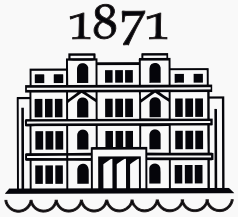
1871



ИМБИ - IMBR

ISSN 2499-9768 print
ISSN 2499-9776 online

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 2 № 4

2017

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
реферируется Международной информационной системой по водным наукам и рыболовству
Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA, ProQuest),
Всероссийским институтом научно-технической информации (ВИНИТИ),
а также Российским индексом научного цитирования (РИНЦ) на базе Научной электронной библиотеки elibrary.ru (НЭБ).
Материалы, подаваемые в «Морской биологический журнал», проходят независимое двойное рецензирование.

Редакционная коллегия

Главный редактор
Гулин С. Б., д. б. н., проф., ИМБИ РАН
Заместители главного редактора
Токарев Ю. Н., д. б. н., проф., ИМБИ РАН
Солдатов А. А., д. б. н., проф., ИМБИ РАН
Ответственный секретарь
Корнийчук Ю. М., к. б. н., ИМБИ РАН

Адрианов А. В., акад. РАН, д. б. н., проф., ИБМ ДВО РАН
Азовский А. И., д. б. н., проф., МГУ
Генкал С. И., д. б. н., проф., ИБВВ РАН
Егоров В. Н., акад. РАН, д. б. н., проф., ИМБИ РАН
Зуев Г. В., д. б. н., проф., ИМБИ РАН
Коновалов С. К., чл.-корр. РАН, д. г. н., МГИ РАН
Мильчакова Н. А., к. б. н., ИМБИ РАН
Миронов О. Г., д. б. н., проф., ИМБИ РАН
Неврова Е. Л., д. б. н., ИМБИ РАН
Празукин А. В., д. б. н., ИМБИ РАН
Руднева И. И., д. б. н., проф., ИМБИ РАН
Рябушко В. И., д. б. н., ИМБИ РАН
Самышев Э. З., д. б. н., проф., ИМБИ РАН
Совга Е. Е., д. г. н., проф., МГИ РАН
Трапезников А. В., д. б. н., ИЭРиЖ УрО РАН
Финенко З. З., д. б. н., проф., ИМБИ РАН
Arvanitidis Chr., PhD (Marine Biol.), HCMR, Greece
Bat L., PhD (Marine Biol.), Prof., Sinop Univ., Turkey
Ben Souissi J., PhD (Env. Sc.), Prof., INAT, Tunis
Kociolek J. P., PhD (Marine Sc.), Prof., CU, USA
Magni P., PhD (Marine Sc.), IAMC-CNR, Italy
Moncheva S., PhD (Marine Biol.), Prof., IO BAS, Bulgaria
Pešić V., PhD (Biol.), Prof., Univ. of Montenegro, Montenegro
Zaharia T., PhD (Ecology, Env. Sc.), NIMRD, Romania

Editorial Board

Editor-in-chief
Gulin S. B., D. Sc. (Biol.), Prof., IMBR RAS
Assistant editors
Tokarev Yu. N., D. Sc. (Biol.), Prof., IMBR RAS
Soldatov A. A., D. Sc. (Biol.), Prof., IMBR RAS
Executive secretary
Kornyychuk Yu. M., PhD (Biol.), IMBR RAS

Adrianov A. V., Acad. of RAS, D. Sc. (Biol.), Prof., IMB FEB RAS, Russia
Arvanitidis Chr., PhD (Marine Biol.), HCMR, Greece
Azovsky A. I., D. Sc. (Biol.), Prof., MSU, Russia
Bat L., PhD (Marine Biol.), Prof., Sinop Univ., Turkey
Ben Souissi J., PhD (Env. Sc.), Prof., INAT, Tunis
Egorov V. N., Acad. of RAS, D. Sc. (Biol.), Prof., IMBR RAS
Finenko Z. Z., D. Sc. (Biol.), Prof., IMBR RAS
Genkal S. I., D. Sc. (Biol.), Prof., IBIW RAS, Russia
Kociolek J. P., PhD (Marine Sc.), Prof., CU, USA
Konovalov S. K., Corr. Member of RAS, D. Sc. (Geogr.), Prof., MHI RAS, Russia
Magni P., PhD (Marine Sc.), IAMC-CNR, Italy
Milchakova N. A., PhD (Biol.), IMBR RAS
Mironov O. G., D. Sc. (Biol.), Prof., IMBR RAS
Moncheva S., PhD (Marine Biol.), Prof., IO BAS, Bulgaria
Nevrova E. L., D. Sc. (Biol.), IMBR RAS
Pešić V., PhD (Biol.), Prof., Univ. of Montenegro, Montenegro
Prazukin A. V., D. Sc. (Biol.), IMBR RAS
Rudneva I. I., D. Sc. (Biol.), Prof., IMBR RAS
Ryabushko V. I., D. Sc. (Biol.), IMBR RAS
Samyshev E. Z., D. Sc. (Biol.), Prof., IMBR RAS
Sovga E. E., D. Sc. (Geogr.), Prof., MHI RAS, Russia
Trapeznikov A. V., D. Sc. (Biol.), IPAE UB RAS
Zaharia T., PhD (Ecology, Env. Sc.), NIMRD, Romania
Zuyev G. V., D. Sc. (Biol.), Prof., IMBR RAS

Адрес редакции и издателя

Институт морских биологических исследований
имени А. О. Ковалевского РАН
пр. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Россия
Телефон: +7 (8692) 54-41-10
E-mail: mbj@imbr-ras.ru

Adress of the Editorial Office

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research
Russian Academy of Sciences
Nakhimov avenue, 2, Sevastopol, 299011, Russian Federation
Tel.: +7 (8692) 54-41-10
E-mail: mbj@imbr-ras.ru

© Зоологический институт РАН, 2017
© Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН, 2017

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
ИНСТИТУТ МОРСКИХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2017 Том 2 № 4

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

СОДЕРЖАНИЕ

Обзоры

Лихошвай Е. В. Современные тенденции развития биологии водных экосистем 3–14

Юрахно В. М. Миксоспоридии рода *Kudoa* (Myxosporea, Kudoidae) рыб мировой фауны и их значение для рыбного промысла и марикультуры: обзор 15–29

Научные сообщения

Гринцов В. А. Биоразнообразие и динамика численности бокоплавов на коллекторах мидийной фермы (Севастополь, Чёрное море) 30–37

Лисицкая Е. В. Таксономический состав и сезонная динамика мероланктона в районе мидийно-устричной фермы (Севастополь, Чёрное море) 38–49

Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. Мейоз, эмбриональное и личиночное развитие черноморского гребешка *Flexopecten glaber ponticus* (Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus, 1889) (Bivalvia, Pectinidae) 50–57

Попов М. А., Ерохин А. В. Течения в районе устрично-мидийной фермы как фактор оптимального функционирования марихозяйства (Севастополь, Чёрное море) 58–66

Рябушко Л. И., Поспелова Н. В., Балычева Д. С., Ковригина Н. П., Трощенко О. А., Капранов С. В. Микроводоросли эпизоона культивируемого моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. 1819, фитопланктон и гидролого-гидрохимические характеристики акватории мидийно-устричной фермы (Севастополь, Чёрное море) 67–83

Хроника и информация

Ануфриева Е. В., Корнийчук Ю. М., Шадрин Н. В. Помня и развивая идеи Виктора Сергеевича и Ирины Викторовны Ивлевых 84–85

Боровков А. Б., Родина Е. А. X Всероссийская научно-практическая конференция молодых учёных по проблемам водных экосистем «Понт Эвксинский — 2017» в рамках проведения Года экологии в Российской Федерации 86–88

Дмитриева Е. В. К юбилею Альбины Витольдовны Гаевской 89–91

Минкина Н. И. К 80-летию Эрнеста Зайнуллиновича Самышева 92–94

Сергеева Н. Г., Лисицкая Е. В., Гусева Г. Ф. К юбилею Галины-Ванцетти Васильевны Муриной 95–96

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE
KOVALEVSKY INSTITUTE
OF MARINE BIOLOGICAL RESEARCH

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2017 Vol. 2 no. 4

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

CONTENTS

Reviews

Likhoshway Ye. V. Actual trends in water ecosystem biology development 3–14

Yurakhno V. M. Myxosporeans of *Kudoa* genus (Myxosporea, Kudoidae) of the world fish fauna and their importance for fishery and mariculture: review 15–29

Scientific communications

Grintsov V. A. Dynamics of diversity and abundance of Amphipoda of mussel collectors (Sevastopol, Black Sea) 30–37

Lisitskaya E. V. Taxonomic composition and seasonal dynamics of meroplankton in the area of mussel-oyster farm (Sevastopol, Black Sea) 38–49

Pirkova A. V., Ladygina L. V. Meiosis, embryonic, and larval development of the Black Sea scallop *Flexopecten glaber ponticus* (Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus, 1889) (Bivalvia, Pectinidae) 50–57

Popov M. A., Erokhin A. V. Currents in the area of the oyster-mussel farm as a factor of the optimum functioning of the mari farm (Sevastopol, Black Sea) 58–66

Ryabushko L. I., Pospelova N. V., Balycheva D. S., Kovrigina N. P., Troshchenko O. A., Kapranov S. V. Epizoon microalgae of the cultivated mollusk *Mytilus galloprovincialis* Lam. 1819, phytoplankton, hydrological and hydrochemical characteristics in the mussel-and-oyster farm area (Sevastopol, Black Sea) 67–83

Chronicle and information

Anufriieva E. V., Korniychuk Yu. M., Shadrin N. V. Prospects and directions of aquatic ecology development: remembering Viktor Ivlev and Irina Ivleva 84–85

Borovkov A. B., Rodina E. A. The All-Russian scientific-practical conference of young scientists "Pontus Euxinus – 2017" as part of the Year of Ecology in Russia 86–88

Dmitrieva Ye. V. To the anniversary of Albina Gaevskaya 89–91

Minkina N. I. To the anniversary of Ernest Samyshev 92–94

Sergeeva N. G., Lisitskaya E. V., Guseva G. F. To the anniversary of Galina-Vantsetti Murina 95–96

ИМБИ - IMBR

Морской биологический журнал, 2017, том 2, № 4, с. 3–14
Marine Biological Journal, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 3–14
http://mbj.marine-research.org; doi: 10.21072/mbj.2017.02.4.01
ISSN 2499-9768 print / ISSN 2499-9776 online

УДК 574.58:004

СОВРЕМЕННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ РАЗВИТИЯ БИОЛОГИИ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

© 2017 г. **Е. В. Лихошвай**, д-р биол. наук, зав. отд.

Лимнологический институт Сибирского отделения РАН, г. Иркутск, Россия
E-mail: likhoshway@mail.ru

Поступила в редакцию 20.10.2017 г. Принята к публикации 18.12.2017 г.

Охарактеризованы новые направления океанологии, сформированные в последние несколько лет благодаря внедрению в практику современных методов получения и обработки данных. Это методы массового секвенирования, «омики» и биоинформационные методы хранения и анализа данных. Выявление биологически активных веществ в водной среде и результаты лабораторных экспериментов показывают, что существует молекулярное взаимодействие (сигналинг) как на уровне популяционных и межвидовых отношений между микроорганизмами, так и на уровне их трофических связей. «От молекул к экосистеме» — так охарактеризовано актуальное направление биологии морских экосистем. Объединение и анализ огромных массивов данных, включая полученные с помощью космических съёмок и «облачных» технологий, сформировали новое направление экоинформатики, которое применительно к водным экосистемам позволяет приблизиться к пониманию их структурно-функциональной организации в целом.

Ключевые слова: биология водных экосистем, «омики», большие данные, сигналинг

Гидросфера занимает около 70 % площади земного шара [5] и служит местом обитания различных организмов — от бактерий до китов, а также вирусов, в том числе бактериофагов. Развитие и применение современных методов сбора и анализа данных открыло огромное разнообразие водных микроорганизмов и позволило выявить связи как среди них, так и между микро- и макроскопическими организмами. Так, благодаря трансмиссионной электронной микроскопии открыт вириопланктон. Определено, что он влияет на многие биогеохимические и экологические процессы, включая цикл питания, дыхания и распределение веществ в различных звеньях экосистемы. Предложена новая схема структурно-функциональной организации водных экосистем с учётом полученных новых данных о роли вириопланктона [76]. Внедрение методов секвенирования нового поколения способствовало обнаружению массы неизвестных ранее бактерий [37] и вирусов, вместе с ними — новых генов и белков [52]. Создание баз данных и развитие биоинформационных методов анализа позволили выявить корреляционные связи между разными уровнями жизни гидросферы и определить степень их развития в зависимости от факторов окружающей среды. Особенностью водной среды как места обитания является не только возможность сосуществования различных организмов в одном объёме, но и возможность обмена информацией между ними посредством сигнальных молекул, влияющих на развитие и обилие гидробионтов. В настоящем обзоре в основном проанализированы работы последних лет с целью определения «точек роста» в области биологии морских экосистем.

1. Основные направления биологии морских экосистем

В последнее десятилетие мировой наукой сформулированы основные направления океанологии, которые предполагают замену редукционистских подходов *системными*. С учётом широкого охвата станций при отборе проб и благодаря развитию технической базы, успехам физических и химических наук, внедрению новых методов анализа данных (аналитических, молекулярно-биологических и информационных), стало возможным исследовать водные объекты не как совокупность отдельных организмов, обитающих в определённых условиях окружающей среды, а как *экосистему в целом*. Переход от изучения биологии отдельных организмов к *молекулярной экосистемной биологии* (molecular ecosystems biology), названный *революционным*, позволяет понять, как *функционируют* водные сообщества [53].

В текущем десятилетии сформировано несколько научных программ изучения морских экосистем. Одна из первых (2011 г.) — Tara Oceans — это новое направление *биологии морских экосистем* (marine eco-systems biology), которое предусматривает интеграцию источников информации путём сочетания полу- или полностью автоматизированных методов сбора данных, новых биоинформационных инструментов и стандартизованной организации данных. Прогнозировалось, что в результате выполнения программы высокопроизводительное секвенирование и количественный анализ изображений обеспечат получение информации для эволюционных и метаболических реконструкций и выявят существующие связи, на основе которых будут построены метаболические карты сообществ и сети между таксонами/генами, и в результате будут созданы собственно модели экосистем [40].

Для понимания того, каким образом взаимодействия между молекулами, клетками и организмами вызывают сложные биологические процессы, такие как деление клеток, рост, изменение поведения и формирование определённых экологических структур, выделены четыре основных подхода [41]:

- высокопроизводительные количественные методы анализа изображений, секвенирования («омики») и фенотипирования, ассоциированные с обработкой и хранением больших массивов данных;
- биохимические и физические методы получения данных для определения количественных параметров, характеризующих молекулы, клетки, группы клеток, организмы и популяции;
- теория сетей и биоинформатика для анализа крупномасштабных вычислительных представлений сложных систем;
- физические модели на основе комбинации статистической физики и физики мягкого тела.

В настоящее время системный подход позволяет объединить знания о структуре морских экосистем, о связях между различными водными организмами и о механизмах, их осуществляющих.

2. Метапопуляции микробных сообществ (микробиомы)

Применение методов высокопроизводительного секвенирования и биоинформационных методов анализа данных позволяет охарактеризовать *всё* микробное сообщество, а не только культивируемую его часть. Секвенирование ампликонов генов рибосомных 16S и 18S РНК позволяет выявить таксономическое богатство и разнообразие микроскопических про- и эукариотических организмов в анализируемых пробах, т. е. определить структуру *метапопуляции*. Далее на широком наборе проб, отобранных во временно́й динамике или при большом географическом охвате, с применением методов математической статистики определяются корреляционные связи между про- и эукариотическими организмами, между ними и факторами окружающей среды. Таким образом, появляется возможность перейти на следующий уровень познания экосистемы «*от организмов — к ко-ассоциативным сетям*». Использование этого подхода позволило показать, что корреляции между отдельными бактериальными таксонами намного сильнее, чем между бактериями и эукариотами или бактериями и факторами окружающей среды [22], а также выявить экологические связи морских бактерий, архей и протист [63].

На основе ко-ассоциативных сетей возможен переход на следующий уровень — построение *динамических моделей метапопуляций*, которые предсказывают изменение численности различных организмов в зависимости от изменений факторов окружающей среды [20].

3. Метаметаболом

Полногеномное секвенирование суммарной ДНК выявляет *весь* набор генов данной популяции. Для анализа больших наборов метагеномных данных и предсказания проходящих в популяции *метаболических процессов* предложен ряд вычислительных подходов: Model SEED platform [31], COBRA Toolbox [59], метод построения сетей PRMT (Predicted Relative Metabolomic Turnover) [43], MetaPathways [42]. Метод PRMT незаменим, по мнению разработчиков, в крупных проектах по мониторингу экосистем, в которых анализируются огромные массивы данных (metadata). Это не только упомянутая выше Tara Oceans, но и программы Global Ocean Survey, Hawaiian Ocean Time Series, Bermudan Ocean Time Series, the Long Term Ecological Research sites, NEON и the Earth Microbiome Project.

В 2014 г. на продолжающемся пути «перевода биологии в информационную науку» сконструированы базы данных ePGDBs (environmental pathway/genome databases) [27], которые позволяют на основе метагеномных данных устанавливать метаболические взаимодействия в отдельных микробиомах, в том числе при оценке качества вод [68]. Необходимость постановки и решения новых задач для биологии обуславливает постоянное развитие вычислительных методов для анализа метагеномных данных (см. обзор [28]).

Объединение подходов *метагеномики*, *метатранскриптомики* и *метаметаболомики* даёт более полное представление о микробиоме [9]. Использование вместе ко-ассоциативных и метаболических сетей позволит глубже понимать скрытые механизмы, обеспечивающие стабильность и динамику микробных сообществ [16].

4. Метавиром

Сравнительно недавно методом трансмиссионной микроскопии (ТЭМ) открыт новый важный компонент водных экосистем — вирусы [11]. Метод ТЭМ даёт возможность прямого подсчёта вирусных частиц с одновременным определением их морфологии. Водными вирусами оказались в основном бактериофаги с характерной морфологией «голова-хвост». Их концентрация в 10^3–10^7 раз превышала концентрацию фагов, которую можно определить методом «бляшек» (путём высева проб на газон культивируемых бактерий). Помимо морских экотопов, где концентрация вирусных частиц варьирует от миллионов [3] до сотен миллионов [11] в одном мл, огромной численностью и разнообразием бактериофагов характеризуется также озеро Байкал [1]. Таким образом, выявлено *новое трофическое звено* в этой крупнейшей пресноводной экосистеме [2].

По общей оценке, в Мировом океане содержится 10^{30} вирусных частиц [65], что составляет 200 мегатонн углерода [66]. Вирусы поражают все водные биологические объекты, и можно сказать, что им отведена важная роль в *глобальном круговороте биогенных элементов*. Введено понятие «*вирусный шунт*», через который может проходить до 25 % первичной продукции углерода океана [75]; предложена *новая структурно-функциональная модель водных экосистем*, согласно которой биогеохимические и экологические процессы, включая цикл питания, дыхания и распределение веществ в различных звеньях экосистемы, проходят «под контролем» вириопланктона [4, 76]. В 2014 г. коллектив океанологов и математиков [74] предложил *количественную мультитрофическую модель*, согласно которой вирусы в водных экосистемах приводят к: (1) усилению круговорота органического вещества; (2) уменьшению его переноса на более высокие трофические уровни; (3) увеличению общей первичной продукции.

Применение высокопроизводительных методов секвенирования существенно расширило представления о количестве, разнообразии и особенностях локального распределения вирусов. Так, проанализировав свыше 5 Tb данных метагеномного секвенирования из 3042 географически различных локализаций (морских, пресноводных, наземных экосистем, почвы, термальных источников, а также проб, собранных с растений, животных и человека), исследователи обнаружили свыше 125 000 частичных

DNA-вирусных геномов, при этом в 16 раз увеличилось количество известных вирусных генов. Половина этих геномов группировалась отдельно, а большинство геномов содержало гены, не относящиеся к каким-либо известным вирусам [52].

Известно, что после фаговой инфекции в геноме хозяина остаются последовательности CRISPR (clustered regularly interspaced short palindromic repeats), которые обеспечивают «иммунитет» к повторной инфекции тех же фагов. По их наличию в геноме бактерии можно заключить, что она была ранее инфицирована определённым фагом. Для автоматического сканирования последовательностей CRISPR написана программа CRISPRFinder, которая идентифицирует CRISPR и выделяет повторы и уникальные последовательности. С её помощью создана база данных (CRISPRdb), которая автоматически ежемесячно пополняется новыми опубликованными последовательностями геномов. Оказалось, что CRISPR обнаружены в 40 % бактерий и 90 % архей [23]. По мнению авторов, применение метагеномного анализа CRISPR открывает новые возможности на пути к всестороннему анализу вирус-микробных взаимодействий [34]. С использованием данных о CRISPR удвоено количество микробиальных филл, поражаемых вирусами, и идентифицированы вирусы, которые могут инфицировать организмы разных филл. Анализ распределения вирусов в разнообразных экосистемах показал высокую специфичность к месту обитания большинства из них, но выявил и космополитные группы вирусов [52].

В результате выполнения международных проектов, в том числе упомянутых выше, на большом количестве станций проведён метагеномный и информационный анализ вирома. Выявлены биогеографические структуры и показано, как вирусные сообщества пассивно переносятся океаническими течениями и локально структурируются условиями окружающей среды, где и воздействуют на сообщества «хозяина» [15]. Охарактеризован *глобальный океанический виром* (global ocean virome) и представлена карта Мирового океана с распределением 2-цепочечных ДНК-вирусов. Идентифицировано свыше 15 тыс. эпи- и мезопелагических популяций, которые составляют 867 вирусных кластеров, определённых до рода. Это примерно в три раза увеличило количество известных вирусных популяций в океане и удвоило число родов бактериальных и архейных вирусов. Две трети из выделенных кластеров представляют собой новые вирусы, не имеющие культивируемых представителей. Более того, идентифицировано 243 вирус-кодируемых дополнительных метаболических гена, из которых только 95 были известны ранее. Четыре из них могут при обилии вирусов напрямую управлять циклами серы и азота [56].

В 2016 г. в рамках проекта «Микробиом человека» (Human Microbiome Project) разработан биоинформационный инструмент ViromeScan, применение которого позволяет рассматривать сложные сообщества, содержащие бактерии, археи, эукариотические организмы и вирусы, т. е. *все домены жизни*. Этот инновационный метагеномный анализ, который характеризует таксономию вирома прямо из сырых данных NGS (next-generation sequencing), использует иерархические базы данных эукариотических вирусов для того, чтобы однозначно и более точно применять «чтения» (полученные в результате секвенирования последовательности) к вирусным видам. Он работает более чем в 1000 раз быстрее предыдущих продуктов [54]. Методы анализа вирусных геномов продолжают улучшаться: так, уже предложены подходы для сборки *полноразмерных* вирусных геномов [12].

В недавнем обзоре приведена схема анализа метасообществ прокариот и вирусов в целом с использованием NGS и биоинформационных методов [34]. Из микробного сообщества, минуя этап выделения и культивирования отдельных организмов, выделяют суммарную ДНК, затем полученную ДНК секвенируют с использованием современных высокопроизводительных методов, далее на основе референсных баз данных путём биоинформационного анализа получают представление о таксономическом составе микробного сообщества. Также реконструируют полные геномы, определяют варианты структуры геномов, устанавливают метаболические пути, которые могут проходить в данном сообществе, выстраивают сети межвидовых взаимодействий.

Таким образом, схема структурно-функциональной организации водных экосистем, предложенная в 2000 г. вместе с введением понятия «вириопланктон» [76], может быть актуализирована и наполнена фактическими данными.

5. Сигналинг в водных экосистемах

Сигналинг применительно к водным экосистемам рассматривается как обмен информацией между организмами посредством *сигнальных молекул* (infochemicals). В результате этого может происходить изменение активности и роста одних организмов под воздействием других. Посредством выделенных в водную среду веществ может осуществляться взаимодействие между разными группами микроскопических организмов:

- между *бактериями*, *бактериями* и *грибами*, обитающими в одних экологических нишах (см. обзор [60]), включая QS-эффект (quorum sensing), влияние на подвижность, экспрессию генов и устойчивость к антибиотикам;
- между *бактериями* и *микроводорослями* [10, 30, 62, 80], включая взаимодействия, приводящие к изменению плоидности водорослей [71];
- между *разными микроводорослями* [77], в том числе *цианобактериями* и *зелёными* [19];
- между *диатомеями* и *микрозоопланктоном* — *динофлагеллятами* [7, 79], *динофлагеллятами* и *цилиатами*, что изменяет динамику их роста и соотношение видов [44].

Взаимодействие продуцентов и консументов изучено наиболее подробно. В среде обитания первичные продуценты (прежде всего диатомеи, на долю которых приходится до 40 % первичной продукции Мирового океана [51, 69]) подвергаются прессингу со стороны консументов. По оценкам [61], от 49 до 77 % первичной продукции в океанах выедается микрозоопланктоном. Помимо жёстких панцирей, которые предохраняют диатомей от выедания [26], имеются и молекулярные механизмы защиты. Среди метаболитов диатомовых водорослей определены различные липиды, каротиноиды, стеролы и изопреноиды, токсины (см. обзор [64]).

Биологической активности и роли в окружающей среде *домоевой кислоты* (нейротоксина), выделяемой несколькими видами диатомовой водоросли *Pseudo-nitzschia*, посвящён и обзор [78]. Согласно одной из гипотез, экологическая роль домоевой кислоты — быть детеррентом (отпугивающим веществом) от выедания консументами [46]. Экспериментально показано, что в присутствии копепод токсичность потенциальной пищи — диатомеи *Pseudo-nitzschia seriata* [29, 67] — увеличивается даже без прямого контакта между организмами (при разделении мембраной) [67]. Большинство видов диатомей продуцируют по меньшей мере 2 класса оксилипинов, полиненасыщенные альдегиды и нелетучие оксилипины. Эти компоненты могут действовать как сдерживающий консументов фактор, нарушая их репродуктивный процесс [38], повышая смертность самок [21], уменьшая биомассу [14], повреждая ранние личиночные стадии развития (в экспериментах) [14, 17, 24, 57, 72].

В 2016 г. [45] впервые для микроводорослей выделены 16 новых оксилипинов, которые вырабатываются в конце «цветения» диатомовых водорослей. Оказалось, что копепод-диатомовые взаимодействия сложнее: оксилипины диатомей влияют не только на репродукцию копепод, но и на уровень экспрессии стрессовых белков (белков теплового шока, каталазы, глутатион-S-трансферазы, альдегид-дегидрогеназы), обеспечивая тем самым ответную защитную реакцию консументов на молекулярном уровне. Недавно впервые показано [47], что летучие органические компоненты (VOCs, volatile organic compounds), выделяемые планктонными водорослями, могут восприниматься копеподами как сигнальные молекулы присутствия пищи, включая у них механизм хемотаксиса. Освобождающиеся VOC из бентосных диатомей, разрушенных в результате их поедания гастроподами, также воспринимаются как сигнал обнаружения пищи для других консументов [49].

Эти работы выявляют сложную природу сигналинга между растениями и животными, сосуществующими в водной среде.

6. Некоторые современные модели водных экосистем

Появились подходы, моделирующие «парадокс фитопланктона» — одновременное сосуществование в одной среде многих видов, в т. ч. токсичных и нетоксичных [18, 36]. Основой современных моделей является мультидисциплинарный подход. Так, рассмотрены, в частности, механизмы физико-

биолого-биогеохимических взаимодействий в мезомасштабе [48], механизмы, контролирующие размерные характеристики и функциональное разнообразие сообществ фитопланктона в зависимости от концентрации биогенных элементов, избирательного выедания [70] и осаждения фитопланктона [8], роль разнообразия фитопланктона в возникновении океанической стехиометрии [13].

Генерализованное понимание различных экосистем и входящих в их состав организмов может дать недавно разработанная *модель реакции популяции* (population-reaction model), включающая суборганизменный уровень (ткани, клетки, молекулы). Она может быть использована в различных экологических аспектах, таких как взаимодействие хищник — жертва, изменение климата, эволюция и стабильность разнообразия [35]. В данном случае наблюдается опережение предложений от информационных наук. Для наполнения такой модели требуется проведение широких системных биологических исследований, сопряжённых с получением океанологами и лимнологами разных специализаций гидрохимических и гидрофизических, молекулярно-биологических и биохимических данных.

Заключение. Развитие современной биологии водных экосистем продвигается по пути «от молекул — к экосистемам» [40]. Открываются всё новые данные о жизни микромира, позволяющие получить более широкое представление о его организации и функционировании. Наряду с фундаментальной значимостью прослеживаются и перспективы практического применения результатов исследований биологии водных экосистем.

Водоросли, в первую очередь диатомеи, могут быть рассмотрены, благодаря способности синтезировать жидкие липиды, как источники *биотоплива* [32, 33, 50, 55]. Исследователи также оценивают возможность их коммерческого применения [6, 73]. Некоторые группы органических продуктов диатомовых водорослей возможно использовать в качестве пищевых добавок, другие перспективны в нанотехнологии или медицине. Из диатомей можно выделить новые аттрактанты и детерренты, которые регулируют биохимические связи между видами в морской среде и могут быть практически использованы [64]. Интересно, что большинство новых для диатомей оксилипинов, которые были ранее описаны для наземных растений, в настоящее время исследуют в качестве лекарств для лечения заболеваний человека, вызванных патогенными организмами [45]. Отмечая прогресс в изучении микроводорослей и их значимость в прикладном аспекте, а также руководствуясь принципами синтетической биологии, предложено развивать *синтетическую биологию водорослей* [58]. Применение алгоритмов моделирования имеет важное практическое значение для *биотехнологии*, *биоэнергетики* и *биоремедиации*, т. к. позволяет целенаправленно создавать многовидовые микробные сообщества с определёнными функциями и прогнозируемым поведением [39]. Для получения новых знаний и их практического применения целесообразно использовать «облачные» технологии, позволяющие объединять и анализировать огромные массивы данных, собранных современными методами (от «омик» до космических съёмок). Таким образом, на стыке микробной экологии и информационных наук родилось новое направление *экоинформатики* [25].

Работа подготовлена в рамках темы гос. задания Лимнологического института СО РАН № 0345-2016-0001 «Исследования эволюционных, экологических и молекулярно-биологических аспектов кремний-зависимых хромист как основных участников круговорота кремния в водных экосистемах».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Дрюккер В. В., Дутова Н. В. Изучение морфологического разнообразия бактериофагов озера Байкал // *Доклады РАН*. 2006. Т. 410, № 6. С. 847–849. [Drucker V. V., Dutova N. V. Study on morphological diversity of bacteriophages in Lake Baikal. *Doklady RAN*, 2006, vol. 410, no. 6, pp. 847–849. (in Russ.)]. doi: 10.1134/S001249660605022X.
2. Дрюккер В. В., Дутова Н. В. Бактериофаги как новое трофическое звено в экосистеме глубоководного озера Байкал // *Доклады РАН*. 2009. Т. 427, № 2. С. 277–281.

[Drucker V. V., Dutova N. V. Bacteriophages as a new trophic link in the ecosystem of the deep-water Lake Baikal. *Doklady RAN*, 2009, vol. 427, no. 2, pp. 277–281. (in Russ.)]. doi: 10.1134/S0012496609040103.

3. Копылов А. И., Сажин А. Ф., Заботкина Е. А., Романенко А. В., Романова Н. Д., Макаревич П. Р., Венгер М. П. Вирусы, бактерии и гетеротрофные нанофлагелляты в планктоне моря Лаптевых // *Океанология*. 2016. Т. 56, № 6. С. 869–878. [Kopylov A. I., Sazhin A. F., Zabotkina Ye. A., Romanenko A. V., Romanova N. D., Makarevich P. R., Venger M. P. Viruses, bacteria, and heterotrophic nanoflagellates in Laptev Sea plankton. *Okeanologiya*, 2016, vol. 56, no. 6, pp. 869–878. (in Russ.)]. doi: 10.1134/S0001437016050052.
4. Лихошвай Е. В. В каждой капле воды – вирусы! // *Наука из первых рук*. 2016. Т. 70, № 4. С. 88–94. [Likhoshvay Ye. V. V kazhdoj kaple vody – virusy! *Nauka iz pervykh ruk*, 2016, vol. 70, no. 4, pp. 88–94. (in Russ.)].
5. Степановских А. С. *Экология. Учебник для вузов*. Москва : ЮНИТИ-ДАНА, 2001. 703 с. [Stepanovskikh A. S. *Ekologija. Uchebnik dlya vuzov*. Moscow: YUNITI-DANA, 2001, 703 p. (in Russ.)].
6. Чернова Н. И., Киселева С. В. Биотопливо из водорослей: технологии, продуктивность, перспективы // *Энергия: экономика. Техника, экология*. 2014. № 8. С. 24–32. [Chernova N. I., Kiseleva S. V. Biotoplivo iz vodoroslej: tekhnologii, produktivnost', perspektivy. *Energiya: ekonomika. Tekhnika, ekologiya*, 2014, no. 8, pp. 24–32. (in Russ.)].
7. Accoroni S., Percopo I., Cerino F., Romagnoli T., Pichierri S., Perrone C., Totti C. Allelopathic interactions between the HAB dinoflagellate *Ostreopsis* cf. *ovata* and macroalgae. *Harmful Algae*, 2015, vol. 49, pp. 147–155. doi: 10.1016/j.hal.2015.08.007.
8. Acevedo-Trejos E., Brandt G., Bruggeman J., Merico A. Mechanisms shaping size structure and functional diversity of phytoplankton communities in the ocean. *Scientific Reports*, 2015, vol. 5, article no. 8918, pp. 1–8. doi: 10.1038/srep08918.
9. Aguiar-Pulido V., Huang W., Suares-Ulloa V., Cickvski T., Mathee K., Narasimhan G. Metagenomics, Metatranscriptomics, and Metabolomics Approaches for Microbiome Analysis. *Evolutionary Bioinformatics*, 2016, vol. 12, no. S1, pp. 5–16. doi: 10.4137/EBO.S36436.
10. Amin S. A., Hmelo L. R., van Tol H. M., Durham B. P., Carlson L. T., Heal K. R., Morales R. L., Berrhiaume C. T., Parker M. S., Djunaedi B., Ingalls A. E., Parsek M. R., Moran M. A., Armbrust E. V. Interaction and signalling between a cosmopolitan phytoplankton and associated bacteria. *Nature*, 2015, vol. 522, pp. 98–101. doi: 10.1038/nature14488.
11. Bergh Ø., Borsheim K. Y., Bratbak G., Heldal M. High abundance of viruses found in aquatic environments. *Nature*, 1989, vol. 340, pp. 467–468. doi: 10.1038/340467a0.
12. Berthet N., Descorps-Declère S., Nkili-Meyong A. A., Nakouné E., Gessain A., Manuguerra J. C., Kazanji M. Improved assembly procedure of viral RNA genomes amplified with Phi29 polymerase from new generation sequencing data. *Biological Research*, 2016, vol. 49, pp. 39. doi: 10.1186/s40659-016-0099-y.
13. Bonachela J., Klausmeier C. A., Edwards K. F., Litchman E., Levin S. A. The role of phytoplankton diversity in the emergent oceanic stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, 2016, vol. 38, no. 4, pp. 1021–1035. doi: 10.1093/plankt/fbv087.
14. Brugnano C., Granata A., Guglielmo L., Minutoli R., Zagami G., Ianora A. The deleterious effect of diatoms on the biomass and growth of early stages of their copepod grazers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2016, vol. 476, pp. 41–49. doi: 10.1016/j.jembe.2015.11.015.
15. Brum J. R., Ignacio-Espinoza J. C., Roux S., Doulcier G., Acinas S. G., Alberti A., Chaffron S., Cruaud C., De Vargas C., Gasol J. M., Gorsky G., Gregory A. C., Guidi L., Hingamp P., Iudicone D., Not F., Ogata H., Pesant S., Poulos B. T., Schwenck S. M., Speich S., Dimier C., Kandels-Lewis S., Picheral M., Searson S., Tara Oceans Coordinators, Bork P., Bowler C., Sunagawa S.,

Wincker P., Karsenti E., Sullivan M. B. Patterns and ecological drivers of ocean viral communities. *Science*, 2015, vol. 348, no. 6237, pp. 875. doi: 10.1126/science.1261498.
16. Cardona C., Weisenhorn P., Henry C., Gilbert J. A. Network-based metabolic analysis and microbial community modeling. *Current Opinion in Microbiology*, 2016, vol. 31, pp. 124–131. doi: 10.1016/j.mib.2016.03.008.
17. Castellano I., Ercolesi E., Romano G., Ianora A., Palumbo A. The diatom-derived aldehyde decadienal affects life cycle transition in the ascidian *Ciona intestinalis* through nitric oxide/ERK signaling. *Open Biology*, 2015, vol. 5, pp. 1–10. doi: 10.1098/rsob.140182.
18. Chakraborty S., Ramesh A., Dutta P. S. Toxic phytoplankton as a keystone species in aquatic ecosystems- stable coexistence. *Oikos*, 2016, vol. 125, pp. 735–746. doi: 10.1111/oik.02322.
19. Chang X., Eigemann F., Hilt S. Do macrophytes support harmful cyanobacteria? Interactions with a green alga reverse the inhibiting effects of macrophyte allelochemicals on *Microcystis aeruginosa*. *Harmful Algae*, 2012, vol. 19, pp. 76–84. doi: 10.1016/j.hal.2012.06.002.
20. Dam P., Fonseca L. L., Konstantinidis K. T., Voit E. O. Dynamic models of the complex microbial metapopulation of lake Mendota. *Systems Biology and Applications*, 2016, vol. 2, pp. 1–7. doi: 10.1038/npjsba.20167.
21. Dhanker R., Molinero J. C., Kumar R., Tseng L. C., Ianora A., Hwang J. S. Responses of the estuarine copepod *Pseudodiaptomus annandalei* to diatom polyunsaturated aldehydes: Reproduction, survival and postembryonic development. *Harmful Algae*, 2015, vol. 43, pp. 74–81. doi: 10.1016/j.hal.2015.02.002.
22. Gilbert J. A., Steele J., Caporaso J. G., Steinbrück L., Reeder J., Huse S., McHardy A. C., Knight R., Joint I., Somerfield P., Fuhrman J. A., Field D. Defining seasonal marine microbial community dynamics. *ISME Journal*, 2012, vol. 6, pp. 298–308. doi: 10.1038/ismej.2011.107.
23. Grissa I., Vergnaud G., Pourcel C. The CRISPRdb database and tools to display CRISPRs and to generate dictionaries of spacers and repeats. *BMC Bioinformatics*, 2007, vol. 8, pp. 172. doi: 10.1186/1471-2105-8-172.
24. Gudimova E., Eilertsen H. C., Jørgensen T. Ø., Hansen E. *In vivo* exposure to northern diatoms arrests sea urchin embryonic development. *Toxicon*, 2016, vol. 109, pp. 63–69. doi: 10.1016/j.toxicon.2015.11.001.
25. Hahn A. S., Konwar K. M., Louca S., Hanson N. W., Hallam S. J. The information science of microbial ecology. *Current Opinion in Microbiology*, 2016, vol. 31, pp. 209–216. doi: 10.1016/j.mib.2016.04.014.
26. Hamm C. E., Merkel R., Springer O., Jurkojc P., Maier C., Prechtel K., Smetacek V. Architecture and material properties of diatom shells provide effective mechanical protection. *Nature*, 2003, vol. 421, pp. 841–843. doi: 10.1038/nature01416.
27. Hanson N. W., Konwar K. M., Hawley A. K., Altman T., Karp P. D., Hallam S. J. Metabolic pathways for the whole community. *BMC Genomics*, 2014, vol. 15, pp. 619. doi: 10.1186/1471-2164-15-619.
28. Hanson N. W., Konwar K. M., Wu S. J., Hallam S. J. Introduction to the analysis of environmental sequence information using metapathways. In: *Computational Methods for Next Generation Sequencing Data Analysis*. I. Măndoiu, A. Zelikovsky (Eds.). Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc., 2016, ch. 2, pp. 25–56. doi: 10.1002/9781119272182.ch2.
29. Harðardóttir S., Pančić M., Tammilehto A., Krock B., Møller E. F., Nielsen T. G., Lundholm N. Dangerous relations in the Arctic marine food web: interactions between toxin producing *Pseudo-nitzschia* diatoms and *Calanus* copepodites. *Marine Drugs*, 2015, vol. 13, pp. 3809–3835. doi: 10.3390/md13063809.
30. Harvey E. L., Deering R. W., Rowley D. C., El Gamal A., Schorn M., Moore B. S., Johnson M. D., Mincer T. J., Whalen K. E. A Bacterial Quorum-Sensing Precursor Induces Mortality in the Marine Coccolithophore. *Frontiers in Microbiology*, 2015, vol. 7, pp. 59. doi: 10.3389/fmicb.2016.00059.
31. Henry C. S., DeJongh M., Best A. A., Frybarger P. M., Linsay B., Stevens R. L. High-throughput generation, optimization and analysis of genome-scale metabolic models.

Nature Biotechnology, 2010, vol. 28, no. 9, pp. 977–984. doi: 10.1038/nbt.1672.
32. Hildebrand M., Davis A. K., Smith S. R., Traller J. C., Abbriano R. The place of diatoms in the biofuels industry. *Biofuels*, 2012, vol. 3, no. 2, pp. 221–240. doi: 10.4155/bfs.11.157.
33. Hildebrand M., Abbriano R. M., Polle J. E. W., Traller J. C., Tretacoste E. M., Smith S. R., Davis A. K. Metabolic and cellular organization in evolutionarily diverse microalgae as related to biofuels production. *Current Opinion in Chemical Biology*, 2013, vol. 17, pp. 506–514. doi: 10.1016/j.cbpa.2013.02.027.
34. Hiraoka S., Yang C. C., Iwasaki W. Metagenomics and Bioinformatics in Microbial Ecology: Current Status and Beyond. *Microbes and Environments*, 2016, vol. 31, no. 3, pp. 204–212. doi: 10.1264/jsme2.ME16024.
35. Hosoda K., Kadowaki K., Nakamura Y. Population–reaction model and microbial experimental ecosystems for understanding hierarchical dynamics of ecosystems. *Biosystems*, 2016, vol. 140, pp. 28–34. doi: 10.1016/j.biosystems.2015.12.005.
36. Huang W., de Araujo Campos P. R., de Olliveira V. M., Ferreira F. F. A resource-based game theoretical approach for the paradox of the plankton. *PeerJ*, 2016, vol. 4, pp. e2329. doi: 10.7717/peerj.2329.
37. Hug L. A., Baker B. J., Anantharaman K., Brown C. T., Probst A. J., Castelle C. J., Butterfield C. N., Hernsdorf A. W., Amano Y., Ise K., Suzuki Y., Dudek N., Relman D. A., Finstad K. M., Amundson R., Thomas B. C., Banfield J. F. A new view of the tree of life. *Nature Microbiology*, 2016, vol. 1, article no. 16048. doi:10.1038/nmicrobiol.2016.48.
38. Ianora A., Bastianini M., Carotenuto Y., Casotti R., Roncalli V., Miralto A., Romano G., Gerecht A., Fontana A., Turner J. T. Non-volatile oxylipins can render some diatom blooms more toxic for copepod reproduction. *Harmful Algae*, 2015, vol. 44, pp. 1–7. doi: 10.1016/j.hal.2015.02.003.
39. Johns N. I., Blazejewski T., Gomes A. L. C. Principles for designing synthetic microbial communities. *Current Opinion in Microbiology*, 2016, vol. 31, pp. 146–153. doi: 10.1016/j.mib.2016.03.010.
40. Karsenti E., Acinas S. G., Bork P., Bowler C., De Vargas C., Raes J., Sullivan M., Arendt D., Benzoni F., Claverie J. M., Follows M., Gorsky G., Hingamp P., Iudicone D., Jaillon O., Kandels-Lewis S., Krzic U., Not F., Ogata H., Pesant S., Reynaud E. G., Sardet C., Sieracki M. E., Speich S., Velayoudon D., Weissenbach J., Wincker P., Tara Oceans Consortium. A Holistic Approach to Marine Eco-Systems Biology. *PLOS Biology*, 2011, vol. 9, no. 10, pp. e1001177. doi: 10.1371/journal.pbio.1001177.
41. Karsenti E. Towards an 'Oceans Systems Biology'. *Molecular Systems Biology*, 2012, vol. 8, pp. 575. doi: 10.1038/msb.2012.8.
42. Konwar K. M., Hanson M. W., Bhatia M. P., Kim D., Wu S. J., Hahn A. S., Morgan-Lang C., Cheung H. K., Hallam S. J. MetaPathways v2.5: quantitative functional, taxonomic and usability improvements. *Bioinformatics*, 2015, vol. 31, no. 20, pp. 3345–3347. doi: 10.1093/bioinformatics/btv361.
43. Larsen P. E., Collart F. R., Field D., Meyer F., Keegan K. P., McGrath J., Quinn J., Gilbert J. A. Predicted Relative Metabolomic Turnover (PRMT): determining metabolic turnover from a coastal marine metagenomic dataset. *Microbial Informatics and Experimentation*, 2011, vol. 1, pp. 4. doi: 10.1186/2042-5783-1-4.
44. Lavrentyev P. J., Franze G., Pierson J. J., Stoecker D. K. The Effect of Dissolved Polyunsaturated Aldehydes on Microzooplankton Growth Rates in the Chesapeake Bay and Atlantic Coastal Waters. *Marine Drugs*, 2015, vol. 13, pp. 2834–2856. doi: 10.3390/md13052834.
45. Lauritano C., Romano G., Roncalli V., Amoresano A., Fontanarosa C., Bastianini M., Braga F., Carotenuto Y., Ianora A. New oxylipins produced at the end of a diatom bloom and their effects on copepod reproductive success and gene expression levels. *Harmful Algae*, 2016, vol. 55, pp. 221–229. doi: 10.1016/j.hal.2016.03.015.
46. Lincoln J. A., Turner J. T., Bates S. S., Léger C., Gauthier D. Feeding, egg production and egg hatching success of the copepods *Acartia*

tonsa and *Temora longicornis* on diets of the toxic diatom *Pseudo-nitzschia multiseries* and the non-toxic diatom *Pseudo-nitzschia pungens*. *Hydrobiologia*, 2001, vol. 453, pp. 107–120.

47. Maibam C., Fink P., Romano G., Buia M. C., Butera E., Zupo V. *Centropages typicus* (Crustacea, Copepoda) reacts to volatile compounds produced by planktonic algae. *Marine Ecology*, 2015, vol. 36, pp. 819–834. doi: 10.1111/maec.12254.
48. McGillicuddy D. J. Mechanisms of Physical-Biological-Biogeochemical Interaction at the Oceanic Mesoscale. *Annual Review of Marine Science*, 2015, vol. 8, pp. 13.1–13.36. doi: 10.1146/annurev-marine-010814-015606.
49. Moelzner J., Fink P. Gastropod grazing on a benthic alga leads to liberation of food-finding infochemicals. *Oikos*, 2015, vol. 124, pp. 1603–1608. doi: 10.1111/oik.02069.
50. Mujeeb M. A., Vedamurthy A. B., Shivasharana C. T. Current strategies and prospects of biodiesel production: A review. *Applied Scientific Research*, 2016, vol. 7, no. 1, pp. 120–133.
51. Nelson D. M., Tréguer P., Brzezinski M. A., Leynaert A., Quéguiner B. Production and dissolution of biogenic silica in the ocean. Revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation. *Global Biogeochemical Cycles*, 1995, vol. 9, pp. 359–372. doi: 10.1029/95GB01070.
52. Paez-Espino D., Eloe-Fadrosh E. A., Pavlopoulos G. A., Thomas A. D., Huntemann M., Mikhailova N., Rubin E., Ivanova N. N., Kyrpides N. C. Uncovering earth's virome. *Nature*, 2016, vol. 536, pp. 425–430. doi: doi:10.1038/nature19094.
53. Raes J., Bork P. Molecular eco-systems biology: towards an understanding of community function. *Nature Reviews Microbiology*, 2008, vol. 6, pp. 693–699. doi: 10.1038/nrmicro1935.
54. Rampelli S., Soverini M., Turroni S., Quercia S., Biaqi E., Briqidi P., Candela M. ViromeScan: a new tool for metagenomic viral community profiling. *BMC Genomics*, 2016, vol. 17, pp. 165. doi: 10.1186/s12864-016-2446-3.
55. Rocca S., Agostini A., Giuntoli J., Marelli L. *Biofuels from algae: technology options, energy balance and GHG emissions Insights from a literature review*. European Commission, 2015, 89 p. (JRC Science for Policy Report; no. 98760). doi: 10.2790/125847.
56. Roux S., Hawley A. K., Beltran M. T., Scofield M., Schwientek P., Stepanauskas R., Woyke T., Hallam S. J., Sullivan M. B. Ecology and evolution of viruses infecting uncultivated SUP05 bacteria as revealed by single-cell- and meta-genomics. *Elife*, 2016, vol. 3, pp. e03125. doi: 10.7554/eLife.03125.
57. Ruocco N., Varrella S., Romano G., Ianora A., Bentley M. G., Somma D., Leonardi A., Mellone S., Zuppa A., Costantini M. Diatom-derived oxylipins induce cell death in sea urchin embryos activating caspase-8 and caspase 3/7. *Aquatic Toxicology*, 2016, vol. 176, pp. 128–140. doi: 10.1016/j.aquatox.2016.04.012.
58. Scaife M. A., Smith A. G. Towards developing algal synthetic biology. *Biochemical Society Transactions*, 2016, vol. 44, pp. 716–722. doi: 10.1042/BST20160061.
59. Schellenberger J., Que R., Fleming R. M. T., Thiele I., Orth J. D., Feist A. M., Zielinski D. C., Bordbar A., Lewis N. E., Rahmanian S., Kang J., Hyduke D. R., Palsson B. Ø. Quantitative prediction of cellular metabolism with constraint-based models: the COBRA Toolbox v2.0. *Nature Protocols*, 2011, vol. 6, no. 9, pp. 1290–1307. doi: 10.1038/nprot.2011.308.
60. Schmidt R., Cordovez V., de Boer W., Raaijmakers J. Volatile affairs in microbial interactions. *The ISME Journal*, 2015, vol. 9, pp. 2329–2335. doi: 10.1038/ismej.2015.42.
61. Schmoker C., Hernandez-Leon S., Calbet A. Microzooplankton grazing in the oceans: impacts, data variability, knowledge gaps and future directions. *Journal of Plankton Research*, 2013, vol. 35, no. 4, pp. 691–706. doi: 10.1093/plankt/fbt023.
62. Smriga S., Fernandez V. I., Mitchell J. G., Stocker R. Chemotaxis toward phytoplankton drives organic matter partitioning among marine bacteria. *PNAS*, 2016, vol. 113, no. 6, pp. 1576–1581. doi: 10.1073/pnas.1512307113.
63. Steele J. A., Countway P. D., Xia L., Vigil P. D., Beman J. M., Kim D. Y., Chow C. E. T.,

Sachdeva R., Jones A. C., Schwalbach M. S., Rose J. M., Hewson I., Patel A., Sun F., Caron D. A., Fuhrman J. A. Marine bacterial, archaeal and protistan association networks reveal ecological linkages. *ISME Journal*, 2011, vol. 5, pp. 1414–1425. doi: 10.1038/ismej.2011.24.

