schmitt F. G., Zagami G., Zambianchi E. First observations on the swimming behaviour of *Pseudodiaptomus marinus* from Lake Faro. *Biologia Marina Mediterranea*, 2012, vol. 19, iss. 1, pp. 240–241.
13. Sabia L., Zagami G., Mazzocchi M. G., Zambianchi E., Uttieri M. Spreading factors of a globally invading coastal copepod. *Mediterranean Marine Science*, 2015, vol. 16, no. 2, pp. 460–471. <https://doi.org/10.12681/mms.1154>
14. Sato T. Pelagic copepods (1). *Scientific Reports of Hokkaido Fisheries Experimental Station*, 1913,

- no. 1, pp. 1–79. (in Japanese).
15. Shiganova T., Mirzoyan Z., Studenikina E., Volovik S., Siokou-Frangou I., Zervoudaki S., Christou E., Skirta A., Dumont H. Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi*, in the Black Sea and in other seas of the Mediterranean basin. *Marine Biology*, 2001, vol. 139, iss. 3, pp. 431–445. <https://doi.org/10.1007/s002270100554>
 16. Simberloff D. Non-native invasive species and novel ecosystems. *F1000Prime Reports*, 2015, vol. 7, art. 47 (7 p.). <https://doi.org/10.12703/p7-47>
 17. Srinui K., Nishida S., Ohtsuka S. A new species of *Pseudodiaptomus* (Crustacea, Copepoda, Calanoida, Pseudodiaptomidae) from the Prasae River Estuary, Gulf of Thailand. *ZooKeys*, 2013, iss. 338, pp. 39–54. <https://doi.org/10.3897/zookeys.338.5531>
 18. Uttieri M., Aguzzi L., Aiese Cigliano R., Amato A., Bojanić N., Brunetta M., Camatti E., Carotenuto Y., Damjanović T., Delpy F., de Olazabal A., Di Capua I., Falcão J., Fernandez de Puelles M. L., Foti G., Garbazy O., Goruppi A., Gubanova A., Hubareva E., Iriarte A., Khanaychenko A., Lučić D., Marques S. C., Mazzocchi M. G., Mikuš J., Minutoli R., Pagano M., Pansera M., Percopo I., Primo A. L., Svetlichny L., Rožić S., Tirelli V., Uriarte I., Vidjak O., Villate F., Wootton M., Zagami G., Zervoudaki S. WGEUROBUS – Working Group “Towards a EUROpean OBservatory of the non-indigenous calanoid copepod *Pseudodiaptomus marinus*”. *Biological Invasions*, 2020, vol. 22, no. 3, pp. 885–906. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02174-8>
 19. Uye S., Iwai Y., Kasahara S. Growth and production of the inshore marine copepod *Pseudodiaptomus marinus* in the central part of the Inland Sea of Japan. *Marine Biology*, 1983, vol. 73, iss. 1, pp. 91–98. <https://doi.org/10.1007/bf00396289>
 20. Walter T. C., Ohtsuka S., Castillo L. V. A new species of *Pseudodiaptomus* (Crustacea: Copepoda: Calanoida) from the Philippines, with a key to pseudodiaptomids from the Philippines and comments on the status of the genus *Schmackeria*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 2006, vol. 119, no. 2, pp. 202–221. [https://doi.org/10.2988/0006-324x\(2006\)119\[202:ansopc\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2988/0006-324x(2006)119[202:ansopc]2.0.co;2)
 21. Zagami G., Brugnano C., Granata A., Guglielmo L., Minutoli R., Aloise A. Biogeographical distribution and ecology of the planktonic copepod *Oithona davisae*: Rapid invasion in lakes Faro and Ganzirri (Central Mediterranean Sea). In: *Trends in Copepod Studies – Distribution, Biology and Ecology* / M. Uttieri (Ed.). New York : Nova Science Publishers, Inc., 2018, pp. 59–82.

SEASONAL DYNAMICS AND INTERANNUAL VARIABILITY IN ABUNDANCE OF A NON-INDIGENOUS COPEPOD *PSEUDODIAPTOMUS MARINUS* SATO, 1913 IN THE SEVASTOPOL BAY AND ITS DISTRIBUTION IN ADJACENT WATERS

A. Gubanova

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

Seasonal dynamics and interannual variability in abundance of a non-indigenous copepod *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 are analyzed based on long-term routine zooplankton observations in the Sevastopol Bay (the Black Sea) in 2016–2020. As established, the first single individuals appear in the bay plankton in June. The abundance of the species peaks in October–November. The maximum value for the study period, 7,773 ind.·m⁻³, was recorded in October 2020. This is one of the highest concentrations of *P. marinus* in the Mediterranean basin. It was shown as follows: at night, the abundance of this non-native species in the bay plankton was significantly higher than during the day, when most copepods occurred at the bottom. *P. marinus* was first found outside the bay in 2020. The biological features of the species that contributed to its widespread distribution in the World Ocean are discussed.

Keywords: invasions, non-indigenous species, copepods, *Pseudodiaptomus marinus*, Black Sea, Sevastopol Bay, seasonal dynamics, vertical migration, interannual variability

УДК 582.272.74-113(268.45)

СОДЕРЖАНИЕ МЕТАБОЛИТОВ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ БУРОЙ ВОДОРОСЛИ *ASCOPHYLLUM NODOSUM* (L.) LE JOLIS В УСЛОВИЯХ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2026 г. А. В. Даурцева^{1,2}, Е. Д. Облучинская^{1,2}, С. В. Колбеева^{1,2}

¹Мурманский морской биологический институт Российской академии наук,
Мурманск, Российская Федерация

²Мурманский арктический университет, Мурманск, Российская Федерация
E-mail: tav.mmbi@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.08.2025; после доработки 26.01.2026;
принята к публикации 12.02.2026.

Бурая водоросль *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis является ценным продуцентом биологически активных веществ, а также важным звеном в экосистеме Баренцева моря. Изучение биомассы водорослей и определение её энергетической ценности актуальны для оценки общего состояния вида в экосистеме и его ресурсного потенциала. Для лучшего понимания изменений, происходящих в *A. nodosum* в промысловый летне-осенний период, важно проанализировать аллокацию метаболитов по таллому и вклад различных структур в общую биомассу. В ходе работы биохимические показатели (общий белок, липиды, углеводы, полифенолы, хлорофилл *a* и *c*, сумма каротиноидов и фукоксантина) исследованы по общепринятым методикам. Определена натурная и камеральная биомасса, на основе полученных данных рассчитана энергетическая ценность и энергетический эквивалент биомассы. Для сбора *A. nodosum* выбраны две губы Баренцева моря, расположенные близко друг к другу, но различающиеся по гидрологическим условиям, — губа Завалишина и губа Корабельная, где аскофиллум формирует плотные заросли на литорали. Пик биомассы в обеих губах выявлен в июне, различия в значениях минимальны, среднее для двух мест — 25 кг·м⁻². Энергетический эквивалент в этот период не одинаков: в образцах из губы Завалишина показатель выше в 1,4 раза, чем в образцах из губы Корабельная, а показатель зольности ниже в 1,4 раза. Также в водорослях из губы Завалишина отмечено большее содержание полифенолов и фукоксантина. Рассмотрено распределение биологически активных соединений по функционально дифференцированным зонам таллома (рецептакулам, апексам и остальному таллому), а также в зависимости от фазы размножения (фертильные либо стерильные водоросли) и от абиотических условий местообитания (проанализирован комплекс факторов — солёность, температура и прибойность, или волновой режим). Установлены закономерности распределения метаболитов в *A. nodosum* Баренцева моря под воздействием трёх факторов: зоны таллома, фазы развития и местообитания. Зона таллома оказывала значительное влияние на аллокацию фукоксантина, белков, липидов, углеводов, хлорофилла *c*, хлорофилла *a* и суммы каротиноидов. Местообитание существенно воздействовало на содержание полифенолов, белков и фукоксантина, а также на уровень углеводов и липидов. Фаза размножения водорослей оказала значительное влияние на содержание белков, полифенолов, хлорофилла *c* и липидов.

Ключевые слова: *Ascophyllum nodosum*, биомасса, энергетическая ценность биомассы, белок, углеводы, липиды, пигменты, полифенолы

Бурые водоросли (Phaeophyceae) являются одной из наиболее продуктивных групп морских макрофитов и играют важную роль в прибрежных экосистемах. Их высокая продукция обеспечивает значительный вклад в круговорот веществ и энергии в прибрежных экосистемах,

а также создаёт основу для развития многих морских сообществ. Кроме того, бурые водоросли являются перспективным объектом для промышленного использования как источник биомассы, биологически активных веществ и других продуктов.

В этом контексте особый интерес представляет *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis — вид, который включён в перечень водных биоресурсов, подлежащих промысловому использованию, распоряжением Правительства РФ от 18.11.2017 № 2569-р [2026]. Исследования последних лет демонстрируют его высокую метаболическую активность и способность к синтезу как первичных метаболитов (белки, липиды и углеводы), так и вторичных (в том числе полифенолов и фукоксантина) [Pereira et al., 2020]. Однако таллом бурых водорослей является морфологически и функционально неоднородным и состоит из участков, выполняющих разные физиологические задачи. Пространственное разделение метаболитов по таллому повышает общую эффективность функционирования организма: ресурсы направляются в те зоны, где они наиболее востребованы. Несмотря на накопленные данные о химическом составе *A. nodosum* [Даурцева, 2018; Облучинская, 2024; Obluchinskaya et al., 2024; Pereira et al., 2020], остаётся малоизученным распределение биологически активных соединений по функционально дифференцированным зонам таллома — рецептакулам, отвечающим за функцию размножения, апексам, являющимся зонами активного роста, и остальному таллому, выполняющему опорную функцию, а также осуществляющему фотосинтез и запасание веществ.

Недостаточно сведений и об энергетической ценности различных зон таллома, хотя такие данные востребованы для производственных расчётов, для оценки пищевой и кормовой ценности и для моделирования трофических связей [Горбатенко, 2018].

Особенно слабо изучены в этом контексте арктические популяции, в том числе из Баренцева моря, несмотря на их промышленный потенциал.

Анализ изменений содержания метаболитов (полифенолов и пигментов), связанных с фазами репродукции у макрофитов, имеет ключевое значение для выявления факторов, регулирующих продуктивность морских водорослевых сообществ в течение их вегетационного цикла. Фитохимический состав водорослевого сырья характеризуется высокой изменчивостью, обусловленной как внутренними факторами (стадии развития и репродуктивные фазы), так и внешними условиями (особенности местообитания и сезонность сбора). Бурые водоросли, в частности *A. nodosum*, чутко реагируют на изменения факторов среды, среди которых важную роль играет гидродинамика. Прибойность, или волновой режим, влияет на их биохимический состав, морфологию и устойчивость, часто оказывая более значимое воздействие, чем температура или солёность.

Практическая ценность исследования связана с возможностью оптимизации промышленного использования *A. nodosum*. Крайне важно изучить возрастные особенности растений, поскольку основной промышленный интерес представляют особи старше 4–5 лет, на которые приходится главная репродуктивная нагрузка [Шошина, 1998; Шошина, Капков, 2014]. Длина таких особей сопоставима с расстоянием, на котором срезают водоросли при их промышленном сборе (около 30 см от подошвы) [Case Studies, 1987].

Таким образом, результаты комплексного изучения *A. nodosum* открывают перспективы развития биотехнологических производств и рационального использования морских ресурсов.

Цель исследования — провести сравнительный анализ химического состава различных функционально дифференцированных зон таллома *Ascophyllum nodosum* (рецептакулы, апексы и таллом без апикальной зоны) и изучить распределение биомассы и её энергетической ценности на примере образцов из губы Завалишина и губы Корабельная (губа Териберская Баренцева моря).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования являлись бурые водоросли *A. nodosum*, которые произрастают в двух губах Баренцева моря, расположенных близко друг к другу, но различающихся по гидрологическим условиям, — в губе Завалишина и губе Корабельная. По нашим данным, на изученных участках литорали *A. nodosum* формирует самостоятельные заросли с проективным покрытием 80–100 % и талломы достигают наибольшей длины. На других участках губы Териберская этот вид встречается отдельными группами в составе фукусовых сообществ литорали; длина водоросли, как правило, составляет около 30 см, а биомасса — $0,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$.

Губа Завалишина вдаётся в южный берег восточного района внешней части губы Териберская и характеризуется наличием каменистого берега с преобладанием скруглённых валунов. Степень прибойности мы оценивали по совокупности признаков — по степени открытости акватории, экспозиции берега к преобладающим ветрам и высоте прибойных волн. Литораль относительно открыта для воздействия волн, однако здесь, в отличие от участков полностью открытого побережья Баренцева моря, которые подвержены воздействию штормовых волн с большой разгонной акваторией, интенсивность прибойных процессов несколько ниже за счёт расположения и конфигурации губы, что позволяет отнести участок к зоне умеренной прибойности (табл. 1). Глубины в средней части губы достигают 15 м, а средняя амплитуда приливов в акватории составляет около 4 м, что способствует регулярному обновлению воды и поддержанию динамичного гидрологического режима. В губе Корабельная, расположенной во внутренней части губы Териберская, бурые водоросли были собраны на обращённой к берегу части небольшого островка, находящегося недалеко от основного песчаного берега. Эта зона достаточно хорошо защищена от прямого воздействия открытого моря, что определяет её слабую прибойность (см. табл. 1). Глубины в центральной части губы Корабельная составляют около 7–8 м, что также способствует снижению волнового воздействия на литораль.

Таблица 1. Абиотические характеристики мест сбора бурых водорослей

Table 1. Abiotic characteristics of the brown alga sampling sites

Время сбора	Место сбора	Солёность, ‰	Температура, °C	Прибойность
Сентябрь 2023 г.	Губа Завалишина	$20,2 \pm 0,2$	$+11,8 \pm 0,1$	Умеренная
	Губа Корабельная	$33,8 \pm 0,1$	$+11,8 \pm 0,2$	Слабая
Июнь 2024 г.	Губа Завалишина	$8,1 \pm 0,1$	$+6,9 \pm 0,1$	Умеренная
	Губа Корабельная	$13,0 \pm 0,1$	$+6,9 \pm 0,1$	Слабая
Июль 2024 г.	Губа Завалишина	$27,2 \pm 0,2$	$+12,0 \pm 0,2$	Умеренная
	Губа Корабельная	$32,1 \pm 0,2$	$+10,0 \pm 0,1$	Слабая

В момент сбора проб определяли температуру и солёность. По данным наших измерений, солёность в губе Завалишина была ниже, чем в губе Корабельная, а температура воды значительно не различалась в период работ (табл. 1).

Материал собирали в периоды начала цикла размножения водорослей (сентябрь 2023 г.), его пика (июнь 2024 г.) и окончания (июль 2024 г.) в соответствии с методикой гидробиологических работ [Изучение экосистем, 2005]. Водоросли собирали в период отлива. Солёность определяли рефрактометрическим солемером (RHS-10ATC, Китай), температуру — ртутным термометром (ТЛ-4, Россия). Прибойность литорали оценивали визуально по шкале Гурьяновой с соавторами [Изучение экосистем, 2005].

В поясе *A. nodosum* закладывали площадки $0,25 \text{ м}^2$ ($50 \times 50 \text{ см}$). Все прикреплённые водоросли в пределах каждой площадки выкашивали. Биомассу (сырую, натурную массу растений, $\text{кг} \cdot \text{м}^{-2}$) определяли сразу после срезания *A. nodosum* взвешиванием (электронные весы WH-A08)

с точностью до 0,005 кг. Зелёные части растения после срезания очень быстро теряют влагу, и взвешивание, проведённое в разные, хотя и близкие сроки, даёт различные результаты. Именно поэтому мы выполнили сравнение биомассы только что срезанных водорослей и камеральной биомассы, то есть суммы индивидуальных биомасс очищенных от эпифитов талломов, которые были доставлены в лабораторию. Кроме индивидуальной биомассы и сырой камеральной биомассы ($\text{кг} \cdot \text{м}^{-2}$), после доставки в лабораторию определяли количество особей для расчёта плотности поселений ($\text{экз.} \cdot \text{м}^{-2}$). Далее от талломов отделяли рецептакулы и апексы, а после взвешивали все части по отдельности на лабораторных весах ВЛТЭ-210 («Госметр», Россия) с точностью до 0,001 г для определения вклада биомассы каждой части в общую биомассу в процентах (%). Затем образцы замораживали и хранили при температуре -18°C (морозильный ларь Derby F30B) для последующего анализа химического состава.

Продукционные характеристики оценивали по сырой и сухой биомассе водорослей в летне-осенний период, по энергетическому эквиваленту биомассы и по биохимическому составу функционально дифференцированных зон таллома.

Среднюю пробу для биохимического анализа отбирали методом квартования (ГОСТ 12536-79).

Экстракцию пигментов проводили 70%-ным ацетоном по модифицированной нами методике, описанной ранее [Даурцева, 2018; Connan, 2015]. Содержание пигментов в экстрактах определяли спектрофотометрически. Спектры получали на спектрофотометре Nicolet Evolution 500 (Spectronic Unicam) в четырёхкратной повторности. Содержание хлорофилла *a* и *c*, фукоксантина и суммы каротиноидов определяли согласно литературе [Connan, 2015; Vilg et al., 2015; Wang et al., 2018].

Общую сумму липидов устанавливали после полного извлечения липидных фракций экстрагентами различной полярности с последующим определением суммарной фракции гравиметрическим методом [Методы определения продукции, 1968].

Белок определяли методом Лоури с применением реактива Фолина, предварительно удалив пигменты [Методы физиолого-биохимического исследования, 1975; Промысловые, 1998; Lowry et al., 1951].

Для анализа общего содержания нейтральных углеводов использовали фенол-серноокислотный метод [DuBois et al., 1956].

Общую сумму полифенолов определяли спектрофотометрически при 750 нм с применением реагента Фолина — Чокалтеу по общепринятым методикам [Ford et al., 2019; Van Alstyne, 1995]. В качестве стандарта использовали флороглюцин (Sigma-Aldrich, Германия). Содержание полифенолов выражали в эквиваленте флороглюцина в $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ от абсолютно сухой массы водорослей (далее — а. с. м.).

Метод определения общей золы основан на установлении массы золы в водоросли после сжигания органических веществ в навеске [ГОСТ 26185-84, 2018].

Энергетическую ценность водорослей ($\text{ккал} \cdot \text{г}^{-1}$) вычисляли по формуле с учётом общепринятых значений удельной калорийности белков (Б), липидов (Л) и углеводов (У) [Методы определения продукции, 1968]: $(5,65 \text{ Б} + 4,10 \text{ У} + 9,45 \text{ Л}) / 100$.

Энергетический эквивалент биомассы определяли на основе полученных данных по биомассе и энергетической ценности с учётом влажности ($\text{ккал} \cdot \text{м}^{-2}$).

Все измерения проведены в трёхкратной повторности. Результаты выражены в $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ а. с. м.

Для статистического анализа применяли программное обеспечение Statistica и IBM SPSS Statistics. Для расчётов и построения графиков использовали MS Office Excel. Во всех случаях для обработки данных применяли описательную статистику. Проверку на соответствие нормальному распределению проводили с использованием критерия Шапиро — Уилка (Shapiro–Wilk

W test). Для выборок с признаками нормального распределения применяли однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). При выявлении статистически значимого влияния фактора проводили парные сравнения методом Тьюки (Tukey's HSD test). В случаях нарушения нормальности данных использовали непараметрические тесты: Wilcoxon signed-rank test — для парных (связанных) измерений, Kruskal–Wallis test — для несвязанных групп (с последующим применением Mann–Whitney U test для парных сравнений). Для оценки влияния нескольких факторов, таких как местообитание, зона таллома и фаза размножения водорослей, на распределение метаболитов проводили многофакторный дисперсионный анализ (MANOVA). Статистически значимыми считались различия при $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты определения биомассы *A. nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (Баренцево море) представлены в табл. 2. Установлено, что сырая биомасса свежих водорослей в губе Завалишина выше камеральной в 1,04–1,08 раза ($p = 0,03$, Wilcoxon signed-rank test), а в губе Корабельная — в 1,06–1,15 раза ($p = 0,01$, Wilcoxon signed-rank test). Несмотря на то, что уровень влажности водорослей на литорали различается, динамика расчётной биомассы сухого вещества не отличается от динамики сырой биомассы.

Таблица 2. Результаты определения биомассы *Ascophyllum nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (губа Териберская Баренцева моря)

Table 2. Results of determination of *Ascophyllum nodosum* biomass in Zavalishin Bay and Korabelnaya Bay (Teriberskaya Bay of the Barents Sea)

Показатель	Губа Завалишина			Губа Корабельная		
	Сентябрь 2023 г.	Июнь 2024 г.	Июль 2024 г.	Сентябрь 2023 г.	Июнь 2024 г.	Июль 2024 г.
Биомасса сырая (натурная), кг·м ⁻²	15,91 ↓ ± 0,58	25,03 ↑ ± 0,24	23,28 ± 0,80	14,88 ± 0,47	25,96 ↑ ± 0,69	14,13 ↓ ± 0,23
Биомасса сырая (камеральная), кг·м ⁻²	14,78 ↓ ± 0,53	23,77 ↑ ± 0,45	21,76 ± 0,75	13,91 ± 0,45	23,04 ↑ ± 0,69	13,27 ↓ ± 0,20
Биомасса сухого вещества, кг·м ⁻²	4,86 ↓ ± 0,17	13,53 ↑ ± 0,26	8,56 ± 0,29	8,29 ± 0,26	12,87 ↑ ± 0,39	4,55 ↓ ± 0,70
Плотность поселения (численность), экз.·м ⁻²	8288 ↑ ± 166	4486 ± 209	4150 ↓ ± 165	2673 ± 96	2877 ↑ ± 47	1046 ↓ ± 14
Влажность средняя, %	67,13 ↑ ± 0,55	54,07 ↓ ± 0,82	60,66 ± 0,52	67,36 ± 0,70	78,58 ↑ ± 0,74	65,68 ↓ ± 0,56

Примечание: ↓ — минимальные значения в строке; ↑ — максимальные значения в строке.

Note: ↓ are the minimum values in the row; ↑ are the maximum values in the row.

Диапазон значений сырой биомассы *A. nodosum* на литорали губы Завалишина — от 15,91 до 25,03 кг·м⁻². Максимум, 25,03 кг·м⁻², зарегистрирован в июне. Пик сырой биомассы образцов водорослей в губе Корабельная, 25,96 кг·м⁻², также приходится на июнь. В июле значение было минимальным — 14,13 кг·м⁻². При этом у образцов из губы Корабельная характер изменений плотности поселения соответствует динамике биомассы, а для губы Завалишина максимальная плотность поселения отмечена в сентябре, когда биомасса невысока. Наименьшая биомасса сухого вещества водорослей выявлена в губе Завалишина в сентябре (4,86 кг·м⁻²) и в губе Корабельная в июле (4,55 кг·м⁻²). Биомасса сухого вещества образцов в обеих акваториях была максимальной в июне — в период, когда водоросли находятся в фазе максимального развития рецептакулов.

Водоросли из губы Завалишина характеризуются более высокой плотностью поселения на протяжении всего периода наблюдений. Пик приходится на сентябрь и составляет 8288 экз. $\cdot$ м⁻². У образцов из губы Корабельная значения существенно ниже — 1046–2877 экз. $\cdot$ м⁻².

Для определения соотношения функционально дифференцированных зон таллома *A. nodosum* (апексов и рецептакулов относительно остального таллома) из губы Завалишина и губы Корабельная были отобраны растения старше четырёх лет. После разделения таллома была установлена масса каждой зоны и среднее процентное соотношение вегетативных и генеративных зон таллома. Результаты определения аллокационного спектра представлены на рис. 1.

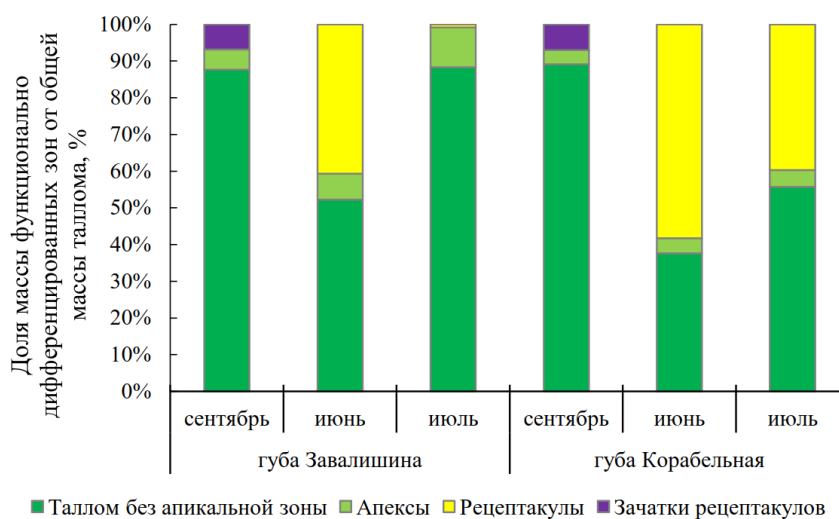


Рис. 1. Аллокационный спектр динамики биомассы вегетативно-генеративного таллома *Ascophyllum nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (губа Териберская Баренцева моря)

Fig. 1. Allocation spectrum of the biomass dynamics for *Ascophyllum nodosum* vegetative-generative thallus in Zavalishin Bay and Korabelnaya Bay (Teriberskaya Bay of the Barents Sea)

Определение аллокационного спектра биомассы вегетативно-генеративного таллома *A. nodosum* показывает, что на зону таллома приходится 37–89 % общей биомассы, на апикальную зону — 3–7 %, на генеративную зону — 7–58 %. В июне генеративная часть была представлена зрелыми рецептакулами и вносила существенный вклад в общую биомассу талломов: её доля составила 41 % от общей массы талломов бурых водорослей из губы Завалишина и 58 % от общей массы талломов из губы Корабельная.

В табл. 3 представлены сведения о содержании первичных метаболитов — белков, липидов и углеводов — в функционально дифференцированных зонах таллома *A. nodosum*. На основе этих данных была рассчитана энергетическая ценность (энергоёмкость) каждой зоны в ккал $\cdot$ г⁻¹.

Содержание белка в образцах водорослей варьировало от 20,55 до 79,41 мг $\cdot$ г⁻¹ а. с. м. В среднем водоросли из губы Завалишина характеризовались более высокими значениями, чем водоросли из губы Корабельная, причём количество белка в сентябре во всех частях таллома достигло максимума — 60,73–79,41 мг $\cdot$ г⁻¹ а. с. м. Рецептакулы содержали больше белка в сентябре, чем в июне и июле.

Общее количество липидов в разных частях таллома аскофиллума варьировало от 5,19 до 31,30 мг $\cdot$ г⁻¹ а. с. м. Рецептакулы в среднем содержали больше липидов, чем другие зоны таллома, причём особенно существенными и статистически достоверными ($p = 0,01$, Tukey's HSD test)

были различия в июне в губе Завалишина (в 2,5–4 раза) и в июле в губе Корабельная (в 2,8–4 раза). При сравнении апексов и таллома без апикальной зоны отмечено, что количество липидов в апексах было в 1,4 раза больше ($p = 0,001$, Tukey's HSD test).

Углеводы преобладали в составе исследуемых образцов (см. табл. 3). Таллом без апикальной зоны содержал большее их количество ($487,7\text{--}773,9 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ а. с. м.), чем другие зоны ($354,4\text{--}618,5 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ а. с. м.). В сентябре и июне в апексах углеводов было меньше, чем в рецептакулах; в июле зафиксировано противоположное распределение.

Диапазоны значений энергетической ценности *A. nodosum*, рассчитанные по данным о содержании белков, липидов и углеводов в разных частях таллома, были следующими: $1,91\text{--}3,13 \text{ ккал}\cdot\text{г}^{-1}$ для рецептакулов, $1,86\text{--}2,67 \text{ ккал}\cdot\text{г}^{-1}$ для апексов и $2,17\text{--}3,41 \text{ ккал}\cdot\text{г}^{-1}$ для талломов.

Таблица 3. Содержание белков, липидов и углеводов и энергетическая ценность функционально дифференцированных зон таллома *Ascophyllum nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (губа Териберская Баренцева моря)

Table 3. Content of proteins, lipids, and carbohydrates, and energy value of functionally differentiated thallus zones of *Ascophyllum nodosum* in Zavalishin Bay and Korabelnaya Bay (Teriberskaya Bay of the Barents Sea)

Показатель	Функционально дифференцированная зона таллома	Губа Завалишина			Губа Корабельная		
		Сентябрь 2023 г.	Июнь 2024 г.	Июль 2024 г.	Сентябрь 2023 г.	Июнь 2024 г.	Июль 2024 г.
Белки, $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$ а. с. м.	Рецептакулы	79,41 $\uparrow \pm 0,93$	45,64 $\downarrow \pm 0,17$	53,48 $\pm 0,01$	55,95 $\uparrow \pm 0,01$	44,75 $\pm 0,02$	35,60 $\downarrow \pm 0,06$
	Апексы	60,73 $\uparrow \pm 0,35$	40,77 $\downarrow \pm 0,14$	46,28 $\pm 0,05$	23,33 $\downarrow \pm 0,02$	41,44 $\uparrow \pm 0,12$	24,93 $\pm 0,88$
	Талломы без апикальной зоны	76,39 $\uparrow \pm 0,39$	29,03 $\downarrow \pm 0,26$	49,59 $\pm 0,03$	21,81 $\pm 0,05$	21,95 $\uparrow \pm 0,08$	20,55 $\downarrow \pm 0,44$
Липиды, $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$ а. с. м.	Рецептакулы	15,82 $\downarrow \pm 0,02$	24,66 $\uparrow \pm 0,13$	16,58 $\pm 0,03$	8,59 $\downarrow \pm 0,03$	20,62 $\pm 0,06$	31,30 $\uparrow \pm 0,21$
	Апексы	15,90 $\uparrow \pm 0,01$	10,35 $\downarrow \pm 0,06$	15,26 $\pm 0,01$	8,35 $\downarrow \pm 0,02$	8,39 $\downarrow \pm 0,02$	10,99 $\uparrow \pm 0,05$
	Талломы без апикальной зоны	13,21 $\uparrow \pm 0,01$	8,09 $\downarrow \pm 0,07$	11,91 $\pm 0,01$	5,37 $\pm 0,01$	5,19 $\downarrow \pm 0,09$	7,81 $\uparrow \pm 0,07$
Углеводы, $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$ а. с. м.	Рецептакулы	618,51 $\uparrow \pm 0,28$	504,42 $\pm 0,70$	354,46 $\downarrow \pm 0,35$	526,5 $\uparrow \pm 0,25$	434,3 $\pm 0,47$	486,1 $\downarrow \pm 0,90$
	Апексы	521,93 $\pm 0,42$	434,2 $\downarrow \pm 0,67$	552,15 $\uparrow \pm 0,35$	403,17 $\pm 0,10$	389,1 $\downarrow \pm 0,07$	565,9 $\uparrow \pm 0,62$
	Талломы без апикальной зоны	623,86 $\pm 0,76$	773,9 $\uparrow \pm 0,81$	557,34 $\downarrow \pm 0,15$	487,7 $\downarrow \pm 0,25$	530,72 $\pm 0,83$	591,5 $\uparrow \pm 0,32$
Энергетическая ценность, $\text{ккал}\cdot\text{г}^{-1}$ а. с. м.	Рецептакулы	3,13 $\uparrow \pm 0,03$	2,56 $\pm 0,05$	1,91 $\downarrow \pm 0,06$	2,56 $\uparrow \pm 0,04$	2,23 $\downarrow \pm 0,02$	2,49 $\pm 0,05$
	Апексы	2,63 $\uparrow \pm 0,03$	2,11 $\downarrow \pm 0,02$	2,67 $\uparrow \pm 0,01$	1,86 $\downarrow \pm 0,04$	1,91 $\pm 0,01$	2,56 $\uparrow \pm 0,01$
	Талломы без апикальной зоны	3,11 $\pm 0,05$	3,41 $\uparrow \pm 0,01$	2,68 $\downarrow \pm 0,01$	2,17 $\downarrow \pm 0,02$	2,35 $\pm 0,02$	2,62 $\uparrow \pm 0,01$

Примечание: $\downarrow$ — минимальные значения в строке; $\uparrow$ — максимальные значения в строке.

Note: $\downarrow$ are the minimum values in the row; $\uparrow$ are the maximum values in the row.

Для расчёта энергетического эквивалента биомассы сухого вещества мы анализировали соотношения разных зон талломов (см. рис. 1) у наиболее репрезентативных экземпляров *A. nodosum*, составляющих основную долю биомассы популяции (табл. 4, рис. 2). Кроме того, при определении продукционных характеристик водорослей мы учли содержание общей зольности (табл. 4).

Таблица 4. Энергетический эквивалент биомассы и зольность цельных талломов *Ascophyllum nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (губа Териберская Баренцева моря)

Table 4. Energy equivalent of biomass and ash content of whole thalli of *Ascophyllum nodosum* in Zavalishin Bay and Korabelnaya Bay (Teriberskaya Bay of the Barents Sea)

Показатель	Губа Завалишина			Губа Корабельная		
	Сентябрь 2023 г.	Июнь 2024 г.	Июль 2024 г.	Сентябрь 2023 г.	Июнь 2024 г.	Июль 2024 г.
Энергетический эквивалент биомассы сухого вещества, ккал·м ⁻²	71,77 ↓ ± 0,23	281,06 ↑ ± 0,24	186,29 ± 0,54	83,85 ± 0,37	175,22 ↑ ± 0,54	81,17 ↓ ± 0,46
Зола, %	17,38 ± 0,02	15,4 ↓ ± 0,01	17,49 ↑ ± 0,02	17,62 ↓ ± 0,03	21,06 ↑ ± 0,01	20,88 ± 0,02

Примечание: ↓ — минимальные значения в строке; ↑ — максимальные значения в строке.

Note: ↓ are the minimum values in the row; ↑ are the maximum values in the row.

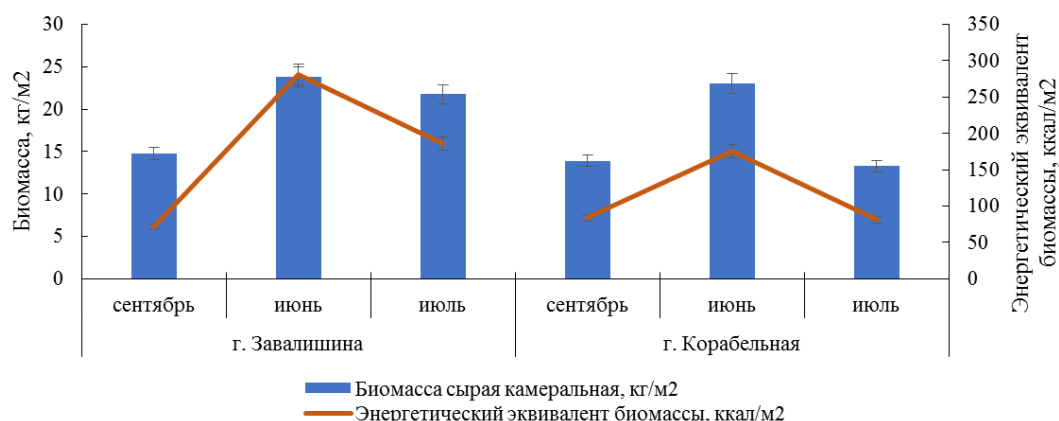


Рис. 2. Динамика биомассы и энергетического эквивалента биомассы *Ascophyllum nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (губа Териберская Баренцева моря)

Fig. 2. Dynamics of biomass and energy equivalent of biomass for *Ascophyllum nodosum* in Zavalishin Bay and Korabelnaya Bay (Teriberskaya Bay of the Barents Sea)

Содержание золы в бурых водорослях из губы Завалишина варьировало в диапазоне 15,40–17,49 %, в образцах из губы Корабельная — в диапазоне 17,62–21,06 % ($p = 0,05$, Kruskal–Wallis test).

В ходе работы нами установлены различия в накоплении некоторых вторичных метаболитов (полифенолов и пигментов) между разными зонами таллома. Диапазон содержания полифенолов (рис. 3) в разных частях таллома — от 15,1 до 55,8 мг·г⁻¹ а. с. м. Для полифенолов не выявлено закономерностей распределения в разных частях таллома, однако в целом для *A. nodosum* из губы Завалишина характерно более высокое содержание полифенолов, чем для образцов из губы Корабельная. Это было особенно заметно в сентябре: содержание полифенолов оказалось в среднем выше в 2,4 раза ($p = 0,02$, Kruskal–Wallis test).

