



БИОРАЗНООБРАЗИЕ И УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ

Первые данные по фауне морских гротов юго-восточного Крыма
(Карадаг, Чёрное море)

СЕРГЕЕВА Н. Г., РЕВКОВА Т. Н., КИРИН М. П., РЕВКОВ Н. К.,
БОЛТАЧЕВА Н. А., ПОДЗОРОВА Д. В., ТИМОФЕЕВ В. А.

ТОМ 9
ВЫПУСК 1
2024

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ

Журнал реферируется Всероссийским институтом научно-технической информации (ВИНИТИ), а также Российским индексом научного цитирования (РИНЦ) на базе Научной электронной библиотеки elibrary.ru.

Все материалы проходят двойное независимое анонимное рецензирование.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Главный редактор: Горбунов Роман Вячеславович, д. г. н., ФИЦ ИнБЮМ
Заместитель главного редактора: Довгаль Игорь Васильевич, д. б. н., профессор, ФИЦ ИнБЮМ
Ответственный секретарь: Жукова Юлия Владимировна, ФИЦ ИнБЮМ

Алекперов Ильхам Хайям оглы, чл.-корр. НАН Азербайджана, д. б. н., проф., Институт зоологии НАН Азербайджана, Азербайджан

Василов Раиф Гаянович, д. б. н., проф., НИЦ «Курчатовский институт»

Воскресенская Елена Николаевна, д. г. н., проф., ИПТС

Давидович Николай Александрович, д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Дмитренко Павел Сергеевич, д. х. н., ТИБОХ

Егоров Виктор Николаевич, академик РАН, д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Илюшина Татьяна Владимировна, д. г. н., проф., МИИГАиК

Керимов Ибрагим Ахмедович, д. ф.-м. н., проф., ГНТУ им. акад. М. Д. Миллионщикова

Киприянова Лаура Мингалиевна, д. б. н., ИВЭП СО РАН

Кузнецов Андрей Николаевич, д. б. н., Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр

Найденко Сергей Валерьевич, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф., ИПЭЭ РАН

Неврова Елена Леонидовна, д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Ольчев Александр Валентинович, д. б. н., проф., МГУ им. М. В. Ломоносова

Плугатарь Юрий Владимирович, чл.-корр. РАН, д. с.-х. н., НБС — ННЦ РАН

Полонский Александр Борисович, чл.-корр. РАН, д. г. н., проф., ИПТС

Пономарева Елена Николаевна, д. б. н., проф., ЮНЦ РАН

Рожнов Вячеслав Владимирович, академик РАН, д. б. н., ИПЭЭ РАН

Рындин Алексей Владимирович, академик РАН, д. с.-х. н., ФИЦ СНЦ РАН

Рябушко Виталий Иванович, д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Сергеева Нелли Григорьевна, д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Солдатов Александр Александрович, д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Черных Дмитрий Владимирович, д. г. н., доцент, ИВЭП СО РАН

Широкова Вера Александровна, д. г. н. проф., ИИЕТ РАН

Яицкая Наталья Александровна, к. г. н., ФИЦ СНЦ РАН

Cosenza Carlos Alberto Nunes, D. Sc., Federal University of Rio de Janeiro, Brazil

Krykhtine Fabio Luiz Peres, D. Sc., Federal University of Rio de Janeiro, Brazil

Mayén-Estrada Rosaura, PhD, National Autonomous University of Mexico, Mexico

Pešić Vladimir, PhD, University of Montenegro, Montenegro

Ranasinghe Dona Marina Sherine Hemanthi

Kariyawasam, PhD, University of Sri Jayewardenepura, Sri Lanka

Tapas Chatterjee, PhD, D. Sc., Indian School of Learning, ISM Annexe, India

Адрес учредителя, издателя и редакции:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»
299011, г. Севастополь, просп. Нахимова, д. 2.
Телефон +7 (8692) 54-41-10

Соиздатель журнала:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
«Федеральный исследовательский центр «Субтропический научный центр Российской академии наук»
354002, Россия, Краснодарский край, г. Сочи,
ул. Яна Фабрициуса, 2/28

E-mail: biodiversity_journal@ibss-ras.ru | Сайт журнала: <https://eco-ibss.ru>

© Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», 2024

© Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Федеральный исследовательский центр «Субтропический научный центр Российской академии наук», 2024

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ имени А. О. КОВАЛЕВСКОГО РАН»

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
«Федеральный исследовательский центр
«СУБТРОПИЧЕСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК»

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ

2024 Том 9 вып. 1

Основан в мае 2016 г.

Научный журнал

Выходит 4 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Биоразнообразие экосистем и его сохранение

Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Макроводоросли некоторых районов юго-восточного побережья Крыма: флористическое и экологическое разнообразие 3–20

Сергеева Н. Г., Ревкова Т. Н., Кирилл М. П., Ревков Н. К., Болтачева Н. А., Подзорова Д. В., Тимофеев В. А. Первые данные по фауне морских гротов юго-восточного Крыма (Карадаг, Чёрное море) 21–43

Бондарева Л. В., Кандаурова Д. А., Александров В. В., Мильчакова Н. А., Чернышева Е. Б. Раритетная составляющая флоры сосудистых растений государственного природного заказника «Караньский» (г. Севастополь) 44–52

Биологические ресурсы, биотехнология и аквакультура

Челебиева Э. С., Кладченко Е. С., Данцюк Н. В., Боровков А. Б., Водясова Е. А. Генетическая инженерия в биотехнологии микроводорослей: достижения и перспективы 53–76

Устойчивое развитие прибрежных зон

Ломакин П. Д., Чепыженко А. И., Попов М. А. Антропогенные изменения морфометрических характеристик бухты Круглой (Крым) 77–90

Federal State Budget Scientific Institution
Federal Research Center
«A.O. KOVALEVSKY INSTITUTE OF BIOLOGY OF THE SOUTHERN SEAS OF RAS»

Federal State Budget Scientific Institution
Federal Research Center
«THE SUBTROPICAL SCIENTIFIC CENTRE OF RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES»

BIODIVERSITY AND SUSTAINABLE DEVELOPMENT

2024 Vol. 9 iss. 1

Established in May 2016

Periodical

Issued 4 times a year

CONTENT

Biodiversity of ecosystems and its conservation

Evstigneeva I. K., Tankovskaya I. N. **Macroalgae of some areas of the south-eastern coast of Crimea: floristic and ecological diversity** 3–20

Sergeeva N. G., Revkova T. N., Kirin M. P., Revkov N. K., Boltachova N. A., Podzorova D. V., Timofeev V. A. **The first data on the sea grottoes fauna in the south-eastern Crimea (Karadag, the Black Sea)** 21–43

Bondareva L. V., Kandaurova D. A., Alexandrov V. V., Milchakova N. A., Chernysheva E. B. **A rare component of the flora of vascular plants in the Karansky state nature reserve (Sevastopol)** 44–52

Biological resources, biotechnology and aquaculture

Chelebieva E. S., Kladchenko E. S., Dantsyuk N. V., Borovkov A. B., Vodiasova E. A. **Genetic engineering in microalgae biotechnology: achievements and prospects** 53–76

Sustainable development of coastal zones

Lomakin P. D., Chepyzhenko A. I., Popov M. A. **Anthropogenic changes in the morphometric characteristics of Kruglaya bay (Crimea)** 77–90

**БИОРАЗНООБРАЗИЕ ЭКОСИСТЕМ
И ЕГО СОХРАНЕНИЕ**

УДК 582.26/.27-152.632(262.5)

DOI: [10.21072/eco.2024.09.1.01](https://doi.org/10.21072/eco.2024.09.1.01)

**МАКРОВОДОРОСЛИ НЕКОТОРЫХ РАЙОНОВ ЮГО-ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ
КРЫМА: ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ***

Евстигнеева И. К., Танковская И. Н.

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

г. Севастополь, Российская Федерация,

e-mail: ikevstigneeva@gmail.com

Аннотация: Изучены видовой состав, таксономическая структура, экологическое разнообразие и батиметрическая изменчивость донных и перифитонных водорослей в акватории мыса Киик-Атлама на юго-восточном побережье Крыма, включающей бухты Двужорную и Провато, в разные годы. Составлен аннотированный список из 48 видов водорослей (27 видов красных, 12 — зелёных и 9 — бурых). Из них 28 видов произрастают в бухте Двужорной и 38 видов (с учётом фитоперифитона) — в бухте Провато. На исследованных участках акватории обитают 10 видов с охранным статусом. В обеих бухтах на разных глубинах доминируют Rhodophyta и роды, представленные одним видом. Наибольшее число видов характерно для ведущей, одно- и многолетней, олигосапробной и морской экогрупп. Таксономический состав альгофлоры в бухтах отличается незначительно, но в пределах каждого участка для неё характерна батиметрическая неоднородность. Сравнительный анализ выявил достаточно высокое сходство альгофлоры на разных участках исследованной акватории, обусловленное принадлежностью фитоценозов к одной и той же ассоциации, а также различие, связанное с локальными особенностями среды обитания. В обрастании бетонного субстрата участвовали 26 видов (76 % от числа видов в фитобентосе бухты Провато). Фитоперифитон, подобно фитобентосу, характеризовался низким родовым коэффициентом, но при этом отличался высокой видовой насыщенностью родов у Chlorophyta, семейств и порядков — у Rhodophyta. В бухте Двужорной в смежные годы проявлялось незначительное различие в числе видов и родов и более заметное несоответствие друг другу видовых пропорций отделов, которые к концу наблюдений демонстрировали возрастание роли Rhodophyta и Chlorophyta. Качественные отличия в смежные годы выражены сильнее количественных, что подтверждает низкий коэффициент Жаккара (30 %). Долгопериодные изменения бентосной флоры в бухте Провато сопровождались увеличением общего числа видов, видового разнообразия Rhodophyta и Chlorophyta.

Ключевые слова: Чёрное море, Крым, макроводоросли, виды, экологическая структура, изменчивость

Введение

Получение достоверных данных об объектах охраны (теоретический аспект), разработка и реализация мер по их охране (практический аспект) являются необходимыми условиями сохранения биоразнообразия на суше и в море [Селиванова, 2004]. Нередко реализация указанной проблемы начинается с заповедования тех или иных участков при отсутствии полных и точных сведений

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов» (№ гос. регистрации 124022400152-1).

об объекте охраны. Нехватка базовых данных или даже недостаточная изученность территорий, игнорирование обязательной в данном случае организации долгопериодных наблюдений за происходящими процессами могут представлять угрозу сохранению биологического разнообразия вообще и макрофитов в частности как на локальном, так и на региональном уровнях. К числу таких объектов относится акватория мыса Киик-Атлама. Мыс и его акватория являются частью центра рекреации юго-восточного Крыма и одновременно — важным центром сохранения биологического и ландшафтного разнообразия Крыма [Костенко, 1997]. Совмещение двух функций вынуждает внимательно относиться к исследованию экосистем региона, постоянно осуществлять мониторинг антропогенного давления на природные биоценозы и процессы их трансформации [Зайцев, Поликарпов, 2002].

К настоящему моменту видовой состав донных макроводорослей, выполняющих ключевую роль в функционировании шельфовых экосистем, в акваториях юго-восточного побережья изучен неравномерно [Костенко, Евстигнеева, Танковская, 2018]. Наиболее полные сведения касаются водорослей в районе Карадага. В последние десятилетия фрагментарные данные получены и о водорослях других районов побережья, в частности бухты Провато. О бухте Двужкорной, омывающей с водами бухты Провато мыс Киик-Атлама, такие сведения вовсе отсутствуют.

Акватории обеих бухт характеризуются сходством и отличием условий обитания донных и перифитонных водорослей. Бухта Двужкорная располагается между мысом Святого Ильи на северо-востоке и мысом Киик-Атлама на юго-западе. Берега возвышенные и обрывистые, отличаются высокой степенью изрезанности. Для этой части юго-восточного побережья характерны такие процессы, как абразия, оползни, обвалы, существует угроза землетрясения [Игнатов, Орлова, Санин, 2014]. С севера бухту окаймляет хребет Тепе-Оба, в северо-западном направлении тянется высокий хребет Биюк-Янышар. Между хребтами к бухте ведёт долина, по которой весной к морю стекают талые воды и осадки с гор. Пляж галечно-валунный. Бухта относится к открытому типу и практически не подвержена техногенному загрязнению. Содержание поллютантов, способных оказывать воздействие на видовое богатство и продукционные характеристики бентосных водорослей, в рыхлых грунтах бухты близки к аналитически нулевым значениям (кроме солей Mn и Zn), что подтверждает экологическую чистоту ранее закрытой для посещения акватории [Неврова, Петров, 2016]. Значительная часть её берегов используется слабо (освоены 5–10 % от общей длины береговой линии), и в основном неорганизованными рекреантами [Игнатов, Орлова, Санин, 2014]. Здесь нет крупных поселений, слабо развито транспортное и сельскохозяйственное природопользование.

Бухта Провато располагается между посёлком Коктебель и городом Феодосией, ограничена Пятым мысом и мысом Киик-Атлама, а с севера — мысом Джан-Хуторан. Бухта соседствует с Двужкорной и Тихой бухтами. Степень расчленённости рельефа, по сравнению с бухтой Двужкорной, заметно сниженная, многие склоны террасированы. Для этой части берега характерны те же динамические процессы, что и для бухты Двужкорной. Пляжи бухты Провато в основном песчаные или галечные. Часть берега бухты занята набережной, а склон, ведущий к урезу моря, укреплен бетонными плитами. Такие искусственные сооружения и субстраты активно заселяются водорослями, вносящими свой вклад в поддержание разнообразия биоты бухты. Инфраструктура расположенного здесь посёлка Орджоникидзе ориентирована на решение туристско-рекреационных задач [Долотов, Иванов, 2007]. Кроме рекреации и пешеходного туризма здесь имеет место селитебное природопользование.

Учитывая недостаточность или даже отсутствие сведений о макроводорослях данного участка юго-восточного Крыма, нами были организованы новые гидрботанические исследования в акваториях обеих бухт. Цель таких исследований — выявление флористического состава и структурной организации растительных сообществ в прибрежной акватории обеих бухт. Для реализации

поставленной цели были сформулированы следующие задачи: 1) определить видовой состав макроводорослей района исследований в современных условиях; 2) провести таксономический и экологический анализы макроводорослей бентоса в бухте Двужкорной, а также бентоса и перифитона в бухте Провато с выделением их количественных и качественных особенностей в разные периоды.

Статья по обозначенной тематике позволит уточнить и расширить представления о современном состоянии макроводорослей на морских участках, подверженных всё возрастающему антропогенному давлению. Анализ полученных данных в дальнейшем даст возможность оценить направленность коротко- и долгопериодных изменений морских растительных сообществ одного из районов юго-восточного Крыма.

Материалы и методы

Отбор проб бентосных макроводорослей проводили на глубинах 0,2–0,5 м на станциях в бухтах Двужкорной и Провато по стандартной гидрботанической методике, в летний период, в четырёхкратной повторности, с применением учётных площадок размером 25 x 25 см [Калугина-Гутник, 1969]. Одновременно пробы собирали на бетонных плитах в центральной части бухты Провато (рис. 1). Первичную обработку альгологического материала проводили в лаборатории, где определяли видовой состав водорослей с помощью базового определителя А. Д. Зиновой и с учётом современных таксономических ревизий [Зинова, 1967; Guiry M., Guiry G., 2024]. При описании таксономической структуры привлекали сведения о пропорциях флоры. Для фитоиндикации среды рассчитывали индекс Ченей, а для определения принадлежности флоры к конкретной географической зоне — коэффициент Фельдманна [Cheney, 1977; Feldmann, 1938]. Экологический состав идентифицировали в соответствии с классификацией водорослей, созданной с учётом таких показателей, как сапробность, встречаемость в Чёрном море, сроки вегетации и галобность видов [Калугина-Гутник, 1975]. Для сравнения флоры на разных участках акватории применяли коэффициенты общности видов по Жаккару (K_j , %) и их встречаемости (R , %) [Миркин, Розенберг, Наумова, 1989].

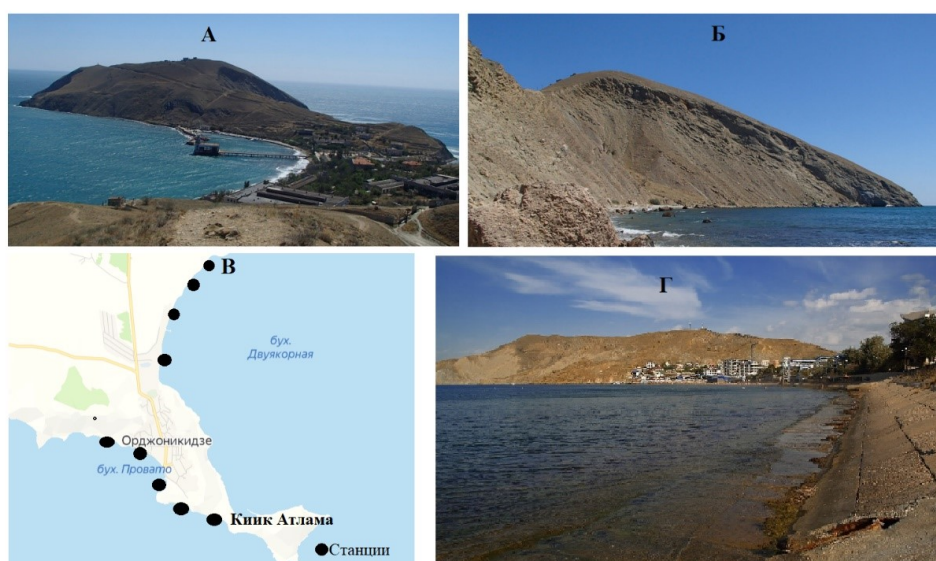


Рис. 1. Районы исследования: А — бухта Двужкорная, Б — бухта Провато у мыса Киик-Атлама, В — карта-схема отбора станций, Г — бухта Провато, искусственный субстрат

Результаты и обсуждения

Общая характеристика макроводорослей района исследований. За период исследований с 2007 по 2023 г. в акваториях мыса Киик-Атлама обнаружены макроводоросли 48 видов, в том числе 27 видов красных (Rhodophyta — Rh), 12 видов зелёных (Chlorophyta — Ch) и 9 видов бурых (Heteroscontophyta — Het) (табл. 1). Из них 28 видов произрастали в бухте Двужкорной и 38 (с учётом фитоперифитона) — в бухте Провато.

На исследованных участках акватории обитают 10 видов, нуждающихся в особой охране. Они внесены в Красные книги Российской Федерации, Украины, Крыма, города Севастополя и международные списки — Black Sea Red Data List и Black Sea Red Data Book [Красная книга Российской Федерации ... , 2008; Червона книга ... , 2009; Красная книга Республики Крым ... , 2015; Красная книга города Севастополя, 2018; Black Sea Red Data List; Dumont, 1999]. В их число входят: зелёные водоросли — один, бурые — четыре, красные — пять видов, что составляет почти четверть (21 %) видового состава в районе исследований.

Таблица 1

Видовой состав макроводорослей бентоса и перифитона у мыса Киик-Атлама

№	Таксон	Районы		
		Бухта Провато		Бухта Двужкорная
		Субстрат		
		1*	2**	1
CHLOROPHYTA Rchb. Ulvophyceae Mattox et K.D. Stewart				
Cladophorales Haeckel Cladophoraceae Wille <i>Chaetomorpha</i> Kütz.				
1	<i>Chaetomorpha linum</i> (O.F. Müll.) Kütz.	+	–	–
<i>Cladophora</i> Kütz.				
2	<i>Cladophora albida</i> (Nees) Kütz.	+	+	+
3	<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillw.) Kütz.	–	–	+
4	<i>Cladophora vadorum</i> (Aresch.) Kütz.	–	–	+
Boodleaceae Børgesen <i>Cladophoropsis</i> Børgesen				
5	<i>Cladophoropsis membranacea</i> (Bang ex C. Agardh) Børgesen (KKY)***	+	+	+
Ulvales F.F. Blackman et Tansley Ulvaceae J.V. Lamour. ex Dumort. <i>Ulva</i> L.				
6	<i>Ulva rigida</i> C. Agardh.	–	+	+
7	<i>Ulva intestinalis</i> L.	+	+	+
8	<i>Ulva linza</i> L.	–	+	–
9	<i>Ulva prolifera</i> O.F. Müll.	+	+	–
10	<i>Ulva flexuosa</i> Wulfen	–	–	+
Ulvellaceae Schmidle <i>Ulvella</i> P. Crouan et H. Crouan				
11	<i>Ulvella scutata</i> (Reinke) R. Nielsen, O’Kelly et B. Wysor	+	–	–

Продолжение на следующей странице...

МАКРОВОДОРОСЛИ НЕКОТОРЫХ РАЙОНОВ ЮГО-ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА:
ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

№	Таксон	Районы		
		Бухта Провато		Бухта Двужкорная
		Субстрат		
		1*	2**	1
	Bryopsidales J.H. Schaffn. Codiaceae Stackhouse <i>Codium</i> Stackhouse			
12	<i>Codium vermilara</i> (Olivi) Delle Chiaje	+	-	-
Число видов Ch — 12		7	6	7
	Heterokontophyta Moestrup, R.A. Andersen et Guiry Phaeophyceae Kjellm.			
	Fucales Bory Sargassaceae Kütz. <i>Gongolaria</i> Boehmer			
13	<i>Gongolaria barbata</i> (Stackhouse) Kuntze (КкК, RDL, RDB)	+	+	+
	<i>Ericaria</i> Stackhouse			
14	<i>Ericaria crinita</i> (Duby) Molinari et Guiry (КкК, RDL, RDB)	+	+	+
	Sphacelariales Mig. Cladostephaceae Oltm. <i>Cladostephus</i> C. Agardh			
15	<i>Cladostephus spongiosus</i> (Huds.) C. Agardh (КкУ)	+	+	+
	Sphacelariaceae Decne. <i>Sphacelaria</i> Lyngb.			
16	<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh	+	+	+
17	<i>Sphacelaria nana</i> Nägeli ex Kützing	-	-	+
	Dictyotales Bory Dictyotaceae J.V. Lamour. ex Dumortier <i>Dictyota</i> J.V. Lamour.			
18	<i>Dictyota fasciola</i> (Roth) J.V. Lamour.	+	+	+
	<i>Padina</i> Adanson			
19	<i>Padina pavonica</i> (L.) Thivy	+	+	-
	Ectocarpales Bessey Chordariaceae Grev. <i>Stilophora</i> J. Agardh			
20	<i>Stilophora tenella</i> (Esper) P.C. Silva (КкРФ, КкК, КкС, КкУ)	+	-	-
	<i>Corynophlaea</i> Kütz.			
21	<i>Corynophlaea umbellata</i> (C. Agardh) Kütz.	+	+	-
Число видов Het — 9		8	7	6
	RHODOPHYTA Wettst. Florideophyceae Cronquist Ceramiales Nägeli Rhodomelaceae Horan. <i>Vertebrata</i> Gray			
22	<i>Vertebrata subulifera</i> (C. Agardh) Kuntze	+	+	+
	<i>Carradoriella</i> P.C. Silva			
23	<i>Carradoriella denudata</i> (Dillw.) Savoie et G.W. Saunders (КкК)	+	-	-
24	<i>Carradoriella elongata</i> (Huds.) Savoie et G.W. Saunders	-	+	-
	<i>Polysiphonia</i> Grev.			
25	<i>Polysiphonia opaca</i> (C. Agardh) Moris et De Not.	+	+	-
	<i>Laurencia</i> J.V. Lamour.			
26	<i>Laurencia coronopus</i> J. Agardh (КкК, КкУ)	+	+	+

Продолжение на следующей странице...