64. Stonik V., Stonik I. Low-Molecular-Weight Metabolites from Diatoms: Structures, Biological Roles and Biosynthesis. *Marine Drugs*, 2015, vol. 13, pp. 3672–3709. doi: 10.3390/md13063672.
65. Suttle C. A. Marine viruses – major players in the global ecosystem. *Nature Reviews Microbiology*, 2007, vol. 5, pp. 801–812. doi: 10.1038/nrmicro1750
66. Suttle C. A. Viruses: unlocking the greatest biodiversity on Earth. *Genome*, 2013, vol. 56, pp. 542–544. doi: 10.1139/gen-2013-0152.
67. Tammilehto A., Nielsen T. G., Krock B., Møller E. F., Lundholm N. Induction of domoic acid production in the toxic diatom *Pseudo-nitzschia seriata* by calanoid copepods. *Aquatic Toxicology*, 2015, vol. 159, pp. 52–61. doi: 10.1016/j.aquatox.2014.11.026.
68. Tan B., Ng C., Nshimyimana J. P., Loh L. L., Gin K. Y. H., Thompson J. R. Next-generation sequencing (NGS) for assessment of microbial water quality: current progress, challenges, and future opportunities. *Frontiers in Microbiology*, 2015, vol. 6, pp. 1027. doi: 10.3389/fmicb.2015.01027.
69. Tréguer P., Nelson D. M., Van Bennekom A. J., Demaster D. J., Leynaert A., Quéquiner B. The balance of silica in the world ocean: a reestimate. *Science*, 1995, vol. 268, no. 5209, pp. 375–379.
70. Valina S. M., Follows M. J., Dutkewicz S., Montoya J. M., Cermeno P., Loreau M. Global relationship between phytoplankton diversity and productivity in the ocean. *Nature Communications*, 2014, vol. 5, pp. 4299. doi: 10.1038/ncomms5299.
71. Van Tol H. M., Amin S. A., Armbrust E. V. Ubiquitous marine bacterium inhibits diatom cell division. *ISME Journal*, 2017, vol. 11, no. 1, pp. 31–42. doi: 10.1038/ismej.2016.112.
72. Varrella S., Romano G., Costantini S., Ruocco N., Ianora A., Bentley M. G. Toxic Diatom Aldehydes Affect Defence Gene Networks in Sea Urchins. *PLoS ONE*, 2016, vol. 11, no. 2, pp. e0149734. doi: 10.1371/journal.pone.0149734.
73. Wang J.-K., Seibert M. Prospects for commercial production of diatoms. *Biotechnology for Biofuels*, 2016, vol. 10, no. 16, pp. 1–16. doi: 10.1186/s13068-017-0699-y.
74. Weitz J. S., Stock C. A., Wilhelm S. W., Bourouiba L., Coleman M. L., Buchan A., Follows M. J., Fuhrman J. A., Jover L. F., Lennon J. T., Middelboe M., Sonderegger D. L., Suttle C. A., Taylor B. P., Thingstad T. F., Wilson W. H., Wommack K. E. A multitrophic model to quantify the effects of marine viruses on microbial food webs and ecosystem processes. *ISME Journal*, 2015, vol. 9, no. 6, pp. 1352–1364. doi: 10.1038/ismej.2014.220.
75. Wilheln S. W., Suttle C. A. Viruses and nutrient cycles in the sea. *BioScience*, 1999, vol. 49, no. 10, pp. 781–788. doi: 10.2307/1313569.
76. Wommack K. E., Colwell R. R. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2000, vol. 64, no. 1, pp. 69–114. doi: 10.1128/MMBR.64.1.69-114.2000.
77. Yang Y., Liu Q., Chai Z., Tang Y. Inhibition of marine coastal bloom-forming phytoplankton by commercially cultivated *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta). *Journal of Applied Physiology*, 2015, vol. 27, pp. 2341–2352. doi: 10.1007/s10811-014-0486-0.
78. Zabaglo K., Chrapusta E., Bober B., Kaminski A., Adamski M., Bialczyk J. Environmental roles and biological activity of domoic acid: a review. *Algal Research*, 2016, vol. 13, pp. 94–101. doi: 10.1016/j.algal.2015.11.020.
79. Zheng J. W., Li D. W., Lu Y., Chen J., Liang J. J., Zhang L., Yang W. D., Liu J. S., Lu S. H., Li H. Y. Molecular exploration of algal interaction between the diatom *Phaeodactylum tricornutum* and the dinoflagellate. *Algal Research*, 2016, vol. 17, pp. 132–141. doi: 10.1016/j.algal.2016.04.019.
80. Zhou J., Lyu Y., Richlen M. L., Anderson D. M., Cai Z. Quorum Sensing Is a Language

of Chemical Signals and Plays an Ecological Role in Algal Bacterial Interactions. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2016, vol. 35, no. 2, pp. 81–105. doi: 10.1080/07352689.2016.1172461.

ACTUAL TRENDS IN WATER ECOSYSTEM BIOLOGY DEVELOPMENT

Ye. V. Likhoshway

Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russian Federation
E-mail: likhoshway@mail.ru

This synopsis characterizes new trends in oceanology arising for the last some years as a result of practical application of actual methods in data obtaining and processing. First of all, these are methods of massive parallel sequencing, "-omics" and bioinformatics methods of data storage and analysis. Identifying biologically active substances in water environment and results of laboratory-based experiments show the existence of molecular signal transduction both at the level of population and interspecies relations between microorganisms and at the level of their trophic connections. "From molecules to ecosystem" – is an actual trend in biology of marine ecosystems. Unification and analysis of large databases including space imagery and "cloud" technologies created a new trend of research in ecoinformatics; this allows to understand structural-functional organization of water ecosystems as a whole.

Keywords: oceans systems biology, "-omics", big data, signaling

1871
ИМБИ - IMBR

Морской биологический журнал, 2017, том 2, № 4, с. 15–29
Marine Biological Journal, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 15–29
http://mbj.marine-research.org; doi: 10.21072/mbj.2017.02.4.02
ISSN 2499-9768 print / ISSN 2499-9776 online

УДК 576.8:[639.2+639.32]

МИКСОСПОРИДИИ РОДА *KUDOA* (MYXOSPOREA, KUDOIDAE) РЫБ МИРОВОЙ ФАУНЫ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ РЫБНОГО ПРОМЫСЛА И МАРИКУЛЬТУРЫ: ОБЗОР

© 2017 г. **В. М. Юрахно**, канд. биол. наук, с. н. с.

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия
E-mail: viola_taurica@mail.ru

Поступила в редакцию 05.07.2017 г. Принята к публикации 18.12.2017 г.

Проанализированы данные литературы и многолетние собственные сборы по миксоспоридиям рода *Kudoa* рыб мировой фауны. Рассмотрены специфика паразитов, локализация их в теле хозяина, распространение в различных водоёмах планеты. Перечислены патогенные виды, паразитирующие в ценных в пищевом отношении видах рыб Мирового океана и наносящие урон рыбному промыслу и марикультуре. Указано негативное влияние этих паразитов на своих хозяев на организменном, тканевом и биохимическом уровне. Даны показатели заражённости и отмечены её сезонные изменения для некоторых видов рыб, а также зависимость заражённости от их пола. Описана симптоматика кудоозисов в природе и марикультуре. Рассмотрены мероприятия, направленные на уменьшение урона, наносимого многостворчатыми миксоспоридиями.

Ключевые слова: Myxosporea, *Kudoa*, кудоозис, болезни, рыба, мировая фауна

Представители рода *Kudoa* (Myxozoa: Multivalvulida: Kudoidae) являются многостворчатыми миксоспоридиями — чрезвычайно своеобразной группой исключительно паразитических организмов. К настоящему времени известно 133 представителя рода, из которых 99 идентифицированы до вида и 34 указаны как *Kudoa* sp. [8]. Большинство из них встречены в нескольких сотнях видов рыб-хозяев. Единственный не идентифицированный до вида представитель рода, поражающий не рыб, найден в щупальцах гигантского осьминога *Paroctopus dofleini* [51]. Изучение паразитов рода *Kudoa* имеет несомненный теоретический интерес в свете новых данных, касающихся участия промежуточного хозяина в жизненном цикле миксоспоридий, отнесения слизистых споровиков из разряда простейших к примитивным многоклеточным животным, новых находок миксоспоридий в головоногих моллюсках, насекомых и теплокровных животных, включая чисто наземные формы. Заслуживает внимания и пересмотр систематики сем. Kudoidae: в результате учёные, основываясь на молекулярно-биологических данных, пришли к заключению, что все многостворчатые миксоспоридии, имеющие четыре створки и более, относятся к роду *Kudoa*.

Своевременность обнаружения миксоспоридий данного рода имеет важное практическое значение, поскольку они могут портить товарный вид рыбной продукции, гидролитически разжижая мышцы рыб либо придавая им вид червивых за счёт образования в мышечной ткани многочисленных цист. В таких случаях целые партии товара подлежат выбраковке и утилизации в технических целях. Кроме того, *Kudoa* могут вызывать кудоозисы — заболевания, приводящие к истощению и даже смерти рыб (проблема особенно характерна для марикультурных хозяйств). Стирание границ естественного ареала *Kudoa* при перемещениях посадочного материала также представляет существенную проблему.

В основу работы положены собственные материалы по миксоспоридиям рыб Чёрного, Азовского и Средиземного морей, а также Атлантического и Индийского океанов, собранные в 1987–2017 гг. Исследовано более 11 000 экз. рыб 95 видов. Материал собран методом неполных паразитологических вскрытий и обработан по общепринятой методике. Рассчитаны экстенсивность (ЭИ) и интенсивность (ИИ) инвазии и индекс обилия (ИО). Проанализированы также наиболее значимые данные литературы об экологии, географии и патогенезе миксоспоридий рода *Kudoa*.

Всего найдено 12 видов миксоспоридий рода *Kudoa* (*K. alliaria* Kovaleva, Shulman & Yakovlev, 1979 [5], *K. clupeidae* (Hahn, 1917), *K. histolytica* (Perard, 1928), *K. mirabilis* Naidenova and Gaevskaya, 1991, *K. nova* Naidenova, 1975, *K. paniformis* Kabata and Whitaker, 1981, *K. rosenbuschi* (Gelormini, 1943), *K. stellula* Yurakhno, 1991, *K. thyrsites* (Gilchrist, 1924), *K. trifolia* Holzer, Blasco-Costa, Sarabeev, Ovcharenko and Balbuena, 2006, *K. unicapsula* Yurakhno, Ovcharenko, Holzer, Sarabeev and Balbuena, 2007, *K. inornata* Dykova, Buron, Fiala and Roumillat, 2009) и 2 *Kudoa* spp. Виды *K. stellula* и *K. unicapsula* описаны как новые.

Собственные исследования заражённости и характера паразитирования миксоспоридий рода *Kudoa* в промысловых видах рыб. В 1986 г. мы впервые отметили паразитов этого рода в рыбе-сабле *Trichiurus lepturus*, выловленной в Индийском океане у берегов Йемена. Этот вид (*K. mirabilis*) был описан в 1991 г. Н. Н. Найдёновой и А. В. Гаевской [6]. Целенаправленные исследования миксоспоридий данного рода в океанической и морской рыбе, поступающей на рынки Севастополя и Днепропетровска, были проведены позднее [1–3, 9–13, 53]. В 1990-е гг. для обнаружения миксоспоридий рода *Kudoa* исследованы атлантическая пеламида *Sarda sarda*, атлантическая скумбрия *Scomber scombrus*, восточная скумбрия *S. japonicus*, макрелевидный тунец *Auxis thazard*, обыкновенная или европейская ставрида *Trachurus trachurus*, океаническая ставрида *T. picturatus*, капская ставрида *T. capensis* и серебристый пагель *Pagellus acarne* из Центрально-Восточной и Юго-Восточной Атлантики [11].

В 2004–2005 гг. рыба поступала из различных регионов Атлантического (восточная скумбрия *S. japonicus*, патагонская или аргентинская мерлуза *Merluccius hubbsi*, южная путассу *Micromesistius australis*) и Тихого (орегонская или тихоокеанская мерлуза *M. productus*) океанов, а также из Азовского моря (бычки кругляк *Neogobius melanostomus*, песочник *N. fluviatilis*, ратан *N. ratan* и мартовик *Mesogobius batrachocephalus*) [11].

Три вида миксоспоридий рода *Kudoa*, найденные в вышеуказанных хозяевах, представляли собой формы, вызывающие посмертное разжижение (гидролиз) мышечной ткани хозяина. *K. histolytica* и *K. thyrsites* встречались диффузно. *K. paniformis* локализовался в мышцах в виде псевдоцист. *K. histolytica* обнаружены в представителях семейства скумбриевых рыб со сходными средними значениями ЭИ — 13 % у пеламиды, 14 % у макрелевидного тунца и 15 % у скумбрий. Выборки рыб могли быть как незаражёнными, так и имеющими довольно высокие показатели ЭИ — до 27 % у пеламиды, 30 % у тунца и 36 % у скумбрий.

Качество свежемороженого мяса рыб-хозяев *K. histolytica* было удовлетворительным, однако после неоднократной дефростации в ходе эксперимента оно резко ухудшалось: мясо приобретало вид бесструктурного образования слизистой консистенции [1, 2, 11]. Такое бесформенное мясо встречено и в копчёной скумбрии, ставшей совершенно непригодной для употребления в пищу. Потреблённое нами гистолизное мясо хорошо прожаренной скумбрии в 1998 г. вызвало пищевое отравление со всеми характерными его признаками — тошнотой, рвотой, расстройством желудка, ознобом и головной болью. Вскрытые в 2005 г. 15 экз. восточной скумбрии оказались свободными от *K. histolytica*.

В тихоокеанской мерлузе *K. thyrsites* всегда обнаруживали совместно с *K. paniformis*. В среднем 87 % рыб были заражены *K. paniformis*, в некоторых пробах ЭИ достигала 100 %. Показатели встречаемости *K. thyrsites* варьировали от 13 до 37 %, что соответствовало значениям и смешанной инвазии. Качество мяса поражённой мерлузы было низким, и при раздавливании мышцы пенились. Многочисленные пузырьки газа наряду с большим количеством влаги создавали плохую видимость при исследовании мышечной ткани компрессорным методом. Цисты *K. paniformis* в такой рыбе не обнаружены.

Остальные 3 вида из найденных в промысловых рыбах миксоспоридий (*K. rosenbuschi*, *K. alliaria* и *K. nova*) относятся к формам, чаще всего образующим псевдоцисты и не вызывающим лизиса тканей рыб после их гибели. *K. rosenbuschi* обнаружена у 38,6 % патагонских или аргентинских мерлуз при максимальном значении ЭИ 70 % в отдельных пробах [11]. Следует отметить более крупные, чем известны в литературе, размеры псевдоцист *K. rosenbuschi* (0,75–1,25 × 5,00–11,00 мм), не сильно портящих товарный вид рыбы: они имели небольшие размеры, бежевый цвет (не старые цисты) и встречались в незначительном количестве (2–3 цисты в рыбе). *K. alliaria* найдена у 82,4 % южной путассу. Интенсивность инвазии варьировала от 1 до 18 цист в одной рыбе. Цисты были сгруппированы в агрегаты, имели кремово-жёлтый цвет и размеры до 23 мм. Очень хорошо заметные визуально, они портили товарный вид рыбы-хозяина.

K. nova обнаружена как в океанической рыбе, так и в азовских бычках. Белые псевдоцисты миксоспоридии в океанических рыбах имели округлую форму и были хорошо заметны, хотя встречались единично. Их диаметр достигал 2,5 мм в обыкновенной или европейской ставриде и 4,5 мм — в океанической. В мышцах бычков псевдоцисты *K. nova* имели веретеновидную или червеобразную форму и размеры 0,20–0,75 × 1,10–4,50 мм либо были более прозрачными, лентовидными и имели размеры 0,2–0,3 × 4,0–7,0 мм. Такие цисты, как правило, довольно трудно заметить в рыбе визуально, и они не портят её товарный вид. *K. nova* встречена в среднем у 7 % всех видов ставрид и у 2 % серебристого пагеля. Наиболее полно этот вид изучен нами из бычковых рыб [3, 10]. Установлено, что самые высокие показатели заражённости характерны для кругляка (средняя ЭИ = 69 %, ИО = 2,54) и песочника (ЭИ = 65 %, ИО = 2,5).

Наименее заражён *K. nova* ратан (ЭИ = 56 %, ИО = 1,54). Мартовик был свободен от данного паразита. В целом заражённость самок выше, чем самцов. Так, было заражено 72 % самок кругляка с ИО 2,65, тогда как среди самцов — только 58 % с ИО = 2,08. Наивысшие показатели заражённости бычков — в лиманах. Например, песочник, выловленный у пгт Кирилловка, заражён на 100 % при ИО = 4,33, тогда как у Керчи его заражённость почти вдвое ниже (ЭИ = 58 %, ИО = 2,0). Довольно высока заражённость бычков у Мариуполя (ЭИ = 82 %, ИО = 2,0 для ратана, 80 % и 5,25 — для кругляка). Наименее заражёнными были бычки у Геническа (ЭИ=48 %, ИО = 1,09 для кругляка) и Бердянска (ЭИ = 57 %, ИО = 1,28 для ратана). Вид *K. nova* встречали круглогодично. При учёте только визуально видимых псевдоцист или диффузной инфильтрации максимум инвазии бычка-кругляка приходился на лето, а ратана — на весну, тогда как учёт полной картины заражённости приготовлением слепых мазков показал у кругляка наивысшую долю инфицированных рыб зимой.

K. nova исследовали не только в рыночной продукции, но также в рыбах из различных районов Чёрного (о. Змеиный, Севастополь, Карадаг, Каркинитский залив) и Азовского (Сиваш, Обиточный и Таганрогский заливы) морей. Многолетние данные о сезонной встречаемости *K. nova* в бычковых рыбах разных размеров и полов получены при вскрытии 2338 экз. рыб. Цисты в черноморских рыбах найдены не были, паразит встречался исключительно в виде диффузной инфильтрации. Последнее наводит на мысль о том, что *K. nova* является сборным видом и что в Атлантике, Азовском и Чёрном морях встречаются, возможно, разные, близкородственные виды *Kudoa*, сходные по морфологии спор. Чтобы проверить, достоверно ли данное предположение, необходимо провести молекулярно-биологическое исследование черноморских форм у берегов Крыма и в Атлантическом океане. Генетическое исследование азовского вида *K. nova* проведено нами ранее [37]. Молекулярно-биологическое исследование *Kudoa* из мышц черноморского бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* от берегов Синопа, поначалу определённого как *K. nova*, выполнено турецкими учёными во главе с профессором Ахметом Озером при нашем участии, и в настоящее время идёт описание нового вида, морфологически и генетически близкородственного *K. nova*.

Единичные споры *K. thyrsites* найдены в мышцах в 1 из 9 исследованных обыкновенных ставрид *Trachurus trachurus*, выловленных в Тирренском море у берегов Неаполя (Италия) в июне 2006 г.

Ещё два вида миксоспоридий рода *Kudoa*, паразитирующих в мускулатуре промысловых видов рыб, которые обитают у атлантического прибрежья США, были исследованы осенью 2006 г. *K. clupeidae* найдена в 6 из 6 исследованных атлантических менхэденов *Brevoortia tyrannus* в виде единичных белых веретеновидных цист длиной 3,0–3,5 мм, шириной 0,3 мм, плохо заметных, т. к. они похожи на жировую ткань. Также исследована *K. inornata* от пятнистого крокера *Cynoscion nebulosus*, все 15 экземпляров которого оказались заражёнными данным видом миксоспоридий. Последний вид встречался в виде диффузной инфильтрации, похожей на длинные белёсые тяжи, а ИИ составляла единичные споры в мазке. Возможно, эти миксоспоридии при высоких показателях интенсивности инвазии также могут вызывать изменение качества мяса рыб.

Таковы итоги нашего исследования мышечных кудоозисов некоторых морских промысловых видов рыб, поражённых миксоспоридиями девяти видов. Несмотря на то, что данные паразиты в ряде случаев портят товарный вид рыбной продукции, ухудшают её вкусовые качества и могут влиять на здоровье людей из-за сильных биохимических изменений в мышечных тканях рыб в результате их посмертного гистолиза, кудоозисная продукция порой не подвергается, к сожалению, соответствующему ветеринарному контролю и поступает в продажу.

K. unicapsula, *K. trifolia* и *K. stellula* паразитируют не в мышечной ткани, и их патогенное влияние на организм хозяев пока не выявлено. *K. unicapsula* встречается в мезентерии, кишечнике и пилорических придатках, а *K. trifolia* — в соединительной ткани селезёнки, почек, стенки кишечника, желчного пузыря, мезентерии и на жабрах одних и тех же хозяев-кефалей (головача *Liza ramada* и сингиля *L. aurata*) в Средиземном море у берегов Испании. *K. stellula* является паразитом почек атерины *Atherina hepsetus*, описанным нами в Чёрном море у Севастополя в 1991 г. и найденном позднее в Коктебеле.

Анализ опубликованной информации по миксоспоридиям рода *Kudoa*.

Пути попадания спор паразитов во внешнюю среду и в новых хозяев. Миксоспоридии данного рода — тканевые паразиты, поэтому большой интерес представляют пути попадания их спор во внешнюю среду и в новых хозяев:

1. Заражённая рыба погибает естественным путём, разлагается с высвобождением спор во внешнюю среду.
2. Заражённую рыбу поедают хищники (рыбы, кальмары, птицы). При этом часть спор сразу попадает в воду из разорванных тканей хозяина, часть может выходить во внешнюю среду с фекалиями хищников, часть служит непосредственным источником заражения хищника-рыбы, если среда его организма подходит для этого.
3. Споры высвобождаются естественным путём из язв живой рыбы (*K. clupeidae*, *K. mirabilis*).
4. Заражение происходит путём поедания инвазированной икры рыб и высвободившихся из неё во внешнюю среду спор (*K. ovivora* Swearer and Robertson, 1999, *K. azevedoi* Mansour, Thabet, Chourabi, Harrath, Gtari, Omar and Hassine, 2013, *K. saudiensis* Mansour, Harrath, Abdel-Baki, Alwasel, Al-Quraishy and Al Omar, 2015).
5. Заражение может происходить и при поедании различных беспозвоночных животных, в первую очередь полихет и олигохет, чьё необходимое участие в жизненном цикле миксоспоридий в качестве промежуточных хозяев уже доказано примерно для 40 видов, подавляющее большинство которых являются пресноводными формами.

Жизненный цикл. Несмотря на то, что Kudoidae — широко распространённая и неплохо изученная группа миксоспоридий, жизненный цикл их до сих пор неизвестен. Последние исследования [14] показали, что Myxozoa, похожие по секвенциям 18S рДНК на представителей семейства Kudoidae, найдены лишь в одном виде полихет из более чем 20 семейств при низкой ЭИ (1 %) у берегов Чарлстона (США) в Атлантическом океане. Это пятая находка заражённых Myxozoa морских полихет. Филогенетический анализ показал, что промежуточными хозяевами морских миксоспоридий являются, как правило, полихеты, а пресноводных видов — олигохеты.

Гостальная специфичность. Из 99 идентифицированных видов рода *Kudoa* моноксенными (встречающимися лишь в одном виде хозяев) являются 67 (68 %), олигоксенными (встречающимися в 2–5 хозяевах) — 20 (20 %), поликсенными (паразитирующими более чем в 5 хозяевах) — 12 (12 %) видов. Из 34 *Kudoa* spp. моноксенны 29 (85 %), олигоксенны 4 (12 %) и поликсенен 1 (3 %) [8].

Тканевая специфичность. Традиционно *Kudoa* ассоциируются с их локализацией в мышцах рыб, однако лишь 53 из 95 (56 %) идентифицированных видов миксоспоридий паразитируют исключительно в мышечной ткани хозяев [8]. При этом 37 видов (39 %) рода никогда не встречаются в мышцах рыб, локализуясь на жабрах, в пищеводе, кишечнике, пилорических придатках, печени, почках, мезентерии, яичниках, мочевом и жёлчном пузырях, сердце, мозгу или на поверхности тела. Пять видов (5 %) встречаются как в мышцах, так и в различных внутренних органах хозяев. Из 34 не идентифицированных до вида миксоспоридий рода *Kudoa* 21 (62 %) локализуется в мускулатуре рыб, 1 — как в мышцах, так и в других тканях и органах хозяина (3 %), остальные 12 (35 %) паразитируют в мозгу, жёлчном пузыре, почках, пищеводе, мезентерии и брюшине, крови сердца и на жабрах.

Зоогеография. Миксоспоридии *K. nova*, *K. thyrsites*, *K. iwatai* Egusa and Shiomitsu, 1983 и др. с широким кругом хозяев распространены в Мировом океане, остальные встречаются более локально. Из идентифицированных до вида *Kudoa* в бассейне Индийского океана к настоящему времени известен 21 вид, Атлантического — 31, Тихого — 51, Южного — 2 вида. Из *Kudoa* spp. в бассейне Индийского океана встречается 6, в Тихом океане — 8, в бассейне Атлантического океана — 18. В пресных водах в пресноводных видах хозяев лишь *K. eleotrisi* Siau, 1971 был найден в водоёме Джассин в Бенине (Африка), а *K. orbicularis* Azevedo, Rocha, Matos, Oliveira, Matos, Al-Quraishy and Casal, 2016 и *K.* sp. обнаружены в реках Бразилии — Амазонке и Токантинс [8].

Влияние паразитов рода *Kudoa* на товарное качество рыбы, выловленной в дикой природе. Из всех видов миксоспоридий рода *Kudoa* наибольший ущерб при промысле рыбы в океане приносят лишь три — *K. paniformis*, *K. histolytica* и *K. thyrsites*. Последний вид встречается не только в природных популяциях хозяев, но и в выращиваемых на фермах рыбах, ощутимо вредя марикультуре.

K. thyrsites значительно влияет на строение мышечных тканей хозяев путём их гистолиза. В марихозяйствах этот паразит вызывает ухудшение состояния и даже гибель выращиваемых рыб. Всё это послужило причиной глубокого изучения, особенно на протяжении последних 30 лет, зарубежными коллегами закономерностей паразитирования *K. thyrsites* у основных промысловых видов рыб. Отдельно следует выделить работы о заражённости *K. thyrsites* тихоокеанского хека *Merluccius productus* [31, 38, 45], обыкновенной корифены *Coryphaena hippurus* [32] и сельдевых рыб у берегов Австралии [33], атлантического лосося *Salmo salar* из вод Тихого и Атлантического океанов [24, 34, 43, 44], промысловых рыб Британской Колумбии [29]. Оказалось, что значения ЭИ *K. thyrsites* своих хозяев для каждого вида индивидуальны и могут иметь сезонные и региональные отличия. Высокие значения ЭИ этим паразитом отмечены у американского стрелозубого палтуса *Atheresthes stomias* (80–100 %), корифены *Coryphaena hippurus* (100 %), австралийской сардины *Sardinops sagax neopilchardus* (67–89 %), японского анчоуса *Engraulis japonicus* (50 %) и тихоокеанского хека *M. productus* (20–40 %). Низкая ЭИ констатирована у поллака *Pollachius pollachius* (2 %), голубого шпрота *Spratteloides robustus* (3 %), тихоокеанского малорота *Microstomus pacificus* (4 %), белобрюхой камбалы *Lepidopsetta bilineata* (8 %) и австралийского анчоуса *Engraulis australis* (12 %). У большинства видов рыб *K. thyrsites* встречался в виде многоочаговой инфекции, лишь у японского анчоуса отмечена низкая ИИ.

В заражённых рыбах присутствовали как спорулирующие, так и неспорулирующие плазмодии. При этом у австралийской сардины, считающейся главным хозяином *K. thyrsites* среди сельдевых рыб у берегов Австралии из-за его массовости и широкой распространённости, а также высоких показателей инвазии этим паразитом [33], наблюдали сезонные изменения в заражённости мышц плазмодиями на разной стадии развития. Так, в мае в районе Торбэй из 89 % заражённых рыб спорулирующие плазмодии несли в себе 49 % хозяев, в сентябре из 73 % инфицированных рыб — только 13 %. Однако в Кокбурн Соунд в эти же месяцы во всех 78 % заражённых хозяев обнаруживали только неспорулиру-

ющие плазмодии. *K. thyrsites* не встречался или имел низкие показатели инвазии в сельдевых рыбах с прибрежным или эстуарным обитанием.

Гистолиз мышечных тканей у сельдевых рыб был констатирован лишь в трёх хозяевах — австралийской сардине, голубом шпроте и японском анчоусе (несмотря на низкую ИИ последнего) и только при наличии зрелых спор. Лишь у 1 % наблюдали полное размягчение всей тушки. Гистолизные изменения в мышцах с неспорулировавшими или отспорулировавшими плазмодиями ранее не были отмечены. Размягчительные некрозы локализованы в хорошо определяемой визуально зоне вокруг скоплений спор. Однако многие экземпляры рыб не были подвержены местному или общему гистолизу, несмотря на их заражённость спорулирующими плазмодиями *K. thyrsites*. По мнению австралийских учёных, это может быть обусловлено количеством плазмодиев, их размерами и стадией споруляции, а также условиями хранения рыбы после вылова [33].

K. thyrsites и связанная с ней проблема разжижения мышечной ткани наиболее хорошо изучены на примере тихоокеанского хека [38]. Несмотря на большие запасы, американская индустрия его использовала мало, т. к. эта рыба считалась непригодной в пищу из-за частого чрезмерного размягчения мышц при приготовлении. Перед учёными возникла задача уменьшения неблагоприятного воздействия паразита на мышечную текстуру хека во время его лова и обработки. Были изучены природа и степень аномальной текстуры мяса, определены способы утилизации заражённой рыбы [38]. Исследованы как свежая, так и мороженая рыба, приготовленная быстрым и медленным способом с помощью разных методов термической обработки. Проведены визуальное и микроскопическое обследование тканей хека, а также их биохимический анализ. Для оценки текстуры мышц использовали пять рангов: V — твёрдые; IV — нормальные; III — мягкие; II — чрезмерно мягкие; I — каша, паста. Категории I и II считали неприемлемыми. Степень поражённости рыбы определяли по заражённой площади филе: 1 — незначительная (менее 5 %); 2 — лёгкая (5–20 %); 3 — средняя (20–30 %); 4 — сильная (30–50 %); 5 — чрезмерная (более 50 %). Рыбы, отнесённые к категориям 3–5, считались явно заражёнными и легко выбраковывались на конвейере; они составляли 8 % заражённых рыб, или 2–3 % популяции хека. В середине 1980-х гг. количество явно заражённых рыб уменьшилось на 1 %. Это подтверждает, по нашему мнению, роль интенсивного вылова как биологической мелиорации, приводящей к оздоровлению популяций рыб (избавлению их от многостворчатых миксоспоридий) [4]. ЭИ и ИИ хека *K. thyrsites* широко варьировали от улова к улову и не были ассоциированы с районами промысла, глубиной и сезоном.

Биохимическое изучение повреждённой мышечной ткани хека показало наличие энзима, вызывающего протеолизис [38]. В ряде случаев даже у визуально не заражённых рыб протеолитическая активность фермента повышена на 30 %, а у сильно инвазированных особей — в среднем на 700 %, максимально — в 15–30 раз по сравнению с нормой. Уровень миофибриллярного протеина уменьшался на 11 %, саркоплазматического — увеличивался на 15 %, pH разжиженных мышц ниже нормы (6,48 против 6,67 соответственно).

В мышцах тихоокеанского хека *K. thyrsites* встречен в виде власовидных цист. Макроскопически они выглядят тёмными или белыми филаментами между миотомами и могут встречаться рассеянно либо скученно, в зависимости от степени заражённости хозяина. Цисты по-разному распределены в толще мяса (равномерно или нет), но приголовок и спинная часть рыбы обычно заражены значительно сильнее, чем хвостовая. Микроскопические методы показали, что цисты расположены внутри мышечной фибриллы и содержат мириады спор паразита. В тысячах случаев наблюдали цисты, выстроенные в ряд вдоль мышечной фибриллы, инвазирующие её целиком.

Тёмные или чёрные цисты оказались наиболее зрелыми и старыми. Они окрашены меланином — продуктом ответной реакции хозяина на присутствие в его тканях паразита. Очень старые цисты были пигментированы полностью и лишены спор, имели низкую протеолитическую активность, не приводящую к гистолизу. Однако среди них встречались и такие, которые сохраняли протеолитическую активность и портили товарный вид рыбы. Белые цисты оказались моложе и были наиболее активны протеолитически, что становилось главным источником нарушения текстуры тканей. Их значительно

труднее выявлять при визуальном обследовании. Микроскопические цисты оказывались обычно молодыми, активными и растущими [38].

Источником протеолитической активности являются не споры, а плазмодии *K. thyrsites.* А. Виллис впервые предположил [49], что данный паразит продуцирует энзим, который постоянно вымывается кровью хозяина из поражённого места и выводится с мочой из организма. После гибели хозяина в процессе хранения рыбы вокруг цист начинает образовываться и нарастать протеолитический прорыв. Протеолитическая активность первоначально локализована главным образом внутри стенок цисты, воздействие на мышечную массу — слабое. В процессе дальнейшей обработки, хранения, приготовления в пищу хека энзим выходит из цисты и разносится вокруг. Доля мышц, поврежденных энзимом, зависит от размеров, количества и типа цист, а также от температурных условий хранения рыбы.

Миксоспоридии р. *Kudoa* чрезвычайно устойчивы к низким температурам и даже промораживанию [7]. Плазмодии *K. thyrsites* после неоднократного (до трёх раз) и продолжительного (до полугода) промораживания сохраняли свою жизнеспособность, активно двигались и приступали к спорообразованию. Быстро выловленный, обработанный и приготовленный хек имеет нормальную текстуру мяса.

При более детальном изучении морфологии спор из мышц хека выяснили, что в хозяине паразитируют два вида миксоспоридий рода *Kudoa*: *K. thyrsites* и *K. paniformis* [28, 31]. Причём при смешанной заражённости наличие *K. paniformis* сильно коррелировало с нарушенной текстурой мышечной ткани, а присутствие *K. thyrsites* — слабо. Также установлено, что хек, добытый в южных районах, более заражён белыми цистами *K. paniformis*, чем хек из северных районов. Зависимости между размерами и полом рыбы и качеством текстуры мышц не наблюдали. При этом 18 % исследованных хеков не были заражены *Kudoa*, 65 % рыб содержали в мышцах менее 10 белых цист *K. paniformis*, 10 % — около 100. В то же время у 81 % рыб было менее 10 чёрных цист и лишь у 1 % — около 100. Спинная часть тела рыбы и приголовок имели большее количество белых цист и аномальное состояние мышечной ткани. В них *Kudoa* локализовались на 30 % чаще, чем в брюшной части рыбы.

Серьёзные заболевания промысловых видов рыб, среди которых «язвенная болезнь сельдёвых», вызывает ещё один вид миксоспоридий — *K. clupeidae* [40, 42]. Данный паразит встречается главным образом в мускулатуре атлантической сельди *Clupea harengus*, большеглазого помолоба *Alosa pseudoharengus*, летнего помолоба *A. aestivalis*, осеннего помолоба *A. mediocris*, менхэдена *Brevoortia tyrannus*, американской бельдюги *Macrozoarces americanus*, морского окуня *Sebastes paucispinis*. Районы обнаружения: Атлантическое побережье США (залив Мэн, Вудс-Хол, Чесапикский залив, Мэриленд, побережье штатов Массачусетс и Северная Каролина), Тихий океан (Южная Калифорния). Паразиты чаще локализуются в передней спинной области мускулатуры рыб, параллельно мышечным волокнам, в виде белых или желтоватых цист веретеновидной формы длиной до 5 мм. Наиболее часто *K. clupeidae* поражает рыб младших возрастных групп (длиной 7,5–12,5 см), в этот период заражение полностью внутримышечное и становится заметным после снятия кожи. У рыб старше года вокруг цист разрушается мускулатура, на их месте образуются гнойные мешочки, впоследствии прорывающиеся через наружные покровы. Образуются язвы размером до 1 см, из которых сочится вещество белого или жёлтого цвета. На месте язв часто поселяются различные болезнетворные бактерии. Через язвы созревшие споры *K. clupeidae* попадают во внешнюю среду, способствуя заражению других рыб. Годовики атлантической сельди поражены данным паразитом на 75 %, а старшие возрастные группы свободны от него. У взрослых помолобусов никаких язв и других болезненных явлений не отмечено [5]. Таким образом, можно предположить, что для взрослых рыб *K. clupeidae* малопатогенна и что только у неокрепшей молоди со слабой резистентностью организма равновесное состояние паразито-хозяинной системы нарушается в сторону увеличения патогенности паразита.

Влияние паразитов рода *Kudoa* на товарное качество сырья, выращенного в условиях марикультуры. Миксоспоридии наносят ущерб не только промысловому рыболовству. Например, вид *K. thyrsites* широко распространён в мире, локализуясь в соматической и кардиальной мускулатуре диких и выращиваемых в марикультуре рыб и вызывая размягчение мышечной ткани [24, 30, 34, 35, 47].

Пригодность к продаже заражённой *K. thyrsites* рыбы быстро уменьшается в течение нескольких дней после вылова. При искусственном выращивании рыб *K. thyrsites* вызывает болезни и даже гибель молоди. Массовые эпизоотии и гибель лососей (США, Канада, Ирландия) [17, 20, 36, 47] и корифен (Австралия) [32] отмечены главным образом для особей молодого возраста, когда организм рыбы обладает слабой сопротивляемостью паразитам. Высокая ЭИ (40–50 %) лососей отмечена у берегов Франции в 1990-е гг. [48]. Заражение данным паразитом перуанского паралихта *Paralichthys adspersus* в Чили нанесло ущерб аквакультуре этой страны [15].

Споры *K. thyrsites* обнаружены в соматической мускулатуре тихоокеанских лососей с помощью световой микроскопии на 13-й неделе после заражёния [24]. Через 5 месяцев после помещения молодых рыб в морскую воду их смертность увеличивалась до 0,6 % в день. Недавно погибшие и погибающие рыбы были анемичны, имели отёчные почки. Наблюдалось посмертное разжижение мышечной ткани лососей. Заражена только мускулатура, она имела серый цвет, низкую прозрачность и эластичность и была липкой на ощупь; почки не были воспалены или повреждены. Отмечена прямая связь между отсутствием реакции хозяина и наличием нетронутого плазмодия внутри мышечной фибриллы [24]: разрыв плазмодия сопровождался хроническим многоочаговым воспалением между мышечными фибриллами. Найдена зависимость между твёрдостью мышечной ткани и числом спор *K. thyrsites* в рыбе, обнаружен порог количества спор этого паразита в 1 г мускульной ткани, прежде чем проявятся какие-нибудь признаки её порчи. Последствия автолиза рыб наблюдали через 6 дней после их гибели. В составе энзимов, продуцируемых паразитом, обнаружили коллагеназы, которыми коллагеновые фибриллы соединительной ткани были разорваны и гипохромированы.

В австралийском марихозяйстве, специализирующемся на выращивании корифен [32], очаговые мышечные повреждения со спорами *K. thyrsites* обнаружены в середине лета в двух из трёх подсаженных в садок рыб возрастом 5–8 месяцев, однако через 3 месяца все 80 рыб в садке были интенсивно заражены. После 8 месяцев смертность рыб составила 30 %. Заражённые рыбы были бледными и вялыми. Вскрытие выявило множественные серые образования размерами 1–3 мм в бледной печени и утолщённом красном перикарде; отдельные бледные очаги размерами 5–8 мм с тёмными краями были локализованы в спинной мускулатуре одной рыбы (как в спинной, так и в брюшной части). Гистопатологическое исследование показало, что массы спор паразита находились внутри саркоплазмы миофибрилл и были широко распространены в мышцах туловища, однако не вызывали воспалительной реакции. Появление фибробластов и эпителиальных макрофагов инкапсулировало эти скопления спор, которые нарушили сарколемму. Перикардиальное утолщение происходило за счёт диффузного мононуклеарного воспалительного клеточного инфильтрата и фиброплазии; в одной рыбе маленькие очаги спор были локализованы внутри кардиального лигамента [32]. Небольшие скопления спор были найдены в компактной кардиальной мышце, они сопровождались сильным периферическим мононуклеарным воспалительным клеточным ответом. Сходный воспалительный очаг наблюдали повсюду в миокарде с отсутствием видимых спор. Многочисленные маленькие очаги коагулированных некрозов, часто с центральным разжижением, отмечали в печени и почечной ткани. Воспалительная реакция была незначительной. Отдельные споры *K. thyrsites* обнаружены в просвете кровеносных сосудов печени, селезёнки и почек, но не в прямой связи с некротическими поражениями. Повреждения печени и почек исследователи рассматривали как следствие трофозойной миграции в будущие места для споруляции. Они были найдены только в летний период, что позволило предположить инфицирование до весны — лета. Это характерно и для диких корифен.

Некоторые другие виды рода *Kudoa* также вызывают проблемы в марикультуре. Посмертный лизис мышечной ткани отмечен у выращиваемых в Китае и Японии рыб — азиатского паралихта *Paralichthys olivaceus* (паразит — *K. thyrsites*) и морского судака *Lateolabrax* sp. (паразит — *K. lateolabracis* Yokoyama, Whipps, Kent, Mizuno & Kawakami, 2004) [52]. В мозге азиатского паралихта, культивируемого в Южной Корее, обнаружен ещё один вид миксоспоридий — *K. paralichthys* Cho and Kim, 2003 [16]. В мозге и внутренних органах (глазах, жабрах, почках, сердце, печени, селезёнке и др.) краснопёрого луциана

Lutjanus erythropterus, выращиваемого на Тайване, найден образующий псевдоцисты *K. lutjanus* Wang et al., 2005 [46]. Паразит вызывает разжижение мышечной ткани рыбы. У поражённых рыб весом 260–390 г отсутствовал аппетит, и они плавали у поверхности воды. Ежедневно с 22.12.2003 по 10.01.2004 погибало около 10 рыбок. Общая смертность в течение 3 недель составила около 1 %. В Австралии образующий цисты и не вызывающий гистолиза *Kudoa* sp. был встречен в выращиваемом и диком австралийском тунце *Thunnus maccoyi* [41], а в Греции другой вид *Kudoa* sp. найден (при ЭИ 20–60 % и низких показателях ИИ) в белом сарге *Diplodus sargus* — потенциальном объекте марикультуры Средиземноморья [21].

Ещё одним видом миксоспоридий, вызывающим болезни в марикультуре рыб, является *K. neurophila* (Grossel, Dykova, Handlinger and Munday, 2003). Этот вид поражает ткани центральной нервной системы полосатого трубача *Latris lineata*, обитающего у о. Тасмания [23], ЭИ достигает 100 %. Болезнь проявляется в тяжёлом менингоэнцефаломиелите, распространённом по всему головному и спинному мозгу и во всех типах нервных тканей, исключая периферийные нервы [22]. Клинические признаки болезни — сколиоз и утрата пространственного контроля. *K. neurophila* вызывает болезнь, снижающую стоимость полосатого трубача.

В марихозяйствах Израиля в последние годы отмечено увеличение ЭИ рыб миксоспоридией *Kudoa iwatai*, паразитирующей в дорадо *Sparus aurata* (наиболее важном виде в марикультуре Средиземноморья), лавраке *Dicentrarchus labrax* и лобане *Mugil cephalus* [18]. В дорадо псевдоцисты найдены главным образом в мускулатуре тела, часто в областях, прилегающих к позвоночнику, спинному и анальному плавникам, а также во внутренней части черепа, в жировой ткани вокруг мозга, периферии глазного яблока, в нервных аксонах, поверхностных мышечных слоях пищеварительного тракта, мезентерии, брюшине и плавательном пузыре, сердце и перикарде, почках и гонадах. У лаврака псевдоцисты найдены в мускулатуре тела, в мозговых оболочках, на внутричерепной периферии глазницы. Все заражённые дорадо и лавраки были взрослыми. У лобана плазмодии найдены только в мускулатуре тела.

K. iwatai найдена также в 10 видах диких рифовых рыб Красного моря — *Lethrinus variegatus*, *L. nebulosus*, *Siganus rivulatus*, *Dascyllus trimaculatus*, *Apogon fleurieu*, *Chaetodon paucifasciatus*, *Argyrops filamentosus*, *Priacanthus hamrur*, *Hyporhamphus gamberur*, *Neopomacentrus miryae* [18]. В большинстве случаев псевдоцисты находились в мускулатуре тела, в меньшей степени ассоциируясь с внутричерепными тканями и висцеральными органами. У *Siganus rivulatus* плазмодии найдены также внутри глаз, прикреплёнными к поверхности сетчатки и сосудистой оболочки. У *Hyporhamphus gamberur* псевдоцисты локализованы в яичниках и вокруг незрелых ооцитов. Плазмодии иногда инкапсулированы фиброзными соединительными клетками, но другой тканевой реакции не обнаружено. Не выявлено и клинических признаков заболевания. У культивируемых и диких хозяев морфология спор внутри плазмодиев идентична и размеры спор сходные.

В типовых хозяевах — *Pagrus major* и *Oplegnathus punctatus* из Японии (Миядзаки и Кагосима) — *K. iwatai* паразитирует только в соматической мускулатуре и жировой ткани. Возможно, паразитирование в другом регионе и иных хозяевах, а также большая скученность рыб в выростных ёмкостях, обуславливающая ослабленность рыб и способствующая повышенной инвазии, приводят к тому, что паразит, например в дорадо, начинает вести себя агрессивно и локализуется практически во всех органах и тканях хозяина. Таким образом, содержание рыбы в морских садках неизбежно приводит к попаданию паразитов в дикую природу.

Известно, что содержание рыб в прудах, садках и бассейнах приводит к нарушению сложившегося экологического равновесия. Массовая гибель рыб имеет место именно в рыбоводческих хозяйствах. Большая плотность посадки рыб обеспечивает массовое скопление спор на сравнительно небольшом пространстве, что способствует интенсивному заражению рыб, усиливая патогенное воздействие паразита. Искусственное содержание рыб и связанное с этим нарушение естественных для них условий приводит к уменьшению сопротивляемости организма. Это усиливает патогенное воздействие паразитов и способствует освоению последними нетипичных хозяев, а также новых органов и тканей (извращённая

локализация) в специфичных хозяевах. Нарушение нормальных условий содержания рыбы, не всегда полноценная пища и связанное с этим стрессовое состояние рыбы ещё более усиливают тяжесть заболевания. Этим, по-видимому, можно объяснить тот факт, что массовая гибель рыб от миксоспоридиозов отмечена преимущественно при их искусственном выращивании [7].