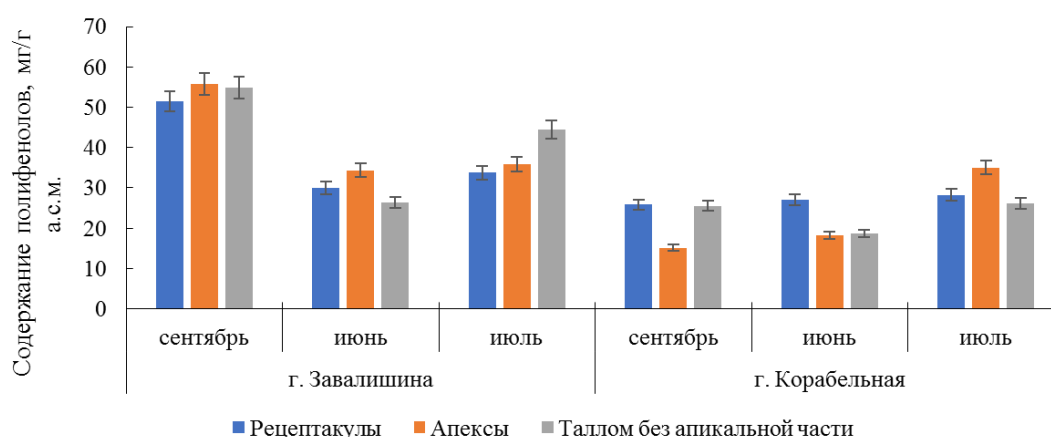


Рис. 3. Содержание общей суммы полифенолов в функционально дифференцированных зонах таллома *Ascophyllum nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (губа Териберская Баренцева моря), $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ а. с. м.

Fig. 3. Content of total polyphenols in functionally differentiated thallus zones of *Ascophyllum nodosum* in Zavalishin Bay and Korabelnaya Bay (Teriberskaya Bay of the Barents Sea), $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ dry weight

Что касается пигментного состава, то мы определили в бурой водоросли хлорофилл *a* и *c*, общую сумму каротиноидов и отдельно фукоксантин (табл. 5).

Содержание хлорофилла *a* в *A. nodosum* варьировало от $0,24$ до $1,85 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ а. с. м., хлорофилла *c* — от $0,03$ до $0,40 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ а. с. м., каротиноидов — от $0,32$ до $0,76 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ а. с. м., фукоксантина — от $0,26$ до $0,64 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ а. с. м. В зрелых рецептакулах было значительно больше хлорофилла *c* и фукоксантина, чем в других частях водорослей. Содержание хлорофилла *a* было максимальным в зачатках рецептакулов и в развивающихся апексах. Сумма каротиноидов в талломе была меньше, чем в апексах и рецептакулах. Фукоксантина было больше в бурых водорослях из губы Завалишина, чем в образцах из губы Корабельная, в среднем в 1,3 раза ($p = 0,012$, Mann–Whitney *U* test).

С целью оценки влияния трёх факторов на распределение метаболитов в талломе *A. nodosum* проведён многофакторный дисперсионный анализ (MANOVA) (см. приложения 1–4: <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/525>). Такой фактор, как местообитание (две губы Баренцева моря — губа Завалишина и губа Корабельная), использован как совокупный ранговый показатель абиотических условий (солёность и прибойность).

Выявлено, что зона таллома как фактор оказала существенное влияние (21,95–61,96 %) на распределение всех исследованных метаболитов, за исключением полифенолов. Фаза размножения в наибольшей степени повлияло на содержание белков (58,42 %), полифенолов (44,89 %), хлорофилла *c* (25,67 %) и липидов (16,90 %). Местообитание как совокупный абиотический фактор было наиболее значимым для содержания полифенолов (84,11 %), белков (78,12 %) и фукоксантина (59,52 %); также оно оказывало достоверное влияние на распределение углеводов (26,02 %) и липидов (25,70 %).

Анализ взаимодействий между факторами показал наличие комбинированного влияния зоны таллома и фазы размножения на уровни липидов (43,88 %), белков (28,76 %), углеводов (27,40 %) и хлорофилла *c* (26,00 %). Совместное воздействие зоны таллома и местообитания было значимым для фукоксантина (28,93 %) и белков (26,44 %). Влияние фазы размножения и местообитания оказалось достоверным для полифенолов (55,31 %), белков (51,09 %) и липидов (21,83 %). Наконец, взаимодействие всех трёх факторов было статистически значимым только в случае с содержанием полифенолов (29,88 %).

Таблица 5. Содержание фотосинтетических пигментов в функционально дифференцированных зонах таллома *Ascophyllum nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (губа Териберская Баренцева моря)**Table 5.** Content of photosynthetic pigments in functionally differentiated thallus zones of *Ascophyllum nodosum* in Zavalishin Bay and Korabelnaya Bay (Teriberskaya Bay of the Barents Sea)

Пигмент	Функционально дифференцированная зона таллома	Губа Завалишина			Губа Корабельная		
		Сентябрь 2023 г.	Июнь 2024 г.	Июль 2024 г.	Сентябрь 2023 г.	Июнь 2024 г.	Июль 2024 г.
Хлорофилл <i>a</i> , мг·г ⁻¹ а. с. м.	Рецептакулы	1,08 ↑ ± 0,04	0,97 ± 0,05	0,24 ↓ ± 0,02	0,72 ± 0,01	1,25 ↑ ± 0,04	0,32 ↓ ± 0,03
	Апексы	0,82 ↓ ± 0,00	1,76 ↑ ± 0,03	1,02 ± 0,02	1,25 ± 0,01	1,85 ↑ ± 0,04	1,17 ↓ ± 0,01
	Талломы без апикальной зоны	0,81 ± 0,01	0,88 ↑ ± 0,23	1,20 ↓ ± 0,00	0,69 ↓ ± 0,00	1,23 ↑ ± 0,01	1,08 ± 0,07
Хлорофилл <i>c</i> , мг·г ⁻¹ а. с. м.	Рецептакулы	0,05 ↓ ± 0,00	0,40 ↑ ± 0,08	0,12 ± 0,01	0,06 ↓ ± 0,00	0,22 ↑ ± 0,05	0,17 ± 0,03
	Апексы	0,04 ↓ ± 0,02	0,08 ± 0,03	0,09 ↑ ± 0,00	0,05 ↓ ± 0,00	0,05 ↓ ± 0,01	0,10 ↑ ± 0,03
	Талломы без апикальной зоны	0,03 ↓ ± 0,01	0,04 ± 0,01	0,06 ↑ ± 0,01	0,04 ↓ ± 0,00	0,04 ↓ ± 0,01	0,05 ↑ ± 0,01
Сумма каротиноидов, мг·г ⁻¹ а. с. м.	Рецептакулы	0,70 ↑ ± 0,02	0,67 ± 0,09	0,39 ↓ ± 0,01	0,36 ± 0,01	0,59 ↑ ± 0,04	0,32 ↓ ± 0,07
	Апексы	0,52 ± 0,02	0,76 ↑ ± 0,12	0,38 ↓ ± 0,01	0,57 ± 0,00	0,73 ↑ ± 0,15	0,46 ↓ ± 0,05
	Талломы без апикальной зоны	0,47 ↑ ± 0,01	0,39 ± 0,06	0,34 ↓ ± 0,01	0,34 ↓ ± 0,01	0,49 ↑ ± 0,01	0,36 ± 0,03
Фукоксантин, мг·г ⁻¹ а. с. м.	Рецептакулы	0,64 ↑ ± 0,00	0,64 ↑ ± 0,10	0,63 ± 0,01	0,32 ↓ ± 0,02	0,48 ↑ ± 0,06	0,39 ± 0,04
	Апексы	0,49 ± 0,03	0,51 ↑ ± 0,01	0,46 ↓ ± 0,01	0,37 ↓ ± 0,02	0,41 ↑ ± 0,07	0,39 ± 0,02
	Талломы без апикальной зоны	0,40 ↑ ± 0,02	0,29 ↓ ± 0,02	0,37 ± 0,01	0,26 ↓ ± 0,02	0,30 ± 0,02	0,31 ↑ ± 0,05

Примечание: ↓ — минимальные значения в строке; ↑ — максимальные значения в строке.

Note: ↓ are the minimum values in the row; ↑ are the maximum values in the row.

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что содержание метаболитов бурых водорослей и их запасы на литорали варьируют в зависимости от экологических условий и физиологических особенностей вида [Чернова, 2015; Bogolitsyn et al., 2023]. Для каждой популяции вида в зависимости от местообитания период максимального накопления биологически активных метаболитов и период максимальной энергоёмкости (когда биомасса обладает большим энергетическим потенциалом) могут не совпадать [Биомасса как источник энергии, 1985].

Согласно нашим данным по *A. nodosum* из губы Завалишина и губы Корабельная Баренцева моря, пик биомассы совпадает с пиком энергетического эквивалента биомассы сухого вещества водорослей и не совпадает с пиком накопления полифенолов и пигментов. Именно поэтому место и период сбора должны быть выбраны в соответствии с тем, как будет использоваться биомасса.

По литературным данным, бурая водоросль *A. nodosum* образует густые заросли с высокой биомассой в литоральной зоне Северной Атлантики, а также южного побережья Баренцева и Карского морей. На литорали восточного побережья Кольского залива на каменистых россыпях полуоткрытых берегов биомасса вида достигает $69 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$, а в защищённых местах — $42 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$. На открытых валунных побережьях показатель ниже — около $60 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$. Биомасса в Белом море варьирует от $27,6$ до $43,2 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$, а в Кандалакшском заливе — от 24 до $34 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$. В Онежском заливе значения могут достигать $52\text{--}60 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$, но чаще остаются в пределах $30\text{--}35 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$. В северной части Кольского залива Баренцева моря биомасса ниже — до $4,2 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$; при этом общие запасы оценены в $371,4 \text{ т}$ (сырая масса), или 74 т (сухая масса) [Подкорытова, Рощина, 2021]. В работе Н. В. Евсеевой [2015] была определена динамика биомассы *A. nodosum* с мая по сентябрь на литорали к западу от Кольского залива. Минимальное значение зафиксировано в сентябре ($5,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$), а максимальное выявлено в июне ($25 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$).

Отметим, что биомасса *A. nodosum* в 2024 г. существенно возросла по сравнению с таковой в предыдущие годы исследований. По данным, полученным нами ранее, в 2022 г. средняя биомасса в поясе вида в губе Корабельная и губе Завалишина составляла $14,9 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$; в 2023 г. значение в губе Завалишина достигало в среднем $16,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$, а в губе Корабельная — $11,9 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ (по информации С. В. Колбеевой). Существенное увеличение биомассы, зафиксированное в 2024 г., может быть связано с более высокими температурами в июне и июле этого года по сравнению с температурами в эти же месяцы 2022 и 2023 гг. В 2025 г. биомасса оценена в $21,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ в губе Завалишина и $25,2 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ в губе Корабельная. Согласно обобщённым климатическим и океанологическим данным, июнь и особенно июль 2023 и 2024 гг. характеризовались превышением многолетних температурных норм на $1\text{--}2^\circ\text{C}$, что соответствует общему тренду потепления в арктическом секторе Атлантики.

Ранее было показано, что пик биомассы *A. nodosum* в Баренцевом море приходится на июнь — июль; после сброса водорослью рецептакулов значение существенно уменьшается (на $15\text{--}50\%$) [Евсеева, 2015; Капков, Шошина, 2021; Шошина, Капков, 2014]. Это связано с тем, что доля массы всех рецептакулов к общей массе таллома у аскофиллума составляет в среднем $10\text{--}30\%$ [Евсеева, 2023; Кузнецов, 1960]. Однако показатель может сильно варьировать в зависимости от местообитания, фазы зрелости рецептакулов и возраста растений. Вероятно, пик биомассы в начале лета обусловлен как интенсивным вегетативным ростом, так и максимальным развитием генеративной зоны, представленной зрелыми рецептакулами, доля которых в июне достигает 40% в губе Завалишина и 58% в губе Корабельная. Пространственная вариабельность доли массы рецептакулов в июле (1% в губе Завалишина и 39% в губе Корабельная) свидетельствует о влиянии локальных факторов среды на репродуктивную фазу бурых водорослей. В сентябре доля массы зачатков рецептакулов уменьшается в обеих губах до 7% , что связано с начальной стадией формирования генеративных структур перед очередным репродуктивным циклом.

Оценка биомассы водорослей *A. nodosum* в губе Корабельная и губе Завалишина в данной работе выявила сходный характер изменений: значения биомассы были максимальными в период фертильности, соответствующий летним месяцам. Вместе с тем в губе Завалишина биомасса характеризовалась более высоким энергетическим эквивалентом и меньшей зольностью, что свидетельствует о локальной вариабельности продукционных показателей вида, в том числе под воздействием комплекса различающихся абиотических факторов (прибойность, солёность и температура).

Проведённая оценка энергетической ценности различных зон таллома *A. nodosum* из двух районов позволила выявить как общие тренды, так и различия, обусловленные локальными условиями. На основе данных табл. 3 и 4 можно сделать вывод о том, что направления изменений биомассы и энергетического эквивалента биомассы сухого вещества совпадают (см. рис. 2).

Содержание белков, липидов и углеводов в разных функциональных зонах таллома аскофиллума варьировало в зависимости от места и времени его сбора.

Наши исследования позволили установить, что таллом без апикальной зоны содержит в 1,3 раза больше углеводов, чем другие функциональные зоны, во все периоды. Кроме того, в июне и июле в апексах общее содержание сахаров меньше, чем в рецептакулах. В сентябре, наоборот, в апексах углеводов становится больше, чем в зачатках рецептакулов. Повышение содержания общих углеводов в апексах ближе к осеннему периоду согласуется с данными о распределении маннита (одного из основных углеводов в бурых водорослях) в различных частях таллома *Fucus vesiculosus*, полученными М. П. Клиндух [2018].

Изменение количества углеводов в водорослях может быть обусловлено видом растения, фазой размножения и средой обитания [Облучинская, 2024]. По данным многофакторного анализа, на содержание углеводов оказали влияние зона таллома, местообитание, а также взаимодействие двух факторов — зоны таллома и фазы размножения. Нами замечено, что в зрелых рецептакулах углеводов меньше, чем в зачаточных; такая же закономерность характерна для количества белка в рецептакулах.

Бурые морские водоросли обычно содержат от 3 до 15 % а. с. м. белка [O' Brien et al., 2022]. Эти водоросли могут служить источником протеина, не требующим для выращивания ни пахотных земель, ни пресной воды. Однако содержание белка в них нестабильно и зависит от вида, параметров местообитания, сезона и фазы развития таллома [Bogolitsyn et al., 2023].

Данные о более высоком содержании белка в водорослях из губы Завалишина, где прибойность интенсивнее, чем в губе Корабельная, соотносятся с результатами определения общего количества белка у *Laminaria saccharina* (= *Saccharina latissima*), у которой изменчивость этого показателя зависела от подвижности воды [Промысловые, 1998]. Согласно литературным источникам, содержание белка в среднем больше у растений, произрастающих в прибойных условиях, чем у растений из защищённых участков.

Рецептакулы в июне содержали большее количество белка, чем другие части таллома водорослей *A. nodosum*. Полученные данные сопоставимы с результатами, представленными в работе Е. Д. Облучинской [2020], где было показано, что по количеству свободных аминокислот рецептакулы *F. vesiculosus* не уступают апикальным частям растения.

Согласно сведениям о зоноспецифичном распределении метаболитов в талломе фукуса пузырчатого, его центральная зона является основной фотоассимиляционной тканью, а апексы — акцепторной зоной, в которой идут активные биосинтетические процессы. Белки, преобладающие в центральной зоне таллома, связаны преимущественно с фотосинтезом и метаболизмом углеводов, тогда как белки, доминирующие в апикальных (верхушечных) зонах, ассоциированы с метаболизмом нуклеиновых кислот, биосинтезом белковых макромолекул и клеточным дыханием [Лемешева и др., 2019].

Для фукусовых водорослей характерен апикальный рост. Он происходит за счёт деления апикальной меристемы — клеток верхушечной части таллома (ствола, ветвей), имеющей вид трёхгранной усечённой пирамиды. Апикальная меристема содержит центральную апикальную клетку или клетки, расположенные в верхушечной ямке, которая окружена группой активно делящихся меристематических клеток [Камнев, 2023].

В литературе есть данные о корреляции содержания отдельных аминокислот как в разных участках таллома *F. vesiculosus*, так и у молодых водорослей с солёностью морской воды. Наличие такой связи может свидетельствовать об участии этих аминокислот в процессах осморегуляции бурых водорослей [Облучинская, 2020].

В целом образцы из губы Завалишина характеризовались более высоким содержанием белков и липидов, чем образцы из губы Корабельная, за исключением июля, что может быть связано

с различиями в сроках сброса рецептакулов из-за разницы в температуре в этих двух губах в июле (табл. 2).

В пределах одного растения самыми энергетически ценными являются растущие части таллома: калорийность утончённых и более разветвлённых частей водорослей на начальной стадии их развития выше, чем таковая более зрелых, утолщённых талломов [Александров, 2001]. В губе Завалишина и губе Корабельная наибольшую энергетическую ценность имели апексы в июле ($2,56\text{--}2,67\text{ ккал}\cdot\text{г}^{-1}$ а. с. м.) и рецептакулы в сентябре ($2,56\text{--}3,13\text{ ккал}\cdot\text{г}^{-1}$ а. с. м.) (см. табл. 3).

Липиды обычно выделяют из биомассы водорослей в виде липидно-пигментного комплекса [Паршина, 2022]. Пигментный комплекс *A. nodosum* включает хлорофилл *a* и *c*, фукоксантин, ауроксантин, неоксантин, виолоксантин, антераксантин, лютеин, зеаксантин и β -каротин. Однако содержание перечисленных пигментов в *A. nodosum* меньше, чем в других представителях бурых водорослей (*F. vesiculosus* и *Fucus distichus*) [Игнатова и др., 2021; Daurtseva, Obluchinskaya, 2019]. Сезонная динамика и распределение пигментов по таллому были изучены в бурых водорослях *Saccharina* [Герасименко и др., 2015]. Было показано, что характер изменений в содержании липидов и фотосинтетических пигментов в разных зонах таллома имел видовые особенности и зависел от сезона и места сбора водорослей. Анализ пигментов *F. vesiculosus* продемонстрировал, что их количество в вегетативных тканях взрослых растений максимально в базальных участках таллома и минимально в апексах [Тараховская, Маслов, 2010]. Это связано с разной степенью освещённости апикальных и базальных участков: фукусовые водоросли, как правило, образуют плотные заросли, при этом на поверхности оказываются апексы и рецептакулы.

Содержание фотосинтетических пигментов может зависеть не только от интенсивности освещения, но и от процессов, происходящих в самом растении, — от накопления или потребления запасных веществ, роста, репродукции и т. д. Они могут изменять соотношение площади и массы, то есть основу, на которую при анализе рассчитывают содержание пигментов [Макаров, 2010].

Согласно [Ryabushko et al., 2017], повышенные уровни фукоксантина в бурых водорослях *Cystoseira* свидетельствуют о важной роли этого каротиноида в адаптации фотосинтетического аппарата растений к антропогенным изменениям окружающей среды.

В данной работе установлено, что в рецептакулах содержится больше фукоксантина и хлорофилла *c*, чем в вегетативных зонах таллома. Это согласуется с тем, что рецептакулы *A. nodosum* обеспечивают не только формирование гамет, но и накопление пигментов, что может быть связано с их физиологической активностью и с выполнением защитных функций.

При сравнении содержания полифенолов в разных зонах таллома *A. nodosum* из двух губ Баренцева моря нами не было выявлено единой закономерности, что также согласуется с результатами более ранних исследований полифенолов в разных видах бурых водорослей из различных местообитаний [Ткач, Облучинская, 2017]. Некоторыми авторами показано, что содержание полифенолов на протяжении всей фазы фертильности (с апреля по июнь) остаётся невысоким, а максимум приходится на период сброса рецептакулов [Облучинская, Захарова, 2020; Kyung-Tae, 2012]. Для разных морских акваторий сезонные изменения в накоплении полифенолов отличаются. Мы можем в целом отметить, что среднее содержание полифенолов выше в водорослях из губы Завалишина, чем в растениях из губы Корабельная.

Биомассу, энергетическую ценность и зольность важно учитывать при рассмотрении морских водорослей в качестве перспективного сырья для различных отраслей промышленности. Показатели их биомассы и численности в совокупности позволяют судить о структуре популяции и о её роли в биоценозе. Быстрое накопление биомассы бурых водорослей означает высокую скорость поглощения CO_2 из окружающей среды в ходе фотосинтеза (это способствует связыванию углерода), а также формирование значительного сырьевого потенциала для производства биогаза. Высокая зольность указывает на то, что растения богаты минералами (йодом, калием,

кальцием и магнием), что является важным для пищевой промышленности, фармации и производства удобрений и кормов, однако снижает эффективность сжигания при использовании биомассы в биоэнергетике [Биомасса как источник энергии, 1985]. Невысокая энергетическая ценность делает бурые водоросли диетическим продуктом. При этом они менее выгодны как топливо, хотя у них есть преимущества: они быстро растут и не вступают в конкуренцию за пахотные земли. Их главной продукцией является не энергия, а биологически активные метаболиты (полисахариды, полифенолы, фукоксантин и др.).

Таким образом, содержание метаболитов в *A. nodosum* определяется сложным взаимодействием эндогенных факторов, которые связаны с фазой размножения и зоной таллома, и абиотических факторов, отражающих условия среды. Это необходимо учитывать при оценке ресурсного потенциала водорослей и при оптимизации их использования в промышленных целях.

Проблема изучения влияния различных факторов на биохимию бурых водорослей связана со сложностью выделения ведущих экологических параметров, определяющих их физиологическое состояние и химический состав. Для *A. nodosum* установлено [Хайлов и др., 1992], что на биохимические показатели больше влияет прибойность, чем температура и солёность воды. Различия в солёности в исследуемых губах не оказывают существенного воздействия, поскольку её значения находятся в оптимальном для вида диапазоне, тогда как динамика температуры в летний период (в июле) может влиять на сроки сбрасывания рецептакулов. При этом именно прибойность является ключевым фактором, определяющим морфологию талломов и содержание белков, а также доступность кислорода, питательных веществ и степень механического стресса, что напрямую отражается на накоплении метаболитов в водорослях.

Выводы:

1. Анализ биомассы *Ascophyllum nodosum* в двух акваториях Баренцева моря выявил сходный характер изменений: её значения были максимальными в период фертильности (в среднем $25 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$), соответствующий летним месяцам. Вместе с тем в губе Завалишина биомасса бурой водоросли характеризовалась более высоким энергетическим эквивалентом (в 1,4 раза) и меньшей зольностью (в 1,4 раза), чем биомасса в губе Корабельная, что свидетельствует о локальной вариабельности физиологических показателей исследуемого вида.
2. Проведённая оценка различных зон таллома *A. nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (губа Териберская Баренцева моря) позволила установить, что наибольшей энергетической ценностью характеризовались апексы в период размножения (фаза фертильности) (июль, $2,67$ и $2,56 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ соответственно) и рецептакулы в конце вегетативного периода (фаза стерильности) (сентябрь, $3,13$ и $2,56 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$).
3. Потенциал отдельных зон таллома как источников биологически активных метаболитов определяется специфичным распределением соединений. Так, наибольшее количество липидов и фукоксантина содержалось в зрелых рецептакулах, белка — в зачатках рецептакулов и в зрелых рецептакулах летом, углеводов — в средней зоне таллома в июле (для губы Корабельная) и в июне (для губы Завалишина), полифенолов — в апикальной зоне таллома в сентябре (для губы Завалишина) и июле (для губы Корабельная), хлорофилла *a* и каротиноидов — в апексах в июне, хлорофилла *c* — в рецептакулах в июне.
4. Установлены закономерности распределения метаболитов в *A. nodosum* Баренцева моря под воздействием трёх факторов: зоны таллома, фазы развития и местообитания. Зона таллома оказывала значительное влияние на аллокацию фукоксантина, белков, липидов, углеводов, хлорофилла *a*, хлорофилла *c* и суммы каротиноидов. Местообитание существенно воздействовало на содержание полифенолов, белков и фукоксантина, а также на уровень углеводов и липидов. Фаза размножения водорослей оказала значительное влияние на содержание белков, полифенолов, хлорофилла *c* и липидов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Александров Б. Г. Калорийность водорослей-макрофитов Чёрного моря // *Альгология*. 2001. Т. 11, № 2. С. 180–187. [Alexandrov B. G. Calorie content of the Black Sea macroalgae. *Al'gologiya*, 2001, vol. 11, no. 2, pp. 180–187. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/13576>
2. *Биомасса как источник энергии* : пер. с англ. / под ред. С. Соуфера, О. Заборски. Москва : Мир, 1985. 368 с. [*Biomass Conversion Processes for Energy and Fuels* : transl. from Engl. / S. S. Sofer, O. R. Zaborsky (Eds). Moscow : Mir, 1985, 368 p. (in Russ.)]
3. Герасименко Н. И., Логвинов С. В., Бусарова Н. Г. Липиды и фотосинтетические пигменты разных частей таллома водорослей рода *Saccharina* // *Химия растительного сырья*. 2015. № 2. С. 49–57. [Gerasimenko N. I., Logvinov S. V., Busarova N. G. Lipids and photosynthetic pigments of different zones of the thallus of algae of the genus *Saccharina*. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2015, no. 2, pp. 49–57. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.14258/jcprm.201502477>
4. Горбатенко К. М. *Трофодинамика гидробионтов в Охотском море* : дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.10 / РАН, Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО». Владивосток, 2018. 468 с. [Gorbatenko K. M. *Trofodinamika gidrobiontov v Okhotskom more* / RAS, Pacific Branch of "VNIRO". [dissertation]. Vladivostok, 2018, 468 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/jzryzc>
5. ГОСТ 26185-84. *Водоросли морские, травы морские и продукты их переработки. Методы анализа* : межгосударственный стандарт : утверждён и введён в действие постановлением Государственного комитета СССР по стандартам от 07.05.1984 № 1585 : дата введения 1985-01-01 : с изменением № 1 (ИУС 1-2018) / подготовлен Министерством рыбного хозяйства СССР. Москва : Стандартиформ, 2018. 31 с. [GOST 26185-84. *Seaweeds, Sea-grasses and Its Processed Products. Methods of Physical and Chemical Analysis* : mezhgosudarstvennyy standart : utverzhden i vveden v deystviye postanovleniyem Gosudarstvennogo komiteta SSSR po standartam ot 07.05.1984 no. 1585 : data vvedeniya 1985-01-01 : s izmeneniyem no. 1 (IUS 1-2018) / podgotovlen Ministerstvom rybnogo khozyaystva SSSR. Moscow : Standartinform, 2018, 31 p. (in Russ.)]
6. Даурцева А. В. Количественное определение содержания фукоксантина в экстрактах из фукусовых водорослей Баренцева моря методами высокоэффективной жидкостной хроматографии и спектрофотометрии // *Исследования арктических экосистем* : материалы XXXVI конференции молодых учёных ММБИ КНЦ РАН, Мурманск, 17 мая 2018 г. Мурманск : ММБИ, 2018. С. 44–49. [Daurtseva A. V. Kolichestvennoe opredelenie soderzhaniya fukoksantina v ekstraktakh iz fukusovykh vodoroslei Barentseva morya metodami vysokoeffektivnoi zhidkostnoi khromatografii i spektrofotometrii. In: *Issledovaniya arkticheskikh ekosistem* : materialy XXXVI konferentsii molodykh uchenykh MMBI KNTs RAN, Murmansk, 17 maya 2018 g. Murmansk : MMBI, 2018, pp. 44–49. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/xonnwx>
7. Евсеева Н. В. Структура ценопопуляций промысловых фукусовых водорослей на литорали Западного Мурмана // *Труды ВНИРО*. 2015. Т. 154. С. 70–79. [Evseeva N. V. Structure of cenopopulations of commercial *Fucus* algae in the intertidal zone of the Western Murman. *Trudy VNIRO*, 2015, vol. 154, pp. 70–79. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/uadjv>
8. Евсеева Н. В. Характеристика ценопопуляций фукусовых водорослей у о. Попов Белого моря // *Труды ВНИРО*. 2023. Т. 192. С. 26–38. [Evseeva N. V. Characteristics of *Fucus* algae cenopopulations near the Popov Island of the White Sea. *Trudy VNIRO*, 2023, vol. 192, pp. 26–38. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2023-192-26-38>
9. Игнатова Т. А., Рощина А. Н., Подкорытова А. В. Технология экстракции комплекса пигментов из фукусов Белого моря // *Пищевые технологии: исследования, инновации, маркетинг* : сборник трудов по материалам I Международной научно-практической конференции, Керчь, 23–25 сентября 2021 г. Керчь : КГМТУ, 2021. С. 78–83. [Ignatova T. A., Roshchina A. N., Podkorytova A. V. Tekhnologiya ekstraksii kompleksa pigmentov iz fukusov Belogo morya. In: *Pishchevye tekhnologii: issledovaniya, innovatsii, marketing* : sbornik trudov po materialam I Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi

- konferentsii, Kerch, 23–25 sentyabrya 2021 g. Kerch : KGMTU, 2021, pp. 78–83. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/oobbcv>
10. Изучение экосистем рыбохозяйственных водоёмов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки : научно-технические и методические документы. Вып. 3. Методы ландшафтных исследований и оценки запасов донных беспозвоночных и водорослей морской прибрежной зоны / ВНИРО ; авт.-сост.: Е. И. Блинова, О. В. Вилкова, Д. М. Милютин, О. А. Пронина, В. А. Штрик. Москва : Изд-во ВНИРО, 2005. 135 с. [*Izuchenie ekosistem rybokhozyaistvennykh vodoemov, sbor i obrabotka dannykh o vodnykh biologicheskikh resursakh, tekhnika i tekhnologiya ikh dobychi i pererabotki* : nauchno-tekhnicheskie i metodicheskie dokumenty. Iss. 3. *Metody landshaftnykh issledovaniy i otsenki zapasov donnykh bespozvonochnykh i vodoroslei morskoi pribrezhnoi zony* / VNIRO ; avt.-sost.: E. I. Blinova, O. V. Vilkova, D. M. Milyutin, O. A. Pronina, V. A. Shtrik. Moscow : Izd-vo VNIRO, 2005, 135 p. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.13140/rg.2.1.3592.1764>
 11. Камнев А. Н. Возрастная морфофизиология бурых водорослей (на примере представителей фукусовых и ламинариевых). Некоторые взгляды, идеи и итоги прошлого тысячелетия // *Вопросы современной альгологии*. 2023. № 3 (33). С. 7–82. [Kamnev A. N. Age-related morphophysiology of brown algae (using the example of representatives of *Fucus* and *Laminariaceae*). Some views, ideas and results of the last millennium. *Voprosy sovremennoi al'gologii*, 2023, no. 3 (33), pp. 7–82. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.33624/2311-0147-2023-3\(33\)-7-82](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2023-3(33)-7-82)
 12. Капков В. И., Шошина Е. В. Сообщество фукусовых водорослей литорали губы Ярнышная Баренцева моря // *Вестник МГТУ. Труды Мурманского государственного технического университета*. 2021. Т. 24, № 2. С. 149–159. [Kapkov V. I., Shoshina E. V. Intertidal community of furoid seaweeds in the Yarnyshnaya Bay, the Barents Sea. *Vestnik MGTU. Trudy Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2021, vol. 24, no. 2, pp. 149–159. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/lrshju>
 13. Клиндух М. П. Содержание маннита в различных частях таллома *Fucus vesiculosus* Баренцева моря в различные сезоны года // *Вестник МГТУ. Труды Мурманского государственного технического университета*. 2018. Т. 21, № 2. С. 237–244. [Klindukh M. P. Mannitol content in different parts of *Fucus vesiculosus* thallus from the Barents Sea in different seasons. *Vestnik MGTU. Trudy Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2018, vol. 21, no. 2, pp. 237–244. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/xttppn>
 14. Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1960. 322 с. [Kuznetsov V. V. *Beloe more i biologicheskie osobennosti ego flory i fauny*. Moscow ; Leningrad : Izd-vo AN SSSR, 1960, 322 p. (in Russ.)]
 15. Лемешева В. С., Лукашева Е. М., Царев А. А., Кушнарева А. В., Билова Т. Е., Биркемайер К., Илинг К., Зинц А., Фролов А. А., Тараховская Е. Р. Характеристика протеома функционально дифференцированных зон таллома *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae) // *IX Съезд общества физиологов растений России «Физиология растений – основа создания растений будущего» (Казань, 18–24 сентября 2019 г.)* : тезисы докладов. Казань : Издательство Казанского университета, 2019. С. 261. [Lemesheva V. S., Lukasheva E. M., Tsarev A. A., Kushnareva A. V., Bilova T. E., Birkemeyer C., Ihling C., Sinz A., Frolov A. A., Tarakhovskaya E. R. Kharakteristika proteoma funktsional'no differentsirovannykh zon talloma *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae). In: *IX S'ezd obshchestva fiziologov rastenii Rossii "Fiziologiya rastenii – osnova sozdaniya rastenii budushchego" (Kazan, 18–24 sentyabrya 2019 g.)* : tezisy dokladov. Kazan : Izdatel'stvo Kazanskogo universiteta, 2019, pp. 261. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26907/978-5-00130-204-9-2019-261>
 16. Макаров М. В. Адаптация водорослей Баренцева моря к условиям освещения : дис. ... д-ра биол. наук : 25.00.28 / РАН, Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН. Мурманск, 2010. 359 с. [Makarov M. V. *Adaptatsiya vodoroslei Barentseva morya k usloviyam osveshcheniya* / RAS, Murmansk Marine Biological Institute of KSC RAS. [dissertation]. Murmansk, 2010, 359 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/qfippz>
 17. Методы определения продукции водных животных / под ред. Г. Г. Винберга. Минск :

- Высшая школа, 1968. 246 с. [*Metody opredeleniya produktsii vodnykh zhivotnykh* / G. G. Vinberg (Ed.). Minsk : Vysheishaya shkola, 1968, 246 p. (in Russ.)]
18. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике / отв. ред. А. В. Топачевский ; АН УССР, Институт гидробиологии. Киев : Наукова думка, 1975. 248 с. [*Metody fiziologo-biokhimicheskogo issledovaniya vodoroslei v gidrobiologicheskoi praktike* / A. V. Topachevsky (Ed.) ; AN USSR, Institut gidrobiologii. Kyiv : Naukova dumka, 1975, 248 p. (in Russ.)]
 19. Облучинская Е. Д. Каскадные технологии получения лекарственных средств из бурых водорослей Арктики с применением инструментов QbD : дис. ... д-ра фарм. наук : 3.4.1. Мурманск, 2024. 475 с. [Obluchinskaya E. D. *Kaskadnye tekhnologii polucheniya lekarstvennykh sredstv iz burykh vodoroslei Arktiki s primeneniem instrumentov QbD*. [dissertation]. Murmansk, 2024, 475 p. (in Russ.)]
 20. Облучинская Е. Д. Фитохимические и технологические исследования водорослей Баренцева моря // *Труды Кольского научного центра РАН*. 2020. Т. 11, № 4–7. С. 178–198. [Obluchinskaya E. D. Phytochemical and technological study of the Barents Sea algae. *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2020, vol. 11, no. 4–7, pp. 178–198. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.37614/2307-5252.2020.11.4.008>
 21. Облучинская Е. Д., Захарова Л. В. Сравнительное исследование полифенолов бурых водорослей морей Арктики и Северной Атлантики // *Химия растительного сырья*. 2020. № 4. С. 129–137. [Obluchinskaya E. D., Zakharova L. V. Comparative study of polyphenols of brown algae of the Barents Sea and the White Sea, as well as the waters of the North Atlantic. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2020, no. 4, pp. 129–137. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.14258/jcprm.2020047755>
 22. Паршина А. Э. Физико-химические свойства целлюлозного комплекса бурых водорослей : дис. ... канд. хим. наук : 05.21.03 / РАН, Северный (Арктический) федеральный университет. Архангельск, 2022. 163 с. [Parshina A. E. *Fiziko-khimicheskie svoystva tsellyuloznogo kompleksa burykh vodoroslei* / RAS, Northern (Arctic) Federal University. [dissertation]. Arkhangelsk, 2022, 163 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/chtzuo>
 23. Подкорытова А. В., Рощина А. Н. Морские бурые водоросли – перспективный источник БАВ для медицинского, фармацевтического и пищевого применения // *Труды ВНИРО*. 2021. Т. 186. С. 156–172. [Podkorytova A. V., Roshchina A. N. Marine brown algae – perspective source of BAS for medical, pharmaceutical and food use. *Trudy VNIRO*, 2021, vol. 186, pp. 156–172. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/osxxmz>
 24. Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты : Изд-во КНЦ, 1998. 628 с. [*Promyslovye i perspektivnye dlya ispol'zovaniya vodorosli i bespozvonochnye Baretseva i Belogo morei*. Apatity : Izd-vo KNTs, 1998, 628 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/rudqsp>
 25. Распоряжение Правительства РФ от 18.11.2017 № 2569-р (ред. от 10.02.2021) «Об утверждении перечней видов водных биоресурсов, в отношении которых осуществляются промышленное рыболовство и прибрежное рыболовство» // *Закон РФ. Правовая навигационная система* : [сайт], 2026. [Rasporyazhenie Pravitel'stva RF ot 18.11.2017 no. 2569-r (red. ot 10.02.2021) "Ob utverzhdenii perechnei vidov vodnykh bioresursov, v otnoshenii kotorykh osushchestvlyayutsya promyshlennoe rybolovstvo i pribrezhnoe rybolovstvo". In: *Zakon RF. Pravovaya navigatsionnaya sistema* : [site], 2026. (in Russ.)]. URL: <https://www.zakonrf.info/rasporyazhenie-pravitelstvo-rf-2569-r-18112017/> [accessed: 07.03.2026].
 26. Тараховская Е. Р., Маслов Ю. И. Специфика усвоения маннита у *Fucus vesiculosus* L. и *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis (Phaeophyta) // *Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология*. 2010. Вып. 2. С. 75–81. [Tarakhovskaya E. R., Maslov Yu. I. Spetsifika usvoeniya mannita u *Fucus vesiculosus* L. i *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis (Phaeophyta). *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya*, 2010, iss. 2, pp. 75–81. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/mvtgci>
 27. Ткач А. В., Облучинская Е. Д. Стерины и полифенолы фукоидов мурманского побережья Баренцева моря // *Вестник МГТУ. Труды Мурманского государственного технического университета*. 2017. Т. 20, № 2. С. 326–335. [Tkach A. V., Obluchinskaya E. D. Sterols