№	Таксон	Районы		
		Бухта Провато		Бухта Двужкорная
		Субстрат		
		1*	2**	1
27	<i>Laurencia obtusa</i> (Huds.) J.V. Lamour (RDL)	+	–	+
<i>Chondria</i> C. Agardh				
28	<i>Chondria capillaris</i> (Huds.) M.J. Wynne	+	+	–
<i>Palisada</i> K.W. Nam				
29	<i>Palisada thuyoides</i> (Kütz.) Cassano, Senties, Gil-Rodríguez et M.T. Fujii	+	+	–
<i>Brongniartella</i> Bory				
30	<i>Brongniartella byssoides</i> (Goodenough et Woodward) F. Schmitz	+	+	–
Ceramiaceae Dumort. <i>Ceramium</i> Roth				
31	<i>Ceramium diaphanum</i> (Lightf.) Roth	+	+	+
32	<i>Ceramium virgatum</i> Roth	+	+	–
33	<i>Ceramium ciliatum</i> (Ell.) Ducl.	+	+	+
34	<i>Ceramium secundatum</i> Lyngb.	–	+	+
Callithamniaceae Kütz. <i>Callithamnion</i> Lyngb.				
35	<i>Callithamnion corymbosum</i> (Smith) Lyngb.	+	–	–
Wrangeliaceae J. Agardh <i>Spermothamnion</i> Aresch.				
36	<i>Spermothamnion strictum</i> (C. Agardh) Ardiss.	–	–	+
Delesseriaceae Bory <i>Dasya</i> C. Agardh				
37	<i>Dasya apiculata</i> (C. Agardh) J. Agardh	–	–	+
38	<i>Dasya pedicellata</i> (C. Agardh) C. Agardh	+	–	+
<i>Gelidiales</i> Kylin Gelidiaceae Kützing <i>Gelidium</i> J.V. Lamour.				
39	<i>Gelidium spinosum</i> (S.G. Gmel.) P.C. Silva (RDL)	+	–	–
40	<i>Gelidium crinale</i> (Hare et Turner)	+	–	+
Rhodymeniales F. Schmitz Lomentariaceae Willkomm <i>Lomentaria</i> Lyngb.				
41	<i>Lomentaria clavellosa</i> (Lightfoot ex Turner) Gaillo	–	+	–
Gigartinales F. Schmitz Phylloporaceae Willk. <i>Phyllophora</i> Grev.				
42	<i>Phyllophora crispa</i> (Huds.) P.S. Dixon (ККРФ, ККК, ККС, RDL, RDB)	+	–	+
Corallinales P.C. Silva et H.W. Johans. Corallinaceae J.V. Lamour. <i>Corallina</i> L.				
43	<i>Corallina officinalis</i> L.	+	–	–
<i>Ellisolandia</i> K.R. Hind & G.W. Saunders				
44	<i>Ellisolandia elongata</i> (J. Ellis et Solander) K.R. Hind et G.W. Saunders	–	–	+
Hydrolithaceae R.A. Townsend et Huisman <i>Hydrolithon</i> (Foslie) Foslie				
45	<i>Hydrolithon farinosum</i> (J.V. Lamour.) Penrose et Y.M. Chamb.	+	–	+

Продолжение на следующей странице...

№	Таксон	Районы		
		Бухта Провато		Бухта Двужорная
		Субстрат		
		1*	2**	1
Acrochaetiales Feldmann Acrochaetiaceae Fritsch ex W.R. Taylor <i>Acrochaetium</i> Näg.				
46	<i>Acrochaetium secundatum</i> (Lyngb.) Näg.	–	+	+
Nemaliales F. Schmitz Nemaliaceae De Toni et Levi <i>Nemalion</i> Duby				
47	<i>Nemalion elminthoides</i> (Vellay) Batters	+	–	–
Compsopogonophyceae G.W. Saunders et Hommersand Erythropeltales Garbary, G.I. Hansen et Scagel Erythrotrichiaceae G.M. Smith <i>Erythrotrichia</i> Aresch.				
48	<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillw.) J. Agardh	–	–	+
Число видов Rh — 27		19	13	15
Всего видов — 48		34	26	28

Примечание: 1* — естественный, 2* — искусственный; *** — Красная книга РФ (КкРФ), Красная книга Украины (КкУ), Красная книга Крыма (КкК), Красная книга Севастополя (КкС), Black Sea Red Data List (RDL), Black Sea Red Data Book (RDB).

Таксономическим и флористическим лидером являются красные водоросли, на долю которых приходится 53 % порядков, 60 % семейств, 59 % родов и 56 % видов. Зелёные водоросли по наличию видов занимают второе место, а по разнообразию надвидовых таксонов они уступают не только красным, но и бурым водорослям (табл. 2). Наиболее многочисленными являются роды *Cladophora*, *Ulva* и *Ceramium*. Остальные роды представлены одним видом, реже двумя. Соотношение между количеством красных и бурых водорослей указывает на близость флоры к субтропической (Rh/Het = 3,0). Общая пропорция таксонов совпадает с таковой у лидирующего отдела. Все отделы объединены сходством надвидовых пропорций. Следует отметить высокую видовую насыщенность порядков в границах фитоценоза и у зелёных водорослей, в частности. Для зелёных водорослей исследуемой акватории также характерны высокие значения пропорций в/р и в/с.

Таблица 2

Пропорции таксонов и таксономические спектры макрофлоры

Отдел/ценоз	Количество				Пропорция таксонов (п : с : р : в)	в/р	в/с	в/п	с/п
	п	с	р	в					
Ch	3	5	6	12	1 : 2 : 2 : 4	2	2,4	4,0	1,7
Och	4	5	8	9	1 : 1 : 2 : 2	1,1	1,8	2,2	1,2
Rh	8	12	20	27	1 : 1 : 2 : 3	1,4	2,2	3,4	1,5
Ценоз	15	22	33	48	1 : 1 : 2 : 3	1,5	2,2	3,2	1,5

Примечание: здесь и далее п, с, р, в — порядок, семейство, род, вид.

Идентифицированные виды относятся к 12 эколого-флористическим группам. Наибольшим числом видов отличаются ведущая, одно- и многолетняя, олигосапробная и морская группы. Доля таких групп в общем составе равняется 40–67 %. Вторая позиция занята сопутствующими, мезосапробными и солоноватоводно-морскими видами (20–31 %). Спектры экогрупп отделов отличаются степенью полноты состава и комбинацией базовых групп. Наиболее редуцированным и однородным выглядит экоспектр Het, полнотой состава характеризуется Ch. Экологический спектр Ch особенно выделяется своим набором ключевых (по числу видов) групп, среди которых полисапробная и солоноватоводно-морская, служащие индикаторами высокой степени органического загрязнения и средней степени распреснения морской среды. Только в этом отделе встречаются солоноватоводные элементы (рис. 2).

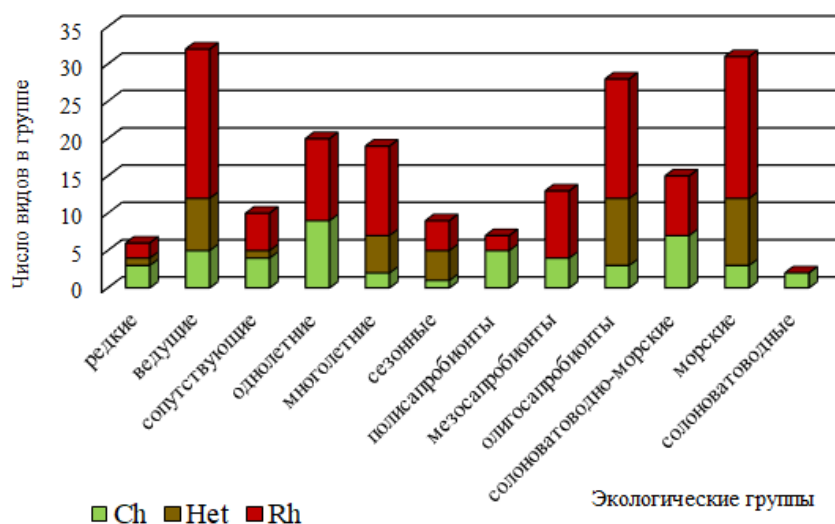


Рис. 2. Флористический состав экологических групп и их видовая насыщенность в районе исследований

Макроводоросли бентоса бухты Двужерной. В результате обработки собранного материала в составе бентоса бухты обнаружены 28 видов макроводорослей, в том числе 7 видов Ch, 6 видов Het и 15 видов Rh. Отмечено присутствие в пробах одного вида морских трав. Идентифицированные виды относятся к 19 родам, 16 семействам и 11 порядкам. Доля Rh в общем составе равна 53 %, у других отделов она вдвое меньше. Видовая пропорция отделов выглядит как 1Ch : 1Het : 2Rh. Она идентична видовому соотношению отделов водорослей в акватории заказника «Мыс Айя» [Агаркова-Лях, 2015] — прибрежной зоны урочища Батилиман как части охраняемой территории этого же заказника на юго-западе Крыма, а также памятника природы «ПАК у мыса Сарыч» [Евстигнеева, Танковская, 2010; Евстигнеева, Танковская, 2022]. Пропорция трёх отделов по числу родов представлена как 1Ch : 2Het : 4Rh. Обе пропорции демонстрируют таксономическое превосходство красных водорослей. Среди отделов Ch отличается самой высокой видовой насыщенностью родов, семейств и порядков (табл. 3).

Все отделы и формируемое ими сообщество в целом характеризуются одинаковым соотношением порядков и семейств, а Het и Rh — ещё и родов, и видов. Спектр родов, отличающихся высоким разнообразием видов, включает пять соответствующих таксонов. Эти роды объединяют в своем составе 46 % идентифицированных в данной бухте видов. Девять видов входят в состав родов первого ранга, четыре — второго (табл. 4). Оставшиеся 79 % родов представлены одним видом, что свидетельствует о высокой таксономической «пестроте» бентосной флоры бухты Двужерной.

Таблица 3

Пропорции таксонов и таксономические спектры макрофлоры									
Отдел/ценоз	Количество				Пропорция таксонов (п : с : р : в)	в/р	в/с	в/п	с/п
	п	с	р	в					
бухта Провато (естественный субстрат)									
Ch	3	5	6	7	1 : 2 : 2 : 2	1,7	1,4	2,3	1,7
Och	4	5	8	8	1 : 1 : 2 : 2	1	1,6	2	1,2
Rh	5	8	15	19	1 : 2 : 3 : 4	1,3	2,4	3,8	1,6
Ценоз	12	15	24	34	1 : 1 : 2 : 3	1,4	2,3	2,8	1,2
бухта Провато (искусственный субстрат)									
Ch	2	3	3	6	1 : 1 : 1 : 3	2	2	3	1,5
Och	4	5	7	7	1 : 1 : 2 : 2	1	1,4	1,7	1,2
Rh	3	4	10	13	1 : 1 : 3 : 4	1,3	3,2	4,3	1,3
Ценоз	9	12	20	26	1 : 1 : 2 : 3	1,3	2,2	2,9	1,3
бухта Двужкорная (естественный субстрат)									
Ch	2	3	3	7	1 : 1 : 1 : 3	2,3	2,3	3,5	1,5
Och	3	4	5	6	1 : 1 : 2 : 2	1,2	1,5	2	1,3
Rh	6	9	11	15	1 : 1 : 2 : 2	1,4	1,7	2,5	1,5
Ценоз	11	16	19	28	1 : 1 : 2 : 2	1,5	1,7	2,5	1,5

Таблица 4

Таксон	Спектры ведущих родов с указанием их ранга			
	Бухта Двужкорная		Бухта Провато	
	количество видов	ранг	количество видов	ранг
<i>Cladophora</i>	3	I	—	—
<i>Ulva</i>	3	I	2	II
<i>Ceramium</i>	3	I	3	I
<i>Dasya</i>	2	II	—	—
<i>Laurencia</i>	2	II	2	II
<i>Gelidium</i>	—	—	2	II
Количество многовидовых родов	5		4	
Всего родов	19		29	

Сформированная в этой бухте флора, судя по величине коэффициента Фельдманна (2,5), по своему характеру была субтропической. Сравнение альгофлоры в смежные годы (2007 и 2009 гг.) показало небольшое различие в числе видов и родов. Для водорослей бентоса в 2007 г. характерно немногим большее число таких таксонов у Net (на два видовых и родовых таксона), а также видов у Rh и во всем сообществе (больше на два и три таксона соответственно). В состав бентосной альгофлоры в 2009 г. входило на один вид Ch больше. Более заметным было несоответствие друг другу пропорций отделов по числу входящих в них видов (1Ch : 1Net : 2,5Rh в 2007 г. и 2Ch : 1Net : 3Rh в 2009 г.) и родов (1Ch : 2Net : 3Rh в 2007 г. и 1Ch : 1Net : 3Rh в 2009 г.). Обе пропорции подтверждали лидирующую позицию красных водорослей, особенно в 2009 г., а также возрастание к этому времени доли участия Ch в сложении флоры бухты. Если на количественном уровне специфика видового состава в разные годы была не столь выраженной, то на качественном — степень отличия была значительнее. Этому соответствовала величина коэффициента Жаккара (30 %), показывавшая, что в 2007 и 2009 гг. присутствовало малое

число одинаковых видов (2 вида Ch и по 3 вида Het и Rh). Следовательно, даже в такой краткий срок наблюдений трансформация сообщества может быть существенной. Известно, что изменения состава и структуры сообщества связаны с колебаниями условий внешней среды в отдельные годы и периоды продолжительностью в несколько лет [Василевич, 1983]. Вместе с тем возникшие изменения длятся недолго и после прекращения воздействия, вызвавшего их причины, происходит возврат к исходному или близкому к нему состоянию [Работнов, 1983].

Экологический анализ показал, что базовыми элементами в районе исследований стали морские, ведущие, одно- и многолетние, олигосапробные виды, что является характерной чертой сообществ бентосных водорослей на большинстве участков верхней сублиторали Чёрного моря [Калугина-Гутник, 1975; Евстигнеева, Танковская, 2023]. Доля участия лидирующих групп достигала 61–72 % от общего числа идентифицированных видов. Однолетники и многолетники, сопутствующие и ведущие виды были представлены поровну, мезосапробная группа втрое преваляровала над полисапробной. Тем не менее следует обратить внимание на величину суммарного вклада в общий состав групп-индикаторов высокой и средней степеней эвтрофирования морской среды в районе исследований, достигающую 39 %. Индекс Ченя равнялся 3,7, что указывало на наличие органического загрязнения средней степени.

Экоспектр каждого отдела имел свои особенности распределения видов между группами. В состав Ch входили виды 12 экогрупп, среди которых лидировали солоноватоводно-морские, однолетние, поли- и мезосапробные водоросли, а группы встречаемости (редкая, сопутствующая, ведущая) были представлены примерно равным числом видов. Доля групп с высоким видовым разнообразием составляла 43–71 %. Экоспектр Het был редуцирован до морской, многолетней и олигосапробной групп. Для него был характерен достаточно высокий уровень участия ведущих видов. Малое количество экогрупп и их существенное видовое представительство придавали спектру Het однородный характер. Среди Rh отсутствовали полисапробные виды, а наибольшее развитие получали морские, одно- и многолетние, олигосапробные и ведущие виды (40–80 %). Большое качественное сходство комплекса лидирующих групп проявляли Rh и Het (рис. 3).

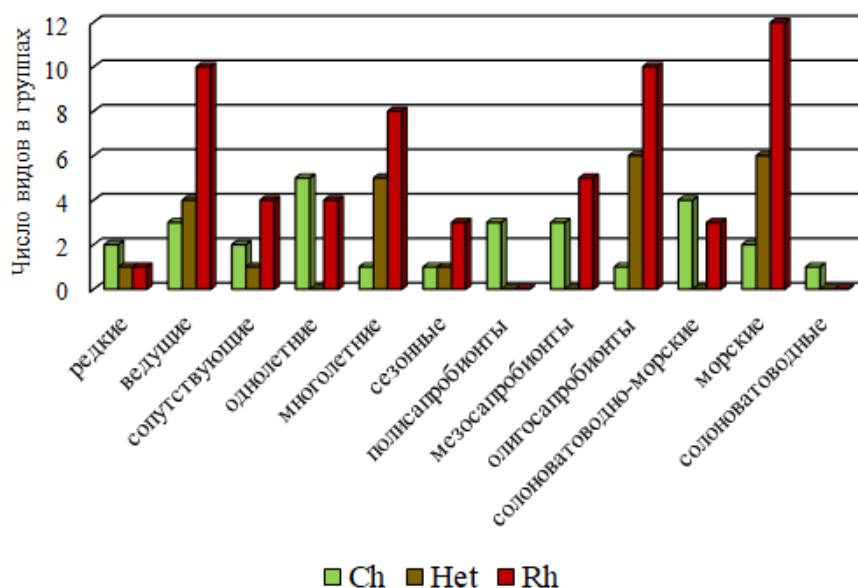


Рис. 3. Флористический состав экологических групп и их видовая насыщенность в акватории бухты Двуйкорной

Примечательно, что в смежные годы первая позиция большинства экогрупп оставалась неизменной (рис. 4). Исключение составляли много- и однолетники. Занимавшие в 2007 г. первое место, многолетники в 2009 г. переместились на второе, а однолетники — на первое. Отмечен переход со второй позиции в 2007 г. редкой и сопутствующей групп на третью в 2009 г. Индекс Ченя в 2007 г. достигал 2,8, а в 2009 г. — уже 4,3. Такие данные свидетельствовали о наметившейся тенденции изменения качества среды в бухте Двужкорной: с чистой — к среднезагрязнённой. Скорее всего, это было связано с активизацией освоения берегов ранее закрытой для посещения бухты.

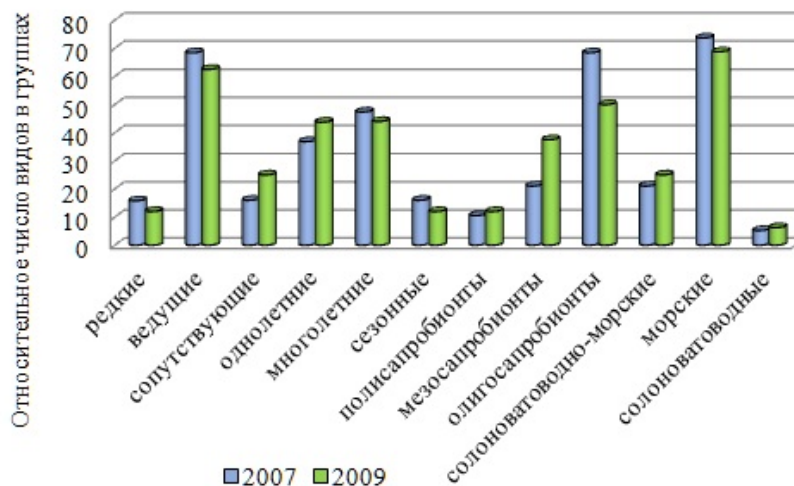


Рис. 4. Видовая насыщенность (%) экологических групп водорослей в акватории бухты Двужкорной

Макроводоросли бентоса бухты Провато. В прибрежной зоне бухты за весь период наблюдений обнаружены макроводоросли 34 видов, 29 родов, 15 семейств, 12 порядков отделов Ch (7 видов), Het (8 видов) и Rh (19 видов). Видовое соотношение отделов представлено как 1Ch : 1Het : 3Rh. На долю лидирующего отдела приходится 56 % всего видового состава в прибрежье бухты. Родовая пропорция отделов выглядит как 1Ch : 1Het : 2,5Rh, повторяя практически видовую. Родовой коэффициент у зелёных, красных водорослей в целом не превышает 1,3, у бурых он равен 1,0. (табл. 3). Это указывает на «пестроту» таксономического состава и превалирование родов, представленных одним видом. На их долю приходится 83 % от общего числа родов. Спектр родов, отличающихся высоким разнообразием видов, включает четыре соответственных таксона (табл. 4). Единственный род первого ранга (*Ceramium*) представлен тремя видами, роды второго ранга (*Ulva*, *Laurencia*, *Gelidium*) — двумя. Они объединяют в своём составе вдвое меньшее количество видов (26 %), чем в бухте Двужкорной. Факты того, что вклад родов первых двух рангов по количеству объединяемых видов невелик, а весомость одновидовых родов высокая, свидетельствуют о ещё большей таксономической «пестроте» бентосной флоры бухты Провато по сравнению с таковой в бухте Двужкорной.

В ключевые роды входят 26 % видов от всего состава флоры бухты Провато. Наиболее высокой видовой насыщенностью надвидовых таксонов характеризуется Rh. Пропорции всех таксонов у отделов отличаются друг от друга.

Состав бентосной флоры бухты Провато в промежутке между 2013 и 2023 годами изменялся следующим образом. В первый год наблюдений он был представлен 22 видами (Ch — 3 вида, Het — 7, Rh — 12). Соотношение отделов по числу видов и родов совпадало и выглядело как 1Ch : 2Het : 4Rh. Родовой коэффициент у отделов был крайне малым, особенно у Het и Ch.