Методы контроля заболеваний, вызванных миксоспоридиями. Известно три метода:

1. Уничтожение или сокращение числа свободно плавающих инвазионных стадий (спор) или уменьшение вероятности их попадания в нового хозяина. Для уничтожения спор в прудовых хозяйствах необходимо периодически осушать дно и обрабатывать его химикатами. Для уменьшения возможности попадания спор в рыбу в прудовых хозяйствах нужно практиковать раздельное содержание молоди и производителей, помещение молоди в такие водоёмы, куда вода не поступала бы из водоёмов с производителями, содержание в проточных водоёмах, отлов и уничтожение сильно заражённых рыб. В естественных водоёмах возможно только последнее мероприятие.
2. Борьба с вегетативными формами миксоспоридий, паразитирующими в рыбе. Этот способ, основанный на применении лечебных препаратов, пока не получил широкого распространения.
3. Улучшение содержания и усиление питания молоди, что создаёт условия для увеличения темпов роста рыбы, повышения резистентности организма. Это направление наиболее перспективно для профилактики и борьбы с миксоспоридиями, поскольку именно в молодом возрасте из-за слабой сопротивляемости организма наблюдаются массовые эпизоотии и отход рыбы [7]. Попытка контролировать паразита прерыванием его жизненного цикла не практична из-за природы миксоспоридной инфекции в морской среде. Известно, что споры миксоспоридий имеют высокий уровень толерантности к экстремальным воздействиям (например, долгому замораживанию), поэтому невозможно избежать заражения рыб в лососёвых хозяйствах [27]. Показано, что существует сезонность в присутствии инфекционной стадии *K. thyrsites* [34]. Хозяин легко приобретал паразита летом и осенью. Зимой и ранней весной паразит отсутствовал.

Обработка рыбы от миксоспоридий рода *Kudoa*. В настоящее время нет химиотерапевтического лечения миксоспоридной инфекции у рыбы, которая идёт в пищу. Однако фумагиллин DCH эффективен против некоторых болезней лососёвых, вызванных миксоспоридиями, таких как вертёж и пролиферативное заболевание почек [19, 25, 26]. Возможность применения такого лечения кудоозисов не изучена [35].

Процедуры обработки продукта после съёма урожая могут уменьшить влияние паразита на размягчение ткани. Так, проведено сравнение эффективности экстрактов картофеля, яичного белка и белка бычьей плазмы, ингибирующих ферменты протеазы, найденные в заражённом тихоокеанском хеке *Merluccius productus* и стрелозубой камбале *Atheresthes stomias* [39]. Все эти вещества ингибируют протеазы, отвечающие за разжижение мяса хозяев. Наиболее эффективным ингибитором активности ферментов для хека был экстракт картофеля, а для стрелозубой камбалы — бычья плазма. Все три вещества показали более чем 80 %-ное ингибирование. В настоящее время экстракт картофеля используют как ингибитор протеазной активности в сурими (японское блюдо, которое готовится обычно из белой рыбы). Употребление в пищу жителями Японии сырого мяса азиатского паралихта *Paralichthys olivaceus*, заражённого *K. septempunctata* Matsukane et al, 2010, приводит к диарее и рвоте. Эффективными средствами, убивающими споры паразита в рыбе перед её употреблением в пищу, является обработка мяса 25 % этиловым спиртом в течение 5 мин, температурная обработка при 80 °C в течение 10 сек., обработка лимоненом (10 μL/mL) в течение 5 мин, помещение в пресную воду либо в гиперсолёный (160 ‰) раствор на 5 мин [50].

Мероприятия по уменьшению ущерба, наносимого миксоспоридиями рода *Kudoa*. Общие мероприятия, направленные на снижение урона от многостворчатых миксоспоридий, предложены ранее как отечественными, так и зарубежными специалистами [4, 5, 7, 32, 33]. Обобщив эти данные, можно дать следующие рекомендации.

Для рыбодобывающей промышленности требуются:

1. Точная видовая идентификация паразитов, характера и степени заболевания.
2. Определение мест распространения эпизоотий для выявления наиболее выгодных для лова районов.
3. Установление времени года с минимальным и максимальным заражением для выработки рациональных сроков ведения промысла.
4. Массовые отловы заражённой рыбы с целью биологической мелиорации и оздоровления популяции.
5. Запрет на выбрасывание заражённой рыбы обратно в море.

При искусственном выращивании рыбы в марихозяйствах необходимы следующие мероприятия:

1. Зарыбление садков незаражёнными или слабозаражёнными рыбами.
2. Раздельное содержание молоди и производителей.
3. Помещение рыб в проточные водоёмы, свободные от заражения, куда поступает чистая отфильтрованная вода.
4. Изоляция рыб от контакта с возможными промежуточными хозяевами паразитов (олигохетами и полихетами).
5. Своевременное обнаружение паразитов, отлов и утилизация рыб с признаками заболевания.
6. Разработка схемы лечения заражённых рыб опробованными химическими препаратами.
7. Улучшение условий содержания рыб для усиления их резистентности к паразитам.

Как для добытых на промысле, так и для выращенных рыб следует сократить сроки утилизации, а также улучшить условия замораживания, хранения и дальнейшей обработки рыбной продукции.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН ИМБИ по теме «Мониторинг биологического разнообразия гидробионтов Черноморско-Азовского бассейна и разработка эффективных мер по его сохранению» (гос. рег. № 115081110013) с использованием материалов центра коллективного пользования «Коллекция гидробионтов Мирового океана» ФГБУН ИМБИ и частично за счёт средств Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 15-29-02684 ofi-м.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Гаевская А. В., Юрахно В. М. Новые сведения о заражённости промысловых рыб // *Рыбное хозяйство Украины*. 1999. № 2. С. 40. [Gaevskaya A. V., Yurakhno V. M. Novye svedeniya o zarazhennosti promyslovykh ryb. *Rybnoe khozyaistvo Ukrainy*, 1999, no. 2, pp. 40. (in Russ.)].
2. Гаевская А. В., Юрахно В. М. О заражённости промысловых рыб Атлантического океана кудаозисом // *Матеріали наук.-практ. конф. паразитологів*. (Київ, 3–5 лист., 1999). Київ, 1999. С. 40–43. [Gaevskaya A. V., Yurakhno V. M. O zarazhennosti promyslovykh ryb Atlanticheskogo okeana kudaozisom. In: *Materiali nauk.-prakt. konf. parazitologiv* (Kiiv, 3–5 Nov., 1999). Kiiv, 1999, pp. 40–43. (in Russ.)].
3. Горчанок Н. В., Юрахно В. М. Новые данные о заражённости бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pisces: Gobiidae) мышечным паразитом *Kudoa nova* (Myxosporea: Kudoidae) в Азовском море // *Экология моря*. 2005. Вып. 68. С. 37–41. [Gorchanok N. V., Yurakhno V. M. New data about infestation of *Neogobius melanostomus* (Pisces: Gobiidae) with muscle parasite *Kudoa nova* (Myxosporea: Kudoidae) in the Sea of Azov. *Ekologiya morya*, 2005, iss. 68, pp. 37–41. (in Russ.)].
4. Ковалева А. А., Шульман С. С. Многостворчатые миксоспоридии рыб // *Фауна и систематика одноклеточных животных*. Ленинград, 1978. С. 16–29. (Труды ЗИН АН СССР; т. 78). [Kovaleva A. A., Shulman S. S. Mnogostvorchatye miksosporidii ryb. In: *Fauna i sistematika odnokletochnykh zhivotnykh*. Leningrad, 1978, pp. 16–29. (Trudy ZIN AN SSSR; vol. 78). (in Russ.)].
5. Ковалева А. А., Шульман С. С., Яковлев В. Н. Миксоспоридии рода *Kudoa* (Myxosporidia,

Multivalvulea) бассейна Атлантического океана // *Систематика и экология споровиков и книдоспоридий*. Ленинград, 1979. С. 42–64. (Труды ЗИН АН СССР; т. 87). [Kovaleva A. A., Shulman S. S., Yakovlev V. N. Miksosporidii roda *Kudoa* (Myxosporidia, Multivalvulea) basseina Atlanticheskogo okeana. In: *Sistematika i ekologiya sporovikov i knidosporidii*. Leningrad, 1979, pp. 42–64. (Trudy ZIN AN SSSR; vol. 87). (in Russ.)].

6. Найденова Н. Н., Гаевская А. В. *Kudoa mirabilis* sp. n. (Myxosporea, Multivalvulea) из мышц рыбы-сабли Индийского океана // *Зоологический журнал*. 1991. Т. 70, вып. 5. С. 131–133. [Naidenova N. N., Gaevskaya A. V. *Kudoa mirabilis* sp. n. (Myxosporea, Multivalvulea) from the ribbon-fish from the Indian Ocean. *Zoologicheskij zhurnal*, 1991, vol. 70, iss. 5, pp. 131–133. (in Russ.)].
7. Шульман С. С., Донец З. С., Ковалева А. А. *Класс миксоспоридий мировой фауны. Т. 1. Общая часть*. Санкт-Петербург: Наука, 1997. 578 с. [Shulman S. S., Donets Z. S., Kovaleva A. A. *Klass miksosporidii mirovoi fauny. Vol. 1. Obshchaya chast'*. Sankt-Petersburg: Nauka, 1997, 578 p. (in Russ.].
8. Юрахно В. М. Мировая фауна миксоспоридий рода *Kudoa* (Myxosporea, Kudoidae) // *Современные проблемы теоретической и морской паразитологии : сборник научных статей* / ред. К. В. Галактионов, А. В. Гаевская. Севастополь: Изд-ль Бондаренко Н. Ю., 2016. С. 135–137. [Yurakhno V. M. World fauna of the genus *Kudoa* (Myxosporea, Kudoidae). In: *Sovremennye problemy teoreticheskoi i morskoi parazitologii : sbornik nauchnykh statei*. K. V. Galaktionov, A. V. Gaevskaya (Eds.). Sevastopol: Izd-l' Bondarenko N. Yu., 2016, pp. 135–137. (in Russ.)].
9. Юрахно В. М., Горчанок Н. В. Новые данные о заражённости бычка-кругляка в Азовском море миксоспоридией *Kudoa nova* // *IV Всеукр. науч.-практ. конф. молодых учёных по проблемам Черного и Азовского морей* (24–27 мая 2005 г., Севастополь): тез. докл. Севастополь, 2005. С. 152–153. [Yurakhno V. M., Gorchanok N. V. Novye dannye o zarazhennosti bychka-kruglyaka v Azovskom more miksosporidiei *Kudoa nova*. In: *IV Vseukr. nauch.-prakt. konf. molodykh uchenykh po problemam Chernogo i Azovskogo morei* (24–27 May, 2005, Sevastopol): tez. dokl. Sevastopol, 2005, pp. 152–153. (in Russ.)].
10. Юрахно В. М., Горчанок Н. В. Распределение миксоспоридии *Kudoa nova* (Multivalvulida: Kudoidae) в бычках Азовского моря // *Проблемы биологической океанографии XXI века: тез. докл. междунар. конф., посвящ. 135-летию ИнБЮМ* (19–21 сент. 2006 г., Севастополь, Украина). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. С. 89. [Yurakhno V. M., Gorchanok N. V. Raspredelenie miksosporidii *Kudoa nova* (Multivalvulida: Kudoidae) v bychkakh Azovskogo morya. In: *Problemy biologicheskoi okeanografii XXI veka: tez. dokl. mezhdunar. konf., posvyashch. 135-letiyu InBYuM* (19–21 Sept., 2016, Sevastopol, Ukraine). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2006, pp. 89. (in Russ.)].
11. Юрахно В. М., Горчанок Н. В. О кудоозисах промысловых видов морских рыб // *Сучасні проблеми біології, екології та хімії*: матеріали міжнар. конф., присвяч. 20-річчю біологічного факультету ЗНУ (29 березня — 01 квітня 2007 р., Запоріжжя, Україна). Запоріжжя, 2007. С. 272–274. [Yurakhno V. M., Gorchanok N. V. O kudoozisakh promyslovykh vidov morskikh ryb. In: *Suchasni problemi biologii, ekologii ta khimii*: materiali mizhnar. konf., prisvyach. 20-richchyu biologichnogo fakul'tetu ZNU (29 March — 01 Apr., 2007, Zaporizhzhya, Ukraine). Zaporizhzhya, 2007, pp. 272–274.(in Russ.)].
12. Юрахно В. М., Горчанок Н. В. Миксоспоридия *Kudoa nova* (Myxosporea: Kudoidae) — паразит рыб Чёрного и Азовского морей // *Морской экологический журнал*. 2011. Т. 10, № 2. С. 68–77. [Yurakhno V. M., Gorchanok N. V. Myxosporea *Kudoa nova* (Myxosporea: Kudoidae) — parasite of the Black Sea and the Sea of Azov fish. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2011, vol. 10, no. 2, pp. 68–77. (in Russ.)].
13. Якубчак О., Горчанок Н., Юрахно В. Ветеринарно-санітарна оцінка риби, ураженої кудоозами // *Ветеринарна медицина*

України. 2007. № 11. С. 40–44. [Yakubchak O., Gorchanok N., Yurakhno V. Veterinarno-sanitarna otsinka ribi, urazhenoi kudoozami. *Vetepinarna meditsina Ukraini*, 2007, no. 11, pp. 40–44. (in Ukr.)].

14. Atkinson S. D., de Buron I., Hallett S. L., Diaz Morales D., Bartholomew J. L. Hunting for the alternate host of *Kudoa inornata* (Myxozoa) and documenting marine Myxozoan diversity in South Carolina, USA. In: *9th Int. Symp. on Fish Parasites* (31 Aug. – 4 Sept. 2015, Valencia, Spain). Valencia, 2015, pp. 70.
15. Castro R., Burgos R. *Kudoa thyrsites* (Myxozoa, Multivalvulida) causing "milky condition" in the musculature of *Paralichthys adspersus* (Neopterygii, Pleuronectiformes, Paralichthyidae) from Chile. *Memyrias do Instituto Oswaldo Cruz.*, 1996, vol. 91, no. 2, pp. 163–164.
16. Cho J. B., Kim K. H. Light- and electron-microscope description of *Kudoa paralichthys* n. sp. (Myxozoa, Myxosporea) from the brain of cultured olive flounder *Paralichthys olivaceus* in Korea. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2003, vol. 55, no. 1, pp. 59–63.
17. Dawson-Coates J. A., Chase J. C., Funk V., Booy M. H., Haines L. R., Falkenberg C. L., Whitaker D. J., Olafson R. W., Pearson T. W. The relationship between flesh quality and numbers of *Kudoa thyrsites* plasmodia and spores in farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Jour-nal of Fish Diseases*, 2003, vol. 26, pp. 451–459.
18. Diamant A., Ucko M., Paperna I., Colorni A., Lipshitz A. *Kudoa iwatai* (Myxosporea: Multivalvulida) in wild and cultured fish in the Red Sea: redescription and molecular phylogeny. *Journal of Parasitology*, 2005, vol. 91, no. 5, pp. 1175–1189.
19. El-Matbouli M., Hoffmann R. W. Prevention of experimentally induced whirling disease in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* by Fumagillin. *Diseases of Aquatic Organisms*, 1991, vol. 10, pp. 109–113.
20. Elston R. *Kudoa* in farmed Atlantic salmon in Washington. In: *Conley D. C. (Ed.) Kudoa Workshop Proceedings, 17–18 Febr., 1994, Nanaimo, British Columbia, Canada*. Comox B. C., 1994, pp. 12. (Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Aquaculture Industry Development Report; 94-01).
21. Golomazou E., Athanassopoulou F., Vagianou S., Sabatakou O., Tsantilas H., Rigos G., Kokkokiris L. Diseases of white Sea bream (*Diplodus sargus* L.) reared in experimental and commercial conditions in Greece. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences*, 2006, vol. 30, pp. 389–396.
22. Grossel G. W., Ellis J. T., Handlinger J., Dykova I., Munday B. L. Meningoencephalomyelitis causing mortality in striped trumpeter *Latris lineata* due to infection with a *Pentacapsula* sp. (Myxosporea). In: *Impacts of myxozoan parasites in wild and farmed finfish*. Nanaimo, BC, 2002, pp. 20.
23. Grossel G., Handlinger J., Battaglene S., Munday B. Diagnostic polymerase chain reaction assay to detect *Kudoa neurophila* (Myxozoa: Multivalvulida) in a marine finfish hatchery. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2005, vol. 64, no. 2, pp. 141–149.
24. Harrell L. W., Scott T. M. *Kudoa thyrsitis* (Gilchrist) (Myxosporea: Multivalvulida) in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Diseases*, 1985, vol. 8, no. 3, pp. 329–332.
25. Hedrick R. P., Groff J. M., Foley P., McDowell T. Oral administration of Fumagillin DCH protects Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* from experimentally-induced proliferative kidney disease. *Diseases of Aquatic Organisms*, 1988, vol. 4, pp. 165–168.
26. Higgins M. J., Kent M. L. Field trials with Fumagillin for the control of proliferative kidney disease in coho salmon. *The Progressive Fish-Culturist*, 1996, vol. 58, iss. 4, pp. 268–272.
27. Hoffman G. L., Putz R. E. Host susceptibility and the effect of aging, freezing, heat, and chemicals on spores of *Myxosoma cerebralis*. *The Progressive Fish-Culturist*, 1969, vol. 31, iss. 1, pp. 35–37.
28. Kabata Z., Whitaker D. J. Two species of *Kudoa* (Myxosporea: Multivalvulida) parasitic in the flesh of *Merluccius productus* (Ayres, 1855) (Pisces: Teleostei) in the Canadian Pacific. *Canadian Journal of Zoology*, 1981, vol. 59, pp. 2085–2091.

29. Kabata Z., Whitaker D. J. *Results of three investigations of the parasite fauna of several marine fishes of British Columbia*. Nanaimo, B. C.: Fisheries and Oceans, Canada, 1984, 19 p. (Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences; no. 1303).
30. Kent M. L., Margolis L., Corlis J. O. The demise of a class of protests: taxonomic and nomenclatural revisions proposed for protest phylum Myxozoa Grasse. *Canadian Journal of Zoology*, 1994, vol. 72, pp. 932–937.
31. Kudo G., Barnett H., Neilson R. Factors affecting cooked texture quality of pacific whiting, *Merluccius merluccius*, fillets with particular emphasis on the effects of infection by the myxosporeans *Kudoa paniformis* and *K. thyrsites*. *Fishery Bulletin*, 1987, vol. 85, no. 4, pp. 745–756.
32. Langdon J. S. Myoliquefaction post-mortem ('milky flesh') due to *Kudoa thyrsites* (Gilchrist) (Myxosporea: Multivalvulida) in mahi mahi, *Coryphaena hippurus* L. *Journal of Fish Diseases*, 1991, vol. 14, pp. 45–54.
33. Langdon J. S., Thorne T., Fletcher W. J. Reservoir hosts and new clupeoid host records for the myoliquefactive myxosporean parasite *Kudoa thyrsites* (Gilchrist). *Journal of Fish Diseases*, 1992, vol. 15, pp. 459–471.
34. Moran J. D. W., Kent M. L. *Kudoa thyrsites* (Myxozoa: Myxosporea) infections in pen-reared atlantic salmon in the northeast Pacific Ocean with a survey of potential nonsalmonid reservoir hosts. *Journal of Aquatic Animal Health*, 1999, vol. 11, pp. 101–109.
35. Moran J. D. W., Whitaker D. J., Kent M. L. A review of the myxosporean genus *Kudoa* Meglitsch, 1947, and its impact on the international aquaculture industry and commercial fisheries. *Aquaculture*, 1999, vol. 172, pp. 163–196.
36. Palmer R. *Kudoa* – the Irish experience. In: Conley D. C. (Ed.) *Kudoa Workshop Proceedings, 17–18 Febr., 1994, Nanaimo, British Columbia, Canada*. Comox B. C., 1994, pp. 18–21. (Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Aquaculture Industry Development Report; 94–01).
37. Pascual S., Abollo E., Yurakhno V., Gaevskaya A. Molecular characterization of *Kudoa nova* (Myxosporea: Multivalvulida) infecting the round goby *Neogobius melanostomus* from the Sea of Azov. *Marine Ecological Journal*, 2012, vol. 11, no. 1, pp. 66–73.
38. Patashnik M., Groninger H. S., Barnett H., Kudo G., Koury B. Pacific whiting, *Merluccius productus*: I. Abnormal muscle texture caused by myxosporidian-induced proteolysis. *Marine Fisheries Review*, 1982, vol. 44, no. 5, pp. 1–12.
39. Porter R. W., Koury B., Kudo G. Inhibition of protease activity in muscle extracts and surimi from Pacific whiting, *Merluccius productus*, and arrowtooth flounder, *Atheresthes stomias*. *Marine Fisheries Review*, 1993, vol. 55, no. 3, pp. 10–15.
40. Reimschuessel R., Gieseker C. M., Driscoll C., Baya A., Kane A. S., Blazer V. S., Evans J. J., Kent M. L., Moran J. D. W., Poynton S. L. Myxosporean plasmodial infection associated with ulcerative lesions in young-of-the-year Atlantic menhaden in a tributary of the Chesapeake Bay, and possible links to *Kudoa clupeidae*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2003, vol. 53, pp. 143–166.
41. Rough K. M. *An Illustrated Guide to the Parasites of Southern Bluefin Tuna, Thunnus maccoyii* / South Australian Research and Development Institute. Adelaide, South Australia, 2000, 74 p.
42. Sindermann C., Rosenfield A. Diseases of fishes of the western north Atlantic. I. Diseases of the sea herring (*Clupea harengus*). *Research Bulletin – Department of Sea and Shore Fisheries*, 1954, no. 18, pp. 1–23.
43. St-Hilaire S., Hill M., Kent M. L., Whitaker D. J., Ribble C. A comparative study of muscle texture and intensity of *Kudoa thyrsites* infection in farm-reared Atlantic salmon *Salmo salar* on the Pacific coast of Canada. *Diseases of Aquatic Organisms*, 1997, vol. 31, pp. 221–225.
44. St-Hilaire S., Ribble C., Whitaker D. J., Kent M. L. Evaluation of a nondestructive diagnostic test for *Kudoa thyrsites* in farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 1997, vol. 156, pp. 139–144.
45. Stehr C., Whitaker D. J. Host-parasite interaction of the myxosporeans *Kudoa paniformis* Kabata & Whitaker, 1981 and

Kudoa thyrsites (Gilchrist, 1924) in the muscle of Pacific whiting, *Merluccius productus* (Ayres): an ultrastructural study. *Journal of Fishery Diseases*, 1986, vol. 9, no. 6, pp. 505–517.

46. Wang P.-Ch., Huang J.-P., Tsai M.-A., Cheng Sh.-J., Tsai Sh.-Sh., Chen Sh.-De, Chen Sh.-P., Chiu Sh.-H., Kiaw Li-L., Chang Li-T., Chen Sh.-Ch. Systematic infection of *Kudoa lutjanus* n. sp. (Myxozoa: Myxosporea) in red snapper *Lutjanus erythropterus* from Taiwan. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2005, vol. 67, no. 1–2, pp. 115–124.
47. Whitaker D. J., Kabata Z., Margolis L. Myxosporean parasites and their potential impact on the aquaculture industry, with emphasis on *Kudoa* species. In: Conley D. C. (Ed.) *Kudoa Workshop Proceedings, 17–18 Febr., 1994, Nanaimo, British Columbia, Canada*. Comox B. C., 1994, pp. 2–7. (Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Aquaculture Industry Development Report; 94–01).
48. Wild Fish Stock. In: *Working group on pathology and diseases of marine organisms: report, Lisbon, Portugal, 2–6 March 1999*. Copenhagen, Denmark: ICES, 1999, pp. 3.
49. Willis A. G. On the vegetative forms and life history of *Chloromyxum thyrsites* Gilchrist and its doubtful systematic position. *Australian Journal of Science Research. Ser. B.*, 1949, vol. 2, pp. 379–398.
50. Yokoyama H., Funaguma N., Kobayashi S. *In vitro* inactivation of *Kudoa septempunctata* spores infecting the muscle of olive flounder *Paralichthys olivaceus*. *Foodborne Pathogens and Disease*, 2016, vol. 13, iss. 1, pp. 21–27.
51. Yokoyama H., Masuda K. *Kudoa* sp. (Myxozoa) causing a post-mortem myoliquefaction of North-Pacific octopus *Paroctopus dofleini* (Cephalopoda: Octopodidae). *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*, 2001, vol. 21, pp. 266–268.
52. Yokoyama H., Whipps C. M., Kent M. L., Mizuno K., Kawakami H. *Kudoa thyrsites* from Japanese flounder and *Kudoa lateolabracis* n. sp. from Chinese sea bass: Causative myxozoans of post-mortem myoliquefaction. *Fish Pathology (Gyoby o Kenky u)*, 2004, vol. 39, no. 2, pp. 79–85.
53. Yurakhno V. M., Gorchanok N. V. New data about the oceanic fish cudoases. *Wiadomosci Parazytologiczne*, 2007, vol. 53 (supl.), pp. 228.

MYXOSPOREANS OF *KUDOA* GENUS (MYXOSPOREA, KUDOIDAE) OF THE WORLD FISH FAUNA AND THEIR IMPORTANCE FOR FISHERY AND MARICULTURE: REVIEW

V. M. Yurakhno

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: viola_taurica@mail.ru

All available literature and perennial the author's own fees of *Kudoa* genus myxosporeans of the world fauna fish have been analyzed. The specificity of these parasites, their site of infection in the body of the host, distribution in various reservoirs of our planet have been considered. Pathogenic species of myxosporeans of the genus *Kudoa*, parasitizing in valuable food species of fish in the World Ocean and damaging to the fisheries and mariculture have been listed. The negative influence of these parasites on the host organism at the organismic, tissue and biochemical level has been considered. Infection rates and seasonal changes for some fish species and the dependence of infection on their sex have been given. The symptoms of kudoosis in wild nature and mariculture have been described. Activities aimed at reducing the damage caused by Multivalvulida myxosporeans have been considered.

Keywords: Myxosporea, *Kudoa*, kudoosis, diseases, fish, world fauna

1871
ИМБИ - IMBR

Морской биологический журнал, 2017, том 2, № 4, с. 30–37
Marine Biological Journal, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 30–37
http://mbj.marine-research.org; doi: 10.21072/mbj.2017.02.4.03
ISSN 2499-9768 print / ISSN 2499-9776 online

УДК 595.371:639.4(262.5)

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ БОКОПЛАВОВ НА КОЛЛЕКТОРАХ МИДИЙНОЙ ФЕРМЫ (СЕВАСТОПОЛЬ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2017 г. **В. А. Гринцов**, канд. биол. наук, с. н. с.

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия
E-mail: vgrintsov@gmail.com

Поступила в редакцию 10.07.2017 г. Принята к публикации 18.12.2017 г.

Бокоплавы выполняют важную роль в море как ценный источник пищи для многих видов гидробионтов и участвуют в утилизации первичной и вторичной продукции. Они являются биоиндикаторами и промежуточными хозяевами паразитических организмов. Исследована годовая динамика видового состава и численности бокоплавов коллекторов мидийной фермы у входа в бухту Карантинную (г. Севастополь, Чёрное море). Идентифицировано 72 613 особей, относящихся к 18 видам бокоплавов, из которых 4 доминируют по численности в разные сезоны года. Установлена синхронность изменения численности бокоплавов и суммарной сырой массы обрастателей (коэффициент корреляции — 0,95). Бокоплавы систематизированы по биотопам обитания, оценена их численность в сообществе.

Ключевые слова: бокоплавы, обрастание, биоразнообразие, Чёрное море

Бокоплавы являются биоиндикаторами качества среды обитания, ценным источником пищи для многих видов гидробионтов и промежуточными хозяевами паразитических организмов, а также утилизируют первичную и вторичную продукцию [1]. Эти ракообразные — обычный компонент сообщества обрастания различных искусственных конструкций. В обрастании искусственных и природных твёрдых субстратов в акватории п-ва Крым (Чёрное море) выявлено 38 видов бокоплавов, из них 36 отмечены в обрастании различных сооружений — причалов, молов, волнорезов, коллекторов марихозяйств [2]. В настоящей статье рассмотрена динамика разнообразия и количественных показателей 18 видов бокоплавов в сообществе обрастания коллекторов фермы по культивированию двустворчатых моллюсков, которая находится у входа в бухту Карантинную (г. Севастополь, п-ов Крым, Чёрное море).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экспериментальные коллекторы для выращивания мидий выставлены 11 января 2000 г. на носители фермы, расположенной на участке открытого берега близ Карантинной бухты в г. Севастополе (44°61′83.46″N, 33°50′33.80″E). По одному коллектору длиной 10 м отбирали ежемесячно в течение 16 месяцев с марта 2000 по август 2001 г., за исключением июля 2000 г., а также января, марта и июля 2001 г. Коллектор представлял собой верёвку со вставленными через 20 см фрагментами капронового фала длиной 10 см и толщиной 12 мм. Конструкции коллекторов и ферм подробно рассмотрены в работе [6]. Численность и количественные показатели бокоплавов рассчитывали на 1 м^2 поверхности коллектора. При расчёте площади форму верёвки и фала приравняли к цилиндру.

Фрагменты сообщества обрастания с коллектора помещали в ёмкость и выдерживали 15 мин в пресной воде. Фрагменты обрастания энергично встряхивали в воде, затем бокоплавов смывали на мельничный газ с ячеёй размером 0,5 мм. Смыв фиксировали 80 % этиловым спиртом. Бокоплавов

идентифицировали, каждый вид раскладывали в отдельные ёмкости для дальнейшего изучения. Всего проанализировано 72 613 особей, относящихся к 18 видам бокоплавов (табл. 1). Параллельно измеряли сырую массу макрофитов, сидячих форм беспозвоночных, а также двух видов митилид (*Mytilus galloprovincialis* Lam. 1819 и *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791)), доминирующих по биомассе в сообществе. Сырую биомассу рассчитывали на 1 м^2 коллектора. Средние значения численности и сырой массы, доверительные интервалы, содержащие ошибку среднего, парную корреляцию рассчитывали в программе MS Excel.

Таблица 1. Видовой состав, численность бокоплавов и доля разных видов от общего числа особей

Table 1. The number of specimens and their share in all the studied specimens in different Amphipoda species

Вид	Численность	Доля особей, %
A*mpithoe ramondi* Audouin, 1826	3717	5,119
Apherusa chiereghinii Giordani-Soica, 1950	154	0,212
Caprella acanthifera Leach, 1814	4996	6,880
Caprella liparotensis Haller, 1879	3	0,004
Dexamine spinosa (Montagui, 1813)	734	1,011
Echinogammarus foxi (Schellenberg, 1928)	1	0,001
Ericthonius difformis Milne-Edwards, 1830	66	0,091
Gammarellus carinatus (Rathke, 1837)	8	0,011
Gammarus insensibilis Stock, 1966	176	0,242
Hyale pontica Rathke, 1837	16	0,022
Hyale crassipes (Heller, 1866)	1	0,001
Jassa ocia (Bate, 1862)	166	0,229
Jassa marmorata (Holmes, 1903)	26 608	36,644
Melita palmata (Montagui, 1804)	314	0,432
Microdeutopus gryllotalpa Costa, 1853	2346	3,231
Microdeutopus versicillatus (Bate, 1856)	1	0,001
Monocorophium insidiosum Crawfort, 1937	330	0,454
Stenothoe monoculoides (Montagui, 1815)	32 976	45,413
Всего особей:	72 613	

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В процессе сукцессии число видов бокоплавов в сообществе обрастания варьировало от 9 до 14 (рис. 1). В начале экспозиции коллекторов (11.01.2000–13.03.2000) сообщество обрастания заселили 13 видов бокоплавов. В дальнейшем (13.03.2000–16.08.2001) число видов бокоплавов изменялось в небольшом диапазоне без определённой тенденции. Подобная ситуация может быть связана с условиями среды для поселения видов, способных выжить в данном сообществе.

Из таксономического состава бокоплавов выделены несколько групп видов, на примере которых рассмотрена динамика видового богатства в процессе сукцессии. Первая — виды, обнаруженные во все месяцы наблюдений: *A. ramondi*, *C. acanthifera*, *J. marmorata*, *J. ocia*, *M. gryllotalpa*, *M. insidiosum*, *S. monoculoides*. Большинство из них — типичные обитатели водорослевых сообществ или обрастаний. Так, по данным Е. Б. Маккавеевой [5], из 15–18 видов бокоплавов зарослей макрофитов 6 являются наиболее массовыми. Из них в нашем списке присутствуют *A. ramondi*, идентифицируемый как *Amphithoe vaillanti* Lucas, 1846, и *S. monoculoides*. Три вида указаны как обитатели макрофитов: *C. acanthifera* и *J. ocia* — цистозира, филлофора; *M. gryllotalpa* — цистозира, разные виды водорос-

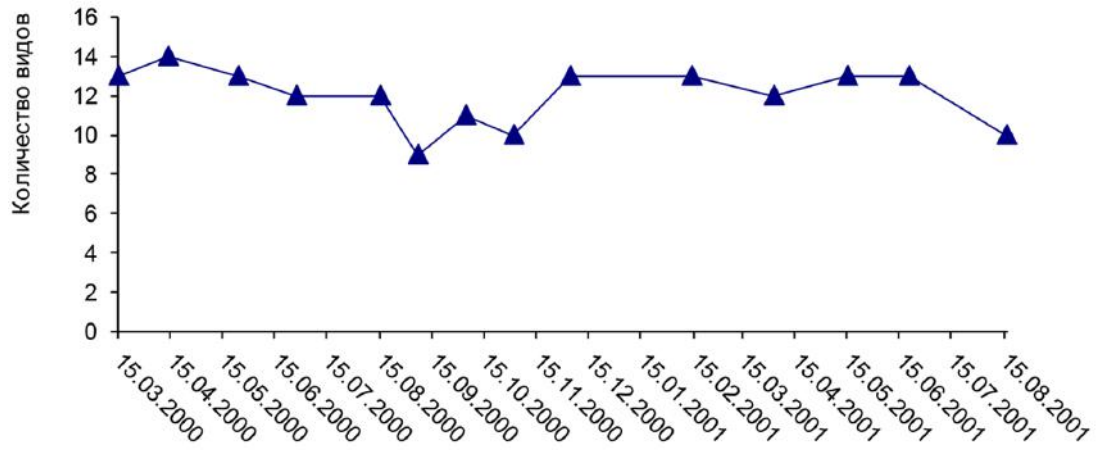


Рис. 1. Динамика количества видов бокоплавов в процессе сукцессии сообщества обрастания мидийных коллекторов

Fig. 1. Dynamics of Amphipoda species number in succession of fouling community of mussels collectors

лей [5]. *J. marmorata* отмечен как обитатель водорослевых сообществ и искусственных конструкций в море [10]. Особи *M. insidiosum* строят трубки среди макрофитов и гидроидных полипов [7]. Вторая группа — это случайные или нетипичные для обрастания виды.

В процессе исследования на коллекторах встречены единичные экземпляры *E. foxi* и *M. versicillatus*. Эти виды более характерны для других биотопов. *E. foxi* — массовый вид прибрежных вод, обитающий под камнями [8] и в зоне галечно-песчаных пляжей [3]. *M. versicillatus* указан как обитатель не только водорослевых сообществ (цистозира, филлофора) [5], но и рыхлых грунтов [4].

Отдельно следует рассмотреть холодолюбивый вид *G. carinatus*, появляющийся в прибрежной зоне моря в зимний и весенний период [1]. В наших исследованиях он также отмечен в это время в небольших количествах. Остальные виды бокоплавов в обрастании отсутствовали в отдельные периоды, как и описанные выше виды второй группы. Бокоплав *C. liparotensis* несколько отличается от остальных по биологии. Особи этого вида встречаются в обрастании, но преимущественно в сообществе с доминированием гидроидных полипов, которые способствуют формированию его поселений. В Средиземном море этот вид всегда ассоциирован с гидроидными полипами [9]. В нашем исследовании обнаружены только 3 экз. *C. liparotensis* в августе 2001 г. Таким образом, видовой состав бокоплавов сообщества обрастания является конгломератом групп видов, разных по предпочтению биотопов обитания.

Проанализируем численность семи видов бокоплавов, не являющихся случайными в сообществе обрастания и отмеченных круглый год (рис. 2). Сопоставление графиков суммарной биомассы сидячих организмов (макрофитов, сессильных форм, митилидов) и численности *A. ramondi*, *J. marmorata*, *M. gryllotalpa*, *S. monoculoides* показало синхронность в изменении этих параметров. Сопряжённость изменений численности бокоплавов и суммарной биомассы обрастателей отражена в положительных парных корреляциях. Для *A. ramondi* коэффициент корреляции равен 0,66, для *J. marmorata* — 0,47, для *M. gryllotalpa* — 0,57, для *S. monoculoides* — 0,69. Возможно, что увеличение биомассы обрастаний сопровождается возрастанием для этих видов бокоплавов количества микроубежищ и пищи, что способствует росту их численности в сообществе. Известно, что *S. monoculoides*, *A. ramondi* и *M. gryllotalpa* потребляют в пищу мелкие формы макрофитов и детрит [1].

Динамика численности *C. acanthifera* сопряжена с изменением параметров суммарной сырой биомассы сидячих форм (рис. 3А). Значение положительной парной корреляции между численностью бокоплава и суммарной сырой биомассой обрастателей равно 0,49. Между тем, на графике прослеживается запаздывание второго пика численности *C. acanthifera* по отношению к пику сырой массы (пик

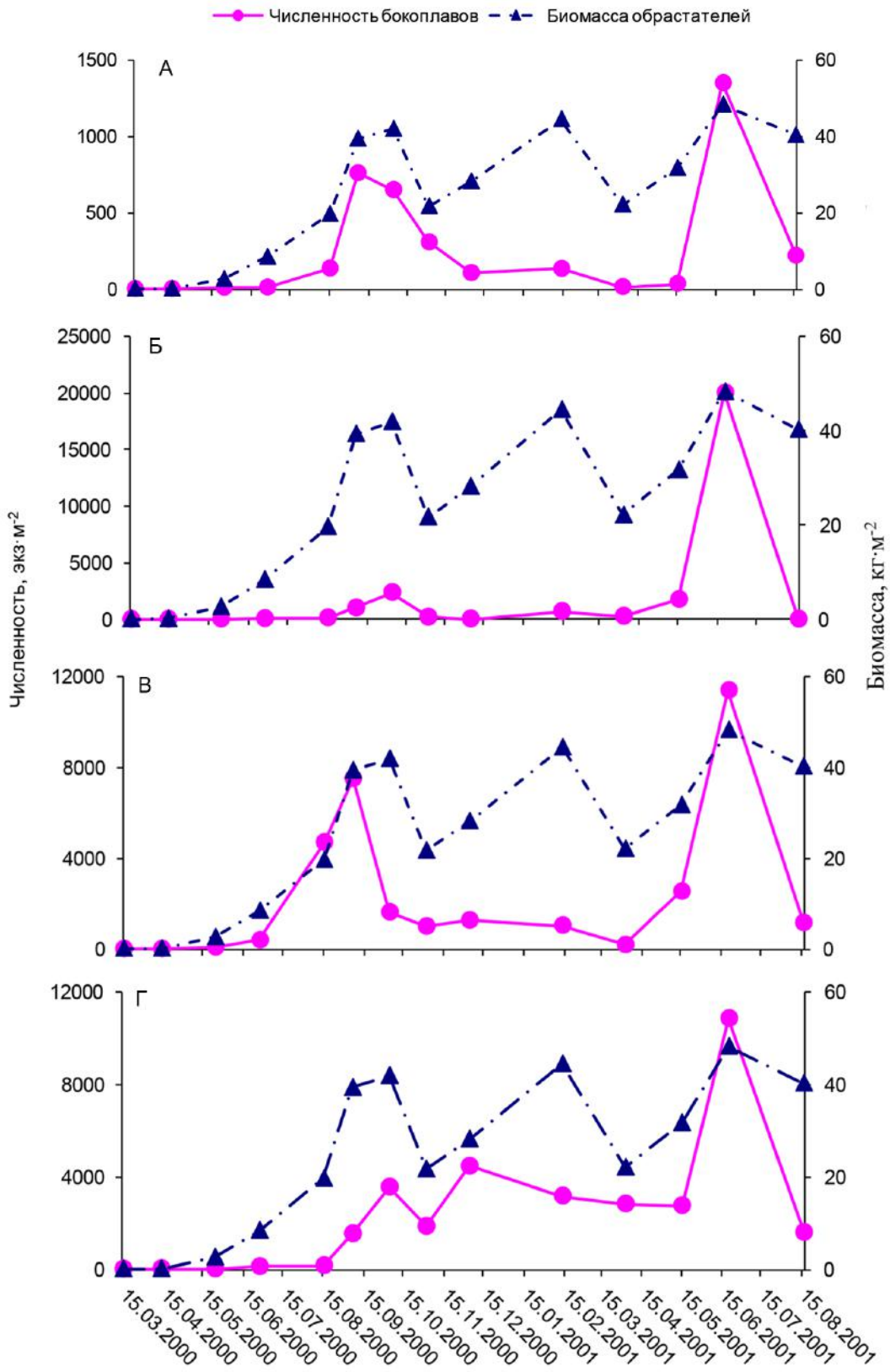


Рис. 2. Динамика численности бокоплавов и биомассы обрастателей: А — *A. ramondi*; Б — *J. marmorata*; В — *M. gryllotalpa*; Г — *S. monoculoides*

Fig. 2. Dynamics of amphipods number (specimens per m and of the wet weight of fouling organisms): A – *A. ramondi*; Б – *J. marmorata*; В – *M. gryllotalpa*; Г – *S. monoculoide*

биомассы обрастателей приходится на февраль, в то время как пик численности бокоплава — на март), что может быть связано с особенностью биологии вида или его питанием. В пищевом комке этого вида значительную долю занимают копеподы (30 %) [1], на основании чего можно заключить, что *C. acanthifera* в значительной степени является хищником. Возможно, сдвиг второго пика численности связан с особенностями динамики пищевого объекта этого вида бокоплава.

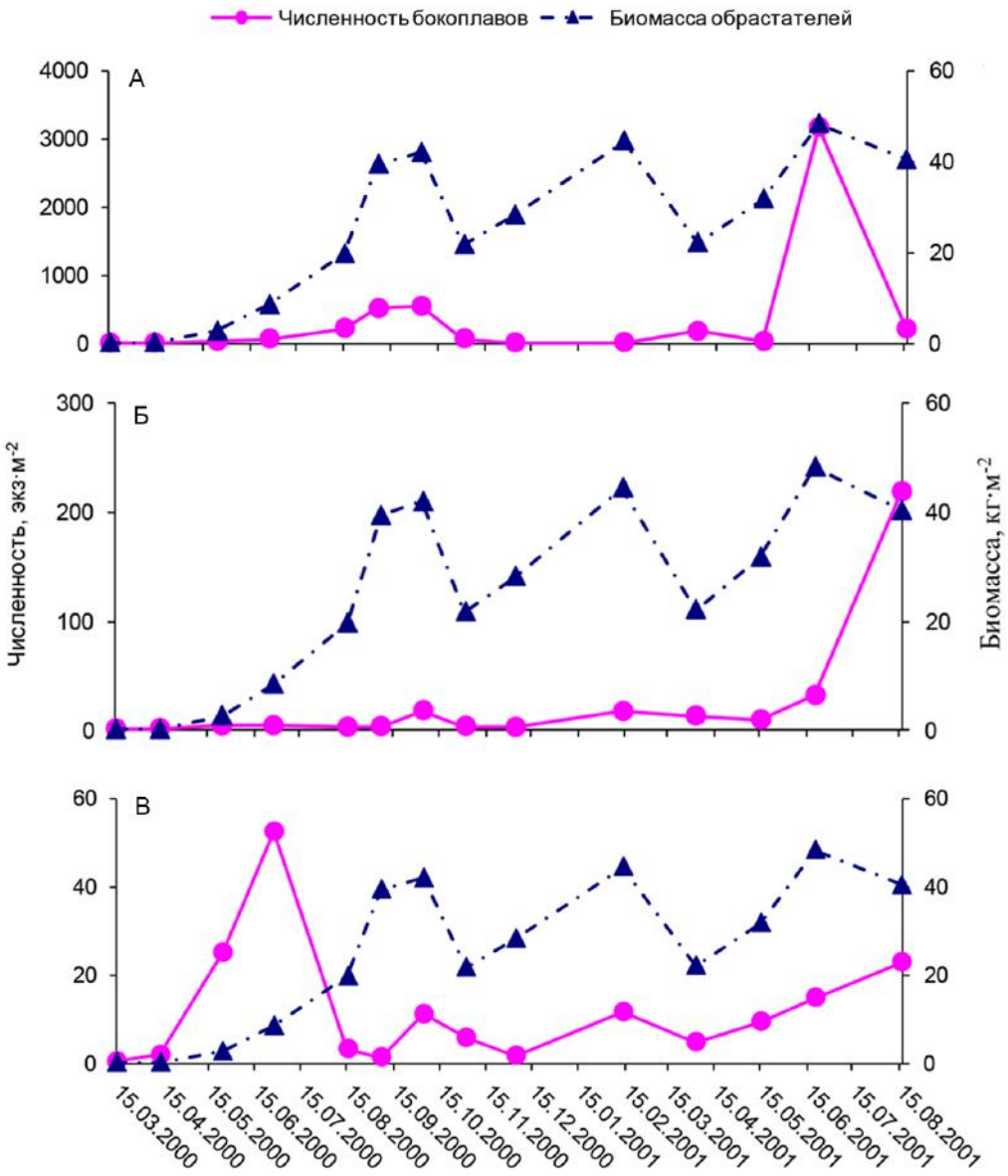


Рис. 3. Динамика численности бокоплавов и биомассы обрастателей: А — *C. acanthifera*; Б — *M. insidiosum*; В — *J. ocia*

Fig. 3. Dynamics of amphipods number as well as the wet weight of fouling organisms: A – *C. acanthifera*; Б – *M. insidiosum*; B – *J. ocia*

Динамика численности бокоплавов *M. insidiosum* и *J. ocia* слабо связана с изменением параметров биомассы сидячих организмов обрастания (рис. 3Б, рис. 3В). Значение парной корреляции численности *M. insidiosum* и биомассы обрастателей является положительным, но низким (0,36), а для *J. ocia* — близким к нулю. Вероятно, динамика численности этих видов определяется не биомассой организмов обрастания. Скорее всего, их численность лимитируется каким-то пищевым ресурсом, например специфической компонентой детрита. Известно, что представители семейства Corophiidae, к которым

относится *M. insidiosum*, являются типичными детритоядными формами [1]. Они строят трубки, в которых живут и поедают детрит, попадающий к ним вследствие турбулентности воды или иных процессов. *J. ocia* также относится к трубкожилам, поэтому имеет сходный образ жизни с таковым *M. insidiosum*. Наиболее вероятно, что именно накопление детрита отчасти определяет динамику численности этих видов. Другим фактором, влияющим на динамику численности бокоплавов, может быть период размножения. По крайней мере, для *J. ocia* максимальный пик численности фиксируется в мае — июне, когда происходит массовое заселение субстрата молодью бокоплава.

Пять постоянно присутствующих видов бокоплавов, отнесённых к первой группе (*A. ramondi*, *C. acanthifera*, *J. marmorata*, *M. gryllotalpa*, *S. monoculoides*), имеют наибольшую долю в общей численности (см. табл. 1). Именно эти виды в основном потребляют мелкие макрофиты и детрит. Для них явно выражена тенденция увеличения численности от начала выставления коллекторов до конца экспозиции. Отметим, что 3 из 5 видов, доминирующих в обрастании, относятся к трубкожилам.

Суммарная численность бокоплавов за период исследования колебалась от 36 до 47 013 экз.·м$^{-2}$. Динамика их численности в высокой степени сопряжена с изменением параметров суммарной сырой биомассы обрастателей (рис. 4). Коэффициент парной корреляции является положительным и составляет 0,95. Подобная очень высокая степень корреляции между указанными параметрами может свидетельствовать о весьма полноценном использовании бокоплавами сообщества обрастания как ресурса для своего обитания.