- and polyphenols of fucoids from the Murmansk coast of the Barents Sea. *Vestnik MGTU. Trudy Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2017, vol. 20, no. 2, pp. 326–335. (in Russ.]. <https://elibrary.ru/zchv1x>
28. Хайлов К. М., Празукин А. В., Ковардаков С. А., Рыгалов В. Е. *Функциональная морфология многоклеточных водорослей*. Киев : Наукова думка, 1992. 280 с. [Khailov K. M., Prazukin A. V., Kovardakov S. A., Rygalov V. E. *Functional Morphology of Marine Multicellular Algae*. Kyiv : Naukova dumka, 1992, 280 p. (in Russ.]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1464>
 29. Чернова А. М. Продукционные исследования в гидробиологии (обзор) // *Труды Института биологии внутренних вод имени И. Д. Папанова РАН*. 2015. № 71 (74). С. 112–127. [Chernova A. M. Productional researches in hydrobotany (review). *Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod imeni I. D. Papanina RAN*, 2015, iss. 71 (74), pp. 112–127. (in Russ.]. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2015-10010>
 30. Шошина Е. В. Фукусовые водоросли // *Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей*. Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 1998. С. 174–187. [Shoshina E. V. Fukusovye vodorosli. In: *Promyslovye i perspektivnye dlya ispol'zovaniya vodorosli i bespozvonochnye Barentseva i Belogo morei*. Apatity : KNTs RAN, 1998, pp. 174–187. (in Russ.)]
 31. Шошина Е. В., Капков В. И. Экологические особенности промысловых фукусовых водорослей мурманского побережья Баренцева моря // *Вестник МГТУ. Труды Мурманского государственного технического университета*. 2014. Т. 17, № 1. С. 180–189. [Shoshina E. V., Kapkov V. I. Ecological features of harvesting fucoid algae of the Murman coast of the Barents Sea. *Vestnik MGTU. Trudy Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2014, vol. 17, no. 1, pp. 180–189. (in Russ.]. <https://elibrary.ru/sbmzip>
 32. Bogolitsyn K., Parshina A., Ivanchenko N., Polomarchuk D. Seasonal variations in the chemical composition of Arctic brown macroalgae. *Algal Research*, 2023, vol. 72, art. 103112 (14 p.). <https://doi.org/10.1016/j.algal.2023.103112>
 33. *Case Studies of Seven Commercial Seaweed Resources* / M. S. Doty, J. F. Caddy, B. Santelices (Eds). Rome : FAO, 1987, 311 p. (FAO Fisheries Technical Paper ; no. 281). <https://www.fao.org/4/x5819e/x5819e00.htm>
 34. Connan S. Spectrophotometric assays of major compounds extracted from algae. In: *Natural Products from Marine Algae. Methods and Protocols* / D. Stengel, S. Connan (Eds). New York, NY : Humana Press, 2015, pp. 75–101. (Methods in Molecular Biology ; vol. 1308). https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2684-8_3
 35. Daurtseva A. V., Obluchinskaya E. D. The stability of pigments in the thalli and extracts of the Barents Sea *Fucus* algae. *Vestnik MGTU. Trudy Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2019, vol. 22, no. 3, pp. 314–321. <https://elibrary.ru/sjavxg>
 36. DuBois M., Gilles K. A., Hamilton J. K., Rebers P. A., Smith F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 1956, vol. 28, iss. 3, pp. 350–356. <https://doi.org/10.1021/ac60111a017>
 37. Ford L., Theodoridou K., Sheldrake G. N., Walsh P. J. A critical review of analytical methods used for the chemical characterization and quantification of phlorotannin compounds in brown seaweeds. *Phytochemical Analysis*, 2019, vol. 30, iss. 6, pp. 587–599. <https://doi.org/10.1002/pca.2851>
 38. Kyung-Tae K. *Seasonal Variation of Seaweed Components and Novel Biological Function of Fucoidan Extracted from Brown Algae in Quebec* : PhD Thesis / Université Laval. Quebec, CA, 2012, 142 p.
 39. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry*, 1951, vol. 193, iss. 1, pp. 265–275. [http://doi.org/10.1016/s0021-9258\(19\)52451-6](http://doi.org/10.1016/s0021-9258(19)52451-6)
 40. O' Brien R., Hayes M., Sheldrake G., Tiwari B., Walsh P. Macroalgal proteins: A review. *Foods*, 2022, vol. 11, iss. 4, art. 571 (38 p.). <https://doi.org/10.3390/foods11040571>
 41. Obluchinskaya E. D., Pozharitskaya O. N., Gorshenina E. V., Daurtseva A. V., Flisyuk E. V., Generalova Y. E., Terninko I. I., Shikov A. N. *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis from Arctic: Its biochemical composition, anti-radical potential, and human health risk. *Marine Drugs*, 2024, vol. 22, iss. 1, art. 48 (22 p.). <https://doi.org/10.3390/md22010048>

42. Pereira L., Morrison L., Shukla P. S., Critchley A. T. A concise review of the brown macroalga *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis. *Journal of Applied Phycology*, 2020, vol. 32, iss. 6, pp. 3561–3584. <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02246-6>
43. Ryabushko V. I., Prazukin A. V., Gureeva E. V., Bobko N. I., Kovrigina N. P., Nekhoroshev M. V. Fucoxanthin and heavy metals in brown algae of genus *Cystoseira* C. Agardh from water areas with different anthropogenic influences (Black Sea). *Marine Biological Journal*, 2017, vol. 2, no. 2, pp. 70–79. <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.2.07>
44. Van Alstyne K. L. Comparison of three methods for quantifying brown algal polyphenolic compounds. *Journal of Chemical Ecology*, 1995, vol. 21, iss. 1, pp. 45–58. <https://doi.org/10.1007/bf02033661>
45. Vilg J. V., Nylund G. M., Werner T., Qvirist L., Mayers J. J., Pavia H., Undeland I., Albers E. Seasonal and spatial variation in biochemical composition of *Saccharina latissima* during a potential harvesting season for Western Sweden. *Botanica Marina*, 2015, vol. 58, no. 6, pp. 435–447. <https://doi.org/10.1515/bot-2015-0034>
46. Wang L.-J., Fan Y., Parsons R. L., Hu G.-R., Zhang P.-Y., Li F.-L. A rapid method for the determination of fucoxanthin in diatom. *Marine Drugs*, 2018, vol. 16, iss. 1, art. 33 (13 p.). <https://doi.org/10.3390/md16010033>

METABOLITE CONTENT AND ENERGY VALUE OF THE BROWN ALGA *ASCOPHYLLUM NODOSUM* (L.) LE JOLIS UNDER CONDITIONS OF THE BARENTS SEA

A. Daurtseva^{1,2}, E. Obluchinskaya^{1,2}, and S. Kolbeeva^{1,2}

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

²Murmansk Arctic University, Murmansk, Russian Federation

E-mail: tav.mmbi@yandex.ru

The brown alga *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis is a valuable producer of bioactive compounds and a key component of the Barents Sea ecosystem. Analyzing algal biomass and determining its energy value are relevant for assessing the status of the species in the ecosystem and its resource potential. For a better understanding of the changes occurring in *A. nodosum* during the commercial summer–autumn harvesting period, it is important to investigate the allocation of metabolites within the thallus and the contribution of different structures to total biomass. In this study, biochemical parameters (total proteins, lipids, carbohydrates, polyphenols, chlorophyll *a* and *c*, total carotenoids, and fucoxanthin) were determined by standard methods. Both *in situ* biomass and laboratory-processed biomass were measured; based on these data, the energy content and the energy equivalent of biomass were calculated. For *A. nodosum* sampling, two Barents Sea bays were selected: Zavalishin Bay and Korabelnaya Bay. Those are located close to each other but differ in hydrological conditions. In both bays, *A. nodosum* forms dense intertidal mats. It was found that biomass peaked in June in both bays, with minimal differences between sites and a mean value of 25 kg·m⁻². However, the energy equivalent of biomass at this time differed: in samples from Zavalishin Bay, this parameter was 1.4 times higher, while ash content was 1.4 times lower. Also, *A. nodosum* from Zavalishin Bay featured higher content of polyphenols and fucoxanthin. We examined the distribution of bioactive compounds among functionally differentiated thallus zones (receptacles, apical tips, and the remaining thallus), as well as in relation to the phase of reproduction (fertile vs. sterile thalli), and abiotic habitat conditions (a set of factors included salinity, temperature, and wave exposure). We revealed patterns of metabolite distribution in *A. nodosum* from the Barents Sea under the effect of three factors: the thallus zone, phase of reproduction, and habitat. The thallus zone noticeably affected the allocation of fucoxanthin, proteins, lipids, carbohydrates, chlorophyll *c*, chlorophyll *a*, and total carotenoids. The habitat of the alga had a significant effect on the content of polyphenols, proteins, and fucoxanthin, and also on the level of carbohydrates and lipids. The phase of reproduction noticeably affected the content of proteins, polyphenols, chlorophyll *c*, and lipids.

Keywords: *Ascophyllum nodosum*, biomass, energy value of biomass, protein, carbohydrates, lipids, pigments, polyphenols

UDC [581.526.325:57.017.7](265.51/.53)

PHYTOPLANKTON PHOTOSYNTHETIC PARAMETERS IN WATERS NEAR THE KAMCHATKA PENINSULA IN AUGUST–SEPTEMBER 2023

© 2026 T. Efimova^{1,2}, T. Churilova^{1,2}, N. Moiseeva¹,
E. Skorokhod^{1,2}, P. Salyuk³, and A. Yatsuk⁴

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

²Laboratory of Ecology and Evolutionary Biology of Hydrobionts, Institute of the World Ocean,
Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russian Federation

³V. I. Il'ichev Pacific Oceanological Institute FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation

⁴Sirius University of Science and Technology, Sirius, Russian Federation

E-mail: tatyana-iefimova@yandex.ru

Received: 17.06.2025; revised: 17.06.2025;

accepted: 12.02.2026.

The climate change and increasing anthropogenic load affect the aquatic ecosystems. State and productivity of pelagic ecosystems are largely determined by photosynthetic capacity of phytoplankton. The aim of this work was to analyze the variability of phytoplankton photosynthetic parameters [quantum yield of photosynthesis (ϕ) which characterizes efficiency of absorbed light quanta utility in photosynthesis, its potential capacity ($\phi_{\max}$), and light-saturation coefficient (I_k)] depending on light conditions, which are determined by the ratio of thickness of the upper mixed layer (UML) to the depth of the euphotic zone (Z_{eu}). The study covered data obtained in the Pacific Ocean and the Sea of Okhotsk during the cruise 23/4 of the RV “Professor Multanovskiy” in August–September 2023. Parameters $\phi_{\max}$ and I_k were calculated based on measurements of rapid light–response curves of variable fluorescence. As found out, variability in photosynthetic parameters was mainly determined by phytoplankton physiological acclimation to light. Importantly, acclimation to light, which differed between the UML and the deeper layer of the Z_{eu} , resulted in distinct light–response patterns of relative electron transport rate curves. The values of I_k were directly related to light intensity. Nonetheless, the values of $\phi_{\max}$ were inversely related to light intensity, but to a larger extent than the values of I_k . As a result, ϕ , which depends on I_k and $\phi_{\max}$, dropped with increasing light intensity. A tight relationship between the values of ϕ and light intensity ($r = 0.97$) was revealed ($p < 0.0001$), and it was described by an exponential function. This analysis showed peculiarities of the light forcing variability in photosynthetic parameters. The revealed dependences of I_k , $\phi_{\max}$, and ϕ on light intensity can be used for express assessment of their values based on light; this is necessary for analysis of primary production involving spectral approach.

Keywords: chlorophyll fluorescence, photoacclimation, rapid light–response curve, quantum yield of photosynthesis, Pacific Ocean, Sea of Okhotsk

All life on Earth is supported by the process of primary production (hereinafter PP). PP is formed by the conversion of inorganic compounds (water and carbon dioxide) into organic ones (carbohydrates) during photosynthesis. In aquatic ecosystems, phytoplankton is the most important primary producer [Evolution of Primary Producers, 2011]. Since photosynthesis requires light quanta, phytoplankton inhabits the upper water layer, where there is enough light. Within the euphotic zone (hereinafter Z_{eu}), phytoplankton deals with various environmental conditions. Vertical water stratification divides

the water column into quasi-isolated layers and limits the water exchange between the upper mixed layer (hereinafter UML) and the layer between the UML bottom (Z_{UML}) and the Z_{eu} . As a result of stratification within the Z_{eu} , phytoplankton inhabits water layers (UML and layer below the UML) with different nutrient availability, temperature, and light, and this affects photosynthesis rate and PP. Precise assessment of PP is necessary to study patterns of primary synthesis of organic matter in the World Ocean, which is crucial in the context of global warming and increasing anthropogenic load. Spectral PP algorithms [Churilova et al., 2016; Morel et al., 1996; Smyth et al., 2005], which take into account the spectral features of light and the light absorption capacity of phytoplankton, provide a more correct PP assessment than other algorithms. The spectral PP model is based on phytoplankton photosynthetic parameters: light intensity saturating the photosynthesis rate and values of maximum quantum yield of photosynthesis (ϕ_{max}), which characterize efficiency of absorbed quanta utility in the organic matter synthesis.

Traditionally, photosynthesis-irradiance curves (P-I) are used for the quantitative characterization of the light-dependent photosynthetic activity of photoautotrophs [Platt, Jassby, 1976; Platt et al., 1980]. P-I curves are built by measuring photosynthesis rates under a range of light intensity levels and provide information on photosynthetic characteristics of phytoplankton. P-I curves supply data on physiologically meaningful parameters which can be estimated by mathematical models describing the general photosynthetic light-response pattern [Bannister, 1979; Platt et al., 1980]. Steady-state P-I relationships allow characterizing photoacclimation status of cells formed as a response to long-term light exposure conditions, by means of the maximum photosynthesis rate, the tangent of initial slope of P-I curve, and light intensity saturating the photosynthesis rate [MacIntyre et al., 2002; Platt et al., 1980].

The application of fluorometric methods allowed rapid assessment of *in vivo* photosynthesis by monitoring the activity of photosystem II (hereinafter PSII) [Schreiber et al., 1994] using rapid light-response curves (hereinafter RLCs) of relative electron transport rate (rETR). Although rETRs in PSII characterize status of cell photoacclimation to recent light history (short-term photoacclimation) [Schreiber et al., 1997], RLCs may also provide information on long-term photoacclimation status, as obtained by P-I curves [Cruz, Serôdio, 2008; Serôdio et al., 2006]. Consequently, RLCs are particularly useful for the study of the photosynthetic activity of phytoplankton in different water layers within the Z_{eu} . Specifically, based on RLC parameters, light intensity saturating the rETR (I_k) and ϕ_{max} can be estimated [Schreiber et al., 1997].

The light-saturation coefficient I_k is determined as light intensity at which photosynthesis reaches saturation and equals the maximum rETR (rETR_{max}) divided by tangent of initial slope of RLC (α) [Schreiber et al., 1994]. Maximum quantum yield of PSII (F_v/F_m) is transformed to quantum yield of photosynthesis ϕ_{max} based on electron requirement for carbon fixation (K_C) [Lawrenz et al., 2013]. According to the classical Z-scheme for photosynthetic electron transfer, it takes four electrons (e^-) to transport through photosynthetic electron transport chain to fix one CO_2 molecule [Falkowski, Raven, 2007]. Most studies use K_C of $5 \text{ mol } e^- / \text{mol C}$ to convert ETRs to carbon fixation rates, assuming that four e^- transported through photosynthetic electron transport chain are required for O_2 molecule produced, and that photosynthetic quotient is $1\text{--}1.5 \text{ mol O}_2 / \text{mol CO}_2$ [Laws, 1991]. However, it was shown that the vast majority of K_C estimates in various regions were in a range within $1.2\text{--}54 \text{ mol } e^- / \text{mol C}$ with a mean of $(11 \pm 7) \text{ mol } e^- / \text{mol C}$ [Lawrenz et al., 2013]. Multivariate analysis of data for the Ariake Bay [Zhu et al., 2016], the East China Sea, the Tsushima Strait [Zhu et al., 2017], and the Arctic Ocean [Zhu et al., 2019] revealed a strong correlation between daily photosynthetically available radiation (hereinafter PAR) and K_C . This should be taken into account when calculating ϕ_{max} .

The aim of the study was to analyze the variability of photosynthetic parameters of phytoplankton measured by fluorimetry. This was necessary for assessment of primary production and the state of the pelagic ecosystem of shelf waters near the Kamchatka Peninsula in August–September 2023.

MATERIAL AND METHODS

Water sampling. Sampling was carried out during the cruise 23/4 of the RV “Professor Multanovskiy,” 17 August – 11 September, 2023, in waters near the Kamchatka Peninsula (the Sea of Okhotsk and the Pacific Ocean) (Fig. 1).

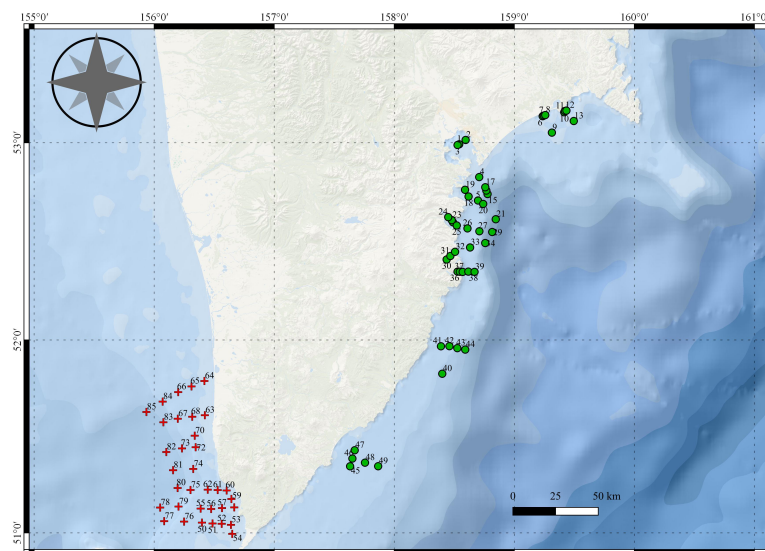


Fig. 1. Stations during the cruise 23/4 of the RV “Professor Multanovskiy,” 17 August – 11 September, 2023, in the Pacific Ocean (●) and the Sea of Okhotsk (+)

Рис. 1. Станции рейса 23/4 НИС «Профессор Мультановский», 17 августа — 11 сентября 2023 г., в Тихом океане (●) и Охотском море (+)

Within one day, sampling was carried out over an area of no more than 30 km × 30 km. Water was sampled from several depths within the Z_{eu} in the daytime, 8:00–19:00. The Z_{eu} was determined as a depth where PAR was reduced to 1% of the PAR incident on the water surface (PAR_0). PAR was continuously measured with a LI-COR portable photosynthesis system with a temporal resolution of 1 s. Sampling depths were chosen based on vertical distribution of temperature, salinity, PAR, and chlorophyll *a* fluorescence. Sampling was carried out with Niskin bottles mounted on a frame equipped with SBE oceanographic complex (Sea-Bird Scientific) and CTD profiler. Chlorophyll *a* fluorescence was measured with submersible WETStar fluorometer W535-1246. Variable fluorescence of all samples collected at the station was measured for ~ 1 h after sampling.

Z_{UML} was assessed using the density difference criterion ($0.2 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$) from a near-surface value at a depth of 1 m [Brainerd, Gregg, 1995]. PAR in the UML (PAR_{UML}) was calculated according to [Babin, 2008]:

$$PAR_{UML} = PAR_0 \times \frac{1 - e^{K_d Z_{UML}}}{K_d Z_{UML}}.$$

Diffuse attenuation coefficient of light (K_d) was determined as follows [Babin et al., 1996]:

$$K_d = \frac{4.6}{z_{eu}}.$$

Values of PAR at different depths (PAR_z) were calculated according to [Kirk, 2011]:

$$PAR_z = PAR_0 \times e^{-K_d z}.$$

Water layer of the first optical depth equals $1/K_d$ [Lee et al., 2007].

Fluorescence measurements. Variable fluorescence was determined with a chlorophyll *a* fluorescence kinetic measurement system Smart (Department of Biophysics, Faculty of Biology, Moscow State University, Russia) [Antal et al., 2019]. A blue LED with maximum emission at 445 nm generates either strong actinic light pulses (photon flux density, PFD, of $5,000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) or short measuring pulses. Prior to the start of variable fluorescence measurements, water samples were dark-incubated for at least 30 min [Babin, 2008]. The fluorescence of samples was corrected by subtraction of fluorescence yield of colored dissolved organic matter (F_{CDOM}) to get phytoplankton fluorescence yield. To determine F_{CDOM} , samples were filtered through nucleopore filters (pore diameter of $0.2 \mu\text{m}$) under low vacuum ($< 25 \text{ kPa}$). Nucleopore filters were pre-washed with deionized water [IOCCG, 2019]. The water samples were pre-filtered through glass microfiber filters (GF/F).

Minimum fluorescence yield (F_0), maximum fluorescence yield (F_m), and F_v/F_m were determined for dark-adapted phytoplankton. F_v was calculated as $F_m - F_0$ [Schreiber et al., 1994]. RLCs of rETR vs. PFD were measured at 29 PFD levels (exposition of 20 s), from 0.0125 to $1,000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

RLCs were fitted using the model of [Platt et al., 1980]:

$$rETR = rETR_{max} \times \left[1 - \exp\left(-\frac{\alpha PAR}{rETR_{max}}\right) \right] \exp\left(-\frac{\beta PAR}{rETR_{max}}\right),$$

where β is tangent of slope of rETR-light curve on declining section.

RLC fits were very good, with $r > 0.95$ for a total of 214 light curves.

I_k was determined applying parameters of RLC [Cruz, Serôdio, 2008]:

$$I_k = \frac{rETR_{max}}{\alpha}.$$

The parameter ϕ_{max} was calculated as follows:

$$\phi_{max} = (F_v/F_m)/(2K_C),$$

where 2 is conversion factor of electron requirement for carbon fixation to quantum requirement for carbon fixation.

The values of K_C ($\text{mol } e^- / \text{mol quanta}$) were derived from relationships between PAR ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{day}^{-1}$) and K_C [Zhu et al., 2017]:

$$K_C = 0.85PAR + 6.55.$$

The values of ϕ were calculated according to [Marra et al., 2000]:

$$\phi = \phi_{max} \times \tanh(I_k/PAR).$$

Statistical analyses. Kolmogorov–Smirnov and Shapiro–Wilk tests were applied to examine the data for normality. The mean $\pm$ standard deviation (*SD*) allowed describing the variability within the data group. Statistical analysis involved Grapher v17 and Statistica 12 software. The map of stations was plotted with QGIS desktop 3.8.0 software. The figures were plotted applying Grapher v17.

RESULTS

Hydrophysical properties. In August–September 2023, the study area was heterogeneous in terms of water transparency. The Z_{eu} values varied by about 5 times: from 8 m in coastal waters to 47 m in shelf waters; the mean was (21 ± 6) m (Table 1). Lower Z_{eu} values, averaging (10 ± 2) m, were recorded in the Pacific Ocean: in the Avacha Bay, the Zhirovaya Bay, the Russkaya Bay, and near the Khalaktyrsky Beach on the eastern coast of the Kamchatka Peninsula. The first optical depth varied from 1.3 to 7.6 m.

Table 1. Hydrophysical characteristics in waters near the Kamchatka Peninsula in August–September 2023: photosynthetically available radiation incident on the water surface (PAR_0); photosynthetically available radiation in the upper mixed layer (PAR_{UML}); depth of the upper mixed layer (Z_{UML}); depth of the euphotic zone (Z_{eu}); salinity at the surface (S); water temperature at the surface (T); and maximum density gradient ($\Delta\sigma_{max}$)

Таблица 1. Гидрофизические характеристики шельфовых вод Камчатского полуострова в августе — сентябре 2023 г.: фотосинтетически активная радиация, падающая на поверхность моря (PAR_0); фотосинтетически активная радиация в верхнем квазиоднородном слое (PAR_{UML}); глубина верхнего квазиоднородного слоя (Z_{UML}); глубина зоны фотосинтеза (Z_{eu}); солёность на поверхности (S); температура воды на поверхности (T); максимальный градиент плотности ($\Delta\sigma_{max}$)

	PAR_0 , $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{day}^{-1}$	PAR_{UML} , $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{day}^{-1}$	Z_{UML} , m	Z_{eu} , m	S , psu	T , °C	$\Delta\sigma_{max}$, $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$
Pacific Ocean							
Mean	23.0	14	3.9	20	30	+14	0.62
SD	9.7	6.7	2.4	6.4	1.5	1.5	0.40
Min	6.2	3	2	8	23	+9.9	0.20
Max	38.0	27	11	35	32	+16	2.5
Sea of Okhotsk							
Mean	19.0	7.2	11	27	32.3	+11	0.22
SD	11.0	5.8	6.3	9.8	0.40	1.6	0.16
Min	4.7	0.77	2	14	30.5	+7.5	0.019
Max	33.0	22	24	47	32.6	+13	0.74

Sea surface temperature in waters near the Kamchatka Peninsula varied in the range of $+7.5\dots+16.0$ °C. The values decreased in the direction from the Pacific Ocean [$+9.9\dots+16.0$ °C; the mean of $(+14.0 \pm 1.5)$ °C] to the Sea of Okhotsk [$+7.5\dots+13.0$ °C; the mean of $(+11.0 \pm 1.6)$ °C] (see Table 1).

Sea surface salinity in the Sea of Okhotsk fluctuated in a narrow range: from 30.5 to 32.6 psu. In the Pacific Ocean, sea surface salinity dropped from 32.0 psu near the southeastern Kamchatka Peninsula to 23.0 psu in the Avacha Bay. The high desalination in the Avacha Bay is associated with intensive coastal runoff. In the Pacific Ocean, the maximum density gradient [the mean of (0.62 ± 0.40) $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$] was approximately 3 times higher than in the Sea of Okhotsk [the mean of (0.22 ± 0.16) $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$] (see Table 1).

In the Pacific Ocean, density stratification occurred within the Z_{eu} throughout the entire area we studied. Nevertheless, in the Sea of Okhotsk, density stratification at some stations occurred deeper than the Z_{eu} (Table 1). Due to density stratification within the Z_{eu} , two water layers differing in conditions were formed: the UML and the layer below the UML. The Z_{UML} varied significantly (from 2 to 24 m) for the entire study area. The Sea of Okhotsk featured deeper UML [the mean of (11.0 ± 6.3) m] than the Pacific Ocean [the mean of (3.9 ± 2.4) m].

Vertical distribution of chlorophyll *a* fluorescence was characterized by homogeneous fluorescence intensity within the UML. At some stations, deep maximum of chlorophyll *a* fluorescence was observed in the thermocline or below (Fig. 2).

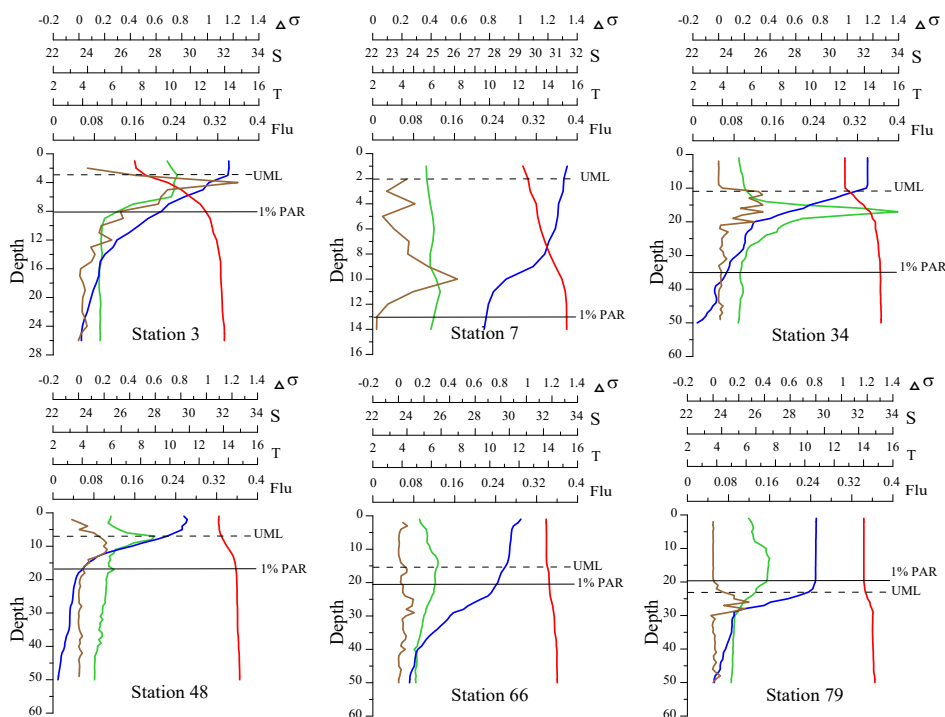


Fig. 2. Examples of vertical profiles of chlorophyll *a* fluorescence (Flu, the green line), temperature (T, °C, the blue line), salinity (S, psu, the red line), and density gradient ($\Delta\sigma$, $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$, the brown line) in waters near the Kamchatka Peninsula in August–September 2023. The black solid line is the euphotic zone, and the black dotted line is the upper mixed layer

Рис. 2. Примеры вертикальных профилей флуоресценции хлорофилла *a* (Flu, зелёная линия), температуры (T, °C, синяя линия), солёности (S, PSU, красная линия) и градиента плотности ($\Delta\sigma$, $\text{кг}\cdot\text{м}^{-3}$, коричневая линия) в шельфовых водах полуострова Камчатка в августе — сентябре 2023 г. Чёрная сплошная линия — глубина зоны фотосинтеза; чёрная пунктирная линия — глубина верхнего квазиоднородного слоя

Rapid light–response curves of variable fluorescence. Phytoplankton photoacclimation at stations with different hydrological properties (in the Z_{eu} in particular) resulted in distinct patterns of rETR vs. PFD curves (Fig. 3). As shown, rETR values rose with PFD until reaching a “plateau” of light-saturated values. Typically, initial phase of RLCs featured a more rapid increase in rETR. Phytoplankton was acclimated to higher light intensities in the surface layer and in UML; therefore, RLCs of rETR reached saturation at higher PFD than in the layer below the UML. In some cases, rETR gradually decreased after the maximum (rETR_{max}, a “plateau”), which reflected photoinhibition induced by high irradiance.

In the surface layer, rETR_{max} was a highly variable parameter (values varied from 48 to 160) (Table 2, Fig. 4). Moreover, it decreased gradually with depth, down to a minimum of (51 ± 16) near the bottom of the Z_{eu} due to a drop in PAR. Phytoplankton in the UML was characterized by higher rETR_{max} values [the mean of (72 ± 14)] compared to phytoplankton in the layer below the UML [the mean of (53 ± 19)] ($p < 0.0001$). RLCs of rETR in the UML were saturated under higher irradiance [the mean of $(240 \pm 44) \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$] than in the layer below the UML [the mean of $(170 \pm 55) \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$] ($p < 0.0001$). I_k in the surface layer, the same as rETR_{max}, varied noticeably: by about three times, 160 to $480 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Table 2, Fig. 4). The values of I_k decreased gradually with depth, down to $\sim 80 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ near the bottom of the Z_{eu} . Values of α also varied significantly in the surface layer: by about 1.5 times, 0.21 to $0.35 \mu\text{mol}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Table 2, Fig. 4). The values of α in the UML and in the layer below the UML fluctuated in a similar range, 0.025 to $0.40 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, and had similar mean value, $(0.31 \pm 0.024) \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ($p = 0.05$).