Отношение числа видов Rh к числу видов Het равнялось 1,7, что указывало на близость флоры 2013 г. к бореальной. Индекс Ченя (2,14) свидетельствовал об отсутствии органического загрязнения морской среды. К 2023 г. общее число видов возросло до 31. Количество Ch увеличилось вдвое, а Rh и Het — на 4 и 1 таксон соответственно. Видовое соотношение отделов выглядело как 1Ch : 1Het : 2Rh. Следовательно, количественная трансформация видового состава в одной и той же акватории в начале и конце десятилетнего периода наблюдений была более существенной, чем в смежные годы в соседней бухте. Лидирующая позиция красных водорослей в сопоставляемые годы сохранялась, но с более низким вкладом в общий состав, который у бурых водорослей тоже изменился и стал таким же, как у зелёных. Значение коэффициента Фельдманна в 2023 г. почти не менялось. Индекс Ченя увеличивался до 2,9, что указывало на наметившееся изменение качества морской среды в сторону качества вод со средней степенью загрязнения. Эта тенденция подтверждалась возрастанием разнообразия зелёных водорослей, известных своей широкой экологической амплитудой. Коэффициент общности видов Жаккара был выше, чем в бухте Двужорной в смежные годы, и достигал 56 %. Большое количество одинаковых видов было характерно для Het (87,5 %), среди Ch их было 43 %, среди Rh — 47 %, что также превышало эти показатели в смежной бухте (K_j для Ch — 29 %, Het — 60 %, Rh — 20 %).

Экологический анализ показал, что за всё время наблюдений бентос бухты Провато включал макроводоросли 12 экогрупп. Среди них наибольшим числом видов отличались те же группы, что и в бухте Двужорной. На их долю приходилось от 38 до 79 %. Однако спектры базовых групп у одноимённых отделов не совпадали. При этом комплекс зелёных водорослей отличался от таких же водорослей в бухте Двужорной доминированием сопутствующей группы, равной долей участия поли- и олигосапробионтов, в остальном же экоспектры Ch в обеих бухтах совпадали. Отличительной особенностью видового комплекса Het в бухте Провато стало совместное доминирование многолетних и сезонных видов, по другим показателям экоспектры бурых водорослей не отличались. Среди Rh отсутствовали сопутствующие виды и были зарегистрированы полисапробионты, что не было характерно для красных водорослей в бухте Двужорной. Рисунок 5 иллюстрирует особенности распределения видов между экогруппами в 2013 и 2023 гг. К ним относится более высокий уровень развития групп ведущих, многолетних, мезосапробионных и морских видов в начальный год наблюдений. Сообщество водорослей, сформированное спустя почти десять лет, отличалось уже более высоким разнообразием редких, сопутствующих, однолетних, поли- и олигосапробионных, а также солоноватоводных видов. Без изменений оставалась лидирующая позиция ведущих, одно- и многолетних, олигосапробионных и морских видов. Обращает на себя внимание появление в 2023 г. большего количества полисапробионтов, солоноватоводно-морских и солоноватоводных видов, то есть индикаторов распреснения и органического загрязнения морской среды. Причиной этого могут стать многолетнее активное рекреационное освоение берегов бухты Провато, выход канализационных и ливневых стоков в её мелководную зону, а также заиливание дна в результате активного обрушения береговых склонов, приводящее ещё и к снижению прозрачности воды.

Макроводоросли перифитона бухты Провато. В данной бухте водоросли обитают на изредка встречающихся в прибрежной зоне камнях и валунах, активно заселяют искусственные субстраты и сооружения. В частности, такие поселения формируются там, где часть берега укреплена массивом из бетонных плит. Вода здесь прогревается очень рано и сохраняет своё тепло до конца октября, признаки заиливания дна не наблюдаются. Непосредственно в этой части набережной располагается труба ливневых выпусков. Поселения водорослей заметно структурированы: ближе к границе с сушей, на глубине 10–20 см, формируется пояс зелёных водорослей, глубже образуется пояс таких бурых водорослей, как *Gongolaria barbata*, *Ericaria crinita*, *Cladostephus spongiosus*, среди которых и на которых селятся многочисленные представители Rh.

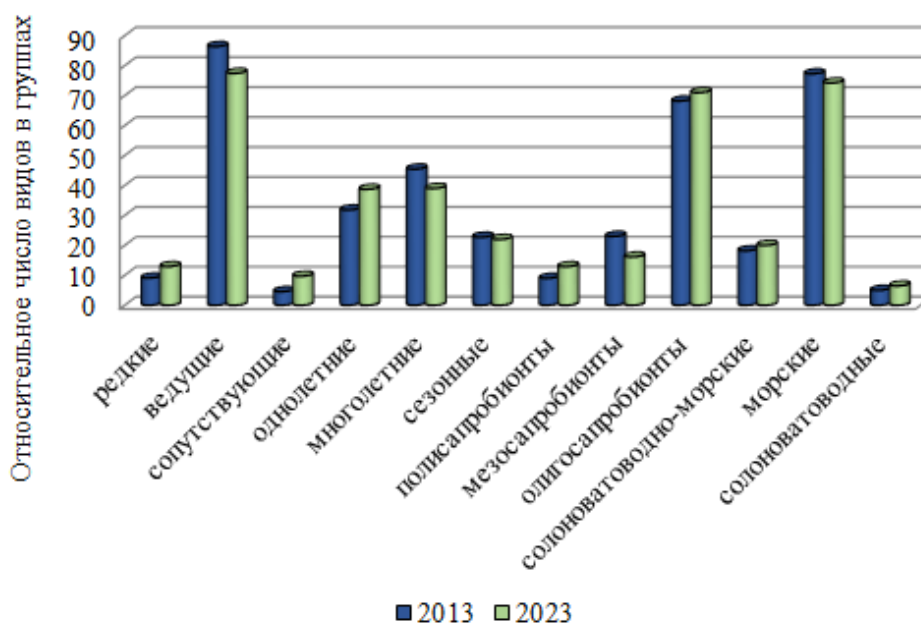


Рис. 5. Видовая насыщенность (%) экологических групп водорослей в акватории бухты Провато

Всего в перифитоне бетонного сооружения обнаружены 26 видов, что составляет 76 % от числа бентосных видов бухты. Это свидетельствует о существенности вклада фитообрастания в поддержание и сохранение естественного биоразнообразия, особенно в водоёмах с небольшой площадью твёрдых грунтов, пригодных для заселения макрофитами. Среди водорослей-колонизаторов бетонного субстрата половина видов приходится на Rh, 23 % — на Het и 27 % — на Ch. Видовое соотношение зелёных, бурых и красных водорослей выглядит как 1Ch : 1Het : 2Rh. Примечательно, что если на естественном субстрате в обеих бухтах обитает примерно равное или таковое количество видов и надвидовых таксонов Ch и Het, то на искусственном по этим же показателям бурые водоросли вдвое превосходят зелёные. В сообществе колонизаторов бетона, как и на естественном субстрате, родовой коэффициент невысок и составляет 1,4. Зелёные водоросли отличаются высокой видовой насыщенностью своих родов, красные — семейств и порядков, бурые водоросли занимают в этом отношении промежуточное положение (табл. 3).

Водоросли, обитающие на бетоне, относятся к 12 экогруппам. Среди них наибольшим числом видов представлены ведущая, однолетняя, олигосапробная и морская группы. На долю базовых групп приходится от 50 до 69 % видового состава. Третья часть видов являются многолетними, мезосапробными и солоноватоводно-морскими. Относительно высокое содержание видов индикаторных групп следует рассматривать как факт приспособленности к выживанию в условиях с элементами распреснения и органического загрязнения среды. Непосредственно в зоне выхода сточных вод о подобной адаптации свидетельствуют такие особенности, как равенство вклада типично морских видов и совокупной доли солоноватоводно-морских и солоноватоводных, превалирование однолетников и сезонных видов. Доминирование ведущих и короткоциклических видов характерно для мелководной зоны Чёрного моря с её высокодинамичными условиями. В зоне выхода сточной трубы господствуют мезосапробионты, совместный вклад которых с полисапробионтами втрое выше, чем у олигосапробионтов, обычно отличающихся высокой степенью развития при низких концентрациях органического загрязнения среды.

Сравнение данных за 2013 и 2023 гг. показало, что к концу декады увеличилось число видов Ch и Rh (на 2 и 5 таксонов соответственно), а число видов Net уменьшилось только на 1 таксон. Общий видовой состав перифитонных водорослей расширился с 16 до 22 видов (в 1,4 раза). Среди бурых водорослей, к сожалению, исчез один из важнейших для биоты Чёрного моря ценозоообразующий вид — *E. crinita*. Произошедшие изменения сказались на видовой пропорции отделов, которая в начале наблюдений выглядела как 1Ch : 2Net : 2Rh, а к концу их как 1Ch : 1Net : 2Rh. То есть вклад бурых водорослей снизился и сравнялся с таковым у зелёных. К концу наблюдений на бетонном субстрате бухты Провато можно было обнаружить не зарегистрированные ранее 3 представителя зелёных и 7 видов красных водорослей. Отмечено изменение значения коэффициента Фельдманна с 0,86 до 1,8. То есть в начале наблюдений соотношение числа красных и бурых водорослей было крайне низким, к концу наблюдений можно было утверждать, что сформированная флора является промежуточной между бореальной и субтропической. В Чёрном море она близка к флоре Каркинитского залива, Тарханкутско-Севастопольского и Южнобережного флористических районов [Калугина-Гутник, 1975]. Качественное сходство водорослей перифитона в сравниваемые годы было большим, чему соответствовала величина коэффициента Жаккара, равная 80 %.

Что же касается общих изменений в экоспектре групп за прошедший период, то после 2013 г. отмечается четырёхкратное увеличение процентного содержания редких, однолетних, морских и солоноватоводных видов, вдвое возрастает этот показатель у полисапробионтов. При этом снижается вклад ведущих, сопутствующих, олигосапробных и солоноватоводно-морских видов (табл. 5). Совсем незначительное понижение претерпевает относительное число видов в многолетней, сезонной, мезосапробной и морской группах. Среди видов, впервые появившихся к концу наблюдений, преобладали ведущие, однолетние, солоноватоводно-морские водоросли. Особое внимание вызывает их сапробная принадлежность. Доминирование среди них олигосапробионтов (5 видов) фактически нивелируется суммарным вкладом таких индикаторов органического загрязнения водной среды, как поли- и мезосапробионты (5 видов). На существование определённого распреснения в местах сбора водорослей указывает то, что солоноватоводных и солоноватоводно-морских видов было вдвое больше (6 видов), чем морских.

Таблица 5

Относительное число (%) видов водорослей в экологических группах перифитона бухты Провато в разные годы

Экологические группы	Годы	
	2013	2023
Редкие	6	23
Ведущие	81	68
Сопутствующие	13	9
Однолетние	44	50
Многолетние	31	27
Сезонные	25	23
Полисапробионты	6	14
Мезосапробионты	31	27
Олигосапробионты	63	59
Солоноватоводно-морские	31	23
Морские	63	68
Солоноватоводные	6	9

Сопоставление состава и структуры флоры бентоса и перифитона в бухте Провато позволило выявить ряд отличий. Установлено, что на искусственном субстрате произрастало меньше видов в целом (в 1,3 раза) и красных водорослей в частности (в 1,5 раза), степень доминирования Rh была менее выраженной, отсутствовало совпадение таксономических пропорций у Ch. По соотношению числа видов отделы занимали равные позиции, родовой коэффициент был примерно одинаково невысоким. У Нет и сообщества в целом на обоих типах субстрата таксономические пропорции совпадали, у красных водорослей они незначительно отличались. Общий видовой состав был сходен наполовину. Точно такая же степень совпадения была обнаружена при сопоставлении водорослей бентоса и перифитона в 2013 г. Величина K_j в 2023 г. уменьшилась до 43 % за счёт появления на естественном субстрате нескольких новых видов.

Качественные и количественные отличия и совпадения обнаруживаются и при сопоставлении экоспектров водорослей на обоих субстратах. Установлено, что виды были распределены между одним и тем же числом экогрупп, среди которых высоким видовым разнообразием отличались одинаковые группы (ведущая, олигосапробная, однолетняя и морская). Несмотря на то что видовое разнообразие бентосных водорослей было выше, не всегда абсолютное число видов в каждой группе будет таким же. Выявлено, что число редких и мезосапробных видов в перифитоне было больше, чем в бентосе, но оно же в однолетней, солоноватоводно-морской и солоноватоводной группах не отличалось друг от друга. Для более объективной оценки количественных различий уместно воспользоваться сравнением с учётом относительного выражения числа видов. Оказалось, что среди водорослей-колонизаторов искусственного субстрата выше доля участия редких, однолетних, мезосапробных, солоноватоводно-морских видов и ниже — ведущих, многолетних, сезонных, поли- и олигосапробных, а также морских видов. Относительное содержание сопутствующих и солоноватоводных видов почти совпадает.

Единичные незначительные отличия характерны для экоспектров Rh и Нет. В остальном эколого-флористическая структура бентоса и перифитона не отличается друг от друга.

Выводы

1. На основе данных, полученных за период с 2007 по 2023 г., был составлен аннотированный список видов с указанием их охранного статуса и локацией в акватории мыса Киик-Атлама. Таксономическим лидером среди отделов являлся Rhodophyta, среди экогрупп — ведущая, одно- и многолетняя, олигосапробная и морская.

2. В составе бентоса бухты Двужорной были обнаружены 28 видов макророслей, относящихся к 19 родам, 16 семействам и 11 порядкам отделов Chlorophyta, Heterocontophyta, Rhodophyta, в прибрежье бухты Провато — 34 вида из 29 родов, 15 семейств, 12 порядков тех же отделов. Видовая и родовая пропорции отделов одинаково демонстрировали численное превосходство Rhodophyta, однако таксономические пропорции отделов в разных бухтах не совпадали. Родовой коэффициент свидетельствовал о превалировании родов, представленных одним видом.

4. В обрастании бетонного сооружения участвовали 26 видов, что составило 76 % от числа видов на естественном субстрате бухты Провато. Фитоперифитон, подобно фитобентосу, характеризовался низким родовым коэффициентом и отличался высокой видовой насыщенностью родов у Chlorophyta, семейств и порядков — у Rhodophyta.

5. Альгофлора в бухте Двужорной в смежные годы проявляла незначительное различие в числе видов и родов и более заметное несоответствие друг другу видовых пропорций отделов, которые к концу наблюдений демонстрировали возрастание роли Rhodophyta и Chlorophyta. Качественные отличия в смежные годы были выражены сильнее количественных, что подтверждалось величиной коэффициента Жаккара, равной 30 %.

6. Установлено, что в смежные годы у большинства экогрупп первая позиция оставалась неизменной. Увеличение индекса Ченя к 2009 г. указывало на наметившееся изменение качества среды в бухте Двужкорной: с чистой — к среднезагрязнённой. Появление в бухте Провато в период с 2013 по 2023 г. большого количества полисапробионтов, солоноватоводно-морских и солоноватоводных видов указывало на усиление не только органического загрязнения морской среды, но и её распреснения.

7. Долгопериодные изменения бентосных водорослей в бухте Провато сопровождалось увеличением общего числа видов, видового разнообразия Chlorophyta и Rhodophyta. Heterocontophyta проявляли постоянство видового состава. Наблюдалась замена изначальной видовой пропорции отделов на ту, которая хоть и свидетельствовала о сохранении Rhodophyta в качестве лидера, но на фоне снижения их вклада в общий состав и выравнивания его у Chlorophyta и Heterocontophyta.

8. За почти десятилетний период трансформация экоспектра групп в составе фитоперифитона в бухте Провато заключалась в четырёхкратном увеличении процентного содержания редких, однолетних, морских и солоноватоводных видов и двукратном — полисапробионтов. Снижался вклад ведущих, сопутствующих, олигосапробных и солоноватоводно-морских видов. Относительное число видов в многолетней, сезонной, мезосапробной и морской группах почти не менялось.

Список литературы

1. Агаркова-Лях И. В. Природные комплексы береговой зоны Южного берега Крыма // Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Сер.: География. Геология. – 2015. – Т. 1, № 3. – С. 42–58.
2. Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии / отв. ред. В. С. Ипатов. – Ленинград : Наука, Ленингр. отд-ние, 1983. – 248 с.
3. Долотов В. В., Иванов В. А. Повышение рекреационного потенциала Украины: кадастровая оценка пляжей Крыма / Мор. гидрофиз. ин-т НАН Украины. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007. – 193 с.
4. Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Макрофитобентос побережья экоцентра «Айя-Сарычский» (Чёрное море, Крым) // Заповедное дело в Украине. – 2010. – Т. 16, вып. 2. – С. 23–29.
5. Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Флористический состав и таксономическая структура макрофитобентоса гидрологического памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у мыса Сарыч» (Чёрное море) в современных условиях // Ученые записки Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского. Сер.: Биология. Химия. – 2022. – Т. 8, № 3. – С. 32–56.
6. Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Экологическая структура сообщества макроводорослей на западе Крыма // Трансформация экосистем. – 2023. – Т. 6, № 1. – С. 108–120. – <https://doi.org/10.23859/estr-220529>
7. Зайцев Ю. П., Поликарпов Г. Г. Экологические процессы в критических зонах Чёрного моря: синтез результатов двух направлений исследований с середины XX до начала XXI веков // Морской экологический журнал. – 2002. – Т. 1, № 1. – С. 33–55. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/686>
8. Зинова А. Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР / АН СССР, Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова. – Москва [и др.] : Наука, 1967. – 397 с.
9. Игнатов Е. И., Орлова М. С., Санин А. Ю. Береговые морфосистемы Крыма. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. – 267 с.

10. *Калугина-Гутник А. А.* Исследование донной растительности Чёрного моря с применением легководолазной техники // Морские подводные исследования / [редкол.: Б. П. Мантейфель и др.]. – Москва : Наука, 1969. – С. 105–113.
11. *Калугина-Гутник А. А.* Фитобентос Чёрного моря / АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Киев : Наук. думка, 1975. – 248 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5645>
12. *Костенко Н. С.* Акваториальные природные объекты // Курорт Коктебель / Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского, Карадаг. фил. ; под ред. А. А. Вронского. – Киев : Наук. думка, 1997. – С. 63–68. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/12967>
13. *Костенко Н. С., Евстигнеева И. К., Танковская И. Н.* Фитобентос // Биология Чёрного моря у берегов Юго-Восточного Крыма / Карадаг. науч. станция им. Т. И. Вяземского – природ. заповедник РАН ; под ред. Н. С. Костенко. – Симферополь : АРИАЛ, 2018. – Гл. 4.2. – С. 172–233. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5150>
14. Красная книга города Севастополя / Правительство Севастополя, Гл. упр. природ. ресурсов и экологии г. Севастополя ; отв. ред.: И. В. Довгаль, В. В. Корженевский. – Калининград ; Севастополь : РОСТ-ДООАФК, 2018. – 431 с.
15. Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / М-во экологии и природ. ресурсов Респ. Крым ; отв. ред.: А. В. Ена, А. В. Фатерыга. – Симферополь : АРИАЛ, 2015. – 478 с.
16. Красная книга Российской Федерации: (растения и грибы) / М-во природ. ресурсов и экологии Рос. Федерации [и др.] ; отв. ред.: Л. В. Бардунов, В. С. Новиков. – Москва : Т-во науч. изд. КМК, 2008. – 885 с.
17. *Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / АН СССР, Урал. отд-ние, Башк. науч. центр, Ин-т биологии ; отв. ред.: Т. А. Работнов, Ю. А. Злобин. – Москва : Наука, 1989. – 223 с.
18. *Неврова Е. Л., Петров А. Н.* Оценка таксономического разнообразия донных диатомовых водорослей (Bacillariophyta) бухты Двужорная (Крым, Чёрное море) // Морские биологические исследования: достижения и перспективы : всерос. науч.-практ. конф. ... к 145-летию Севастоп. биол. станции, Севастополь, 19–24 сент. 2016 г. / Федер. агентство науч. орг. [и др.] ; ред. А. В. Гаевская. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. – Т. 2. – С. 108–111. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/3140>
19. *Работнов Т. А.* Фитоценология. – 2-е изд. – Москва : Изд-во МГУ, 1983. – 384 с.
20. *Селиванова О. Н.* Макрофиты российского шельфа Берингова моря, Командорских островов и юго-восточной Камчатки: видовой состав, биоразнообразие, распределение, экология : дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.16. – Петропавловск-Камчатский, 2004. – 456 с.
21. Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Я. П. Дідуха. – Київ : Глобалконсалтинг, 2009. – 912 с.
22. Black Sea Red Data List : [website] / Marine Hydrophysical Inst. – Sevastopol, [199?]. – URL: <https://old.lefo.ro/iwlearn/bsein/redbook/index.htm> (access date: 22.03.2024).
23. *Cheney D. R.* R and C/P, a new and improved ratio for comparing seaweed floras // Journal of Phycology. – 1977. – Vol. 13, iss. 2. – P. 12.
24. *Dumont H.* Black Sea Red Data Book / United Nations Office for Project Services. – New York : UNOPS, 1999. – 413 p.
25. *Feldmann J.* Recherches sur la Végétation Marine de la Méditerranée. La Côte des Albères // Revue algologique. – 1938. – Т. 10, fasc. I–IV. – P. 1–339.
26. *Guiry M. D., Guiry G. M.* AlgaeBase. World-wide electronic publication / Univ. of Galway. – 2024. – URL: <http://www.algaebase.org> (access date: 20.03. 2024).

**MACROALGAE OF SOME AREAS OF THE SOUTH-EASTERN COAST OF CRIMEA:
FLORISTIC AND ECOLOGICAL DIVERSITY**

Evstigneeva I. K., Tankovskaya I. N.

*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation,
e-mail: ikevstigneeva@gmail.com*

Abstract: The species composition, taxonomic structure, ecological diversity and bathymetric variability of benthic and periphyton algae in the water area of Kiik-Atlama Cape on the southeastern coast of Crimea, including Dvuyakornaya and Provato bays, in different years were studied. An annotated list of 48 algal species (27 red, 12 green and 9 brown) was compiled. Of these, 28 species grow in Dvuyakornaya Bay and 38 species (including phytoperiphyton) — in Provato Bay. There are 10 species with protected status in the studied water areas. Rhodophyta and genera represented by one species dominate in both bays and at different depths. The highest number of species is characteristic of the leading, one- and perennial, oligosaprobic and marine ecogroups. The taxonomic composition of algoflora in the bays differs insignificantly, but within each site it is characterized by bathymetric heterogeneity. The comparative analysis revealed a rather high similarity of algoflora in different parts of the studied water area due to the phytocenoses belonging to the same association, as well as differences related to the local peculiarities of the habitat. Twenty-six species (76 % of the number of species in the phyto-benthos of Provato Bay) were involved in the fouling of the concrete substrate. Phytoperiphyton, similarly to phyto-benthos, was characterized by low genus coefficient, but was distinguished by high species saturation of genera in Chlorophyta, families and orders in Rhodophyta. In Dvuyakornaya Bay in adjacent years, insignificant difference in the number of species and genera and more noticeable discrepancy between the species proportion of the departments, which by the end of observations showed an increasing role of Rhodophyta and Chlorophyta. Qualitative differences in adjacent years were more pronounced than quantitative ones, which is consistent with the low Jaccard coefficient (30 %). Long-period changes in the benthic flora in Provato Bay were accompanied by an increase in the total number of species, species diversity of Rhodophyta and Chlorophyta.