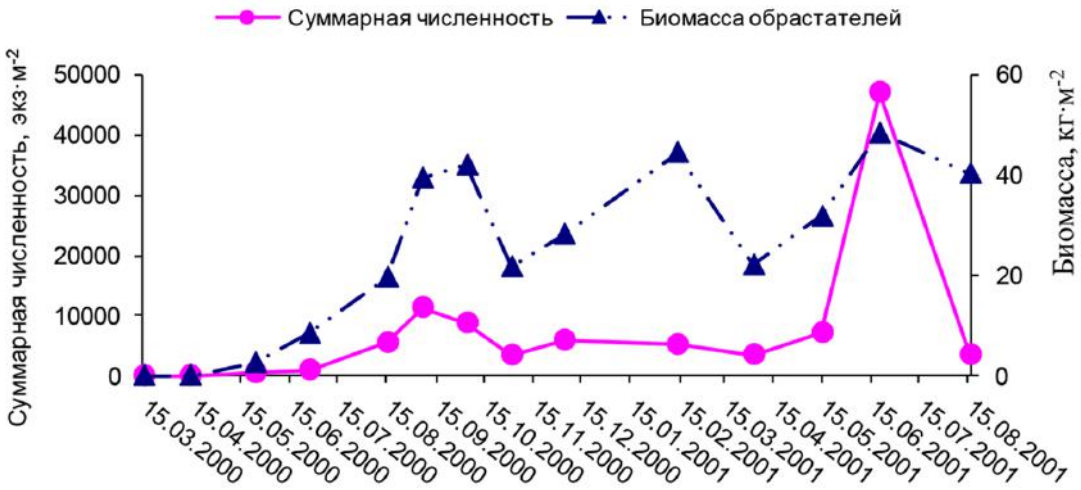


Рис. 4. Динамика численности бокоплавов и суммарной биомассы обрастателей

Fig. 4. Dynamics of total number of amphipods and wet weight of fouling organisms

В процессе сукцессии сообщества обрастателей происходит чередование видов бокоплавов, имеющих максимальную численность. Так, в марте 2000 г. доминировал *D. spinosa* (14 экз.·м$^{-2}$), в апреле — *S. monoculoides* (27 экз.·м$^{-2}$), в мае — снова *D. spinosa* (284 экз.·м$^{-2}$), в июне, августе и сентябре — *M. gryllotalpa* (389, 4698 и 7502 экз.·м$^{-2}$ соответственно). В последующие месяцы (в октябре, ноябре, декабре 2000 г., а также в феврале, апреле и мае 2001 г.) вновь доминировал *S. monoculoides* (3358, 1861, 4461, 3172, 2832, 2759 экз.·м$^{-2}$ соответственно). В июне доминировал *J. marmorata* (20 012 экз.·м$^{-2}$), в августе — *S. monoculoides* (1598 экз.·м$^{-2}$). Таким образом, из 18 видов бокоплавов только 4 являются доминантами сообщества обрастателей. Наибольшее время максимальную численность имел *S. monoculoides* — типичный обитатель водорослевых сообществ.

Выводы.

1. В обрастании коллекторов мидийной фермы близ Карантинной бухты (г. Севастополь, Чёрное море) отмечено 18 видов бокоплавов, включающих типичных обитателей водорослевых сообществ

и сообществ обрастания и рыхлых субстратов, а также случайные виды, характерные для других биотопов.

2. Количество видов бокоплавов в процессе сукцессии сообщества обрастания изменяется в пределах от 9 до 14. Уже в начале экспозиции коллекторов в сообщество вселяются представители 13 видов.
3. Динамика численности бокоплавов — обитателей водорослевых сообществ и сообществ обрастания (*A. ramondi*, *J. marmorata*, *M. gryllotalpa*, *S. monoculoides*, *C. acanthifera*) сопряжена с динамикой суммарной сырой биомассы обрастателей. Эти виды имеют наибольшие значения численности.
4. Численность всех видов бокоплавов, обитающих на коллекторах, в высокой степени коррелирует с показателями суммарной сырой массы обрастателей (коэффициент корреляции составляет 0,95).
5. В сообществе обрастания в разные периоды доминируют по численности бокоплавы *D. spinosa*, *J. marmorata*, *M. gryllotalpa* и *S. monoculoides*. Наибольший период времени доминировал *S. monoculoides* — типичный обитатель водорослевых сообществ.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Разработка научных основ решения гидробиологических и биотехнологических проблем интегрированного управления прибрежными зонами» (№ 115081110011) с использованием материалов центра коллективного пользования «Коллекция гидробионтов Мирового океана» ФГБУН ИМБИ.

Благодарность. Выражаем благодарность сотрудникам отдела аквакультуры и морской фармакологии ФГБУН ИМБИ: Л. В. Ладыгиной — за предоставление микроводорослей, С. В. Щурову и М. А. Попову — за помощь в отборе проб и за данные о температуре воды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Грезе И. И. *Амфиподы Черного моря и их биология*. Киев : Наукова думка, 1977. 156 с. [Greze I. I. *Amfipody Chernogo morya i ikh biologiya*. Kiev: Naukova dumka, 1977, 156 p. (in Russ.)].
2. Гринцов В. А. Разноногие раки (Arthropoda: Crustacea: Amphipoda) в обрастании // *Каталог фауны обрастания в Мировом Океане. Многощетинковые черви, Ресничные черви, Разноногие раки, Морские пауки, Актинии* / ред.: Э. В. Багавеева, В. А. Гринцов, Е. Е. Костина, А. А. Петров, О. П. Полтаруха, А. К. Райский, Р. П. Токинова. Москва: КМК, 2013. Т. 2. С. 69–80. [Grintsov V. A. Raznonogie raki (Arthropoda: Crustacea: Amphipoda) v obrastanii. In: *Katalog fauny obrastaniya v Mirovom Okeane. Mnogoshchetinkovye chervi, Resnichnye chervi, Raznonogie raki, Morskie pauki, Aktinii* / E. V. Bagaveeva, V. A. Grintsov, E. E. Kostina, A. A. Petrov, O. P. Poltarukha, A. K. Raisky, R. P. Tokinova (Eds.). Moscow: KMK, 2013, vol. 2, pp. 69–80. (in Russ.)].
3. Гринцов В. А. Динамика структуры популяций двух видов бокоплавов рода *Echinogammarus* (Gammaridae, Amphipoda) из бухты Ласпи (Крым, Черное море) // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1. № 3. С. 22–26. [Grintsov V. A. Dynamics of population structure of two species of *Echinogammarus* genus (Gammaridae, Amphipoda) from Laspi Bay (Crimea, Black Sea). *Morskoi biologicheskii zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 3, pp. 22–26. doi: 10.21072/mbj.01.3.03 (in Russ.)].
4. Киселева М. И. *Бентос рыхлых грунтов Черного моря*. Киев : Наукова думка, 1981. 168 с. [Kiseleva M. I. *Bentos rykhlykh gruntov Chernogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 1981, 168 p. (in Russ.)].
5. Маккавеева Е. Б. *Беспозвоночные зарослей макрофитов Черного моря*. Киев : Наукова думка, 1979. 228 с. [Makkaveeva E. B. *Bespozvonochnye zaroslei makrofitov Chernogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 1979, 228 p. (in Russ.)].
6. Холодов В. И., Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. *Выращивание мидий и устриц в Чёрном море*. Воронеж: ООО «Издат-Принт», 2017. 508 с. [Kholodov V. I., Pirkova A. V., Ladygina L. V. *Vyrashchivanie midii i ustrits v Chernom more*.

Voronezh: OOO “Izdat-Print”, 2017, 508 p. (in Russ.)].
7. Crawford G. I. A review of the amphipod genus Corophium, with notes on the British species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1937, vol. 21, no. 2, pp. 589–630.
8. Karaman G. S. Genus *Echinogammarus* Stebbing, 1899. The Amphipoda of the Mediterranean. *Memoires de'l institut oceanographique*. Monaco, 1982, vol. 13, no. 1, pp. 271–282.
9. Krapp-Schickel G. Genus *Caprella* Lamarck, 1801. The Amphipoda of the Mediterranean. *Memoires de'l institut oceanographique*. Monaco, 1993, vol. 13, no. 3, pp. 773–794.
10. Myers A. A. Genus *Jassa* Leach, 1814. The Amphipoda of the Mediterranean. *Memoires de'l institut oceanographique*. Monaco, 1989, vol. 13, no. 2, pp. 434–438.

DYNAMICS OF DIVERSITY AND ABUNDANCE OF AMPHIPODA OF MUSSEL COLLECTORS (SEVASTOPOL, BLACK SEA)

V. A. Grintsov

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: vgrintsov@gmail.com

Amphipoda are an important component of fish food. They serve also as bioindicators, intermediate hosts for parasitic organisms, and utilizers of primary and secondary production. In this work, dynamics of biodiversity and abundance of Amphipoda from the fouling community of mussel farm collectors in the open coastal zone near Karantinnaya Bay (Sevastopol, Black Sea) have been studied over 16 months. Eighteen species in 72 613 specimens of Amphipoda have been identified. Four species of Amphipoda dominate in the community in different seasons. Highly synchronous dynamics of number of Amphipoda and total wet weight of sessile organisms in the community was found (with correlation coefficient 0.95). Amphipoda have been systematized according to their biotopes, and the sizes of the Amphipoda populations have been evaluated.

Keywords: Amphipoda, fouling community, biodiversity, Black Sea

1871
ИМБИ - IMBR

Морской биологический журнал, 2017, том 2, № 4, с. 38–49
Marine Biological Journal, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 38–49
http://mbj.marine-research.org; doi: 10.21072/mbj.2017.02.4.04
ISSN 2499-9768 print / ISSN 2499-9776 online

УДК 574.583:639.4(262.5)

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА МЕРОПЛАНКТОНА В РАЙОНЕ МИДИЙНО-УСТРИЧНОЙ ФЕРМЫ (СЕВАСТОПОЛЬ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2017 г. **Е. В. Лисицкая**, канд. биол. наук, с. н. с.

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия
E-mail: e.lisitskaya@gmail.com

Поступила в редакцию 28.06.2017 г. Принята к публикации 18.12.2017 г.

При организации мидийно-устричных ферм необходимо учитывать динамику численности личинок объектов культивирования и сопутствующих видов, которые могут неблагоприятно повлиять на качество и количество ожидаемой продукции марикультуры. В 2014–2017 гг. проведён мониторинг мероплактона в акватории мидийно-устричной фермы, расположенной на внешнем рейде Севастопольской бухты. Материал собирали ежемесячно сетью Джеди (диаметр входного отверстия — 36 см, размер ячеи газа — 135 мкм). Облавливали слой воды от дна до поверхности (10–0 м). Обработку проводили на живом материале путём тотального подсчёта личинок в камере Богорова под бинокуляром МБС-9. Идентифицированы личинки 62 таксонов, из них Bivalvia — 9 видов, Gastropoda — 15, Polychaeta — 19, Cirripedia — 2, Decapoda — 12, прочие — 5. Таксономический состав мероплактона зависел от сроков размножения донных беспозвоночных и изменялся по сезонам. С декабря по февраль численность мероплактона не превышала 195 экз.·м$^{-3}$, число видов — 6. Увеличение количества видов и численности личинок отмечено с июня по сентябрь. Максимальная численность мероплактона зарегистрирована в августе 2014 г. Изучена сезонная динамика численности личинок мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и потенциального объекта культивирования — анадары *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Личинки *M. galloprovincialis* присутствовали в планктоне с середины сентября по май и отсутствовали в летние месяцы. Увеличение их численности зарегистрировано в апреле и сентябре — октябре. Зимний нерест мидий отмечен в декабре — январе при температуре воды 8,0–8,9 °С. Личинки анадары *A. kagoshimensis* встречались с июля по ноябрь. Их численность существенно увеличивалась в сентябре. Приведены данные по встречаемости личинок беспозвоночных, оказывающих негативное влияние на культивируемых моллюсков. Велигеры хищного брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) встречались с июля по октябрь. Личинки полихеты-перфоратора *Polydora websteri* Hartman in Loosanoff & Engle, 1943 обнаружены с июня по октябрь. Личинки полихеты *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) отмечены в октябре. Науплиусы усоногого рака *Amphibalanus improvisus* Darwin, 1854 присутствовали круглый год, их численность увеличивалась с марта по июнь и в октябре — ноябре. Сроки нахождения личинок в планктоне необходимо учитывать при планировании гидротехнических работ на мидийно-устричной ферме.

Ключевые слова: мероплактон, личинки, сезонная динамика, мидийно-устричная ферма, Чёрное море

Многие морские донные беспозвоночные имеют в жизненном цикле пелагическую стадию развития. Совокупность пелагических личинок (мероплактон) входит в состав зоопланктона. Существенную роль в черноморском мероплактоне играют личинки двустворчатых моллюсков, в том числе одного из основных объектов марикультуры — мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 — и перспективного для культивирования — анадары *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Некоторые виды беспозвоночных уже на личиночной стадии оказывают негативное влияние на культивируемых моллюсков.

К таковым отнесены виды, способные перфорировать створки моллюсков: хищный брюхоногий моллюск *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) и многощетинковый червь *Polydora websteri* Hartman in Loosanoff & Engle, 1943 [9, 13]. Личинки полихеты *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) и усоногого рака *Amphibalanus improvisus* Darwin, 1854, оседая на раковины моллюсков, строят известковые домики, которые ухудшают товарный вид мидий и устриц [1, 3]. Следовательно, при организации мидийно-устричных ферм на Чёрном море необходимо учитывать данные по таксономическому составу мероланктона, а также по динамике численности личинок объектов культивирования и сопутствующих видов, которые могут способствовать формированию сообщества на коллекторах либо неблагоприятно влиять на качество и количество ожидаемой продукции [4, 12].

С 2014 г. в районе мидийно-устричной фермы, функционирующей на внешнем рейде Севастопольской бухты, проводится комплексный мониторинг, включающий изучение мероланктона. Цель настоящей работы — анализ таксономического состава мероланктона и сезонной динамики численности пелагических личинок видов, влияющих на функционирование марихозяйства.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мидийно-устричная ферма ООО НИО «Марикультура» размещена в акватории, прилегающей к береговой базе ФГБУН ИМБИ (западнее бухты Мартыновой), между южным молом Севастопольской бухты и западной границей гидрологического памятника природы регионального значения «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического». Ферма удалена от берега на 200–300 м в сторону открытой части моря. Координаты станции отбора проб: 44°37′12.12″N, 33°30′9.73″E. Глубины в районе размещения фермы — 10–18 м. Изучение мероланктона в акватории фермы проводили в 2014–2017 гг. Пробы отбирали ежемесячно сетью Джеди (диаметр входного отверстия — 36 см, размер ячеи мельничного газа — 135 мкм). Облавливали весь слой воды от дна до поверхности (10–0 м). Обработку проводили на живом материале путём тотального подсчёта личинок в камере Богорова в бинокуляре МБС-9. Для уточнения их видовой принадлежности использовали световой микроскоп Микмед-5. Личинок, идентификация которых была затруднена, подращивали в лабораторных условиях до появления характерных видовых признаков. Для этого выловленных из планктона личинок помещали в кристаллизаторы с фильтрованной морской водой, воздух подавали микрокомпрессором ProSilent. Воду меняли раз в два дня, а после оседания личинок — два раза в неделю. В качестве корма добавляли смеси микроводорослей (*Isochrysis galbana*, *Tetraselmis suecica*, *Chaetoceros calcitrans*, *Phaeodactylum tricornutum*, *Rhodomonas salina*), выращенные к. б. н. Л. В. Ладыгиной. Не идентифицированных до вида личинок подсчитывали суммарно по таксонам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В акватории мидийно-устричной фермы обнаружены пелагические личинки морских беспозвоночных, относящихся к 8 типам животных (табл. 1) [15]. До типа идентифицированы представители 5 таксонов: личинки мшанок (Bryozoa), камптозой (Entoprocta), пилидии немертин (Nemertea) и актинотрохи *Phoronis* (Phoronida). Они единично встречались в водах марихозяйства с мая по сентябрь. В январе и мае в планктоне появлялись не идентифицированные планулы Cnidaria.

До вида определены личинки донных беспозвоночных, относящихся к 3 типам (табл. 1). Тип Arthropoda, подтип Crustacea: инфракласс Cirripedia — 2 вида, отряд Decapoda — 12 видов. Тип Mollusca: класс Bivalvia — 9 видов, класс Gastropoda — 15 видов (из них 2 — до рода). Тип Annelida, класс Polychaeta — 19 видов (из них 2 — до рода). Личинки некоторых видов, относящихся к указанным таксонам, удалось определить только до семейства, а моллюсков — до классов. Учитывая сложность идентификации личинок на ранних стадиях развития, необходимость доращивать их в лабораторных условиях, а также отсутствие описания личиночных стадий некоторых видов, можно сказать, что представленный список является неполным и будет дополняться по мере получения новых данных.

Таблица 1. Таксономический состав мероплактона в районе мидийно-устричной фермы
Table 1. The taxonomic composition of meroplankton in the area of mussel-oyster farm

Таксон, вид	Таксон, вид
Тип Annelida, класс Polychaeta	**Тип Mollusca, класс Bivalvia**
Genetyllis tuberculata (Bobretzky, 1868)	*Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906)
Phyllodoce sp.	*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819
Nephtys hombergii Savigny, 1818	*Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791)
Harmothoe imbricata (Linnaeus, 1767)	*Gibbomodiola adriatica* (Lamarck, 1819)
Harmothoe reticulata (Claparède, 1870)	*Chamelea gallina* (Linnaeus, 1758)
Pholoe inornata Johnston, 1839	*Polititapes aureus* (Gmelin, 1791)
Nereis zonata Malmgren, 1867	*Spisula subtruncata* (Da Costa, 1778)
Alitta succinea (Leuckart, 1847)	*Teredo navalis* Linnaeus, 1758
Hediste diversicolor (O. F. Müller, 1776)	*Mya arenaria* Linnaeus, 1758
Nereididae gen. sp.	Cardiidae gen. sp.
Lysidice ninetta Aud. et H. M. Edw., 1833	Veneridae gen. sp.
Malacoceros fuliginosus (Claparède, 1870)	larvae Bivalvia
Scolelepis squamata (Müller, 1806)	**Тип Mollusca, класс Gastropoda**
Microspio mecznikowianus (Claparède, 1869)	*Tricolia pullus* (Linnaeus, 1758)
Spio decoratus Bobretzky, 1870	*Gibbula* sp.
Prionospio sp.	*Bittium reticulatum* (Da Costa, 1778)
Polydora cornuta Bosc, 1802	*Caecum trachea* (Montagu, 1803)
Polydora websteri Hartman in Loosanoff & Engle, 1943	*Rissoa membranacea* (J. Adams, 1800)
Spionidae gen. sp.	*Rissoa splendida* Eichwald, 1830
Magelona rosea Moore, 1907	*Rissoa parva* (Da Costa, 1778)
Capitellidae gen. sp.	*Rissoa* sp.
Hydroides dianthus (Verrill, 1873)	*Hydrobia acuta* (Draparnaud, 1805)
Тип Arthropoda, подтип Crustacea	*Tritia reticulata* (Linnaeus, 1758)
инфракласс Cirripedia	*Rapana venosa* (Valenciennes, 1846)
Amphibalanus improvisus (Darwin, 1854)	*Retusa truncatula* (Bruguière, 1792)
Verruca spengleri Darwin, 1854	*Limapontia capitata* (O. F. Müller, 1774)
отряд Decapoda	*Tergipes tergipes* (Forsskål in Niebuhr, 1775)
Hippolyte leptocerus (Heller, 1863)	*Bela nebula* (Montagu, 1803)
Athanas nitescens (Leach, 1813 [in Leach, 1813–1814])	larvae Gastropoda
Upogebia pusilla (Petagna, 1792)	**Тип Cnidaria**
Diogenes pugilator (Roux, 1829)	planula Coelenterata
Clibanarius erythropus (Latreille, 1818)	**Тип Phoronida**
Pisidia longimana (Risso, 1816)	actinotrocha Phoronis
Palaemon elegans Rathke, 1837	**Тип Nemertea**
Pilumnus hirtellus (Linnaeus, 1761)	pilidium Nemertea
Xantho poressa (Olivi, 1792)	**Тип Bryozoa**
Rhithropanopeus harrisii (Gould, 1841)	cyphonautes Bryozoa
Pachygrapsus marmoratus (Fabricius, 1787)	**Тип Entoprocta**
Eriphia verrucosa (Forskål, 1775)	larvae Kamptozoa

В акватории марихозяйства пелагические личинки морских животных встречаются круглый год. Таксономический состав и численность мероплактона зависят от сроков размножения донных беспозвоночных и изменяются по сезонам. Минимальное количество видов (до 6) отмечено в зимний период при температуре воды 6,0–7,9 °С. В исследуемый период с декабря по февраль суммар-

ная плотность мероплактона не превышала 195 экз.·м$^{-3}$ (рис. 1). В планктоне встречались личинки полихет (*H. imbricata*, Spionidae gen. sp.), науплиусы *A. improvisus* (Cirripedia), личинки Bivalvia (*M. galloprovincialis*, *S. subtruncata*) и не идентифицированные до вида велигеры брюхоногих моллюсков. При прогреве воды до 9,0–11,0 °С плотность мероплактона увеличивалась в марте 2017 г. до 781 экз.·м$^{-3}$, а в апреле 2015 и 2016 гг. — до 1536–1733 экз.·м$^{-3}$ соответственно. По численности преобладали личинки Bivalvia (*M. galloprovincialis*) и науплиусы балянуса *A. improvisus*. В планктоне появлялись личинки Polychaeta (*P. cornuta*, *S. decoratus*, *M. mecznikowianus*) и велигеры Gastropoda (*R. splendida*, *T. reticulata*). В мае 2017 г. плотность мероплактона достигала 1752 экз.·м$^{-3}$, а в мае 2014 г. — 2450 экз.·м$^{-3}$. В это время начинали размножаться многие виды многощетинковых червей (*H. reticulata*, *Ph. inornata*, *H. diversicolor*, *A. succinea*, *N. zonata*), были отмечены личинки двустворчатых моллюсков семейства Cardiidae и *M. arenaria*.

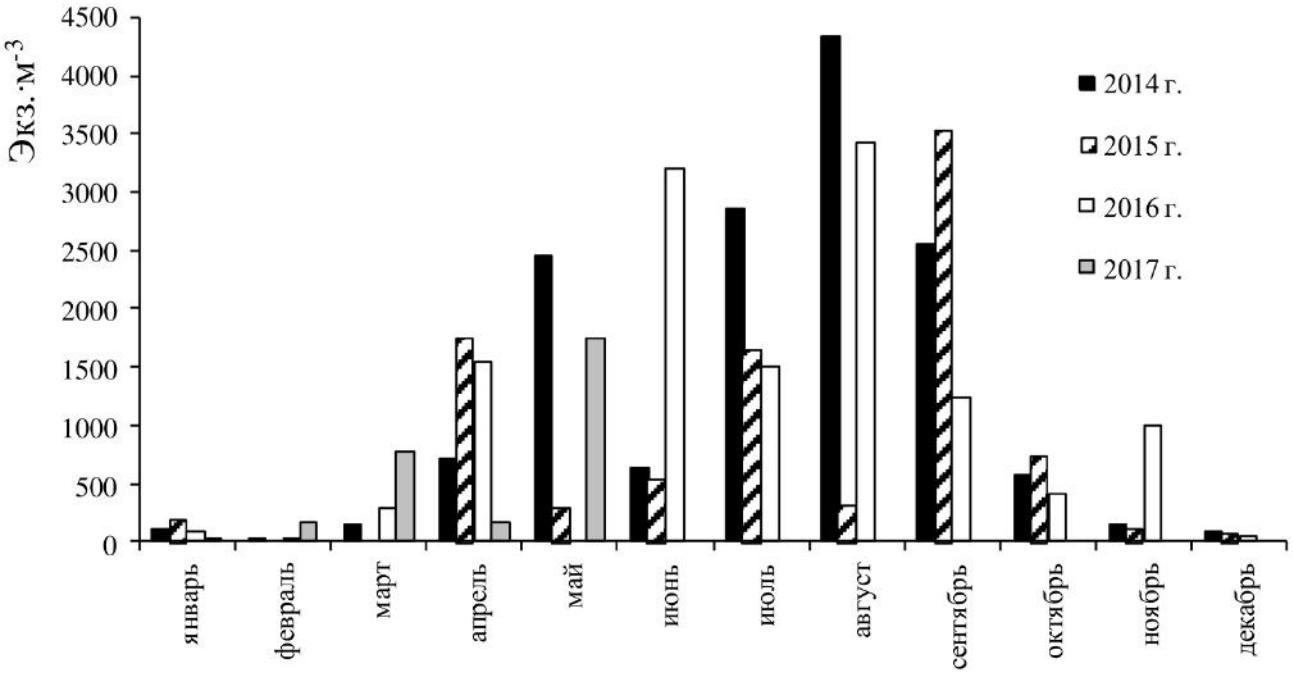


Рис. 1. Сезонная динамика численности мероплактона в акватории мидийно-устричной фермы
Fig. 1. Seasonal dynamics of abundance of the meroplankton in the waters of the mussel-oyster farm

Существенное увеличение количества видов и плотности личинок в планктоне отмечено с июня по сентябрь. Максимальная плотность мероплактона (4328 экз.·м$^{-3}$) зарегистрирована в августе 2014 г. при температуре воды 25,2 °С. В 2016 г. она достигала в июне 3208 экз.·м$^{-3}$, а в августе — 3415 экз.·м$^{-3}$ при размножении многих видов двустворчатых (*M. lineatus*, *Ch. gallina*, Veneridae gen. sp.) и брюхоногих моллюсков (*B. reticulatum*, *R. parva*, *R. membranacea*, *T. pulla*, *Gibbula* sp.). Эти виды являются массовыми в прибрежных водах Крыма, а их личинки доминируют в планктоне [5, 13]. В июле — августе единично встречались великонхи *G. adriatica* и велигеры Gastropoda (*C. trachea*, *R. truncatula*, *H. acuta*). Существенно увеличился и видовой состав Polychaeta. По численности доминировали эврибионтные виды *N. hombergii*, *S. decoratus*, *Prionospio* sp., реже встречались нектохеты *G. tuberculata*, *Phyllodoce* sp., единично отмечены личинки спионид *S. squamata*, *M. fuliginosus*, нектохеты *M. rosea*, *L. ninetta* и Capitellidae gen. sp. Полихеты, которые являлись массовыми в планктоне, обычны и в зообентосе. Однако некоторые виды, образующие большие скопления на твёрдых субстратах, например представители семейства Spirorbidae, имеют короткую пелагическую стадию в развитии [7]. В планктонных пробах личинки таких видов отмечены не были, т. к. они быстро завершают метаморфоз и оседают.

Только в тёплый период года при температуре воды выше 18 °С в планктоне марихозяйства зарегистрированы личинки всех идентифицированных нами видов Decapoda (табл. 1). Из них по численности преобладали зоеа *H. leptocerus*, *U. pusilla*, *C. erythropus*. В меньшем количестве (до 10 экз.·м$^{-3}$) встречены личинки *A. nitescens*, *P. elegans*, *D. pugilator*, *P. longimana*. Личинки крабов *E. verrucosa*, *P. hirtellus*, *X. poressa*, *P. marmoratus*, *Rh. harrisii* отмечены единично. С июня по август в водах марихозяйства встречены науплиусы *V. spengleri*, их численность не превышала 153 экз.·м$^{-3}$. Негативного воздействия этого вида усоногих раков на культивируемых моллюсков мы не наблюдали.

К октябрю при понижении температуры воды до 17,2 °С количество видов мероланктона уменьшалось. Суммарная численность личинок полихет (*Phyllodoce* sp., *P. cornuta*, *P. websteri*, Spionidae gen. sp.) не превышала 38 экз.·м$^{-3}$. Единично отмечены личинки Gastropoda (*L. capitata*, *Rissoa* sp.) и Decapoda (*H. leptocerus*). Максимальная плотность мероланктона в октябре составляла 735 экз.·м$^{-3}$, а в ноябре (при температуре 12,0 °С) — 991 экз.·м$^{-3}$ (рис. 1). Доминировали по численности, как и в ранневесенний период, личинки Bivalvia (*M. galloprovincialis*) и науплиусы Cirripedia (*A. improvisus*).

Необходимо отметить, что первые исследования мероланктона в акватории внешнего рейда Севастопольской бухты проведены нами в 1994–1996 гг. [8, 10]. Для того периода идентифицированы личинки 44 видов; определено до вида меньшее, чем в настоящий период, количество личинок полихет и брюхоногих моллюсков, не указаны личинки, относящиеся к прочим таксонам. В зимних сборах также преобладали великонхи Bivalvia, они составляли 75 % от суммарной численности мероланктона и были представлены доминирующим видом *M. galloprovincialis*. На долю личинок усоногого рака *A. improvisus* приходилось 24 %, на полихетный мероланктон — 1 %, личинки Gastropoda и Decapoda отсутствовали. В весеннем планктоне личинки мидии составляли 81 %, науплиусы балянуса — 15 %, появлялись личинки многощетинковых червей семейств Nereididae и Spionidae. Наибольшее видовое разнообразие в тот период, как и в 2014–2017 гг., было отмечено в летне-осенних сборах. Летом до 58 % численности приходилось на долю личинок двустворчатых моллюсков, но доминирующим видом, в отличие от такового в холодный период года, являлся *M. lineatus*. Личинки десятиногих раков (*U. pusilla*, *P. elegans*, *D. pugilator*, *P. longimana*) составляли 11 % от суммарной численности мероланктона. Около 5 % численности приходилось на личинки брюхоногих моллюсков и полихет. Личинки усоногих раков составляли около 20 % за счёт увеличения численности науплисов *V. spengleri* (до 148 экз.·м$^{-3}$). В осенний период доминировали Cirripedia: 65 % численности приходилось на долю личинок *A. improvisus*. За счёт осеннего нереста мидий Bivalvia составляли 27 %. Представители остальных таксонов отмечены в незначительном количестве [8].

По данным прошлых лет, к массовым видам мероланктона с численностью более 60 % от суммарной отнесены личинки *M. galloprovincialis*, *M. lineatus* (Bivalvia) и *A. improvisus* (Cirripedia). В последние годы к ним добавились личинки *B. reticulatum* (Gastropoda) [10]. Следует отметить, что общая сезонная динамика мероланктона за прошедшие 20 лет существенно не поменялась, однако отдельных видов и их численности изменения всё же коснулись. Так, проведено сравнение количества экземпляров велигеров Gastropoda на примере массового вида *R. parva*. В период 1994–1996 гг. (до организации марихозяйства) его численность не превышала 20 экз.·м$^{-3}$, в 2002–2004 гг. (во время функционирования экспериментального хозяйства) она достигала 150 экз.·м$^{-3}$. В 2014–2017 гг. численность личинок в планктоне возросла на порядок. Можно предположить, что этому способствовало искусственное увеличение субстратов для оседания, представленных буями, коллекторами и створками выращиваемых моллюсков.

В летний период 2014–2016 гг. в акватории марихозяйства обнаружены велигеры брюхоногого моллюска *B. nebula*, не встречавшиеся здесь ранее. Данный вид является хищником и питается трубчатыми полихетами [13]. На выращиваемых моллюсках и гидротехнических сооружениях морской фермы обитают многощетинковые черви семейства Serpulidae, которые живут в трубках и могут служить пищей для *B. nebula*. Весьма вероятно, что в дальнейшем будет происходить увеличение количества личинок данного вида.

Личинки двустворчатого моллюска *M. arenaria* впервые отмечены в 2000 г. в незначительном количестве [5]. В период наших исследований личинки мии единично встречались в конце мая и, предположительно, были принесены с водными массами с других районов Крыма.

Рассмотрим динамику численности пелагических личинок беспозвоночных, которые являются объектами культивирования.

***Mytilus galloprovincialis* (Bivalvia).** Один из факторов, влияющих на интенсивность оседания личинок мидий на коллекторы марихозяйства, — численность их личинок в планктоне [8]. В 2014 г. увеличение количества личинок *M. galloprovincialis* отмечено в январе при температуре воды 8,9 °С (рис. 2). Большинство личинок находилось на ранней стадии великонхи «без глазка». Известно, что при благоприятных температурных условиях возможен зимний нерест мидии, что мы и наблюдали в акватории марихозяйства [4]. Весенний пик численности личинок (176 экз.·м$^{-3}$) зарегистрирован в апреле при температуре воды 11,2 °С. В летний период личинки не встречены. Осенний нерест мидии (численность личинок — 262 экз.·м$^{-3}$) проходил в октябре при понижении температуры воды до 17 °С.

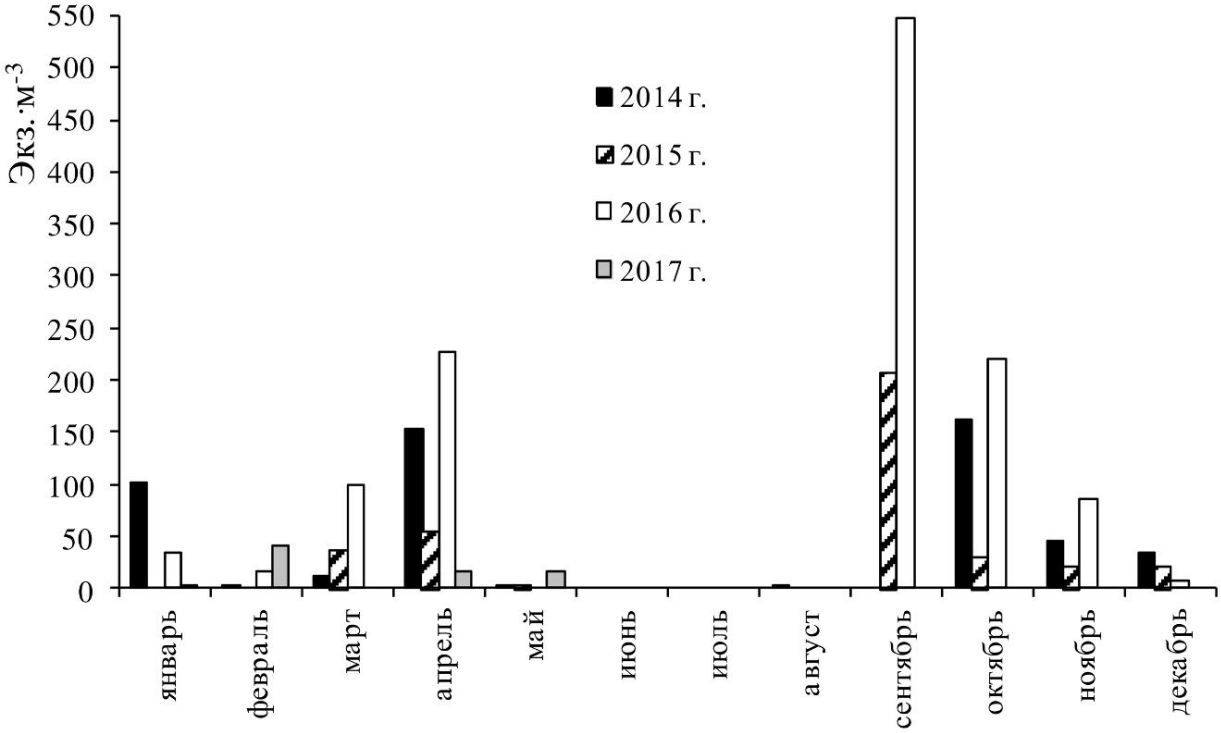


Рис. 2. Сезонная динамика численности личинок мидии *Mytilus galloprovincialis*

Fig. 2. Seasonal dynamics of abundance of the larvae of mussels *Mytilus galloprovincialis*

В 2015 г. выраженного весеннего пика численности личинок мидии не отмечено. В марте количество великонх *M. galloprovincialis* не велико: на стадии «без глазка» — до 12 экз.·м$^{-3}$, на стадии «с глазком» — до 23 экз.·м$^{-3}$, в апреле численность повысилась до 15 и 38 экз.·м$^{-3}$ соответственно. В мае личинки мидии встречены единично. В пробах от 10 сентября численность великонх «с глазком» составила 207 экз.·м$^{-3}$, при этом более ранние стадии не обнаружены. Существенное влияние на численность личинок оказывают гидродинамические процессы. Вероятно, личинки принесены с водными массами из более глубоких слоёв, где происходило размножение мидии природных популяций [6]. В октябре при температуре воды 18,8 °С в планктоне присутствовали только личинки, находящиеся на поздних стадиях развития (30 экз.·м$^{-3}$). В 2016 г. увеличение численности личинок зарегистрировано в середине апреля (226 экз.·м$^{-3}$ на стадии великонхи «с глазком») при температуре воды 11,9 °С. В конце сентября, когда температура воды составляла 20,6 °С, численность великонх «без глазка» достигала 383 экз.·м$^{-3}$,

«с глазком» — 165 экз.·м$^{-3}$. В октябре при температуре воды 19,1 °С количество ранних великонх не превышало 20 экз.·м$^{-3}$, поздних — 200 экз.·м$^{-3}$. В 2017 г. выраженного весеннего пика численности не зарегистрировано, личинки встречены в незначительном количестве (до 42 экз.·м$^{-3}$).

По нашим данным, осенью 1994 г. численность личинок мидии в районе внешнего рейда не превышала 70 экз.·м$^{-3}$, а в декабре повысилась до 536 экз.·м$^{-3}$. В январе 1995 г. при температуре воды 8,8 °С она составляла 132 экз.·м$^{-3}$, в марте при температуре воды 8 °С — 336 экз.·м$^{-3}$. Постепенно численность личинок мидии снижалась, к маю она не превышала 30 экз.·м$^{-3}$. В летний период личинки мидии не встречались, и только к концу осени их численность повысилась до 60 экз.·м$^{-3}$. В 1996 г. весенний пик — 307 экз.·м$^{-3}$ — отмечен в начале апреля при температуре воды 8,4 °С, в апреле 1997 г. численность личинок мидии достигала 840 экз.·м$^{-3}$. По результатам исследований 2000–2002 гг., пики численности велигеров мидии в акватории фермы отмечены в апреле, мае и декабре [5]. Полученные данные подтверждают массовый весенний нерест, характерный для культивируемой мидии [4].

Таким образом, в акватории марихозяйства личинки *M. galloprovincialis* были обычны с середины сентября по май, в летние месяцы (с июня по август) они практически не встречались. Существенное увеличение их численности наблюдали в апреле при температуре воды 11,2–11,9 °С и сентябре — октябре при температуре воды до 17,0–20,6 °С. Зимний нерест мидии отмечен в декабре — январе при температуре воды 8,0–8,9 °С. В экспериментальных условиях продолжительность личиночной стадии варьировала от 24 до 42 суток [12]. С учётом литературных данных и наших наблюдений можно определить наиболее вероятные сроки массового оседания личинок мидии на ферме: конец апреля — май (весеннее оседание), октябрь — ноябрь (осеннее), декабрь — январь (зимнее оседание при высоких зимних температурах воды).

***Anadara kagoshimensis* (Bivalvia).** Перспективным для культивирования является вселившийся в Чёрное море двустворчатый моллюск анадара. Впервые личинки этого вида на взморье Севастополя были идентифицированы в 2000 г. Они встречались в больших количествах с середины августа по декабрь (с максимумом 155 экз.·м$^{-3}$). В 2001 г. пик численности личинок анадары приходился на начало ноября (81 экз.·м$^{-3}$), а в 2002 г. он был зафиксирован в сентябре (104 экз.·м$^{-3}$) [5]. В 2014–2017 гг. личинки анадары единично отмечены в планктоне в июле при прогреве воды до 25,0 °С. В августе при температуре воды около 26,0 °С их численность начинала увеличиваться (рис. 3), к сентябрю при 23,0–24,0 °С она достигала максимума (так, в 2014 г. составила 450 экз.·м$^{-3}$). К октябрю личинки начинали оседать, их количество в планктоне снижалось, в ноябре они встречались единично. Следовательно, проводить сбор спата *A. kagoshimensis* в садках марихозяйства оптимально в сентябре.

В акватории марихозяйства отмечены личинки беспозвоночных, которые способны оказывать негативное влияние на культивируемых мидий и устриц.

***Rapana venosa* (Gastropoda).** Хищный брюхоногий моллюск *R. venosa*, вселенец из Японского моря, у берегов Крыма размножается в июле — сентябре при температуре воды 19–25 °С [13]. Личинки *R. venosa*, оседая, переходят на хищнический тип питания — начинают перфорировать раковины моллюсков. В экспериментальных условиях установлено, что способностью перфорировать спат мидии обладают молодые рапаны с высотой раковины до 3671,0 ± 568,9 мкм [11]. Велигеры *R. venosa* встречены в планктоне марихозяйства с июля по октябрь, их численность увеличивалась в августе — сентябре. Следовательно, именно в этот период необходимо проводить чистку устричных садков от осевшей молоди рапаны.

Некоторые виды многощетинковых червей, имеющих пелагическую личинку, тоже являются перфораторами, высверливая ходы в раковинах моллюсков. Это негативно влияет на выживаемость и коммерческую ценность мидий и устриц и наносит ущерб марихозяйству.

***Lysidice ninetta* (Polychaeta).** Известно, что распространённая в Чёрном море полихета *L. ninetta* обладает способностью перфорировать раковины моллюсков [2]. Этот вид обитает на каменистых, песчаных и ракушечных грунтах до глубины 30 м. Половозрелые черви отмечены в Чёрном море в июле — сентябре [7]. Личинки полихет встречены в летний период при температуре воды выше 20 °С.

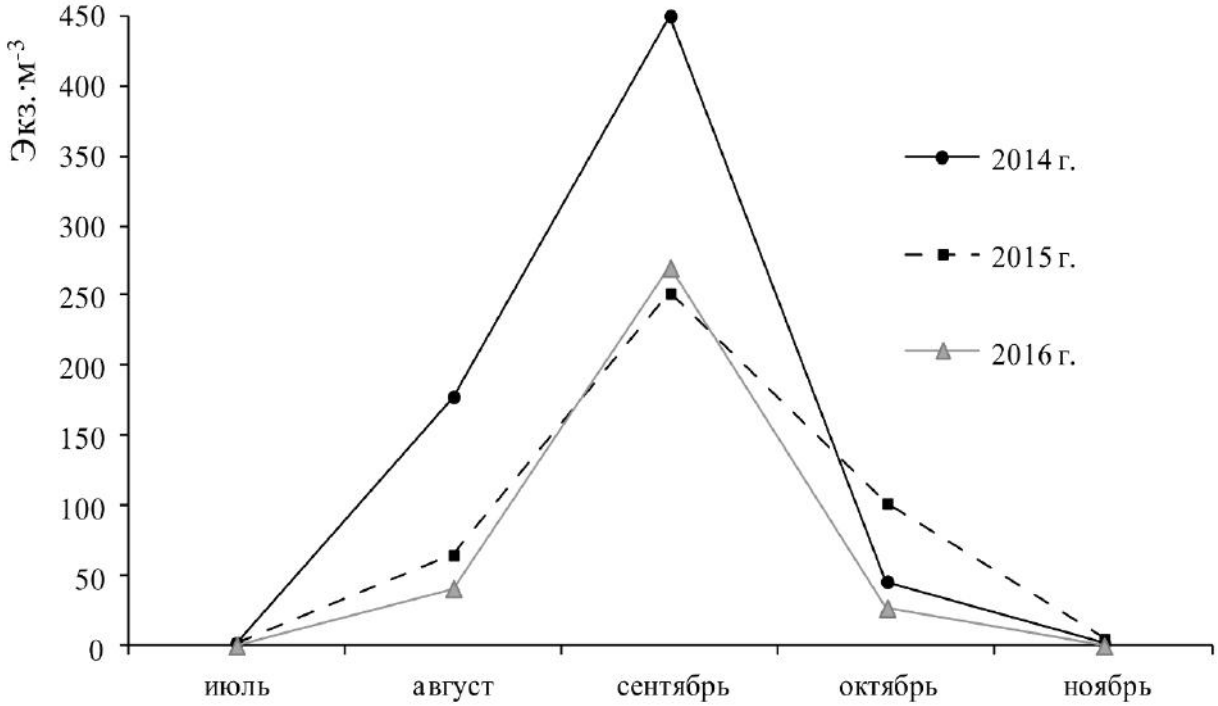


Рис. 3. Сезонная динамика численности личинок анадары *Anadara kagoshimensis*

Fig. 3. Seasonal dynamics of abundance of the larvae of anadara *Anadara kagoshimensis*

Их максимальная численность не превышала 30 экз.·м$^{-3}$. По нашему мнению, способность данного вида перфорировать створки моллюсков вызывает сомнения. Необходимо проведение экспериментальных исследований в этом направлении.

***Polydora websteri* (Polychaeta).** При осмотре устриц *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), выращиваемых в марихозяйствах у берегов Крыма, нами обнаружен многощетинковый червь *P. websteri*, перфорирующий раковины моллюсков [9]. Этот вид является одним из основных вредителей культивируемых устриц [14]. В районе фермы личинки *P. websteri*, находящиеся на стадии оседания, встречены с июня по октябрь. Их численность не превышала 10 экз.·м$^{-3}$. Биотехнология культивирования устриц должна быть направлена на снижение уровня поражения раковин полидорой. Необходимо устанавливать устричные фермы в местах с интенсивным водообменом и выращивать моллюсков до товарного размера в подвесной культуре, а также проводить профилактические мероприятия — очистку устричных садков и устриц от первичных трубок полидоры [12].

***Hydroides dianthus* (Polychaeta).** В 2009 г. нами обнаружен новый для Чёрного моря вид многощетинковых червей *H. dianthus* [1]. Его личинки оседают на створки моллюсков и строят известковые трубки. В устричных марихозяйствах Японии и Северной Америки тяжёлые экономические потери связывают с гибелью молодых моллюсков вследствие обильного обрастания полихетами данного вида. Личинки полихеты встречены в акватории марихозяйства в октябре при температуре воды 15–16 °С. В период исследований на створках мидий, выращиваемых на ферме, уже обнаружены трубки *H. dianthus*. Следовательно, можно ожидать увеличения численности их личинок в планктоне.

Сравнив данные, полученные в 1994–1996 и 2014–2017 гг., отметим, что за прошедшие 20 лет к видам, оказывающим негативное воздействие на культивируемых моллюсков, присоединились 2 новых — многощетинковые черви *P. websteri* и *H. dianthus*.

***Amphibalanus improvisus* (Cirripedia).** Важную роль в обрастании искусственных и природных субстратов играют усоногие раки. В Чёрном море доминирующим в обрастании является эврибионтный вид *A. improvisus* [3]. В планктоне марихозяйства науплиусы балянуса встречаются практически

круглый год (рис. 4). Количество личинок *A. improvisus* увеличивалось с марта по май при прогреве воды с 9,0 до 21,0 °С и немного снижалось к июню. В 2015 г. в этот период численность *A. improvisus* изменялась от 33 до 403 экз.·м$^{-3}$, максимальная концентрация науплиусов зарегистрирована в апреле (1600 экз.·м$^{-3}$). Снижение численности науплиусов на порядок в мае могло свидетельствовать о начале оседания личинок на субстрат, в т. ч. на коллекторы и гидротехнические сооружения фермы. В 2016 г. в апреле их численность достигала 1261 экз.·м$^{-3}$, в июне — 1110 экз.·м$^{-3}$, в 2017 г. в мае — 1683 экз.·м$^{-3}$. В октябре — ноябре численность науплиусов *A. improvisus* увеличивалась, однако регулярных ярко выраженных пиков не наблюдали. По данным 1994–1996 гг., осенние пики численности науплиусов *A. improvisus* (448–774 экз.·м$^{-3}$) были зарегистрированы в конце сентября — октябре при температуре воды 16,0–17,8 °С, весенний максимум (567 экз.·м$^{-3}$) — в конце апреля 1996 г. при температуре воды 9,6 °С [8, 10]. Численность личинок данного вида в 2014–2017 гг. была в 2–3 раза выше, чем таковая 20 лет назад. Следовательно, в районах размещения марихозяйств можно ожидать увеличения количества личинок усоногих раков в планктоне и взрослых особей на коллекторах и створках моллюсков.