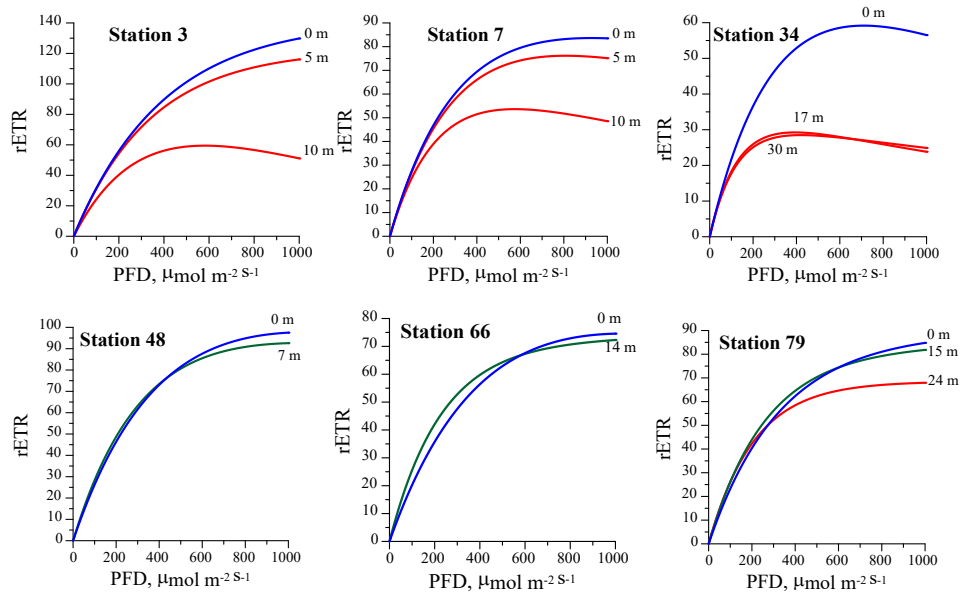


Fig. 3. Rapid light–response curves (RLCs) of relative electron transport rate (rETR) in phytoplankton at various depths of euphotic zone in waters near the Kamchatka Peninsula in August–September 2023: at the surface (the blue line), in the upper mixed layer (the green line), and in the layer below the upper mixed layer (the red line)

Рис. 3. Быстрые световые кривые (RLC) относительной скорости транспорта электронов (rETR) фитопланктона с разных глубин зоны фотосинтеза в шельфовых водах полуострова Камчатка в августе и сентябре 2023 г. — в поверхностном слое (синяя линия), в верхнем квазиоднородном слое (зелёная линия) и в слое под верхним квазиоднородным слоем (красная линия)

Table 2. Phytoplankton photosynthetic parameters in waters near the Kamchatka Peninsula in August–September 2023: maximum relative electron transport rate ($rETR_{max}$), light-saturation coefficient (I_k), tangent of initial slope of the rapid light–response curve of rETR (α), and maximum quantum yield of primary photochemistry of photosystem II (F_v/F_m)

Таблица 2. Фотосинтетические характеристики фитопланктона в шельфовых водах полуострова Камчатка в августе — сентябре 2023 г.: максимальная относительная скорость транспорта электронов ($rETR_{max}$), коэффициент насыщения светом (I_k), тангенс начального наклона быстрой световой кривой rETR (α) и максимальный квантовый выход фотохимических реакций в фотосистеме II (F_v/F_m)

	$rETR_{max}$	$I_k, \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$\alpha, \mu\text{mol}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	F_v/F_m
Sea surface				
Mean	84	290	0.29	0.57
SD	18	51	0.032	0.092
Min	48	160	0.21	0.31
Max	160	480	0.35	0.70
Upper mixed layer				
Mean	72	240	0.30	0.64
SD	14	44	0.019	0.055
Min	36	120	0.25	0.51
Max	100	340	0.34	0.71
Layer below the upper mixed layer				
Mean	53	170	0.31	0.66
SD	19	55	0.024	0.038
Min	25	84	0.25	0.56
Max	120	340	0.40	0.77

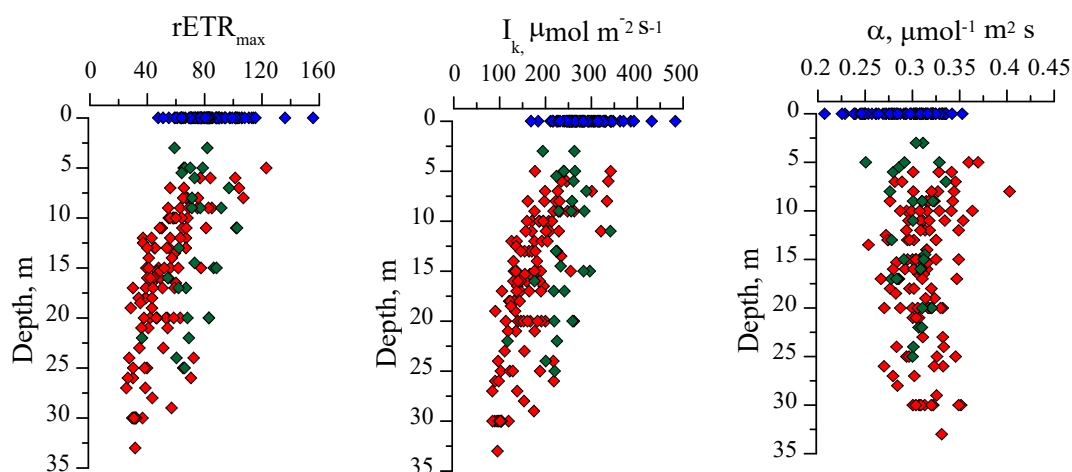


Fig. 4. Vertical distribution of the maximum relative electron transport rate ($rETR_{max}$), the light-saturation coefficient (I_k), and the tangent of initial slope of the rapid light-response curve of $rETR$ (α) in waters near the Kamchatka Peninsula in August–September 2023: at the surface ($\blacklozenge$), in the upper mixed layer ($\blacklozenge$), and in the layer below the upper mixed layer ($\blacklozenge$)

Рис. 4. Вертикальное распределение значений максимальной относительной скорости транспорта электронов ($rETR_{max}$), коэффициента насыщения светом (I_k) и тангенса начального наклона быстрой световой кривой $rETR$ (α) в водах у полуострова Камчатка в августе — сентябре 2023 г.: в поверхностном слое ($\blacklozenge$), в верхнем квазиоднородном слое ($\blacklozenge$) и в слое под верхним квазиоднородным слоем ($\blacklozenge$)

Maximum quantum yield of photosystem II. For the data obtained in the Pacific Ocean and the Sea of Okhotsk, noticeably different values of F_v/F_m (0.31–0.70) were recorded in the surface layer (Fig. 5). In the UML and the layer below the UML, the range of F_v/F_m values was narrower by 1.5 times (0.51–0.77) than that registered for the surface layer. The UML and the layer below the UML did not differ statistically significantly in terms of F_v/F_m ($p = 0.43$). The values of F_v/F_m near the bottom of the Z_{eu} averaged (0.67 ± 0.04).

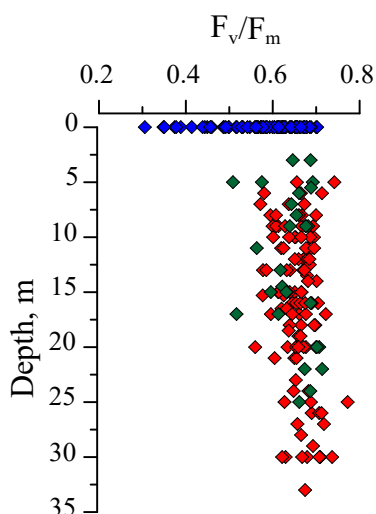


Fig. 5. Vertical distribution of the maximum quantum yield of primary photochemistry of photosystem II (F_v/F_m) in waters near the Kamchatka Peninsula in August–September 2023: at the surface ($\blacklozenge$), in the upper mixed layer ($\blacklozenge$), and in the layer below the upper mixed layer ($\blacklozenge$)

Рис. 5. Вертикальное распределение значений максимального квантового выхода фотохимических реакций в фотосистеме II (F_v/F_m) в водах у полуострова Камчатка в августе — сентябре 2023 г.: в поверхностном слое ($\blacklozenge$), в верхнем квазиоднородном слое ($\blacklozenge$) и в слое под верхним квазиоднородным слоем ($\blacklozenge$)

The relationship was established between F_v/F_m values in the surface water layer and the sampling time (Fig. 6). During daylight hours, F_v/F_m in phytoplankton sampled before midday reached their maximums: F_v/F_m values varied from 0.49 to 0.70. In phytoplankton sampled in the afternoon, F_v/F_m values were lower ($p < 0.0001$) and varied from 0.31 to 0.66.

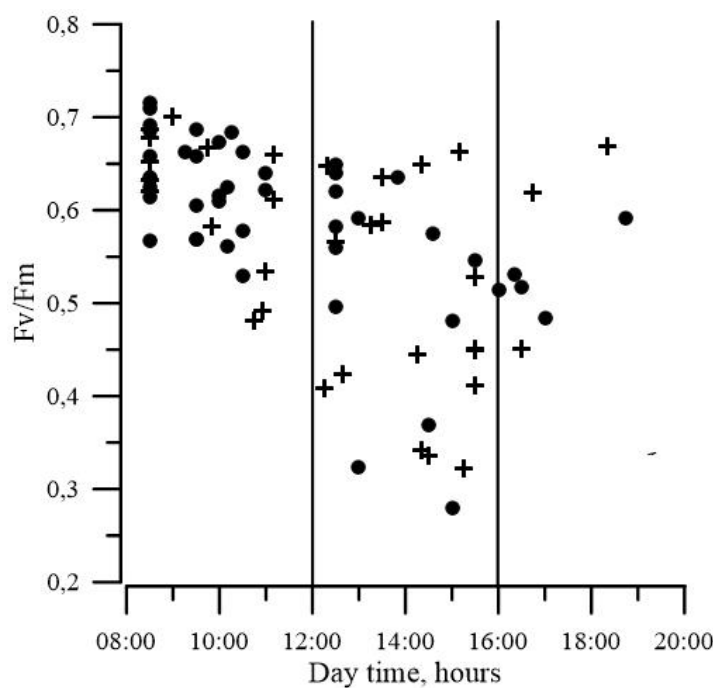


Fig. 6. Dependence of the maximum quantum yield of primary photochemistry of photosystem II (F_v/F_m) in the surface water layer on the sampling time near the Kamchatka Peninsula in August–September 2023: in the Pacific Ocean (●) and the Sea of Okhotsk (+). The black solid lines divide the time axis into four-hour intervals

Рис. 6. Зависимость максимального квантового выхода фотохимических реакций в фотосистеме II (F_v/F_m) в поверхностном слое вод у полуострова Камчатка в августе — сентябре 2023 г. от времени отбора проб в Тихом океане (●) и Охотском море (+). Чёрные сплошные линии разделяют ось времени на четырёхчасовые интервалы

F_v/F_m in the surface water layer varied due to the inhibitory effect of high PAR_0 values at the sampling time, and this was especially evident during midday and in the afternoon. Fig. 7 shows the dynamics of F_v/F_m and PAR_0 during daylight hours, and also the values of daily PAR_0 on the sampling day. The daily PAR_0 varied by an order of magnitude: from 4.7 to 38 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$. During sampling, PAR_0 attained $\sim 1,600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ at some stations. Analysis of the daily dynamics of F_v/F_m showed the match of F_v/F_m minimum with PAR_0 maximum incident on the sea surface at the sampling time. Thus, the short-term response of F_v/F_m to change in ambient irradiance was shown.

The entire F_v/F_m data array for the surface layer was divided into three groups based on PAR_0 at the sampling time:

- group 1, $PAR_0 < 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;
- group 2, $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} < PAR_0 < 1,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;
- group 3, $PAR_0 > 1,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

The values of F_v/F_m in these three groups varied statistically significantly ($p < 0.0001$). The lowest F_v/F_m values, the mean of (0.50 ± 0.09) , were obtained in group 3, while the highest, the mean of (0.63 ± 0.05) , were recorded in group 1. The values of F_v/F_m in group 2 averaged (0.54 ± 0.09) .

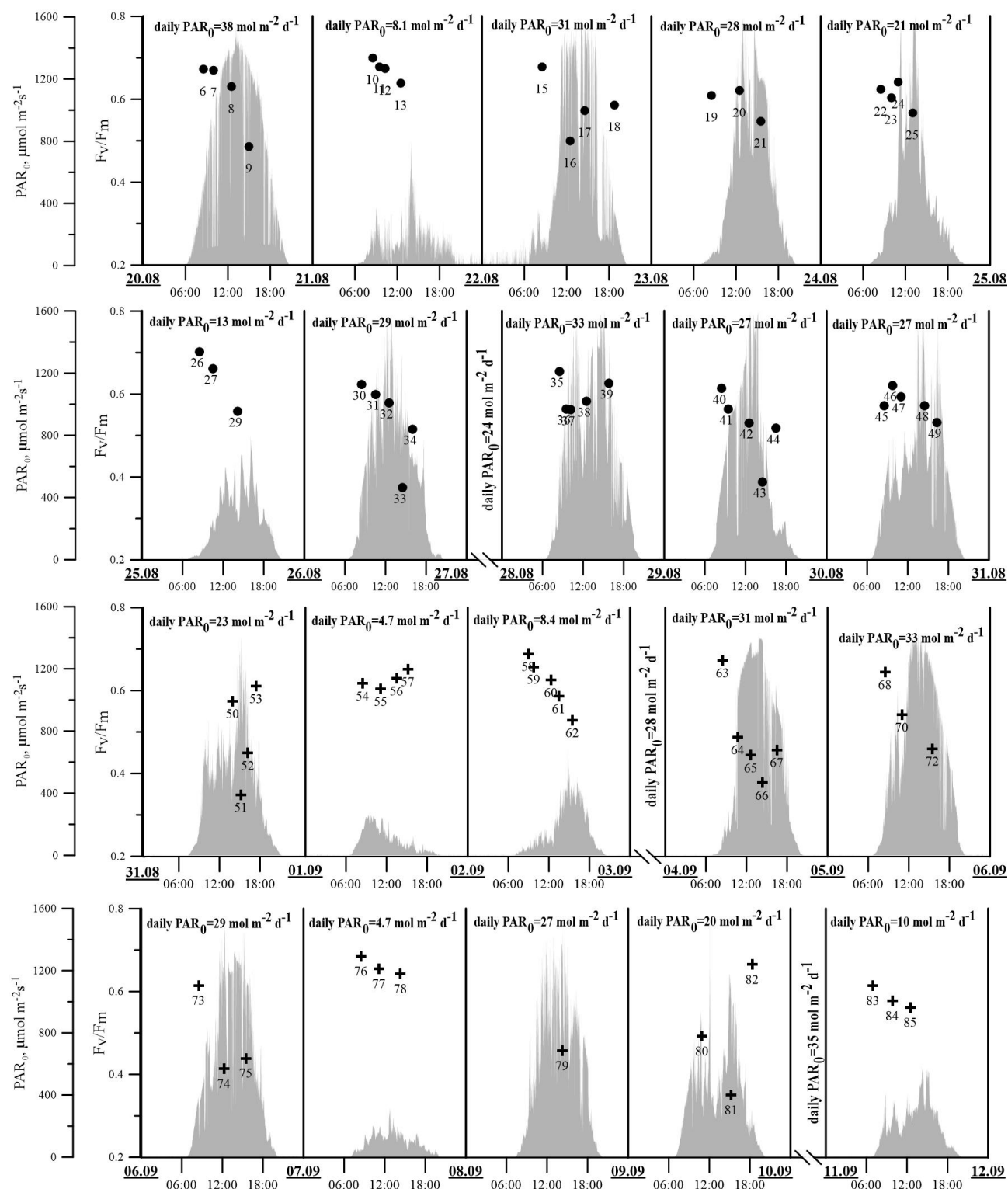


Fig. 7. Daily dynamics of the maximum quantum yield of primary photochemistry of photosystem II (F_v/F_m) and photosynthetically available radiation incident on the surface layer (PAR_0) at the sampling time in waters near the Kamchatka Peninsula in August–September 2023: in the Pacific Ocean (●) and the Sea of Okhotsk (+). The numbers indicate the stations

Рис. 7. Суточная динамика значений максимального квантового выхода фотохимических реакций фотосистемы II (F_v/F_m) и фотосинтетически активной радиации, падающей на поверхность моря в момент отбора проб (PAR_0), в шельфовых водах полуострова Камчатка в августе и сентябре 2023 г. — в Тихом океане (●) и Охотском море (+). Цифрами обозначены номера станций

Maximum quantum yield of photosynthesis. For the entire data array (the Pacific Ocean and the Sea of Okhotsk), $\phi_{\max}$ varied by six times: from 0.0091 to 0.057 mol C / mol quanta. In the surface layer, the values of $\phi_{\max}$ fluctuated in a similar range: from 0.0091 to 0.047 mol C / mol quanta. Near the bottom of the Z_{eu} , a range of $\phi_{\max}$ variations was narrow, from 0.044 to 0.058 mol C / mol quanta, and the mean was (0.047 ± 0.006) mol C / mol quanta (Fig. 8). Highly significant ($p < 0.0001$) inverse relationship was revealed between $\phi_{\max}$ and daily PAR, and it was described by an exponential function (Fig. 8).

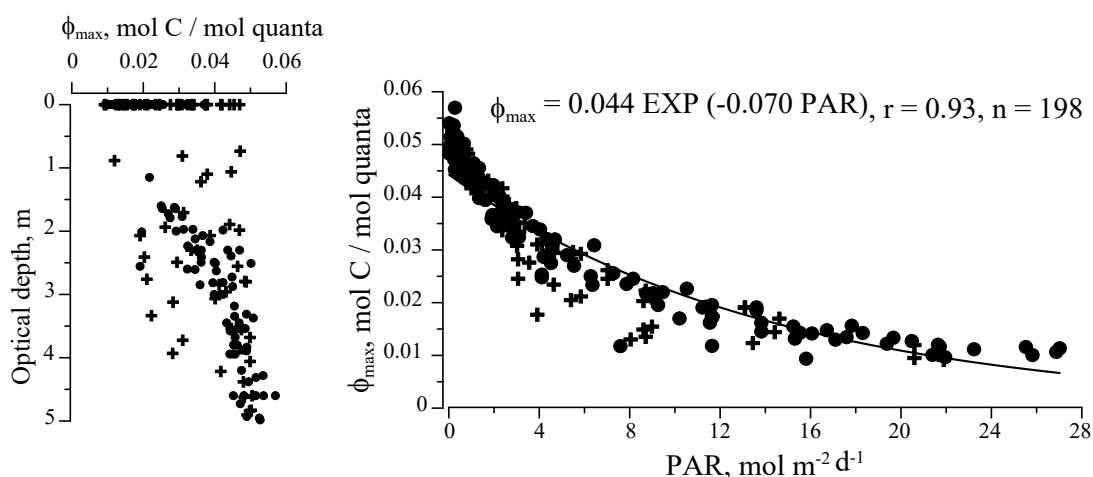


Fig. 8. Dependence of the maximum quantum yield of photosynthesis ($\phi_{\max}$) on the photosynthetically available radiation at sampling depths (PAR) in waters near the Kamchatka Peninsula in August–September 2023: in the Pacific Ocean (●) and the Sea of Okhotsk (+)

Рис. 8. Зависимость максимального квантового выхода фотосинтеза ($\phi_{\max}$) от величины фотосинтетически активной радиации на глубине отбора проб (PAR) в шельфовых водах полуострова Камчатка в августе и сентябре 2023 г. — в Тихом океане (●) и Охотском море (+)

DISCUSSION

Phytoplankton photosynthetic characteristics in the euphotic layer of waters near the Kamchatka Peninsula were analyzed based on parameters of variable chlorophyll *a* fluorescence. In the Pacific Ocean, sampling covered a period of relatively good weather (sea was calm). Under such conditions, the hydrological structure of the Pacific Ocean waters featured vertical density stratification within the Z_{eu} with the relatively narrow UML (maximum of 13 m at st. 41). In coastal waters of the Sea of Okhotsk, sampling was carried out when meteorological conditions deteriorated. Namely, wind speed increased; this resulted in active mixing of surface waters and in the UML deepening to the bottom of the Z_{eu} at some stations. Thus, $Z_{\text{UML}}/Z_{\text{eu}}$ varied in this area from 0.1 to 1.3. In a relatively narrower UML, phytoplankton deals with higher PAR_{UML} than in the case when the UML is comparable with the Z_{eu} . Phytoplankton photosynthetic parameters shifted due to its adaptation to different environmental factors in the UML. Variable chlorophyll *a* fluorescence is a reliable indicator of photosynthetic parameters of phytoplankton. Effect of environmental factors on photosynthetic characteristics can be described by RLCs [Schreiber, 2004; Serôdio et al., 2006], since RLCs of variable fluorescence are dependent on phytoplankton “light history” [Cruz, Serôdio, 2008; Perkins et al., 2006]. The outcomes of this study showed that the shape of RLC of rETR depended on the phytoplankton photoacclimation to different light conditions within the layer. Although the shape of rETR photoresponse was mostly the same for phytoplankton inhabiting different layers, the absolute values of $\text{rETR}_{\max}$ and I_k differed, as well as their variability range. In more insolated layers (the surface and the UML), phytoplankton featured higher values of $\text{rETR}_{\max}$ and I_k than phytoplankton inhabiting a lower and less

insolated Z_{eu} (the layer below the UML) (see Fig. 6). For the entire data array (covering the surface layer, the UML, and the layer below the UML), the relationship of I_k and $rETR_{max}$ with daily PAR was revealed ($p < 0.0001$) (Fig. 9).

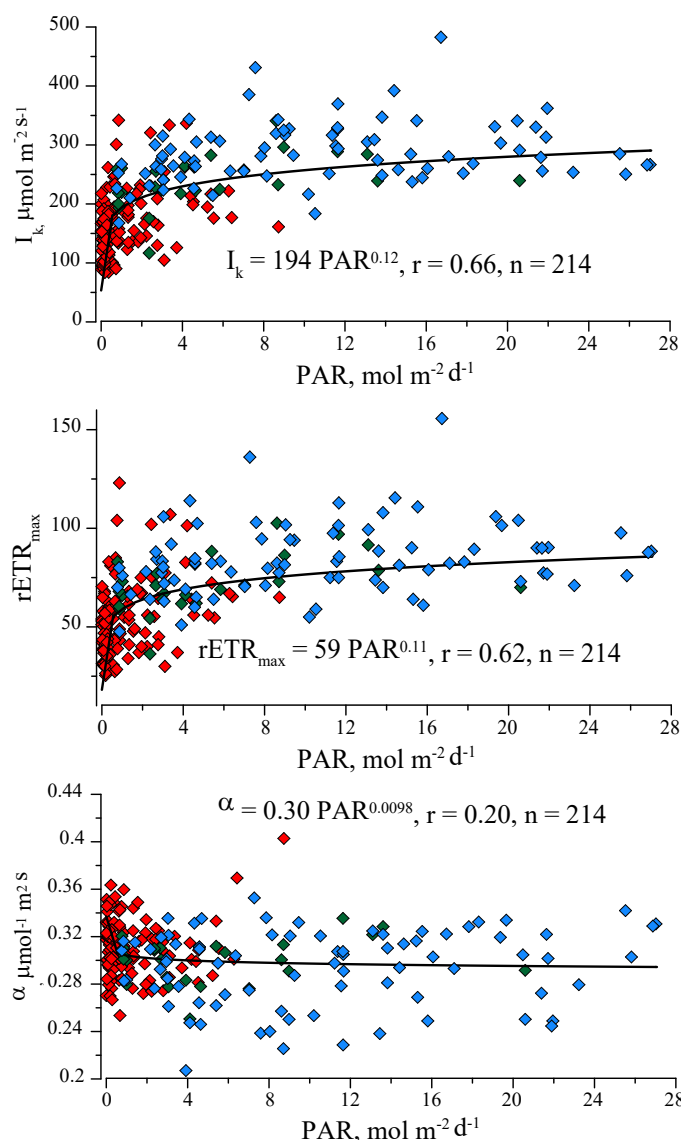


Fig. 9. Dependence of the light-saturation coefficient (I_k), the maximum relative electron transport rate ($rETR_{max}$), and the tangent of initial slope of the rapid light-response curve (α) on the daily photosynthetically available radiation in the environment (PAR): at the surface ($\diamond$), in the upper mixed layer ($\diamond$), and in the layer below the upper mixed layer ($\diamond$)

Рис. 9. Зависимость значений коэффициента насыщения светом (I_k), максимальной относительной скорости транспорта электронов ($rETR_{max}$) и тангенса начального наклона быстрой световой кривой (α) от суточной фотосинтетически активной радиации в среде (PAR): в поверхностном слое ($\diamond$), в верхнем квазиоднородном слое ($\diamond$) и в слое под верхним квазиоднородным слоем ($\diamond$)

The values of I_k and $rETR_{max}$ were characterized by a steep increase under low PAR and a smooth increase under PAR exceeding $1 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$. However, no relationship was revealed between α and PAR ($p = 0.003$) (see Fig. 9). Light-dependent variability of $rETR_{max}$ and I_k was in agreement with variability of these photosynthetic parameters due to phytoplankton photoacclimation [Behrenfeld et al., 2004; MacIntyre et al., 2002]. The photoacclimation is accompanied by changes in concentration and activity of enzymes of the Calvin cycle and in changes in the photosynthetic electron transport

chain, resulting in the $rETR_{max}$ variability [Behrenfeld et al., 2004; MacIntyre et al., 2002]. Notably, in the present study, no significant photoadaptive changes in α were noted (see Figs 6, 9). However, shifts in α could be expected, since changes in the content of photosynthetic accessory pigment or other components of the photosynthetic apparatus affecting the photoprotection capacity were recorded in other studies, *e. g.*, in [Woźniak et al., 2007].

Photoinhibition of the maximum quantum yield of primary photochemistry of PSII (F_v/F_m) was observed in the surface layer of the study area (the Pacific Ocean and the Sea of Okhotsk). The obtained wide range of F_v/F_m variability in the surface layer (Fig. 5) is due to differences in PAR_0 and the sampling time, since they determine “light history” (Figs 6, 7). The variability in F_v/F_m is mediated by changes in physiological state of photoautotrophs due to environmental factors [Schreiber, 2004]. The maximum achievable F_v/F_m value is 0.80–0.85 [Björkman, Demmig, 1978]. F_v/F_m depends on environmental factors: light [Heraud, Beardall, 2000; Vassiliev et al., 1994], nutrient availability [Beardall et al., 2001; Behrenfeld, Kolber, 1999; Lindley et al., 1995], and temperature [Wu et al., 2012], as well as on phytoplankton species composition [Suggett et al., 2009]. However, light is the key driver of F_v/F_m changes. Exposure to high light intensities results in photoinhibition: photosynthesis rate decreases in response to prolonged excess absorption of light quanta [Baker, 1996]. Phytoplankton of the upper water layer is most susceptible to photoinhibition, since it lives under relatively high light intensity. The analysis of F_v/F_m variability showed inverse relationship between F_v/F_m and PAR_0 at the sampling time ($p < 0.0001$) (Fig. 10). Minimum values of F_v/F_m (< 0.50) were obtained at relatively high PAR ($> 750 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), indicating an inhibitory effect of high light intensity. Photoinhibition of phytoplankton was governed by destruction of D1 protein of PSII reaction center [Chow, Aro, 2005]. The restoration of F_v/F_m during the night and the fact that it reaches its maximum in the early morning (Figs 6, 7) are related to D1 protein restoration in the dark [Chow, Aro, 2005]. In the UML and the layer below the UML, where PAR was lower than at the surface, changes in F_v/F_m values were weakly expressed, and F_v/F_m values were close to the maximum achievable magnitude (see Fig. 5).

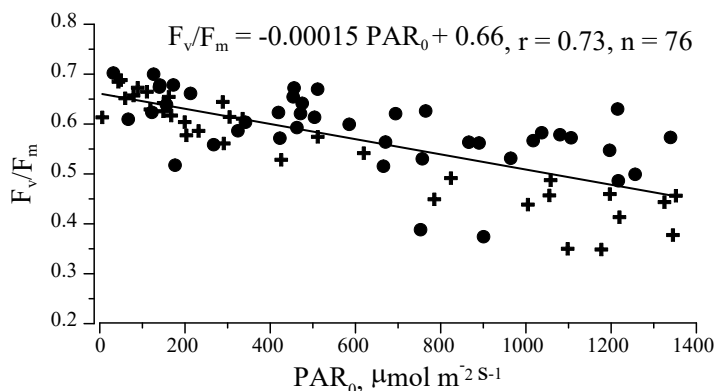


Fig. 10. Dependence of the maximum quantum yield of primary photochemistry of photosystem II (F_v/F_m) in the surface layer on the photosynthetically available radiation incident on the surface layer (PAR_0) at the sampling time in waters near the Kamchatka Peninsula in August–September 2023: in the Pacific Ocean (●) and the Sea of Okhotsk (+)

Рис. 10. Зависимость значений максимального квантового выхода фотохимических реакций фотосистемы II (F_v/F_m) в поверхностном слое моря от фотосинтетически активной радиации, падающей на поверхность моря в момент отбора проб (PAR_0), в шельфовых водах полуострова Камчатка в августе и сентябре 2023 г. — в Тихом океане (●) и Охотском море (+)

The values of ϕ_{max} rose while PAR decreased (Fig. 8). The obtained range of ϕ_{max} was in good agreement with the data of earlier studies covering the Pacific Ocean [Bricaud et al., 2002; Lindley et al., 1995; Vijayan et al., 2009] and the Sea of Okhotsk [Isada et al., 2013], where ϕ_{max} values

in the surface layer were generally about 10–40% of the theoretical maximum, 0.125 mol C / mol quanta, and even reached 0.1 under some environmental factors. Research on $\phi_{\max}$ variability in various regions of the World Ocean showed as follows: the values of $\phi_{\max}$ in eutrophic waters (~ 0.05 mol C / mol quanta) were higher than in mesotrophic waters (~ 0.035 mol C / mol quanta) and oligotrophic waters (~ 0.005 mol C / mol quanta) [Babin et al., 1996]. It was also shown that $\phi_{\max}$ values depend on nutrient availability [Johnson et al., 2002; Kolber et al., 1990] and/or on taxonomic composition of phytoplankton populations [Babin et al., 1996; Cota et al., 1994]. Cyclic electron flow around photosystem I (PSI) can reduce $\phi_{\max}$. The cycle is related to the ratio of PSII-to-PSI reaction centers, which is > 1 in diatoms, ~ 1 in prochlorophytes, and ~ 0.25 in cyanobacteria [Babin et al., 1996]. However, the irradiance has the maximum effect on $\phi_{\max}$ values [Babin et al., 1996; Woźniak et al., 2007].

The values of ϕ varied by an order of magnitude: from 0.0046 to 0.057 mol C / mol quanta. Importantly, ϕ , the same as $\phi_{\max}$, depends chiefly on light intensity [Woźniak et al., 2007]. However, light affects values of ϕ to a greater extent than values of $\phi_{\max}$, and this is especially evident at high light intensities (Figs 8, 11) due to non-photochemical dissipation of the absorbed excitation energy, mainly as heat [Kirk, 2011; Woźniak et al., 2007]. A tight relationship between values of ϕ and daily PAR ($p < 0.0001$) (PAR_{UML} for the UML and PAR_Z for the layer below the UML) was revealed; it was described by an exponential function (see Fig. 11).

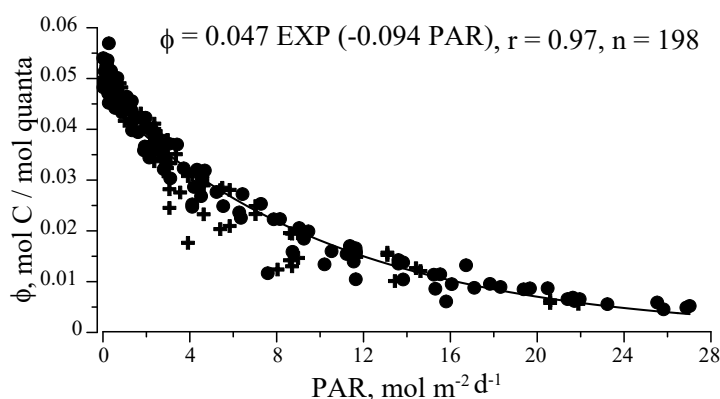


Fig. 11. Dependence of the quantum yield of photosynthesis (ϕ) on the daily photosynthetically available radiation in the environment (PAR) in waters near the Kamchatka Peninsula in August–September 2023: in the Pacific Ocean (●) and the Sea of Okhotsk (+)

Рис. 11. Зависимость значений квантового выхода фотосинтеза (ϕ) от суточной фотосинтетически активной радиации в среде (PAR) в шельфовых водах полуострова Камчатка в августе и сентябре 2023 г. — в Тихом океане (●) и Охотском море (+)

Conclusion. We studied the variability of the key photosynthetic parameters of phytoplankton: the quantum yield of photosynthesis, its maximum value, and also the light-saturating coefficient – in waters of the Pacific Ocean and the Sea of Okhotsk off the southern Kamchatka Peninsula coast in August–September 2023.

Reliable differences in the values of $\phi_{\max}$ and I_k were revealed between the quasi-isolated layers within the euphotic zone: the upper mixed layer (UML) and the layer below UML.

High variability of the photosynthetic parameters was observed in each selected layer; it was caused by high heterogeneity of the study area in terms of the hydrological structure. Thus, the pycnocline was located within the euphotic zone ($Z_{\text{UML}}/Z_{\text{eu}}$ varied from 0.1 to 1.3), which was the real physical boundary between the layers. As a result, each layer featured high spatial heterogeneity in environmental factors, mainly in light.

As shown, I_k values were directly related to light intensity. Nonetheless, the values of $\phi_{\max}$ were inversely related to light intensity, but to a larger extent than I_k . Accordingly, ϕ , which depended on I_k and $\phi_{\max}$, dropped while light intensity increased. The relationships between the phytoplankton photosynthetic parameters ($\phi_{\max}$, ϕ , and I_k) and light intensity were revealed, which allows assessing phytoplankton photosynthetic parameters based on light in the case of highly variable hydrological structure of waters.

The application of chlorophyll a fluorescence measurements for the assessment of phytoplankton photosynthetic characteristics was carried out within the framework of IBSS state research assignment No. 124030100106-2. Analysis of light-dependent variability in photosynthetic characteristics of phytoplankton was funded by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, project No. FZNS-2024-0037 "Integrated environmental monitoring of coastal marine and terrestrial ecosystems of Kamchatka." In situ measurements of chlorophyll a fluorescence were performed within the framework of POI FEB RAS state research assignment No. 124022100080-0.

Acknowledgement. We would like to thank the captain and crew of the RV "Professor Multanovskiy" for their help in the expeditionary work. We thank Dar'ya Davydova, Alena Sausheva, and Mikhail Samoilov for assistance in sampling. We owe our deep gratitude to Anatoly Buchelnikov for his help with software. We thank anonymous reviewers for detailed critical comments on the manuscript.