Keywords: Black Sea, Crimea, macroalgae, species, ecological structure, variability

Сведения об авторах

Евстигнеева Ирина Константиновна	кандидат биологических наук, старший научный сотрудник ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, ikevstigneeva@gmail.com
Танковская Ирина Николаевна	младший научный сотрудник ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, itankovskay@gmail.com

*Поступила в редакцию 04.06.2024 г.
Принята к публикации 10.09.2024 г.*

**ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ ПО ФАУНЕ МОРСКИХ ГРОТОВ
ЮГО-ВОСТОЧНОГО КРЫМА (КАРАДАГ, ЧЁРНОЕ МОРЕ) ***
**Сергеева Н. Г., Ревкова Т. Н., Кирич М. П., Ревков Н. К., Болтачева Н. А.,
Подзорова Д. В., Тимофеев В. А.**

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

Аннотация: Работа выполнена в сентябре 2021 года в гротах Ревущий (ГР) и Морозовой (ГМ), расположенных в акватории Карадагского природного заповедника на юго-восточном участке крымского шельфа. Основная цель исследований — описание состава фауны обрастания (макро- и мейзообентос) гротов и оценка особенностей её качественного и количественного развития. Фауна обоих гротов представлена типичными обитателями сублиторальной зоны шельфа Крыма, относящимися к 12 типам Metazoa (ГР — 9 типов, ГМ — 6 типов) и включающими 154 вида и надвидовых таксона (нвт) (ГР — 131 вид и нвт, ГМ — 83 вида и нвт). Общее видовое сходство фаун двух гротов составило 61,68 %. В ГР отмечено обеднение видового богатства фауны в направлении от входа к его вершинной части. В ГМ данная тенденция не выявлена, что, по-видимому, связано с его малой протяжённостью. При общей мозаичности распределения биообрастания, в его пятнах происходит снижение удельной биомассы макрофауны в направлении от входов к вершинам обоих гротов. Сходная тенденция отмечена и в плотности макрообрастания ГР. В ГМ данная тенденция нарушена формированием пика плотности в его вершинной части. Аналогичное повышение плотности в вершинной части ГМ выявлено и для мейобентоса. Представленная работа является первым описанием состава фауны морских гротов на юго-восточном побережье Крыма. Показано существенное различие состава макро- и мейофауны гротов на уровне видов и нвт (99,13 %), что указывает на необходимость соблюдения принципа дополнительности для общей оценки видового богатства фауны при раздельном учёте её мейо- и макросоставляющих.

Ключевые слова: фауна гротов, биообрастание, морские пещеры, Карадаг, Чёрное море

Введение

В настоящее время известно около 3000 морских пещер и гротов (далее МПГ), расположенных в прибрежной зоне Средиземноморского бассейна [Ouerghi, Gerovasileiou, Bianchi, 2019] и являющихся относительно слабо исследованным звеном в общей структуре биоразнообразия фауны бассейна. Располагаясь в пределах литоконтур прибрежных экосистем, эти природные образования несут в себе характерные черты биотопов с низкой (в ряде случаев менее 0,01 %) освещённостью, ограниченным пространством и специфическим водообменом [Marine Caves ... , 2019].

*Работа выполнена в рамках темы государственного задания ИнБЮМ им. А. О. Ковалевского РАН, № 124022400148-4.

Известно, что в градиенте трёх основных зон освещённости МПГ [Martí et al., 2004] это хорошо освещённая зона у входа, полутёмная центральная зона и тёмная вершинная зона. Интенсивность обрастания и видовое богатство МПГ имеют аналогично направленный убывающий характер [Harmelin, Vaceler, Vasseur, 1985; Gili, Riera, Zabala, 1986; Gerovasileiou, 2014]. По мнению ряда исследователей, достаточная изолированность и биотопическое своеобразие МПГ могут определять их как «природные лаборатории» для формирования своеобразной «пещерной фауны» или «рефугиумы» для некоторых редких и охраняемых видов гидробионтов, часто со значительным процентом эндемизма [Ковтун, 2006; Ковтун, Обнаружение редкой ... , 2009; Ковтун, Десятиногі ... , 2009; Ковтун, Макаров, 2008; Петряшев, Ковтун, 2011; Гребельный, Ковтун, 2013; Harmelin, Vaceler, Vasseur, 1985; Gerovasileiou, Voultziadou, 2012; Gerovasileiou, 2014; Marine Caves ... , 2019; Ouerghi, Gerovasileiou, Bianchi, 2019].

В черноморской прибрежной зоне Украины и России (Крым) известны более 280 МПГ, морфология и геология большинства которых хорошо изучена. Они представлены полостями разного генезиса: абразионного (волноприбойные ниши), карстового (коррозионного), поствулканического и др., но в основном их типы комбинированы [Ковтун, Пронин, 2011]. При всём многообразии фактов геологического описания МПГ характеристика их фауны достаточно фрагментарна. Тем не менее в исследованиях, относимых к периоду до 2000-х гг., в составе обрастаний стен гротов были выявлены виды с отрицательным фототаксисом и виды, редко встречающиеся в открытых акваториях моря, — подвижные мизиды [Комарова, 1991], креветки [Макаров, 2004], седентарные гидроиды, губки, черви, моллюски, асцидии и др. [Бирштейн, 1940; Воробьева, 1999; Миронов, Москалев, 2003]. Начиная с 2006 г. в рамках выполнения программы «Морские пещеры Украины» были получены данные о видовом богатстве МПГ западного побережья Крыма (п-ов Тарханкут), обнаружены новые для фауны Чёрного моря виды гидробионтов [Ковтун, 2006; Ковтун, 2008; Ковтун, Новый вселенец ... , 2010; Ковтун, Новые и редкие ... , 2010; Ковтун, Пронин, 2011; Петряшев, Ковтун, 2011; Воробьева и др., 2012]. В подавляющем большинстве перечисленных выше работ по МПГ основное внимание уделено представителям макрофауны (организмы крупнее 1 мм) обрастания стен и населения дна, представители мейофауны (их размер менее 1 мм) исследованы в меньшей степени. При этом имеющиеся данные указывают на то, что в анализируемых природных объектах черноморского бассейна видовое богатство мейозообентоса выше, чем макрозообентоса [Воробьева и др., 2012].

В располагающемся на юго-востоке Крымского полуострова (между Коктебелем и посёлком Курортное) Государственном природном заповеднике «Карадагский» известно около двух десятков МПГ [Карадаг заповедный, 2012]. Несмотря на общее внимание к фауне заповедной акватории, гидробиологические работы внутри этих природных объектов ранее не проводились. В связи с этим основной целью данной работы стало общее описание состава фауны (макро- и мейо-) двух подводных карадагских гротов — Ревущий и Морозовой и оценка особенностей её качественного и количественного развития.

Материалы и методы

Расположение и общая морфометрия гротов Ревущий и Морозовой. Оба грота располагаются на юго-востоке Крымского полуострова, в Государственном природном заповеднике «Карадагский». Ранее спелеологические и гидробиологические исследования этих природных объектов не проводились.

Грот Ревущий. Расположен в недрах скального массива западной части бухты Баракта, у подножия скалы Шайтан. Представлен карстовой полостью, ведущей к жерлу потухшего вулкана. Своё название получил от часто издаваемых им во время шторма «ревущих» звуков. Этот эффект

связан с тем, что во время шторма морские волны с огромной силой и скоростью устремляются в его полость и, заполняя её, образуют воздушную пробку, которая затем с «рёвом» вырывается наружу [Бездушко, 2012].

Грот ориентирован с юго-востока на северо-запад, вглубь скального массива. Его высота у входа (вместе с подводной частью) достигает 18 м, сама подводная часть — 5 м. Общая длина грота 70 м (40 м — надводная часть и ещё 30 м — только подводная). Надводный участок сообщается с внешней атмосферой. Стены грота имеют наклонный профиль у входа, и далее вглубь — вертикальный (рис. 1). Его ложе (дно) представлено скоплением крупной гальки и камней, которые покрыты песком. В нескольких местах у входа потоками воды сформированы невысокие песчаные рифели. Солёность воды в поверхностных горизонтах грота в момент выполнения гидробиологических работ составляла 10,7–16 ‰, что указывает на наличие выходов в полость грота пресных вод. Она может поступать со стен и потолка грота, а также иметь мощный источник из расщелин ниже уреза воды. Во время наших работ в глубине грота, на расстоянии 40–45 м от его входа, были слышны звуки капающей со свода воды.

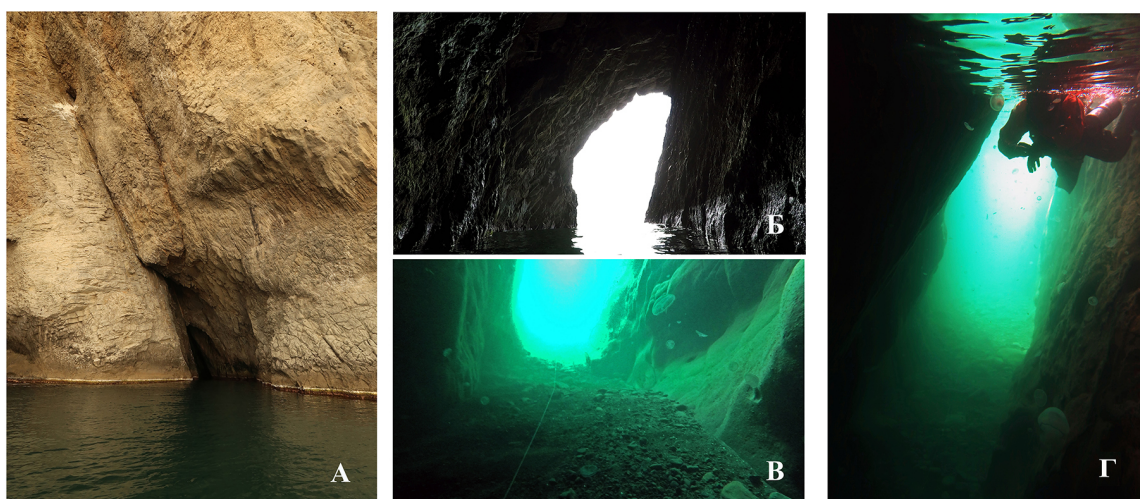


Рис. 1. Грот Ревущий: надводная внешняя часть (А), надводная внутренняя часть (Б), подводная внутренняя часть (В, Г)

Грот Морозовой. Был обнаружен в ходе обследования скального массива участником экспедиции М. П. Кириным. Вход в него расположен на расстоянии около 300 м от грота Ревущий, в отвесной стене юго-восточного склона Карадага. Совместным решением участников экспедиции гроту дано имя бывшего директора Карадагского государственного природного заповедника А. Л. Морозовой.

Свод входа в грот расположен горизонтально и находится на глубине 1 м ниже уреза воды (при общей глубине в этом месте 4 м). Ширина входа — 3 м. Длина грота около 15 м. Его стены у входа вертикальные, на дне — окатанные камни и галька. За входом грот практически сразу сужается кверху. По мере удаления от входа проход изгибается вправо. Внутри грота имеется воздушная полость, которая в спокойную погоду не сообщается с атмосферой, и только во время шторма в неё возможно попадание воздуха извне (рис. 2).

Методы сбора и обработки данных. Гидробиологические исследования обоих гротов выполнены 29.09.2021 г. с использованием легководолазной техники. После визуального осмотра и фотофиксации обрастания подводной части (стен) и дна гротов выполнен сбор материала по схемам, представленным на рис. 3.

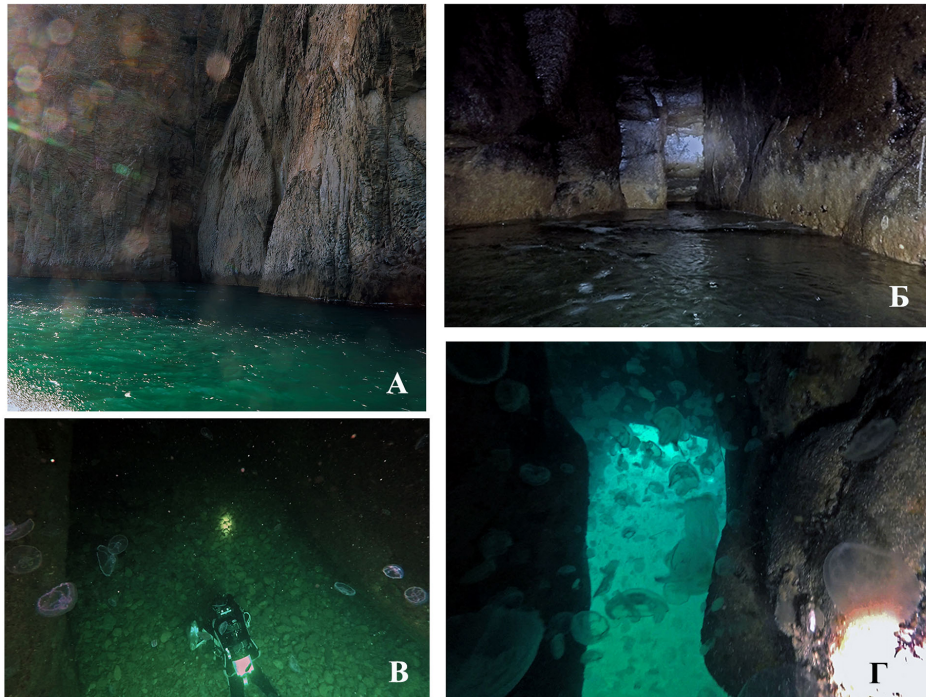


Рис. 2. Грот Морозовой: надводная внешняя часть (А), надводная внутренняя часть (Б), подводная внутренняя часть (В, Г)

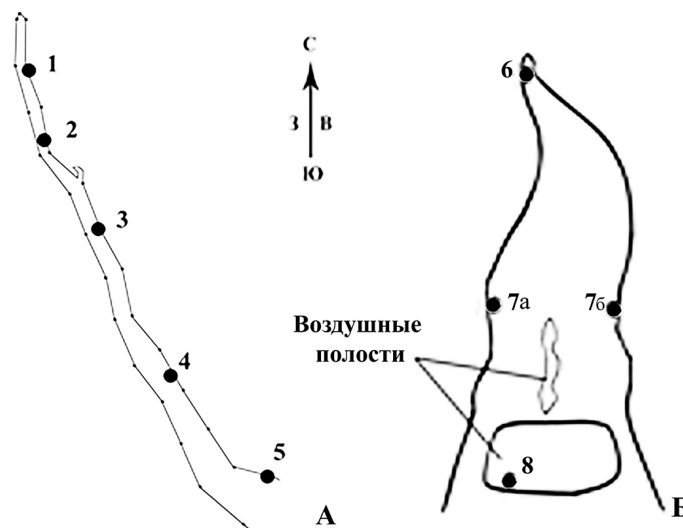


Рис. 3. Схема станций отбора бентосных проб в гротах Ревущий (А) и Морозовой (Б)

Наша работа методически ориентирована на получение данных по оценке развития в гротах фауны многоклеточных гидробионтов (Metazoa). При отмеченной гидроспелеологами крайней неравномерности обрастаний стен гротов, пробы брались с наиболее характерных для каждой станции участков полей концентрации биообрастания. Последнее в определённой степени нивелировало принцип случайности отбора проб в отношении организмов с неравномерным распределением на субстрате, но позволяло получить сопоставимые количественные характеристики развития гидробионтов в самих обследуемых «пятнах» биообрастания.

Пробы биообрастания стенок гротов отобраны на горизонте 0,5–1,5 м от уреза воды в двух повторностях с использованием стандартных гидробиологических рамок ($S = 0,04 \text{ м}^2$) со вшитым в них мешком из шёлковой ткани с диаметром ячеек 64 мкм. В гроте Ревущий выполнено пять станции (ст. 1–5), расположенных последовательно, на расстоянии от входа 45, 35, 30, 20 и 10 м соответственно; в гроте Морозовой — три станции (ст. 6–8), расположенных на расстоянии от входа 15, 5 и 1 м соответственно. Станция 7 состояла из проб биообрастания (ст. 7а и 7б), взятых на противоположных стенах грота. При обсуждении материала данные станции были объединены в одну. Образцы донных отложений отобраны ручным водолазным дночерпателем ($S = 0,04 \text{ м}^2$) на станциях 1, 3 (грот Ревущий), 6, 8 (грот Морозовой) в двух повторностях и мейобентосной трубкой ($\varnothing = 4,8 \text{ см}$; высота 5 см) — на входе в грот Ревущий в трёх повторностях. Также проводился визуальный качественный учёт таких представителей макрозообентоса, как десятиногие ракообразные, особи которых очень подвижны и редко попадают в сборы, проводимые с помощью бентосных рамок и дночерпателей.

Поскольку большинство бентосных работ ориентировано на получение отдельной информации по двум основным размерным группам донных животных — макро- и мейобентосу, в нашем изложении материала также присутствует данное разделение. Пробы промывали через геологические сита с ячейкой фильтрации диаметром 0,5 мм (макробентос) и 63 мкм (мейобентос). Промытые пробы макробентоса фиксировали в нейтрализованном растворе 4%-ного формальдегида, пробы мейобентоса — в 70%-ном растворе спирта. В лабораторных условиях пробы мейобентоса окрашивали раствором «бенгальской розы» (1 г/л) от 4 до 24 часов.

Разбор, идентификация и количественный учёт макро- и мейобентоса выполнены с использованием бинокля MSP-2, микроскопов Olympus CX41, Nikon, «Микмед-6». Взвешивание организмов макрозообентоса проводили на стандартных аналитических весах. Вес двустворчатых моллюсков определяли после удаления фиксирующего раствора, замещающего мантийную жидкость, и их кратковременного обсушивания на фильтровальной бумаге. По возможности таксономическую идентификацию гидробионтов проводили до вида или наиболее низких (достижимых при определении) надвидовых таксонов (далее нвт). Полученные количественные результаты учёта макро- и мейобентоса пересчитывали на 1 м^2 поверхности субстрата.

Выделение пространственных группировок в обрастании гротов и определение их меры сходства выполнено на основе трансформированной (presence/absence) матрицы данных по станциям с привлечением алгоритмов многомерной статистики (cluster-, MDS- и Simper-анализы в пакете программ PRIMER v6) [Clarke, 1993; Clarke, Gorley, 2001]. В качестве меры сходства станций использована статистика Брея — Кёртиса. Достоверность различия средних значений массивов данных оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа в программе ANOVA (пакет STATISTICA-10) с уровнем достоверности $p = 0,05$.

В связи с формированием гидроидами, мшанками и губками в большинстве случаев смешанных полей обрастания и возникающими при этом трудностями индивидуального количественного учёта, в расчёт брался их суммарный вес.

Результаты и обсуждение

При визуальной оценке обрастания стен гротов, выполненной спелеологами, была отмечена неравномерность расположения крупных, визуально идентифицируемых (например, моллюски-митилиды) элементов обрастания как вдоль основной оси (вход — вершинная часть), так и по глубине. В целом биообрастание имело пятнистый характер и оказалось наименее выраженным (по наблюдениям спелеологов, это стены, лишённые оброста) на входах в гроты и по всей длине стен на придонных участках. Последнее связано с абразивным действием гальки и камней (составляют основу их ложа) во время штормов. На входе в грот Ревущий такой участок без обрастания располагался от дна до глубины 2 м (при общей глубине на этом участке 5 м).

При движении от входа вглубь гротов количество «пятен» обрастания увеличивалось, хорошо выраженные скопления моллюсков располагались преимущественно в расщелинах и углублениях неровностей стен (рис. 4). Ближе к вершинам гротов выраженность обрастания существенно снижалась, что визуально фиксировалось по отсутствию (грот Ревущий) или слабо выраженному присутствию (грот Морозовой) крупных элементов обрастания — двустворчатых моллюсков. В вершинной части грота Ревущий, на стенах и в толще воды на глубине 0,1–1,5 м от поверхности, было отмечено скопление креветок (*Palaemon* sp.). Кроме этого, на глубинах от 0,5 до 5 м, в вертикальных трещинах у входа в грот, отмечены такие виды Decapoda, как *Eriphia verrucosa*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Clibanarius erythropus* и *Palaemon elegans*. В водных полостях обоих гротов присутствовали и планктонные желетелье: медузы (*Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758), *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778)), гребневники (*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865, *Beroe ovata* Bruguière, 1789), единично рыба-ласточка (*Chromis chromis* (Linnaeus, 1758)). Отмеченное в гроте Морозовой скопление медуз и гребневников в определённой мере даже затрудняло визуальный осмотр стен грота и отбор образцов биообрастания.

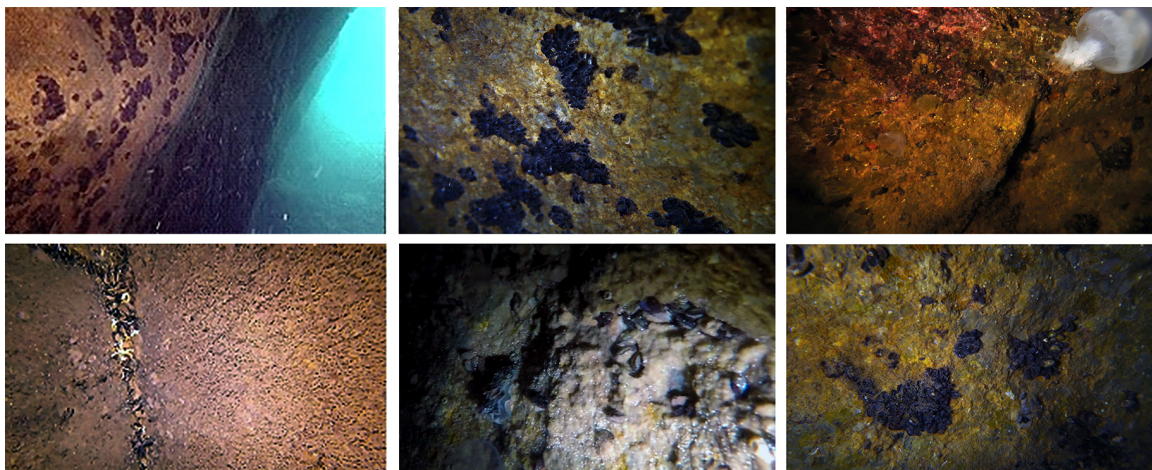


Рис. 4. Топография обрастаний в трещинах скал и на поверхности боковых стенок гротов

Качественный состав фауны. В гротах Ревущий и Морозовой отмечено 154 вида и нвт зообентоса, относящихся к 12 типам Metazoa (табл. 1). Это Cnidaria (класс Hydrozoa) — 4 вида; Nematoda — 43; Annelida (классы Polychaeta — 33, Clitellata — 1 вид и не идентифицированная до вида группа Oligochaeta g. spp.); Platyhelminthes (Catenuhda g. sp. — до вида не идентифицированы); Mollusca (Bivalvia — 8, Gastropoda — 7, Loricata — 1); Bryozoa — 5; Arthropoda (классы Thecostraca (п/кл. Cirripedia) — 2, Malacostraca — 23, Русnognonida — 1, Сореpoda (отряд Нагрacticoida, основное определение до рода) — 14, Ostracoda — до вида не идентифицированы, Arachnida — 6 и Hexapoda (Insecta) — 1); Chordata (класс Ascidiacea) — 1; Chaetognatha — 1; Porifera — 1 (плюс не идентифицированная до вида группа); не идентифицированные до вида Nemertea и Xenacoelomorpha (п/тип Acoelomorpha). Общее видовое богатство фаун двух гротов составило 1/7 часть от известного [Ревков, 2003; Сергеева, Колесникова, 2003] состава донной фауны Крымского побережья в целом.