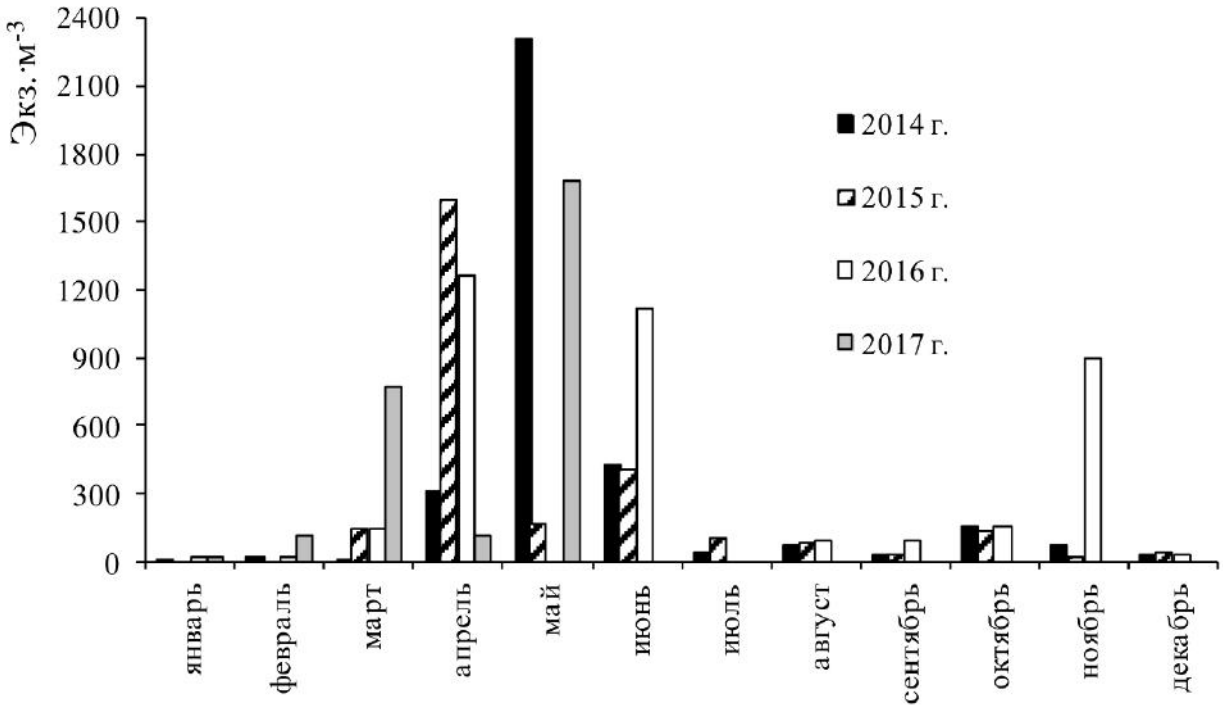


Рис. 4. Сезонная динамика численности личинок *Amphibalanus improvisus*

Fig. 4. Seasonal dynamics of abundance of the larvae of *Amphibalanus improvisus*

Таким образом, с целью контроля таксономического состава пелагических личинок донных беспозвоночных и динамики их численности в акваториях функционирующих мидийно-устричных ферм, а также в районах, в которых предполагается организация марихозяйств, необходимо проводить регулярный мониторинг мероопланктона.

Заключение. В 2014–2017 гг. в планктоне мидийно-устричной фермы, расположенной на внешнем рейде Севастопольской бухты, идентифицированы личинки 62 таксонов. Из них один вид — двустворчатый моллюск *M. galloprovincialis* — является объектом культивирования. Личинки мидии присутствовали в планктоне с середины сентября по май, в летние месяцы они практически не встречались. Увеличение численности личинок зарегистрировано в апреле и сентябре — октябре. Зимний нерест мидий отмечен в декабре — январе при температуре воды 8,0–8,9 °С. В районе марихозяйства обнаружены личинки потенциального объекта культивирования — двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis*. Личинки анадары встречены с июля по ноябрь, их численность существенно увеличивалась в сентябре.

В мероланктоне марихозяйства обнаружены личинки 4 видов беспозвоночных, оказывающих негативное воздействие на культивируемых моллюсков. Установлены сроки их нахождения в планктоне. Велигеры хищного брюхоногого моллюска *R. venosa* встречались с июля по октябрь. Личинки многощетинковых червей *P. websteri* отмечены с июня по октябрь, а *H. dianthus* — в октябре. Науплиусы *A. improvisus* встречались круглый год, их численность увеличивалась с марта по июнь и в октябре — ноябре. Данные о динамике численности личинок в планктоне позволяют определить оптимальные сроки установки коллекторов и проведения профилактических мероприятий на мидийно-устричной ферме.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Разработка научных основ решения гидробиологических и биотехнологических проблем интегрированного управления прибрежными зонами» (гос. рег. № 115081110011).

Благодарность. Выражаем благодарность сотрудникам отдела аквакультуры и морской фармакологии ФГБУН ИМБИ: Л. В. Ладыгиной — за предоставление микроводорослей, С. В. Щурову и М. А. Попову — за помощь в отборе проб и за данные о температуре воды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Болтачева Н. А., Лисицкая Е. В., Лебедовская М. В. Новый для Чёрного моря вид полихет *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) из прибрежных вод Крыма // *Морской экологический журнал*. 2011. Т. 10, № 2. С. 34–38. [Boltacheva N. A., Lisitskaya E. V., Lebedovskaya M. V. New species *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) from the coastal waters of Crimea (the Black Sea). *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2011, vol. 10, no. 2, pp. 34–38. (in Russ.)].
2. Виноградов К. А. К фауне кольчатых червей (Polychaeta) Чёрного моря // *Труды Карадагской биологической станции*. 1949. Т. 8. С. 3–84. [Vinogradov K. A. K faune kol'chatykh chervej (Polychaeta) Chernogo morya. *Trudy Karadagskoj biologicheskoj stantsii*, 1949, vol. 8, pp. 3–84. (in Russ.)].
3. Зевина Г. Б., Полтаруха О. П. Усоногие раки (Cirripedia, Thoracica) Чёрного моря // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 1999. Т. 104, № 1. С. 30–39. [Zevina G. B., Poltarukha O. P. Usonogie raki (Cirripedia, Thoracica) Chernogo morya. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Otdel biologicheskij*, 1999, vol. 104, no. 1, pp. 30–39. (in Russ.)].
4. Иванов В. Н., Холодов В. И., Сеничева М. И., Пиркова А. В., Булатов К. В. *Биология культивируемых мидий*. Киев : Наукова думка, 1989. 99 с. [Ivanov V. N., Kholodov V. I., Senicheva M. I., Pirkova A. V., Bulatov K. V. *Biologiya kul'tiviruemykh midij*. Kiev: Naukova dumka, 1989, 99 p. (in Russ.)].
5. Казанкова И. И. Сезонная динамика личинок двустворок и их вертикальное распределение в прибрежном планктоне внешнего рейда Севастопольской бухты // *Экология моря*. 2002. Вып. 61. С. 59–63. [Kazankova I. I. Seasonal dynamics of Bivalvia larvae and their vertical distribution in the coastal plankton (Sevastopol, the Black Sea). *Ekologiya morya*, 2002, iss. 61, pp. 59–63. (in Russ.)].
6. Казанкова И. И., Немировский М. С. Пространственно-временная динамика численности личинок черноморских Bivalvia в весенний период и ее связь с гидрофизическими особенностями района // *Морской экологический журнал*. 2003. Т. 2, № 3. С. 94–101. [Kazankova I. I., Nemirovsky M. S. Spatial-temporal dynamics of Black Sea Bivalvia larvae number in spring in relation to the hydrophysical patterns of the region. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2003, vol. 2, no. 3, pp. 94–101. (in Russ.)].

7. Киселева М. И. *Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей*. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2004. 409 с. [Kiseleva M. I. *Mnogoshchetinkovye chervi (Polychaeta) Chornogo i Azovskogo morej*. Apatity: Izd-vo Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN, 2004, 409 p. (in Russ.)].
8. Лисицкая Е. В. Сезонная динамика меропланктона в акватории экспериментального мидийного хозяйства (Севастополь, Чёрное море) // *Экология моря*. 2001. Вып. 55. С. 83–86. [Lisitskaya E. V Seasonal dynamic of meroplankon in the experimental marifarm region (Sevastopol, the Black Sea). *Ekologiya morya*, 2001, iss. 55, pp. 83–86. (in Russ.)].
9. Лисицкая Е. В., Болтачева Н. А., Лебедовская М. В. Новый для фауны Украины вид *Polydora websteri* Hartman, 1943 (Polychaeta: Spionidae) из прибрежных вод Крыма (Чёрное море) // *Морской экологический журнал*. 2010. Т. 9, № 2. С. 74–80. [Lisitskaya E. V., Boltacheva N. A., Lebedovskaya M. V. New Ukrainian Fauna species *Polydora websteri* (Hartman, 1943) (Polychaeta: Spionidae) from the coastal waters of Crimea (Black Sea). *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2010, vol. 9, no. 2. pp. 74–80. (in Russ.)].
10. Мурина В. В., Лисицкая Е. В., Шаляпин В. К. Личинки массовых видов донных беспозвоночных в планктоне Севастопольской бухты // *Гидробиологический журнал*. 2001. Т. 37, № 2. С. 13–20. [Murina V. V., Lisitskaya E. V., Shalyapin V. K. Larvae of abundant species of bottom invertebrates in plankton of Sevastopol Bay. *Gidrobiologicheskij zhurnal*, 2001, vol. 37, no. 2, pp. 13–20. (in Russ.)].
11. Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. Личиночное развитие, рост и питание молоди рапаны *Rapana venosa* Valenciennes, 1846 (Gastropoda: Muricidae) // *Биоразнообразие и устойчивое развитие* : материалы III Международной научно-практической конференции (г. Симферополь, 15–19 сентября 2014 г.). Симферополь, 2014. С. 267–269. [Pirkova A. V., Ladygina L. V. Lichinochnoe razvitie, rost i pitanie molodi rapany *Rapana venosa* Valenciennes, 1846 (Gastropoda: Muricidae). In: *Bioraznoobrazie i ustojchivoe razvitie*: materialy III Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoj konferentsii (g. Simferopol, 15–19 Sept. 2014 g.). Simferopol, 2014, pp. 267–269. (in Russ.)].
12. Холодов В. И., Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. *Выращивание мидий и устриц в Чёрном море*. Севастополь: DigitPrint, 2010. 424 с. [Kholodov V. I., Pirkova A. V., Ladygina L. V. *Vyrashchivanie midij i ustrits v Chernom more*. Sevastopol: DigitPrint, 2010, 424 p. (in Russ.)].
13. Чухчин В. Д. *Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1984. 176 с. [Chukhchin V. D. *Ekologiya bryukhonogikh mollyuskov Chernogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 1984, 176 p. (in Russ.)].
14. Handley S. J., Bergquist P. R. Spionid polychaete infestations of intertidal oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg), Mahurangi Har-bour, northern New Zealand. *Aquaculture*, 1997, vol. 153, iss. 3–4, pp. 191–205. doi: 10.1016/S0044-8486(97)00032-X.
15. World Register of Marine Species. Available at: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=search [accessed 04.08.2017].

TAXONOMIC COMPOSITION AND SEASONAL DYNAMICS OF MEROPLANKTON IN THE AREA OF MUSSEL-OYSTER FARM (SEVASTOPOL, BLACK SEA)

E. V. Lisitskaya

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: e.lisitskaya@gmail.com

Organizing mussel-oysters farm, it is necessary to take into account data about dynamics of the number of cultivated objects and associated species that either facilitate formation of species community at collectors or may adversely affect the quality and quantity of expected product. Monitoring of meroplankton in aquatory of mussel-oysters farm located in outer harbor of Sevastopol Bay was performed in 2014–2017.

Material was collected daily with Juday net (input hole diameter is 36 cm, mesh aperture is 135 μm). A water layer from bottom to surface (10–0 meters) was examined. Live material was treated by total calculation of larvae number in Bogorov chamber with binocular MBC-9. Larvae of 62 species of benthic invertebrates, including 9 species of Bivalvia, 15 species of Gastropoda, 19 species of Polychaeta, 2 species of Cirripedia, 12 species of Decapoda and 5 species of other taxonomical groups, were identified. Taxonomic composition of meroplankton depended on reproduction periods of benthic invertebrates and changed seasonally. From December to February the quantity of meroplankton was not more than 195 specimens per cubic meter, the number of species was 6. The increase of species number and quantity of larvae was observed from July to September. Maximal quantity of meroplankton was recorded in August, 2014. The seasonal dynamics of quantity of mussel larvae *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 and potential cultivated object, inflated ark *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), was studied. Larvae of *M. galloprovincialis* were observed in plankton from September to May. They were not found in summer months. The increase of their number was recorded in April, and in September and October. Winter spawning of mussels was observed in December and January at 8.0–8.9 °C water temperature. Larvae of inflated ark *A. kagoshimensis* were observed from July to November, and their number significantly increased in September. Data for the occurrence of larvae of invertebrates, which have a negative effect on cultivated mollusks, have been given. Veliger larvae of carnivorous gastropoda *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) were observed from July to October. Larvae of polidora-perforator *Polydora websteri* Hartman in Loosanoff & Engle, 1943 were observed from June to October. Larvae of polychaeta *Hydroides dianthus* (Verril, 1873) were recorded in October. Nauplius larvae of barnacke A*mphibalanus improvisus* Darwin, 1854 were observed throughout the year. Their number was increasing from March to July, and in October and November. Planning hydraulic engineering works in mussel-oysters farm, it is necessary to take into account a period of presence of larvae in plankton.

Keywords: meroplankton, larvae, seasonal dynamics, mussel-oysters farm, Black Sea

1871
ИМБИ - IMBR

Морской биологический журнал, 2017, том 2, № 4, с. 50–57
Marine Biological Journal, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 50–57
http://mbj.marine-research.org; doi: 10.21072/mbj.2017.02.4.05
ISSN 2499-9768 print / ISSN 2499-9776 online

УДК 594.121:591.3(262.5)

МЕЙОЗ, ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ ЧЕРНОМОРСКОГО ГРЕБЕШКА *FLEXOPECTEN GLABER PONTICUS* (BUCQUOY, DAUTZENBERG & DOLLFUS, 1889) (BIVALVIA, PECTINIDAE)

© 2017 г. **А. В. Пиркова**, канд. биол. наук, с. н. с., **Л. В. Ладыгина**, канд. биол. наук, с. н. с.

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия
E-mail: maricultura@mail.ru

Поступила в редакцию 30.06.2017 г. Принята к публикации 18.12.2017 г.

Изучены хронология стадий мейоза после оплодотворения, а также эмбриональное и личиночное развитие двустворчатого моллюска гребешка *Flexopecten glaber ponticus* — эндемика Чёрного моря, сокращающегося в численности и занесённого в Красную книгу Крыма. Размножается в июне — июле. Синхронный гермафродит, способный к самооплодотворению. При стимуляции нереста вымет зрелых яйцеклеток диаметром 54,7 ± 2,11 мкм и оплодотворение происходят на стадии метафазы I мейоза. На метафазной пластинке — 12 бивалентов, размерами от 1,59 до 4,54 мкм. Установлена продолжительность стадий мейоза, эмбрионального развития и развития личинок. Описано строение провинкулума велигера гребешка. Замок правой и левой створок состоит из 4 зубов (по два спереди и сзади на каждой створке). Представлены промеры личинок. Описание морфологии раковины и замка облегчит идентификацию личинок гребешка на стадии велигера, выловленных из планктона. Данные о продолжительности стадий мейоза и эмбрионального и личиночного развития могут быть использованы при разработке биотехники культивирования этого двустворчатого моллюска.

Ключевые слова: Bivalvia, Pectinidae, *Flexopecten glaber ponticus*, мейоз, биваленты, эмбриональное развитие, велигер, провинкулум, Чёрное море

Двустворчатый моллюск *Flexopecten glaber ponticus* — эндемик Чёрного моря, подвид, сокращающийся в численности [4]. Обитает на глубине до 30 м на поверхности илистых, песчаных, ракушечных грунтов и на устричниках [5]. Обладает способностью к временной фиксации на располагающихся над грунтом талломах растительности. Окраска раковин варьирует от белой или жёлтой до красной и коричневой, часто правая створка светлее левой. Длина и высота раковины — до 55 мм, ширина — до 13 мм [5].

Черноморский гребешок — синхронный гермафродит. При синхронном гермафродитизме каждая особь одновременно продуцирует и женские, и мужские гаметы. Такие виды обладают способностью к самооплодотворению [9]. В литературе описаны ультраструктурные характеристики сперматозоидов средиземноморского гребешка *F. glaber*, являющиеся типичными видовыми признаками [11]. Форма головки сперматозоида грушевидная, размерами 2,5 мкм, с 4 митохондриями диаметром 0,6 мкм; длина жгутика — до 45 мкм. Ядро занимает большую часть головки сперматозоида и содержит плотные волокна хроматина. У гребешка *F. glaber*, обитающего в Северной Адриатике, изучен сперматогенез и описана динамика гонадо-соматического индекса в течение года [12]. Показано, что этот показатель увеличивался с января по июнь и уменьшался с июля по сентябрь, что соответствовало периодам гаметогенеза и нереста.

Черноморский гребешок *F. glaber ponticus* размножается в июне — июле [8]. В планктоне личинки на стадии великонхи встречаются в течение июня — августа [2]. Описаны форма великонхи гребешка

и строение провинкулума [2]. Замок состоит из прямоугольных зубчиков, не одинаковых по величине (по три с каждой стороны лигамента). По мере роста раковины количество зубов увеличивается [2]. Однако до настоящего времени личинка гребешка на стадии велигера не описана. В литературе также отсутствует описание мейоза и раннего эмбрионального развития *F. glaber ponticus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в 2015–2016 гг. Спат гребешка, осевший в садки с гигантскими устрицами, подвешенными на мидийно-устричной ферме (внешний рейд Севастопольской бухты) на глубине 3–5 м, собирали и доращивали до половозрелости (возраст 2 года). В качестве производителей отобрали 10 половозрелых особей с длиной раковины около 40 мм. После механической очистки раковин от обрастания их промывали в морской воде; без этапа кондиционирования 24 июля 2016 г. стимулировали нерест. Для стимуляции использовали 0,003 % раствор серотонина ($C_{14}H_{19}N_5O_2 \cdot H_2SO_4$) на морской воде при температуре воды 24 °С. В межстворчатую полость моллюска, находящегося вне воды, вводили по 1 мл раствора [7]. Затем гребешков помещали по одному в ёмкости с морской водой объёмом 500 мл. Нерест начинался через 15–30 мин. Чтобы предотвратить полиспермию, оплодотворённые яйцеклетки промывали профильтрованной морской водой, используя газ-сито с размером ячеи 32 мкм, а производителей несколько раз переносили в чистую воду. Личинок получили в результате двух индивидуальных скрещиваний и самооплодотворения. Эмбриональное и раннее личиночное развитие гребешка проходило в профильтрованной морской воде с постоянной аэрацией, ежедневной сменой воды, подачей корма при температуре 24 °С; плотность посадки — 20 тыс. оплодотворённых яйцеклеток и эмбрионов на литр и 10 тыс. велигеров на литр. Корм личинок состоял из смеси 3 видов микроводорослей (*Isochrysis galbana*, *Monochrysis lutheri*, *Chaetoceros calcitrans*) концентрацией 100 тыс. кл·мл$^{-1}$ [7].

Мейоз изучали на временных давленых препаратах неоплодотворённых и оплодотворённых яйцеклеток. Материал фиксировали в этанол-уксусном растворе (3:1). Препараты окрашивали 2 % ацетоорсеином в течение трёх часов при температуре 25 °С. Из каждой фиксации просматривали по 25–30 объектов с помощью микроскопа Axioskop 40 C. Zeiss при увеличении ×400 и ×1000, фотокамеры Canon PowerShot A640 и программного обеспечения AxioVision Rel. 4.6. Фотографии метафаз обработаны в Adobe Photoshop (версия 4) с использованием контраста, оптимизации цвета и фильтра. Относительную длину бивалентов определяли согласно [1].

Длину бивалентов, промеры яйцеклеток и личинок, а также детали строения замкового края велигеров изучали с помощью микроскопа Bresser Science TRM-301 и программного обеспечения Altami Studio 3.4. Личинок предварительно обездвиживали в парах формальдегида или фиксировали в растворе 4 % формалина на морской воде. Для изучения строения замка створки личинок очищали от мягких тканей, погружая их на несколько секунд в 5 % раствор гипохлорита натрия (NaOCl), затем промывали в дистиллированной воде с добавлением капли аммония для нейтрализации NaOCl. Для описания промеров раковин велигеров использована терминология из [13] (рис. 1); описание структуры замкового края личинок приведено по З. К. Захваткиной [2]. Средние значения и доверительные интервалы вычислены в программе Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 2 представлен половозрелый черноморский гребешок *F. glaber ponticus*. Гонада на нерестовой стадии двухцветная: мужская часть кремового цвета (рис. 2: 1), женская — оранжевого (рис. 2: 2), причём обе части тесно соприкасаются.

Нерест порционный, чередующийся. При стимуляции нереста половозрелых особей сначала происходил вымет сперматозоидов, а затем — яйцеклеток из одних и тех же половых протоков, однако многократное перенесение производителей в чистую воду дало возможность собрать неоплодотворённые яйцеклетки. Зрелые яйцеклетки диаметром 54,68 ± 2,11 мкм находились на стадии метафазы I мейоза.

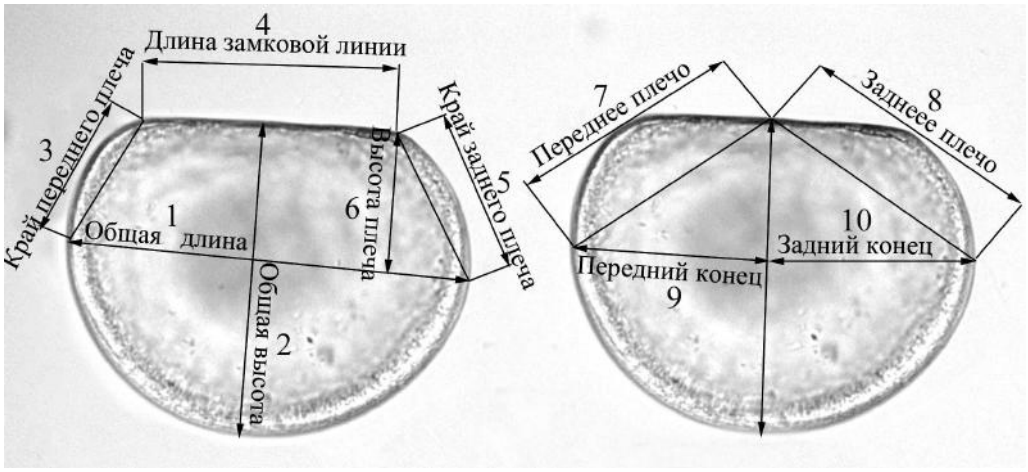


Рис. 1. Измерение продольных профилей у велигеров двустворчатых моллюсков (по [13])

Fig. 1. Measuring grade profile in veliger bivalve larva: 1 – overall length; 2 – overall height; 3 – front shoulder edge; 4 – length of the lock line; 5 – edge of back shoulder; 6 – shoulder height; 7 – front shoulder; 8 – back shoulder; 9 – front end; 10 – back end (after [13])

Рис. 2. Половозрелая особь черноморского гребешка *Flexopecten glaber ponticus*: 1 — мужская часть гонады, 2 — женская часть гонады

Fig. 2. Mature adult of the Black Sea small scallop *Flexopecten glaber ponticus*: 1 – male part of gonade, 2 – female part of gonade

На этой стадии они оставались до момента оплодотворения, т. е. блокировка процессов мейоза у гребешка происходит на метафазе I. На метафазной пластинке гребешка насчитывается 12 бивалентов размерами от 1,59 до 4,54 мкм (рис. 3, табл. 1). Общая длина бивалентов составляет 36,43 мкм. Их относительная длина изменяется в пределах от 4,36 до 12,46 %.

В пробах, зафиксированных через 7 мин после оплодотворения, обнаружены яйцеклетки, хромосомы которых находились в стадии анафазы I. На 13-й минуте была отмечена их максимальная встречаемость (72,3 %), а на 18-й минуте — максимальная встречаемость на стадии анафазы II (65,2 %). Продолжительность I и II мейотических делений, определённая от момента оплодотворения до появления в пробах телофазы I и телофазы II, составила 13 и 23 мин. Продолжительность, определённая

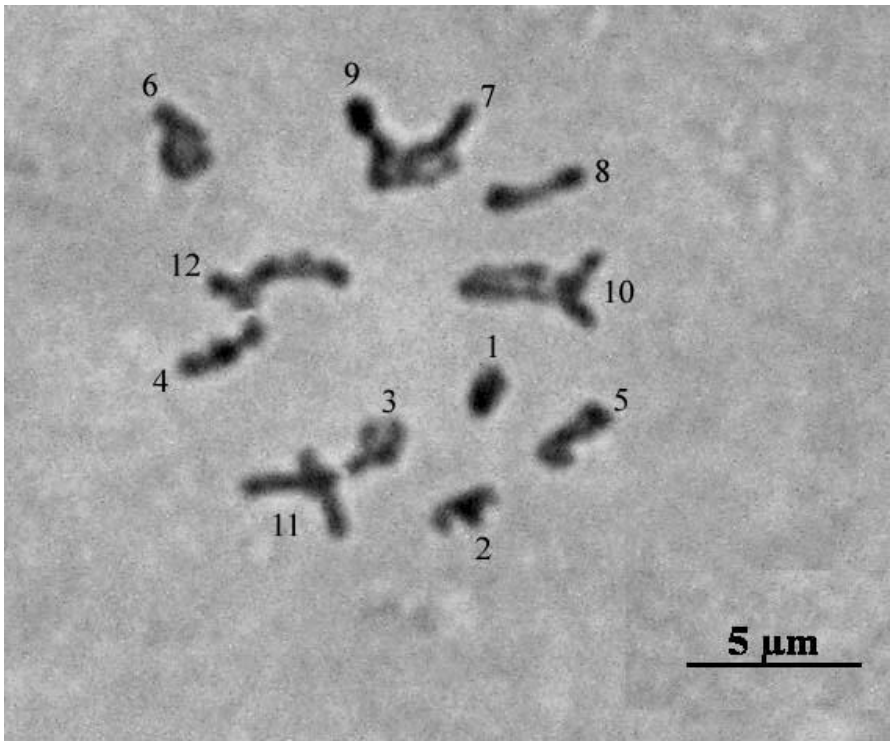


Рис. 3. Метафаза I в неоплодотворённой яйцеклетке гребешка *Flexopecten glaber ponticus*: видны 12 бивалентов

Fig. 3. Metaphase I in the unfertilized ovum of *Flexopecten glaber ponticus*: 12 bivalents can be seen

Таблица 1. Размеры и относительная длина бивалентов в метафазе I неоплодотворённых яйцеклеток черноморского гребешка *Flexopecten glaber ponticus*

Table 1. Measurements and relevant length of bivalents at the first metaphase of no fertilized egg of the Black Sea scallop *Flexopecten glaber ponticus*

№ бивалентов	Размеры бивалентов, мкм	Относительная длина бивалентов, %
1	1,59	4,36
2	1,84	5,05
3	2,24	6,15
4	2,51	6,89
5	2,76	7,58
6	2,79	7,66
7	3,01	8,26
8	3,01	8,26
9	3,30	9,06
10	4,34	11,91
11	4,50	12,35
12	4,54	12,46
∑ длина	36,43	100,00

по максимальной встречаемости указанных стадий, — 23 и 38 мин соответственно.

Процесс кариогамии произошёл на 43-й минуте, а уже через 8 мин наблюдали два бластомера и формирование первой полярной лопасти. Синхронность первого митотического деления достигала 70 %. На 60-й минуте было отмечено второе митотическое деление (4 бластомера), а через 15 мин — третье (8 бластомеров).

Оплодотворённое яйцо делится неравномерно. Дробление спиральное, гетероквадратное. В про-

цессе дробления через 7 ч после оплодотворения формируется стереобластула. Отличительными морфологическими чертами этой стадии являются, как и у других двустворчатых моллюсков, наличие длинных ресничек теменного султанчика и характерные плавательные движения — прямо вперёд и вокруг оси по часовой стрелке [3, 14]. Развитие личиночной стадии трохофоры завершается на 10-м часу после оплодотворения. На этой стадии у личинок двустворчатых моллюсков происходит закладка органов, характерных для велигера, в т. ч. закладка раковинной железы. Через 20 ч наблюдается растущая раковина в виде двулопастной пластинки. Через сутки все личинки переходят в стадию D-велигера (продиссоконх I); длина раковины составляет 70 мкм (рис. 4). Провинкулум D-велигера не имеет зубов. К концу первой недели в развитии личинок гребешка (продиссоконх II) наблюдаются морфологические изменения, достаточные для видовой идентификации.

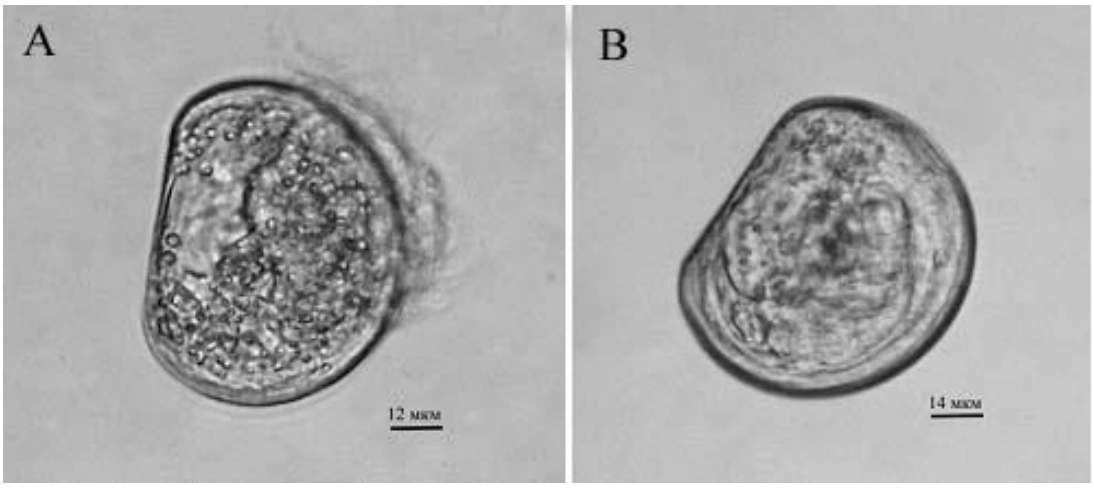


Рис. 4. Личинки гребешка *Flexopecten glaber ponticus* на стадии велигера: A — возраст 1 сутки; B — возраст 8 суток

Fig. 4. Larvae of small scallop *Flexopecten glaber ponticus* at veliger stage: A – 1 day; B – 8 days

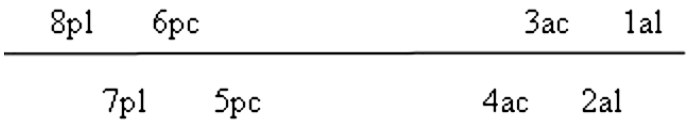
Общая длина раковины личинки на стадии велигера (возраст 8 сут) составляет 88,12 ± 1,36 мкм; общая высота раковины — 69,89 ± 0,91 мкм; отношение высоты к длине раковины — 0,79. У морфологически схожих велигеров мидии *Mytilus galloprovincialis* этот показатель равен 0,7, а у митилястера *Mytilaster lineatus* — 0,9 [2]. Линия замкового края велигеров гребешка прямая, как у других видов двустворчатых моллюсков. Длина замкового края — 57,22 ± 0,24 мкм, что составляет 64,9 % длины раковины. Отношение длины замкового края к длине раковины у велигера гребешка составляет 0,65, у мидии — 0,8, а у митилястера — 0,9. Задний край велигера более округлый, поэтому край заднего плеча на 1,66 мкм больше края переднего (34,86 ± 1,28 и 33,20 ± 0,84 мкм соответственно). Длина переднего и заднего концов раковины — 42,21 ± 0,65 и 43,49 ± 1,16 мкм; длина переднего и заднего плеча — 51,79 ± 0,80 и 53,11 ± 1,18 мкм. Высота плеча раковины — 29,96 ± 0,90 мкм, что на 39,93 мкм меньше высоты раковины личинки.

В течение 8 суток темп роста личинок гребешка на стадии велигера составлял около 3 мкм·сут$^{-1}$, что значительно ниже среднесуточного показателя роста велигеров мидии *M. galloprovincialis* и черноморской устрицы *Ostrea edulis*, выращиваемых в питомнике [7].

Важным систематическим признаком личинок двустворчатых моллюсков является строение первичного замка, т. е. провинкулума [2]. Число, форма и расположение зубов в замке постоянны для каждой стадии развития, и по этим признакам можно чётко определить видовую принадлежность личинок [10].

Строение замка хорошо видно при осмотре створок с внутренней стороны (рис. 5). Если передние концы раковин ориентировать вверх, а задние — вниз, тогда слева будет левая створка, а справа — правая. Замок как правой, так и левой створок велигера гребешка состоит из 4 зубов (по два спереди и

сзади на каждой створке раковины). По системе индексации зубов замка, разработанной О. А. Скарлато и Я. И. Старобогатовым [6], нумерацию зубов начинают с переднего края правой створки нечётными арабскими цифрами, с тем чтобы при сомкнутых створках номера зубов образовывали последовательный ряд. К номерам передних зубов добавляют букву *a*, а к номерам задних — *p*. Кардинальные зубы отмечают добавлением буквы c, латеральные — *l*. Схематически формулу провинкулума велигера гребешка можно записать в следующем виде:



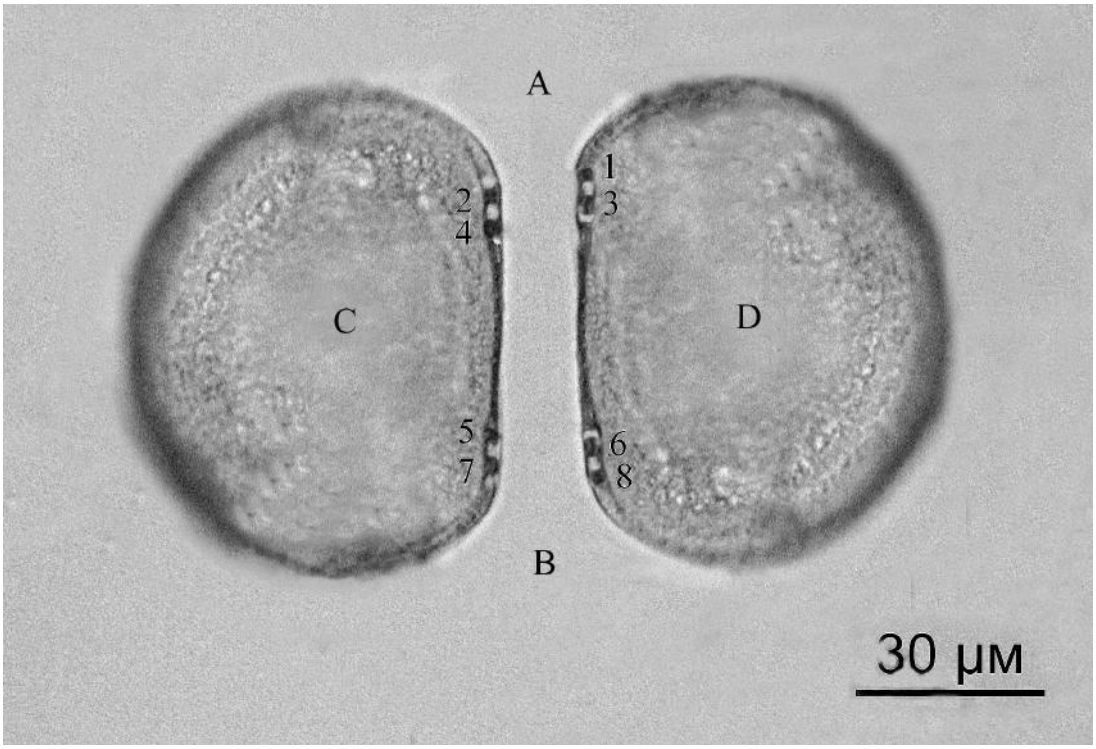


Рис. 5. Строение провинкулума велигера гребешка *Flexopecten glaber ponticus*: 1–8 — номера зубов замкового края; A — передний край раковины, B — задний край раковины, C — левая створка, D — правая створка

Fig. 5. The structure of the provinculum of the veliger scallop *Flexopecten glaber ponticus*: 1–8 are the numbers of the lock edge teeth; A – front shell edge, B – back shell edge, C – left valve, D – right valve

На переднем крае правой створки — 2 зуба (1, 3), разделённые выемками между собой и от срединной линии (рис. 5). Форма зубов 1 и 3 прямоугольная, ширина — 2,06 и 2,54 мкм. В заднем крае провинкулума расположены два трапециевидных зуба (6 и 8) с максимальной шириной 2,84 и 2,51 мкм соответственно. Между собой они разделены выемкой; выемкой также отделён зуб 6 от срединной линии. Ширина срединной линии замка составляет от 1,37 (в центре) до 2,70 мкм (по краям).

Строение провинкулума правой створки комплиментарно таковому левой, т. е. каждому зубу (выступу) на правой створке соответствует выемка на левой створке, аналогичная по размеру и форме. По всей площади смыкания замковых линий на правой и левой створках слабо просматривается поперечная исчерченность (рис. 5).

Заключение. В личиночном развитии черноморских гребешков прослеживается ряд стадий: стереобластула, трохофора, велигер, великонха и педивелигер. Личинки большинства видов двустворча-

тых моллюсков на стадии велигера очень похожи, и поэтому одних морфологических наблюдений недостаточно для их идентификации. Важными видовыми признаками являются строение замкового края и морфометрические характеристики раковины. Полученные результаты по морфометрии раковины и замка облегчат идентификацию личинок гребешка на стадии велигера, выловленных из планктона. Данные о продолжительности стадий мейоза, эмбрионального и личиночного развития могут быть использованы при разработке биотехники воспроизводства *F. glaber ponticus*, что является важным для данного вида, сокращающегося в численности.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Разработка научных основ решения гидробиологических и биотехнологических проблем интегрированного управления прибрежными зонами» (гос. рег. № 115081110011).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бершене Я. В. Изучение хромосомных комплексов // *Методы изучения двустворчатых моллюсков* / под ред. Г. Л. Шкорбатова, Я. И. Старобогатова. Ленинград : Зоологический институт, 1990. С. 37–45. [Bershene Ya. V. Izuchenie khromosomnykh kompleksov. In: *Metody izucheniya dvustvorchatykh mollyuskov*. G. L. Shkorbatova, Ya. I. Starobogatova (Eds.). Leningrad: Zoologicheskii institut, 1990, pp. 37–45. (in Russ.)].
2. Захваткина К. А. Личинки двустворчатых моллюсков – Bivalvia // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Киев : Наукова думка, 1972. Т. 3. С. 250–271. [Zakhvatkina K. A. Lichinki dvustvorchatykh mollyuskov – Bivalvia. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Kiev: Naukova dumka, 1972, vol. 3, pp. 250–271. (in Russ.)].
3. Малахов В. В., Медведева Л. А. *Эмбриональное развитие двустворчатых моллюсков в норме и при воздействии тяжелых металлов*. Москва : Наука, 1991. 132 с. [Malakhov V. V., Medvedeva L. A. *Embrional'noe razvitie dvustvorchatykh mollyuskov v norme i pri vozdeistvii tyazhelykh metallov*. Moscow: Nauka, 1991, 132 p. (in Russ.)].
4. Ревков Н. К. Гребешок черноморский *Flexopecten glaber ponticus* (Bucquoy, Dautzenberg et Dollfus, 1889) // *Красная книга Республики Крым. Животные* / отв. ред.: С. П. Иванов, А. В. Фатеryга. Симферополь : ООО «ИТ АРИАЛ», 2015. С. 39. [Revkov N. K. Grebeshok chernomorskii *Flexopecten glaber ponticus* (Bucquoy, Dautzenberg et Dollfus, 1889). In: *Krasnaja kniga Respubliki Krym. Zhivotnye*. S. P. Ivanov, A. V. Fateryga (Eds.). Simferopol: OOO "IT ARIAL", 2015, pp. 39. (in Russ.)].
5. Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Класс двустворчатые моллюски – Bivalvia // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Киев : Наукова думка, 1972. Т. 3. С. 178–250. [Skarlato O. A., Starobogatov Ya. I. Klass dvustvorchatye mollyuski – Bivalvia. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Kiev: Naukova dumka, 1972, vol. 3, pp. 178–250. (in Russ.)].
6. Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Опыт новой системы индексации зубов замка двустворчатых моллюсков // *Труды Зоологического института АН СССР*. 1986. Т. 148. С. 33–38. [Skarlato O. A., Starobogatov Ya. I. Opyt novoi sistemy indeksatsii zubov zamka dvustvorchatykh mollyuskov. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR*, 1986, vol. 148, pp. 33–38. (in Russ.)].
7. Холодов В. И., Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. *Выращивание мидий и устриц в Чёрном море* : практическое руководство / под ред.: В. Н. Еремеева. Севастополь : DigitPrint, 2010. 422 с. [Kholodov V. I., Pirkova A. V., Ladygina L. V. *Vyrashchivanie midii i ustrits v Chernom more*: prakticheskoe rukovodstvo. V. N. Eremeev (Ed.). Sevastopol: DigitPrint, 2010, 422 p. (in Russ.)].
8. Berik N., Cankiriligil E., Gul G. Mineral content of smooth scallop (*Flaxopecten glabe*r) caught Canakkale, Turkey and evalution in terms of food safety. *Journal of Trace Elements in*

Medicine and Biology, 2017, vol. 42, pp. 97–102. doi: 10.1016/j.jtemb.2017.04.011.

9. Jarne P., Auld J. R. Animals mix it up too: the distribution of self-fertilization among hermaphroditic animals. *Evolution*, 2006, vol. 60, iss. 9, pp. 1816–1864. doi: 10.1554/06-246.1.
10. Le Pennec M. The larval and post-larval hinge of some families of bivalve mollusks. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1980, vol. 60, iss. 3, pp. 601–617. doi: 10.1017/S0025315400040297.
11. Le Pennec G., Aloui-Bejaoui N., Le Pennec M. Spermatozoa and phylogenesis of the pectinid bivalve *Flaxopecten glaber*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2006, vol. 86, iss. 2, pp. 425–428. doi: 10.1017/S0025315406013300.
12. Marceta T., Da Ros L., Marin M. G. Overview of the biology of *Flexopecten glaber* in the North Western Adriatic Sea (Italy): A good candidate for future shellfish farming aims? *Aquaculture*, 2016, vol. 462, pp. 80–91. doi: 10.1016/j.aquaculture.2016.04.036.
13. Redfearn P., Chanley P., Chanley M. Larval shell development of four species of New Zealand mussels: (Bivalvia, Mytilacea). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 1986, vol. 20, iss. 2, pp. 157–172. doi: 10.1080/00288330.1986.9516140.
14. Waller T. R. Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster, *Ostrea edulis* Linne. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 1981, vol. 328, pp. 1–70. doi: 10.5479/si.00810282.328.

MEIOSIS, EMBRYONIC, AND LARVAL DEVELOPMENT OF THE BLACK SEA SCALLOP *FLEXOPECTEN GLABER PONTICUS* (BUCQUOY, DAUTZENBERG & DOLLFUS, 1889) (BIVALVIA, PECTINIDAE)

A. V. Pirkova, L. V. Ladygina

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: maricultura@mail.ru

The bivalve *Flexopecten glaber ponticus* is an endemic and extinguishing species of the Black Sea listed in Red book of Crimea. The sequence of meiosis stages following fertilization; embryonic and larval development of *F. glaber ponticus* were studied. The bivalve reproduces in June and July; these mollusks are simultaneous hermaphrodites. When spawning stimulated, fertilization of mature ova 54.7 ± 2.11 mkm in diameter take place at the first metaphase stage of meiosis. There were 12 bivalents with the sizes from 1.59 to 4.54 mkm on the metaphase plate. The duration of meiosis stage, embryonic and larvae development were determined. The structure of veliger provinculum was described. Right and left lock-valves consist of 4 teeth: two of them are on the front and back side on each valve. Measurements of larvae are presented. The description of shell and lock morphology will enable identification of *F. glaber* ponticus larvae at planktonic veliger stage. The data on duration of meiosis stage, embryonic and larvae development can be used in developing biotechnics of bivalve reproduction.

Keywords: Bivalvia, Pectinidae, *Flexopecten glaber ponticus*, meiosis, bivalents, embryonic development, veliger, provinculum, Black Sea

1871
ИМБИ - IMBR

Морской биологический журнал, 2017, том 2, № 4, с. 58–66
Marine Biological Journal, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 58–66
http://mbj.marine-research.org; doi: 10.21072/mbj.2017.02.4.06
ISSN 2499-9768 print / ISSN 2499-9776 online

УДК 551.465:639.4(262.5)

ТЕЧЕНИЯ В РАЙОНЕ УСТРИЧНО-МИДИЙНОЙ ФЕРМЫ КАК ФАКТОР ОПТИМАЛЬНОГО ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ МАРИХОЗЯЙСТВА (СЕВАСТОПОЛЬ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2017 г. **М. А. Попов**, канд. геогр. наук, н. с., **А. В. Ерохин**, вед. инж.

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия
E-mail: mark.a.popov@mail.ru

Поступила в редакцию 30.06.2017 г. Принята к публикации 18.12.2017 г.

Исследование течений — одна из первостепенных задач при организации устрично-мидийной фермы. Основное влияние течения оказывают на распределение корма моллюсков, перенос и оседание личинок, снабжение обитателей фермы кислородом. Впервые исследования течений в районе марихозяйства проводили в 1999–2002 гг. Цель настоящей работы — оценка влияния течений на функционирование устрично-мидийной фермы, а также уточнение сведений о течениях в районе марихозяйства. Для измерения скорости и направления течений применяли свободно дрейфующие вехи с различным заглублением демпфера. Координаты трассеров фиксировали с помощью GPS-приёмника Garmin 72 H. Всего за период 2014–2016 гг. проведено 17 пусков вех. Дополнительно изучали скорость и направление ветра в районе фермы. Установлено, что средняя скорость течения в районе фермы на поверхности составила 11 см·с$^{-1}$, на глубинах 6 и 10 м — 3 см·с$^{-1}$. При этом абсолютные значения скорости течений варьировали от 0,3 до 23,0 см·с$^{-1}$ на всех горизонтах. Направления течений на поверхности совпадали с направлением ветра. В редких случаях зафиксированы незначительные отклонения течений, обусловленные рельефом береговой линии и дна. Компенсационные противотечения отмечены в придонных горизонтах Карантинной бухты. Получены доминирующие направления течений с использованием розы повторяемости направлений местного ветра. Наиболее частыми являются направления течений на ферме из открытого моря (южных, юго-восточных и восточных румбов) и Карантинной бухты (северных и северо-восточных румбов). Течения западных и юго-западных румбов, переносящие воды из Севастопольской бухты, более редки. Практически отсутствовали течения северо-западных румбов. В целом скорости и направления течения в акватории устрично-мидийной фермы благоприятны и оптимальны для развития подвесной конхиокультуры.

Ключевые слова: морская ферма, течения, дискретные трассеры, повторяемость ветра, Чёрное море

Рацион питания культивируемых моллюсков-фильтраторов включает планктонные организмы и детрит, которые дрейфуют в толще вод. Перенос половых продуктов и личинок моллюсков, размножающихся в естественной среде, осуществляется с помощью течений. От интенсивности циркуляции воды зависят насыщение воды кислородом и вынос за пределы морской фермы продуктов жизнедеятельности организмов. Чем выше скорость течения, тем быстрее протекает процесс наращивания биомассы моллюсков на ферме. Однако слишком высокие скорости течения могут привести к техническим трудностям, таким как затруднение или даже невозможность работ по обслуживанию фермы [9], поэтому одной из первостепенных задач при организации и функционировании фермы является исследование течений в районе размещения марихозяйства.

В настоящей статье рассмотрено влияние течений на функционирование мидийно-устричной фермы, расположенной у входа в бухту Карантинную (г. Севастополь, п-ов Крым, Чёрное море).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Устрично-мидийная ферма ООО НИО «Марикультура», установленная в 2005 г., расположена в 200–300 м от берега между южным молом Севастопольской бухты и б. Карантинная (рис. 1). Глубины под фермой составляют 16–18 м. Размеры фермы: длина — около 400 м, максимальная ширина — около 200 м. Впервые исследования циркуляции вод в этом районе проводили в 1999–2002 гг. Течения измеряли с помощью электроконтактной вертушки типа ГМ-45 на входном створе в Севастопольскую бухту и на ферме ООО «КАУКАС» [5]. Наиболее детально изучены течения на входном створе в Севастопольскую бухту. Для акватории мидийной фермы, расположенной ближе к берегу, чем современное марихозяйство, средняя скорость течения составляла 3–5 см·с$^{-1}$.