REFERENCES

1. Antal T., Konyukhov I., Volgusheva A., Plyusnina T., Khrushev S., Kukarskikh G., Rubin A. Chlorophyll fluorescence induction and relaxation system for the continuous monitoring of photosynthetic capacity in photobioreactors. *Physiologia Plantarum*, 2019, vol. 165, no. 3, pp. 476–486. <https://doi.org/10.1111/ppl.12693>
2. Babin M. Phytoplankton fluorescence: Theory, current literature and *in situ* measurement. In: *Real-time Coastal Observing Systems for Marine Ecosystem Dynamics and Harmful Algal Blooms: Theory, Instrumentation and Modelling* / M. Babin, C. S. Roesler, J. J. Cullen (Eds). Paris : UNESCO Publishing, 2008, pp. 237–280.
3. Babin M., Morel A., Claustre H., Bricaud A., Kolber Z., Falkowski P. G. Nitrogen- and irradiance-dependent variations of the maximum quantum yield of carbon fixation in eutrophic, mesotrophic and oligotrophic marine systems. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 1996, vol. 43, iss. 8, pp. 1241–1272. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(96\)00058-1](https://doi.org/10.1016/0967-0637(96)00058-1)
4. Baker N. R. Photoinhibition of photosynthesis. In: *Light as an Energy Source and Information Carrier in Plant Physiology* / R. C. Jennings, G. Zucchelli, F. Ghatti, G. Colombetti (Eds). Boston, MA : Springer US, 1996, pp. 89–97. <https://doi.org/10.1007/978-1-4613-0409-8>
5. Bannister T. T. Quantitative description of steady state, nutrient-saturated algal growth, including adaptation. *Limnology and Oceanography*, 1979, vol. 24, iss. 1, pp. 76–96. <https://doi.org/10.4319/lo.1979.24.1.0076>
6. Beardall J., Young E., Roberts S. Approaches for determining phytoplankton nutrient limitation. *Aquatic Sciences*, 2001, vol. 63, iss. 1, pp. 44–69. <https://doi.org/10.1007/pl00001344>
7. Behrenfeld M. J., Kolber Z. S. Widespread iron limitation of phytoplankton in the south Pacific Ocean. *Science*, 1999, vol. 283, no. 5403, pp. 840–843. <https://doi.org/10.1126/science.283.5403.840>
8. Behrenfeld M. J., Prasil O., Babin M., Bruyant F. In search of a physiological basis for covariations in light-limited and light-saturated photosynthesis. *Journal of Phycology*, 2004, vol. 40, iss. 1, pp. 4–25. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2004.03083.x>
9. Björkman O., Demmig B. Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 1987, vol. 170, iss. 4, pp. 489–504. <https://doi.org/10.1007/bf00402983>
10. Brainerd K. E., Gregg M. C. Surface mixed and mixing layer depths. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 1995, vol. 42, iss. 9, pp. 1521–1543. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00068-h](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00068-h)
11. Bricaud A., Roesler C. S., Parslow J. S., Ishizaka J. Bio-optical studies during

- the JGOFS-equatorial Pacific program: A contribution to the knowledge of the equatorial system. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2002, vol. 49, iss. 13–14, pp. 2583–2599. [https://doi.org/10.1016/s0967-0645\(02\)00049-8](https://doi.org/10.1016/s0967-0645(02)00049-8)
12. Chow W. S., Aro E.-M. Photoinactivation and mechanisms of recovery. In: *Photosystem II. The Light-Driven Water: Plastoquinone Oxidoreductase* / T. Wydrzynski, K. Satoh (Eds). Netherlands : Springer, 2005, pp. 627–648. <https://doi.org/10.1007/1-4020-4254-x>
 13. Churilova T., Suslin V., Krivenko O., Efimova T., Moiseeva N. Spectral approach to assessment of phytoplankton photosynthesis rate in the Black Sea based on satellite information methodological aspects of the regional model development. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 2016, vol. 9, iss. 4, pp. 367–384. (in Russ.). <https://doi.org/10.17516/1997-1389-2016-9-4-367-384>
 14. Cota G. F., Smith W. O., Mitchell B. G. Photosynthesis of *Phaeocystis* in the Greenland Sea. *Limnology and Oceanography*, 1994, vol. 39, iss. 4, pp. 948–553. <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.4.0948>
 15. Cruz S., Serôdio J. Relationship of rapid light curves of variable fluorescence to photoacclimation and non-photochemical quenching in a benthic diatom. *Aquatic Botany*, 2008, vol. 88, iss. 3, pp. 256–264. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.11.001>
 16. *Evolution of Primary Producers in the Sea* / P. Falkowski, A. H. Knoll (Eds). New York ; London ; Oxford : Academic Press, 2011, 441 p. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-370518-1.x5000-0>
 17. Falkowski P. G., Raven J. A. *Aquatic Photosynthesis*. 2nd edition. New Jersey : Princeton University Press, 2007, 488 p.
 18. Heraud P., Beardall J. Changes in chlorophyll fluorescence during exposure of *Dunaliella tertiolecta* to UV radiation indicate a dynamic interaction between damage and repair processes. *Photosynthesis Research*, 2000, vol. 63, iss. 2, pp. 123–134. <https://doi.org/10.1023/a:1006319802047>
 19. IOCCG. *Ocean Optics and Biogeochemistry Protocols for Satellite Ocean Colour Sensor Validation, Volume 4.0. Inherent Optical Property Measurements and Protocols: Best Practices for the Collection and Processing of Ship-Based Underway Flow-Through Optical Data* / A. R. Neeley, A. Mannino (Eds). Dartmouth, NS, Canada : International Ocean-Colour Coordinating Group (IOCCG), 2019, 22 p. (IOCCG Protocol Series ; vol. 4.0). <https://doi.org/10.25607/obp-664>
 20. Isada T., Iida T., Liu H., Saitoh S. I., Nishioka J., Nakatsuka T., Suzuki K. Influence of Amur River discharge on phytoplankton photophysiology in the Sea of Okhotsk during late summer. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2013, vol. 118, iss. 4, pp. 1995–2013. <https://doi.org/10.1002/jgrc.20159>
 21. Johnson Z., Bidigare R. R., Goericke R., Marra J., Trees C., Barber R. T. Photosynthetic physiology and physicochemical forcing in the Arabian Sea, 1995. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2002, vol. 49, iss. 3, pp. 415–436. [https://doi.org/10.1016/s0967-0637\(01\)00068-1](https://doi.org/10.1016/s0967-0637(01)00068-1)
 22. Kirk J. T. O. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. 3rd edition. Cambridge : Cambridge University Press, 2011, 662 p. <https://doi.org/10.1017/cbo9781139168212>
 23. Kolber Z., Wyman K. D., Falkowski P. G. Natural variability in photosynthetic energy conversion efficiency: A field study in the Gulf of Maine. *Limnology and Oceanography*, 1990, vol. 35, iss. 1, pp. 72–79. <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.1.0072>
 24. Lawrenz E., Silsbe G., Capuzzo E., Ylöstalo P., Forster R. M., Simis S. G., Suggett D. J. Predicting the electron requirement for carbon fixation in seas and oceans. *PloS One*, 2013, vol. 8, iss. 3, art. e58137 (18 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058137>
 25. Laws E. A. Photosynthetic quotients, new production and net community production in the open ocean. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 1991, vol. 38, iss. 1, pp. 143–167. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(91\)90059-o](https://doi.org/10.1016/0198-0149(91)90059-o)
 26. Lee Z., Weidemann A., Kindle J., Arnone R., Carder K. L., Davis C. Euphotic zone depth: Its derivation and implication to ocean-color remote sensing. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2007, vol. 112, no. C3, art. C03009 (11 p.). <https://doi.org/10.1029/2006jc003802>
 27. Lindley S. T., Bidigare R. R., Barber R. T. Phytoplankton photosynthesis parameters along 140°W in the equatorial Pacific. *Deep Sea Research*

- Part II: Topical Studies in Oceanography*, 1995, vol. 42, iss. 2–3, pp. 441–463. [https://doi.org/10.1016/0967-0645\(95\)00029-p](https://doi.org/10.1016/0967-0645(95)00029-p)
28. MacIntyre H. L., Kana T. M., Anning T., Geider R. J. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria. *Journal of Phycology*, 2002, vol. 38, iss. 1, pp. 17–38. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2002.00094.x>
 29. Marra J., Trees C. C., Bidigare R. R., Barber R. T. Pigment absorption and quantum yields in the Arabian Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2000, vol. 47, iss. 7–8, pp. 1279–1299. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(99\)00144-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(99)00144-7)
 30. Morel A., Antoine D., Babin M., Dandonneau Y. Measured and modeled primary production in the northeast Atlantic (EUMELI JGOFS program): The impact of natural variations in photosynthetic parameters on model predictive skill. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 1996, vol. 43, iss. 8, pp. 1273–1304. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(96\)00059-3](https://doi.org/10.1016/0967-0637(96)00059-3)
 31. Perkins R. G., Mouget J.-L., Lefebvre S., Lavaud J. Light response curve methodology and possible implications in the application of chlorophyll fluorescence to benthic diatoms. *Marine Biology*, 2006, vol. 149, iss. 4, pp. 703–712. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0222-z>
 32. Platt T., Gallegos C. L., Harrison W. G. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research*, 1980, vol. 38, pp. 687–701.
 33. Platt T., Jassby A. D. The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. *Journal of Phycology*, 1976, vol. 12, iss. 4, pp. 421–430. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1976.tb02866.x>
 34. Schreiber U. Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: An overview. In: *Chlorophyll a Fluorescence. A Signature of Photosynthesis* / G. C. Papageorgiou, Govindjee (Eds). Dordrecht, the Netherlands : Springer, 2004, pp. 279–319. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9>
 35. Schreiber U., Bilger W., Neubauer C. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. In: *Ecophysiology of Photosynthesis* / E.-D. Schulze, M. M. Caldwell (Eds). Berlin : Springer, 1994, pp. 49–70. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-79354-7>
 36. Schreiber U., Gademann R., Ralph P. J., Larkum A. W. D. Assessment of photosynthetic performance of *Prochloron* in *Lissoclinum patella* in hospite by chlorophyll fluorescence measurements. *Plant and Cell Physiology*, 1997, vol. 38, iss. 8, pp. 945–951. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a029256>
 37. Serôdio J., Vieira S., Cruz S., Coelho H. Rapid light-response curves of chlorophyll fluorescence in microalgae: Relationship to steady-state light curves and non-photochemical quenching in benthic diatom-dominated assemblages. *Photosynthesis Research*, 2006, vol. 90, iss. 1, pp. 29–43. <https://doi.org/10.1007/s11120-006-9105-5>
 38. Smyth T. J., Tilstone G. H., Groom S. B. Integration of radiative transfer into satellite models of ocean primary production. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2005, vol. 110, iss. C10, pp. C10014.1–C10014.11. <https://doi.org/10.1029/2004jc002784>
 39. Suggett D. J., Moore C. M., Hickman A. E., Geider R. J. Interpretation of fast repetition rate (FRR) fluorescence: Signatures of phytoplankton community structure versus physiological state. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, vol. 376, pp. 1–19. <https://doi.org/10.3354/meps07830>
 40. Vassiliev I. R., Prasil O., Wyman K. D., Kolber Z., Hanson Jr. A. K., Prentice J. E., Falkowski P. G. Inhibition of PS II photochemistry by PAR and UV radiation in natural phytoplankton communities. *Photosynthesis Research*, 1994, vol. 42, iss. 1, pp. 51–64. <https://doi.org/10.1007/bf00019058>
 41. Vijayan A. K., Yoshikawa T., Watanabe S., Sasaki H., Matsumoto K., Saito S.-I., Takeda S., Furuya K. Influence of non-photosynthetic pigments on light absorption and quantum yield of photosynthesis in the western equatorial Pacific and the Subarctic North Pacific. *Journal of Oceanography*, 2009, vol. 65, iss. 2, pp. 245–258. <https://doi.org/10.1007/s10872-009-0023-y>
 42. Woźniak B., Ficek D., Ostrowska M., Majchrowski R., Dera J. Quantum yield of photosynthesis in the Baltic: A new mathematical expression for remote sensing applications. *Oceanologia*, 2007, vol. 49, iss. 4, pp. 527–542.

43. Wu H., Roy S., Alami M., Green B. R., Campbell D. A. Photosystem II photoinactivation, repair, and protection in marine centric diatoms. *Plant Physiology*, 2012, vol. 160, iss. 1, pp. 464–476. <https://doi.org/10.1104/pp.112.203067>
44. Zhu Y., Ishizaka J., Tripathy S. C., Wang S., Mino Y., Matsuno T., Suggett D. J. Variation of the photosynthetic electron transfer rate and electron requirement for daily net carbon fixation in Ariake Bay, Japan. *Journal of Oceanography*, 2016, vol. 72, iss. 5, pp. 761–776. <https://doi.org/10.1007/s10872-016-0370-4>
45. Zhu Y., Ishizaka J., Tripathy S. C., Wang S., Sukigara C., Goes J., Matsuno T., Suggett D. J. Relationship between light, community composition and the electron requirement for carbon fixation in natural phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 2017, vol. 580, pp. 83–100. <https://doi.org/10.3354/meps12310>
46. Zhu Y., Suggett D. J., Liu C., He J., Lin L., Le F., Ishizaka J., Goes J., Hao Q. Primary productivity dynamics in the summer Arctic Ocean confirms broad regulation of the electron requirement for carbon fixation by light-phytoplankton community interaction. *Frontiers in Marine Science*, 2019, vol. 6, art. 275 (17 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00275>

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ФИТОПЛАНКТОНА В ШЕЛЬФОВЫХ ВОДАХ ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА В АВГУСТЕ — СЕНТЯБРЕ 2023 Г.

Т. В. Ефимова^{1,2}, Т. Я. Чурилова^{1,2}, Н. А. Моисеева¹,
Е. Ю. Скороход^{1,2}, П. А. Салюк³, А. В. Яцук⁴

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

²Лаборатория экологии и эволюционной биологии водных организмов, Институт Мирового океана,
Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Российская Федерация

³Тихоокеанский океанологический институт имени В. И. Ильичёва ДВО РАН,
Владивосток, Российская Федерация

⁴Научно-технологический университет «Сириус», Сириус, Российская Федерация
E-mail: tatyana-iefimova@yandex.ru

Изменение климата и возрастающая антропогенная нагрузка оказывают влияние на состояние водных экосистем. Продуктивность пелагических экосистем во многом определяется фотосинтетической способностью фитопланктона. Целью работы было проанализировать изменчивость фотосинтетических характеристик фитопланктона [квантового выхода фотосинтеза (ϕ), характеризующего эффективность использования поглощённых квантов света в процессе фотосинтеза, максимального квантового выхода ($\phi_{\max}$) и коэффициента насыщения светом (I_k)] в зависимости от световых условий, которые определяются отношением толщины верхнего квазиоднородного слоя (ВКС) к глубине зоны фотосинтеза. Использованы данные, полученные в шельфовых водах Тихого океана и Охотского моря в ходе рейса 23/4 НИС «Профессор Мультановский» в августе — сентябре 2023 г. Расчёт $\phi_{\max}$ и I_k выполнен на основе измерения быстрых световых кривых флуоресценции. Установлено, что изменение фотосинтетических характеристик в основном обусловлено физиологической акклимацией фитопланктона к свету. В период сезонной стратификацией вод для ВКС и слоя зоны фотосинтеза, отличающихся по свету, получены существенно различающиеся по форме световые зависимости относительной скорости транспорта электронов. Показано, что величины I_k и $\phi_{\max}$ разнонаправленно изменялись в зависимости от интенсивности света, при этом $\phi_{\max}$ — в большей степени, чем I_k . В результате значение ϕ , зависящее от I_k и $\phi_{\max}$, уменьшалось с увеличением интенсивности света. Выявлена взаимосвязь между ϕ и интенсивностью света ($r = 0,97$; $p < 0,0001$), описанная экспоненциальной функцией. Обнаруженные зависимости I_k , $\phi_{\max}$ и ϕ от интенсивности света могут быть использованы для экспресс-оценки их величин по данным интенсивности света в среде, что необходимо для анализа первичной продукции с применением спектрального подхода.

Ключевые слова: флуоресценция хлорофилла, фотоакклимация, быстрая световая кривая, квантовый выход фотосинтеза, Тихий океан, Охотское море

UDC [579.26.088.3:551.35](262.5)

**INVESTIGATION OF MICROBIAL COMMUNITIES
OF SUBSURFACE SEDIMENT LAYERS
OF THE SHELF AND DEEP-SEA ZONES OF THE BLACK SEA
USING OXFORD NANOPORE SEQUENCING**

© 2026 V. Korolev¹, V. Verbenko¹, N. Tereshchenko², V. Shalguev¹,
N. Mirzoeva², O. Matyazova³, and A. Komissarov¹

¹Petersburg Nuclear Physics Institute named by B. P. Konstantinov
of National Research Centre “Kurchatov Institute”, Gatchina, Russian Federation

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

³The First University Lyceum named after N. I. Lobachevsky, a branch of Moscow State University
named after M. V. Lomonosov in Ust-Labinsk, Ust-Labinsk, Russian Federation

E-mail: tereshchenko@ibss-ras.ru

Received: 18.12.2024; revised: 23.04.2025;

accepted: 12.02.2026.

Bacterial communities occurring in subsurface bottom sediment layers from the deep basin and shelf zone of the Black Sea were analyzed. The aim was to show that these sediments, formed under different bottom-water conditions (reduced environment characterized by hydrogen sulfide at a depth of 2,030 m vs. oxidized environment with oxygenated seawater at 49 m), serve as habitats for distinct microbial communities. DNA was extracted from various sediment layers; the procedure was followed by PCR amplification and Oxford Nanopore sequencing. The analysis revealed a total of 28 classified bacterial phylotypes: 24 recorded in both zones, and 1 being specific to the deep sediment of the hydrogen sulfide zone. In total, 335 representatives were identified from 171 families. Among those, 37 families were found to be specific to the shelf sediment of the oxygen zone of the Black Sea, while 46 families were exclusive to the deep sediment of the hydrogen sulfide zone. Moreover, 88 families were identified as overlapping between two zones. These findings indicate that the two zones of the Black Sea indeed harbor unique microbial communities, with greater diversity observed on the shelf. The results also highlight the potential for research on roles of these communities in biogeochemical cycles.

Keywords: Black Sea, core of bottom sediment, DNA concentration, Oxford Nanopore sequencing, prokaryote microbiome, subsurface bottom sediment, shelf oxygen-containing zone, deep-sea hydrogen sulfide zone

The Black Sea is the world's largest naturally anoxic water body. The presence of a hydrogen sulfide zone in the Black Sea mostly determines specificity of its biodiversity, since deep waters (on average, deeper than 100–150 m) do not contain oxygen, but contain hydrogen sulfide. In the reduced hydrogen sulfide zone, there are no conditions for development of oxybionts.

The vertical structure of the Black Sea is shown in Fig. 1. As known, about 7.5 thousand years ago, due to a rise in the level of the World Ocean, the Bosphorus Strait was formed, which connected the Black Sea (practically a freshwater body at that time) with the World Ocean *via* seas of the Mediterranean basin. Salinization of the Black Sea began due to the influx of salty Mediterranean waters, which led to density stratification of the sea, impeded vertical water exchange, and limited oxygen influx into deep waters. Due

to these processes, 5–7 thousand years ago, a hydrogen sulfide zone began to form in the Black Sea: in its deep basin, in near-bottom layers. The boundary of the hydrogen sulfide zone gradually rose, and about 3 thousand years ago, it stabilized approximately within the modern boundaries of the hydrogen sulfide reduction zone [Kondratev, Vidnichuk, 2018, 2020] (Fig. 1).

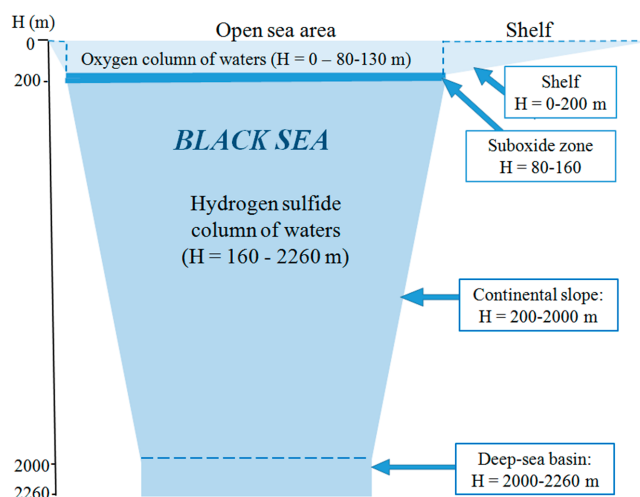


Fig. 1. Scheme of some characteristics of the Black Sea vertical structure (H is the depth)

Рис. 1. Схема некоторых характеристик вертикальной структуры Чёрного моря (H — глубина)

Spots for core sampling within the present study were chosen, taking into account the time when bottom sediment layers were formed, namely, the period of recent global hydrochemical and hydrological changes in the Black Sea. One core was sampled in the deep-sea hydrogen sulfide zone, and another one, on the shelf, in the oxygen zone (see Fig. 1).

Microorganisms are known to be less dependent on the oxygen content in the environment. Many types of bacteria can live in oxygen-free environments. The Black Sea bottom sediments in the deep-sea hydrogen sulfide zone have been studied to determine the presence of both anaerobic and aerobic organisms. In the Black Sea sediments, more than 80% of the total sequences retrieved belonged to *Bacteroidota* and *Pseudomonadota* (41 and 42%, respectively), and this slightly differs from the global composition of coastal sediments by a higher fraction of *Bacteroidota* [Zinger et al., 2011]. At the class level, the most abundant bacterial groups were *Deltaproteobacteria* and *Flavobacteriia*. These increased in sequence abundance toward anoxic conditions, especially a group of sulfate-reducing bacteria of the families *Desulfobacteraceae* and *Desulfobulbaceae* (*Deltaproteobacteria*) [Jessen et al., 2017].

Previous investigations on microbiomes of bottom sediments in the hydrogen sulfide zone revealed the presence of viable spores and oxybionts. Genera of germinated unicellular algae, fungi, and bacteria were identified in sediment surface layers (0–1.5 and 1.5–5.0 cm). Thus, it was shown that bottom sediments in the hydrogen sulfide zone serve as a bank of viable spores of oxybionts [Zaitsev et al., 2008].

Earlier, the microbiome of a wider range of deep-sea bottom sediments was analyzed from the point of the environmental effect on its biological diversity. Changes in the microbial composition in various geological periods were studied in connection with both history of the sea formation [More et al., 2019] and role of microorganisms in the bottom sediment composition. Also, the participation of microorganisms in the biogeochemical cycles of individual substances was analyzed [Coolen, 2011; Coolen et al., 2009, 2013]. It was found that the decomposition of organic matter occurred with the participation of representatives of the classes *Deltaproteobacteria* and *Dehalococcoidia* [Suominen et al., 2021].

The ratio between *Flavobacteriia*, *Gammaproteobacteria*, and *Deltaproteobacteria*, involved in the decomposition of particulate organic matter, changed with reducing oxygenation, and it took longer for microbial community of the hypoxic zone to decompose similar amounts of deposited matter [Jessen et al., 2017]. *Desulfobacteraceae* were also abundant in sulfate-poor, methanogenic areas of the Black Sea sediment [Leloup et al., 2007]. *Crenarchaeota* and the bacterial candidate division JS-1, as well as the classes *Anaerolineae* and *Caldilineae* of the phylum *Chloroflexota*, were highly abundant in anoxic sediments [Schippers et al., 2012].

Bacterial community structure definitely differed in hypoxic and oxic zones. Conditions on the shelf are favorable for aerobic forms of microorganisms. The Black Sea shelf features a noticeable presence of methane. On the shelf, methane concentrations drop during a relatively short ascent from the seafloor to the sea surface. Previously published data clearly demonstrate that *Bacteria* mediate methane oxidation in oxygenated water [Durisch-Kaiser et al., 2005]. An increased abundance of *Archaea* in the oxygen zone was a surprise, since no members of this domain were known that could contribute to methane conversion rate under oxygen conditions [Durisch-Kaiser et al., 2005].

Microbial communities of the oxygen zone resembled the ones of standard marine (*e. g.*, Mediterranean) photic zones, with dominance of *Cyanobacteria* (*Synechococcus*, with conspicuously absent *Prochlorococcus*) and photoheterotrophs [Cabello-Yeves et al., 2021].

At the same time, microbes developed an adaptive metabolism, which included physiological adaptation to oxic-anoxic growth [Shah et al., 2019]. One of the most abundant microbes found in these zones belonged to *Candidatus* ‘Marinimicrobia,’ which thrived both in oxic and anoxic waters [Bertagnolli et al., 2017; Hawley et al., 2017]. In general, the investigation on microbial communities in bottom sediments, including subsurface deep layers, of various seas is of high scientific and practical relevance for both revealing microbial diversity and understanding the role of microbes in functioning of marine ecosystems [Badmadashiev et al., 2023; Bertagnolli et al., 2017; Leloup et al., 2007; Merkel et al., 2017; Roussel et al., 2008; Stroeve et al., 2023; *etc.*].

The aim of this work was:

- 1) to investigate the abundance and structure of microbial communities in different subsurface layers of deep and shallow bottom sediments in the Black Sea;
- 2) to study the microbial diversity in the hydrogen sulfide zone of the bathyal vs. shallow-depth bottom sediments in the oxygen zone on the shelf, thereby expanding our understanding of the Black Sea ecosystem as a meromictic one.

MATERIAL AND METHODS

Research areas and material. Samples were taken as whole cores with geological tubes for sampling of bottom sediments (TG-2) in the hydrogen sulfide zone in the western deep basin of the Black Sea and on the shelf during the 110th cruise of the RV “Professor Vodyanitsky” in October 2019 (Fig. 2). The deep-sea station, st. 1 (43°19.6632' N, 32°10.1171' E), was at a depth of 2,030 m. The shelf station, st. 2 (44°24.7851' N, 33°41.7321' E), was at a depth of 49 m (see Fig. 2). The Black Sea is known as an internal semi-enclosed continental sea due to its geographical location. This is a meromictic reservoir, as its deep waters contain hydrogen sulfide. A 200-cm core was taken at st. 1, and another core, a 140-cm one, was taken at st. 2 (Fig. 2).

Immediately after sampling at the stations, both bottom sediment cores (11 cm in diameter) were split into sub-samples 5 cm in length. Sample aliquots were obtained aseptically from cores with sterile syringes. In this study, DNA concentrations at st. 1 were analyzed in the samples from subsurface sediment layers of 20–25, 45–50, 70–75, 95–100, and 170–175 cm. DNA concentrations at st. 2, on the shelf, were studied in the samples of sediment layers from depths of 20–25, 40–45, 65–70, and 125–130 cm.

Polymerase chain reactions (PCR) in layers of 20–25, 40–45, and 70–75 cm at st. 1 and in layers of 20–25, 45–50, and 65–70 cm at st. 2 were performed. Designations used in sampling and analysis are explained in Table 1.

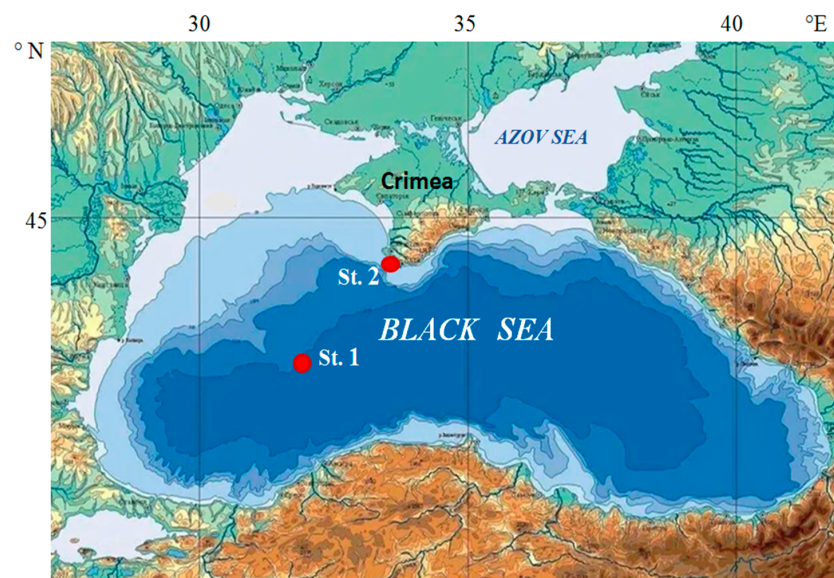


Fig. 2. Sampling sites in the Black Sea: st. 1 in deep-sea western basin and st. 2 on the shelf near the Crimean Peninsula

Рис. 2. Места отбора проб в Чёрном море — ст. 1 в глубоководной западной котловине и ст. 2 на шельфе у Крымского полуострова

Table 1. Description of analyzed samples of subsurface layers of the Black Sea bottom sediments (YBP, years before present)

Таблица 1. Описание исследованных образцов слоёв подповерхностных донных отложений Чёрного моря (YBP — лет тому назад)

Characteristic	Deep-sea basin, st. 1, H = 2,030 m						Shelf area, st. 2, H = 49 m				
Depth of the sediment layer, cm	0–5	20–25	45–50	70–75	95–100	170–175	0–5	20–25	45–50	65–70	125–130
Period of formation of the sediment layer (YBP)	467–800	1738–2025	3219–3521	4632–4910	5963–6225	9558–9796	18–37	112–137	224–280	447–488	946–988
Date of formation of the middle of the sediment layer (calendar year)	1385	125	1336 BC	2752 BC	4075 BC	8125 BC	1991	1895	1757	1559	1052

Seven samples were used for sequencing (see Table 2). One sample (bar1) served as the control (sham DNA extraction, negative PCR, and Nanopore reagents) despite its absence on a stained gel. The other six samples were as follows: bar2, bar3, and bar4 (st. 2, depth of 49 m; 20–25, 40–45, and 65–70 cm, respectively), and bar5, bar6, and bar7 (st. 1, depth of 2,030 m; 20–25, 40–45, and 70–75 cm). A total of 89,950 reads were performed; 11% of the reads represented the most abundant operational taxonomic units (hereinafter OTUs) which were taken into account.

The samples were stored intact, anaerobically, at -80°C before being aseptically sub-sampled in a laminar airflow cabinet with a sterile stainless-steel corer (2 cm in diameter) and analyzed in a laboratory.

Dating of bottom sediments. All samples from the sediment core and all obtained layers were tested for radioactivity, in particular for the content of man-made cesium-137. The measurements were performed on a gamma-spectrometric complex with a semiconductor detector (RADEK, Russia).

The layers were dated according to literature data based on results of radioisotope dating using carbon-14 [Coolen et al., 2009] with corrections for the total carbon content in layers of bottom sediments and with correction for cesium-137 at the sediment surface, 0–7 cm.

DNA extraction and quantification. DNA was extracted from sediment samples (~ 500 mg) by one of the best methods for deep-sea sediments: the FastDNA Spin Kit for Soil with modifications [Webster et al., 2003] while leaving PCR inhibitors bound to DNA and following the recommended protocol (MP Biomedicals, LLC, the USA). The technique was found to be reliable and consistent in terms of DNA yield and the ability to generate PCR products. Therefore, in the given study, we used FastDNA Spin Kit for Soil as recommended by the manufacturer. Briefly, a sample was soaked with sodium phosphate buffer and MT buffer solutes, and homogenized with Q125 Sonicator (Qsonica, LLC, the USA). Then, a sample was centrifuged to get rid of the pellet debris. The supernatant was transferred to a clean 2-mL microcentrifuge tube, where PBS (phosphate-buffered saline, a buffer solution, pH ~ 7.4) was added and mixed 10 times. A sample was re-centrifuged to precipitate the pellet. Then, supernatant was transferred to a 15-mL tube, and a binding matrix solution was added. A tube was rotated for 2 min and placed in a rack for 3 min. Subsequently, 500 µL of supernatant was discarded, and remaining 600 µL of DNA solution was transferred to a SPIN filter tube. Then, 500 µL of SEWS-M solution was added, and a tube was rotated for 1 min. After SPIN filter air-drying for 5 min at room temperature, 50–100 µL of DES elution solution was added. After centrifugation, DNA in the catch tube finally was ready to use for DNA analyses. It was shown, that DNA contained PCR/DNA polymerase inhibitors. Therefore, for subsequent PCR runs, DNA samples were diluted 10–20 times with molecular biology grade water.

To visualize DNA, the agarose (1% weight/volume) gel electrophoresis was used with DNA stained with 0.5 µg·mL⁻¹ ethidium bromide. DNA concentrations were measured involving NanoDrop Microvolume Spectrophotometer (Thermo Fisher Scientific, the USA).

PCR amplification. Microbial community composition may vary significantly because of differences in sequencing method, including choice of variable region of 16S rRNA gene. We used the v3–v4 region that has proven itself in the study of extremophiles [Merkel et al., 2017] and marine ecosystems [Ghate et al., 2021]. The extracted DNA was amplified by PCR using v3–v4 region-specific bacterial 16S rRNA gene-targeted degenerate primers Merk-341F and Merk-805R [Merkel et al., 2017] for 37 cycles involving FastStart polymerase (Roche, the USA) at annealing temperature of +53 °C. The obtained sharp signals (about 485 base pairs, bp) were Nanopore-sequenced.

Oxford Nanopore sequencing. The MinION device equipped with Flow Cell R9.4 was used for Nanopore sequencing. The sequencing run was operated by MinKNOW software (Oxford Nanopore, the UK). The sequencing was performed with libraries prepared for 16S rRNA gene v3–v4 region amplicons (about 485 bp). The corresponding kits were implemented: to repair amplicon ends (NEBNext Ultra II End Repair/dA-tailing Module reagents E7546), ligate barcodes (Native Barcoding Expansion 1–12 EXP-NBD104), and then sequencing adapters (Adapter Mix II AMII). All these and further steps (loading the libraries in a flow cell, *etc.*) followed instructions provided by Oxford Nanopore Technologies. The sequencing was run for 72 h. Obtained Fast5 files were basecalled under the “fast basecalling” option with trimming barcodes using MinKNOW software. The resulting FastQ files were classified with GenBank entries [Benson et al., 2013] and EPI2ME software (Oxford Nanopore) [EPI2ME, 2008–2024].

Bioinformatics analysis. At the first step, data quality was monitored using FASTQC software [Babraham Bioinformatics, 2019], and then data cleaning of low-quality reads was performed applying Trimmomatic [2021]. To confirm the success of the previous step, the quality of the reads was re-checked using FASTQC. At the second step, the reads were classified with the software Kraken 2 [DerrickWood/kraken 2, 2023; Wood et al., 2019].

Two different approaches were implemented to classify the reads. The first one involved the FastQ 16S program of the software package EPI2ME [Oxford Nanopore Technology, 2008–2024]. This approach allows classifying the reads using daily updated GenBank entries. Upon classification, the similarity threshold was settled at 88%. Most reads remained unclassified, likely because of their low similarity to GenBank classified entries, and they were excluded. The second approach involved WIPM program in the same software package. It uses a specialized database (that of Oxford Nanopore Technologies) containing only classified entries, which is far from the updated GenBank. The two approaches produced consistent results presented as a list of OTUs.

Accession number. The sequences of libraries prepared for 16S rRNA gene v3–v4 region amplicons obtained in this study were deposited in the NCBI database under submission ID: BioProject accession PRJNA1137415 (GenBank).

RESULTS AND DISCUSSION

Dating of layers in geological tube. The gamma-spectrometry data obtained showed as follows: in some surface layers, there was no cesium-137 in samples of bottom sediment core. This indicates the absence of a surface layer, 0–7 cm, since cesium-137 should be contained in this layer of bottom sediments as anthropogenic radionuclide both of Chernobyl and global origin. This is due to peculiarities of sediment core sampling with a geological tube, as evidenced by studies of [Coolen et al., 2009]. In the article, the figures illustrate the depth of the layers of bottom sediments, as they were in the geological tube. The sedimentation rate (hereinafter SR) for bottom sediments deeper than 8 cm was 0.15–0.21 mm·year^{−1} depending on the depth of the layer of bottom sediments, and the value decreased with sediment depth [Coolen et al., 2009, 2013; More et al., 2019].

The results on layer dating for bottom sediment sampled at st. 1 are shown in Table 1. As known, in the Holocene, which began 11.7 thousand years ago, the mean SR on the Black Sea shelf was about 1.2 mm·year^{−1} for naturally compacted sediment [Yesin, Kos'yan, 2006]. In the Anthropocene, which began in 1950, the SR on the shelf increased and amounted to 2.3–5.5 mm·year^{−1} [Egorov et al., 2013; Tereshchenko et al., 2018; Yesin, Kos'yan, 2006]. This is probably due to the intensification of anthropogenic activity, in particular on the coast. Economic development and urbanization resulted in an increase in land erosion and coast abrasion, and also in a rise in solid runoff from rivers and pipe drainage systems. The above data supported the dating of the sediment core sampled at st. 2 (Table 1).

DNA concentrations in subsurface bottom sediment. In Table 2, the results of the analysis are presented: DNA concentrations at st. 1 in samples from subsurface bottom sediment layers of 20–25, 45–50, 70–75, 95–100, and 170–175 cm.

Table 2. DNA concentrations in subsurface bottom sediment

Таблица 2. Концентрация ДНК в подповерхностных донных отложениях

Characteristic	Deep-sea basin, st. 1, H = 2,030 m						Shelf area, st. 2, H = 49 m				
Depth of the sediment layer, cm	0–5	20–25	45–50	70–75	95–100	170–175	0–5	20–25	45–50	65–70	125–130
DNA concentration, ng·μL ^{−1}	–	78.0	*	*	62.0	44.0	–	65.0	*	55.0	43.0
Sample	–	bar5	bar6	bar7	–	–	–	bar2	bar3	bar4	–
Number of identified bacterial OTUs	–	129	190	110	–	–	–	162	140	147	–

Note: *, concentration was measured approximately by ethidium bromide staining after gel electrophoresis; –, no data.

Примечание: астериск (*) — концентрацию измеряли приблизительно с помощью окрашивания бромидом этидия после гель-электрофореза; прочерк (–) — данные отсутствуют.

For the control, DNA was extracted from local soil and pure water. This control was used in DNA quantification trial, while another control (negative PCR) was used in Nanopore sequencing.

Comparative analysis of microbial communities from different samples. Microbial communities of sediments sampled at st. 1 and st. 2 and the control sample were analyzed. Data in Table S1 (available as a supplementary file at <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/527>) provide evidence for the fact that the biome of microorganisms from the shelf zone (bar2–bar4) features higher diversity at the genus level than that in the deep-sea zone (bar5–bar7). Notably, our research did not claim to compile a complete list of genera in the studied bottom sediment layers. At the same time, there is a significant part of the genera that were found in the bottom sediment samples from both stations, as well as in the control. Twenty-two OTUs for control and bottom sediment from both stations, in addition to 5 OTUs only from st. 1, and 6 OTUs only from st. 2 were common and were excluded. However, a considerable number of bacterial genera in microbiome of subsurface sediment layers in the hydrogen sulfide and oxygen zones differed within layers and also differed from the control. A total of 217 OTUs were recorded in three sediment layers from st. 1. Out of those, 135 OTUs were common to sediments from st. 2, and 87 OTUs were characteristic of the deep-sea bottom sediments only. For st. 2, 226 OTUs were identified. Out of those, 135 OTUs were common to bottom sediments from st. 1, and 91 OTUs were noted on the shelf at st. 2 alone (see Table S1 at <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/527>).

A comparative analysis was also performed for the microbial genus composition only for samples from bottom sediments from various depths at both stations. The distribution showed that the control sample overlapped strongly in microbial composition with the sediment samples. Therefore, the microbial genera of the control samples were excluded from the list of genera considered when analyzing the composition of the microbial community in different layers of bottom sediments from the shelf and deep-sea zone. This is important in order not to obtain a falsely inflated positive relationship between the genus composition of samples from different sediment layers. A total of 49 common microbial OTUs was revealed for all three investigated sediment layers from st. 1, while 53 OTUs were recorded in three sediment layers from st. 2. In each sediment layer at st. 1, the number of original OTUs varied within 38–65, and at st. 2, 32–52.

Taxonomic affiliations of the identified bacteria. In the samples studied, 28 bacterial phyla were identified (see Table S2 at <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/527>). Out of those, 24 phyla were present in both microbiota zones, and 1 phylum, *Deinococcota*, occurred in the hydrogen sulfide zone only, but 3 phyla were found in the shelf zone only. The main contribution to the microbiome of bottom sediments was made by seven phyla (listed in descending order): *Chloroflexota* – *Pseudomonadota* – *Bacillota* – *Actinomycetota* – *Thermodesulfobacteriota* – *Bacteroidota* – *Cyanobacteriota* (Fig. 3). The bar plot shows the most abundant OTUs.

The phylum *Chloroflexota* strongly dominated the data set comprising about 27% of all the reads. *Chloroflexota*, *Pseudomonadota*, and *Bacillota* amounted to 56% of the total reads in two zones. *Actinomycetota* was the fourth dominant phylum in the sediment samples, with 10.3% of the reads.

A complete list of the identified genera of bacteria and their count in bottom sediments layers are given in Table S1 (see <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/527>). In total, representatives of 335 genera of bacteria were identified in the studied microbial communities in all six examined layers of bottom sediments.

The taxonomic structure of the identified OTUs of the domain *Bacteria* from sediment samples is presented in Fig. S1a–f (see a supplementary file at <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/527>). At the family level, *Pseudomonadota*, *Bacillota*, and *Actinomycetota* made up 53% (see Fig. 3). The bar plot showed the most abundant OTUs.