Таблица 1
Состав фауны обрастания подводных участков карадагских гротов Ревущий и Морозовой

Таксон	Грот Ревущий					Грот Морозовой		
	Станции					Станции		
	1	2	3	4	5	6	7	8
FUNGI				+				
*PROTOZOA								
*CERCOZOA (Gromiidea)								
<i>Gromia</i> sp. 1						+	+	+
<i>Gromia</i> sp. 2			+		+	+		+
<i>Gromia</i> sp. 3			+					+
<i>Gromia</i> sp. 4	+g				+	+	+	+
METAZOA								
PORIFERA								
<i>Porifera</i> g. sp.	+			+	+	+	+	
<i>Sycon ciliatum</i> (Fabricius, 1780)			+	+	+	+	+	
CNIDARIA								
<i>Aglaophenia pluma</i> (Linnaeus, 1758)			+		+	+		
* <i>Campanularia</i> sp.	+	+	+	+	+		+	
Hydrozoa g. sp.	+	+		+	+		+	
<i>Kirchenpaueria halecioides</i> (Alder, 1859) (<i>Plumularia halecioides</i>)				+				
<i>Sertularella polyzonias</i> (Linnaeus, 1758)					+		+	
XENACOELOMORPHA (Acoelomorpha) g. sp.			g		+			
*PLATYHELMINTHES (Catenulida) g. sp.	g	+	+	+				
NEMERTEA g. sp.				+	+			
*NEMATODA								
<i>Anticoma acuminata</i> (Eberth, 1863) Bastian, 1865	+			+	+	+		+
<i>Anticoma</i> cf. <i>acuminata</i> (Eberth, 1863) Bastian, 1865	+	+	+	+		+	+	+
<i>Araeolaimus zosteræ</i> (Filipjev, 1918) Chitwood & Chitwood, 1937 (1938)				+	+			
<i>Araeolaimus</i> cf. <i>gisleni</i> Wieser, 1956			+					
<i>Araeolaimus</i> sp.				+				
<i>Araeolaimus</i> sp. 1				+				
<i>Araeolaimus</i> cf. <i>ponticus</i> Filipjev, 1922			+	+	+	+		+
<i>Camacolaimus</i> sp.					+	+	+	+
<i>Cobbia</i> sp.					+			
<i>Cyatholaimus gracilis</i> (Eberth, 1863) Bastian, 1865							+	
<i>Desmodora</i> sp.		+						
<i>Draconema ophicephalum</i> (Claparède, 1863) Filipjev, 1918			+	+	+	+		+
<i>Enoplus quadridentatus</i> Berlin, 1853				+	+	+		+
<i>Epsilonema</i> sp.			+					
<i>Euchromadora striata</i> (Eberth, 1863) de Man, 1886					+			
<i>Eudorylaimus</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Eurystomina assimilis</i> (de Man, 1876) de Man, 1888		+						
<i>Halalaimus gracilis</i> de Man, 1888				+				+
<i>Leptepsilonema</i> sp.				+	+			+
<i>Leptosomatides euxinus</i> Filipjev, 1918			+	+	+			+
<i>Linhomoeus hirsutus</i> Bastian, 1865	+	+	+	+	+		+	+
<i>Microilaimus</i> sp. A					+			

Продолжение на следующей странице...

Таксон	Грот Ревущий					Грот Морозовой		
	Станции					Станции		
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Thalassomonhystera</i> sp.							+	
<i>Neochromadora poecilosomoides</i> (Filipjev, 1918) Micoletzky, 1924					+			+
<i>Onchium robustum</i> Gerlach, 1965								+
<i>Oncholaimus campylocercoides</i> De Coninck & Schuurmans Stekhoven, 1933	g		+	+	+	+	+	+
<i>Oncholaimus dujardinii</i> de Man, 1876	+				+		+	
<i>Oxystomina elongata</i> (Bütschli, 1874) Filipjev, 1921		+						
<i>Paracanthochus</i> sp.	+			+	+	+	+	+
<i>Phanoderma albidum</i> Bastian, 1865	+		+	+	+	+	+	+
<i>Prochromadorella</i> sp.	g			+	+	+		+
<i>Rhabdodemanina</i> sp.		+						
<i>Sabatieria</i> sp.		+						
<i>Spilophorella</i> sp.						+		
<i>Symplocostoma tenuicolle</i> (Eberth, 1863) Wieser, 1953			+	+	+			
<i>Synonema</i> sp.		+		+	+			
<i>Thalassomonhystera cuspidospiculum</i> (Allgén, 1932) Jacobs, 1987						+		+
<i>Thalassomonhystera denticulata</i> (Timm, 1952) Jacobs, 1987			+	+	+	+		+
<i>Theristus</i> sp.			+					
<i>Viscosia</i> cf. <i>elongata</i> Filipjev, 1922	g							
<i>Viscosia glabra</i> (Bastian, 1865) de Man, 1890			+	+	+	+	+	+
<i>Viscosia</i> cf. <i>glabra</i> (Bastian, 1865) de Man, 1890							+	
ANNELIDA								
Clitellata								
<i>Enchytraeus</i> cf. <i>albidus</i> Henle, 1837					+	+		
<i>Oligochaeta</i> g. sp.				+	+	+	+	
Polychaeta								
<i>Ctenodrilus serratus</i> (Schmidt, 1857)					+			
<i>Dorvillea rubrovittata</i> (Grube, 1855)					+		+	+
<i>Eumida sanguinea</i> (Örsted, 1843)					+			
<i>Ficopomatus enigmaticus</i> (Fauvel, 1923)			+				+	
<i>Harmothoe reticulata</i> (Claparède, 1870)			+		+			+
<i>Hediste diversicolor</i> (O.F. Müller, 1776)			+	+	+	g		
<i>Hydroides dianthus</i> (Verrill, 1873)				+	+			
<i>Janua heterostropha</i> (Montagu, 1803)			+	+	+	+	+	
<i>Lysidice ninetta</i> Audouin & H Milne Edwards, 1833					+	+	+	+
<i>Lysidice unicornis</i> (Grube, 1840)					+		+	+
* <i>Micronephthys longicornis</i> (Perejaslavitseva, 1891)	+	+		+		+		
<i>Microphthalmus similis</i> Bobretzky, 1870	g		g					
<i>Nephtyidae</i> g. sp.				+				
<i>Nereididae</i> g. sp.						+	+	+
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867				+				
* <i>Nerilla antennata</i> Schmidt, 1848	+g							
<i>Neodexiospira pseudocorrugata</i> (Bush, 1905)								+
<i>Polyopthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)					+			
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839				+	+	+	+	+
<i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)							+	+

Продолжение на следующей странице...

ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ ПО ФАУНЕ МОРСКИХ ГРОТОВ ЮГО-ВОСТОЧНОГО КРЫМА
(КАРАДАГ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)

Таксон	Грот Ревущий					Грот Морозовой		
	Станции					Станции		
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Phyllodoce mucosa</i> Örsted, 1843					+			
Phyllodocidae g. sp.					+			
<i>Pileolaria militaris</i> Claparède, 1870			+	+	+	+	+	+
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)					+		+	
* <i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)				+	+			
<i>Pseudomystides limbata</i> (Saint-Joseph, 1888)							+	
* <i>Pterocirrus limbatus</i> (Claparède, 1868)						+		
<i>Salvatoria clavata</i> (Claparède, 1863)				+	+			
* <i>Scolelepis tridentata</i> (Southern, 1914)		+						
* <i>Sigambra tentaculata</i> (Treadwell, 1941)	g							
* <i>Sphaerosyllis bulbosa</i> Southern, 1914				+	+			
<i>Spirobranchus triqueter</i> (Linnaeus, 1758)						+	+	+
* <i>Spirorbinae</i> g. sp.		+						
* <i>Syllides longocirratu</i> s (Örsted, 1845)	+			+	+			
<i>Syllis hyalina</i> Grube, 1863		+		+	+	+	+	+
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	+				+		+	+
Syllidae g. sp.					+		+	+
<i>Trypanosyllis zebra</i> (Grube, 1860)				+	+			+
<i>Vermiliopsis infundibulum</i> (Philippi, 1844)							+	
ARTHROPODA								
*Arachnida								
<i>Acari</i> g. sp. 1			+	+	+	+		
<i>Acari</i> g. sp. 2				+	+			
<i>Agaue</i> sp. 1		+	+	+	+	+		
<i>Agaue</i> sp. 2				+		+		
<i>Copitognathus</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pontarachna</i> sp.			+	+	+	+	+	
Pycnogonida								
<i>Tanystylum conirostre</i> (Dohrn, 1881)			+		+			+
*Hexapoda (Chironomidae)								
* <i>Clunio</i> sp.	+	+	+	+	+	+		
*Copepoda (Harpacticoida)								
<i>Asellopsis</i> sp.	g		+	+	+			
<i>Ameira</i> sp.					+			
<i>Amphiascoides</i> sp.						g		
<i>Ectinosoma</i> sp.	g				+			+
<i>Enhydrosoma</i> sp.	+			+	+			
<i>Harpacticus</i> sp.					+			+
<i>Laophonte elongata elongata</i> Boeck, 1873					+			
<i>Laophonte</i> sp.	g			+	+	g		
<i>Metis ignea ignea</i> Philippi, 1843	+			+	+	g	+	+
<i>Paralaophonte</i> sp.	g			+		g		
<i>Parastenhelia</i> sp.								+
<i>Parathalestris</i> sp.	g				+			
<i>Scutellidium</i> sp.								+
<i>Tisbe</i> sp.	+	+			+			

Продолжение на следующей странице...

Таксон	Грот Ревущий					Грот Морозовой		
	Станции					Станции		
	1	2	3	4	5	6	7	8
Thecostraca (Cirripedia)								
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	+			+	+	+	+	+
<i>Verruca</i> sp.	+		+		+			
*Ostracoda g. sp.					+			
Malacostraca								
Amphipoda g. sp.	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Apherusa bispinosa</i> (Spence Bate, 1857)					+			
<i>Athanas nitescens</i> (Leach, 1814)								+
<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814					+			
<i>Caprella liparotensis</i> Haller, 1879					+			
** <i>Clibanarius erythropus</i> Latreille, 1818					+			+
<i>Chondrochelia savignyi</i> (Kroyer, 1842)					+	+		
*Cumacea g. sp.						+		
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)					+			
<i>Dynamene bidentata</i> (Adams, 1800)					+	+	+	
* <i>Echino gammarus</i> sp.			+					
** <i>Eriphia verrucosa</i> Forskal, 1775					+			+
* <i>Jassa</i> sp.	+							
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)	g		g					
<i>Nannastacus euxinicus</i> Băcescu, 1951				+	+	+		
** <i>Pachygrapsus marmoratus</i> (Fabricius, 1793)					+			+
<i>Palaemon adspersus</i> Rathke, 1836	+	+		+			+	
** <i>Palaemon elegans</i> Rathke, 1837.					+			+
<i>Paramysis (Occiparamysis) agigensis</i> Băcescu, 1940	+	+	g			+		
<i>Pilumnus spinulosus</i> Kessler, 1861								+
<i>Pisidia bluteli</i> (Risso, 1816)					+	+	+	+g
<i>Plumulojassa ocia</i> (Spence Bate, 1862)	+g	+		+	+			
<i>Siriella jaltensis</i> Czerniavsky, 1868	+					+		
<i>Stenosoma capito</i> (Rathke, 1836)			g					
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1813)	+	+	+	+	+	+		
MOLLUSCA								
<i>Acanthochitona fascicularis</i> (Linnaeus, 1767)			g		+			
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)					+			
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)		+			+	+	+	+
<i>Brachystomia eulimoides</i> (Hanley, 1844)					+			
Chitonida g. sp.	+		+					g
Gastropoda g. sp.	+		+			+	+	
<i>Lucinella divaricata</i> (Linnaeus, 1758)				+				
** <i>Magallana gigas</i> (Thunberg, 1793)					+			
<i>Modiolus adriaticus</i> Lamarck, 1819					+			
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	+	+	+	+	+	+	+	+g
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819		+	+	+	+	+	+	+
<i>Odostomia</i> sp.				+	+			
<i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846)	g							
<i>Rissoa</i> sp.			+		+			
<i>Rocellaria dubia</i> (Pennant, 1777)				+				

Продолжение на следующей странице...

Таксон	Грот Ревущий					Грот Морозовой		
	Станции					Станции		
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Spiralina alpinoligustica</i> (Sacco, 1892)						+	+	
<i>Tricolia pullus</i> (Linnaeus, 1758)	+		+		+			
BRYOZOA								
<i>Braikovia turgenewi</i> (Ostroumoff, 1886)					+			
<i>Cradoscrupocellaria bertholletii</i> (Audouin, 1826)					+	+	+	+g
<i>Cryptosula pallasiana</i> (Moll, 1803)	+	+		+	+	+	+	+g
<i>Einhornia crustulenta</i> (Pallas, 1766)					+		+	+
<i>Schizomavella (Schizomavella) auriculata</i> (Hassall, 1842)					+		+	+
*CHAETOGNATA g. sp.		+	+	+	+			
CHORDATA (Asciacea)								
<i>Botryllus schlosseri</i> (Pallas, 1766)					+			

Примечание: * — только в мейобентосных пробах, ** — в качественной пробе, g — в грунтовой пробе

Уровень высших таксонов. В отношении высших таксонов Metazoa пробы макрозообентоса оказались богаче мейобентосных. Из 12 типов фауны гротов в мейобентосных пробах присутствовали 7 (из них исключительно в мейобентосе — 3), в макрозообентосных — 9 (из них исключительно в макрозообентосе — 5) (табл. 2). Общими для макро- и мейобентоса оказались всего 4 типа.

Таблица 2

Высшие таксоны организмов макро- и мейобентоса, представленные в фауне гротов Карадага

Таксон	Мейобентос		Макрозообентос	
	Ревущий	Морозовой	Ревущий	Морозовой
Тип Cnidaria (Класс Hydrozoa)	+	+	+	+
Тип Nematoda	+	+		
Тип Annelida				
Класс Polychaeta	+	+	+	+
Класс Clitellata (п/класс Oligochaeta)	+	+	+	+
Тип Platyhelminthes (п/тип Catenulida)	+	+		
Тип Xenacoelomorpha (п/тип Acoelomorpha)			+	
Тип Mollusca				
Класс Bivalvia	+	+	+	+
Класс Gastropoda	+	+	+	+
Класс Polyplacophora	+	+	+	+
Тип Bryozoa			+	+
Тип Arthropoda				
Класс Copepoda	+	+		
Класс Ostracoda	+	+		
Класс Malacostraca			+	+
Класс Thecostraca			+	+
Класс Arachnida (п/класс Acari)	+	+		
Класс Hexapoda (п/класс Insecta)	+	+		
Тип Porifera			+	+
Тип Nemertea			+	
Тип Chaetognatha	+			
Тип Chordata (Класс Asciacea)			+	

Состав макрофауны грота Ревущий оказался богаче грота Морозовой (9 и 6 типов соответственно). В последнем отсутствовали представители типов Xenacoelomorpha (Acoela), Nemertea и Chordata (класс Ascidiacea). С нашей точки зрения, это связано с общей относительной малочисленностью данных представителей в фауне региона в целом. Представители турбеллярий, немертин и хордовых (колониальные асцидии *Botryllus schlosseri*) встречены нами ближе к входу в грот Ревущий лишь на одной из пяти выполненных станций исследования биообрастания (ст. 5), а кроме того, турбеллярии также были зафиксированы и в грунтовой пробе в районе ст. 3.

Мейофауна двух гротов на уровне высоких таксонов фактически не отличалась. Их общее различие (грот Ревущий — 7 таксонов, грот Морозовой — 6 таксонов) связано с учётом слабо представленного в пробах моновидового таксона — Chaetognatha (*Sagitta* sp.), межстанционные различия (от 5 до 7 таксонов) обусловлены также слабо представленными по плотности в наших пробах моно- (Platyhelminthes — 0–300 экз./м²) или маловидовыми (Cnidaria — 0–1500 экз./м²) таксонами.

Видовой уровень. Фауна Metazoa гротов представлена обычными видами — обитателями прибрежных акваторий Чёрного моря [Ревков, 2003; Сергеева, Колесникова, 2003]. Из них 18 видов могут быть отнесены к категории характерных (встречены на шести из восьми выполненных станций). Это 7 видов нематод — *Anticoma* cf. *acuminate*, *Eudorylaimus* sp., *Linhomoeus hirsutus*, *Oncholaimus campylocercoides*, *Paracanthonchus* sp., *Phanoderma albidum*, *Viscosia glabra*; 3 вида полихет — *Micronephthys longicornis*, *Pileolaria militaris*, *Syllis hyalina*; два вида ракообразных — *Amphibalanus improvisus*, *Stenothoe monoculoides*; двустворчатые моллюски — *Mytilaster lineatus* u *Mytilus galloprovincialis*; по одному виду мшанок — *Cryptosula pallasiana*, гидроидов — *Campanularia* sp., клещей — *Copitognathus* sp. и насекомых отряда Diptera — *Clunio* sp. Вид комаров-звонцов *Clunio* sp., отмеченный нами в качестве характерного вида гротов и представленный исключительно в форме имаго самок, предположительно, является новым для науки видом. В настоящее время в Черноморском регионе пока известен единственный вид данного рода — *Clunio ponticus* Michailova, 1980, обитающий в прибрежной зоне Болгарии. Присутствовавшие в обрастании *Chironomidae* gen. sp. (Diptera), возможно, являются молодыми стадиями нового вида.

Довольно многочисленной (54 вида) оказалась группа редких видов (встречены всего на одной из восьми станций): 18 видов нематод, 16 — ракообразных, 9 — полихет, 6 — моллюсков, по 2 — мшанок и гидроидов, один — асцидий (см. табл. 1). Часть этих видов являются редкими для фауны Чёрного моря в целом. Так, в составе фауны обрастаний грота Ревущий отмечена полихета *Stenodrilus serratus*, которая ранее лишь дважды, в 1930 и 2019 гг., была найдена в Чёрном море (Севастопольская бухта) [Якубова, 1930; Lisitskaya, Boltachova, 2020]. В грунте этого грота в большом количестве (до 925 экз./м²) обнаружена полихета *Microphthalmus similis* — довольно редкий и немногочисленный в Чёрном море вид [Киселёва, 2004]. Также в обоих гротах был зарегистрирован пока не идентифицированный нами до вида представитель отряда *Chitonida* gen sp.

Следует отметить также обнаружение среди обрастания стен грота Ревущий недавнего (с 2009 г.) вселенца в Чёрное море — полихету *Hydroides dianthus*, ранее зарегистрированную лишь в районе Севастополя и в озере Донузлав [Boltachova, Lisitskaya, Podzorova, 2021], что свидетельствует о дальнейшем распространении этого вида и его натурализации в Чёрном море.

Часть метазойной фауны следует признать нетипичной в обрастании твёрдых субстратов и стен гротов. В частности, это обитатели рыхлых грунтов — двустворчатые моллюски *Anadara kagoshimensis*, *Lucinella divaricata* u *Modiolus adriaticus*, молодёжь которых временно в качестве субстрата для первичного оседания «выбрала» стенки гротов, а также многочетинковые черви — *Micronephthys longicornis* u *Nerilla antennata*, которые являются типичными обитателями рыхлых грунтов.

Кроме многоклеточной фауны в биообрастаниях грота нами отмечены «звездообразные» колонии грибов (Fungi) и одноклеточные животные (Protozoa) (см. табл. 1). Последние в Чёрном море обычно представлены подвижными и эпибионтными Ciliophora, мягко- и твёрдораковинными Foraminifera и Gromiidea. В наших материалах Protozoa были представлены только несколькими видами рода *Gromia*.

Фаунистические комплексы. Различие составов макро- и мейофауны гротов на уровне видов и нвт существенно и составляет 99,13 % (Bray — Curtis similarity, программа Simper). Последнее имеет размерно-таксономическую и размерно-возрастную основы. В первом случае в мейобентос (эумейобентос) включены таксоны с типично мелкогабаритными представителями: гарпактикоиды (класс Copepoda), ракушковые раки (класс Ostracoda), клещи (Acari), личинки насекомых (Insecta), нематоды (Nematoda); во втором — организмы, представляющие молодь основных представителей макрозообентоса (псевдомейобентос): аннелиды (Annelida), моллюски (Mollusca), членистоногие (Arthropoda). Часто в псевдомейобентосе встречаются представители колониальных форм на начальной стадии развития, представленные одной/несколькими мелкогабаритными особями, — гидроидные полипы (Hydrozoa), колониальные асцидии (в наших пробах присутствовали только их одиночные крупные представители).

Учитывая общее таксономическое сходство (макро- и мейобентос) фауны гротов Ревущий и Морозовой на уровне типов, их видовое таксономическое сходство также оказалось высоким — 61,68 % (Bray — Curtis similarity, программа Simper) — при несколько большем видовом богатстве фауны грота Ревущий (131 вид и нвт в сравнении с 83 видами и нвт в гроте Морозовой). Аналогичный раздельный анализ составов макрофаун двух гротов, как и мейофаун, также достаточно сходен (61,16 и 61,70 % соответственно).

Результаты многомерного анализа указывают на некоторую фаунистическую дистанцированность вершинных (ст. P1–P3) от приближенных к входу (P4, P5) станций грота Ревущий (рис. 5). Достаточно хорошо выраженными оказались относительная однородность в фауне обрастания (ст. M6–M8) небольшого по протяжённости грота Морозовой и сходство этой фауны (62,63 % с таковой на близком к входу участке грота Ревущий (ст. P4, P5).