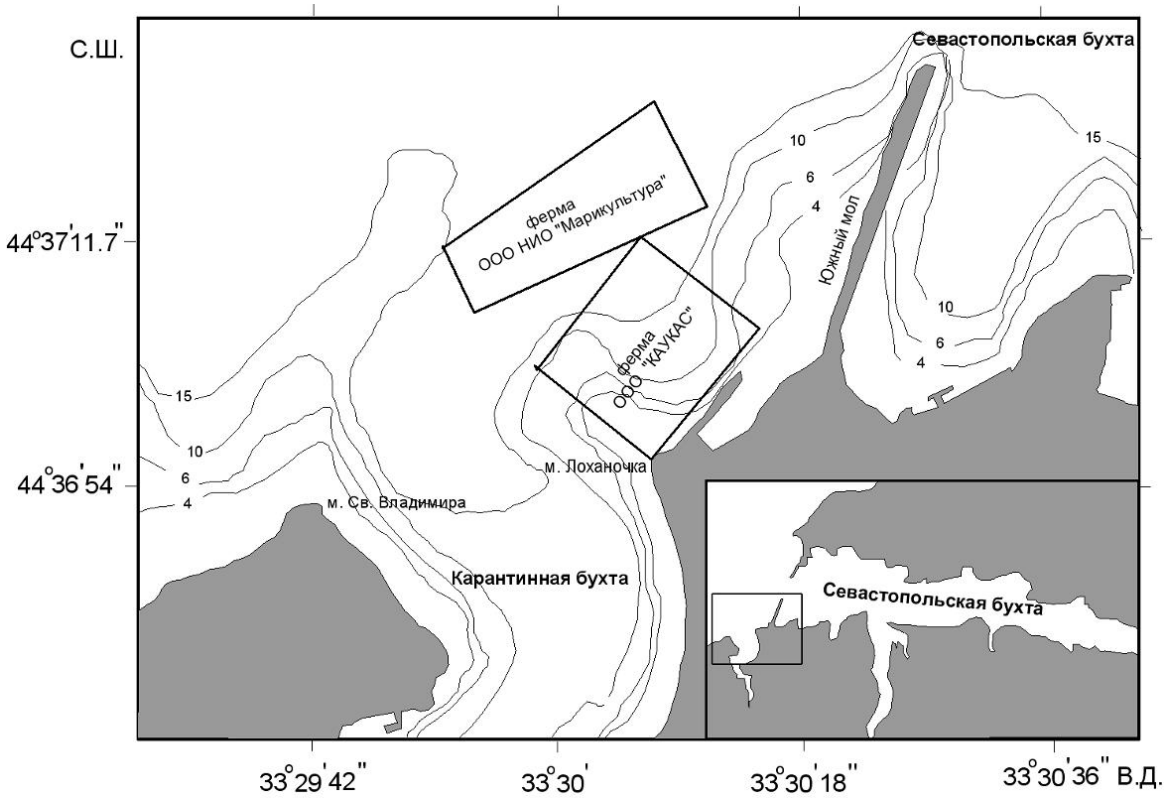


Рис. 1. Карта района исследования

Fig. 1. Area map of the research in Karantinnaya Bay (Sevastopol)

Исследования в 2014–2016 гг. проводили методом Лагранжа [7]. В его основе лежит предположение, что движение сплошной жидкой среды можно рассматривать как сумму движения отдельных частиц. В качестве частиц применяли дискретные трассеры — вешки с крестообразным демпфером. Для измерения поверхностных течений использовали 4 вехи. Размер вех: высота — 1 м, площадь демпфера (одно сечение) — 0,16 м^2. Для измерения подповерхностных течений на глубине 6 или 10 м применяли 2 вехи. Глубину погружения демпфера выбирали в зависимости от задачи (6 м — наибольшая глубина погружения мидийного коллектора, 10 м — компенсационные течения в Карантинной бухте). Демпфер с грузом крепили к вехе с поплавком. Высота вех составляла 1 м, площадь демпфера — 0,25 м^2. Поплавок вешки уравновешивали грузом на демпфере так, чтобы на поверхности оставалась только веха с площадью поперечного сечения 0,01 м^2. Отношение площади подводного демпфера к таковой надводной части вехи составляло 25/1. При таком соотношении надводной и подводной части вехи ветровой дрейф составляет около 5 % скорости трассера [4].

При измерении поверхностных течений сравнивали дрейф вех с демпферами площадью 0,25 и 0,16 м^2 при разных скоростях ветра. Различий по скорости или направлению движения вех с различной

площадью демпфера не обнаружено. Вехи выпускали на расстоянии от 30 до 50 м друг от друга. Фиксацию положения вех осуществляли через равные промежутки времени (10–20 мин) в зависимости от скорости дрейфа при помощи GPS-приёмника Garmin 72 H. Отсечку брали с борта плавсредства как можно ближе к вехе (0,3–1,0 м). При точности GPS-приёмника в пределах 3 м (абсолютная ошибка в координатах) расстояние 1 м от вехи находится в рамках абсолютной погрешности. Для минимизации относительной ошибки (расстояния между вехами) отсечку брали с одной (подветренной) стороны вех при каждом пуске. Всего проведено 17 пусков вех (468 точек).

Скорость и направление ветра брали с сайта погоды в Севастополе [10]. Сравнивали истинный ветер в районе фермы и данные, полученные с интернет-ресурса. Скорость ветра определяли с помощью чашечного анемометра МС-13, направление — GPS-приёмником Garmin 72 H. В период с 22.01.2015 по 05.06.2017 выполнено 429 наблюдений. При анализе материала по течениям и ветру необходимо помнить, что направления течения считают из компаса, а направления ветра — в компас. Для графической обработки данных применяли программы Google Earth 6.2.2.6613, Surfer Version 8.00.

Таблица 1. Скорость и направления ветра и течения в районе морской фермы

Table 2. Speed and direction of wind and current in the area of the marine farm

Дата	Направление и средняя скорость ветра, м·с$^{-1}$	Горизонт, м	Направление и средняя скорость течения, см·с$^{-1}$
14.04.2014	Ю, 5	0	С, 13
16.04.2014	С, 1–2	0	Ю, 6
13.05.2014	ЮЗ, 3	0	С, 8
17.06.2014	ЮЗ, 3–6	0	СВ, 13
18.06.2014	ЮЗ, 6–7	0	ВСВ, 16
12.09.2014	С, 1–3	0	Ю, 4
17.04.2015	Ю, 7	0	С, 15
21.05.2015	ЮЗ, 3	0	СВ, 10
22.05.2015	СВ, 2	0	ЮЗ, 16
15.07.2015	штиль	0	З, 6
06.08.2015	СВ, 6	0	ЮЗ, 13
06.08.2015	СВ, 6	6	ЮЗ, 4
11.08.2015	З, 2,5	0	СВ, 8
11.08.2015	З, 2,5	6	ССВ, 1
12.08.2016	З, 3	0	ЮВ, 8
27.08.2016	ССЗ, 3	0	Ю, 10
27.08.2016	ССЗ, 3	6	Ю, 6
28.08.2016	ССЗ, З, 4	0	В, 4
28.08.2016	ССЗ, З, 4	6	Ю, В, С, 1
08.11.2016	Ю, 7	0	С, 14
08.11.2016	Ю, 7	6	С, 2
09.11.2016	Ю, 3	0	С, 13
09.11.2016	Ю, 3	10	ЮВ, 3

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Скорость течения на поверхности варьировала от 2 до 23 см·с$^{-1}$. Максимальные скорости отмечены 22.05.2015 при небольшой скорости ветра (СВ, 2 м·с$^{-1}$). Течение было связано, вероятно, с поверхностным выносом вод из Севастопольской бухты [5]. В большинстве случаев скорости 14–18 см·с$^{-1}$ наблюдали при умеренных ветрах (6–7 м·с$^{-1}$). Минимальные абсолютные скорости течения на поверхности

отмечены 12.09.2014 при тихом ветре (С, 1–2 м·с$^{-1}$). Средняя скорость на поверхности составляла 11 см·с$^{-1}$. Направления течений в основном совпадали с направлением ветра, и только в отдельных случаях незначительно отклонялись за счёт влияния рельефа дна и береговой линии (табл. 1).

Интересные данные получены 16.04.2014 (рис. 2). В начале эксперимента визуально отмечена фронтальная зона по скоплению мусора и полосы пены. Скорость северо-западного ветра составляла 1–2 м·с$^{-1}$. Вехи № 1 и № 2 двигались поперёк фронта в северо-восточном и восточном направлениях. Веха № 3 находилась в зоне конвергенции и двигалась вдоль фронта. Веха № 4 дрейфовала в юго-западном направлении. В эксперименте были зафиксированы, вероятно, вихри Ленгмюра с горизонтальными осями вращения. Зона конвергенции — граница между ними. Течение направлено перпендикулярно оси вихрей. По дрейфу вех № 1, № 2 и № 4 его скорость оценена примерно в 3 см·с$^{-1}$. После второй отсечки все вехи двигались в южном направлении и в конце эксперимента дрейфовали во фронтальной зоне, т. е. в зоне конвергенции. Скорости течения достигали 3–8 см·с$^{-1}$.

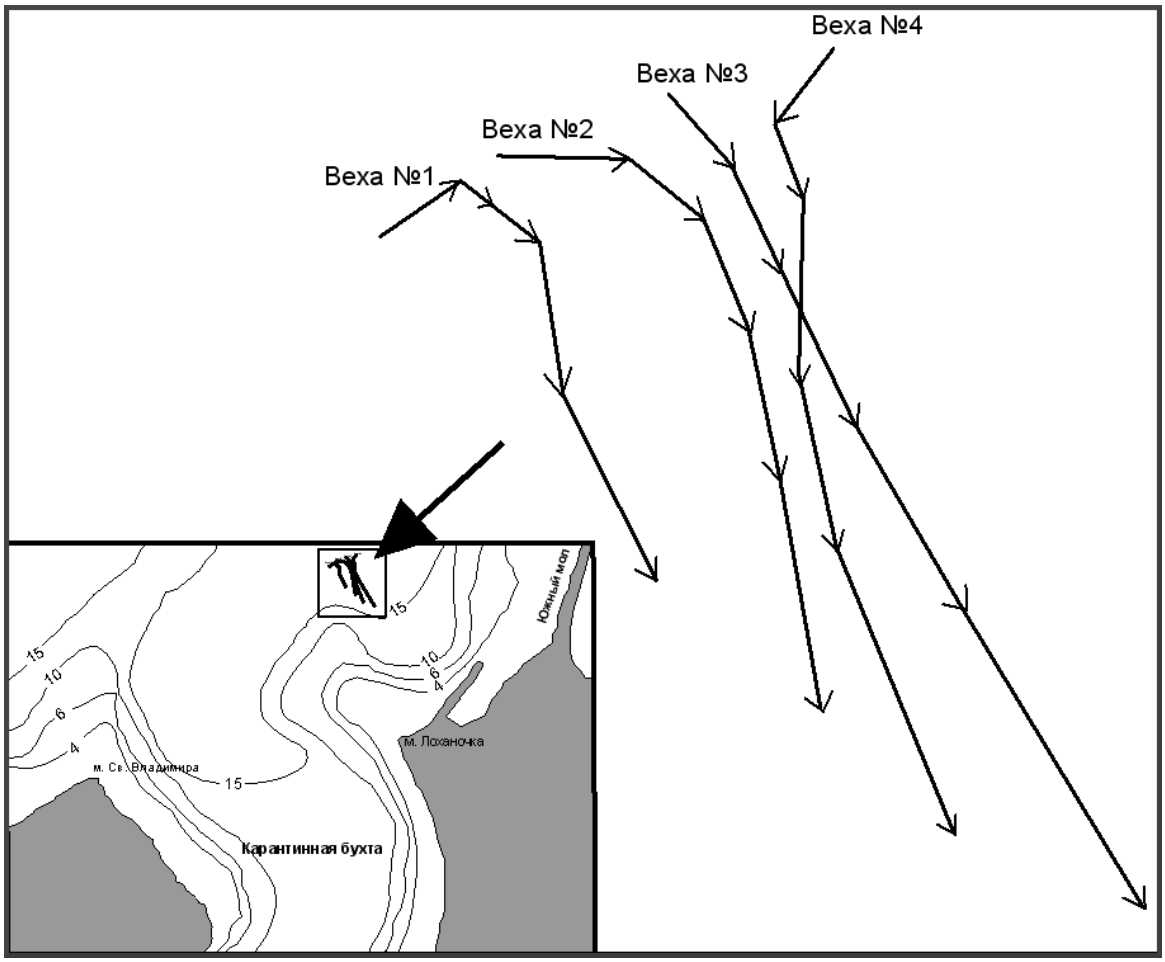


Рис. 2. Схема дрейфа вех 16.04.2014

Fig. 2. Scheme of mark drifts 16.04.2014

На горизонте 6 м скорость течения изменялась от 0,3 до 8,0 см·с$^{-1}$. Средняя скорость течений составляла около 3 см·с$^{-1}$. В двух случаях пусков из пяти течения совпадали по направлению с поверхностными. По одному случаю течения имели незначительные отклонения вправо (б. Карантинная) или влево (акватория фермы) от направления поверхностных течений (табл. 1). Такие флуктуации можно объяснить влиянием береговой линии и дна на течения в прибрежной зоне. Максимальная скорость на горизонте 6 м зафиксирована 27.08.2016 при лёгком ветре (ССЗ, 3 м·с$^{-1}$), причём скорость течения в подповерхностном горизонте незначительно уступала скорости течения на поверхности. На раз-

резе м. Св. Владимира — м. Лоханочка наблюдали компенсационное течение на глубине 6 м. Так, 28.08.2016 (рис. 3) подповерхностная веха № 5, пущенная в восточной части разреза, сначала двигалась на юго-запад при слабом ССЗ ветре, как поверхностные вехи и веха № 6. Затем, при смене ветра, дующего со скоростью 3 м·с$^{-1}$, на западный, эта веха сначала сменила направление движения на северное, северо-западное, а после — на западное.

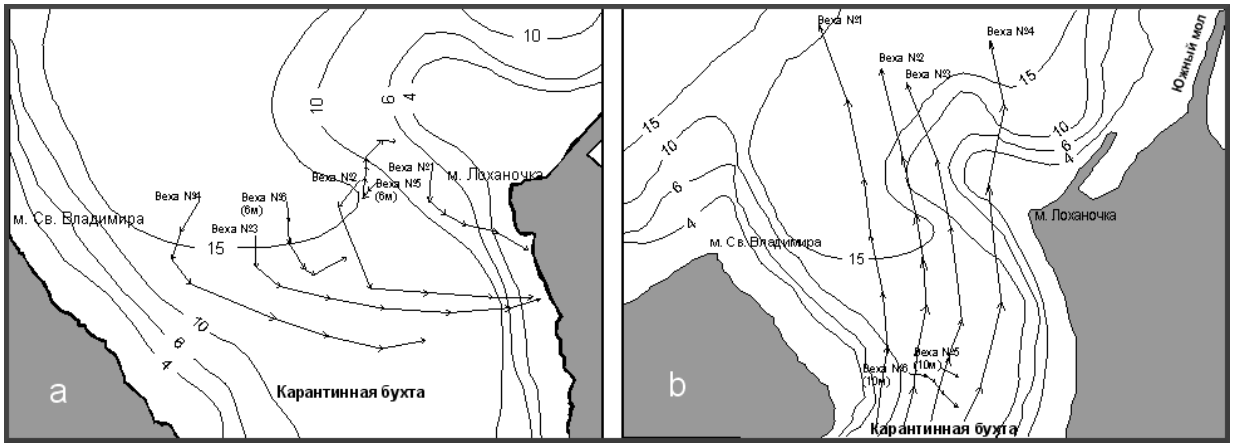


Рис. 3. Схема дрейфа вех 28.08.2016 (a) и 09.11.16 (b)

Fig. 3. Scheme of mark drifts 28.08.2016 (a) and 09.11.16 (b)

Веха № 6 (подповерхностная) повторяла движение поверхностных вод. Вероятнее всего, неустановившиеся компенсационные течения в первую очередь активизируются в придонном слое. Веха № 5 была ближе к восточному берегу Карантинной бухты, где глубины меньше, чем на фарватере бухты, поэтому на фарватере от поверхности до глубины 6 м наблюдали дрейф вех по ветру, а у восточного берега подповерхностные течения носили компенсационный характер. Скорости течения на поверхности в этот день составляли 1–7 см·с$^{-1}$, а на глубине 6 м — 0,3–2,0 см·с$^{-1}$. На глубине 6 м зафиксирована самая низкая скорость течения за все время наблюдений — 0,3 см·с$^{-1}$. При этом минимальную скорость течения наблюдали при смене подповерхностного течения с юго-западного направления на северное (веха № 5).

Исследования течений на поверхности и горизонте 10 м проводили в Карантинной бухте 09.11.2016 с целью проверки предположения, что противотечения активизируются в придонном слое (рис. 3b). Пуск вех осуществляли при лёгком (до 3 м·с$^{-1}$) южном ветре. Поверхностное течение было ориентировано по ветру и имело скорости от 9 до 18 см·с$^{-1}$ (в среднем 13 см·с$^{-1}$). На глубине 10 м течение направлено параллельно западному берегу бухты и перпендикулярно поверхностному течению. Вероятно, что компенсационное течение только начало формироваться. Основной поток в бухту поступал из открытого моря у м. Св. Владимира. Абсолютные скорости течения в подповерхностном горизонте 10 м составляли от 1 до 3 см·с$^{-1}$ при средней скорости 3 см·с$^{-1}$.

Скорость ветра в период исследований варьировала от 0 до 7 м·с$^{-1}$ (табл. 1). Наиболее репрезентативными характеристиками ветрового режима в районе фермы, полученными на стационарных гидрометеопостах, являются данные морской гидрометеорологической станции Херсонесский маяк, расположенной в 10,5 км к ЗЮЗ от марихозяйства. Максимальную повторяемость в районе м. Херсонес за период 1948–2002 гг. имели ветры северных (23 %), южных (19 %) и северо-восточных (14 %) румбов, причём этим направлениям соответствует наибольшая повторяемость сильных ветров. Максимальную повторяемость в районе м. Херсонес имеют волнения северного (22,5 %) и южного (22,7 %) направлений, что соответствует преобладающим направлениям ветра. Наиболее штормоопасными являются юго-западное (18,1 %) и северо-западное (9,3 %) направления распространения волн [6]. Для района фермы местный ветер и волнение имеют свои особенности, которые связаны, прежде всего, с орогра-

фией местности, а также с современными тенденциями изменчивости ветрового режима над Чёрным морем [1]. По данным, полученным с сайта [10] и откорректированным для места наблюдения, максимальную повторяемость имеют ветры северных (23 %), северо-западных (19 %), западных (17 %), южных (15 %), северо-восточных (11 %) и юго-западных (10 %) румбов (рис. 4).

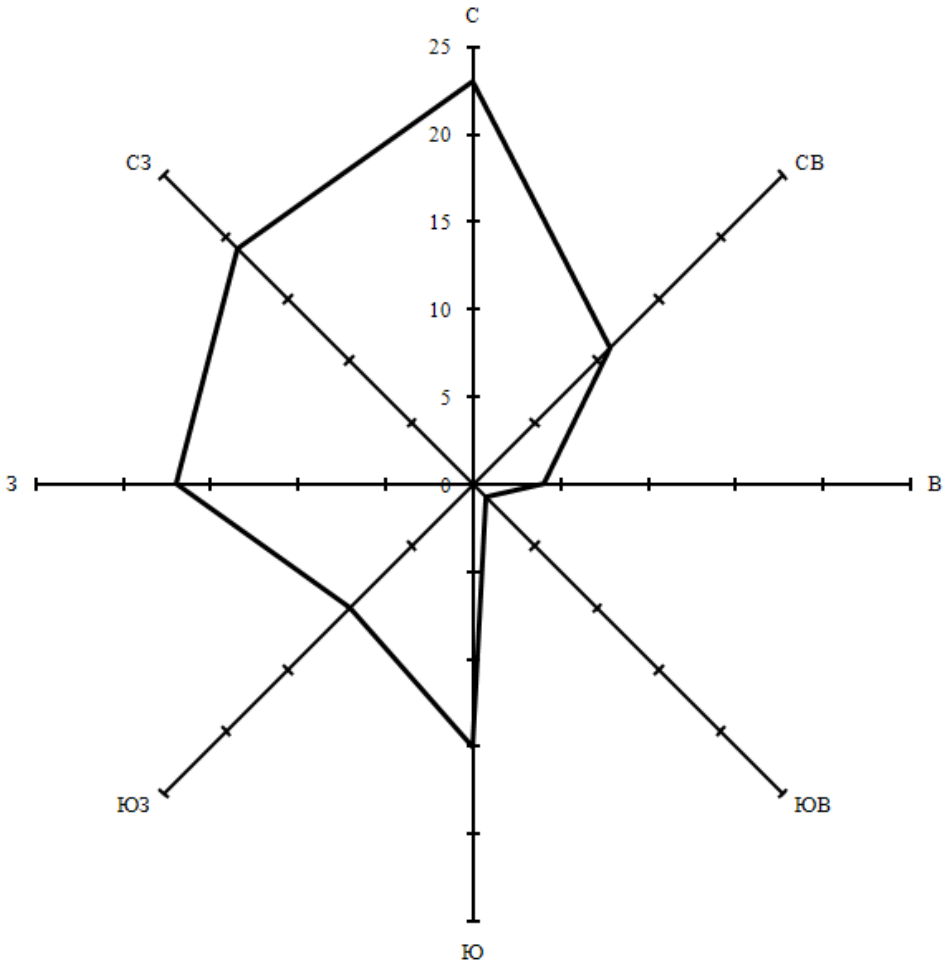


Рис. 4. Роза повторяемости ветра (%) по направлениям в районе марихозяйства (2015–2017 гг.)

Fig. 4. Rose of the frequency of wind (%) in directions near marine farm (2015–2017)

Если предположить, что направления течений в районе фермы определяются в основном местным ветром, то можно сказать, что наиболее частыми являются направления течений на ферме из открытого моря (южных, юго-восточных и восточных румбов), из Карантинной бухты (северных и северо-восточных румбов). Течения западных и юго-западных румбов, переносящие воды из Севастопольской бухты, более редки. Практически отсутствуют течения северо-западных румбов. Наиболее штормоопасными для района фермы являются ветры северных, северо-западных и западных румбов. При этих же штормовых ветрах должны быть самые высокие скорости течений.

Направление ветра оказывает значительное влияние на количество мероланктона в прибрежных районах. Так, при сгонных ветрах численность личинок в Балаклавской бухте резко снижалась из-за того, что они выносились с водными массами в открытое море [3]. Во время нагонных ветров численность мероланктона в бухте увеличивалась на порядок. В районе фермы преобладают направления течения из открытого моря, а значит, в акваторию марихозяйства эти течения должны приносить мероланктонные организмы, в т. ч. личинки *Mytilus galloprovincialis* Lam., что в итоге положительно скажется на оседании молоди мидии на коллекторы. Таким образом, преобладающие направления течений в этом

Таблица 2. Допустимая протяжённость марихозяйства (м) [2]

Table 2. The permissible length of the marine farm (m) [2]

Концентрация корма, г·м$^{-3}$	Скорость течения, см·с$^{-1}$					
	0,5	1,0	2,0	5,0	10,0	20,0
0,175	8	16	32	79	159	318
0,180	16	32	64	161	322	644
0,190	33	66	132	331	662	1323
0,200	51	102	204	509	1018	2035
0,300	267	533	1067	2667	5334	10 668
0,500	844	1689	3377	8443	16 886	33 771

районе благоприятны для развития мидиеводства.

Максимально возможную протяжённость линий марихозяйства можно рассчитать, используя данные по скорости течения и концентрации корма. Средняя скорость течения в поверхностном слое 6 м равна 7 см·с$^{-1}$. Средняя концентрация корма в акватории фермы составляет примерно 300–500 мг·м$^{-3}$ [8]. Использовав методологию, предложенную в работе [2], и подставив наши данные, получаем допустимую длину марихозяйства от 4 до 12 км (табл. 2), что намного превышает длину линий фермы ООО НИО «Марикультура».

Выводы.

По результатам исследований течений и ветра в районе марихозяйства установлено следующее:

1. Скорость течения изменяется на поверхности в диапазоне от 2 до 23 см·с$^{-1}$ (средняя скорость — 11 см·с$^{-1}$), на горизонте 6 м — от 0,3 до 8,0 см·с$^{-1}$, на горизонте 10 м — от 1 до 3 см·с$^{-1}$ (средняя скорость течения на горизонтах 6 и 10 м — около 3 см·с$^{-1}$).
2. Направления течений на поверхности практически совпадают с направлением ветра; влияние рельефа береговой линии и других факторов на направление течений незначительно.
3. В районе фермы максимальную повторяемость имеют ветры северных (23 %), северо-западных (19 %), западных (17 %), южных (15 %), северо-восточных (11 %) и юго-западных (10 %) румбов.
4. Наиболее частыми являются направления течений на ферме из открытого моря (южных, юго-восточных и восточных румбов) и Карантинной бухты (северных и северо-восточных румбов). Течения западных и юго-западных румбов, переносящие воды из Севастопольской бухты, более редки. Течения северо-западных румбов практически отсутствуют.

В целом скорости и направления течения в акватории устрично-мидийной фермы ООО НИО «Марикультура» благоприятны и оптимальны для развития подвесной конхиокультуры.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Разработка научных основ решения гидробиологических и биотехнологических проблем интегрированного управления прибрежными зонами» (№ 115081110011).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Баянкина Т. М., Сизов А. А., Жуков А. Н., Комаровская О. И., Пряхина С. Ф. Междесятилетняя изменчивость ветрового режима в регионе Черного моря // *Морской гидрофизический журнал*. 2015. № 4. С. 29–36. [Bayankina T. M., Sizov A. A., Zhukov A. N., Komarovskaya O. I., Pryakhina S. F. Inter-decadal variability of the wind mode in the Black Sea region. *Morskoj gidrofizicheskij zhurnal*, 2015, no. 4, pp. 29–36. (in Russ.)].
2. Иванов В. Н., Холодов В. И., Сеничева М. И., Пиркова А. В., Булатов К. В. *Биология культивируемых мидий*. Киев : Наукова думка, 1989. 100 с. [Ivanov V. N., Kholodov V. I.,

Senicheva M. I., Pirkova A. V., Bulatov K. V. *Biologija kul'tiviruemykh midij*. Kiev: Naukova dumka, 1989, 100 p. (in Russ.)].

3. Лисицкая Е. В. Мероопланктон Балаклавской бухты (Крым, Чёрное море) // *Гидробиологический журнал*. 2010. Т. 46, № 3. С. 29–38. [Lisitskaya E. V. Meroplankton of the Balaklava Bay (Crimea, Black Sea). *Gidrobiologicheskij zhurnal*, 2010, vol. 46, no. 3, pp. 29–38. (in Russ.)].
4. Мысленков С. А., Самсонов Т. Е. Исследование течений на шельфе Черного моря с помощью ГНСС-мониторинга // *Известия высших учебных заведений. Геодезия и аэрофотосъемка*. 2014. № 3. С. 60–68. [Myslenkov S. A., Samsonov T. E. Researching near-surface coastal currents in the Black Sea with the use of GNSS-monitoring. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Geodeziya i aerofotos'emka*, 2014, no. 3, pp. 62–70. (in Russ.)].
5. Немировский М. С., Еремин И. Ю. Динамика вод рейда Севастополя // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа* : сб. науч. тр. Севастополь, 2003. Вып. 9. С. 59–66. [Nemirovsky M. S., Eremin I. Yu. Water dinamics near Sevastopol City. In: *Ekologicheskaja bezopasnost' pribrezhnoj i shel'fovoj zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*: sb. nauch. tr. Sevastopol, 2003, iss. 9, pp. 59–66. (in Russ.)].
6. Репетин Л. Н., Белокопытов В. Н., Липченко М. М. Ветры и волнение в прибрежной зоне юго-западной части Крыма // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа* : сб. науч. тр. Севастополь, 2003. Вып. 9. С. 13–28. [Repetin L. N., Belokopytov V. N., Lipchenko M. M. Winds and wave perturbations in the southwest Crimean coast. *Ekologicheskaja bezopasnost' pribrezhnoj i shel'fovoj zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*: sb. nauch. tr. Sevastopol, 2003, iss. 9, pp. 13–28. (in Russ.)].
7. *Руководство по гидрологическим работам в океанах и морях*. Ленинград : Гидрометеоиздат, 1977. 725 с. [*Rukovodstvo po gidrologicheskim rabotam v okeanakh i moryakh*. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1977, 725 p. (in Russ.)].
8. Рябушко Л. И., Поспелова Н. В., Балычева Д. С., Ковригина Н. П., Трощенко О. А., Капранов С. В. Микроводоросли эпизоона культивируемого моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam., фитопланктон и гидролого-гидрохимические характеристики акватории мидийно-устричной фермы (Севастополь, Чёрное море) // *Морской биологический журнал*. 2017. Т. 2. № 4. С. 67–83 [Ryabushko L. I., Pospelova N. V., Balycheva D. S., Kovrigina N. P., Troshchenko O. A., Kapranov S. V. Epizoon microalgae of the cultivated mollusk *Mytilus galloprovincialis* Lam. 1819, phytoplankton, hydrological and hydrochemical characteristics in the mussel-and-oyster farm area (Sevastopol, Black Sea). *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 67–83 (in Russ.)]. doi: 10.21072/mbj.2017.02.4.07
9. Холодов В. И., Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. *Выращивание мидий и устриц в Чёрном море*. Воронеж: ООО «Издат-Принт», 2017. 508 с. [Kholodov V. I., Pirkova A. V., Ladygina L. V. *Vyrashchivanie midii i ustrits v Chernom more*. Voronezh: OOO "Izdat-Print", 2017, 508 p. (in Russ.)].
10. Погода в Севастополе [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://www.gismeteo.ru/weather-sevastopol-5003/ [Pogoda v Sevastopole. Available at: https://www.gismeteo.ru/weather-sevastopol-5003/ (in Russ.)].

CURRENTS IN THE AREA OF THE OYSTER-MUSSEL FARM AS A FACTOR OF THE OPTIMUM FUNCTIONING OF THE MARI FARM (SEVASTOPOL, BLACK SEA)

M. A. Popov, **A. V. Erokhin**

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: mark.a.popov@mail.ru

Research of currents is one of the primary tasks in the organization of an oyster-mussel farm. The main influence of the currents is on the distribution of shellfish feeding, the transfer and settling of larvae, and the supply of oxygen to the inhabitants of the farm. For the first time, studies of currents in the area of mariculture were conducted in 1999–2002. The aim of this work is to assess the effect of currents on the functioning of the oyster-mussel farm, as well as to clarify the information about the currents in the mariculture area. To measure the speed and direction of the currents, freely drifting landmarks with different depths of the damper were used. The coordinates of the tracers were recorded using the GPS receiver "Garmin 72 H". All in all for the period 2014–2016 17 launches were conducted. In addition, the speed and direction of the wind in the vicinity of the farm were studied. It was found that the average currents velocity in the region of the truss at the surface was 11 $cm \cdot s^{-1}$, at depths of 6 and 10 m – 3 $cm \cdot s^{-1}$. The absolute values of the current velocity varied from 0.3 to 23.0 $cm \cdot s^{-1}$ at all horizons. Directions of currents on the surface coincided with the direction of the wind, in rare cases, minor deviations of the currents were observed due to the influence of the shoreline and the bottom. Compensatory counterflows are noted in the near-bottom horizons of the Karantinnaya Bay. Dominant directions of currents were determined, using the rose of the frequency of local wind directions. The most frequent directions of the currents on the farm were from the open sea (southern, south-eastern and eastern points) and the Karantinnaya Bay (northern and northeastern points). Currents of the western and south-western direction, carrying water from the Sevastopol Bay, were more rare. Almost no current of north-western direction was observed. In general, the speed and direction of the currents in the oyster-mussel farm were found favorable and optimal for the development of suspended conchioculture.

Keywords: marine farm, currents, discrete tracers, wind frequency, Black Sea

ИМБИ - IMBR

Морской биологический журнал, 2017, том 2, № 4, с. 67–83
Marine Biological Journal, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 67–83
http://mbj.marine-research.org; doi: 10.21072/mbj.2017.02.4.07
ISSN 2499-9768 print / ISSN 2499-9776 online

УДК 579:582.26/.27:639.4(262.5)

МИКРОВОДОРОСЛИ ЭПИЗООНА КУЛЬТИВИРУЕМОГО МОЛЛЮСКА *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAM. 1819, ФИТОПЛАНКТОН И ГИДРОЛОГО-ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ АКВАТОРИИ МИДИЙНО-УСТРИЧНОЙ ФЕРМЫ (СЕВАСТОПОЛЬ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2017 г. **Л. И. Рябушко**, д-р биол. наук, вед. н. с., **Н. В. Поспелова**, канд. биол. наук, ст. н. с., **Д. С. Балычева**, канд. биол. наук, н. с., **Н. П. Ковригина**, канд. геогр. наук, ст. н. с., **О. А. Трощенко**, канд. геогр. наук, ст. н. с., **С. В. Капранов**, м. н. с.

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия
E-mail: larisa.ryabushko@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.07.2017 г. Принята к публикации 18.12.2017 г.

В местах культивирования моллюсков накапливается большая биомасса органических веществ и метаболитов, поэтому биомониторинг микроводорослей (далее — МВ) как показателей качества среды в районе марихозяйств является актуальной задачей. Образцы мидий, собранные с коллекторов мидийно-устричной фермы на глубине 6 м в период с февраля 2015 г. по март 2016 г., использовали для изучения МВ, входящих в состав эпизоона моллюсков. Одновременно отбирали пробы воды на горизонтах 0 и 6 м для определения структурных показателей фитопланктона и гидрохимических параметров среды. В воде устанавливали содержание растворённого кислорода, биохимическое потребление кислорода на пятые сутки ($БПК_5$), перманганатную окисляемость в щелочной среде, концентрацию кремния, неорганических и органических форм азота и фосфора согласно общепринятым методам. В эпизооне раковин мидии обнаружено 108 видов и внутривидовых таксонов МВ из 4 отделов: Cyanoprokaryota — 3 вида, Dinophyta и Haptophyta — по 6, Bacillariophyta — 93. Максимальные значения обилия видов (26) и численности МВ эпизоона отмечены в феврале ($74{,}78 \cdot 10^3$ кл.·см$^{-2}$, t = 9,7 °C) и апреле 2015 г. ($62{,}0 \cdot 10^3$ кл.·см$^{-2}$, t = 10,3 °C), а также в январе 2016 г. ($65{,}1 \cdot 10^3$ кл.·см$^{-2}$, t = 9,5 °C), биомассы — в августе (0,272 мг·см$^{-2}$, t = 25,5 °C). Основной вклад в общую численность МВ вносили диатомовые водоросли *Tabularia fasciculata* (C. Agardh) D. M. Williams & Round 1986 и *Navicula ramosissima* (C. Agardh) Cleve 1895, а в биомассу — цианобактерии. В фитопланктоне на горизонтах 0 и 6 м обнаружено 135 видов и внутривидовых таксонов МВ, относящихся к 8 отделам водорослей: Cyanoprokaryota — 2, Bacillariophyta — 47, Dinophyta — 57, Haptophyta — 17, Chlorophyta — 5, Euglenophyta — 2, Cryptophyta — 3 и Chrysophyta — 2. Наибольшее обилие видов диатомовых представлено родом *Chaetoceros* (18). По численности и биомассе преобладали динофлагеллята *Prorocentrum micans* Ehrenb. 1833 и гаптофитовая *Emiliania huxleyi* (Lohmann) W. W. Hay & H. P. Mohler 1967. Максимальная численность ($3700 \cdot 10^6$ кл.·м$^{-3}$) и биомасса (7560 мг·м$^{-3}$) фитопланктона отмечены весной и осенью. Всего в фитопланктоне и эпизооне раковин мидии обнаружено 213 таксонов МВ, из них 30 являются общими. Обнаружено 26 потенциально токсичных видов и 24 вида-биоиндикатора, из них 16 являются бетамезосапробионтами — индикаторами умеренного загрязнения вод. Термохалинные характеристики вод в районе марихозяйства не выходят за пределы многолетних наблюдений. На всех горизонтах содержание кислорода находится на уровне 93–125 % насыщения. Окисляемость воды по рыбохозяйственным нормативам не превышает предельно допустимые концентрации. Биогенные вещества имеют высокий уровень концентрации с широким диапазоном колебаний, что свидетельствует об антропогенном воздействии на акваторию. По соотношению концентраций минеральных форм азота к фосфору и кремния к фосфору отмечено лимитирование развития сообщества МВ азотом и кремнием с июля по декабрь. Выявлены сильные корреляционные

связи между численностью МВ эпизоона мидии и температурой воды, между численностью МВ эпизоона мидии и содержанием растворённого кислорода, а также между биомассой и неорганическим фосфором, средние — с минеральным фосфором и органическим азотом. Для фитопланктона установлены средние корреляционные связи между численностью и гидролого-гидрохимическими показателями: в поверхностном слое воды — с нитратами, в придонном — с температурой, кислородом и органическим азотом. Биомасса фитопланктона имеет среднюю корреляционную связь с концентрацией кремния в воде. Гидролого-гидрохимическая структура морских вод оказывает влияние на видовой состав и количественные характеристики МВ планктона и бентоса, особенно в местах культивирования моллюсков.

Ключевые слова: фитопланктон, микроводоросли эпизоона, гидрохимические характеристики, мидийно-устричная ферма, Чёрное море

Прибрежные акватории Чёрного моря — полигоны для создания ферм по воспроизводству пищевых продуктов для людей, в т. ч. по выращиванию средиземноморской мидии *Mytilus galloprovincialis*, имеющей изысканный вкус и пользующейся большой популярностью в кулинарии. Комплексное изучение этого объекта является особенно перспективно для крымского прибрежья моря [2, 6, 17]. Для этого региона достаточно полно описаны биология и экология мидии, видовой состав фитопланктона, входящего в спектр питания мидии, а также гидролого-гидрохимические характеристики обитания моллюсков как в природной среде, так и в условиях культивирования. Однако при мониторинге состояния марихозяйств необходимо учитывать взаимодействие объекта культивирования со всеми живыми компонентами, участвующими в этом процессе. Впервые комплексное изучение диатомовых водорослей эпизоона культивируемой мидии *M. galloprovincialis*, фитопланктона и гидролого-гидрохимических показателей воды выполнено в Казачьей бухте Чёрного моря в 1995–1996 гг. [13, 14, 16]. Установлено, что поверхность мидии и конструкции для её выращивания довольно интенсивно обрастают донными диатомовыми водорослями. В ряде работ указано, что моллюски выедают диатомеи и снижают их численность и биомассу, тем самым изменяя видовое разнообразие сообществ микроводорослей (далее — МВ) [9, 13, 14, 19, 20]. В Чёрном море встречаются потенциально токсичные виды микроводорослей, и их яды могут быть опасными для человека, использующего в пищу моллюсков [12, 13]. Некоторые из них найдены в пищеварительном тракте, фекалиях и псевдофекалиях мидии из марихозяйства близ Карантинной бухты, в частности динофитовые водоросли рода *Prorocentrum* Ehrenb. 1834, которые обнаруживают в пищевых комках мидии чаще, чем в составе фитопланктона и эпизоона моллюска [9]. Микроводоросли планктона и бентоса не только являются кормовой базой для обитателей моря, но и служат биоиндикаторами сапробности водоёмов [1, 5], однако их характеристики довольно редко используют для оценки качества среды морских акваторий [13–16].

Цель настоящей работы — изучить сезонную изменчивость видового состава и количественных показателей микроводорослей фитопланктона и эпизоона раковин мидии *Mytilus galloprovincialis* при одновременном исследовании термохалинных и гидрохимических характеристик в районе фермы по культивированию двустворчатых моллюсков в прибрежной зоне Чёрного моря близ г. Севастополя.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Ферма находится в акватории крымского прибрежья Чёрного моря, прилегающей к лабораторному корпусу ИМБИ РАН между южным молом Севастопольской бухты и западной границей гидрологического памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» (44°61′83.46″N, 33°50′33.80″E). Пробы в районе фермы и контрольной станции, расположенной в 0,1 мили на северо-запад от марихозяйства, отбирали ежемесячно с февраля 2015 г. по март 2016 г. [9, 14]. Мидии разного возраста по 6 экз. собирали с коллекторов с глубины 6 м, а воду для изучения фитопланктона и для гидролого-гидрохимических анализов — с горизонтов 0 и 6 м.

С каждого экземпляра раковин мидии производили соскобы и смывы обрастания фильтрованной морской водой. Полученную суспензию изучали под световым микроскопом Axioskop 40 C. Zeiss при увеличениях 10×20, 10×40 и 10×100. Количественный учёт клеток микроводорослей выполняли в ка-

мере Горяева объёмом 0,9 мм^3 в трёх повторностях. Расчёт численности, биомассы и обилия видов проводили по методике [13]. Всего обработано 78 проб. Для изучения видового разнообразия и численности фитопланктона пробы воды объёмом 1,5 л сгущали до 25–50 мл методом обратной фильтрации через ядерные мембраны ($D_{пор}$ = 1 мкм). Обработку проб фитопланктона проводили методом прямого счёта МВ в живой и сгущённой капле (V = 0,01 мл) и в камере (V = 1 мл) в трёх повторностях с использованием светового микроскопа Jenaval C. Zeiss при увеличении 10×25. Расчёты численности и биомассы МВ выполнены с помощью компьютерной программы «Планктон» [4]. Всего обработана 31 проба фитопланктона.

В пробах воды определяли содержание растворённого кислорода, биохимическое потребление кислорода на пятые сутки ($БПК_5$), перманганатную окисляемость в щелочной среде, концентрацию кремния, неорганических и органических форм азота и фосфора согласно общепринятым методам [7]. Всего собрано 78 проб и выполнено 676 гидрохимических анализов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Микроводоросли эпизоона мидии. Всего на раковинах мидии обнаружено 108 видов и внутривидовых таксонов МВ отделов: Cyanoprokaryota — 3 вида, Dinophyta и Haptophyta — по 6 видов, Bacillariophyta — 93. В течение годового цикла наибольший вклад (87–99 %) в суммарную численность сообщества МВ вносят диатомовые водоросли. В феврале — июне доминирует по численности прикреплённый колониальный вид-обрастатель диатомовой водоросли *T. fasciculata* (табл. 1). В это время значительный вклад по численности и биомассе вносят характерные для зимне-весеннего сезона колониальные виды диатомовых водорослей *Licmophora abbreviata* C. Agardh 1831, *L. flabellata* (Greville) C. Agardh 1831, *Navicula ramosissima* (C. Agardh) Cleve 1895 и *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup & Hasle 2003, а также одиночноживущие *Cylindrotheca closterium* (Ehrenb.) Reimann et J. C. Lewin 1964 и *Halamphora coffeiformis* (C. Agardh) Levkov 2009. С мая по июль с повышением температуры воды в море показатели численности сообщества МВ имеют близкие низкие значения (рис. 1).

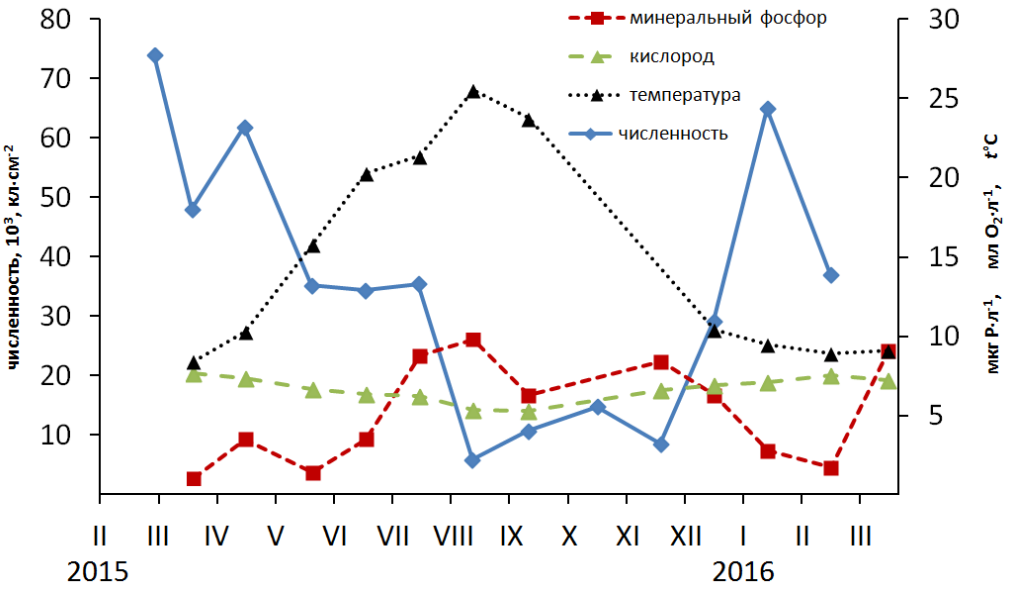


Рис. 1. Сезонная динамика численности диатомовых водорослей эпизоона мидии *Mytilus galloprovincialis*, температуры воды, концентраций кислорода и минерального фосфора

Fig. 1. Seasonal dynamics of diatom algae abundance (blue line) in the *Mytilus galloprovincialis* mussel epizoon, water temperature (black dotted line), concentration of oxygen (green dashed line) and mineral phosphorus (red dashed line)

Таблица 1. Средние значения обилия видов (*s*), численности (*N*) и биомассы (*B*) микроводорослей эпизоона *Mytilus galloprovincialis*

Table 1. Average values of species richness (*s*), abundance (*N*) and biomass (*B*) of microalgae of *Mytilus galloprovincialis* epizoon

Дата	t, °C	Обилие видов (*s*), численность (*N*) и биомасса (*B*)							
		Микроводоросли			Диатомовые водоросли				Цианобактерии
		s	$N_{общ}\cdot10^3$, кл.·см$^{-2}$	$B_{общ}$, мг·см$^{-2}$	*N*, %	*B*, %	Виды-доминанты	$N\cdot10^3$, кл.·см$^{-2}$ доминанта	$N\cdot10^3$, экз.·см$^{-2}$
2015 г.									
27.02	9,7	26	74,78	0,051	99	96	*Tabularia fasciculata*	12,9	0,90
19.03	8,4	11	48,53	0,025	99	77	- « -	36,1	3,46
15.04	10,3	14	61,97	0,033	99	62	- « -	29,6	1,35
20.05	15,8	16	35,63	0,008	99	84	- « -	18,3	2,02
17.06	19,2	15	34,72	0,031	99	57	- « -	13,8	5,27
15.07	21,4	19	36,85	0,062	96	21	*Cylindrotheca closterium*	11,2	28,42
12.08	25,5	6	6,15	0,272	94	0,3	*T. fasciculata*	3,1	5,04
10.09	23,7	14	11,88	0,021	89	27	*Navicula ramosissima*	2,1	6,73
16.10	19,3	9	16,88	0,003	87	44	*Nitzschia tennuirostris*	11,9	3,23
18.11	12,9	11	8,65	0,167	98	2	*N. ramosissima*	3,33	3,52
16.12	10,3	10	31,90	0,006	91	72	- « -	16,2	1,22
2016 г.									
13.01	9,5	17	65,10	0,048	99	34	- « -	15,9	0,68
15.02	8,9	18	38,02	0,017	97	75	- « -	8,2	0,43

Вклад диатомовых в общую биомассу сообщества МВ эпизоона мидии значительно различался по сезонам года (от 0,3 до 96,0 %). В марте количественные показатели диатомовых снижаются, а их вклад в общую биомассу сообщества ещё достаточно высок (77 %). Остальная часть биомассы — цианобактерии, которые в ноябре вместе с диатомовыми составляют второй пик биомассы сообщества МВ. Крупноклеточные колониальные виды диатомовых уступают по количеству мелкоклеточным одиночноживущим, поэтому их общая биомасса в мае является достаточно низкой. В последующие месяцы биомасса диатомовых снижается за счёт мелкоклеточных видов с минимумом в августе, а значения общей биомассы возрастают, т. к. увеличивается вклад в сообщество цианобактерии *Spirulina tennuissima* Kütz 1836. Последний вид встречается в эпизооне мидии круглогодично, но наибольший вклад в общую численность и биомассу вносит в летне-осенний период, что соответствует динамике содержания минерального фосфора (рис. 2). Пики численности цианобактерий и концентрации минерального фосфора в море совпадают в летний период, а минимумы отмечены зимой.

В октябре отмечен минимум биомассы при доминировании мелкоклеточного бентопланктонного вида диатомовой водоросли *Nitzschia tennuirostris* Mereshkovsky 1902 (табл. 1). С ноября 2015 по февраль 2016 г. при снижении температуры воды в море доминирует диатомея *N. ramosissima*. Динамика общей численности и биомассы МВ эпизоона мидии соответствует изменениям концентраций органических форм азота и фосфора (рис. 3).