The distribution of families across the two zones was compared (see Table S2 at <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/527>). *Pseudomonadota*, *Bacillota*, and *Actinomycetota* made up 65% of the bacterial genera.

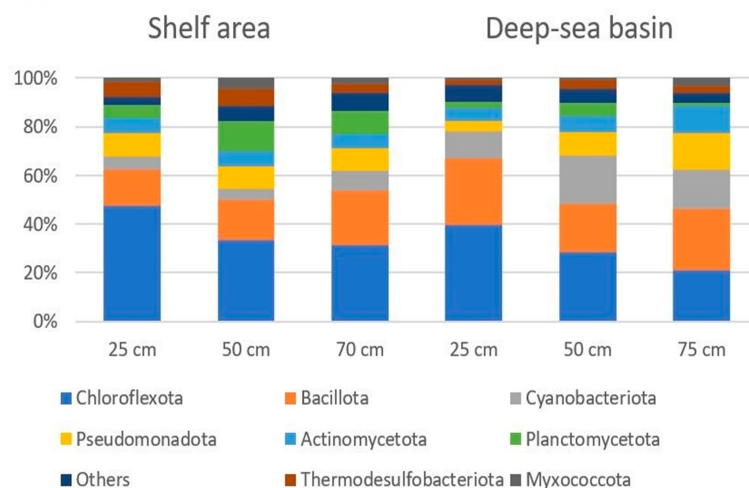


Fig. 3. Relative abundance of bacterial community in subsurface layers of the Black Sea bottom sediments at the phylum level

Рис. 3. Относительное обилие бактериального сообщества в подповерхностных слоях донных осадков Чёрного моря на уровне филума

There were some variations in the microbial composition among phyla in sediments. In both zones, the proportion of *Chloroflexota* dropped with depth. *Bacillota* and *Cyanobacteriota* were the dominant phyla in the deep-sea zone (24 and 16%, respectively), while *Chloroflexota* (27%) colonized the shelf sediments in large numbers (Fig. 3). The presence of *Cyanobacteriota* in the deep-sea zone seems unexpected. *Cyanobacteria* are capable of both oxygenic and sulfide-driven anoxygenic photosynthesis [Klatt et al., 2015], and this may explain their adaptation to fluctuating far-red light and sulfide concentrations.

In this work, sequences could be classified at the genus level, and distribution of families could be reconstructed. *Anaerolineaceae* was the predominant family in both zones (30% on the shelf and 24% in the deep-sea zone), significantly ahead of *Thermoanaerobacterales Family III* (2.4 and 7.0%, respectively), *Leptolyngbyaceae* (3.1 and 5.5%), *Anaerohalosphaeraceae* (5.6 and 1.5%), *Clostridiaceae* (3.1 and 4.2%), and *Azonexaceae* (0.7 and 3.2%) (Fig. 4). We registered 47 families in the deep-sea zone only and 55 families on the shelf only. As for the class level, *Syntrophorhabdia*, *Terriglobia*, *Epsilonproteobacteria*, *Cytophagia*, *Desulfarculia*, *Fibrobacteria*, and *Chthonomonadia* were found in the deep-sea zone alone.

In total, 191 genera were identified (see Table S1 at <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/527>). Distribution of the most abundant 15 genera representing 54% of the reads in both zones is given in Table S3 (available as a supplementary file at <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/527>).

This study also revealed presence of *Archaea* in both zones. Data are not submitted before confirmation involving the set of *Archaea* specific primers.

As shown in earlier investigations, the sediment mass accumulation rate, as well as the SR on the Black Sea shelf, is much higher than that in the deep-sea zone [Tereshchenko, Parkhomenko, 2021]. This is due to the fact that no more than 10% of lithogenic suspended matter reaches the deep-sea zone: it is mostly deposited on the shelf. Moreover, oxidation of suspended organic matter occurs in the upper oxygen zone of waters. Only about 5% of suspended organic matter reaches the hydrogen sulfide zone [Tereshchenko, Parkhomenko, 2021]. Consequently, the biogeographic conditions of the Black Sea, including its hydrological and hydrochemical characteristics, determine the fact that the SR values on the shelf are several times higher than in the deep sea. This results in the formation of a discrepancy in the age of layers at the same depth in sediments both on the shelf and in the deep-sea hydrogen sulfide zone (Table 1).

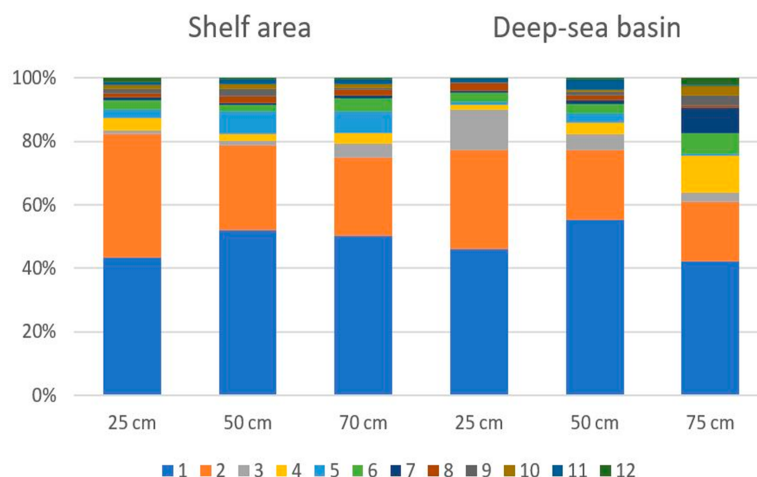


Fig. 4. Relative abundance of bacterial community members in the subsurface layers of the Black Sea bottom sediments at the family level: 1, the total contribution of 207 families; 2, *Anaerolineaceae*; 3, *Thermoanaerobacterales Family III*; 4, *Leptolyngbyaceae*; 5, *Anaerohalospaeraceae*; 6, *Clostridiaceae*; 7, *Azonexaceae*; 8, *Caldilineaceae*; 9, *Streptomyetaceae*; 10, *Kofleriaceae*; 11, *Dehalococcoidaceae*; 12, *Desulfocapsaceae*

Рис. 4. Относительное обилие членов бактериального сообщества в подповерхностных слоях донных осадков Чёрного моря на уровне семейства: 1 — общий вклад 207 семейств; 2 — *Anaerolineaceae*; 3 — *Thermoanaerobacterales Family III*; 4 — *Leptolyngbyaceae*; 5 — *Anaerohalospaeraceae*; 6 — *Clostridiaceae*; 7 — *Azonexaceae*; 8 — *Caldilineaceae*; 9 — *Streptomyetaceae*; 10 — *Kofleriaceae*; 11 — *Dehalococcoidaceae*; 12 — *Desulfocapsaceae*

To study the genus composition in bottom sediments, we carried out sampling that covered layers from the deep-sea zone, from a sediment depth of 70–75 cm and more, since, according to dating, these sediments were already formed under conditions of hydrogen sulfide water column.

The results obtained show that DNA concentration in subsurface bottom sediment of the Black Sea (40–70 cm) decreases with depth. We applied analytical methods of molecular biology to sequences, involving special software for the final analysis of extracted nucleic acid and identification of microbial taxa present, and received new data on the microbiome diversity in bottom sediments of subsurface layers on the shelf and in the deep-sea hydrogen sulfide zone. Our results show as follows: there is a sufficiently large percentage of the common genera in bottom sediments from the oxygen and hydrogen sulfide zones, but also there are significant differences in the genus composition of biomes of the two zones. This is probably due to both the different hydrochemical composition of waters during the formation of bottom sediments in these two zones and the specificity in conditions for the existence of microorganisms in deep layers of sediments. Moreover, a certain role is definitely played by the ability of microorganisms to carry out vital activities in more extreme and specific conditions compared to macrobiota of the Black Sea, the range of which is limited primarily to oxygen-containing habitats.

The analysis of taxonomic composition showed the presence of 28 prokaryotic phyla, with *Chloroflexota* dominating. *Anaerolineaceae* was the predominant family in marine anoxic sediments, the same as in [Schippers et al., 2012]. *Anaerolineaceae* is functionally linked to amino acid metabolism and biosynthesis of other secondary metabolites.

The metabolic abilities of *Chloroflexota* representatives, encompassing aerobic and anaerobic conditions, thermophilic adaptivity, oxygen-free photosynthesis, and the use of toxic compounds as electron acceptors, emphasize the stability of this phylum and its ecological significance. These diverse metabolic strategies, driven by the interaction of temperature, variation in oxygen concentration, and energy metabolism, illustrate the adaptations that allowed *Chloroflexota* to inhabit a wide range of ecological niches. Apparently, a high proportion of the class *Anaerolineae* is explained by the role

of its representatives in the decomposition of complex organic compounds, which makes a noticeable contribution to the carbon cycle, including the anaerobic environment. *Anaerolineaceae* was the predominant family in marine sediments, functionally linked to amino acid metabolism and biosynthesis of other secondary metabolites. The most abundant in our study *Thermomarinilinea lacunofontalis* belonging to the class *Anaerolineae* is a thermophilic, obligatory anaerobic, and heterotrophic marine bacterium; it was isolated earlier in a Japanese shallow hydrothermal system [Nunoura et al., 2013].

Conclusion. In this study, new data were obtained on the bacterial community composition in the Black Sea sediment ecosystems in the oxygen zone on the shelf and hydrogen sulfide zone in deep-sea area, and additionally along a gradient of depth in the bottom sediment core. The phylum *Chloroflexota* dominated in both zones, with 27% in the marine ecosystem. Interestingly, 5% of families made up 51% of the total abundance.

This is the first report on the Oxford Nanopore sequencing studies of the bacterial community of bottom sediments where ecosystems of the shelf and deep-sea zone were compared. Further research is required to understand the bacterial community composition of the Black Sea ecosystem and to monitor occurring changes. These data lay the foundation for the analysis of microbiomes of the subsurface deep bottom sediment layers of the sea as a meromictic reservoir.

This work was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (state research assignment No. 1023031500033-1-1.6.7;1.6.4;1.6.8) and by the A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS (state research assignment No. 124030100127-7).

Acknowledgement. The authors express their gratitude to Ms. Olga Chuzhikova and Mr. Igor Moseichenko (IBSS) for their assistance in expeditionary and laboratory research.

Supplementary material is available at <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/527>.

Authors' contribution. V. Korolev, resources, writing review, and editing; V. Verbenko, data collection, visualization, and writing text; N. Tereshchenko, writing original draft and editing; V. Shalguev, investigation; N. Mirzoeva, writing review and editing; O. Matyazova, investigation and formal analysis; and A. Komissarov, bioinformatics analysis.

REFERENCES

1. Babraham Bioinformatics. *FastQC* : A quality control tool for high throughput sequence data : [site]. Babraham, 2019. URL: <https://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/> [accessed: 05.03.2026].
2. Badmadashiev D. V., Stroeveva A. R., Klyukina A. A., Poludetkina E. N., Bonch-Osmolovskaya E. A. Phylogenetic diversity of prokaryotic communities of the upper sediment layers of the Kandalaksha Bay, White Sea. *Microbiology*, 2023, vol. 92, no. 6, pp. 581–594. (in Russ.). <https://doi.org/10.31857/s0026365623600244>
3. Benson D. A., Cavanaugh M., Clark K., Karsch-Mizrachi I., Ostell J., Pruitt K. D., Sayers E. W. GenBank. *Nucleic Acids Research*, 2013, vol. 41, iss. D1, pp. D36–D42. <https://doi.org/10.1093/nar/gks1195>
4. Bertagnolli A. D., Padilla C. C., Glass J. B., Thamdrup B., Stewart F. J. Metabolic potential and *in situ* activity of marine *Marinimicrobia* bacteria in an anoxic water column. *Environmental Microbiology*, 2017, vol. 19, iss. 11, pp. 4392–4416. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13879>
5. Cabello-Yeves P. J., Callieri C., Picazo A., Mehrshad M., Haro-Moreno J. M., Roda-Garcia J. J., Dzhenbekova N., Slabakova V., Slabakova N., Moncheva S., Rodriguez-Valera F. The microbiome of the Black Sea water column analyzed by shotgun and genome centric metagenomics. *Environmental Microbiome*, 2021, vol. 16, art. 5 (15 p.). <https://doi.org/10.1186/s40793-021-00374-1>
6. Coolen M. J. L., Saenz J. P., Giosan L., Trowbridge N. Y., Dimitrov P., Dimitrov D., Eglinton T. I. DNA and lipid molecular stratigraphic records of haptophyte succession in the Black Sea during the Holocene. *Earth and Planetary Science Letters*, 2009, vol. 284, iss. 3–4, pp. 610–621. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2009.05.029>
7. Coolen M. J. L. 7000 years of *Emiliania*

- huxleyi* viruses in the Black Sea. *Science*, 2011, vol. 333, iss. 6041, pp. 451–452. <https://doi.org/10.1126/science.1200072>
8. Coolen M. J. L., Orsi W. D., Balkema C., Quince C., Harris K., Sylva S. P., Filipova-Marinova M., Giosan L. Evolution of the plankton paleome in the Black Sea from the Deglacial to Anthropocene. *Proceedings of National Academy of Science of USA*, 2013, vol. 110, no. 21, pp. 8609–8614. <https://doi.org/10.1073/pnas.1219283110>
 9. DerrickWood/kraken 2 : [site]. [2023]. URL: <https://github.com/derrickwood/kraken2> [accessed: 01.03.2026].
 10. Durisch-Kaiser E., Klauser L., Wehrli B., Schubert C. Evidence of intense archaeal and bacterial methanotrophic activity in the Black Sea water column. *Applied Environmental Microbiology*, 2005, vol. 71, no. 12, pp. 8099–8106. <https://doi.org/10.1128/aem.71.12.8099-8106.2005>
 11. Egorov V. N., Gulina S. B., Popovichev V. N., Mirzoeva N. Yu., Tereshchenko N. N., Lazorenko G. E., Malakhova L. V., Plotitsina O. V., Malakhova T. V., Proskurnin V. Yu., Sidorov I. G., Gulina L. V., Stetsyk A. P., Marchenko Yu. G. Biogeochemical mechanisms of formation of critical zones concerning to pollutants in the Black Sea. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 4, pp. 5–26. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1305>
 12. EPI2ME – Data Analysis for All Levels of Expertise. *Nanopore Technologies* : [site]. 2008–2024. URL: <https://nanoporetech.com/products/analyse/epi2me> [accessed: 01.02.2026].
 13. Ghate S. D., Shastry R. P., Arun A. B., Rekha P. D. Unraveling the bacterial community composition across aquatic sediments in the southwestern coast of India by employing high-throughput 16S rRNA gene sequencing. *Regional Studies in Marine Science*, 2021, vol. 46, art. 101890 (9 p.). <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101890>
 14. Hawley A. K., Nobu M. K., Wright J. J., Durno W. E., Morgan-Lang C., Sage B., Schwien-tek P., Swan B. K., Rinke C., Torres-Beltrán M., Mewis K., Liu W.-T., Stepanauskas R., Woyke T., Hallam S. J. Diverse *Marinimicrobia* bacteria may mediate coupled biogeochemical cycles along eco-thermodynamic gradients. *Nature Community*, 2017, vol. 8, art. 1507 (10 p.). <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01376-9>
 15. Jessen G. L., Lichtschlag A., Ramette A., Pantoja S., Rossel P. E., Schubert C. J., Struck U., Boetius A. Hypoxia causes preservation of labile organic matter and changes seafloor microbial community composition (Black Sea). *Science Advances*, 2017, vol. 3, iss. 2, art. e1601897 (14 p.). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1601897>
 16. Klatt J. M., Al-Najjar M. A. A., Yilmaz P., Lavik G., de Beer D., Polerecky L. Anoxygenic photosynthesis controls oxygenic photosynthesis in a cyanobacterium from a sulfidic spring. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, vol. 81, no. 6, pp. 2025–2031. <https://doi.org/10.1128/aem.03579-14>
 17. Kondratiev S. I., Vidnichuk A. V. Features of the oxygen and sulfide vertical distribution in the Black Sea based on the expedition data obtained by Marine Hydrophysical Institute in 1995–2015. *Physical Oceanography*, 2018, vol. 25, no. 5, pp. 390–400. <https://elibrary.ru/ryjllq>
 18. Kondratiev S. I., Vidnichuk A. V. Vertical distribution of oxygen and hydrogen sulphide in the Black Sea in 2016. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 5: Geografiya*, 2020, no. 3, pp. 91–99. (in Russ.). <https://elibrary.ru/hacwmh>
 19. Leloup J., Loy A., Knab N. J., Borowski C., Wagner M., Jørgensen B. B. Diversity and abundance of sulfate-reducing microorganisms in the sulfate and methane zones of a marine sediment, Black Sea. *Environmental Microbiology*, 2007, vol. 9, iss. 1, pp. 131–142. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01122.x>
 20. Merkel A. Y., Pimenov N. V., Rusanov I. I., Slobodkin A. I., Slobodkina G. B., Tarnovetskii I. Yu., Frolov E. N., Dubin A. V., Perevalova A. A., Bonch-Osmolovskaya E. A. Microbial diversity and autotrophic activity in Kamchatka hot springs. *Extremophiles*, 2017, vol. 21, iss. 2, pp. 307–317. <https://doi.org/10.1007/s00792-016-0903-1>
 21. More K. D., Giosan L., Grice K., Coolen M. J. L. Holocene paleodepositional changes reflected in the sedimentary microbiome of the Black Sea. *Geobiology*, 2019, vol. 17, iss. 4, pp. 436–448. <https://doi.org/10.1111/gbi.12338>
 22. Nunoura T., Hirai M., Miyazaki M., Kazama H., Makita H., Hirayama H., Furushima Y., Yamamoto H., Imachi H., Takai K. Isolation

- and characterization of a thermophilic, obligately anaerobic and heterotrophic marine *Chloroflexi* bacterium from a *Chloroflexi*-dominated microbial community associated with a Japanese shallow hydrothermal system, and proposal for *Thermomarinilinea lacunofontalis* gen. nov., sp. nov. *Microbes and Environment*, 2013, vol. 28, iss. 2, pp. 228–235. <https://doi.org/10.1264/jsme2.me12193>
23. Oxford Nanopore Technology : [site]. 2008–2024. URL: <https://nanoporetech.com/> [accessed: 01.03.2026].
 24. Roussel E. G., Cambon Bonavita M.-A., Querelou J., Cragg B. A., Webster G., Prieur D., Parkes R. J. Extending the sub-sea-floor biosphere. *Science*, 2008, vol. 320, no. 5879, art. 1046 (1 p.). <https://doi.org/10.1126/science.1154545>. Supporting online material: <https://www.sciencemag.org/cgi/content/full/320/5879/1046/dc1>
 25. Schippers A., Kock D., Höft G., Köweker G., Siebert M. Quantification of microbial communities in subsurface marine sediments of the Black Sea and off Namibia. *Frontiers in Microbiology*, 2012, vol. 3, art. 16 (11 p.). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00016>
 26. Shah V., Zhao X., Lundeen R. A., Ingalls A. E., Nicastro D., Morris R. M. Morphological plasticity in a sulfur-oxidizing marine bacterium from the SUP05 clade enhances dark carbon fixation. *mBio*, 2019, vol. 10, no. 3, art. e00216-19 (11 p.). <https://doi.org/10.1128/mbio.00216-19>
 27. Stroeveva A. R., Melnik A. D., Klyukina A. A., Pirogova A. S., Vidishcheva O. N., Poludetkina E. N., Akhmanov G. G., Bonch-Osmolovskaya E. A., Merkel A. Yu. Microbial community structure in the bottom sediments of the Barents and Kara seas and their relation to methane discharge. *Microbiology*, 2023, vol. 92, suppl. 1, pp. S63–S68. <https://doi.org/10.1134/s0026261723603639>
 28. Suominen S., Dombrowski N., Sinninghe Damsté J. S., Villanueva L. A diverse uncultivated microbial community is responsible for organic matter degradation in the Black Sea sulphidic zone. *Environmental Microbiology*, 2021, vol. 23, iss. 6, pp. 2709–2728. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14902>
 29. Tereshchenko N. N., Parkhomenko A. V. Features of formation of the sedimentation and mass accumulation rate in western Black Sea bottom sediments. *Oceanology*, 2021, vol. 61, iss. 4, pp. 499–510. <https://doi.org/10.1134/s0001437021040147>
 30. Tereshchenko N. N., Gulín S. B., Proskurnin V. Yu., Paraskiv A. A. Geochronological reconstruction of sedimentary flows of technogenic plutonium based on radioisotope determination of the rate of sedimentation of suspended matter in sediments on a half-century scale. In: *The Black Sea System* / A. P. Lisitzin (Ed). Moscow : Nauchnyi mir, 2018, pp. 641–659. (in Russ.). <https://elibrary.ru/oyzzik>
 31. Trimmomatic : [site]. [2021]. URL: <https://github.com/usadellab/trimmomatic> [accessed: 14.02.2026].
 32. Webster G., Newberry C. J., Fry J. C., Weightman A. J. Assessment of bacterial community structure in the deep sub-seafloor biosphere by 16S rDNA-based techniques: A cautionary tale. *Journal of Microbiological Methods*, 2003, vol. 55, iss. 1, pp. 155–164. [https://doi.org/10.1016/s0167-7012\(03\)00140-4](https://doi.org/10.1016/s0167-7012(03)00140-4)
 33. Wood D. E., Lu J., Langmead B. Improved metagenomic analysis with Kraken 2. *Genome Biology*, 2019, vol. 20, iss. 1, art. 257 (13 p.). <https://doi.org/10.1186/s13059-019-1891-0>
 34. Yesin N. V., Kos'yan R. D. Field study of sedimentation and radionuclide pollution of the Black Sea. In: *Isotopes in Environmental Studies – Aquatic Forum 2004* : proceedings of International Conference, Monte-Carlo, Monaco, 25–29 October, 2004. Vienna : IAEA, 2006, pp. 277–278.
 35. Zaitsev Yu. P., Polikarpov G. G., Egorov V. N., Gulín S. B., Kopitina N. I., Kurilov A. V., Nesterova D. A., Nidzvetskaya L. M., Nikonova S. E., Polikarpov I. G., Stokozov N. A., Teplinskaya N. G., Terenko L. M. Biological diversity of oxybionts (in the form of viable spores) and anaerobes in the bottom sediments of the hydrogen sulfide bathyal of the Black Sea. *Dopovidi NAN Ukrainy*, 2008, no. 5, pp. 168–173. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/10466>
 36. Zinger L. A., Amaral-Zettler J. A., Fuhrman M., Horner-Devine M. C., Huse S. M., Welch D. B. M., Martiny J. B. H., Sogin M., Boetius A., Ramette A. Global patterns of bacterial beta-diversity in seafloor and seawater ecosystems. *PLoS ONE*, 2011, vol. 6, no. 9, art. e24570 (11 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024570>

**ИССЛЕДОВАНИЕ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ
В ПОДПОВЕРХНОСТНЫХ СЛОЯХ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ
ШЕЛЬФОВОЙ И ГЛУБОКОВОДНОЙ ЗОНЫ ЧЁРНОГО МОРЯ
С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ СЕКВЕНИРОВАНИЯ OXFORD NANOPORE**

**В. Г. Королёв¹, В. Н. Вербенко¹, Н. Н. Терещенко², В. И. Шалгуев¹,
Н. Ю. Мирзоева², О. И. Матязова³, А. Е. Комиссаров¹**

¹Петербургский институт ядерной физики имени Б. П. Константинова Национального исследовательского центра «Курчатовский институт», Гатчина, Российская Федерация

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

³Первый университетский лицей имени Н. И. Лобачевского —
филиал Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова
в городе Усть-Лабинске, Усть-Лабинск, Российская Федерация

E-mail: tereshchenko@ibss-ras.ru

Проведён анализ бактериальных сообществ, присутствующих в подповерхностных слоях донных осадков глубоководной котловины и шельфовой зоны Чёрного моря. Целью исследования было продемонстрировать, что эти отложения, сформированные в разных условиях придонных вод (восстановительных — из-за наличия сероводорода в глубоководной части моря на глубине 2030 м, окислительных — в кислородсодержащих шельфовых морских водах на глубине 49 м), служат средой обитания для различных микробных сообществ. ДНК извлечена из разных слоёв осадков, затем амплифицирована с помощью ПЦР. Далее проведено секвенирование методом Oxford Nanopore. Анализ выявил в общей сложности 28 классифицированных бактериальных филотипов, из которых 24 присутствуют в обеих зонах, а 1 специфичен для глубоководной сероводородной зоны осадков. Впервые установлены 335 представителей из 171 семейства. Специфичными для шельфовых осадков кислородной зоны Чёрного моря оказались 37 семейств, а только в подповерхностных отложениях сероводородной глубоководной зоны обнаружены 46 семейств. Кроме того, 88 семейств встречались в обеих зонах. Результаты свидетельствуют о том, что две зоны Чёрного моря действительно содержат разные микробные сообщества с более разнообразной жизнью на шельфе, и указывают на потенциал будущих исследований роли этих сообществ в биогеохимических циклах.

Ключевые слова: Чёрное море, керн донных отложений, концентрация ДНК, секвенирование методом Oxford Nanopore, микробиом прокариотов, подповерхностные донные отложения, шельфовая кислородсодержащая зона, сероводородная глубоководная зона

УДК 582.261.1-152.6(262.5.04)

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ЭПИЛИТОНА КАМЕНИСТЫХ ГРУНТОВ В ЗАЛИВЕ ДОНУЗЛАВ (КРЫМ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2026 г. Л. И. Рябушко, Д. Н. Лишаев

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

Поступила в редакцию 22.01.2025; после доработки 16.06.2025;
принята к публикации 12.02.2026.

Впервые обобщены оригинальные и литературные данные по видовому составу, эколого-фитогеографическим характеристикам, сезонной динамике и структурным показателям диатомовых водорослей. Оригинальные данные основаны на 54 пробах эпилимтона залива Донузлав Чёрного моря, отобранных в 2018–2020 гг. на глубинах от 0,1 до 1,5 м, при температуре от +7,0 до +27,0 °C и солёности воды от 13,86 до 18,60 ‰. Нами обнаружено 75 таксонов отдела Bacillariophyta, представленного 3 классами, 13 порядками, 20 семействами и 38 родами. В районе морских ферм выявлено 53 вида; среди них 52 вида были общими. Впервые для района исследования приведено 59 таксонов (29 родов). Наибольшее разнообразие отмечено в родах *Navicula* (8 видов), *Nitzschia* (7), *Licmophora* (6) и *Halamphora* (4). Зимой встречено 32 вида, весной — 50, летом — 42, осенью — 37. В сообществах диатомовых водорослей преобладают бентосные виды (88 %), морские (47 %), солоноватоводно-морские (39 %), космополиты (34 %) и β -мезосапробионтные (53 %), то есть виды — индикаторы умеренного органического загрязнения вод. Выявлено 24 колониальных вида и 10 круглогодичных: *Achnanthes longipes*, *Berkeleya rutilans*, *Caloneis liber*, *Cocconeis scutellum*, *Cylindrotheca closterium*, *Grammatophora marina*, *Halamphora hyalina*, *Navicula perrhombus*, *Trachyneis aspera* и *Synedrosphenia crystallina*. Зафиксировано присутствие одного потенциально токсичного вида — *Halamphora coffeiformis*. Максимальные значения обилия видов ($S = 18$), общей численности ($N = 254,0 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²) и биомассы ($B = 1,15$ мг·см⁻²) сообществ отмечены летом, минимальные ($S = 9$ видов, $N = 14,8 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² и $B = 0,037$ мг·см⁻²) — осенью.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, эколого-фитогеографические характеристики, сезонная динамика, обилие видов, численность, биомасса, эпилимтон, залив Донузлав, Чёрное море

Залив Донузлав Чёрного моря — уникальный полузакрытый морской водоём площадью 47,5 км², расположенный на западном побережье Крыма. Длина песчаной насыпи, частично отделяющей его от моря, составляет 9 км, ширина колеблется в диапазоне от 200 до 600 м. Преобладают глубины 4–5 м; значение в районе центральной котловины достигает 12–20 м. Среднее содержание растворённого кислорода в воде составляет 8,77–9,40 мг·л⁻¹. Эти значения считаются удовлетворительными для жизнедеятельности гидробионтов при приемлемой степени загрязнения водной среды [Зуев, Болтачев, 1999].

Основные факторы, воздействующие на сезонную пространственную изменчивость температурного режима залива, — это атмосферные термические условия, его преобладающая мелководность, циркуляция вод, а также тепловое влияние водообмена с Чёрным морем в районе

пересыпи. Мелководность большей части Донузлава и его небольшой теплозапас служат главной причиной значительной сезонной изменчивости горизонтального распределения температуры воды [Дьяков и др., 2018].

В настоящее время на экосистему Донузлава воздействуют такие антропогенные факторы, как промышленная добыча песка [Зуев, Болтачев, 1999] и разведение мидий и устриц на расположенных в заливе фермах.

Первые сведения об изучении видового состава различных отделов микроводорослей в озере Донузлав (при солёности 80–100 ‰), ещё не соединённом с Чёрным морем, приведены в диссертации [Христюк, 1949]. Согласно этим данным, было обнаружено 15 таксонов диатомовых водорослей (далее — ДВ) из 11 родов (некоторые из них морские): *Cyclotella meneghiniana*, *Tabularia fasciculata*, *Achnanthes brevipes*, *Frustulia vulgaris*, *Caloneis amphisbaena*, *Gyrosigma spenseri*, *Hantzschia amphioxys*, *Nitzschia brevissima*, *N. lorenziana*, *N. reversa*, *N. umbonata*, *Tryblionella hungarica*, *Surirella linearis*, *S. ovalis* и *S. brebissonii* var. *kuetzingii*.

Первые комплексные исследования видового состава и структуры функционирования фитопланктона, зоопланктона и мезозоопланктона, а также содержания тяжёлых металлов и ртути в планктоне и донных осадках были проведены в озере Донузлав в мае — октябре 1990 г. [Самышев и др., 2001]. За это время в фитопланктоне авторами обнаружено 45 видов ДВ, из которых 13 таксонов не идентифицированы до видового ранга из-за обилия мелких, трудно определяемых форм, отмеченных во все месяцы. Зарегистрировано 15 видов бентосных ДВ, включая 8 типично колониальных видов-обрастателей: *Achnanthes longipes*, *Licmophora flabellata* (встречались массово), *L. gracilis*, *L. ehrenbergii*, *Striatella unipunctata*, *Striatella* sp., *Grammatophora marina* и *Grammatophora* sp. Также указаны одиночно живущие виды, определённые только до рода: *Cocconeis* sp., *Navicula* sp., *Pleurosigma* sp. и *Surirella* sp. Кроме того, отмечено 10 бентопланктонных видов. Из них 2 вида рода *Pseudo-nitzschia* являются потенциально токсичными; *Cylindrotheca closterium* достаточно широко встречается на черноморском побережье. Лишь 20 видов являются планктонными. Авторами статьи зарегистрировано два пика численности фитопланктона (включая бентосные виды) — в конце весны и начале осени.

В работе по изучению фитопланктона Донузлава выявлено 28 видов Bacillariophyta, относящихся к трём классам: Coscinodiscophyceae, Mediophyceae и Bacillariophyceae [Лилицкая и др., 2012]. Зарегистрированы планктонные и бентосные виды. Указано 19 видов — индикаторов сапробности. Отмечено преобладание галофильных алкалофильных видов.

Между тем у авторов [Лилицкая и др., 2012; Самышев и др., 2001; Христюк, 1949] имеются устаревшие или перешедшие в разряд синонимов названия видов; также встречаются ошибки в латинских названиях. В настоящее время некоторые таксоны нуждаются в критическом пересмотре, необходимо составление новых списков. Анализ литературных источников свидетельствует о разнообразии подходов к изучению бентосных видов ДВ и направлений таких исследований. Одним из естественных субстратов, используемых микроводорослями для поселения, являются каменистые грунты, широко распространённые вдоль морского побережья [Рябушко, 1994, 2013].

Видовое разнообразие микрофитобентоса, а также сезонная динамика качественных и количественных характеристик сообществ ДВ относительно хорошо изучены по единой методике в разных экотопах крымского побережья Чёрного моря [Ли, Рябушко, 2010; Лишаев, Рябушко, 2020; Рябушко, 1994, 2013, 2020; Рябушко и др., 2020; Balycheva, 2014; Ryabushko et al., 2022, 2023]. Однако остаётся актуальной задача дальнейшего исследования с учётом данных электронного сканирующего микроскопа и методов статистического анализа. Изучение микрофитобентоса каменистых грунтов залива Донузлав начато нами в 2018 г. [Лишаев, Рябушко, 2020; Blaginina et al., 2023; Ryabushko et al., 2019b, 2022, 2023]; некоторые методы изучения, рассмотренные в настоящей статье, впоследствии были расширены.

Цель данной работы — изучить видовое разнообразие сообществ диатомовых водорослей эпилимниона залива Донузлав и их качественные и количественные характеристики в течение круглогодичного цикла с учётом сезонов и некоторых гидрологических показателей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отбор образцов камней проводили с апреля 2018 г. по февраль 2020 г. на девяти станциях на глубине от 0,1 до 1,5 м в заливе Донузлав ($45^{\circ}20'00''$ с. ш., $33^{\circ}00'00''$ в. д.), в крымских прибрежных водах Чёрного моря (рис. 1).

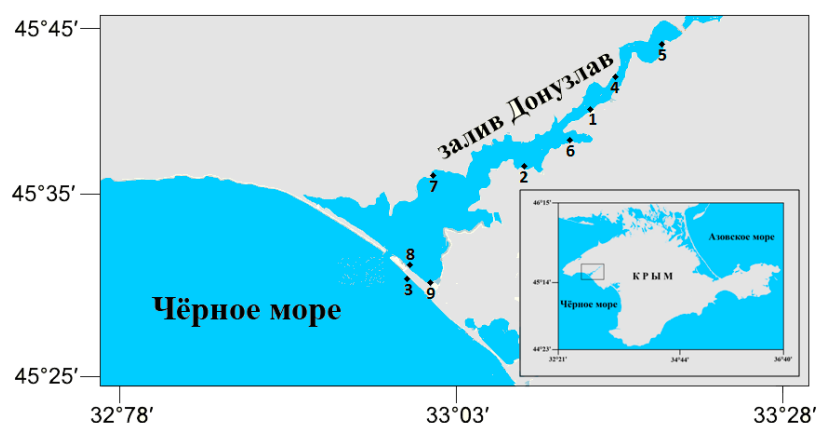


Рис. 1. Карта станций (1–9) отбора проб каменистых грунтов в заливе Донузлав крымского побережья Чёрного моря

Fig. 1. Map of sampling stations (1–9) of stone substrates in Donuzlav Gulf of the Crimean coastal waters of the Black Sea

Ст. 1, 2, 4, 6 и 7 расположены вблизи участков морских ферм, на которых выращивают мидий и устриц. Гидрологические характеристики по глубинам изменялись в широких пределах: температура воды варьировала от $+7,0^{\circ}\text{C}$ (февраль) до $+27,0^{\circ}\text{C}$ (июль), солёность — от 13,86 ‰ (июнь) до 18,60 ‰ (июль) (табл. 1).

Таблица 1. Глубина (Н), температура (Т) и солёность (Sal) воды по станциям и датам отбора проб в заливе Донузлав, 2018–2020 гг.

Table 1. Water depth (H), temperature (T), and salinity (Sal) by stations and sampling dates in Donuzlav Gulf, 2018–2020

Дата отбора проб	Н, м	№ станции	Т, °C	Sal, ‰	Дата отбора проб	Н, м	№ станции	Т, °C	Sal, ‰
13.04.2018	0,3	1, 2	+11,0	17,81	21.06.2019	0,5	7	+25,3	13,86
21.06.2018	1,0	3, 4	+25,0	18,50	11.07.2019	0,5	7	+24,6	15,67
12.07.2018	1,0	5, 6	+27,0	18,60	22.08.2019	0,5	7	+20,6	16,72
05.10.2018	0,2	7	+19,8	16,58	16.09.2019	1,5	6	+22,0	16,70
28.01.2019	0,4	8	+10,0	16,58	09.10.2019	1,0	7	+15,9	17,71
22.03.2019	0,2	6	+10,6	17,97	09.11.2019	0,2	5	+14,1	17,81
08.04.2019	0,1	6	+10,6	17,97	07.12.2019	0,3	9	+8,9	16,97
30.04.2019	0,2	8	+10,0	16,76	11.01.2020	0,5	6	+9,8	18,01
27.05.2019	0,2	7	+20,7	15,56	14.02.2020	0,1	9	+7,0	16,66

Образцы камней отбирали вручную — по три камня на каждой станции. В лаборатории каждый камень очищали с помощью синтетической щётки для качественной и количественной обработки. Образцы суспензий для количественного анализа фиксировали 96%-ным раствором этилового спирта (2 мл на 100 мл образца). При обработке материала использовали разные методы изучения ДВ.