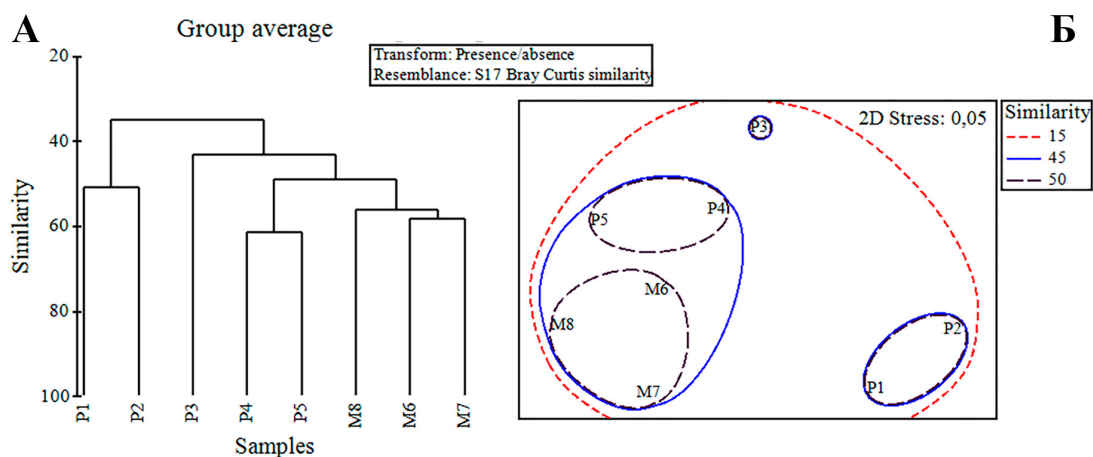


Рис. 5. Фаунистическая иерархическая кластеризация (А) и ординация (Б) станций обрастания стен гротов на основе общей матрицы данных (макро- и мейозообентос). В обозначениях даны названия гротов (Р — Ревущий, М — Морозовой) и номер станции (1–8)

В гроте Ревущий происходит обеднение видового состава фауны обрастания стен в направлении от его входа к вершинной части (табл. 3). На полученном в результате многомерного анализа (см. рис. 5) фаунистически дистанцированном участке грота Ревущий (ст. P1 + P2) отмечены 13 видов и нвт, отсутствующих на станциях, близких к входу в грот (ст. P4 + P5). Это нематоды

Desmodora sp., *Eurystomina assimilis*, *Oxystomina elongata*, *Rhabdodemia* sp., *Sabatieria* sp., *Viscosia* cf. *elongata*; полихеты *Nerilla antennata*, *Sigambra tentaculata* (в грунтовой пробе на станции), *Vermiliopsis infundibulum* (в грунтовой пробе на станции); ракообразные (Malacostraca) *Jassa* sp., *Melita palmata* (в грунтовой пробе), *Paramysis* (*Occiparamysis*) *agigensis*, *Siriella jaltensis*. Из них четыре — исключительно на вершинном участке (ст. 1): нематода *Viscosia* cf. *elongata*, полихеты *Nerilla antennata*, *Sigambra tentaculata* (в грунтовой пробе) и *Vermiliopsis infundibulum* (в грунтовой пробе).

Полученные результаты многомерного анализа указали на высокое фаунистическое сходство участка P4 + P5, располагавшегося в пределах 20 м от входа в грот Ревущий, с участком M6 + M7 + M8, представляющим грот Морозовой в целом и расположенным в пределах этих же 20 м от внешней зоны. Это дало основание разбить общую шкалу протяжённости гротов на внутреннюю привходную (15–20 м от входа в гроты, станции P4 + P5 + M6 + M7 + M8) и наиболее дистанцированную от входа в грот (30–45 м, станции P4 + P5) части. Фаунистическое сходство обозначенных участков гротов составило всего 38,89 %. Число видов, отмеченных исключительно в вершинной зоне грота, снизилось с 13 до 8. В этот список вошли нематоды *Desmodora* sp., *Eurystomina assimilis*, *Oxystomina elongata*, *Rhabdodemia* sp., *Sabatieria* sp.; полихеты *Nerilla antennata*, *Sigambra tentaculata* и ракообразные *Jassa* sp. Выявленное предпочтение в выборе местообитания может быть связано со спецификой условий, которые «предоставляет» именно вершинный, наиболее удалённый (более 30 м) участок грота для развития поселений данных видов гидробионтов.

С нашей точки зрения, это может быть обусловлено фактором ослабленной гидродинамики на данном участке грота в сравнении с привходным, более подверженным волновому воздействию и влиянию возникающих входящих и исходящих из грота течений.

Все указанные 8 видов являются обычными представителями фаун скалистой и песчаной сублиторали у берегов Крыма. Зоной обитания *Nerilla antennata* являются галечные, песчаные и илисто-песчаные грунты прибрежной зоны, *Sigambra tentaculata* — ракушечник и илисто-ракушечный грунт на глубине 5–40 м [Киселёва, 2004]. *Jassa* sp. (предположительно *Jassa marmorata* Holmes, 1905) является представителем перифитона на глубине до 10 м [Гринцов, 2022]. По-видимому, выбранный данными видами биотоп в зоне скалистой сублиторали, ввиду специфики формирования закрытой от прямого ударного волнового воздействия зоны в вершинной части грота Ревущий, формирует приемлемые условия для формирования их поселений. Особо отметим, что для полихеты *Nerilla antennata*, не имеющей пелагической стадии развития [Киселёва, 2004], подобные участки гротов, возможно, могут являться постоянными зонами (рефугиумами) сохранения и комфортного развития.

Ранее в морских гротах отмечался более высокий уровень видового богатства организмов мейзообентоса в сравнении с макрозообентосом [Воробьева и др., 2012]. Наше исследование не подтверждает абсолютность данного вывода. Показатели видового богатства макро- и мейофауны исследованных нами гротов достоверно не отличались (ANOVA, $p = 0,555$; (28 ± 6) и (24 ± 3) вид и нвт/станция соответственно).

Количественный состав фауны. Макрофауна. Разброс данных количественного развития макрофауны в обрастании стен гротов оказался существенным ($400\text{--}77\ 500$ экз./м² и $0,476\text{--}827,04$ г/м² (грот Ревущий), $2650\text{--}31\ 616$ экз./м² и $9,789\text{--}776,579$ г/м² (грот Морозовой)) при сходных порядках величин верхних предельных значений. При этом в двух гротах отмечена тенденция снижения биомассы обрастания от входа к вершине, и аналогичное изменение плотности обрастания — только в гроте Ревущий (рис. 6, табл. 3). В гроте Морозовой указанная тенденция оказалась нарушенной: наиболее высокие значения удельной плотности макрофауны зарегистрированы в её вершинной части.

Таблица 3

Количественные параметры развития фауны обрастания стен гротов

Параметры развития фауны		Грот Ревущий					Грот Морозовой		
		ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4	ст. 5	ст. 6	ст. 7	ст. 8
Кол-во видов и нвт	макрофауна	14	11	16	31	65	24	31	29
	мейофауна	18	16	23	36	34	25	16	21
	суммарно	32	27	39	67	99	49	47	50
Численность, экз./м ²	макрофауна	625	400	37 150	12 675	77 500	31 616	3827	22 950
	мейофауна	14 275	2500	17 825	16 325	44 700	64 325	16 313	38 975
Биомасса, г/м ²	макрофауна	0,5	3,3	72,0	827,0	464,3	54,5	393,2	936,8

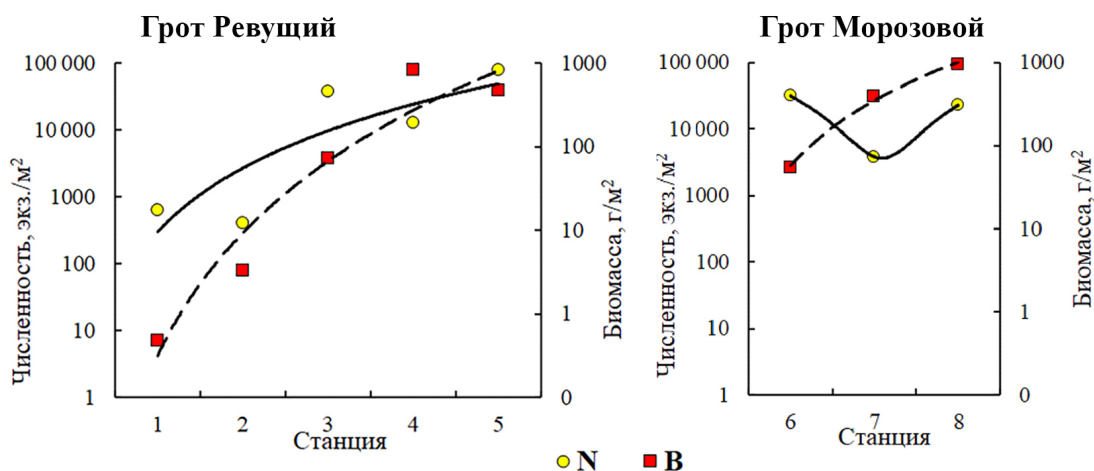


Рис. 6. Графики плотности поселений и биомассы макрозообентоса в гротах Ревущий и Морозовой

Преобладающей группой на большинстве станций являлись моллюски. Превышение их доли в обрастании в 50 % по удельной численности отмечено на шести (ст. 1, 3–6, 8), по биомассе — на четырёх (ст. 1, 3, 4, 8) из восьми станций (рис. 7). Другими крупными таксонами со станционной долей более 50 % оказались Arthropoda (ст. 2) и Annelida (ст. 7) (по численности), Miscellaneous (ст. 5, 6, 7) и Arthropoda (ст. 2) (по биомассе).

В группе Mollusca абсолютным доминантом выступал двустворчатый моллюск *Mytilaster lineatus*. На станциях с отмеченным преобладанием моллюсков его плотность достигала 62 075 экз./м² (ст. 5), биомасса — 693 и 799 г/м² (ст. 4 и 8 соответственно). Все эти станции являлись краевыми, т. е. располагались у входа в гроты (ст. 5, грот Ревущий; ст. 8, грот Морозовой) или вблизи них (ст. 4, грот Ревущий). Данный вид является массовым в скалистой сублиторали у берегов Крыма, и регистрируемые высокие значения плотности его поселения обусловлены совпадением времени исследовательских работ с размножением и пополнением его поселений молодью, приходящимися на летний — раннеосенний период [Митилиды ... , 1990]. В наших пробах присутствовала как недавно осевшая молодь, так и моллюски старших размерных классов (рис. 8). Наличие на графиках неразорванной размерной шкалы представленности моллюсков указывает на относительную стабильность ежегодного пополнения поселений молодью в исследованных гротах.

После *Mytilaster lineatus*, имевшего 100%-ную станционную встречаемость, на втором месте стояла *Mytilus galloprovincialis* (встречаемость 88 %). Её немногочисленные поселения (до 2325 экз./м², ст. 3, грот Ревущий; 125 экз./м², ст. 7 и 8, грот Морозовой) представлены молодью (рис. 9). Максимальная длина раковины моллюсков в гроте Ревущий не превышала 8 мм, в гроте Морозовой моллюски были более мелкими — до 3 мм.

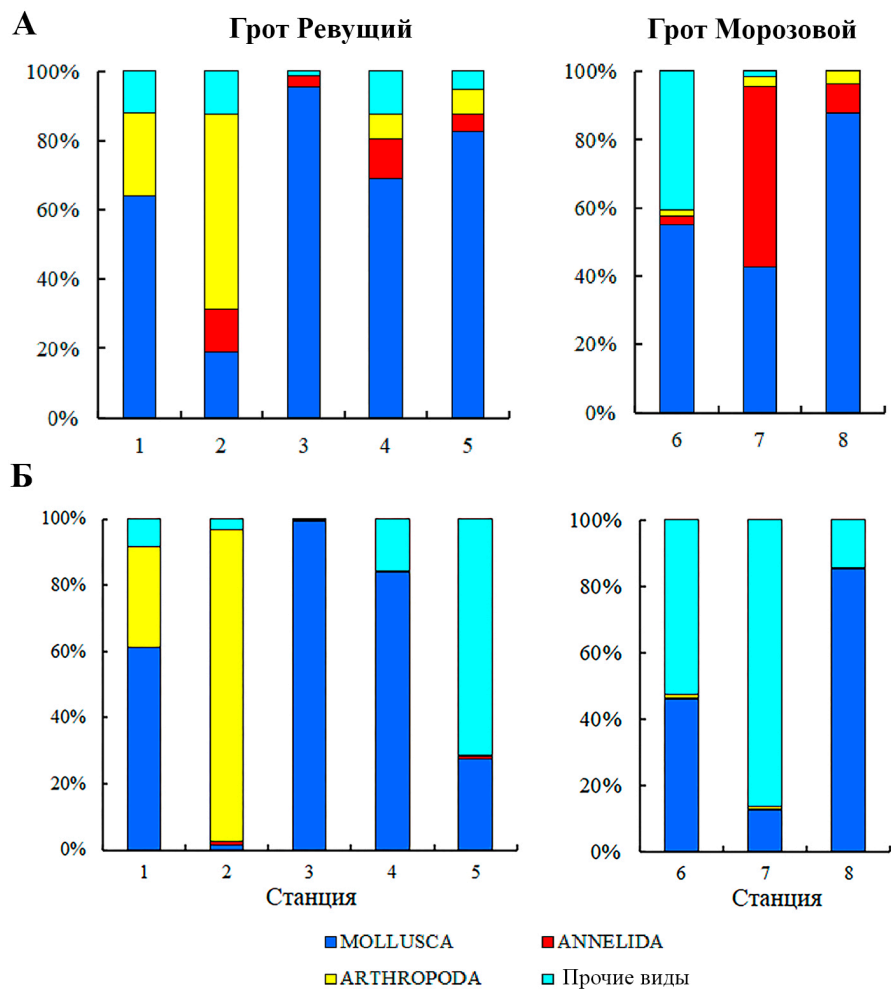


Рис. 7. Относительные значения плотности (А) и биомассы (Б) крупных таксонов макрофауны в обрастании гротов Ревущий и Морозовой

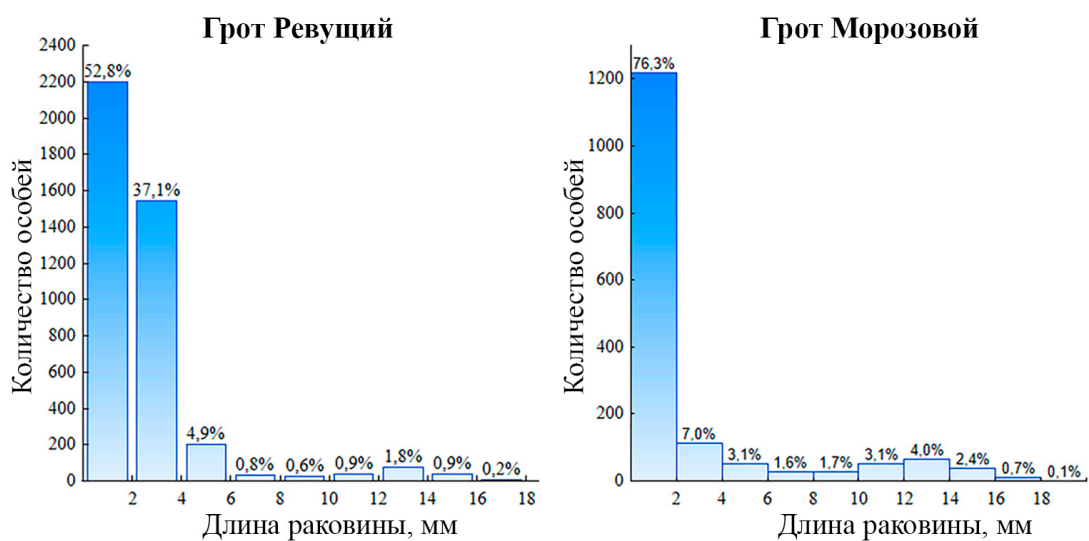


Рис. 8. Размерная структура поселения *Mytilaster lineatus* в гротах Ревущий и Морозовой

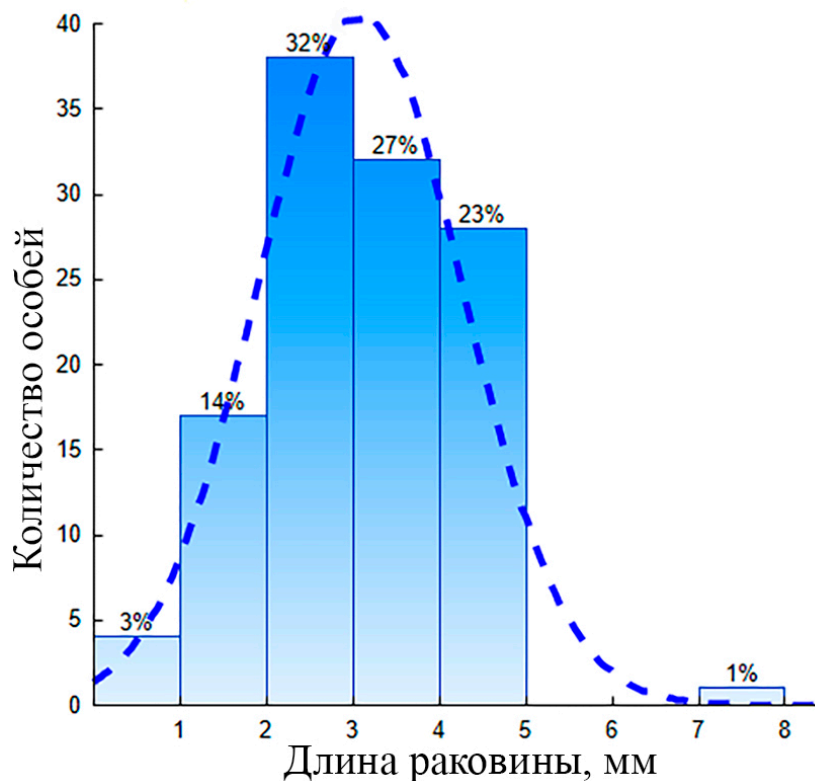


Рис. 9. Размерная структура поселения *Mytilus galloprovincialis* в гротах Ревущий и Морозовой

Среди Arthropoda наиболее многочисленными на разных станциях оказались *Stenothoe monoculoides* (125 экз./м², ст. 2; 4100 экз./м², ст. 5), *Tanystylum conirostre* (75 экз./м², ст. 3), *Plumulojassa ocia* (400 экз./м², ст. 4), *Amphibalanus improvisus* (75 экз./м², ст. 6 и 7) и *Pisidia blutelli* (75 экз./м², ст. 6; 650 экз./м², ст. 8).

Преобладание по удельной биомассе группы прочих видов (Miscellaneous) на ст. 5, 6 и 7 (332, 29 и 340 г/м² соответственно) обусловлено развитием Porifera, Bryozoa — *Scrupocellaria bertoletti*, *Cryptosula pallasiana*, *Cradoscrupocellaria bertholletii*, *Einhornia crustulenta* и *Schizomavella auriculata*, выделение которых из общей корки обрастания для отдельного подсчёта оказалось затруднительным.

Как было указано выше, конкурирующей с Mollusca и Arthropoda по удельной численности группой были Annelida. Среди последних наиболее высокие значения имели мелкие седентарные трубкообразующие многощетинковые черви *Janua pagenstecheri* (1000, 800 и 625 экз./м², ст. 3, 4 и 5 соответственно), *Pileolaria militaris* (525 экз./м², ст. 6) и не идентифицированные до вида представители Oligochaeta (1125 экз./м², ст. 5). Плотность поселений отдельных видов вагильных полихет на станциях исследования в основном была ниже 300 экз./м², за исключением *Pholoe inornata*, *Typosyllis hyalina* (950 и 350 экз./м² соответственно, ст. 8) и *Trypanosyllis zebra* (350 экз./м², ст. 5). Заметим, что поселения последних трёх отмеченных видов оказались наиболее развиты на станциях, расположенных на входе в гроты.

Мейофауна. Общий диапазон варьирования удельной численности мейофауны в обрастании стен гротов составлял 2500–64 325 экз./м². При этом в гроте Ревущий были отмечены немногим более низкие значения максимальной удельной численности в сравнении с гротом Морозовой: 44 700 экз./м² (среднее для пяти станций — (19 125 ± 6941) экз./м²; Mean ± std. err) и 64 325 экз./м² (среднее для трёх станций — (39 871 ± 13 867) экз./м²) соответственно при отсутствии достоверных различий между средними (ANOVA, p = 0,181).

На разных участках гротов стабильно присутствовали четыре высших таксона, имеющие относительно высокие уровни количественного развития (рис. 10). Это Nematoda (75–15 000 экз./м² в гроте Ревущий и 2250–13 200 экз./м² в гроте Морозовой), Annelida (1150–6175 и 1725–9625 экз./м² соответственно), Mollusca (175–13 750 и 1875–19 550 экз./м²) и Arthropoda (675–8425 и 925–21 325 экз./м²). Высшие таксоны с малой плотностью отмечены не на всех станциях. Это Chaetognata, которые присутствовали на четырёх станциях (0–25 экз./м², только в гроте Ревущий), Platyhelminthes — на пяти (0–125 и 0–300 экз./м², в гротах Ревущий и Морозовой соответственно) и Cnidaria — на семи (0–1250 и 25–1500 экз./м², в гротах Ревущий и Морозовой соответственно) из восьми станций.