Фитопланктон. Всего обнаружено 135 видов и внутривидовых таксонов водорослей, относящихся к 8 отделам: Cyanoprokaryota — 2, Bacillariophyta — 47, Dinophyta — 57, Haptophyta — 17, Chlorophyta — 5, Euglenophyta — 2, Cryptophyta — 3 и Chrysophyta — 2. Наибольший вклад в общее количество видов вносят диатомовые и динофитовые водоросли (77 %). В зимне-весенний период преобладают диатомовые, а в летний и осенний — динофитовые. Максимальное видовое разнообразие отмечено с мая по июнь (76–94 вида), минимальное — в августе (34). Наиболее многочисленными являются

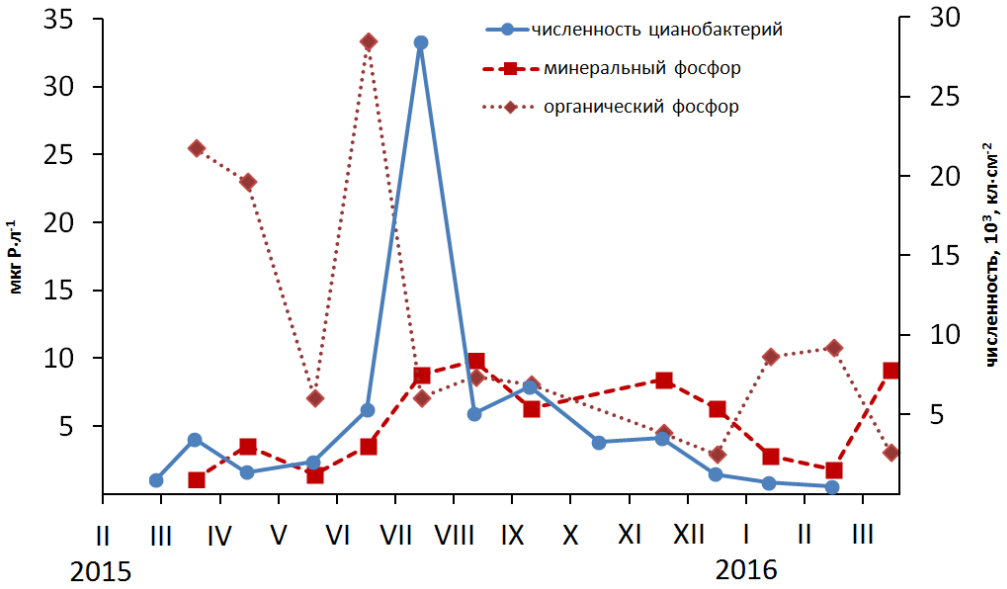


Рис. 2. Сезонная динамика численности цианобактерий эпизоона мидии *Mytilus galloprovincialis,* показателей концентраций минерального и органического фосфора в воде

Fig. 2. Seasonal dynamics of cyanobacteria abundance (blue line) in the *Mytilus galloprovincialis* shell epizoon, concentration of mineral (red dashed line) and organic phosphorus (red dotted line) in water

водоросли родов *Chaetoceros* Ehrenb. 1844 (18), *Protoperidinium* Berg 1881 (11) и *Prorocentrum* (8). Наибольшая частота встречаемости отмечена для диатомовых *Pseudo-nitzschia seriata* (Cleve) H. Peragallo 1899 (87 %), *Cyclotella choctawhatcheeana* Prasad 1990 (67 %), *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve 1873 (71 %), *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) Sundström 1986 (62 %), *Chaetoceros compressus* Lauder 1864 (72 %), *Ch. wighamii* Brightwell 1856 (52 %), *Ch. socialis* Lauder 1864 (52 %), *Nitzschia tenuirostris* (81 %), динофитовых *Prorocentrum micans* Ehrenb. 1833 (100 %), *Pr. compressum* (Bail.) Abe ex Dodge 1975 (57 %), *Pr. cordatum* (Ostenf.) Dodge 1975 (72 %), *Gymnodinium wulffii* Schiller 1933 (76 %), *Heterocapsa triquetra* (Ehrenb.) Stein 1883 (81 %), а также гаптофитовой *Emiliania huxleyi* (Lohmann) W. W. Hay & H. P. Mohler 1967 (100 %). Численность фитопланктона в акватории марихозяйства варьировала от $13 \cdot 10^6$ до $3700 \cdot 10^6$ кл.·м$^{-3}$, биомасса — от 30 до 7560 мг·м$^{-3}$ (табл. 2, рис. 4). Почти круглый год диатомовые и гаптофитовые водоросли доминируют, составляя 30–96 % численности и биомассы.

В феврале — марте 2015 г. в фитопланктоне поверхностных вод отмечено «цветение» воды, вызванное диатомовыми водорослями рода *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo 1900, численность которых достигала $2030 \cdot 10^6$ кл.·м$^{-3}$ (91 %). На горизонте 6 м при увеличении численности фитопланктона до $3700 \cdot 10^6$ кл.·м$^{-3}$ доминировал вид *Sk. costatum* ($1900 \cdot 10^6$ кл.·м$^{-3}$). В марте — апреле 2015 г. и январе — феврале 2016 г. развивались мелкоклеточные виды *Chaetoceros compressus* и *Ch. curvisetus* (до 75 и 77 % суммарной численности и биомассы соответственно). В мае с прогревом поверхностного слоя воды до 17 °С при формировании сезонного термоклина виды рода *Chaetoceros* Ehrenb. 1844 вызывали «цветение» воды. В слое 6 м ($t_{воды}$ = 15,8 °С) отмечено резкое снижение всех количественных показателей фитопланктона.

Весной основу численности и биомассы фитопланктона составляют мелкоклеточные динофитовые *Gymnodinium wulffii* и *G. kowalevskii* Pitzik 1967 и крупноклеточные виды рода *Ceratium F.* Schrank 1793, доминируют также виды рода *Prorocentrum* (*P. compressum*, *P. cordatum*, *P. micans*) и *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Loeblich III 1976, отмеченные в пищевом спектре культивируемой мидии [9], которые могут продуцировать фитотоксины. Для марта 2016 г. характерно снижение всех количественных показателей до минимальных значений. С апреля по июль и в ноябре значительный вклад в суммарную биомассу фитопланктона вносят динофитовые водоросли (30–68 %).

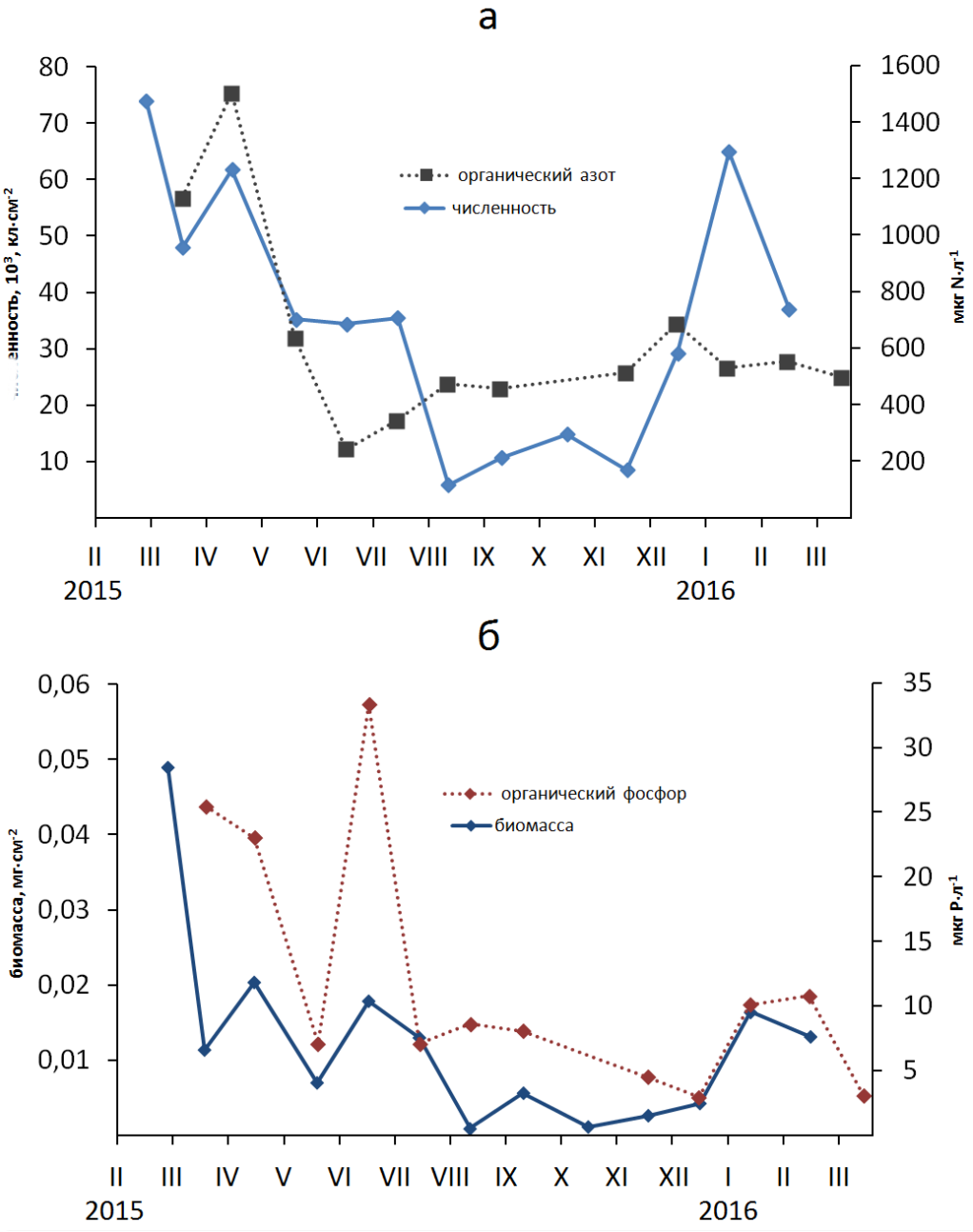


Рис. 3. Сезонная динамика численности и биомассы микроводорослей эпизоона мидии *Mytilus galloprovincialis*, показателей концентраций органического азота (а) и фосфора (б) в воде

Fig. 3. Seasonal dynamics of microalgae abundance (a, upper panel, blue solid line) and biomass (б, lower panel, blue solid line) of the *Mytilus galloprovincialis* shell epizoon, concentration of organic nitrogen (a, black dotted line) and organic phosphorus (б, red dotted line) in water

Летний фитопланктон представлен диатомовыми (крупноклеточным видом *P. calcar-avis*, составлявшим 97 % суммарной биомассы, и видами рода *Chaetoceros*). В июле отмечены *Leptocylindrus danicus* Cleve 1889 и *C. choctawhatcheeana*. Особое место в фитопланктоне моря летом занимает мелкоклеточная гаптофитовая водоросль *E. huxleyi*, достигающая в июне максимальных значений (85 % суммарной численности). Этот вид доминировал в мае — июле 2015 г. и октябре — феврале 2016 г.

На горизонте 0 м по численности доминируют мелкие жгутиковые и зелёные водоросли рода *Platymonas* G. S. West 1916 — обитатели вод, загрязнённых растворённым органическим веществом. В сентябре на всех глубинах отмечено «цветение» воды, вызванное крупноклеточной диатомовой во-

Таблица 2. Численность (*N*) и биомасса (*B*) фитопланктона при различных соотношениях концентраций неорганических форм азота, фосфора и кремния в воде на глубине 0 и 6 м

Table 2. The abundance (*N*) and biomass (*B*) of phytoplankton and the ratio of inorganic nitrogen concentrations, phosphorus and silicon in water at depths of 0 and 6 m

Дата	Фитопланктон				*N / P* Норма = 16		*Si / P* Норма = 23		*Si / N* Норма = 1,4	
	$N_{сум}\cdot10^6$, кл.·м$^{-3}$		$B_{сум}$, мг·м$^{-3}$							
H, м	0 м	6 м	0 м	6 м	0 м	6 м	0 м	6 м	0 м	6 м
27.02.2015	2223,87	–	1889,75	–						
19.03.2015	1779,93	3703,86	1056,16	2083,42	10,1	51,7	7,7	48,1	0,76	0,93
15.04.2015	240,77	396,28	528,64	495,17	39,0	22,2	18,9	11,8	0,48	0,53
20.05.2015	1110,47	404,19	1243,05	543,90	9,6	32,7	18,6	28,9	1,95	1,20
17.06.2015	279,25	304,37	419,70	317,98	18,8	7,09	40,0	34,8	2,12	0,54
15.07.2015	1050,83	527,31	817,95	523,25	7,2	3,68	9,6	8,2	1,33	2,24
12.08.2015	1494,67	14,17	507,28	63,13	1,5	2,47	4,4	6,6	3,02	2,65
10.09.2015	231,71	130,45	7566,52	3767,72	3,2	6,05	2,0	4,7	0,63	1,00
16.10.2015	24,73	29,04	362,15	487,00	3,4	–	5,9	–	1,18	–
18.11.2015	16,12	60,54	30,54	44,00	10,9	13,3	9,6	13,1	0,88	0,98
16.12.2015	245,61	264,60	154,99	197,36	9,3	15,5	14,8	14,2	1,59	0,91
13.01.2016	299,48	435,40	209,78	287,34	22,1	25,3	23,6	43,8	1,06	1,72
15.02.2016	108,27	44,42	58,23	32,57	347,0	37,0	598,0	103,0	1,72	2,78
16.03.2016	561,80	230,77	1367,35	227,11	14,5	12,8	3,53	4,72	0,24	0,37

дорослью *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström 1986. В октябре — ноябре суммарные значения численности и биомассы микроводорослей снижались, при этом в октябре снова доминировал *P. alata* (77–95 численности и 91–96 % биомассы), а с ноября 2015 г. до февраля 2016 г. — *E. huxleyi*. В фитопланктоне отмечено 27 видов гаптофитовых и диатомовых водорослей, в т. ч. 18 видов рода *Chaetoceros*, вызывающих «цветение» воды в море.

В эпизооне мидии и фитопланктоне обнаружено 22 вида динофитовых и 4 вида диатомовых водорослей, которые относятся к потенциально токсичным МВ. Для фитопланктона и микроводорослей эпизоона выявлено 30 общих видов и отмечена тенденция увеличения численности диатомовых водорослей в зимне-весенний период. К индикаторам органического загрязнения вод относятся 24 вида МВ, из них 16 видов являются бетамезосапробионтами (индикаторами умеренного загрязнения), 4 — альфамезосапробионтам (индикаторами значительного загрязнения) и 4 — олигосапробионтам (индикаторами чистых вод). Бетамезосапробионт *T. fasciculata* встречается в эпизооне мидии круглогодично и доминирует в течение 6 мес. К альфамезосапробионтам относятся *Melosira moniliformis* (O. F. Müller) C. Agardh 1824 и *Sk. costatum*, которые встречаются в фитопланктоне и эпизооне.

Для установления экологических факторов, влияющих на структуру сообществ МВ, проведён анализ содержания биогенных элементов в воде, а также солёности и температуры воды в море (рис. 5). В марте отмечена гомотермия вод (8,4 °С) на всех горизонтах (рис. 5а). В апреле происходит слабый прогрев воды и формируется сезонный термоклин, занимающий всю толщу вод со средним вертикальным градиентом температуры 0,4 °С·м$^{-1}$. В мае начинается самый интенсивный прогрев поверхностного слоя воды — от 10,6 до 17,0 °С. В это время формируется верхний квазиоднородный слой толщиной в 5 м и отмечается вертикальное термическое расслоение воды. Средняя солёность в районе исследования достигала 17,9 ‰, а её ежемесячные колебания на двух горизонтах имели близкие значения и не превышали 0,4 ‰ (рис. 5б).

В июне при температуре 22,4 °С летний пик численности фитопланктона совпал с максимумом концентрации органического фосфора, что обусловлено, по-видимому, накоплением биомассы и продуктов разложения гидробионтов. В июле отмечен «скрытый» прибрежный апвеллинг, когда темпе-

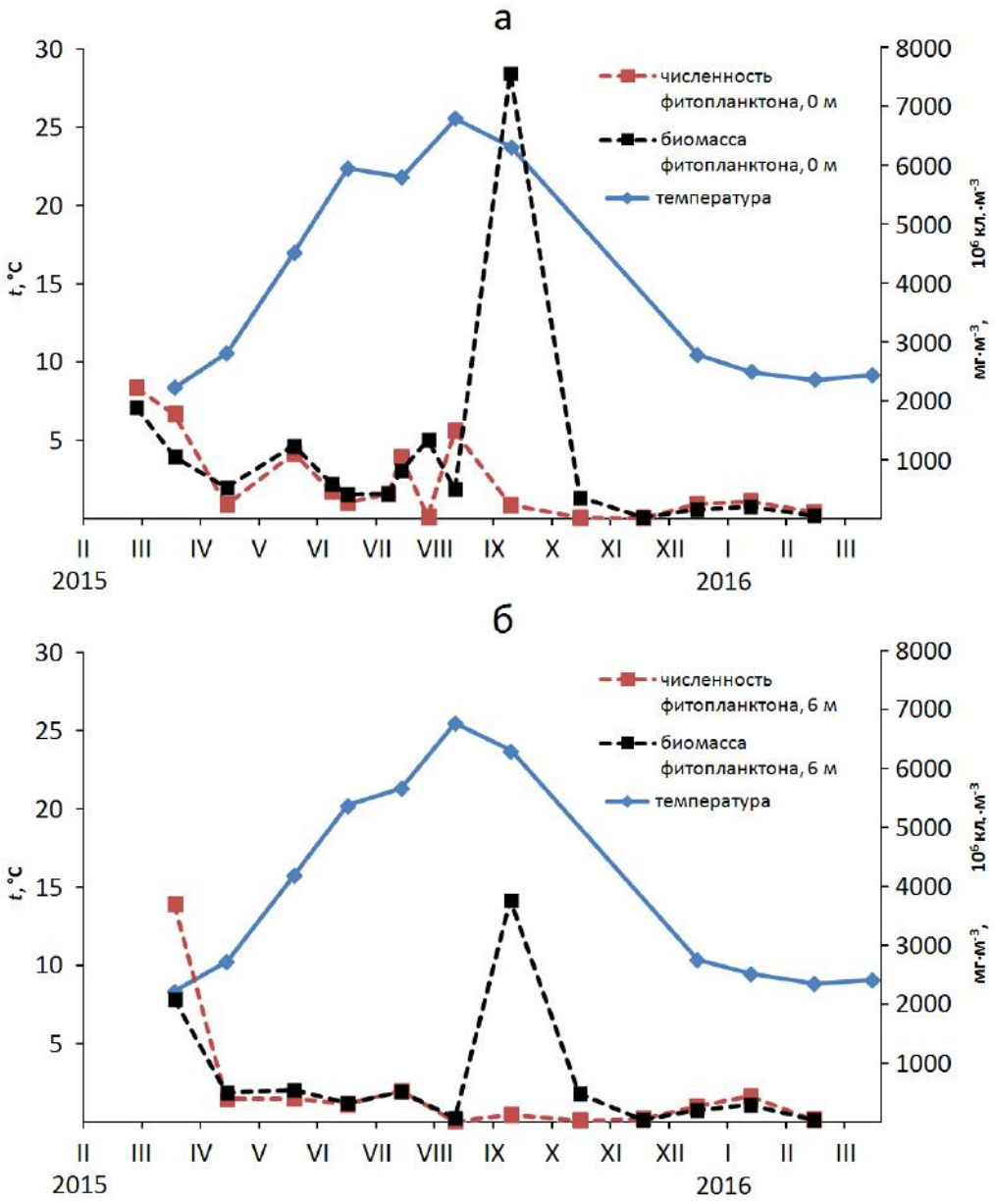


Рис. 4. Сезонная динамика численности и биомассы фитопланктона и температуры воды на 0 м (а), 6 м (б)

Fig. 4. Seasonal dynamics of phytoplankton abundance (red dashed line), biomass (black dashed line) and water temperature (blue solid line) at (a) 0 m and (b) 6 m

ратура в придонном слое снижалась на 8 °С, а в поверхностном — на 2 °С. В августе температура воды во всей толще составляла 26 °С и вертикальное термическое расслоение прекращалось. В сентябре поверхность воды охлаждалась до 23,8 °С, и с октября до декабря темпы снижения температуры были аналогичны скорости её повышения в мае — июне (4–5 °С в месяц). В это время наблюдается осенне-зимнее конвективное перемешивание вод с однородной температурой от поверхности до дна.

Концентрация кислорода в воде в течение годового цикла находилась на достаточно высоком уровне, а диапазон колебаний составлял 93–125 % насыщения (рис. 5в). В среднем содержание кислорода на поверхности воды составляло 106 % насыщения, по сравнению с контрольной станцией было выше на 1 % и с 2000–2001 гг. — на 5 % [3]. Концентрации кислорода на горизонтах 0 и 6 м практически совпадали (кроме июля в сторону повышения на поверхности воды и марта с максимумом после вспышки численности МВ). На контрольной станции в это время отмечено равномерное снижение концентрации кислорода от поверхности к нижнему горизонту. В летние месяцы содержание кислорода

в воде выше нормального: на поверхности максимум составлял 125 %, в придонном слое — 112 % насыщения.

Впервые определено $БПК_5$ для всех горизонтов (интервал варьирования от 0,11 до 2,10 мг $O_2 \cdot л^{-1}$), в то время как раньше этот параметр определяли только в поверхностном слое воды. С июня по сентябрь отмечено повышение $БПК_5$, а с октября по март — понижение. Средние значения $БПК_5$ снижались с глубиной (от 1,27 на поверхности до 0,62 мг $O_2 \cdot л^{-1}$ в придонном слое воды). Максимальная величина $БПК_5$, превышающая предельно допустимую концентрацию (ПДК) по рыбохозяйственным нормативам (2,0 мг $O_2 \cdot л^{-1}$), отмечена в поверхностных водах в сентябре (2,10 мг $O_2 \cdot л^{-1}$). За весь период исследования это был единственный случай незначительного превышения ПДК.

Диапазон изменчивости окисляемости воды составил от 2,17 до 3,11 мг $O_2 \cdot л^{-1}$, и эти параметры повышались в весенне-летний период и снижались в осенне-зимний. Окисляемость поверхностных и придонных вод практически совпадала (2,73–2,76 мг $O_2 \cdot л^{-1}$). Значения окисляемости, превышающие ПДК по рыбохозяйственным нормативам (4,0 мг $O_2 \cdot л^{-1}$), в районе марихозяйства не отмечены.

Годовой диапазон концентраций кремния в воде акватории фермы варьировал от 16,5 до 167,6 мкг·$л^{-1}$ на поверхности воды и от 26,4 до 172,9 мкг·$л^{-1}$ на 6 м при средних значениях 70 и 79 мкг·$л^{-1}$ соответственно (рис. 5г). Сезонная изменчивость содержания кремния на всех горизонтах отличалась синхронностью. Минимальные концентрации кремния отмечены в марте и сентябре после периода увеличения численности диатомовых водорослей планктона и микрофитобентоса [13].

Показатели концентраций аммонийного (от 4,7 до 50,2 мкг·$л^{-1}$) и нитратного (от 0,2 до 37 мкг·$л^{-1}$) азота (рис. 5д) в воде колебались наиболее сильно. В меньшей степени отмечены вариации содержания минерального фосфора (0,4–14 мкг·$л^{-1}$) (рис. 5ж) и нитритного азота (0,1–4,7 мкг·$л^{-1}$). Максимальные значения концентраций нитритного азота не превышали ПДК (20 мкг·$л^{-1}$). В целом содержание биогенных веществ в воде в районе марихозяйства увеличивалось с марта по июнь и снижалось с августа по октябрь, что соответствует изменениям количественных характеристик МВ (рис. 1, рис. 4). Изменение концентрации биогенных веществ на двух горизонтах происходило синхронно, а размах варьирования уменьшался от поверхности ко дну. Увеличение этих показателей на поверхности обусловлено, вероятно, влиянием на акваторию муниципальных сточных вод г. Севастополя.

Не менее важными элементами для МВ являются органические формы азота и фосфора. В поверхностном слое воды концентрации органического азота варьировали от 290 до 4800 мкг·$л^{-1}$, в придонном слое — от 206 до 1135 мкг·$л^{-1}$ (рис. 5е, рис. 5з). Диапазон изменений концентрации органического фосфора на глубине 0 м составлял от 3 до 31 мкг·$л^{-1}$, а в придонном слое не отличался от поверхностного (2,2–29,1 мкг·$л^{-1}$). При высокой температуре воды органический фосфор быстро переходит в минеральный и потребляется МВ. В целом чёткой сезонной изменчивости концентраций органических форм азота и фосфора не наблюдали. Существенное влияние на гидрохимический режим акватории оказывает антропогенный фактор. Так, максимальные значения концентраций органического, аммонийного и нитритного азота, а также высокая величина $БПК_5$, отмеченные 15 апреля 2015 г., объясняются, вероятно, влиянием загрязнённых вод Севастопольской бухты. Наибольшая величина концентрации органического фосфора на поверхности воды, полученная 17 июня 2015 г., обусловлена влиянием аварийного выпуска хозяйственно-бытовых сточных вод.

Сравнительный анализ сезонной динамики количественных характеристик фитопланктона и МВ эпизоона раковин мидии показал, что численность МВ выше в зимне-весенний сезон, а биомасса — в летне-осенний (рис. 6). При этом сопряжённость между общей численностью и биомассой МВ двух биотопов слабая (для эпизоона) или практически отсутствует (для фитопланктона). Это объясняется, прежде всего, разнородностью видового состава МВ, особенно фитопланктона, и сезонностью развития мелко- и крупноклеточных видов диатомовых и цианобактерий эпизоона мидии.

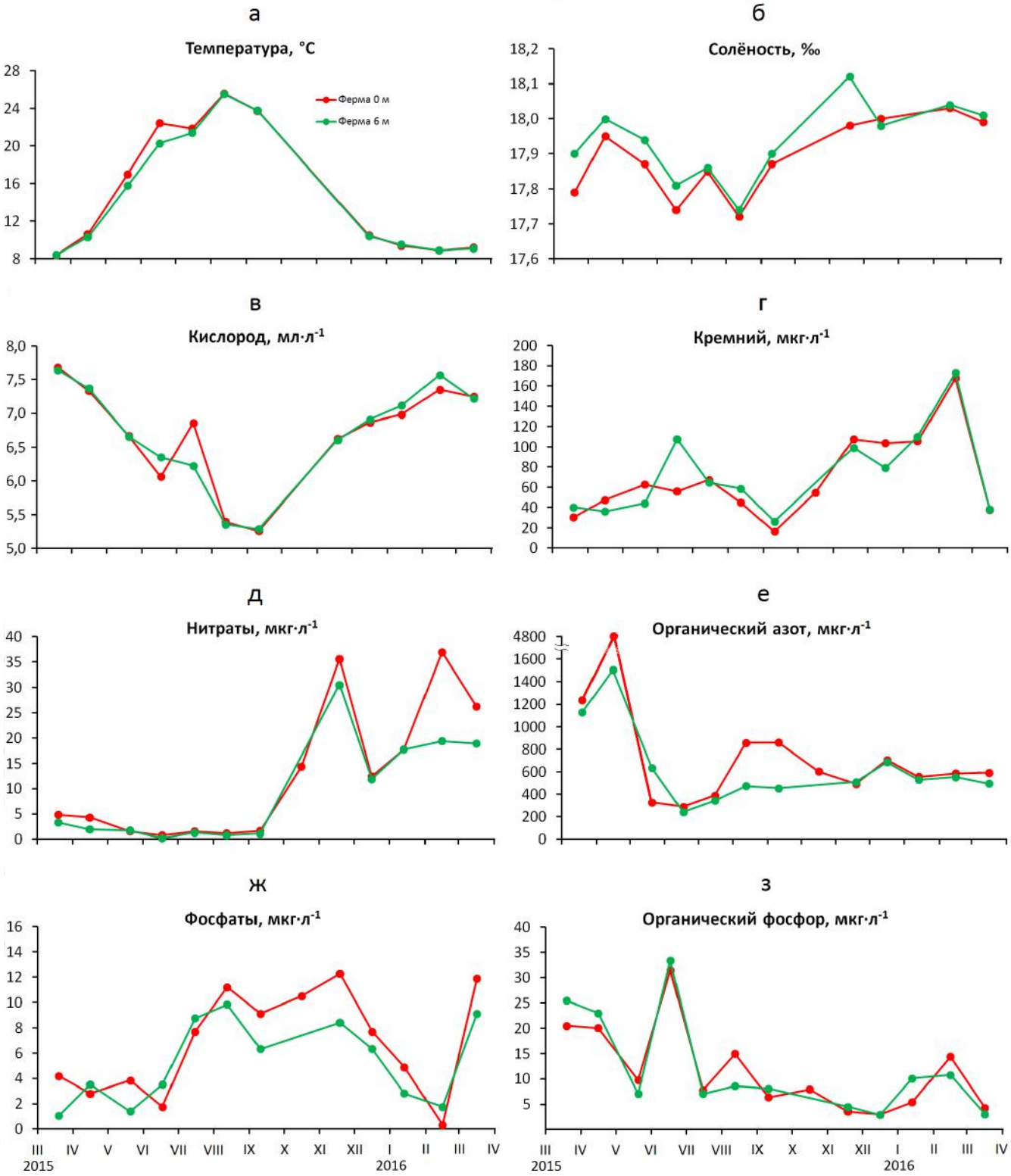


Рис. 5. Сезонная динамика основных гидрохимических характеристик воды: температура воды (а), солёность (б), значения концентраций кислорода (в), кремния (г), нитратов (д), органического азота (е), фосфатов (ж) и органического фосфора (з)

Fig. 5. Seasonal dynamics of the main hydrochemical characteristics of the water at 0 m (red line) and 6 m (green line): water temperature (a), salinity (б), concentration of dissolved oxygen (в), silicon (г), nitrates (д), organic nitrogen (е), inorganic phosphorus (ж), and organic phosphorus (з)

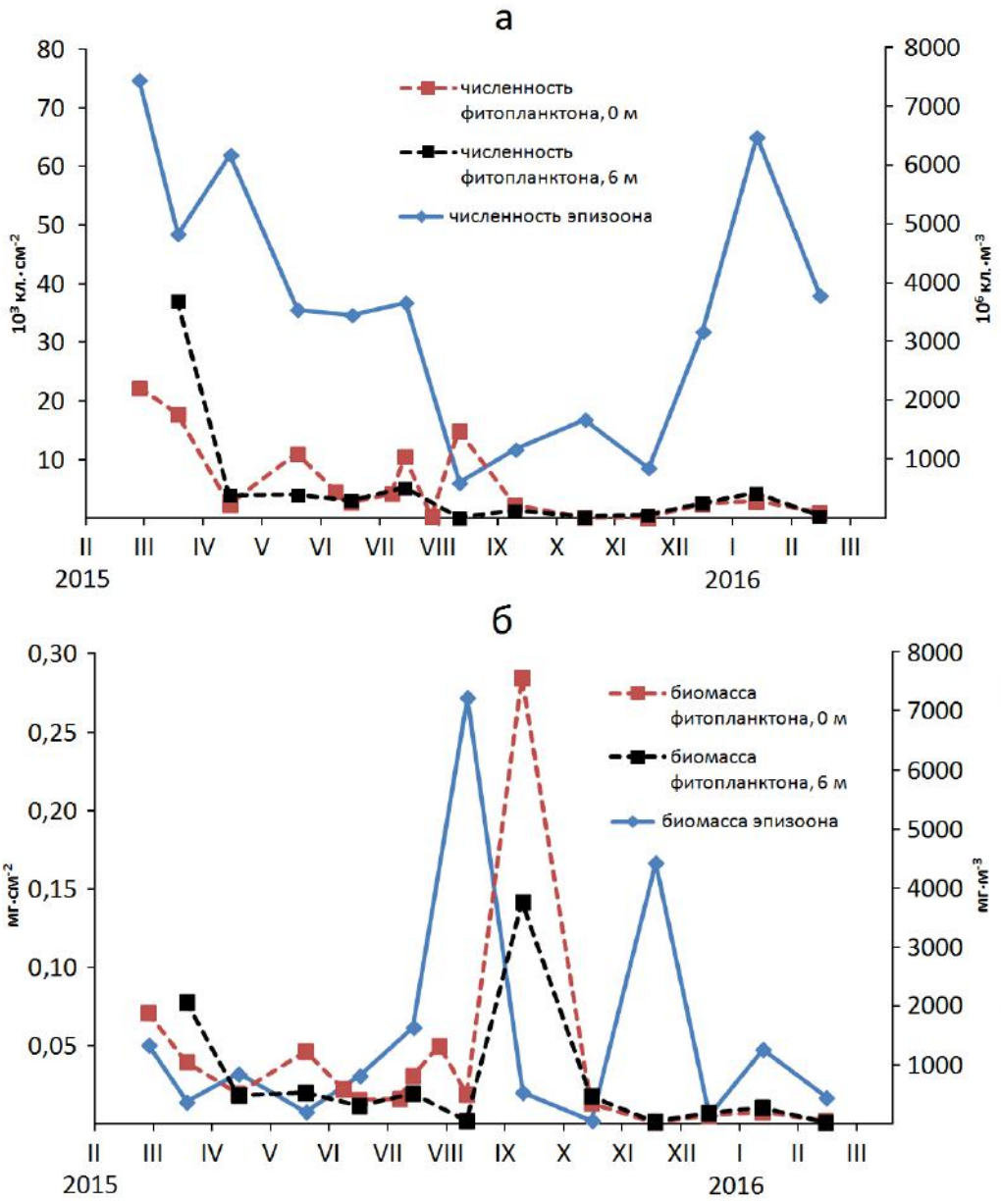


Рис. 6. Сезонная динамика численности (а) и биомассы (б) фитопланктона и микроводорослей эпизоона мидии в районе мидийно-устричной фермы

Fig. 6. Seasonal dynamics of (a) abundance (red dashed line: at the depth of 0 m; black dashed line: at the depth of 6 m) and (b) biomass (red dashed line: at the depth of 0 m; black dashed line: at the depth of 6 m) of phytoplankton and mussel epizoon microalgae (blue solid line) in the mussel-and-oyster farm area

В результате сопоставления динамики количественных характеристик МВ планктона и эпизоона мидии с гидролого-гидрохимическими показателями воды в районе марихозяйства установлены некоторые закономерности и корреляционные связи между биотой и параметрами среды их обитания. Следует отметить, что микроводоросли сами оказывают влияние на гидрохимическую структуру морских вод, обогащая их органическим веществом, особенно в местах культивирования моллюсков. От пространственно-временной изменчивости гидрологических параметров во многом зависит формирование гидрохимической структуры морской воды. Особую роль в этих процессах играет в первую очередь динамика температуры воды и биогенных элементов, которые оказывают существенное влияние на состав и изменения численности и биомассы альгофлоры. Установлено, что при достаточном количестве биогенных элементов донные МВ, относящиеся к видам-обрастателям, увеличивают свою численность и биомассу на поверхности гидробионтов и на конструкциях марихозяйств [13, 14].

Изучение механизмов потребления азота и фосфора разными видами МВ Чёрного моря может быть использовано для оценки влияния биогенных элементов на развитие фитопланктона в районе марихозяйства. Так, при исследовании влияния добавок фосфора и азота на культивируемую планктонную гаптофитовую водоросль *E. huxleyi* установлено, что при невысокой концентрации фосфора и низком отношении содержания азота к фосфору происходит доминирование этого вида в фитопланктоне моря [15]. При этом оптимальным для её роста является соотношение в среде азота и фосфора ниже соотношения Редфилда. Авторы полагают, что этот вид может расти при малых концентрациях азота, что связано с более низкой константой полунасыщения для поглощения азота. Именно в июне, при наибольших концентрациях фосфора в воде в районе марихозяйства, отмечена максимальная численность этой водоросли, что согласуется с данными, указанными для фитопланктона шельфа северо-восточной части моря [8, 15].

В холодное время года в период конвективного перемешивания вод обеднённые поверхностные слои опускаются ко дну, а обогащённые придонные воды поступают в толщу. В июне в районе фермы биогенные элементы сбалансированы между собой и не лимитируют рост МВ. С мая по июль, а также в январе — феврале соотношение между концентрациями кремния и азота является оптимальным. С июля по ноябрь происходит истощение эвфотического слоя кремнием. В другие месяцы МВ не испытывали недостатка в азотном и фосфорном питании. Содержание кремния сохранялось стабильным в течение года.

Следует подчеркнуть, что кремний — важнейший и необходимый жизненный микроэлемент для большинства организмов, включая человека. Он активно участвует в метаболизме и построении панциря у диатомовых водорослей, особенно донных видов. Поскольку диатомовые планктона и бентоса являются ведущей группой МВ в Чёрном море, целесообразно рассмотреть динамику содержания кремния в воде. В акватории марихозяйства при максимальном развитии диатомового комплекса концентрация растворённого кремния резко снижается до минимума (рис. 5г, рис. 6). Ранее подобное падение содержания кремния отмечено в зал. Восток Японского моря в марте 1980 г. при максимуме биомассы бентосных диатомовых водорослей [10, 13]. В б. Казачья Чёрного моря содержание кремния снижалось до аналитического нуля [13, 16]. Диатомовые способны извлекать кремний из воды и накапливать запасы кремнезёма в своих клетках, поэтому во время массового развития этих водорослей концентрация кремния в природных водах значительно снижается [22].

Анализ степени обеспеченности вод биогенными элементами, лимитирующими развитие МВ, основан на сопоставлении отношений их молярных концентраций в среде с классическим соотношением $C : Si : N : P = 106 : 23 : 16 : 1$ [18, 21]. С июля по декабрь вода в акватории марихозяйства лимитирована минеральными формами азота. При норме соотношения азота к фосфору $N : P = 16$ превалируют фосфаты (табл. 2), поступающие с бытовыми сточными водами от береговых источников загрязнения ($N : P < 16$). В январе и феврале нитраты поступают в прибрежье в основном с речным стоком во время зимнего конвективного перемешивания вод ($N : P > 16$).

Между элементами абиотических и биотических составляющих акватории морской фермы проведён корреляционный анализ (рассчитаны коэффициенты парной корреляции R). Для анализа использовали только значения, входящие в 95 % доверительный интервал и соответствующие следующим критериям статистики: $0{,}5 < R < 0{,}7$ — средняя связь; $0{,}7 < R < 0{,}9$ — сильная; $0{,}9 < R < 1$ — очень сильная. Корреляция численности диатомовых водорослей эпизоона и концентрации минеральной формы фосфора отрицательная, т. е. концентрация фосфатов снижается в зимне-весенний сезон при высокой численности МВ и повышается в летне-осенний. Высокая отрицательная корреляция численности диатомовых с температурой воды отражает общую тенденцию их сезонной динамики, характерной для микрофитобентоса Чёрного моря: увеличение N и B в зимне-весенний период при низкой температуре воды и снижение в летне-осенний сезон при её повышении [13].

Установлено, что общая численность фитопланктона имеет средние корреляционные связи с солёностью (R = -0,68) и концентрацией нитратов (R = -0,51) в поверхностном слое и температурой (R = -0,62), содержанием растворённого кислорода (R = 0,57) и органического азота (R = 0,52) в придонном горизонте. Биомасса фитопланктона имеет среднюю корреляцию только с концентрацией кремния (R = -0,52 и R = -0,55 на 0 и 6 м соответственно).

Численность МВ эпизоона имеет сильную корреляционную связь с температурой воды (R = -0,71), содержанием растворённого кислорода (R = 0,76) и минерального фосфора (R = -0,70) и среднюю — с концентрацией органического азота (R = 0,54). Общая биомасса МВ эпизоона имеет среднюю корреляцию только с содержанием минерального фосфора. В отличие от состава органических форм фосфора, в состав органического азота входят, по-видимому, медленно утилизируемые микроводорослями продукты метаболизма планктона и бентоса, а также поллютанты, поступающие с хозяйственно-бытовыми сточными водами, что объясняет слабую корреляцию концентрации данной формы азота с биомассой и среднюю — с численностью МВ эпизоона. Между содержанием кислорода и количественными показателями фитопланктона связь отсутствует.

Анализ гидролого-гидрохимических характеристик показал, что между температурой и содержанием растворённого кислорода в воде наблюдается очень сильная корреляция, а между температурой и солёностью — средняя. Сильная взаимозависимость отмечена между солёностью, концентрацией нитратов и нитритов на горизонте 6 м. Между остальными параметрами установлены средние связи. Севастопольская бухта является основным источником загрязнения, оказывающим влияние на формирование качества воды и на количественные характеристики МВ акватории марихозяйства. Для этого района и ранее отмечали повышенные, по сравнению с фоном, концентрации минеральных и органических форм азота, фосфора, растворённого органического вещества, $БПК_5$ [3]. Для данной акватории с помощью комплексного индекса эвтрофикации E-TRIX [23] определён уровень трофности, который составил 2,73 при варьировании от 1,68 до 4,33 [3].

Таким образом, установлены общие тенденции изменения абиотических и биотических факторов среды, определяющих особенности формирования сезонной структуры фитопланктона и микрофитобентоса как единого эколого-флористического комплекса микроводорослей в прибрежной акватории мидийно-устричного марихозяйства.

Выводы.

1. В эпизооне мидии обнаружено 108 видов и внутривидовых таксонов микроводорослей с преобладанием бентосных диатомовых (93 вида), максимальными значениями обилия видов (26) и численности в феврале. Основной вклад в общую численность МВ вносят донные диатомовые водоросли *Tabularia fasciculata* и *Navicula ramosissima*, а в биомассу — цианобактерии. Отмечены следующие тенденции сезонной динамики количественных характеристик МВ: обилие диатомовых водорослей в зимне-весенний сезон, снижение численности в летне-осенний период и увеличение биомассы летом за счёт цианобактерий, что в целом характерно для микрофитобентоса Чёрного моря.
2. В фитопланктоне обнаружено 135 видов и внутривидовых таксонов, относящихся к 8 отделам водорослей: Cyanoprokaryota — 2, Bacillariophyta — 47, Dinophyta — 57, Haptophyta — 17, Chlorophyta — 5, Euglenophyta — 2, Cryptophyta — 3 и Chrysophyta — 2. Наибольшее обилие видов диатомовых отмечено у рода *Chaetoceros* (18). По численности и биомассе преобладают динофлагеллята *Prorocentrum micans* и гаптофитовая *Emiliania huxleyi*. Максимальная численность и биомасса фитопланктона отмечена весной и осенью.
3. Всего в фитопланктоне и эпизооне мидии обнаружено 213 таксонов МВ, из них 30 видов являются общими. Выявлено 26 потенциально токсичных видов и 24 вида-индикатора, из них 16 бетамезосапробионтов — индикаторов умеренного загрязнения вод.
4. Установлены корреляционные связи для гидролого-гидрохимических показателей водной среды в районе марихозяйства: средняя связь между температурой и солёностью, очень сильная между температурой и содержанием растворённого кислорода, а также численностью микроводорослей

эпизоона мидии. Численность донных МВ эпизоона мидии имеет среднюю корреляционную связь с концентрацией минерального фосфора и органического азота, биомасса МВ — среднюю с концентрацией минерального фосфора. Численность фитопланктона имеет среднюю связь с концентрацией нитратов в поверхностном слое воды, температурой, кислородом и органическим азотом на 6 м.

5. Внутригодовые термохалинные характеристики не выходили за диапазон многолетних наблюдений. Содержание растворённого в воде кислорода на всех горизонтах находилось на высоком уровне (93–125 % насыщения). Соотношение концентраций минеральных форм азота к фосфору и концентраций кремния к фосфору с июля по декабрь ниже нормы, что вызывает лимитирование развития автотрофов азотом и кремнием.
6. При выборе мест размещения марихозяйств необходимо учитывать гидролого-гидрохимические и экологические условия обитания гидробионтов, в т. ч. кормовую базу моллюсков, состоящую преимущественно из микроводорослей. В районе фермы по культивированию двустворчатых моллюсков в прибрежной зоне Чёрного моря близ г. Севастополя имеются благоприятные условия для развития экологически сбалансированного марихозяйства.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Разработка научных основ решения гидробиологических и биотехнологических проблем интегрированного управления прибрежными зонами» (№ 115081110011).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Баринова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. *Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды*. Тель-Авив, 2006. 498 с. [Barinova S. S., Medvedeva L. A., Anisimova O. V. *Bioraznoobrazie vodoroslei-indikatorov okruzhayushchei sredy*. Tel'-Aviv, 2006, 498 p. (in Russ.)].
2. Иванов В. Н., Холодов В. И., Сеничева М. И., Пиркова А. В., Булатов К. В. *Биология культивируемых мидий*. Киев : Наукова думка, 1989. 100 с. [Ivanov V. N., Kholodov V. I., Senicheva M. I., Pirkova A. V., Bulatov K. V. *Biologiya kul'tiviruemykh midii*. Kiev: Naukova dumka, 1989, 100 p. (in Russ.)].
3. Куфтаркова Е. А., Немировский М. С., Родионова Н. Ю. Гидрохимический режим района экспериментальной мидиевой фермы (рейд Севастополя, Чёрное море) // *Экология моря*. 2002. Вып. 59. С. 61–65. [Kuftarkova E. A., Nemirovsky M. S., Rodionova N. Yu. Hydrochemical regime of the region of the experimental mussel farm (the outer harbor of Sevastopol, the Black Sea). *Ekologiya morya*, 2002, iss. 59, pp. 61–65. (in Russ.)].
4. Лях А. М., Брянцева Ю. В. Компьютерная программа для расчёта основных параметров фитопланктона // *Экология моря*. 2001. Вып. 58. С. 87–90. [Lyakh A. M., Bryantseva Yu. V. Computer's program for the calculation of basic phytoplankton parameters. *Ekologiya morya*, 2001, iss. 58, pp. 87–90. (in Russ.)].
5. Макрушин А. В. *Биологический анализ качества вод*. Ленинград, 1974. 60 с. [Makrushin A. V. *Biologicheskii analiz kachestva vod*. Leningrad, 1974, 60 p. (in Russ.)].
6. *Марикультура мидий на Чёрном море* / под ред. В. Н. Иванова. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007. 314 с. [*Marikul'tura midii na Chernom more* / V. N. Ivanov (Ed.). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2007, 314 p. (in Russ.)].
7. *Методы гидрохимических исследований основных гидрохимических элементов*. Москва : ВНИРО, 1988. 120 с. [*Metody gidrokhimicheskikh issledovanii osnovnykh gidrokhimicheskikh elementov*. Moscow: VNIRO, 1988, 120 p. (in Russ.)].
8. Паутова Л. А., Микаэлян А. С., Силкин В. А. Структура планктонных фитоценозов шельфовых вод северо-восточной части Чёрного моря в период массового развития *Emiliania huxleyi* в 2002-2005 гг. // *Океанология*. 2007. Т. 47, № 3. С. 408–417. [Pautova L. A., Mikaelyan A. S., Silkin V. A. Structure of

plankton phytocoenoses in the shelf waters of the northeastern Black Sea during the *Emiliania huxleyi* bloom in 2002–2005. *Okeanologiya*, 2007, vol. 47, no. 3, pp. 408–417. (in Russ.)].

9. Поспелова Н. В., Балычева Д. С., Рябушко Л. И. Микроводоросли в спектре питания культивируемых мидий (Крым, Чёрное море) // *Труды V Междунар. науч.-практ. конф. «Морские исследования и образование (MARESEDU–2016)»*. Москва : Феория, 2016. С. 434–438. [Pospelova N. V., Balycheva D. S., Ryabushko L. I. Mikrovodorosli v spektre pitaniya kul'tiviruyemykh midii (Krym, Chernoe more). In: *Trudy V Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. "Morskie issledovaniya i obrazovanie (MARESEDU–2016)"*. Moscow: Feoriya, 2016, pp. 434–438. (in Russ.)].
10. Пропп М. В., Пропп Л. Н. Гидрохимические основы процесса первичного продуцирования в прибрежном районе Японского моря // *Биология моря*. 1981. № 1. С. 29–38. [Propp M. V., Propp L. N. Gydrohimicheskie osnovy protcessa pervichnogo produtsirovaniya v pribrezhnom rayone Yaponskogo morya. *Biologiya morya*, 1981, no. 1, pp. 29–38. (in Russ.)].
11. Рябушко Л. И. *Диатомовые водоросли верхней сублиторали северо-западной части Японского моря* : автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.18-гидробиология. Севастополь, 1986. 24 с. [Ryabushko L. I. *Diatomovye vodorosli verkhnei sublitorali severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya*: avtoref. dis. … kand. biol. nauk: 03.00.18. Sevastopol, 1986, 24 p. (in Russ.)].
12. Рябушко Л. И. *Потенциально опасные микроводоросли Азово-Черноморского бассейна*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. 288 с. [Ryabushko L. I. *Potentially harmful microalgae of the Azovo-Black sea basin*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizica, 2003, 288 p. (in Russ.)].
13. Рябушко Л. И. *Микрофитобентос Чёрного моря*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. 416 с. [Ryabushko L. I. *Microphytobenthos of the Black Sea*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizica, 2013, 416 p. (in Russ.)].
14. Рябушко Л. И., Балычева Д. С., Козинцев А. Ф., Рябушко В. И. Диатомовые водоросли эпизоона мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. в марихозяйствах крымского прибрежья (Чёрное море) // *Вода: химия и экология*. 2017. № 6. С. 52–64. [Ryabushko L. I., Balycheva D. S., Kozintsev A. F., Ryabushko V. I. Epizoon diatoms of the mussel *Mytilus galloprovincialis* Lam. in marinefarms in the Crimean coastal waters (the Black Sea). *Voda: khimiya i ekologiya*, 2017, no. 6, pp. 52–64. (in Russ.)].
15. Силкин В. А., Паутова Л. А., Лифанчук А. В., Фёдоров А. В. Морфофизиологические стратегии фитопланктонных сообществ [Электронный ресурс] // *Вопросы современной альгологии*. 2015. № 1 (8). Режим доступа: http://algology.ru/651. [дата обращения: 06.12.2017]. [Silkin V. A., Pautova L. A., Lifanchuk A. V., Fedorov A. V. Morphological and physiological strategies of phytoplankton communities. *Voprosy sovremennoi al'gologii*, 2015, no. 1 (8). Available at: http://algology.ru/651. [accessed 06.12.2017]. (in Russ.)].
16. Смирнова Л. Л., Рябушко В. И., Рябушко Л. И., Бабич И. И. Влияние концентрации биогенных элементов на сообщества микроводорослей прибрежного мелководья Чёрного моря // *Альгология*. 1999. Т. 9, № 3. С. 32–42. [Smirnova L. L., Ryabushko V. I., Ryabushko L. I., Babich I. I. Influence of concentration of biogen elements on the microalgae communities of the Black Sea shallow-water. *Al'gologiya*, 1999, vol. 9, no. 3, pp. 32–42. (in Russ.)].
17. Холодов В. И., Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. *Выращивание мидий и устриц в Чёрном море*. Воронеж: ООО «Издат-Принт», 2017. 508 с. [Kholodov V. I., Pirkova A. V., Ladygina L. V. *Vyrashchivanie midii i ustrits v Chernom more*. Voronezh: OOO "Izdat-Print", 2017, 508 p. (in Russ.)].
18. Brzezinski M. A. The Si:C:N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *Journal of Phycology*, 1985, vol. 21, no. 3, pp. 347–357. doi: 10.1111/j.0022-3646.1985.00347.x.
19. Castenholz R. W. The effect of grazing on marine littoral diatom populations. Ecology,

1961, vol. 42, no. 4, pp. 783–794. doi: 10.2307/1933507.
20. Medlin L. K. Effects of grazers on epiphytic diatom communities. In: *Proceedings of the 6th Symp. on Recent and Fossil Diatoms* / R. Ross (Ed.). Koenigstein, Germany: Koeltz Sci. Books, 1981, pp. 399–412.
21. Redfield A. C. On the Proportions of Organic Derivatives in Sea Water and Their Relation to the Composition of Plankton. In: *James Johnstone Memorial Volume*. Liverpool: University Press of Liverpool, 1934, pp. 176–192.
22. Volcani B. E. *Role of silicon in diatom metabolism and silicification. In: Biochemistry of Silicon and Related Problems* / G. Bendz, I. Lindqvist, V. Runnström-Reio (Eds). Boston, MA : Springer, 1978, pp. 177–204. (Nobel Foundation Symp.; vol. 40).
23. Vollenweider R., Giovanardi F., Montanari G., Rinaldi A. Characterization of the trophic conditions of marine coastal waters with special reference to the NW Adriatic Sea: proposal for a trophic scale, turbidity and generalized water quality index. *Environmetrics*, 1998, vol. 9, iss. 3, pp. 329–357. doi: 10.1002/(SICI)1099-095X(199805/06)9:3<329::AID-ENV308>3.0.CO;2-9.