Для оценки качественных и количественных показателей микрофитобентоса подсчёт клеток осуществляли под световым микроскопом Axioskop 40 с программным обеспечением AxioVision Rel. 4.6 при увеличении 10×20 , 10×40 и 10×90 .

Всего собрано и обработано 54 пробы в трёх повторностях (см. табл. 1). Подсчёт клеток ДВ проводили в камере Горяева объёмом $0,9 \text{ мм}^3$. Обилие видов (S) определяли после трёхкратного просмотра камеры. Затем составляли список с указанием общего количества всех встреченных в ней видов.

Площадь поверхности камня вычисляли по формуле R. Calow [1972]. Размеры камней варьировали в следующих диапазонах: длина (x) — от 4 до 12 см, ширина (y) — от 2 до 7 см, высота (z) — от 1,5 до 3,5 см. Створки ДВ очищали по стандартной методике с использованием кислот [Диатомовые водоросли СССР, 1974; Рябушко, 2013]. После отмывки чистые панцири заключали в смолу Naphrax (коэффициент преломления иммерсионного масла — 1,74).

При рассмотрении таксономической структуры ДВ использовали в основном классификационную систему [Round et al., 1990] и дополнения [AlgaeBase, 2026]. Идентификацию видов осуществляли по ряду источников [Диатомовый анализ, 1950; Рябушко, 2013; Рябушко, Бегун, 2015, 2016; Kuylensstierna, 1990; Ryabushko et al., 2022]. Индекс сапробности сообществ ДВ определяли по [Рябушко и др., 2019a; Barinova et al., 2019]. Сходство качественного состава ДВ для района исследования по сезонам оценивали с помощью коэффициента Сёренсена $K_S = 2C / (A + B)$, где C — количество общих видов для сравниваемых списков; A и B — количество видов в каждом из списков [Dice, 1945; Sørensen, 1948].

Количественный учёт сезонной динамики обилия видов (S), численности (N, кл. $\cdot\text{см}^{-2}$) и биомассы (B, мг. $\cdot\text{см}^{-2}$) сообществ ДВ проводили по формулам В. И. Рябушко [2003]: $N = n \cdot V / S \cdot V_k$, где n — число клеток в счётной камере Горяева объёмом (V_k) $0,9 \text{ мм}^3$, и $B = h \cdot V \cdot b / S \cdot V_k$, где b — сумма биообъёмов клеток в мкм^3 , а h — удельный вес, составляющий $1,2 \cdot 10^{-9} \text{ мг} \cdot \text{мкм}^{-3}$ для бентосных ДВ и $1 \cdot 10^{-9} \text{ мг} \cdot \text{мкм}^{-3}$ для планктонных [Оксиук, Юрченко, 1971].

При анализе структуры сообществ ДВ использовали индексы видового разнообразия Шеннона — Уивера (H), выровненности видовой структуры сообществ Пieloу (e) и доминирования видов Бергера — Паркера (D_{BP}) [Berger, Parker, 1970; Pielou, 1966; Shannon, Weaver, 1949]. Сходство и различие в распределении ДВ в эпилитоне в зависимости от их видовой принадлежности, от районов и станций исследования, а также от сезона и частоты встречаемости определяли с применением пакета прикладных программ Past 4.12b. Микрофотографии панцирей ДВ выполнены с помощью электронного сканирующего микроскопа (см. рис. 2), а некоторых их прижизненных форм вместе с хлоропластами — с помощью светового микроскопа (см. рис. 3), что очень важно при определении таксонов без использования кислот и иммерсии. Обычно подобных фотографий в статьях крайне мало, и мы считаем необходимым восполнить этот пробел для залива Донузлав.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительно нами проведена инвентаризация таксонов Bacillariophyta по авторским спискам из 15 литературных источников, поскольку в последние десятилетия имели место существенные номенклатурные перестройки для этой группы организмов. На основе собственных и литературных данных составлен общий список ДВ эпилитона крымского побережья Чёрного моря, охватывающий 296 видов, разновидностей и форм, которые относятся к 88 родам. Наибольшее количество видов принадлежит родам *Nitzschia* (32), *Cocconeis* (16), *Navicula* (16), *Amphora* (15), *Diploneis* (14), *Licmophora* (12) и *Halammphora* (11).

По результатам наших исследований, в эпилитоне залива Донузлав обнаружено 75 таксонов. На станциях возле морских ферм — 53 вида. Все они принадлежат к отделу Bacillariophyta, 3 классам, 13 порядкам, 20 семействам и 38 родам (табл. 2). Из всех ДВ 59 видов и внутривидовых

таксонов (29 родов) отмечены впервые. Наиболее разнообразно представлены *Navicula* (8 видов), *Nitzschia* (7), *Licmophora* (6) и *Halamphora* (4).

Таблица 2. Видовой состав, встречаемость, эколого-фитогеографические характеристики диатомовых водорослей эпилитона залива Донузлав (+) и его марихозяйств (++) в 2018–2020 гг. (Крым, Чёрное море)

Table 2. Species composition, occurrence, and ecological and phytogeographic characteristics of the epilithon diatoms of Donuzlav Gulf (+) and its mariculture farms (++) in 2018–2020 (Crimea, Black Sea)

№	Таксон	Вт	ЖФ	Эк	Сап	ФГ
1	<i>Achnanthes brevipes</i> C. A. Agardh кол.	+ ++	Бен	СМ	β	К
2	<i>Achnanthes longipes</i> C. A. Agardh кол.	+ ++	Бен	М	β	АБТ
3	<i>Amphora angusta</i> W. Gregory **	+ ++	Бен	СМ	β	К
4	<i>Amphora arcus</i> W. Gregory **	+ ++	Бен	М	–	АБ
5	<i>Amphora ovalis</i> (Kützing) Kützing **	+ ++	Бен	ПС	α - β	К
6	<i>Amphora proteus</i> W. Gregory **	+ ++	Бен	М	β - α	К
7	<i>Bacillaria paxillifer</i> (O. F. Müller) N. Hendey ** кол.	+ ++	БП	СМ	α - α	К
8	<i>Berkeleya micans</i> (Lyngbye) Grunow ** кол.	+ ++	Бен	СМ	α	Б нот
9	<i>Berkeleya rutilans</i> (Trentepohl ex Roth) Grunow ** кол.	+ ++	Бен	СМ	–	АБ нот
10	<i>Caloneis formosa</i> var. <i>densestriata</i> Proschkina-Lavrenko **	+ ++	Бен	М	–	Б
11	<i>Caloneis liber</i> (W. Smith) P. T. Cleve **	+ ++	Бен	М	–	К
12	<i>Carinasigma rectum</i> (Donkin) G. Reid **	+ ++	Бен	М	–	БТ нот
13	<i>Cocconeis costata</i> W. Gregory **	+	Бен	М	β	К
14	<i>Cocconeis pseudodebesii</i> Proschkina-Lavrenko **	+	Бен	СМ	–	Б
15	<i>Cocconeis scutellum</i> Ehrenberg	+ ++	Бен	СМ	β	К
16	<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reimann et Lewin	+ ++	БП	СМ	β	К
17	<i>Diploneis bombus</i> (Ehrenberg) Ehrenberg **	+	Бен	М	–	БТ нот
18	<i>Diploneis chersonensis</i> (Grunow) P. T. Cleve **	+ ++	Бен	М	–	АБТ нот
19	<i>Diploneis smithii</i> (Brébisson) P. T. Cleve **	+ ++	Бен	СМ	–	К
20	<i>Donkinia carinata</i> (Donkin) Ralfs in Pritchard **	++	Бен	М	–	БТ
21	<i>Entomoneis paludosa</i> (W. Smith) Reimer **	+ ++	БП	СМ	β - α	К
22	<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i> Proschkina-Lavrenko **	+ ++	БП	М	α	Б
23	<i>Grammatophora marina</i> (Lyngbye) Kützing ** кол.	+ ++	Бен	М	β	К
24	<i>Gyrosigma prolongatum</i> (W. Smith) Griffith et Henfrey **	+ ++	Бен	М	–	АБ нот
25	<i>Halamphora coffeiformis</i> (C. A. Agardh) Levkov **	+ ++	Бен	СМ	α	АБТ
26	<i>Halamphora costata</i> (W. Smith) Levkov **	+ ++	Бен	М	–	БТ нот
27	<i>Halamphora hyalina</i> (Kützing) Rimet et R. Jahn **	+ ++	Бен	М	β	АБТ нот
28	<i>Halamphora terroris</i> (Ehrenberg) P. Wang **	+ ++	Бен	М	–	АБТ нот
29	<i>Haslea crucigera</i> (W. Smith) Simonsen **	+	Бен	М	–	Б
30	<i>Haslea ostrearia</i> (Gaillon) Simonsen **	+	Бен	М	–	БТ
31	<i>Haslea subagnita</i> (Proschkina-Lavrenko) Makarova et Karayeva **	+ ++	Бен	С	–	Б
32	<i>Licmophora abbreviata</i> C. A. Agardh ** кол.	+ ++	Бен	М	β	К
33	<i>Licmophora dalmatica</i> (Kützing) Grunow ** кол.	+	Бен	М	–	Б
34	<i>Licmophora flabellata</i> (Greville) C. A. Agardh ** кол.	+ ++	Бен	М	β	БТ нот
35	<i>Licmophora gracilis</i> (Ehrenberg) Grunow кол.	+	Бен	М	–	АБТ
36	<i>Licmophora hastata</i> Mereschowsky ** кол.	+	Бен	М	–	Б
37	<i>Licmophora paradoxa</i> (Lyngbye) C. A. Agardh ** кол.	+	Бен	М	–	К
38	<i>Lyrella clavata</i> (W. Gregory) D. G. Mann **	+ ++	Бен	М	–	БТ
39	<i>Melosira lineata</i> (Dillwyn) C. A. Agardh ** кол.	+ ++	БП	СМ	α	АБТ нот
40	<i>Melosira moniliformis</i> (O. F. Müller) C. A. Agardh ** кол.	+	БП	СМ	α - β	АБТ нот

Продолжение на следующей странице...

№	Таксон	Вт	ЖФ	Эк	Сап	ФГ
41	<i>Microtabella delicatula</i> (Kützing) Round **	+++	Бен	СМ	—	АБ
42	<i>Navicula antonii</i> Lange-Bertalot **	+	Бен	ПС	—	БТ нот
43	<i>Navicula cancellata</i> Donkin **	+++	Бен	М	—	К
44	<i>Navicula directa</i> (W. Smith) Ralfs ex Pritchard **	+++	Бен	СМ	—	К
45	<i>Navicula distans</i> (W. Smith) Ralfs ex Pritchard **	+	Бен	СМ	—	АБТ
46	<i>Navicula perrhombus</i> Hustedt ex Simonsen **	+++	Бен	СМ	—	БТ
47	<i>Navicula ramosissima</i> (C. A. Agardh) P. T. Cleve ** кол.	+++	Бен	СМ	—	АБТ нот
48	<i>Navicula salinarum</i> Grunow **	+++	Бен	С	α - β	АБТ нот
49	<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i> Mereschowsky **	+++	Бен	СМ	—	БТ
50	<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i> Proschkina-Lavrenko **	+++	Бен	СМ	β	Б
51	<i>Nitzschia lanceolata</i> W. Smith **	+	Бен	С	β	БТ нот
52	<i>Nitzschia longissima</i> (Brébisson) Grunow **	+++	БП	М	—	К
53	<i>Nitzschia sigma</i> (Kützing) W. Smith **	+++	Бен	С	α	АБТ нот
54	<i>Nitzschia sigmoidea</i> (Nitzsch) W. Smith **	+	Бен	ПС	β - α	Б
55	<i>Nitzschia tenuirostris</i> Mereschowsky **	+	БП	С	—	Б
56	<i>Nitzschia vermicularis</i> (Kützing) C. A. Hantzsch **	+	Бен	С	β	БТ нот
57	<i>Parlibellus delognei</i> (Van Heurck) E. J. Cox ** кол.	+++	Бен	М	—	К
58	<i>Petroneis monilifera</i> (P. T. Cleve) Stickle et D. G. Mann **	+++	Бен	М	—	БТ
59	<i>Plagiotropis lepidoptera</i> (W. Gregory) Kuntze **	+++	Бен	М	α	АБТ
60	<i>Pleurosigma elongatum</i> W. Smith **	+++	Бен	СМ	β	К
61	<i>Psammodyction panduriforme</i> (W. Gregory) D. G. Mann **	+++	Бен	М	—	БТ нот
62	<i>Rhaphoneis amphiceros</i> (Ehrenberg) Ehrenberg **	+	Бен	СМ	—	БТ нот
63	<i>Rhopalodia gibberula</i> (Ehrenberg) O. F. Müller **	+	Бен	С	β	АБТ
64	<i>Seminavis ventricosa</i> (Gregory) M. Garcia-Baptista **	+++	Бен	М	β	К
65	<i>Striatella unipunctata</i> (Lyngbye) C. A. Agardh кол.	+++	Бен	М	—	БТ нот
66	<i>Synedrosphenia crystallina</i> (C. A. Agardh) Lobban et Ashworth (= <i>Ardissonea crystallina</i>) ** кол.	+++	Бен	СМ	β	БТ
67	<i>Tabularia fasciculata</i> (Agardh) D. M. Williams et Round кол.	+++	Бен	СМ	χ - α	К
68	<i>Tabularia parva</i> (Kützing) D. M. Williams et Round ** кол.	+	Бен	СМ	α	АБТ нот
69	<i>Tabularia tabulata</i> (C. A. Agardh) Snoeijjs ** кол.	+++	Бен	СМ	β - α	К
70	<i>Thalassiosira eccentrica</i> (Ehrenberg) P. T. Cleve ** кол.	+++	БП	М	—	К
71	<i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenberg) P. T. Cleve **	+++	Бен	М	β	К
72	<i>Tryblionella coarctata</i> (Grunow) D. G. Mann **	+	Бен	СМ	—	БТ
73	<i>Tryblionella hungarica</i> (Grunow) D. G. Mann **	+	Бен	С	α - α	К
74	<i>Undatella lineolata</i> (Ehrenberg) L. I. Ryabushko** кол.	+++	Бен	СМ	β	АБТ
75	<i>Undatella quadrata</i> (Brébisson ex Kützing) Paddock ex Sims ** кол.	+	Бен	СМ	—	Б

Примечание: прочерк (—) — данные отсутствуют; * — вид указан впервые для Крыма и Чёрного моря; ** — новый вид для залива Донузлав; кол. — колониальная форма. Вт — встречаемость вида по станциям (+), включая район ферм (++). ЖФ — жизненная форма: Бен — бентосный вид; БП — бенто-планктонный. Эк — экологическая форма: М — морской вид; ПС — пресноводно-соленоводный; С — соленоводный; СМ — соленоводно-морской. Сап — индекс сапробиности: α — α -мезосапробионт; β — β -мезосапробионт; β - α — β - α -мезосапробионт; α — α -сапробионт; α - α — α - α -мезосапробионт; α - β — α - β -мезосапробионт; χ - α — χ - α -сапробионт. ФГ — фитогеографическая характеристика: АБ — аркто-бореальный вид; АБТ — аркто-бореально-тропический; Б — бореальный; БТ — бореально-тропический; К — космополит; нот — нотальный вид, встречающийся и в Южном полушарии.

Note: —, no data; *, a species is listed for the first time for Crimea and the Black Sea; **, a new species for Donuzlav Gulf; кол., a colonial form. Вт, frequency of species occurrence by stations (+), including the area of mariculture farms (++). ЖФ, a life form: Бен, benthic species; БП, benthic-planktonic. Эк, an ecological form: М, marine species; ПС, freshwater-brackish; С, brackish; СМ, brackish-marine. Сап, saprobic index: α , α -mesosaprobiont; β , β -mesosaprobiont; β - α , β - α -mesosaprobiont; α , α -saprobiont; α - α , α - α -mesosaprobiont; α - β , α - β -mesosaprobiont; χ - α , χ - α -saprobiont. ФГ, phytogeographic characteristics: АБ, arctic-boreal species; АБТ, arctic-boreal-tropical; Б, boreal; БТ, boreal-tropical; К, cosmopolitan; нот, notal species occurring in the Southern Hemisphere as well.

Некоторые виды представлены на микрофотографиях, выполненных в сканирующем электронном микроскопе (рис. 2А–Л) и в световом микроскопе (рис. 3А–П). Выявлено 24 колониальных вида (табл. 2), часть из них приведена на фото (рис. 2Б–Г, И, рис. 3А–Г, З, П). Кроме того, обнаружено 10 круглогодичных видов: *A. longipes* (рис. 2И), *Berkeleya rutilans* (рис. 2Б–Г), *Cocconeis scutellum* (рис. 2Л), *G. marina* (рис. 3В), *C. closterium* (рис. 3Д), *Halamphora hyalina* (рис. 3Ж), *Caloneis liber* (рис. 3И), *Trachyneis aspera* (рис. 3Н), *Navicula perrhombus* и *Synedrosphenia crystallina*. Отмечено присутствие одного потенциально токсичного вида — *Halamphora coffeiformis* (рис. 3Е). По сезонам встречено следующее количество видов ДВ: зимой — 32, весной — 50, летом — 42, осенью — 37.

Navicula antonii был обнаружен в песках бухты Круглой (пляж Севастополя) и указан впервые для Крыма и Чёрного моря [Ryabushko et al., 2022]. Впоследствии этот вид был найден в эпилимне залива Донузлав (табл. 2, рис. 2А).

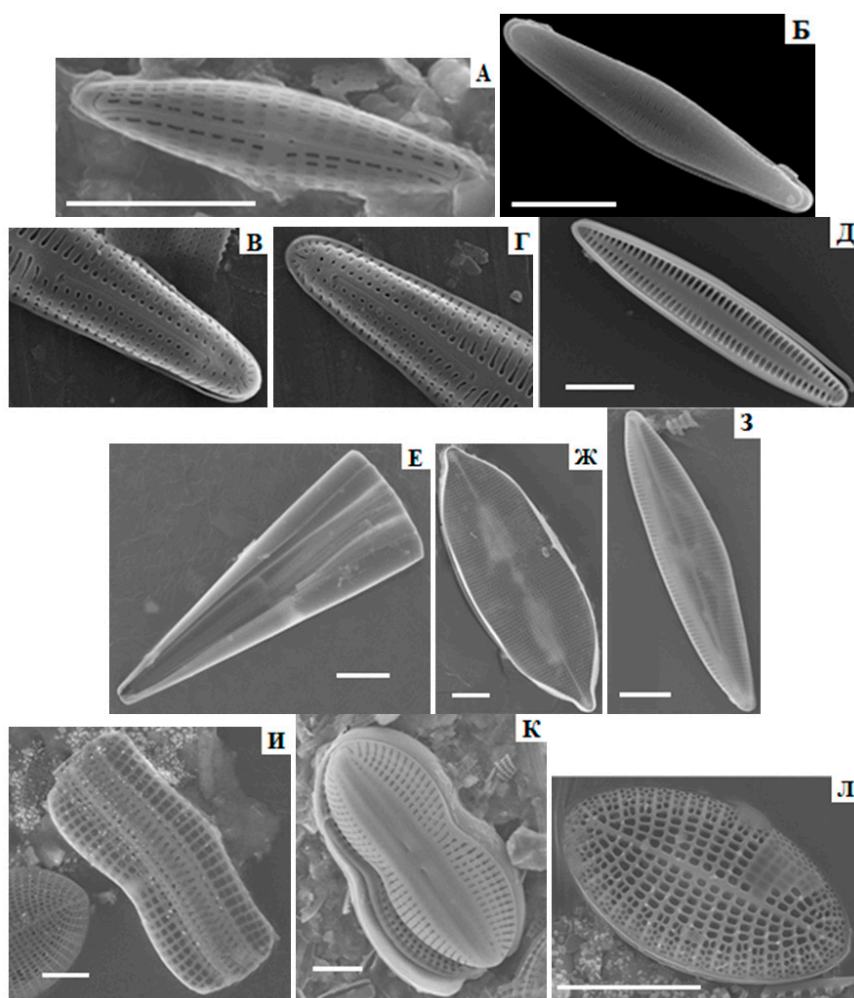


Рис. 2. Фотографии некоторых видов диатомовых водорослей залива Донузлав (сканирующий электронный микроскоп): А — *Navicula antonii*; Б–Г — *Berkeleya rutilans*, створка (Б), фрагменты и структура (В, Г); Д — *Tabularia parva*; Е — *Licmophora abbreviata*; Ж — *Petroneis monilifera*; З — *Haslea subagnita*; И — *Achnanthes longipes*; К — *Diploneis bombus*; Л — *Cocconeis scutellum*. Масштабная линейка — 10 мкм

Fig. 2. Micrographs of some diatom species of Donuzlav Gulf (a scanning electron microscope): А, *Navicula antonii*; Б–Г, *Berkeleya rutilans*, its valve (Б), fragments, and structure (В, Г); Д, *Tabularia parva*; Е, *Licmophora abbreviata*; Ж, *Petroneis monilifera*; З, *Haslea subagnita*; И, *Achnanthes longipes*; К, *Diploneis bombus*; Л, *Cocconeis scutellum*. Scale bars are 10 μ m

Кроме того, нами представлены микрофотографии, полученные в световом микроскопе. Многие из зарегистрированных видов встречались в заливе довольно часто (рис. 3).

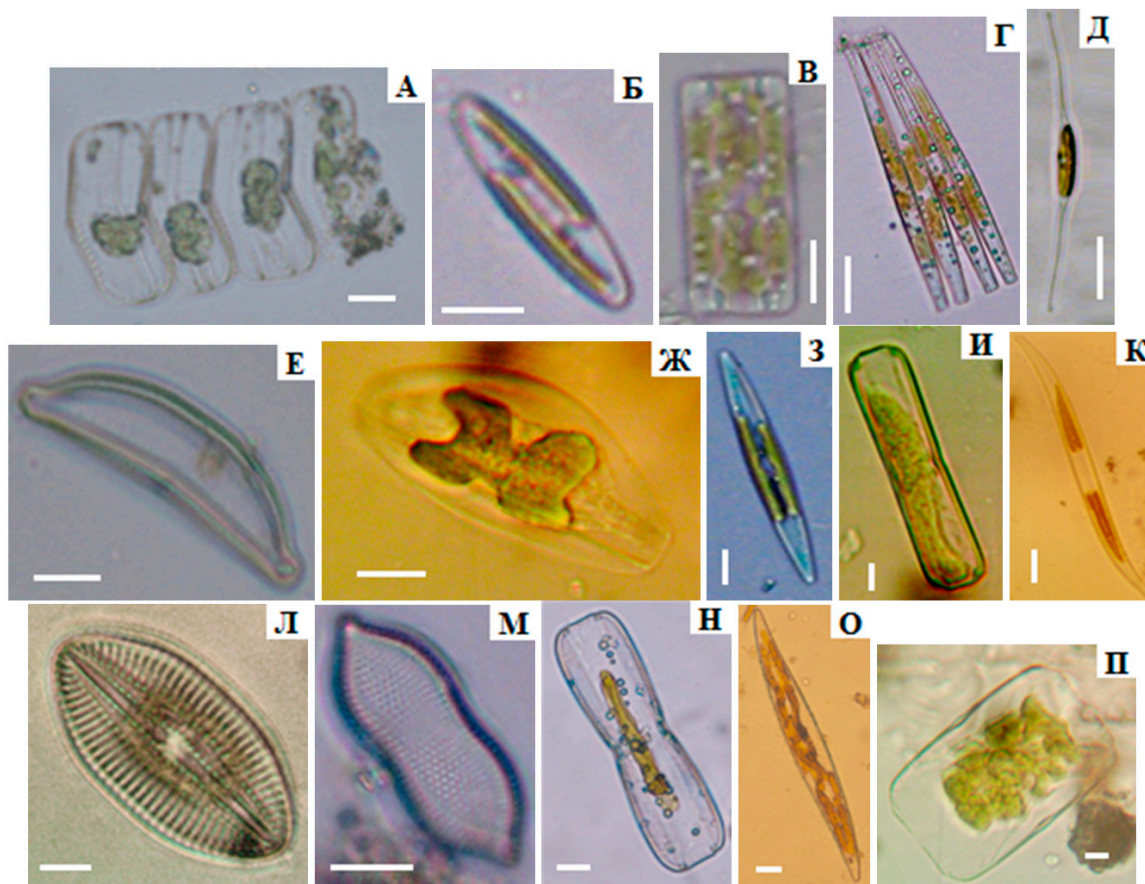


Рис. 3. Фотографии некоторых видов диатомовых водорослей эпилитона залива Донузлав (световой микроскоп): А — *Achnanthes brevipes*; Б — *Berkeleya rutilans*; В — *Grammatophora marina*; Г — *Tabularia tabulata*; Д — *Cylindrotheca closterium*; Е — *Halamphora coffeiformis*; Ж — *Halamphora hyalina*; З — *Haslea ostrearia*; И — *Caloneis liber*; К — *Nitzschia sigma*; Л — *Diploneis smithii*; М — *Tryblionella coarctata*; Н — *Trachyneis aspera*; О — *Pleurosigma elongatum*; П — *Undatella quadrata*. Масштабная линейка — 10 мкм

Fig. 3. Micrographs of some diatom species of the epilithon diatoms of Donuzlav Gulf (a light microscope): А, *Achnanthes brevipes*; Б, *Berkeleya rutilans*; В, *Grammatophora marina*; Г, *Tabularia tabulata*; Д, *Cylindrotheca closterium*; Е, *Halamphora coffeiformis*; Ж, *Halamphora hyalina*; З, *Haslea ostrearia*; И, *Caloneis liber*; К, *Nitzschia sigma*; Л, *Diploneis smithii*; М, *Tryblionella coarctata*; Н, *Trachyneis aspera*; О, *Pleurosigma elongatum*; П, *Undatella quadrata*. Scale bars are 10 μ m

Эколого-флористический анализ ДВ эпилитона залива показал следующее. В сообществах преобладали бентосные жизненные формы (88 %). Бенто-планктонные формы были редкими (12 %). При этом отмечен всего один планктонный вид ДВ — *Thalassiosira eccentrica* (табл. 2), который часто встречается в работах по изучению микрофитобентоса Чёрного моря.

Несмотря на низкую солёность залива, преобладали морские (47 % всех видов) и солоноватоводно-морские виды — 39 % (табл. 2, рис. 4), что в целом характерно для микрофитобентоса Чёрного моря [Рябушко, 2013]. Отмечено три пресноводно-солоноватоводных вида. В прошлом Донузлав был отделён от моря, его называли озером или лиманом. Теперь же, после объединения его акватории с морем, по нашим данным, Донузлав можно считать морским заливом [Ryabushko et al., 2019b].

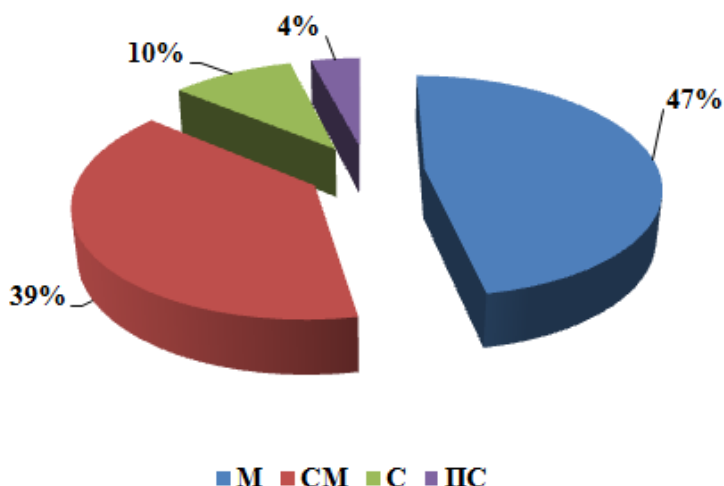


Рис. 4. Распределение видов диатомовых водорослей эпилимниона залива Донузлав по отношению к солёности воды. М — морские формы; СМ — солоноватоводно-морские; С — солоноватоводные; ПС — пресноводно-солоноватоводные

Fig. 4. The ratio of diatom species of Donuzlav Gulf in terms of water salinity. M, marine forms; CM, brackish-marine; C, brackish; PC, freshwater-brackish

К экологическим характеристикам относится индикаторная роль видов ДВ по сапробности [Рябушко и др., 2019a; Barinova et al., 2019]. Отмечено преобладание β -мезосапробионтных видов (53 %) — индикаторов умеренного органического загрязнения вод (рис. 5). Сходные значения этой группы видов указаны и для других районов крымского побережья Чёрного и Азовского морей [Рябушко, 2013; Barinova et al., 2019; Ryabushko et al., 2019b, 2023]. Вклад других индикаторных групп был следующим: β - α -мезосапробионтов и α -мезосапробионтов — по 11 %; o -сапробионтов и o - β -мезосапробионтов — по 8 %; o - α -мезосапробионтов — 6 %; χ - o -сапробионтов — 3 % (табл. 2, рис. 5).

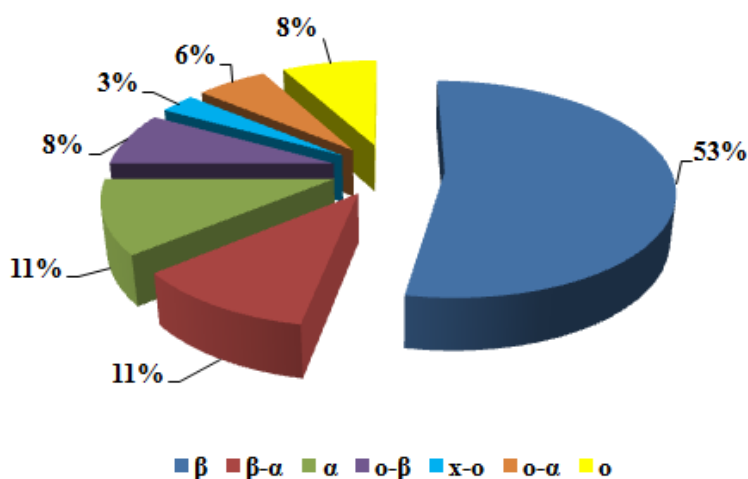


Рис. 5. Распределение диатомовых водорослей — индикаторов сапробности в заливе Донузлав: β — β -мезосапробионты; β - α — β - α -мезосапробионты; α — α -мезосапробионты; o - β — o - β -мезосапробионты; χ - o — χ - o -сапробионты; o - α — o - α -мезосапробионты; o — o -сапробионты

Fig. 5. The ratio of diatoms serving as indicators of saprobity in Donuzlav Gulf: β , β -mesosaprobionts; β - α , β - α -mesosaprobionts; α , α -mesosaprobionts; o - β , o - β -mesosaprobionts; χ - o , χ - o -saprobionts; o - α , o - α -mesosaprobionts; o , o -saprobionts

Кроме экологических характеристик, проанализированы фитогеографические составляющие флоры ДВ в зависимости от ареалов видов, что существенно дополнило общую характеристику вод залива. Выявлено преобладание космополитных видов (34 %), то есть тех, которые характеризуются повсеместным распространением в Мировом океане (рис. 6).

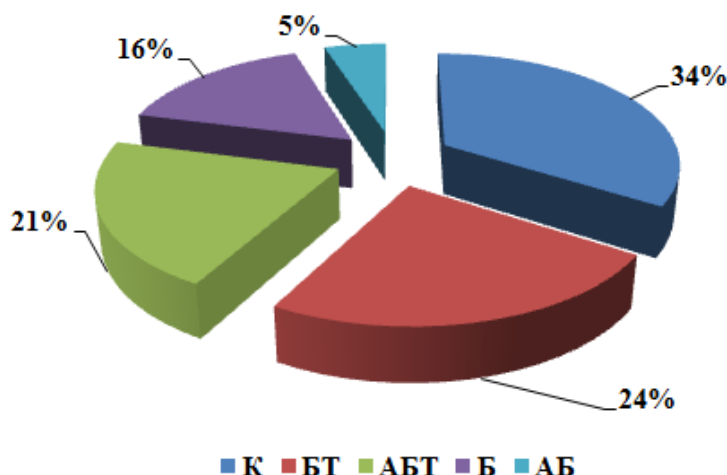


Рис. 6. Фитогеографические составляющие флоры диатомовых водорослей залива Донузлав. К — виды-космополиты; БТ — бореально-тропические; АБТ — аркто-бореально-тропические; Б — бореальные; АБ — аркто-бореальные виды

Fig. 6. Phytogeographic components of diatom flora in Donuzlav Gulf: K, cosmopolitan species; БТ, boreal-tropical; АБТ, arctic-boreal-tropical; Б, boreal; АБ, arctic-boreal

Сходство качественного состава ДВ по сезонам оценено с помощью коэффициента Сёренсена K_S (рис. 7). По результатам его применения нами отмечено, что для Донузлава характерны наибольшие усреднённые величины K_S в летние месяцы и минимальные — в зимние. Летом флора разных локаций выглядела существенно более единообразно, чем зимой.

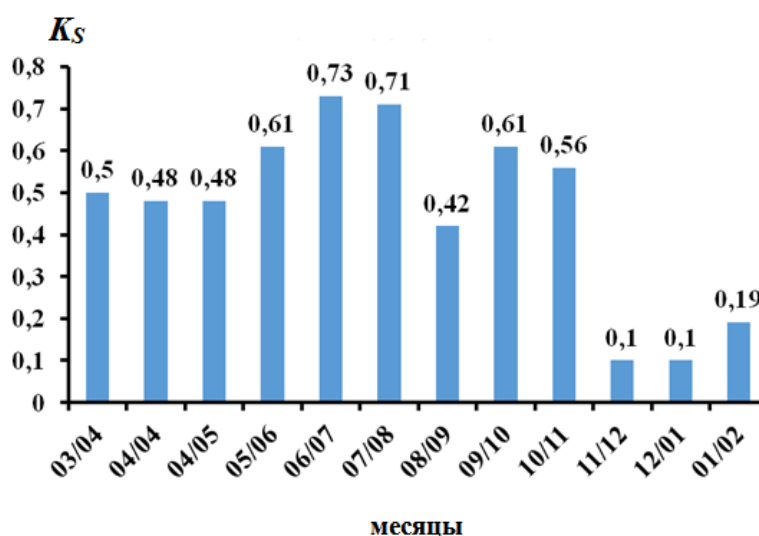


Рис. 7. Динамика средних значений коэффициента Сёренсена (K_S) для диатомовых водорослей эпилимниона залива Донузлав

Fig. 7. Dynamics of mean values of the Sørensen coefficient (K_S) for the epilithon diatoms of Donuzlav Gulf

С помощью кластерного анализа нами определён уровень сходства между видами ДВ по их встречаемости в сообществах (рис. 8). Кластерный анализ средних значений коэффициента Сёренсена показал низкую степень сходства (менее 0,075) у *Nitzschia sigma* по сравнению со всеми остальными видами, отмеченными нами в заливе за всё время исследования. При этом величины сходства остальных видов по частоте встречаемости формируют единый кластер.

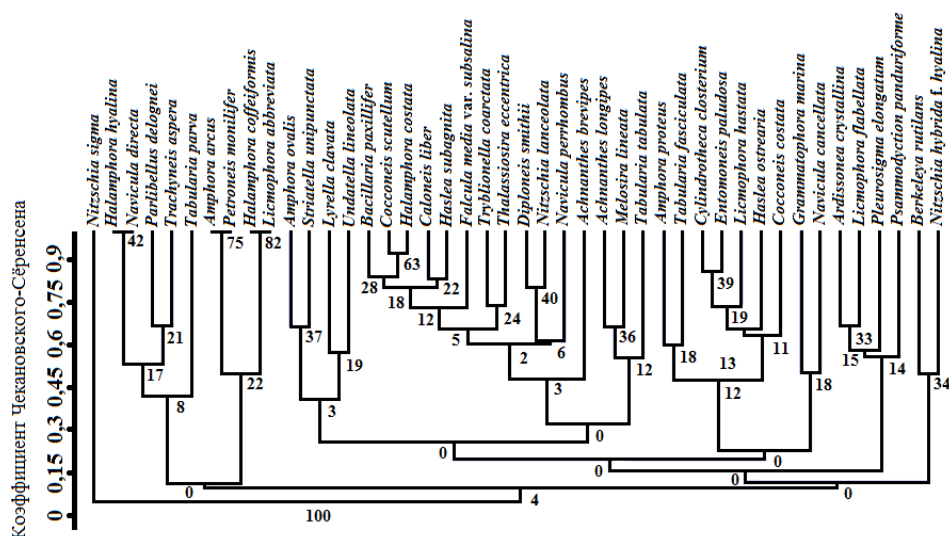


Рис. 8. Дендрограмма сходства диатомовых водорослей залива Донузлав по встречаемости видов (числа под дендрограммой — бутстреп-поддержка)

Fig. 8. Dendrogram of similarity of diatoms of Donuzlav Gulf by species occurrence (bootstrap support values are shown at nodes)

Годовой ход значений индекса выровненности видов Пиелу (e) в сообществах ДВ во многом был схож по своей динамике с годовым ходом значений индекса Шеннона — Уивера (H). Это объясняется их прямой взаимосвязью друг с другом. Изменчивость сообществ ДВ во многом зависит от температуры воды и сезона отбора проб. Наибольшая выровненность видов отмечена в сентябре, а наименьшая — в декабре (рис. 9). Что касается динамики индекса Пиелу по сезонам, то весной, при высоких его значениях, общая выровненность минимальна, а летом и осенью она существенно выше.