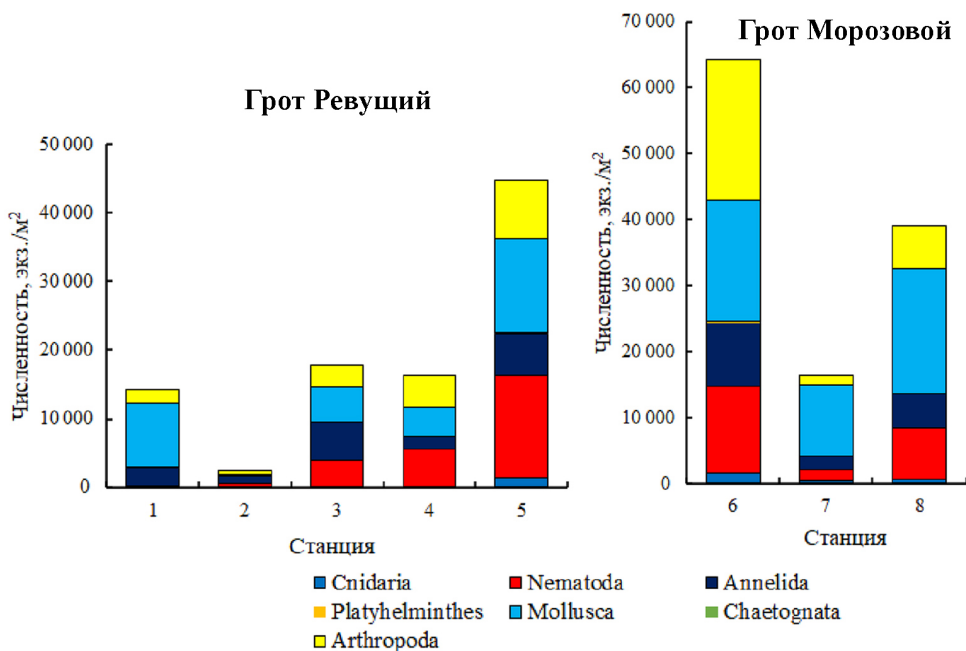


Рис. 10. Численность крупных таксонов мейофауны в обрастании гротов Ревущий и Морозовой

В гроте Ревущий, в направлении от входа к вершинной части, в целом прослеживается тенденция к уменьшению плотности мейобентоса с явным снижением абсолютной плотности нематод (до 75 экз./м² на ст. 1) и их доли в общей структуре мейобентоса и увеличение относительной доли моллюсков (см. рис. 10). Некоторое увеличение плотности мейобентоса в вершинной части данного грота, вызванное в основном моллюсками, можно было бы списать на «ошибку наблюдения», однако сходное увеличение плотности в ещё большем масштабе зарегистрировано и в гроте Морозовой. В последнем, после начального снижения плотности мейобентоса в направлении от входа в грот к его центральной части, отмечен максимум количественного развития трёх таксонов — Arthropoda, Annelida и Nematoda.

Донная фауна гротов. Наши исследования донной фауны гротов не носили специального характера и были ограничены всего пятью станциями. На четырёх из них оценивалось развитие макрофауны и только на одной — мейофауны. Ввиду специфичности донных отложений гротов, представленных фрагментами скального массива, галькой и небольшими участками с крупным песком и формирующихся в условиях высокой интенсивности гидродинамических процессов, донная макрофауна оказалась небогатой. В гроте Ревущий она была представлена всего 12 видами и нвт (см. табл. 1) с численностью и биомассой соответственно 2850 экз./м² и 215,44 г/м² (ст. 1), 575 экз./м² и 0,25 г/м² (ст. 3). Из них четыре вида — ракообразные *Melita palmata*, *Stenosoma capito*, гастропода *Rapana venosa* и полихета *Microphthalmus similis* — были отмечены только в грунтовых пробах. Относительно высокие значения численности и биомассы макрозообентоса на ст. 1

обусловлены присутствием в пробах *Melita palmata* (1725 экз./м²) и всего одного экз. крупной *Rapana venosa* (214,25 экз./м²). Бентос грота Морозовой оказался крайне бедным. На двух его станциях обнаружено всего шесть видов и нвт (см. табл. 1): на ст. 6 отмечена только полихета *Hediste diversicolor* (численность 25 экз./м², биомасса 0,025 г/м²), на ст. 8 — пять видов (численность 913 экз./м², биомасса 0,998 г/м²), из которых два вида мшанок — *Cryptosula pallasiana* и *Cradoscrupocellaria bertholletii* могут являться «случайно» опавшими из оброста стенок грота.

Плотность мейобентоса в донных отложениях на ст. 5, выполненной на входе в грот Ревущий, составила $228,7 \times 10^3$ экз./м² с основной долей Annelida (Polychaeta — 50 % и Oligochaeta — 12 %). На втором месте по плотности находятся Harpacticoida (единственные представители Arthropoda) и Nematoda (рис. 11).

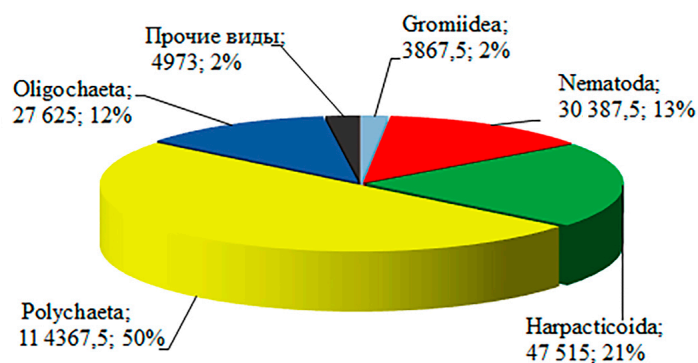


Рис. 11. Представленность таксономических групп мейобентоса по численности в абсолютном выражении (экз./м²) и по доле (в % от общей численности мейобентоса на станции) в донных отложениях на ст. 5 подводного грота Ревущий. Учтена группа Gromiidea (тип Cercozoa: Protozoa)

Выводы

При визуальном обследовании стен гротов, выполненном спелеологами, отмечена неравномерность и пятнистость расположения элементов их обрастания как вдоль основной оси (вход — вершинная часть), так и по глубине. В целом оно оказалось визуально наименее выраженным у самого входа в гроты и по всей длине стен — на их придонных участках. Последнее связано с абразивным действием гальки и камней (составляют основу их ложа) во время штормов.

Фауна обрастания стен гротов Ревущий и Морозовой представлена типичными обитателями сублиторальной зоны шельфа Крыма. В её составе отмечены представители 12 типов Metazoa, включающие 154 вида и надвидовых таксона. Состав макрофауны грота Ревущий оказался богаче таковой грота Морозовой: 9 типов (включающих 131 вид и надвидовой таксон) и 6 типов (83 вида и надвидовых таксона) соответственно при общем высоком сходстве (61,68 %) их видового богатства. Различие составов макро- и мейофауны гротов на уровне видов и надвидовых таксонов существенно (99,13 %), что указывает на необходимость соблюдения принципа дополненности для общей оценки видового богатства фауны при раздельном учёте её мейо- и макропредставителей.

В гроте Ревущий отмечена хорошо выраженная тенденция обеднения видового богатства фауны обрастания стен в направлении от его входа к вершинной части. В гроте Морозовой данная тенденция не выявлена, по-видимому, в связи с малой длиной грота. При общей мозаичности распределения в пятнах биообрастания отмечено снижение удельной биомассы макрофауны в направлении от входа к вершине обоих гротов. Сходная тенденция отмечена и в удельной

численности макрообрастания грота Ревущий. В гроте Морозовой данная тенденция нарушена формированием пика плотности именно в его вершинной части. Мейобентосная составляющая обрастания в целом повторяет характерные черты макрообрастания: как минимум начальное снижение его удельной численности на начальном отрезке при движении вглубь грота. Однако на вершинных участках обоих гротов мы регистрируем повышение удельной численности мейобентоса, что может быть связано с формированием зон повышенной плотности организмов в период их летне-осеннего размножения.

Благодарности. Авторы глубоко признательны старшему преподавателю Таврического национального университета имени В. И. Вернадского (г. Симферополь) кандидату географических наук Г. В. Самохину и группе спелеологов Крыма под руководством Е. В. Сергеева за помощь в сборе материала, младшему научному сотруднику отдела экологии бентоса ФИЦ ИнБЮМ Л. В. Бондаренко, участвовавшей в обработке и идентификации собранного материала, кандидату биологических наук Е. А. Колесниковой за идентификацию представителей Harpacticoida. Особая благодарность — директору Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского — природного заповедника РАН Литвину В. А, обеспечившему возможность проведения исследований.

Список литературы

1. Безвушко Г. И. Музей истории и природы Карадага // Карадаг заповедный : науч.-популяр. очерки / НАН Украины, Карадаг. природ. заповедник ; под ред. А. Л. Морозовой. – 2-е изд. – Симферополь : Н. Орианда, 2012. – С. 227–234.
2. Бириштейн Я. А. Жизнь в пещерах // Успехи современной биологии. – 1940. – Т. 13, вып. 3. – С. 385–402.
3. Воробьева Л. В. Мейобентос украинского шельфа Чёрного и Азовского морей / НАН Украины, Одес. фил. Ин-та биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Киев : Наук. думка, 1999. – 300 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/14435>
4. Воробьева Л. В., Ковтун О. А., Кулакова И. И., Гарлицкая Л. А., Бондаренко А. С., Рыбалко А. А. Морские беспозвоночные подводных пещер и прибрежных гротов полуострова Тарханкут (Западный Крым) // Вестник Одесского национального университета. Сер.: Биология. – 2012. – Т. 17, вып. 1/2. – С. 70–85.
5. Гребельный С. Д., Ковтун О. А. Новая для фауны Чёрного моря актиния *Sagartia elegans* (Dalyell, 1848) (Anthozoa: Sagartiidae), способная к клональному размножению // Биология моря. – 2013. – Т. 39, № 1. – С. 17–23.
6. Гринцов В. А. Амфиподы Чёрного моря : иллюстрир. атлас-определитель / ФИЦ «Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского РАН». – Севастополь : ФИЦ ИнБЮМ, 2022. – 476 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/12021>
7. Карадаг заповедный : науч.-популяр. очерки / НАН Украины, Карадаг. природ. заповедник ; под ред. А. Л. Морозовой. – 2-е изд. – Симферополь : Н. Орианда, 2012. – 256 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/12746>
8. Киселёва М. И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. – Апатиты : Изд-во Кол. науч. центра РАН, 2004. – 409 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5647>
9. Ковтун О. А. Десятиногі ракоподібні. Креветка *Lysmata seticaudata* (Risso, 1816) // Червона книга України. Тваринний світ / за ред. І. А. Акімова. – Київ : Глобалконсалтинг, 2009. – С. 41.
10. Ковтун О. А. Новая находка в Чёрном море редкой креветки – *Lysmata seticaudata* (Decapoda, Natantia, Hippolytidae) // Вестник зоологии. – 2006. – Т. 40, № 6. – С. 469.

11. Ковтун О. А. Новые и редкие виды морских беспозвоночных животных из подводных пещер полуострова Тарханкут (Чёрное море, западный Крым) // Спелеология и спелестология: развитие и взаимодействие наук : материалы междунар. науч.-практ. конф., 16–20 нояб. 2010 г., Набереж. Челны / редкол.: А. А. Гунько [и др.]. – Набережные Челны : Набережночелн. гос. пед. ин-т, 2010. – С. 311–314.
12. Ковтун О. А. Новый вселенец, актиния из сем. Sagartiidae (Cnidaria: Anthozoa, Actiniaria) в Одесском заливе (Чёрное море) // Морской экологический журнал. – 2010. – Т. 9, № 1. – С. 72. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1061>
13. Ковтун О. А. Новый для Чёрного моря вид актинии *Sagartia* sp. (Cnidaria: Anthozoa, Actiniaria, Sagartiidae) из подводных пещер Западного Крыма // Морской экологический журнал. – 2008. – Т. 7, № 4. – С. 60. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/992>
14. Ковтун О. А. Обнаружение редкой креветки Чёрного моря *Palaemon serratus* (Pennant, 1777) (Decapoda, Caridea: Palaemonidae) в подводной пещере полуострова Тарханкут (Западный Крым) // Морской экологический журнал. – 2009. – Т. 8, № 4. – С. 83. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1044>
15. Ковтун О. А., Макаров Ю. Н. Особенности биологии и морфологии редкой в Чёрном море креветки *Lyasmata seticaudata* (Risso, 1816) (Decapoda, Natantia, Hippolytidae) // Вестник зоологии. – 2008. – Т. 42, № 1. – С. 49–55.
16. Ковтун О. А., Прошин К. К. Морфолого-биологическая характеристика подводной пещеры «Тарзанка» // Спелеология и карстология. – 2011. – № 6. – С. 53–66.
17. Комарова Т. И. Мизиды (Mysidacea) / НАН Украины, Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена ; ред. В. И. Монченко. – Киев : Наук. думка, 1991. – 104 с. – (Фауна Украины ; т. 26, вып. 7).
18. Макаров Н. Ю. Десятиногие ракообразные / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского, Одес. фил. ; ред. В. И. Монченко. – Киев : Наук. думка, 2004. – 430 с. – (Фауна Украины ; т. 26, вып. 1/2).
19. Миронов А. Н., Москалев Л. И. Морские пещеры и их обитатели // Природа. – 2003. – № 2. – С. 50–55.
20. Митилиды Чёрного моря / В. Е. Заика, Н. А. Валовая, А. С. Повчун, Н. К. Ревков ; отв. ред. В. Е. Заика ; АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Киев : Наук. думка, 1990. – 208 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1459>
21. Петряшев В. В., Ковтун О. А. Мизиды (Crustacea: Mysida) пещер, гротов и прибрежных озер полуострова Тарханкут (западный Крым) // Вестник Одесского национального университета. Сер.: Биология. – 2011. – Т. 16, вып. 18. – С. 72–88.
22. Ревков Н. К. Таксономический состав донной фауны крымского побережья Чёрного моря // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор) / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 209–218. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1467>
23. Сергеева Н. Г., Колесникова Е. А. Таксономический состав мейобентоса крымского региона // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор) / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 246–247. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1467>
24. Якубова Л. И. Список Archiannelidae и Polychaeta Севастопольской бухты Чёрного моря // Известия АН СССР. Сер. 7, Отд-ние физ.-мат. наук. – 1930. – № 9. – С. 863–881. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/2780>
25. Boltachova N. A., Lisitskaya E. V., Podzorova D. V. Distribution of alien polychaetes in biotopes of the northern part of the Black Sea // Russian Journal of Biological Invasions. – 2021. – Vol. 12, iss. 1. – P. 11–26. – <https://doi.org/10.1134/S2075111721010033>

26. Clarke K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Australian Journal of Ecology. – 1993. – Vol. 18, iss. 1. – P. 117–143. – <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
27. Clarke K. R., Gorley R. N. PRIMER : user manual / tutorial. – Version 5. – Plymouth, UK : PRIMER-E Ltd, 2001. – 91 p.
28. Gerovasileiou V. Biodiversity of Marine Caves in the North Aegean Sea : PhD Thesis / Aristotle Univ. of Thessaloniki. – [Thessaloniki, Greece], 2014.
29. Gerovasileiou V., Voultziadou E. Marine caves of the Mediterranean Sea: a sponge biodiversity reservoir within a biodiversity hotspot // PLoS One. – 2012. – Vol. 7, iss. 7. – Art. no. e39873 (17 p.). – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039873>
30. Gili J. M., Riera T., Zabala M. Physical and biological gradients in a submarine cave on the Western Mediterranean coast (north-east Spain) // Marine Biology. – 1986. – Vol. 90. – P. 291–297. – <https://doi.org/10.1007/BF00569141>
31. Harmelin J. G., Vaceler J., Vasseur P. Les grottes sous-marines obscures: un milieu extreme et un remarquable biotope refuge // Téthys. – 1985. – Vol. 11. – P. 214–229.
32. Lisitskaya E. V., Boltachova N. A. The finding of a rare in the Black Sea polychaete *Ctenodrilus serratus* (Schmidt, 1857) (Annelida, Cirratulidae) // Marine Biological Journal. – 2020. – Vol. 5, no. 2. – P. 109–111. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2020.05.2.10>
33. Marine Caves of the Eastern Mediterranean Sea. Biodiversity, Threats and Conservation / ed. B. Öztürk. – Istanbul, Turkey : Turkish Marine Research Foundation (TUDAV), 2019. – 258 p. – (Publication ; no. 53).
34. Martí R., Uriz M.-J., Ballesteros E., Turon X. Benthic assemblages in two Mediterranean caves: species diversity and coverage as a function of abiotic parameters and geographic distance // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 2004. – Vol. 84, iss. 3. – P. 557–572. – <https://doi.org/10.1017/S0025315404009567h>
35. Ouerghi A., Gerovasileiou V., Bianchi C. N. Mediterranean marine caves: a synthesis of current knowledge and the Mediterranean Action Plan for the conservation of «dark habitats» // Marine Caves of the Eastern Mediterranean Sea. Biodiversity, Threats and Conservation / ed. B. Öztürk. – Istanbul, Turkey : Turkish Marine Research Foundation (TUDAV), 2019. – P. 1–13. – (Publication ; no. 53).

**THE FIRST DATA ON THE SEA GROTTOS FAUNA
IN THE SOUTH-EASTERN CRIMEA (KARADAG, THE BLACK SEA)
Sergeeva N. G., Revkova T. N., Kirin M. P., Revkov N. K., Boltachova N. A.,
Podzorova D. V., Timofeev V. A.**

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

Abstract: The study was conducted in September 2021 at the grottoes Revushchii (GR) and Morozova (GM) in the Karadag nature reserve, on the south-eastern part of the Crimean shelf. The main goal was to describe the grottoes fauna composition and evaluate its qualitative and quantitative characteristics. The fouling fauna (macro- and meiozoobenthos) of the walls of both grottoes consists of typical sublittoral zone inhabitants, comprising 12 metazoan types (9 in GR, 6 in GM) with a total of 154 species and supraspecies taxa (131 in GR, 83 in GM). The total species similarity between the faunas of the two grottoes was 61.68 %. In GR, a decrease in species richness of wall fouling fauna was observed from the entrance towards the top, unlike in grotto GM where this pattern was not evident, possibly due to its shorter length. Both grottoes exhibited a mosaic distribution of biofouling, with a decline in macrofauna biomass towards from the entrance to the top. A similar pattern was

noted in macrofouling density in GR, while in GM, a density peak was observed at the top. Meiobenthos density also increased in the apical part of GM. This study is the first to describe marine grotto fauna on the south-eastern coast of Crimea. A significant difference in macro- and meiofauna species and supraspecies composition in grottoes, at a level of 99.13 %, emphasizes the necessity of compliance with the principle of additionality for the total assessment of species richness of the fauna when taking into account separately its meio- and macrocomponents.

Keywords: Sea grotto fauna, biofouling, Karadag, Black Sea

Сведения об авторах

- Сергеева
Нелли
Григорьевна доктор биологических наук, главный научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, nserg05@mail.ru
- Ревкова
Татьяна
Николаевна младший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, alinka8314@gmail.com
- Кирин
Максим
Петрович ведущий инженер, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, kirinmaxim@mail.ru
- Ревков
Николай
Константинович кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, nrevkov@yandex.ru
- Болтачева
Наталья
Александровна кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, nboltacheva@mail.ru
- Подзорова
Дарина
Васильевна младший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, d.podzorova91@yandex.ru
- Тимофеев
Виталий
Анатольевич кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, tamplier74@mail.ru

*Поступила в редакцию 14.06.2024 г.
Принята к публикации 16.09.2024 г.*

**РАРИТЕТНАЯ СОСТАВЛЯЮЩАЯ ФЛОРЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ
ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАКАЗНИКА «КАРАНЬСКИЙ»
(Г. СЕВАСТОПОЛЬ) ***

Бондарева Л. В., Кандаурова Д. А., Александров В. В.,

Мильчакова Н. А., Чернышева Е. Б.

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

г. Севастополь, Российская Федерация,

e-mail: lbondareva@ibss-ras.ru

Аннотация: Государственный природный заказник (ГПЗ) «Караньский» расположен на юго-западе Крыма, его общая площадь составляет 568,76 га. В настоящей работе представлены данные флористических исследований и картографирования ареалов охраняемых видов сосудистых растений, проведённых в 1997–2024 гг. Для целей инвентаризации и изучения пространственного распределения ареалов на территории заказника были выделены шесть участков (кластеров): Высота Горная (с отрогами), Высоты Кая-Баш (обрывы), Василева балка, Скала Мытилино и прилегающая территория, Высота Таврос и Караньские высоты. Выявлено, что в границах ГПЗ «Караньский» произрастает 33 % видов сосудистых растений, подлежащих охране в регионе: в Красную книгу г. Севастополя (2018) внесено 58 видов, из них в Красную книгу РФ (2023) — 21. Хорологический анализ показал, что охраняемые виды распространены по территории заказника неравномерно, их количество в пределах кластеров варьирует от 20 до 50 и зависит от разнообразия биотопических условий и антропогенной преобразованности территории. Около трети охраняемых видов (20; 34 %), произрастающих в заказнике, встречаются на его территории изредка: известны только от одного до трёх местообитаний (в одном-двух кластерах). Систематический мониторинг и разработка мер по сохранению мест произрастания рекомендованы для группы особо редких видов, встреченных в одном-двух локалитетах, к которым относятся: *Cephalanthera longifolia*, *Colchicum triphyllum*, *Crambe maritima*, *Delphinium fissum*, *Glaucium flavum*, *Hippocrepis biflora* и *Verbascum orientale*. Наиболее ценными территориальными объектами ГПЗ «Караньский» по признаку насыщенности охраняемыми таксонами являются кластеры Василева балка (86 %) и Высота Горная (с отрогами) (72 %). Это наиболее доступные для посещения участки, где возможна организация разрешённых эколого-просветительских мероприятий в комплексе с усилением мер по поддержанию природоохранного режима.

Ключевые слова: сосудистые растения, охраняемые виды, биоразнообразие, ООПТ, г. Севастополь

Введение

Инвентаризация редких и охраняемых растений, уточнение ареала, проверка ранее указанных мест их обитания имеет важное значение для сохранения биоразнообразия территории. Изучение пространственного распределения видов в границах особо охраняемых природных территорий (ООПТ) служит основой для моделирования их распространения, оценки эффективности охраны на определённой территории, выявления очагов биоразнообразия, а также участков, приоритетных для заповедания [Неронов и др., 2016; Huang et al., 2020; Dekhkonov et al., 2021].

Эти исследования способствуют уточнению природоохранного статуса и вероятности исчезновения некоторых видов [Silva et al., 2022], а также позволяют скорректировать экспертные оценки при определении ареалов видов [Hughes et al., 2021].

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

Природоохранные объекты г. Севастополя изучены недостаточно полно, а данные об охраняемых видах флоры необходимо актуализировать [Ларина, 2008; Ларина, Гаркуша, Багрова, 2004; Бондарева, 2018; Панкеева и др., 2020], в том числе для созданного в 2017 г. государственного природного заказника (ГПЗ) регионального значения «Караньский» [Государственный природный ... , 2022]. Профиль заказника — ландшафтный, но он имеет особую ценность как объект, репрезентативный для охраны разнообразия сосудистых растений Гераклейского полуострова [Бондарева, 2013], в том числе видов, охраняемых на федеральном и региональном уровнях. Территория для ГПЗ «Караньский» была зарезервирована в 2006 г., однако при его создании наиболее ценная, центральная часть плато высот Кая-Баш в границы заказника включена не была, и в настоящее время ООПТ состоит из нескольких разобщённых участков (кластеров). В связи с этим, а также с принятием новой редакции Красной книги РФ [Об утверждении Перечня ... , 2023], ранее известные данные необходимо уточнить, и в том числе для обоснования природоохранного режима заказника.