EPIZOON MICROALGAE OF THE CULTIVATED MOLLUSK *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAM. 1819, PHYTOPLANKTON, HYDROLOGICAL AND HYDROCHEMICAL CHARACTERISTICS IN THE MUSSEL-AND-OYSTER FARM AREA (SEVASTOPOL, BLACK SEA)

L. I. Ryabushko, N. V. Pospelova, D. S. Balycheva, N. P. Kovrigina, O. A. Troshchenko, S. V. Kapranov

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: larisa.ryabushko@yandex.ru

In mollusk cultivation areas large amount of biomass and metabolites is accumulated. For this reason, biological monitoring in the farming areas, which includes study of microalgae as environmental quality indicators, is of considerable importance. Samples of mussels harvested from collectors at 6 m depth over the period February 2015 – March 2016 have been utilized for studying epizoon microalgae residing on mollusk shells. At the same time, sea water at depths of 0 and 6 m was sampled for determining phytoplankton and hydrochemical parameters of environment in the mussel-and-oyster farm area. Dissolved oxygen, biological oxygen demand after five days of incubation in the dark (BOD_5), alkaline permanganate oxidizability, silicates, organic and inorganic forms of nitrogen and phosphorus have been quantified in the water samples using conventional methods. In the epizoon of the mussel shells, 108 taxa of microalgae of four phyla have been identified: 3 species of Cyanoprokaryota, 6 of Dinophyta, 6 of Haptophyta and 93 of Bacillariophyta. The maximum values of the species richness (26) and abundance of microalgae were observed in February ($74{,}78 \cdot 10^3$ cells·cm^{-2}, t = 9,7 °C) and April 2015 ($62{,}0 \cdot 10^3$ cells·cm^{-2}, t = 10,3 °C), as well as in January 2016 ($65{,}1 \cdot 10^3$ cells·cm^{-2}, t = 9,5 °C). The highest biomass was registered in August (0,272 mg·cm^{-2}, t = 25,5 °C). The main contribution to the total abundance was made by the diatoms *Tabularia fasciculata* while *Navicula ramosissima*, and cyanobacteria were prevalent in the total biomass. In phytoplankton at the depths of 0 and 6 m, 135 taxa belonging to eight phyla have been found: 2 species of Cyanoprokaryota, 47 of Acillariophyta, 57 of Inophyta, 17 of Haptophyta, 5 of Chlorophyta, 2 of Euglenophyta, 3 of Cryptophyta and 2 of Chrysophyta. The genus *Chaetoceros* dominated by the number of diatoms species (18). In terms of abundance and biomass, the dinoflagellate *Prorocentrum micans* and haptophyte *Emiliania huxleyi* were dominant. The maximum abundance ($370 \cdot 10^7$ cells·m^{-3}) and biomass (7560 mg·m^{-3}) of the phytoplankton were observed in spring and autumn. In total, 213 of microalgae taxa have been identified in the phytoplankton and mussel shell epizoon, with 30 ones being common for both. Furthermore, 26 potentially toxic species and 24 indicator species have been determined, among which 26 ones are betamesosaprobionts, the indicators of moderate level of water pollution. Thermohaline characteristics of water in the mollusk farm area did not exceed those of the long-term observations. At all horizons, the oxygen content was at the level of 93–125 % of saturation. The sea water oxidizability did not exceed the maximum permissible level established

by fishery standards. The concentration of nutrients was high with a large fluctuation range, which indicates anthropogenic impact on the water area. The values of the total inorganic nitrogen-to-phosphorus and silicon-to-phosphorus ratios suggested nitrogen and silicon limitations for the microalgae community development from July to December. The mussel epizoon microalgae abundance strongly correlated with water temperature and dissolved oxygen, and a strong correlation of the biomass with inorganic phosphorus was observed, too. Moderate correlations were also found with inorganic phosphorus and organic nitrogen. For the phytoplankton, moderate correlations of abundance with hydrological and hydrochemical characteristics were identified: with nitrates in the surface layer and with temperature, dissolved oxygen, and organic nitrogen in the subsurface water layer. The phytoplankton biomass moderately correlated with the silicate concentration. The hydrological and hydrochemical structure of sea water, especially in the mollusk farming areas, affected species composition and quantitative characteristics of planktonic and benthic microalgae communities.

Keywords: phytoplankton, epizoon microalgae, hydrochemical characteristics, mussel-and-oyster farm, Black Sea

Рябушко Л. И., Бегун А. А. Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря. В 2-х т. Т. 2. – Севастополь : ПК «КИА», 2016. – 324 с.

Второй том монографии включает Синопсис с аннотированным списком видов, указанием их экологии и фитогеографии, общего распространения в различных регионах Мирового океана, встречаемость видов в Японском море. Дана мировая сводка библиографических источников. Атлас диатомовых водорослей иллюстрирован рисунками и фотоснимками, выполненными в световом и электронных микроскопах (СЭМ, ТЭМ).

Книга рассчитана на альгологов, гидробиологов, экологов, аспирантов, преподавателей и студентов учебных заведений.

1871
ИМБИ - IMBR

Морской биологический журнал, 2017, том 2, № 4, с. 84–85
Marine Biological Journal, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 84–85
http://mbj.marine-research.org
ISSN 2499-9768 print / ISSN 2499-9776 online

ПОМНЯ И РАЗВИВАЯ ИДЕИ ВИКТОРА СЕРГЕЕВИЧА И ИРИНЫ ВИКТОРОВНЫ ИВЛЕВЫХ

Гидробиологическое общество при Российской академии наук и Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН (г. Севастополь) при финансовой поддержке РФФИ провели 11–15 октября 2017 г. в г. Севастополе Всероссийскую конференцию с международным участием «Научные чтения, посвящённые 110-летию со дня рождения д. б. н., профессора Виктора Сергеевича Ивлева (1907–1964) и 100-летию со дня рождения д. б. н. Ирины Викторовны Ивлевой (1918–1992) “Перспективы и направления развития экологии водоёмов”».

Исследования В. С. и И. В. Ивлевых были пионерскими для науки и внесли весомый вклад в гидробиологию, общую экологию, экологическую и эволюционную физиологию водных животных, теорию и практику аквакультуры, определив развитие этих направлений на долгие годы. Многие статьи и монографии этих выдающихся учёных актуальны и в наше время, высказанные ими идеи развиваются, начатые исследования продолжаются. В 1959 г. Ивлевы создали отдел физиологии морских животных в Институте биологии южных морей им. А. О. Ковалевского АН УССР, где и сейчас работают их ученики и последователи. Научные чтения были проведены при активном участии сотрудников этого отдела.

В работе конференции приняли участие 76 исследователей из 31 научной, образовательной и прикладной организаций России, а также Беларуси и Израиля. Участники сделали 57 устных и 24 стендовых доклада, представив результаты исследований экосистем Мирового океана, Арктики и Антарктики, Дальнего Востока, Сибири, Европы и, конечно, черноморского региона и Республики Крым. Тематика многих докладов связана в той или иной степени с различными направлениями, в развитие которых внесли вклад Ивлевы. Работы, результаты которых представлены на конференции, проведены российскими исследователями в кооперации с учёными Беларуси, Финляндии, Китая, Вьетнама.

Выступившие на пленарном заседании академик РАН А. Ф. Алимов (г. Санкт-Петербург), директор ИМБИ РАН проф. С. Б. Гулин, научный руководитель ИМБИ РАН проф. Ю. Н. Токарев отметили важность вклада Ивлевых в становление многих направлений современной экологии водоёмов. Интересные доклады о вкладе в гидробиологическую науку Ивлевых и о современном состоянии поднятых ими теоретических проблем гидробиологии сделали В. Н. Михеев (г. Москва), Н. В. Шадрин (г. Севастополь), В. К. Голованов (пос. Борок) и С. А. Подоляко (г. Астрахань).

Основными темами секционных докладов, представленных на конференции, стали вопросы адаптации организмов к меняющейся среде; биохимии, генетики и физиологии гидробионтов; поведения, питания и трофических отношений гидробионтов; развития современных концепций экологии водоёмов; рационального использования биологических ресурсов водоёмов и развития аквакультуры. Проанали-

зированы биохимические и физиологические основы адаптаций различных стадий развития рыб, моллюсков и пиявок (С. М. Никитина, г. Калининград; А. А. Солдатов, г. Севастополь; С. В. Холодкевич, г. Санкт-Петербург; и другие). Представлены результаты исследований факторов, влияющих на формирование трофических взаимосвязей между гидробионтами (А. Ф. Пастернак, г. Москва; А. В. Крылов, п. Борок; А. М. Токранов, г. Петропавловск-Камчатский; Н. В. Шадрин, Т. В. Юнева, Б. Е. Аннинский, г. Севастополь; и другие). Ряд докладов был посвящён развитию теоретических концепций и подходов современной экологии водоёмов (А. В. Медвинский и А. В. Русаков, г. Пущино; В. В. Тахтеев, г. Иркутск; И. В. Довгаль, г. Севастополь). Не были обделены вниманием и вопросы рационального использования естественных биологических ресурсов водоёмов и развития аквакультуры (Р. Р. Борисов, г. Москва; Т. В. Гаврюсева, г. Петропавловск-Камчатский; В. Е. Гирагосов, О. Н. Чечина, г. Севастополь; и другие).

По итогам работы конференции участники предложили просить дирекцию ИМБИ РАН и Крымское отделение Гидробиологического общества при РАН проводить на базе ИМБИ РАН чтения памяти Ивлевых регулярно (раз в 3–5 лет). Кроме того, учёные обратились к дирекции с просьбой найти средства и возможность разместить в библиотечном репозитории института отсканированные копии всех значимых публикаций В. С. и И. В. Ивлевых. Участники также выразили благодарность всем, кто задумал и организовал плодотворную конференцию. Информация о ходе и результатах работы мероприятия размещена на странице http://cgbo.imbr-ras.ru/meetings/2017/.

Ануфриева Е. В., канд. биол. наук, с. н. с.
ИМБИ РАН

Корнийчук Ю. М., канд. биол. наук, зам. директора по научно-методической работе, в. н. с.
ИМБИ РАН

Шадрин Н. В., канд. биол. наук, в. н. с.
ИМБИ РАН

PROSPECTS AND DIRECTIONS OF AQUATIC ECOLOGY DEVELOPMENT: REMEMBERING VIKTOR IVLEV AND IRINA IVLEVA

The conference devoted to the 110th anniversary of Dr. Viktor Sergeevich Ivlev (1907–1964) and to the 100th anniversary of Dr. Irina Viktorovna Ivleva (1918–1992) “Prospects and directions of aquatic ecology development” was held in Sevastopol, 11–15 October, 2017.The conference was attended by 76 researchers from 31 scientific and educational organizations of Russia, Belarus and Israel. Participants made 57 oral and 24 poster presentations with the results of studies of ecosystems of the World Ocean, the Arctic and Antarctic, the Far East, Siberia, Europe and, of course, the Black Sea region and the Republic of Crimea.

Keywords: Ivlev Viktor, Ivleva Irina, aquatic ecology, conference

Anufriieva E. V., Kornyychuk Yu. M., Shadrin N. V.,
IMBR RAS

1871
ИМБИ - IMBR

Морской биологический журнал, 2017, том 2, № 4, с. 86–88
Marine Biological Journal, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 86–88
http://mbj.marine-research.org
ISSN 2499-9768 print / ISSN 2499-9776 online

X ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНО-ПРАКТИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ МОЛОДЫХ УЧЁНЫХ ПО ПРОБЛЕМАМ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ «ПОНТ ЭВКСИНСКИЙ — 2017» В РАМКАХ ПРОВЕДЕНИЯ ГОДА ЭКОЛОГИИ В РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

С 11 по 16 сентября 2017 г. в Институте морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН (г. Севастополь) проходила X Всероссийская научно-практическая конференция молодых учёных по проблемам водных экосистем «Понт Эвксинский — 2017», проведённая в рамках Года экологии в РФ. Организатор конференции — Совет молодых учёных ФГБУН ИМБИ. Мероприятие прошло при поддержке Института морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН и РФФИ, а также при участии Морского гидрофизического института РАН, Севастопольского филиала МГУ им. М. В. Ломоносова, Первичной профсоюзной организации ИМБИ РАН, Севастопольского морского Аквариума-музея.

Охрана окружающей среды — одна из наиболее актуальных проблем современности. Научно-технический прогресс и усиление антропогенного давления на природную среду неизбежно приводят к ухудшению экологической ситуации. В последние годы напряжённость экологической обстановки

неуклонно возрастает. Сегодня как никогда судьба природы зависит от уровня экологической культуры человека и общества. Правительство РФ объявило 2017-й Годом экологии в России для активного проведения реформ и решения вопросов охраны окружающей среды, а также для привлечения внимания общественности к накопившимся проблемам.

Совет молодых учёных ИМБИ РАН при проведении конференции поставил целью привлечь внимание граждан к проблемам экологии, обеспечения безопасности существующих экосистем, сохранения биологического разнообразия, а также к вопросу развития экологической ответственности молодых специалистов. На мероприятии были представлены результаты фундаментальных и прикладных исследований в области морской биологии и экологии водных систем, обсуждены перспективы их практического использования для развития инновационных технологий, для охраны окружающей среды, рационального природопользования, воспроизводства биологических ресурсов, нужд аквакультуры. И эта цель, по мнению участников, достигнута.

Открыли конференцию директор ИМБИ РАН д. б. н., проф. С. Б. Гулин и заместитель директора по научной работе к. б. н. А. Б. Боровков. Затем прозвучали пленарные доклады ведущих специалистов России в области водных экосистем. Молодые учёные особенно выделили несколько докладов:

- «ИМБИ РАН — история создания, научные достижения и перспективы развития» научного руководителя ИМБИ РАН д. б. н. Ю. Н. Токарева;
- «Морская радиоэкология в СБС — ИнБЮМ — ИМБИ. Итоги и перспективы развития» руководителя отдела радиационной и химической биологии ИМБИ РАН к. б. н. Н. Ю. Мирзоевой;
- «Сульфатредуцирующие микроорганизмы Чёрного моря — экологическая роль, филогенетический состав сообществ, особенности физиологии» доцента кафедры микробиологии биологического факультета МГУ к. б. н. А. Л. Брюханова;
- «Люминесценция хлорофилла в фотосинтетическом аппарате: применение для мониторинга фотосинтетической продуктивности и стрессоустойчивости морских водорослей» с. н. с. ФИЦ «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН к. б. н. К. В. Неверова;
- «Оценка современного состояния прибрежных морских экосистем на примере Севастопольской бухты» заведующей отделом биогеохимии моря МГИ РАН к. г. н. Н. А. Ореховой.

Дальнейшая работа конференции проходила в нескольких секциях:

1. Биология и экология гидробионтов.
2. Водные биологические ресурсы, биотехнология и аквакультура.
3. Функционирование и продуктивность водных экосистем.
4. Проблемы качества водной среды, рациональное природопользование и устойчивое развитие прибрежной зоны морей Мирового океана.

Участники заседаний осветили проблемы, касающиеся исследований морских и пресноводных экосистем; физиологии гидробионтов; биотехнологии; рационального природопользования; радиохемоэкологии и экологической безопасности; санитарной и технической гидробиологии. Молодые учёные обсудили современную ситуацию и пути решения экологических проблем изменения биотопов и загрязнения водных экосистем в России, а также эколого-экономические и правовые аспекты развития регионов.

В мероприятии приняли участие более 100 молодых учёных, в т. ч. свыше 40 сотрудников институтов Керчи, Феодосии, Ростова-на-Дону, Краснодара, Москвы, Санкт-Петербурга, Архангельска, Красноярска, Калининграда, Борка, Владивостока, Мурманска, Петрозаводска, городов Республики Адыгея и Абхазии. По представленным на конференции материалам издан сборник, содержащий 96 оригинальных научных работ. Десять исследователей получили право опубликовать полноценные статьи по материалам своих докладов в ближайших выпусках «Морского биологического журнала».

На итоговом пленарном заседании принято решение провести XI Всероссийскую научно-практическую конференцию молодых учёных «Понт Эвксинский — 2019» в г. Севастополе в сентябре 2019 г. на базе Института морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН.

В заключение считаем своим долгом поблагодарить всех, кто оказал помощь в подготовке и проведении мероприятия, и молодых учёных, приехавших на заседания и выступивших с докладами. Ваше участие сделало научно-практическую конференцию «Понт Эвксинский — 2017» поистине всероссийской.

Боровков А. Б., канд. биол. наук, зам. директора по научной работе, рук. отд., куратор Совета молодых учёных ИМБИ РАН

Родина Е. А., председатель Совета молодых учёных ИМБИ РАН

THE ALL-RUSSIAN SCIENTIFIC-PRACTICAL CONFERENCE OF YOUNG SCIENTISTS “PONTUS EUXINUS – 2017”, AS PART OF THE YEAR OF ECOLOGY IN RUSSIA

The All-Russian scientific-practical conference of young scientists “Pontus Euxinus – 2017” was held on September in Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS. More than 100 specialists from different cities of Russian Federation took part in the meetings.

Keywords: Pontus Euxinus, conference

Borovkov A. B., Rodina E. A., IMBR RAS

1871
ИМБИ - IMBR

Морской биологический журнал, 2017, том 2, № 4, с. 89–91
Marine Biological Journal, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 89–91
http://mbj.marine-research.org
ISSN 2499-9768 print / ISSN 2499-9776 online

К ЮБИЛЕЮ АЛЬБИНЫ ВИТОЛЬДОВНЫ ГАЕВСКОЙ

Альбина Витольдовна Гаевская — имя, хорошо известное морским паразитологам во всем мире.

С моря всё и начиналось. Родилась Альбина в легендарном Севастополе, расположенном на берегу Чёрного моря. Хотя она считает себя русской, среди её предков были и поляки, и итальянцы. Как и большинство севастопольских ребятишек, она всё свободное время проводила на морском берегу. Ловля рыбы и крабов, собирание ракушек и красивых морских камешков, наблюдение за красавцами — военными кораблями, а позднее — занятие яхтенным спортом и мечты о далёких странах привели её на естественно-географический факультет Крымского государственного педагогического института. Но учителем по окончании института она проработала совсем немного. Судьба уготовила ей другую жизненную стезю: в 25 лет, поступив в аспирантуру при Севастопольской биологической станции, Альбина Витольдовна надолго связала свою жизнь с морской паразитологией.

Во многом этому способствовало общение с научным руководителем — известным паразитологом, исследователем гельминтофауны морских млекопитающих, профессором Семёном Людвиговичем Делямуре, который поверил в способности молодой дамы, ранее не занимавшейся паразитологией, справиться с самостоятельным исследованием. Альбина не подвела: уже через два с половиной года она положила на стол своего руководителя научный труд по личинкам трематод, паразитирующим у моллюсков крымского прибрежья Чёрного моря. Кандидатскую диссертацию А. В. Гаевская успешно защитила в 1966 г.

Жизненные обстоятельства сложились так, что после защиты диссертации она покинула любимый Севастополь, но не морскую паразитологию. Свои исследования Альбина Витольдовна продолжила в АтлантНИРО (г. Калининград), где по её инициативе был создан сектор паразитологии, который она возглавляла в течение 15 лет. Это способствовало значительной интенсификации изучения паразитов гидробионтов в Восточной Атлантике. Результаты этого периода исследований были обобщены в докторской диссертации по паразитофауне рыб Северо-Восточной Атлантики, которую А. В. Гаевская с успехом защитила в 1985 г. в Зоологическом институте АН СССР.

Рис. 1. А. В. Гаевская. 1982. Калининград. Зав. сектором паразитологии АтлантНИРО

И снова — родной Севастополь и Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского АН УССР. В 1987 г. доктор наук А. В. Гаевская приглашена возглавить лабораторию, в которой она четверть века назад сделала первые шаги в паразитологии. По её инициативе лаборатория была преобразована в отдел экологической паразитологии, которым Альбина Витольдовна успешно руководила в течение 25 лет.

Исследования А. В. Гаевской охватывают широкий круг вопросов морской паразитологии — от систематики до паразито-хозяинных комплексов, от формирования и функционирования паразитарных систем до организации паразитологического мониторинга в марихозяйствах. Ею описано более

100 видов, 14 родов и подсемейство паразитов морских животных, а также внесён значительный вклад в понимание путей формирования паразитарных сообществ в различных зонах Мирового океана. Признанием её вклада в развитие морской паразитологии является то, что 15 видов и 1 род названы в её честь учёными из Индии, Великобритании, России и Украины. Альбина Витольдовна — автор более чем 380 научных работ, включая 5 патентов и более чем 30 монографий.

Рис. 2. А. В. Гаевская. 1990. Севастополь. Зав. отделом экологической паразитологии ИнБЮМ

Кроме того, А. В. Гаевская была бессменным научным редактором всех выпусков «Морского экологического журнала» (2002–2014 гг.), главным редактором «Морского биологического журнала» (2016 г.) и 39 выпусков сборника научных трудов «Экология моря» (1997–2010 гг.), длительное время исполняла обязанности ответственного секретаря редсовета ИнБЮМ и была научным редактором более чем 10 коллективных монографий.

Под руководством профессора Альбины Витольдовны Гаевской защищены 13 кандидатских диссертаций, её ученики работают в Севастополе, Калининграде, Москве, Мурманске, Одессе. Многие годы она возглавляла диссертационный совет по защите докторских и кандидатских диссертаций при ИнБЮМ по специальности «гидробиология».

За заслуги в подготовке научных кадров, вклад в развитие морской паразитологии и активную общественную деятельность А. В. Гаевская удостоена Государственной премии Украины в области науки и техники, звания «Заслуженный деятель науки и техники Автономной Республики Крым», звания лауреата общегородского форума «Общественное признание» (г. Севастополь), почётных грамот Государственной Думы РФ, Президиума НАН Украины, Верховной Рады Украины, Совета министров РК и губернатора г. Севастополя. Её заслуги в отечественной паразитологии отмечены медалями им. акад. К. И. Скрябина и акад. Е. Н. Павловского (1984), премией им. И. И. Шмальгаузена.

Долгое время А. В. Гаевская была председателем Морской секции Научного совета по болезням рыб при Ихтиологической комиссии. Сегодня она академик и член Президиума Крымской академии наук, председатель Крымского отделения Паразитологического общества при РАН, почётный член Украинского общества паразитологов, член Балтийского общества паразитологов и Всемирной организации копеподологов.

Альбина Витольдовна Гаевская не только учёный с мировым именем и мама троих сыновей, но и творческий, разносторонний человек, открытый всему новому. В социальной сети Facebook она создала страничку «Люби и знай свой край», пользующуюся популярностью у любителей природы и истории Севастополя и Крыма. Уникальные фотографии любимого города — восход над бухтами Севастополя, запечатлённый в пять утра, штормовые волны, облака на закате — сделаны самим автором, невзирая ни на раннее или позднее время, ни на погодные условия. Каждый выезд за город уже вечером представлен в красочных снимках. Смешная чайка, фантастические звери в причудливых изгибах коряг, первый распустившийся цветок и яркие краски осени — это не только интересные

фотографии, это урок жизнелюбия, которым Альбина Витольдовна делится со всеми.

Поздравляем Альбину Витольдовну с юбилеем! Желаем ей здоровья и дальнейших творческих успехов!

Дмитриева Е. В., канд. биол. наук,
рук. отд. ИМБИ РАН

TO THE ANNIVERSARY OF ALBINA GAEVSKAYA

This year the world-famous marine parasitologist Albina Vitoldovna Gaevskaya has celebrated the anniversary. She described more than 100 species, 14 genera and a subfamily of marine parasites. Her contribution to the development of marine parasitology is recognized all over the world, and 15 species and 1 genus are named in her honor by scientists from India, United Kingdom, Russian Federation and Ukraine. Albina Vitoldovna is the author of more than 380 scientific works. Thirteen PhD theses were defended under the guidance of Professor A. V. Gaevskaya.

Keywords: Gaevskaya Albina, marine parasitology, anniversary

Dmitrieva Ye. V., IMBR RAS

Холодов В. И., Пиркова А. В. Ладыгина Л. В. Выращивание мидий в Чёрном море. – Воронеж : ООО «ИЗДАТ-ПРИНТ», 2017. – 508 с.

Практическое руководство по организации и эксплуатации на Чёрном море мидийных и устричных хозяйств, включающих морскую ферму, береговую базу, специализированные плавсредства, а также питомник для производства личинок и спата устриц. Излагается биология выращиваемых и культивируемых объектов: мидий, устриц и кормовых одноклеточных водорослей. Подробно описана технология и технические средства выращивания; приведена информация о переработке и потреблении моллюсков. Обсуждается возможность применения французского опыта в организации и развитии мидиепроизводства и устрицеводства на крымском побережье.

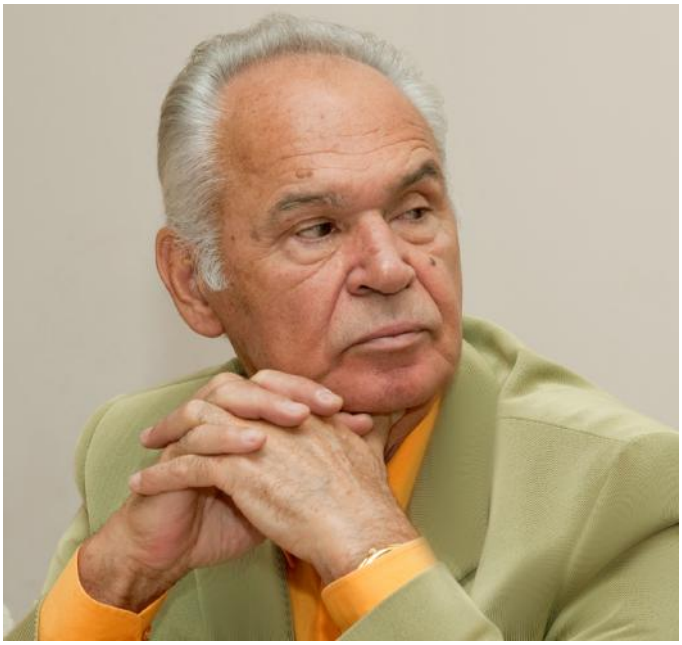
Для широкого круга читателей, заинтересованных в создании мидийных и устричных хозяйств, а также для студентов, аспирантов и специалистов, занимающихся вопросами воспроизводства и потребления морских ресурсов.

1871
ИМБИ - IMBR

Морской биологический журнал, 2017, том 2, № 4, с. 92–94
Marine Biological Journal, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 92–94
http://mbj.marine-research.org
ISSN 2499-9768 print / ISSN 2499-9776 online

К 80-ЛЕТИЮ ЭРНЕСТА ЗАЙНУЛЛИНОВИЧА САМЫШЕВА

28 октября 2017 г. свой юбилей отметил Эрнест Зайнуллинович Самышев — известный морской эколог, доктор биологических наук, профессор, лауреат Государственной премии Украины в области науки и техники 2007 г., главный научный сотрудник, руководитель отдела функционирования морских экосистем Института морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН.



Сфера научных интересов Эрнеста Зайнуллиновича — экология, гидробиология, биоценология, изучение влияния антропогенного воздействия на водные экосистемы, марикультура рыб и беспозвоночных, продукция беспозвоночных Мирового океана. Эрнест Зайнуллинович — автор более чем 240 научных работ, в т. ч. автор 2 и соавтор 14 монографий, посвящённых исследованиям структуры и функционирования планктонных сообществ тропической, бореальной и антарктической зон Мирового океана, планктона и бентоса Чёрного моря, запасам, методам и технике лова промысловых беспозвоночных тропической и антарктической зон, а также изучению негативного влияния антропогенных факторов на морские сообщества и промысловые объекты в Чёрном море и в Антарктике.

В 1963 г. Э. З. Самышев окончил ихтиологический факультет Калининградского технического института рыбной промышленности и хозяйства, получив специальность «ихтиолог-рыбовод». В 1965 г. принимал участие в экспедиции в тропическую Атлантику, где изучал трофическую структуру зоопланктона. Материалы, собранные в этой экспедиции, легли в основу кандидатской диссертации, которую Эрнест Зайнуллинович защитил в ИнБЮМ АН УССР в 1970 г.

С 1967 по 1974 г. Эрнест Зайнуллинович работал в АтлантНИРО (г. Калининград) старшим научным сотрудником лаборатории гидробиологии и заведующим сектором среды. С 1974 по 1990 г. его научная деятельность протекала в АзЧерНИРО (г. Керчь): он работал зав. лаб. гидробиологии (1974–1984), зав. сектором антарктического криля (1984–1988), зам. директора по научной работе (1988–1989), зав. отделом марикультуры (1989–1990).

Исследования Антарктики занимают особое место в научной деятельности Эрнеста Зайнуллиновича. Именно им впервые в мировой практике организован комплексный мониторинг в районе моря

Содружества (1976–1987). Это позволило изучить наиболее важные структурно-функциональные характеристики антарктического криля и других ключевых компонентов сообщества в его ареале.

Эрнестом Зайнуллиновичем доказана несостоятельность одной из гипотез Марра (1962) — о возможной эффективности нереста криля над большими глубинами. В результате антарктических исследований Э. З. Самышева создана теоретическая основа развития добычи криля и других объектов промысла в Антарктике, трофически связанных с крилем. В открытом им новом промысловом районе в море Содружества до сих пор успешно ведётся промысел криля (к сожалению, преимущественно японскими судами).

В 1987 г. в Институте океанологии АН СССР (г. Москва) Эрнест Зайнуллинович защитил докторскую диссертацию на тему «Антарктический криль и структура планктонного сообщества в его ареале». Она была опубликована в издательстве «Наука» в 1991 г. В 2002 г. по инициативе и при финансовой поддержке Института полярных и морских исследований им. Альфреда Вегенера (AWI, г. Бремерхафен, Германия) вышло второе, расширенное издание книги на английском языке.

В конце 1980-х под руководством Э. З. Самышева разработана и внедрена технология разведения пиленгаса в Чёрном море. Выполнено технико-экономическое обоснование создания на оз. Донузлав рыбоводного комплекса (пиленгас, глосса), разработан проект морских ферм по товарному выращиванию лососевых рыб в подводных автономных рыбоводных садках. Э. З. Самышевым дана количественная оценка зависимости запасов водорослей на поле Зернова от размеров размыва свалок грунта и разрушения фазеолиновых илов донными тралами в совокупности с характеристиками направления и силы атмосферного переноса над восточной частью региона и степенью стратификации вод Днепровско-Дунайского междуречья. Это позволило прогнозировать состояние запаса филлофоры при тех или иных сценариях событий. Также Эрнестом Зайнуллиновичем выявлена связь между средней биомассой фитопланктона с февраля по август и запасом шпрота в мае следующего года, что позволило выйти на прогноз запасов шпрота с годичным интервалом.

В 1990 г. по инициативе заведующей отделом функционирования морских экосистем чл.-корр. АН Украины Тамары Сергеевны Петипа Э. З. Самышев проходит по конкурсу на должность главного научного сотрудника ИнБЮМ. В 1991 г. он становится заведующим этим отделом.

Комплексные исследования, выполненные Эрнестом Зайнуллиновичем с сотрудниками отдела в содружестве с учёными Украинского научно-исследовательского центра экологии моря (г. Одесса), позволили впервые дать интегральную оценку загрязнённости тяжёлыми металлами, нефтепродуктами и хлорорганическими соединениями вод северной половины Чёрного моря в различные сезоны года и донных осадков прибрежной и океанической частей моря. Наблюдающееся в последние годы доминирование в черноморском планктоне циклопоидной копеподы — вселенца *Oithona davisae* объясняется, по мнению профессора Самышева, повышенной выживаемостью в условиях современного загрязнения вод моря яиц рачков, которые циклопоиды вынашивают в яйцевых мешках, а не вымётывают в воду, как уступившие им доминирование каланоидные копеподы. Этот факт даёт основание для интерпретации механизма перестройки в функционировании трофической структуры в пелагиали Чёрного моря.

На базе результатов, полученных в Украинских антарктических экспедициях под руководством Эрнеста Зайнуллиновича (1998–2010), им выдвинута идея, которая не имеет мировых аналогов. На основании динамики содержания тяжёлых металлов вулканического происхождения в гидробионтах с коротким жизненным циклом (фитопланктоне, зоопланктоне) Э. З. Самышев предложил оценивать межгодовую изменчивость интенсивности потепления климата в Антарктике, приводящего к смыву с материка этих загрязнителей. Данные исследования представляются весьма важными с учётом роли Антарктики в климатической системе Южного полушария и в глобальной климатической системе.

Много времени Эрнест Зайнуллинович уделяет научно-организационной деятельности. Он был экспертом (1974–1983) и членом (1984–1989) бюро Ихтиологической комиссии Министерства рыбного хозяйства СССР, научным консультантом Совета по марикультуре при ГКНТ СССР (1988–1990),

членом рабочей группы по антарктическому крилю Международного антарктического комитета (1990–1991), автором проектов по направлению «биоресурсы» в Национальной программе исследований Украины в Антарктике, членом НТС Украинского антарктического центра с 1996 г., научным руководителем биологических исследований Украинских антарктических экспедиций (1997, 1998, 2002 гг.) и зимовщиков-биологов на украинской антарктической станции «Академик Вернадский».

Более десятка учеников профессора Самышева успешно работают в различных странах.

Коллектив Института морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН желает Вам, уважаемый Эрнест Зайнуллинович, крепкого здоровья, бодрости, счастья, новых достижений и творческих успехов!

Минкина Н. И., канд. биол. наук,
в. н. с. ИМБИ РАН

TO THE ANNIVERSARY OF ERNEST SAMYSHEV

This year the famous marine ecologist, D. Sc. (Biol.), Professor, Chief Researcher, head of Marine Ecosystems Functioning Department of the Institute of Marine Biological Research RAS Ernest Samyshev celebrates the anniversary. The sphere of his scientific interests lies in ecology, hydrobiology, biocenology, the study of anthropogenic impact on aquatic ecosystems, fish and invertebrate mariculture, invertebrate products of the World Ocean.

Keywords: Samyshev Ernest, IMBR RAS, hydrobiology, anniversary

Minkina N. I., IMBR RAS

Механизмы образования скоплений и функционирования планктона в экосистемах Индийского океана : монография / науч. ред. Т. С. Петипа и др. ; [отв. ред. Э. З. Самышев]. – Белгород ; Севастополь ; КОНСТАНТА, 2017. – 360 с.

В монографии обобщены результаты комплексных рейсов в приэкваториальные динамические зоны Индийского океана. Описаны гидрологический и гидрохимический режимы как показатели динамической структуры вод. Показана связь распределения органической взвеси, фитопланктона, хлорофилла, первичной продукции, микро- и мезозоопланктона со структурой и динамикой вод. Выявлены основные причины и механизмы формирования пятнистости в распределении планктона, характерные свойства пятен и проведен теоретический анализ закономерностей их формирования. Обсуждаются особенности питания, дыхания и баланса вещества и энергии у массовых видов зоопланктона в зависимости от характера его распределения, пятнистости и структуры вод, дана оценка скоростей функциональных процессов.

Для океанологов, экологов, гидробиологов и студентов широкого профиля.

1871
ИМБИ - IMBR

Морской биологический журнал, 2017, том 2, № 4, с. 95–96
Marine Biological Journal, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 95–96
http://mbj.marine-research.org
ISSN 2499-9768 print / ISSN 2499-9776 online

К ЮБИЛЕЮ ГАЛИНЫ-ВАНЦЕТТИ ВАСИЛЬЕВНЫ МУРИНОЙ

В октябре 2017 г. своё 90-летие отметила выдающийся систематик — зообентолог, доктор биологических наук, профессор Галина-Ванцетти Васильевна Мурина.

Она родилась 6 октября 1927 г. в деревне Федосино Можайского района Московской области. Её отец, Василий Александрович Мурин, занимал руководящие должности в учреждениях рыбного хозяйства (Обском рыбтресте, КаспНИРО, Балтийском филиале ВНИРО, УкрНИИРХ) и был председателем Ихтиологической комиссии при Министерстве рыбного хозяйства СССР (г. Москва). Он сыграл большую роль в выборе профессии дочерью. Так, в 1946 г. по совету отца Ванцетти Васильевна поступила в Тимирязевскую сельскохозяйственную академию на экономический факультет, но в 1948 г., осознав, что её больше привлекают биологические науки, перешла на биологический факультет МГУ. Обучаясь на кафедре зоологии беспозвоночных, которой заведовал академик Л. А. Зенкевич, В. В. Мурина проявила активный интерес и большую любовь к зоологии и систематике животных, которую пронесла через всю жизнь.

С глубокой благодарностью Ванцетти Васильевна вспоминает своего учителя и научного руководителя академика Л. А. Зенкевича и преподавателей биофака МГУ Я. А. Бирштейна, В. А. Бродскую, Н. Ю. Соколову, В. А. Свешникова. Сбор биологического материала для дипломной работы на тему «Питание угря в Балтийском море» она выполняла в 1951–1952 гг. как участница экспедиции по Балтийскому морю (заливы Куриш-Гаф и Фриш-Гаф).

После окончания МГУ В. В. Мурина принимала участие в научных экспедициях ВНИРО по Северному морю на НИС «Алазань» (1952–1953 гг.), в глубоководной экспедиции ИО АН СССР на НИС «Витязь» в северо-западную часть Тихого океана (1955 г.), в южно-атлантической экспедиции Керченской базы Гослова в Гвинейский залив на БМРТ «Жуковский» (1958–1959 гг.).

В 1956–1959 гг. Ванцетти Васильевна обучалась в аспирантуре на кафедре зоологии беспозвоночных МГУ под руководством академика Л. А. Зенкевича. В 1960 г. она защитила диссертацию на соискание учёной степени кандидата биологических наук на учёном совете МГУ на тему «Систематика и зоогеография глубоководных сипункулид Мирового океана», став единственным специалистом по данной группе морских животных в Советском Союзе.

Уже сложившимся специалистом-зоологом, кандидатом биологических наук с большим багажом знаний, в 1962 г. В. В. Мурина прошла по конкурсу на должность старшего научного сотрудника в отдел бентоса Института биологии южных морей Академии наук УССР (г. Севастополь).

Огромный интерес к изучению жизни морей и океанов не позволил Ванцетти Васильевне остаться в стороне от участия в экспедициях по исследованию абиссальной и ультраабиссальной океанических зон на научных судах «Дмитрий Менделеев» (1976 г.) и «Академик Несмеянов» (1986 г.). Благодаря этому она получила ценный и неординарный материал для своей докторской диссертации «Морские черви сипункулиды Мирового океана», успешно защищённой в 1980 г. в Зоологическом институте

АН СССР. В. В. Мурина проанализировала более 160 видов данной группы животных (тип Sipuncula), описала 10 видов и подвидов сипункулид, новых для науки. Участие в шести экспедициях на НИС «Академик Ковалевский» и в пяти экспедициях на НИС «Профессор Водяницкий» в Чёрное, Красное и Средиземное моря также способствовало её научному росту.

Будучи высококвалифицированным гидробиологом и зоологом, В. В. Мурина по приглашению иностранных институтов работала на Кубе, в Гвинее, США, Греции, Польше, Исландии, Турции, на Фарерских о-вах (Дания). Находясь в длительной (1964–1965 гг.) командировке на Кубе, Ванцетти Васильевна не только изучала донные биоценозы в прибрежных водах, но и проводила подготовку национальных кадров учёных гидробиологов, способствуя развитию кубинской океанологической науки.

С 1982 по 1983 г., будучи заведующей гидробиологической лабораторией Научного украинского центра Рогбане в г. Конакри (Гвинейская Республика), Ванцетти Васильевна изучала бентос Гвинейского залива и передавала свои знания и опыт в исследованиях бентоса местным учёным. По возвращении из Гвинеи В. В. Мурина приняла на себя руководство аспирантом Симферопольского университета М. Б. Диалло — гражданином Гвинейской Республики, который в 1990 г. успешно защитил кандидатскую диссертацию на учёном совете ИнБЮМ.

Ванцетти Васильевна Мурина — выдающийся специалист, которому сопутствовал успех в различных областях гидробиологии, зоологии и экологии. Она увлеклась экспериментальными исследованиями жизненных циклов турбеллярий, направляла свои усилия на слабо изученную группу черноморских гидроидов и развивала новое направление в исследованиях ИнБЮМ — изучение видового состава, пространственного и вертикального распределения меропланктона в Чёрном море.

За 50 лет своей трудовой деятельности в отделе бентоса, а затем в отделе марикультуры и прикладной океанологии ИнБЮМ (1962–2011 гг.) В. В. Мурина внесла неоценимый вклад в развитие ряда научных направлений — в изучение меропланктона, систематику, биогеографию и экологию морских червей Мирового океана, относящихся к типам Sipuncula и Echiura и классу Priapulida. В. В. Мурина — автор 243 работ, в т. ч. 5 монографий.

Под руководством Ванцетти Васильевны защищены четыре кандидатские диссертации. Очень активный человек по натуре, она была в постоянном поиске новых областей в гидробиологии и стремилась проводить просветительскую работу. С 1986 по 1989 г. В. В. Мурина читала лекции по морской гидробиологии для старших курсов естественного факультета в Симферопольском государственном университете (ныне Таврическая академия КФУ), а также провела курс по биологической океанологии на биологическом факультете Горьковского государственного университета (г. Нижний Новгород, 1988–1989 гг.). По линии общества «Знание» В. В. Мурина не раз выступала перед городской общественностью с лекциями о проблемах моря и научных достижениях в изучении морской фауны.

Галина-Ванцетти Васильевна Мурина награждена за многолетний и добросовестный труд медалью «Ветеран труда» и, как участник Великой Отечественной войны, медалью по случаю 50-летия Победы.

Сергеева Н. Г., д-р биол. наук, советник директора ИМБИ РАН

Лисицкая Е. В., канд. биол. наук, с. н. с. ИМБИ РАН
Гусева Г. Ф., зав. спр.-библ. сектором ИМБИ РАН

TO THE ANNIVERSARY OF GALINA-VANTSETTI MURINA

This year the outstanding systematist – zoobenthologist, D. Sc. (Biol.), Professor Galina-Vantsetti Murina celebrates the anniversary. During 50 years of her work in our Institute (1962–2011) she made an invaluable contribution to the development of the study of meroplankton, systematics, biogeography and ecology of sea worms of the World Ocean, that belong to groups Sipuncula and Echiura and to class Priapulida.

Keywords: Murina Galina-Vantsetti, IMBR RAS, sea worms, anniversary

Sergeeva N. G, Lisitskaya E. V., Guseva G. F., IMBR RAS

Российская академия наук
Зоологический институт
Институт морских биологических исследований
им. А. О. Ковалевского

Морской биологический журнал

Основан в феврале 2016 г.

Научное издание

Издатели журнала:

ФГБУН Зоологический институт РАН,
ФГБУН «Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН»

Печатается по рекомендации Учёного совета
ФГБУН «Институт морских биологических исследований
им. А. О. Ковалевского РАН»
(протокол № 12 от 18.12.2017)

Свидетельство о государственной регистрации
Сер. ПИ № ФС 77-64821 от 02.02.2016
Сер. ЭЛ № ФС 77-64800 от 02.02.2016
ISSN 2499-9768 print
ISSN 2499-9776 online

Выпускающий редактор
В. И. Рябушко

Корректор
О. Ю. Копытова

Технический редактор
Р. Г. Геворгиз

Компьютерная вёрстка
Л. В. Веселовская

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

Подп. к печати 18.12.2017	Формат 60×84/8	Бум. офсетная № 1	Печать офсетная
Усл.-изд. лист. — 12,1	Усл.-печ. лист. — 12	Тираж 150 экз.	Зак. № 74

Отпечатано в ООО «Колорит», ОГРН 1169204061454 от 18.11.2016
299011, г. Севастополь, ул. Ефремова, 26, кв. 38, тел.: (8692) 54-31-46, e-mail: colorit.ooo2016@yandex.ru

ISSN 2499-9768 17004
9 772499 976005 >

Вниманию читателей!

Зоологический институт РАН,
Институт морских биологических
исследований им. А. О. Ковалевского РАН

издают
научный журнал

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

На страницах журнала публикуются обзорные и оригинальные статьи, краткие сообщения и заметки, содержащие новые данные теоретических и экспериментальных исследований в области морской экологии, материалы о закономерностях распределения животных и растительных организмов в Мировом океане, результаты комплексного изучения морских и океанических экосистем, работы в области гидрологии, гидрохимии, молисмологии Мирового океана и др. Публикуются также методические разработки, материалы научных дискуссий, рецензии, исторические хроники, информация о конференциях и т. п.

- Рассчитан на экологов, океанологов, гидробиологов, радиобиологов, географов, научных работников других смежных специальностей, а также аспирантов, студентов соответствующего научного и отраслевого профиля.
- Статьи публикуются на русском и английском языках.
- Периодичность — четыре раза в год.
- Подписной индекс в каталоге «Пресса России» — Е38872.

Заказать
«Морской биологический журнал»

можно в отделе научно-технической информации ИМБИ им. А. О. Ковалевского.
Адрес: ФГБУН «Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН», пр. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация
Тел.: +7 (8692) 54-41-10
E-mail: mbj@imbr-ras.ru

Zoological Institute, RAS,
Kovalevsky Institute of Marine
Biological Research, RAS

publish
scientific journal

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Reviews and original articles, short messages and notes, that contain new data of theoretical and experimental researches in the area of marine biology, materials about the variety of marine organisms, their populations and communities, about the patterns of distribution of animals and plants in the World Ocean, results of the comprehensive study of marine and ocean ecosystems, results of the anthropogenic impact on marine organisms and ecosystems in general are assumed to publish in the Marine Biological Journal.

- The journal is designated for biologists, hydrobiologists, ecologists, radiobiologists, biophysicists, oceanographers, geographers, for scientists of other related specialties, for 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.

You may order
Marine Biological Journal

in the Department of Scientific and Technical Information of IMBR.
Adress: Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Nakhimov avenue, 2, Sevastopol, 299011, Russian Federation
Tel.: +7 (8692) 54-41-10
E-mail: mbj@imbr-ras.ru

ISSN 2499-9768 print ISSN 2499-9776 online Морской биологический журнал 2017 Том 2 №4