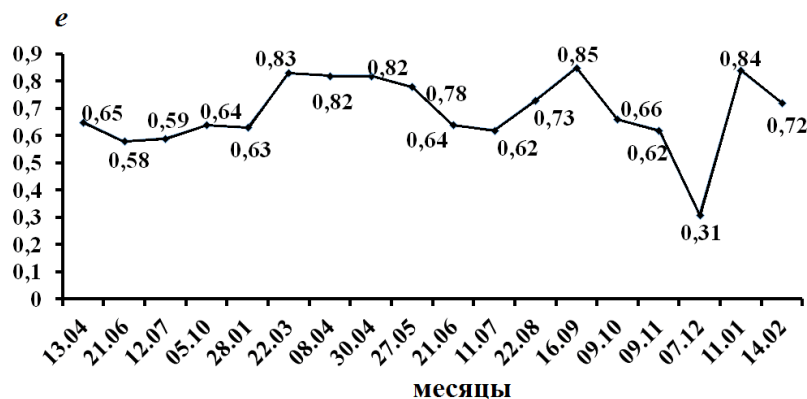


Рис. 9. Сезонная динамика средних значений индекса Пиелу (e) сообществ диатомовых водорослей в заливе Донузлав

Fig. 9. Seasonal dynamics of mean values of the Pielou index (e) of diatom communities in Donuzlav Gulf

Индекс выровненности видов в сообществах ДВ напрямую связан с индексом видового разнообразия Шеннона — Уивера, и при анализе его годовой динамики мы наблюдали различия в наименьших и наибольших колебаниях значений (рис. 9). Максимальные и минимальные значения индекса Пиелу и индекса Шеннона — Уивера отмечены в следующие месяцы: 0,31 (e) и 0,98 (H) в декабре и 0,85 (e) в сентябре и 3,26 (H) в мае (рис. 9, 10). Наименьшие значения для e и H зарегистрированы в декабре (0,31 и 0,98 соответственно), наибольшие выявлены для e в сентябре (0,85) и для H в мае (3,26) (рис. 9, 10). Это вызвано тем, что при низкой температуре воды, как зафиксировано в декабре, наблюдаются пики численности преобладающих видов. При высокой численности доминирующего вида индекс Пиелу всегда стремится к минимальным значениям. Средние значения температуры и солёности воды по сезонам, кроме зимы, относительно слабо различались между собой (см. табл. 1).

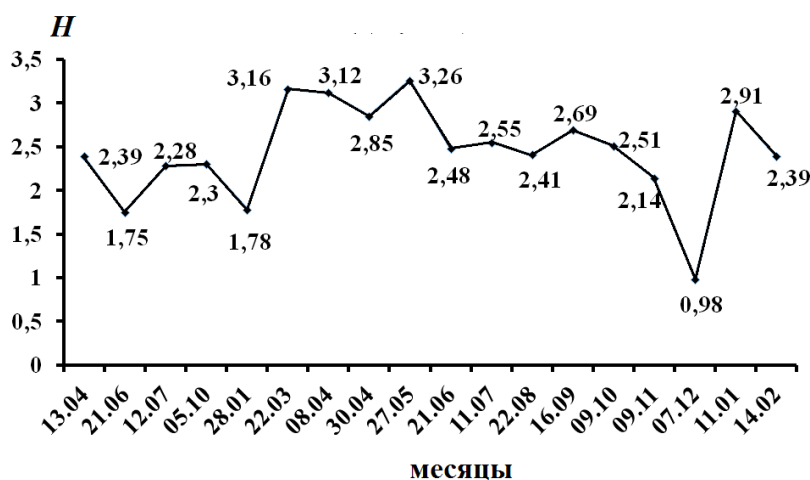


Рис. 10. Сезонная динамика индекса Шеннона — Уивера (H) диатомовых водорослей в заливе Донузлав

Fig. 10. Seasonal dynamics of the Shannon–Weaver index (H) for diatoms in Donuzlav Gulf

Зимой (декабрь — февраль) количественные характеристики популяций и сообществ ДВ были довольно низкими, как и гидрологические показатели (табл. 1). Доминировали колониальные виды *B. rutilans* ($N = 30,35 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,012$ мг·см⁻²) и *Tabularia fasciculata* ($N = 21,6 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,031$ мг·см⁻²). Субдоминантами были *Nitzschia hybrida* f. *hyalina* ($N = 7,3 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,029$ мг·см⁻²), *Tryblionella coarctata* ($N = 9,9 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,016$ мг·см⁻²) и *Haslea subagnita* ($N = 11,4 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,015$ мг·см⁻²).

Весной (март — май) доминировали *B. rutilans* ($N = 45,32 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,019$ мг·см⁻²), *C. closterium* ($N = 51,2 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,011$ мг·см⁻²) и *Licmophora abbreviata* ($N = 42,2 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,07$ мг·см⁻²), которые суммарно составляли 71 % по численности и 49 % по биомассе. Среди субдоминантов выявлены *H. subagnita* в марте ($N = 18,4 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,047$ мг·см⁻²), *Navicula directa* в апреле ($N = 25,6 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,151$ мг·см⁻²) и *N. perrrhombus* в мае ($N = 15,5 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,051$ мг·см⁻²).

Что касается лета (июнь — август), то в июне 2019 г., при температуре +25,3 °С и солёности 13,86 ‰, популяция *B. rutilans* достигала наибольших значений количественных параметров ($N = 112,6 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,086$ мг·см⁻²) (табл. 1). Субдоминантами были *N. perrrhombus* ($N = 61,4 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,094$ мг·см⁻²) и *L. abbreviata* ($N = 54,4 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,07$ мг·см⁻²). В августе произошло снижение температуры воды до +20,6 °С на фоне повышения солёности до 16,72 ‰ (см. табл. 1), что привело к сокращению общей численности и при этом к увеличению биомассы сообществ ДВ до максимума (табл. 3). Также для летнего

сезона отмечен наибольший разброс значений численности и биомассы. В целом усреднённые значения численности и биомассы сообществ ДВ достигали максимума в весенне-летний период и минимума — в осенне-зимний.

Таблица 3. Средние значения и диапазон (min–max) численности (N) и биомассы (B) сообществ диатомовых водорослей в заливе Донузлав по сезонам (T — температура воды; Sal — солёность)

Table 3. Mean values and ranges (min–max) for abundance (N) and biomass (B) of diatom communities in Donuzlav Gulf by season (T, water temperature; Sal, salinity)

Сезон	T, °C	Sal, ‰	N, $\times 10^3$ кл.·см ⁻²	B, мг·см ⁻²
Весна	+10,0...+20,7	15,56–17,97	139,93 $\pm$ 17,61 (126,31–157,57)	0,36 $\pm$ 0,09 (0,218–0,510)
Лето	+20,6...+27,0	18,50–25,3	134,37 $\pm$ 21,45 (68,3–254,0)	0,594 $\pm$ 0,178 (0,19–1,15)
Осень	+14,1...+22,0	16,58–17,81	96,07 $\pm$ 8,21 (14,8–154,6)	0,203 $\pm$ 0,051 (0,037–0,486)
Зима	+7,0...+10,0	16,58–18,01	59,48 $\pm$ 6,91 (57,05–63,54)	0,182 $\pm$ 0,046 (0,112–0,322)

Примечание: после $\pm$ приведена ошибка среднего при уровне значимости $p \leq 0,05$ ($n = 27$).

Note: after $\pm$, the error of the mean is given at a significance level of $p \leq 0.05$ ($n = 27$).

Осенью (сентябрь — ноябрь) при снижении температуры воды с +22,0 до +14,1 °C (см. табл. 1) выявлено уменьшение основных интегральных показателей обилия сообществ (табл. 3). Доминантами были *B. rutilans* ($N = 66,5 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,012$ мг·см⁻²), *C. scutellum* ($N = 4,5 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,018$ мг·см⁻²) и *L. abbreviata* (N от $43,6 \cdot 10^3$ до $58,4 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при B от 0,167 до 0,285 мг·см⁻²). Субдоминантами были *Navicula cancellata* ($N = 14,8 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² при $B = 0,042$ мг·см⁻²), а также *C. closterium*.

Нами показана степень доминирования круглогодичного мелкоклеточного вида *B. rutilans* в сообществах ДВ по индексу Бергера — Паркера, значения которого по сезонам составляли от 0,26 до 0,58 (рис. 11). Доля вида по численности — 40 % зимой, 27 % весной, 48 % летом и 30 % осенью. *B. rutilans* является мелкоклеточным видом, поэтому его доля по биомассе была крайне мала, до 8 % всего сообщества.

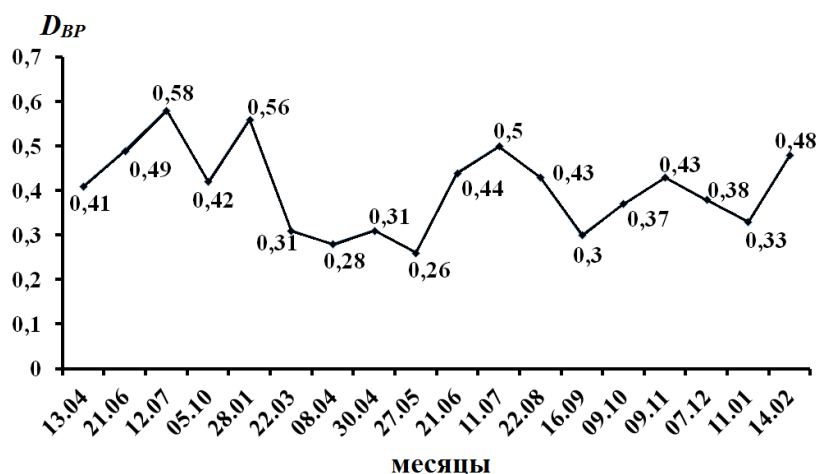


Рис. 11. Сезонная динамика индекса доминирования Бергера — Паркера (D_{BP}) для популяции диатомовой водоросли *Berkeleya rutilans* в заливе Донузлав

Fig. 11. Seasonal dynamics of the Berger–Parker dominance index (D_{BP}) for the population of a diatom *Berkeleya rutilans* in Donuzlav Gulf

Заключение. Впервые представлены данные о видовом разнообразии, жизненных формах, эколого-флористических и географических характеристиках, сезонных величинах качественных и количественных показателей и особенностях структуры сообществ диатомовых водорослей эпилимниона с учётом гидрологических параметров среды залива Донузлав. Всего в эпилимнионе обнаружено 75 таксонов диатомовых водорослей; 53 из них были найдены в районе морских ферм. Впервые отмечены 59 видов и внутривидовых таксонов (29 родов). Выявлено 24 колониальных вида и 10 круглогодичных. Наибольшим количеством видов представлены роды *Navicula* (8), *Nitzschia* (7), *Licmophora* (6) и *Halamphora* (4). Оценка сходства качественного состава диатомовых водорослей по сезонам по коэффициенту Сёренсена K_S показала: для Донузлава характерны максимальные величины для летних месяцев и минимальные — для зимних. Преобладают бентосные виды (88 %), морские (47 %), солоноватоводно-морские (39 %), космополитные (34 %) и β -мезосапробионтные (53 %), то есть виды — индикаторы умеренного органического загрязнения вод. Для залива характерно высокое флористическое сходство сообществ одновременно с низкой изменчивостью видового состава по сезонам.

Максимальные значения обилия видов ($S = 18$), общей численности ($N = 254,0 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²) и биомассы ($B = 1,15$ мг·см⁻²) сообществ диатомовых водорослей отмечены летом, минимальные ($S = 9$, $N = 14,8 \cdot 10^3$ кл.·см⁻² и $B = 0,037$ мг·см⁻²) зарегистрированы осенью. Установлено, что численность и биомасса сообществ диатомовых водорослей характеризуются существенным ростом в весенне-летний период и снижением в зимне-осенний сезон; величины зависят не только от факторов среды, но и от размерных показателей массовых видов, в том числе доминантов и субдоминантов.

Выявление видов — индикаторов органического загрязнения вод, уточнение экологических и фитогеографических характеристик и определение динамики качественных и количественных показателей (обилия видов, численности и биомассы) донных сообществ диатомовых водорослей на мелководье с учётом сезонного хода температуры воды и её солёности расширяют наши представления о развитии морского микрофитобентоса. Полученные данные могут быть использованы для оценки продуктивности и качества водной среды.

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).

Благодарность. Выражаем свою признательность Т. А. Богдановой за определение солёности воды в заливе Донузлав и начальнику лаборатории микроскопии ФИЦ ИнБЮМ В. Н. Лишаеву — за помощь в работе на сканирующем электронном микроскопе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Т. 1 / отв. ред. А. И. Прошкина-Лавренко. Ленинград : Наука, Ленингр. отд-ние, 1974. 403 с. [*The Diatoms of the USSR. Fossil and Recent. Vol. 1 / A. I. Proshkina-Lavrenko (Ed.). Leningrad : Nauka, Leningr. otd-nie, 1974, 403 p. (in Russ.)*]
2. Диатомовый анализ. Книга 3. *Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Порядок Pennales* / ред. А. Н. Криштофович, А. И. Прошкина-Лавренко. Ленинград : Госиздат, 1950. 398 с. [*Diatomovy*
3. *analiz. Book 3. Opredelitel' iskopaemykh i sovremennykh diatomovykh vodoroslei. Poryadok Pennales* / A. N. Krishtofovich, A. I. Proshkina-Lavrenko (Eds). Leningrad : Gosizdat, 1950, 398 p. (in Russ.)]
3. Дьяков Н. Н., Коршенко А. Н., Мальченко Ю. А., Липченко А. Е., Жияев Д. П., Боброва С. А. Гидрологические и гидрохимические условия шельфовых зон Крыма и Кавказа в 2016–2017 гг. // *Труды Государственного океанографического института*. 2018. № 219. С. 66–87. [Dyakov N. N., Korshenko A. N.,

- Malchenko Yu. A., Lipchenko A. E., Zhilyaev D. P., Bobrova S. A. Hydrological and hydrochemical conditions of the Crimean and Caucasus shelf zones in 2016–2017. *Trudy Gosudarstvennogo okeanograficheskogo instituta*, 2018, no. 219, pp. 66–87. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/utdxnu>
4. Зуев Г. В., Болтачев А. Р. Влияние подводной добычи песка на экосистему лимана Донузлав // *Экология моря*. 1999. Вып. 48. С. 5–9. [Zuev G. V., Boltachev A. R. Influence of underwater quarrying of sand on the Donuzlav Estuary ecosystem. *Ekologiya morya*, 1999, iss. 48, pp. 5–9. (in Russ.)). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4199>
 5. Ли Р. И., Рябушко Л. И. Сезонная динамика видового состава и количественных характеристик диатомовых водорослей эпилимона Карантинной бухты в зависимости от температуры воды в Чёрном море // *Системы контроля окружающей среды* : сб. науч. тр. / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. Севастополь, 2010. Вып. 14. С. 215–221. [Li R. I., Ryabushko L. I. Sezonnaya dinamika vidovogo sostava i kolichestvennykh kharakteristik diatomovykh vodoroslei epilimona Karantinnoi bukhty v zavisimosti ot temperatury vody v Chernom more. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy* : sb. nauch. tr. / NAN Ukrainy, Mor. gidrofiz. in-t. Sevastopol, 2010, iss. 14, pp. 215–221. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/lqrjiv>
 6. Лилицкая Г. Г., Царенко П. М., Маслов И. И. Bacillariophyta оз. Донузлав (Крым, Украина) // *Альгология*. 2012. Т. 22, № 1. С. 102–113. [Lilitskaya G. G., Tsarenko P. M., Maslov I. I. Bacillariophyta of Lake Donuzlav (the Crimea, Ukraine). *Algologia*, 2012, vol. 22, no. 1, pp. 102–113. (in Russ.))
 7. Лишаев Д. Н., Рябушко Л. И. Видовая и количественная структура донных сообществ диатомовых водорослей эпилимона каменистых грунтов залива Донузлав (Крым, Чёрное море) // *Наземные и морские экосистемы Причерноморья и их охрана* : сб. тез. II Всерос. науч.-практ. шк.-конф., 28 сентября – 02 октября 2020 г., пгт Курортное, Феодосия, Республика Крым, РФ. Севастополь : ФГБНУ «Институт природно-технических систем», 2020. С. 124–125. [Lishaev D. N., Ryabushko L. I. Vidovaya i kolichestvennaya struktura donnykh soobshchestv diatomovykh vodoroslei epilimona kamenistyykh gruntov zaliva Donuzlav (Krym, Chernoe more). In: *Nazemnye i morskije ekosistemy Prichernomor'ya i ikh okhrana* : sb. tez. II Vseros. nauch.-prakt. shk.-konf., 28 sentyabrya – 02 oktyabrya 2020 g., pgt Kurortnoe, Feodosiya, Respublika Krym, RF. Sevastopol : FGBNU “Institut prirodno-tekhnicheskikh sistem”, 2020, pp. 124–125. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/twmrjo>
 8. Оксийук О. П., Юрченко В. В. О весе диатомовых водорослей // *Гидробиологический журнал*. 1971. Т. 7, № 3. С. 117–120. [Oxiyuk O. P., Yurchenko V. V. On the weight of Diatomeae algae. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1971, vol. 7, no. 3, pp. 117–120. (in Russ.))
 9. Рябушко В. И., Алеев М. Ю., Радченко В. Н., Рябушко Л. И., Чубчикова И. Н. Применение некоторых биоиндикаторов для оценки состояния импактных морских экосистем // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 2003. Вып. 2. С. 144–154. [Ryabushko V. I., Aleev M. Yu., Radchenko V. N., Ryabushko L. I., Chubchikova I. N. Application of some bioindicators for assessment of state of impact marine ecosystem. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*, 2003, iss. 2, pp. 144–154. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/xmrdlv>
 10. Рябушко Л. И. Диатомовые водоросли микрофитобентоса твёрдых грунтов прибрежных районов Севастопольской бухты (Чёрное море) // *Альгология*. 1994. Т. 4, № 2. С. 15–21. [Ryabushko L. I. Microphytobenthic diatom algae from the hard grounds in littoral of the Sevastopol Bay (the Black Sea). *Algologia*, 1994, vol. 4, no. 2, pp. 15–21. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/naycpq>
 11. Рябушко Л. И. Микрофитобентос филлофорного поля Зернова (Чёрное море) // *Экосистемы*. 2020. № 23 (53). С. 16–31. [Ryabushko L. I. Microphytobenthos of Zernov's *Phyllophora* field (the Black Sea). *Ekosistemy*, 2020, no. 23 (53), pp. 16–31. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/kyfkwmm>
 12. Рябушко Л. И. *Микрофитобентос Чёрного моря*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика,

2013. 416 с. [Ryabushko L. I. *Microphytobenthos of the Black Sea*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2013, 416 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8301>
13. Рябушко Л. И., Бегун А. А. *Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря* : в 2 т. Севастополь ; Симферополь : Н.Орианда, 2015. Т. 1. 288 с. [Ryabushko L. I., Begun A. A. *Diatoms of Microphytobenthos of the Sea of Japan* : in 2 vols. Sevastopol ; Simferopol : N.Orianda, 2015, vol. 1, 288 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/7924>
 14. Рябушко Л. И., Бегун А. А. *Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря (синопис и атлас)* : в 2 т. Севастополь : КИА, 2016. Т. 2. 324 с. [Ryabushko L. I., Begun A. A. *Diatoms of Microphytobenthos of the Sea of Japan (Synopsis and Atlas)* : in 2 vols. Sevastopol : KIA, 2016, vol. 2, 324 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/7925>
 15. Рябушко Л. И., Бондаренко А. В., Баринава С. С. Индикаторные микроводоросли бентоса в оценке степени органического загрязнения вод на примере крымского побережья Азовского моря // *Морской биологический журнал*. 2019а. Т. 4, № 3. С. 69–80. [Ryabushko L. I., Bondarenko A. V., Barinova S. S. Indicator benthic microalgae in assessment of the degree of organic water pollution on the example of Crimean coastal waters of the Sea of Azov. *Marine Biological Journal*, 2019а, vol. 4, no. 3, pp. 69–80. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.3.07>
 16. Рябушко Л. И., Бондаренко А. В., Мирошниченко Е. С., Лишаев Д. Н., Широян А. Г. Диатомовые водоросли и цианобактерии перифитона экспериментальных синтетических полимерных материалов в Карантинной бухте Чёрного моря // *Биология внутренних вод*. 2020. № 4. С. 355–363. [Ryabushko L. I., Bondarenko A. V., Miroshnichenko E. S., Lishaev D. N., Shiroyan A. G. Diatoms and cyanobacteria of periphyton of experimental synthetic polymer materials in Karantinnaya Bay in the Black Sea. *Biologiya vnutrennikh vod*, 2020, no. 4, pp. 355–363. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/s0320965220030158>
 17. Самышев Э. З., Сеничкина Л. Г., Сергеева Н. Г., Михайлова Т. В., Панкратова Т. М. Структура и функционирование сообществ планктона и бентоса оз. Донузлав в условиях антропогенного загрязнения и оценка перспектив его рыбохозяйственного использования // *Системы контроля окружающей среды* : сб. науч. тр. / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. Севастополь, 2001. С. 301–325. [Samyhev E. Z., Senichkina L. G., Sergeeva N. G., Mikhaylova T. V., Pankratova T. M. Structure and functioning of planktonic and benthic communities in the lake-estuary Donuzlav in the conditions of anthropogenic contamination and the estimation of outlooks of its fish industrial use. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy* : sb. nauch. tr. / NAN Ukrainy, Mor. gidrofiz. in-t. Sevastopol, 2001, pp. 301–325. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/nbstwe>
 18. Христюк П. М. *Основные черты флоры водорослей пресных вод Крыма* : дис. ... канд. биол. наук. Симферополь, 1949. 1222 с. [Khristyuk P. M. *Osnovnye cherty flory vodoroslei presnykh vod Kryma*. [dissertation]. Simferopol, 1949, 1222 p. (in Russ.)]
 19. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway / M. D. Guiry, G. M. Guiry (Eds) : [site], 2026. URL: <http://www.algaebase.org> [accessed: 17.04.2026].
 20. Balycheva D. S. Seasonal quantitative dynamics of periphyton Bacillariophyta on experimental glass slides exposed monthly in a coastal seawater area of the Crimea. *International Journal on Algae*, 2014, vol. 16, iss. 3, pp. 229–236. <https://doi.org/10.1615/interjalgae.v16.i3.20>
 21. Barinova S., Bondarenko A., Ryabushko L., Kapranov S. Microphytobenthos as an indicator of water quality and organic pollution in the western coastal zone of the Sea of Azov. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 2019, vol. 48, iss. 2, pp. 125–139. <https://doi.org/10.1515/ohs-2019-0013>
 22. Berger W. H., Parker F. L. Diversity of planktonic Foraminifera in deep-sea sediments. *Science*, 1970, vol. 168, iss. 3937, pp. 1345–1347. <https://doi.org/10.1126/science.168.3937.1345>

23. Blaginina A., Balycheva D., Miroshnichenko E., Ryabushko L., Kapranov S., Barinova S., Lishaev D. Does the elemental composition of rock surfaces affect marine benthic communities of diatoms and cyanobacteria? *Journal of Marine Science and Engineering*, 2023, vol. 11, iss. 8, art. 1569 (24 p.). <https://doi.org/10.3390/jmse11081569>
24. Calow R. A method for determining the surface areas of stones to enable quantitative density estimates of littoral stone-dwelling organisms to be made. *Hydrobiologia*, 1972, vol. 40, iss. 1, pp. 37–50. <https://doi.org/10.1007/bf00123590>
25. Dice L. R. Measures of the amount of ecological association between species. *Ecology*, 1945, vol. 26, no. 3, pp. 297–302. <https://doi.org/10.2307/1932409>
26. Kuylenskierna M. *Benthic Algal Vegetation in the Nordre Älv Estuary (Swedish West Coast)*. PhD thesis. Göteborg, Sweden : University of Göteborg–Sweden, 1990, vol. 2 [plates], 76 p.
27. Pielou E. C. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 1966, vol. 13, pp. 131–144. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0)
28. Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. *The Diatoms. Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge, UK : Cambridge University Press, 1990, 747 p.
29. Ryabushko L., Balycheva D., Kapranov S., Shiroyan A., Blaginina A., Barinova S. Seasonal dynamics of microphytobenthos distribution in three ecotopes on a mussel farm (Black Sea). *Journal of Marine Science and Engineering*, 2023, vol. 11, iss. 11, art. 2100 (24 p.). <https://doi.org/10.3390/jmse11112100>
30. Ryabushko L., Begun A., Barinova S., Lishaev D. The pennate benthic diatoms of the sand beach of Kruglaya Bay (the Black Sea). *Transylvanian Review of Systematical and Ecological Research*, 2022, vol. 24, iss. 2, pp. 19–44. <https://doi.org/10.2478/trser-2022-0009>
31. Ryabushko L. I., Lishaev D. N., Kovrigina N. P. Species diversity of epilithon diatoms and the quality of the waters of the Donuzlav Gulf ecosystem (Crimea, the Black Sea). *Diversity*, 2019b, vol. 11, iss. 7, art. 114 (12 p.). <https://doi.org/10.3390/d11070114>
32. Shannon C. E., Weaver W. *The Mathematical Theory of Communication*. Vol. 1. Urbana, IL : University of Illinois Press, 1949, 117 p.
33. Sørensen T. *A Method of Establishing Groups of Equal Amplitude in Plant Sociology Based on Similarity of Species Content and Its Application to Analysis of the Vegetation on Danish Commons*. København : I kommission hos E. Munksgaard, 1948, 34 s. (Biologiske Skrifter/Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, 1948, Bd 5, nr. 4).

SPECIES DIVERSITY OF THE EPILITHON DIATOMS OF DONUZLAV GULF (CRIMEA, THE BLACK SEA)

L. Ryabushko and D. Lishaev

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

For the first time, original and literature data are summarized on the composition of diatoms, their ecological and phytogeographic characteristics, seasonal dynamics, and structural indicators. Original data are based on 54 samples of the epilithon of Donuzlav Gulf (the Black Sea) taken in 2018–2020 at depths of 0.1–1.5 m, at temperatures of +7.0...+27.0 °C, and salinity of 13.86–18.60‰. We registered 75 taxa of the phylum Bacillariophyta represented by 3 classes, 13 orders, 20 families, and 38 genera. In the area of mariculture farms, 53 species were found. Out of those, 52 were common. A total of 59 taxa (29 genera) were noted in Donuzlav Gulf for the first time. The most species-diverse genera were *Navicula* (8 species), *Nitzschia* (7), *Licmophora* (6), and *Halamphora* (4). In winter, 32 species were recorded; in spring, 50; in summer, 42; and in autumn, 37. The communities were dominated by benthic species (88%), marine (47%), brackish-marine (39%), cosmopolitan (34%), and β -mesosaprobic (53%), *i. e.*, species that serve as indicators of moderate organic pollution of water. We identified 24 colonial species and 10 year-round ones: *Achnanthes longipes*, *Berkeleya rutilans*,

Caloneis liber, *Cocconeis scutellum*, *Cylindrotheca closterium*, *Grammatophora marina*, *Halamphora hyalina*, *Navicula perrhombus*, *Trachyneis aspera*, and *Synedrosphenia crystallina*. Also, one potentially toxic species was noted: *Halamphora coffeiformis*. The maximum richness of diatom species ($S = 18$), their abundance ($N = 254.0 \cdot 10^3 \text{ cells} \cdot \text{cm}^{-2}$), and biomass ($B = 1.15 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$) were revealed in summer, while the minimum values ($S = 9$ species, $N = 14.8 \cdot 10^3 \text{ cells} \cdot \text{cm}^{-2}$, and $B = 0.037 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$) were observed in autumn.

Keywords: diatoms, ecological and phytogeographical characteristics, seasonal dynamics, species richness, abundance, biomass, epilithon, Donuzlav Gulf, Black Sea

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

К ЮБИЛЕЮ ПРОФЕССОРА ГЕРМАНА ВАСИЛЬЕВИЧА ЗУЕВА



27 июня 2026 г. исполняется 90 лет Герману Васильевичу Зуеву — известному учёному, выдающемуся ихтиологу и специалисту по головоногим моллюскам, доктору биологических наук, профессору, научному консультанту отдела ихтиологии Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН».

Герман Васильевич родился в 1936 г. в городе Чите (Забайкальский край) в семье военнослужащего. В 1954 г. он окончил среднюю школу и поступил на ихтиологический факультет Московского технического института рыбной промышленности и хозяйства имени А. И. Микояна (Мосрыбвтуз). Из однокурсников, с которыми Г. В. Зуев дружил всю жизнь, можно упомянуть Игоря Еремеевича Шабонеева, много лет работавшего во ВНИРО и в Госкомитете СССР по науке и технике, и академика Юрия Петровича Алтухова, возглавлявшего Институт общей генетики имени Н. И. Вавилова РАН.

В 1959 г. Герман Васильевич получил диплом ихтиолога-рыбовода и был направлен на работу в Атлантическую научно-исследовательскую промысловую перспективную разведку (Калининград) в должности инженера-ихтиолога. В период работы в АНИППР он принял участие в четырёх научно-поисковых экспедициях в Северную Атлантику на судах рыбопромыслового флота.

В 1960 г., находясь в отпуске, Г. В. Зуев впервые посетил Севастополь, где познакомился с директором Севастопольской биологической станции членом-корреспондентом АН УССР Владимиром Алексеевичем Водяницким. В 1961 г. он поступил в аспирантуру. Его научным руководителем стал Юрий Глебович Алеев, возглавлявший отдел нектона. За время обучения в аспирантуре Герман Васильевич принял участие в двух экспедициях на НИС «Академик А. Ковалевский» — в Средиземное и Красное моря с выходом в Аденский залив. Собранный обширный биологический материал стал основой его диссертации. В 1965 г. в диссертационном совете Зоологического института АН СССР (Ленинград) Г. В. Зуев успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему «Функциональные основы внешнего строения головоногих моллюсков» по специальности «зоология беспозвоночных». А уже через год он опубликовал свою первую монографию — «Функциональные основы внешнего строения цефалопод» (1966 г.).

С 1961 по 1968 г. Герман Васильевич участвовал в экспедициях в северо-западную часть Индийского океана, включая Красное и Аравийское моря и Персидский и Аденский заливы, в которых собрал большую коллекцию головоногих моллюсков. Полученные результаты легли в основу его монографии «Головоногие моллюски северо-западной части Индийского океана» (1972 г.). В 1971 г. вышла из печати монография в соавторстве с известным учёным Кириллом Назимовичем Несисом «Кальмары (биология и промысел)». В 2003 г. она была переведена на английский язык и издана Смитсоновским институтом (Вашингтон).

В 1967 г. Г. В. Зуев был переведён из отдела нектона в отдел ихтиологии, где продолжил изучение морфологии и экологии головоногих моллюсков, а также вопросов их промыслового использования. В 1972 г. он начал заниматься исследованием внутривидовой структуры, биологии, экологии и распределения атлантического крылорукого кальмара *Sthenoteuthis pteropus*. Участвуя в многочисленных экспедициях на НИС «Михаил Ломоносов», «Академик Вернадский» и «Профессор Водяницкий», он разработал методы визуального количественного учёта эпипелагических кальмаров.

В период с 1976 г. Герман Васильевич был научным руководителем и ответственным исполнителем ряда тем Госкомитета СССР по науке и технике и хозяйственных работ с научно-исследовательскими институтами Министерства рыбного хозяйства СССР (АтлантНИРО и АзЧерНИРО), направленных на изучение продуктивности пелагических океанических кальмаров, на выявление и рациональное использование их ресурсов. В 1981 г. он был назначен заведующим лабораторией продуктивности нектонных животных и проявил себя как талантливый руководитель. В 1982 г. Г. В. Зуев успешно защитил в ИнБЮМ докторскую диссертацию на тему «Структура вида, экология и продуктивность нектонных океанических кальмаров» по специальности «гидробиология».

В 1983–1984 и 1990–1991 гг. он заведовал лабораторией гидробиологии Советско-Гвинейского научно-исследовательского центра МГИ АН УССР (Конакри), где проводил ихтиологические исследования. Результаты легли в основу коллективной монографии «Тропическая Атлантика. Регион Гвинеи» (1988 г.) и ряда статей.

С 1996 по 2021 г. Герман Васильевич возглавлял отдел ихтиологии ИнБЮМ.

Его профессиональные интересы связаны с изучением промысловых рыб Чёрного моря, выявлением закономерностей формирования промысловых скоплений рыб и научным обоснованием оптимизации их промысла. Им разработан и успешно апробирован эколого-географический подход к выделению популяций массовых видов черноморских рыб, имеющих промысловое значение, дана оценка влияния промысла и климатических изменений на биологические особенности хамсы и шпрота, а также на динамику их численности.

Благодаря своей неиссякаемой энергии, колоссальной работоспособности, креативному мышлению, аналитическому уму и скрупулёзности в изысканиях Г. В. Зуев стал известным в России и за рубежом специалистом — исследователем состояния популяций массовых и промысловых видов рыб Азово-Черноморского бассейна, а также продуктивности пелагических океанических сообществ. За 65 лет работы в ИнБЮМ Герман Васильевич опубликовал более 250 научных статей, две личные и пять коллективных монографий, две научно-популярные книги. Он является членом редколлегии «Морского биологического журнала» и членом диссертационного совета по специальности «1.5.16. Гидробиология» при ФИЦ ИнБЮМ.



Камеральная обработка кальмаров. Слева направо: О. П. Овчаров, Г. В. Зуев и В. Н. Никольский



Г. В. Зуев имеет большой опыт научно-педагогической деятельности. В течение ряда лет он читал курсы лекций студентам в Севастопольском филиале МГУ и в Севастопольском институте ядерной энергии и промышленности, руководил практикой, а также курсовыми и дипломными работами студентов нескольких вузов страны. В 2001 г. ему присвоено звание профессора. Под его руководством защищены шесть кандидатских диссертаций.

За добросовестный труд, высокий профессионализм, развитие фундаментальных и прикладных исследований, плодотворную работу по подготовке квалифицированных научных кадров, эффективную научно-организационную работу Герман Васильевич Зуев награждён медалью «Ветеран труда» (1987 г.), почётными грамотами Национальной академии наук Украины (2011 г.), Федерального агентства научных организаций (2017 г.), Российской академии наук (2021 г.) и Департамента природных ресурсов и экологии города Севастополя (2021 г.), а также юбилейной медалью «300 лет Российской академии наук» (2024 г.). В 2026 г. ему присвоено звание «Заслуженный деятель науки и техники города Севастополя».

Дорогой Герман Васильевич! Коллектив Института биологии южных морей искренне восхищается Вашей целеустремлённостью, инициативностью, высоким профессионализмом и преданностью науке. В день Вашего замечательного юбилея мы желаем Вам крепкого здоровья, активного долголетия, новых творческих успехов, семейного благополучия и исполнения всех желаний!

С. А. Царин, Е. Н. Скуратовская, ФИЦ ИнБЮМ

ON THE ANNIVERSARY OF PROFESSOR GERMAN ZUYEV

On 27 June, 2026, D. Sc., Prof. German Zuyev turns 90. He is a well-known ichthyologist, leading expert on cephalopods, and scientific advisor in IBSS Ichthyology Department. During his 65 years at IBSS, G. Zuyev has made significant contribution to the study of the intraspecific structure of hydrobionts. He is the author of over 250 scientific publications and serves on the editorial board of *Marine Biological Journal*.

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 № 3 от 12.02.2026).

Журнал зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций
(выписка из реестра зарегистрированных средств массовой информации
серия 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., агентство «Смарт Перевод».

Компьютерная вёрстка:

Баяндин А. С.

Оригинал-макет подготовлен в пакете Xe_{La}TeX (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 12.02.2026	Тираж 100 экз.
Усл. печ. листов 13,72	Дата выхода в свет 26.06.2026	Формат 60 × 84/8

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



Вниманию читателей!

*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.