Целью нашей работы являлась инвентаризация и хорологическая характеристика охраняемых видов сосудистых растений ГПЗ «Караньский».

Материалы и методы

Государственный природный заказник «Караньский» расположен на юго-западе Крыма, между Балаклавской бухтой и балкой Эхо, включает высоты Таврос, Мытилино, Горную, Караньские и Василеву балку, охватывает обрывы высот Кая-Баш и прилегающую акваторию Чёрного моря. Его общая площадь составляет 568,76 га, включая 451,02 га территории и 117,74 га морской акватории [Государственный природный ... , 2022].

Для целей инвентаризации и изучения пространственного распределения видов на территории заказника (без акватории) были выделены шесть участков — кластеров, различающихся по физико-географическим характеристикам и преобладанию растительных сообществ (рис. 1, табл. 1).

Флористические исследования проводили в соответствии со стандартными методиками [Голубев, 1981] в 1997–2024 гг., в разные сезоны года и на всех доступных участках ООПТ. В период 2022–2024 гг. дополнительно было проведено картографирование ареалов растений по архивным данным и данным GPS-привязки к местности, полученным в ходе маршрутных наблюдений. Построение картосхем ареалов осуществляли с использованием программы QGIS-3.34.8. Данные собственных исследований дополнены другими источниками [Красная книга ... , 2018; Фатерыга, Ефимов, Свиринов, 2019] и обобщены по кластерам.

Номенклатура таксонов и региональный природоохранный статус приведены по Красной книге г. Севастополя [Красная книга ... , 2018], федеральный — в соответствии с новой редакцией природоохранного перечня [Об утверждении Перечня ... , 2023].

Результаты и обсуждение

На территории ГПЗ «Караньский» отмечено 58 видов сосудистых растений, внесённых в Красную книгу г. Севастополя [Красная книга ... , 2018], относящихся к 39 родам и 21 семейству (табл. 2). Из них на федеральном уровне охраняется 21 вид.

Некоторые виды мы не включили в анализ по разным причинам. Так, для «плато Карань» указаны *Crocus tauricus* (Trautv.) Puring и *Neatostema apulum* (L.) I.M. Johnst. [Евсеенков; Красная книга ... , 2018], но специальные поиски в границах заказника не дали результатов, вероятно, местообитания этих видов не вошли в заказник. В трёх кластерах (Высота Горная, Высота Таврос и Василева балка) нами отмечены искусственные посадки *Pinus brutia* Ten, но в дикорастущем виде этот таксон, занесённый в Красную книгу РФ (2023), не обнаружен.



Рис. 1. Границы государственного природного заказника «Караньский». Кластеры: I — Высота Горная (с отрогами); II — Высоты Кая-Баш (обрывы); III — Василева балка; IV — Скала Мытилино и прилегающая территория; V — Высота Таврос; VI — Караньские высоты

Таблица 1

Характеристика основных природных комплексов кластеров государственного природного заказника «Караньский»

Номер участка (кластера)	Географическая характеристика	Преобладающие сообщества
I	Высота Горная (с отрогами)	петрофитные степи, грабинниковые сообщества, вторичные сообщества
II	Высоты Кая-Баш (обрывы)	высокоможжевеловые редколесья, вторичные сообщества
III	Василева балка	петрофитные степи, высокоможжевеловые редколесья, фисташковые редколесья, грабинниковые сообщества, вторичные сообщества
IV	Скала Мытилино и прилегающая территория	высокоможжевеловые редколесья, фисташковые редколесья, вторичные сообщества
V	Высота Таврос	высокоможжевеловые редколесья, грабинниковые сообщества, фисташковые редколесья, вторичные сообщества
VI	Караньские высоты	грабинниковые сообщества, петрофитные степи, вторичные сообщества

Таблица 2

Охраняемые виды сосудистых растений государственного природного заказника «Караньский»

Вид	Кластеры					
	I	II	III	IV	V	VI
<i>Juniperus deltooides</i> R.P. Adams	+	+	+	+	+	+
<i>Juniperus excelsa</i> M. Bieb.*	+	+	+	+	+	+
<i>Rumia crithmifolia</i> (Willd.) Koso-Pol	+	+	–	–	+	+
<i>Trinia biebersteinii</i> Fedoronczuk	–	–	+	–	+	–
<i>Galanthus plicatus</i> M. Bieb.*	+	–	+	–	+	+
<i>Bellevalia speciosa</i> Woronow ex Grossh.*	+	–	+	+	–	–
<i>Bellevalia lipskyi</i> (Miscz.) E. Wulff	+	–	–	+	–	–
<i>Ruscus aculeatus</i> L.	+	–	+	+	+	+
<i>Scilla bifolia</i> L.	+	–	+	–	+	+
<i>Crocus angustifolius</i> Weston	+	+	+	+	+	+
<i>Crocus pallasii</i> Goldb.*	–	–	+	–	–	–
<i>Crocus speciosus</i> M. Bieb.*	–	–	+	–	–	–
<i>Iris pumila</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Anacamptis morio</i> (L.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase *	–	–	+	–	–	+
<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich.	+	+	+	–	+	+
<i>Cephalanthera damasonium</i> (Mill.) Druce *	+	–	+	–	+	+
<i>Cephalanthera longifolia</i> (L.) Fritsch*	–	–	–	–	–	+
<i>Cephalanthera rubra</i> (L.) Rich.*	+	–	+	–	–	+
<i>Comperia comperiana</i> (Steven) Asch. et Graebn.*	+	–	+	–	–	+
<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	+	–	+	–	–	+
<i>Epipactis microphylla</i> (Ehrh.) Sw.	–	–	+	–	–	–
<i>Himantoglossum caprinum</i> (M. Bieb.) Spreng.*	+	–	+	–	+	+
<i>Limodorum abortivum</i> (L.) Sw.*	+	–	+	–	+	+
<i>Neotinea tridentata</i> (Scop.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase *	–	–	+	–	+	+
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	+	–	–	–	–	+
<i>Orchis punctulata</i> Steven ex Lindl.*	+	–	+	–	–	+
<i>Orchis purpurea</i> Huds.*	+	+	+	+	+	+
<i>Orchis simia</i> Lam.*	–	–	+	–	–	–
<i>Platanthera chlorantha</i> (Custer) Rchb	+	–	+	–	–	+
<i>Asphodeline lutea</i> (L.) Rchb.	+	+	+	+	+	+
<i>Asphodeline taurica</i> (Pall.) Endl.*	+	+	+	+	+	+
<i>Centaurea comperiana</i> Steven	+	+	+	–	+	+
<i>Centaurea caprina</i> Steven	+	+	+	–	+	+
<i>Ptilostemon echinocephalus</i> (Willd.) Greuter	+	–	–	–	–	–
<i>Crambe maritima</i> L.	–	–	+	–	–	–
<i>Capparis herbacea</i> Willd.	–	–	+	–	–	–
<i>Paronychia cephalotes</i> aggr.	+	+	+	+	+	+
<i>Scabiosa praemontana</i> Privalova	+	+	+	+	+	+
<i>Genista albida</i> Willd	+	+	+	–	+	+
<i>Hedysarum tauricum</i> Pall. ex Willd.	–	–	+	+	+	–
<i>Hippocrepis biflora</i> Spreng.	–	–	+	–	+	–
<i>Hippocrepis ciliata</i> Willd	–	–	+	–	+	–
<i>Sideritis syriaca</i> L.	+	+	+	+	+	–
<i>Verbascum orientale</i> (L.) All.	+	–	–	–	–	–
<i>Colchicum triphyllum</i> Kunze *	–	–	+	–	–	–

Продолжение на следующей странице...

Вид	Кластеры					
	I	II	III	IV	V	VI
<i>Colchicum umbrosum</i> Steven *	+	–	+	–	+	+
<i>Helianthemum lasiocarpum</i> Willk.	+	+	+	–	+	–
<i>Stipa capillata</i> L.	+	+	+	+	+	–
<i>Stipa lessingiana</i> Trin. et Rupr.	+	+	+	+	+	+
<i>Stipa eriocaulis</i> Borb. subsp. <i>lithophila</i> (P. Smirn.) Tzvelev	+	+	+	+	+	–
<i>Stipa pontica</i> P. Smirn.	+	–	+	–	–	–
<i>Stipa pulcherrima</i> K. Koch *	+	+	–	–	–	–
<i>Stipa ucrainica</i> P. Smirn.	+	+	+	+	+	+
<i>Triticum boeoticum</i> Boiss.	+	–	+	+	–	–
<i>Glaucium flavum</i> Crantz*	–	–	+	–	–	–
<i>Delphinium fissum</i> Waldst. et Kit. subsp. <i>pallasii</i> (Nevski) Greuter et Burdet *	–	–	+	–	–	–
<i>Pistacia mutica</i> Fisch. et C.A. Mey.*	+	+	+	+	+	+
<i>Paeonia daurica</i> Andrews *	+	–	–	–	+	+
Всего видов:	42	22	50	20	34	34

Примечание: * — вид, занесён в Красную книгу РФ (2023); кластеры: I — Высота Горная (с отрогами); II — Высоты Кая-Баш (обрывы); III — Василева балка; IV — Скала Мытилино и прилегающая территория; V — Высота Таврос; VI — Караньские высоты.

В целом ГПЗ «Караньский» обеспечивает охрану 33 % видов сосудистых растений, внесённых в Красную книгу г. Севастополя [Красная книга ... , 2018]. Природоохранная ценность заказника высока, сопоставима или превышает таковую некоторых ООПТ России [Костенко, 2016; Рыфф, 2020; Крайнюк, Смирнов, 2021; Шмараева и др., 2020; Хасанова и др., 2023].

Анализ распространения видов на территории ГПЗ «Караньский» показал, что 12 охраняемых видов (21 % общего количества) встречаются во всех кластерах (табл. 2). К массовым, обильным на территории заказника видам относятся: *Asphodeline lutea*, *Crocus angustifolius*, *Juniperus excelsa* (рис. 22В), *Iris pumila*, *Stipa lessingiana*. Встречаются рассеянно, но в каждом кластере: *Asphodeline taurica*, *Juniperus deltoides*, *Orchis purpurea*, *Stipa ucrainica*, *Scabiosa praemontana*, *Pistacia mutica*.

К широко распространённым (в четырёх-пяти кластерах) относятся 16 видов (28 %), среди которых с высоким обилием отмечены: *Centaurea caprina*, *Galanthus plicatus*, *Genista albida*, *Helianthemum lasiocarpum*, *Ruscus aculeatus*, *Scilla bifolia*. Разреженно, единично или небольшими группами произрастают: *Colchicum umbrosum*, *Sideritis syriaca*, *Stipa capillata*, *S. eriocaulis* subsp. *lithophila*, а также орхидеи — *Anacamptis pyramidalis*, *Cephalanthera damasonium*, *Himantoglossum caprinum* и *Limodorum abortivum*. Узкорегionalный крымский эндемик *Rumia crithmifolia* (рис. 2А) встречается локусами с низкими плотностью и численностью в четырёх кластерах (табл. 2).

Десять охраняемых видов (17 %) выявлены как минимум в половине кластеров ГПЗ «Караньский», среди них шесть — из семейства Orchidaceae Juss. (табл. 2). Кроме того, на территории заказника отмечено несколько мест произрастания *Triticum boeoticum* (рис. 2Б) и *Bellevalia speciosa* с высоким локальным обилием популяций. *Paeonia daurica*, очевидно, находится на границе своего ареала в Крыму, встречается единично и небольшими группами, цветущие особи отмечены редко.

Хорологический анализ позволил выявить 20 редких видов для ГПЗ «Караньский» (34 %). К известным только из двух-трёх местообитаний в одном-двух кластерах отнесены: *Capparis herbacea*, *Hippocrepis ciliata*, *Ptilostemon echinocephalus*, *Stipa pontica*, *S. pulcherrima*. Раритетные таксоны семейства Orchidaceae представлены: *Anacamptis morio*, *Cephalanthera longifolia*, *Epipactis helleborine*, *Himantoglossum caprinum*, *Orchis simia*. К группе особо редких относятся виды прибрежной зоны — *Glaucium flavum* и *Crambe maritima*; открытых каменистых

местообитаний — *Colchicum triphyllum* (рис. 2Г), *Hippocrepis biflora*, *Verbascum orientale*; лесных сообществ — *Cephalanthera longifolia* и *Delphinium fissum*, каждый из которых обнаружен в единственном локалитете. Они нуждаются в регулярном мониторинге и охране мест произрастания.

В целом охраняемые виды распространены по территории заказника неравномерно, их количество в пределах кластеров варьирует от 20 до 50, зависит от разнообразия биотопических условий и антропогенной преобразованности территории (табл. 2). Больше всего их отмечено в Василевой балке (86 %). Только в границах этого кластера произрастают редкие для флоры г. Севастополя *Delphinium fissum* и *Colchicum triphyllum*, в тыльных частях пляжа отмечены уязвимые *Glaucium flavum* и *Crambe maritima* [Красная книга ... , 2018].

Высокое разнообразие характерно для таких кластеров, как Высота Горная (с отрогами) (72 %), Высота Таврос и Караньские высоты (по 57 %), что, вероятно, связано с наличием хорошо сохранившихся петрофитных степей и можжевельников редколесий. Для кластера Скала Мытилино, где преобладают антропогенно нарушенные ландшафты, выявлены наименьшие показатели (34 %) (табл. 2).

Таким образом, наиболее ценными территориальными объектами ГПЗ «Караньский» по признаку насыщенности охраняемыми таксонами являются кластеры Василева балка и Высота Горная (с отрогами). Это наиболее доступные для посещения участки, где возможна организация экологических троп и других разрешённых просветительских мероприятий, при условии обеспечения дополнительных защитных мер и бережного природопользования.



А



Б



В



Г

Рис. 2. Охраняемые виды сосудистых растений государственного природного заказника «Караньский»; А — *Rumia crithmifolia* (Высота Горная), Б — *Triticum boeoticum* (Василева балка), В — *Juniperus excelsa* (Василева балка), Г — *Colchicum triphyllum* (Василева балка)

Выводы

На территории ГПЗ «Караньский» отмечено 58 видов сосудистых растений, внесённых в Красную книгу г. Севастополя [Красная книга ... , 2018], из них на федеральном уровне охраняется 21 вид.

Хорологический анализ показал, что среди них преобладают виды, широко распространённые на территории ГПЗ «Караньский», однако более трети приходится на редкие таксоны, найденные в двух-трёх местообитаниях в одном-двух кластерах. Для *Cephalanthera longifolia*, *Colchicum triphyllum*, *Crambe maritima*, *Delphinium fissum*, *Glaucium flavum*, *Hippocrepis biflora* и *Verbascum orientale*, каждый из которых обнаружен в единственном локалитете, рекомендован мониторинг и охрана мест произрастания.

Охраняемые виды распространены по территории заказника неравномерно, их количество в кластерах варьирует от 20 до 50. Наибольшее видовое разнообразие отмечено в Василевой балке и Высоте Горной (86 % и 72 % соответственно), где необходимо сосредоточить усилия по поддержанию природоохранного режима.

Список литературы

1. Бондарева Л. В. Значение некоторых особо охраняемых природных территорий г. Севастополя для сохранения раритетных видов сосудистых растений // Актуальные проблемы экологии и природопользования в современных условиях : материалы междунар. науч.-практ. конф., 5–7 дек. 2017 г. / Вят. гос. с.-х. акад. [и др.] ; гл. ред. В. Г. Мохнаткин. – Киров : ВГСХА, 2018. – Ч. 1. – С. 11–15.
2. Бондарева Л. В. Спонтанная флора Гераклеяского полуострова. Сосудистые растения / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь : Рібест, 2013. – 110 с.
3. Голубев В. Н. Методические рекомендации к составлению региональных биологических флор / Гос. Никит. ботан. сад ; ред. Н. К. Секуров. – Ялта : ГНБС, 1981. – 28 с.
4. Государственный природный ландшафтный заказник регионального значения «Караньский» : кадастровое дело № 005 / Правительство Севастополя, Упр. гос. регистрации права и кадастра Севастополя. – Севастополь, 2022. – 59 с.
5. Евсеенков П. *Crocus tauricus* (Trautv.) Puring : изображение особи // Плантиариум. Растения и лишайники России и сопредельных стран : открытый онлайн-атлас и определитель растений. – URL: <https://www.plantarium.ru/page/image/id/711526.html> (дата обращения: 20.08.2024).
6. Костенко Н. С. Раритетные виды флоры и фауны Карадагского природного заповедника // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. – 2016. – № 1. – С. 56–85. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/9757>
7. Крайнюк Е. С., Смирнов В. О. Ботанический заказник «Роща можжевельника колючего у балки Канлы-Дере имени Новеллы Вавиловой» в Крыму // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2021. – № 12. – С. 64–82.
8. Красная книга города Севастополя / Правительство Севастополя, Гл. упр. природ. ресурсов и экологии г. Севастополя ; отв. ред.: И. В. Довгаль, В. В. Корженевский. – Калининград ; Севастополь : РОСТ-ДООАФК, 2018. – 431 с.
9. Ларина Т. Г. Природно-антропогенный комплекс заказника «Байдарский». – Симферополь : Н. Ореанда, 2008. – 56 с.

10. Ларина Т. Г., Гаркуша Л. Я., Багрова Л. А. Растительный покров заказника «Мыс Айя» // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана / Таврич. нац. ун-т. – Симферополь : ТНУ, 2004. – Вып. 14. – С. 3–18.
11. Неронов В. В., Королева Е. Г., Дикарева Т. В., Романов А. А., Галушин В. М., Мелихова Е. В. Оценка биоразнообразия для выявления природоохранной ценности территорий // Вестник Московского университета. Сер. 5, География. – 2016. – № 5. – С. 33–39.
12. Об утверждении Перечня объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации : приказ М-ва природы Рос. Федерации от 23.05.2023 № 320 // Официальный интернет-портал правовой информации. – 2023. – URL: <http://publication.pravo.gov.ru/document/0001202307210008>. – Дата публ.: 21.07.2023.
13. Панкеева Т. В., Каширина Е. С., Свириц С. А., Миронова Н. В., Голубева Е. И. Пространственная взаимосвязь охраняемых видов растений с ландшафтной структурой природного парка «Максимова дача» // Экосистемы. – 2020. – Т. 22, № 52. – С. 39–52. – <https://doi.org/10.37279/2414-4738-2020-22-39-52>
14. Рыффа Л. Э. Флора памятника природы «Мыс Плака» (Южный берег Крыма): предварительный анализ // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2020. – № 11. – С. 100–115.
15. Фатерыга А. В., Ефимов П. Г., Свириц С. А. Орхидеи Крымского полуострова / Карадаг. науч. станция им. Т. И. Вяземского – природ. заповедник РАН, Фил. ФИЦ «Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского РАН». – Симферополь : АРИАЛ, 2019. – 224 с.
16. Хасанова М. И., Тайсумов М. А., Астамирова М. М., Умаров М. У. Список видов флоры Урус-Мартановского заказника // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2023. – Т. 17, № 2. – С. 178–190. – <https://doi.org/10.24412/2072-8816-2023-17-2-178-190>
17. Шмараева А. Н., Шишлова Ж. Н., Федяева В. В., Кузьменко И. П., Ермолаева О. Ю. Дикорастущая флора Государственного природного заказника «Горненский» (Ростовская область) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2020. – Т. 19, № 1. – С. 203–207.
18. Dekhkonov D., Tojibaev K. S., Makhmudjanov D., Na N. R., Baasanmunkh S., Yusupov Z., Choi H. J., Jang C. G. Mapping and analyzing the distribution of the species in the genus *Tulipa* (Liliaceae) in the Ferghana Valley of Central Asia // Korean Journal of Plant Taxonomy. – 2021. – Vol. 51, iss. 3. – P. 181–191. – <https://doi.org/10.11110/kjpt.2021.51.3.181>
19. Huang Zh., Bai Y., Alatalo J. M., Yang Zh. Mapping biodiversity conservation priorities for protected areas: a case study in Xishuangbanna Tropical Area, China // Biological Conservation. – 2020. – Vol. 249. – Art. 108741 (10 p.). – <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108741>
20. Hughes A. C., Orr M. C., Yang Q., Qiao H. Effectively and accurately mapping global biodiversity patterns for different regions and taxa // Global Ecology and Biogeography. – 2021. – Vol. 30, iss. 7. – P. 1375–1388. – <https://doi.org/10.1111/geb.13304>
21. Silva S. V., Andermann T., Zizka A., Kozłowski G., Silvestro D. Global estimation and mapping of the conservation status of tree species using artificial intelligence // Frontiers in Plant Science. – 2022. – Vol. 13. – Art. 839792 (11 p.). – <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.839792>

**A RARE COMPONENT OF THE FLORA OF VASCULAR PLANTS IN THE KARANSKY
STATE NATURE RESERVE (SEVASTOPOL)**

**Bondareva L. V., Kandaurova D. A., Alexandrov V. V.,
Milchakova N. A., Chernysheva E. B.**

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

Abstract: The Karansky Nature Reserve is located in the southwest of Crimea and has a total area of 568.76 hectares. This paper presents data from studies on the flora and mapping of protected plant species conducted between 1997 and 2024. To inventory and study the spatial distribution of these plants on the reserve's territory, six areas (clusters) were identified: the Gornaya Heights (with spurs), the Kaya-Bash cliffs, the Vasileva beam, the Mytilino rock and its surroundings, the Tavros Heights, and the Karan Heights. It was found that 33 % of the protected plant species in the region are found within the boundaries of the Karansky Nature Reserve. Of these, 58 are included in the Red Book of Sevastopol (2018) and 21 are included in the Red Book of Russia (2023). Chorological analysis has shown that protected species are unevenly distributed across the territory of the reserve. Their numbers within clusters vary from 20 to 50, depending on the diversity of biotic conditions and human-induced changes to the territory. Approximately one-third of the protected species growing in the reserve (20, or 34 %) are rare on its territory and are known from only 1–3 locations in 1–2 clusters. For a group of especially rare species found in only 1–2 locations, including *Cephalanthera longifolia*, *Colchicum triphyllum*, *Crambe maritima*, *Delphinium fissum*, *Glaucium flavum*, *Hippocrepis biflora*, and *Verbascum orientale*, systematic monitoring and conservation measures are recommended. The most valuable sites in the Karansky Nature Reserve, based on the abundance of protected species, are the Vasileva Balka cluster (86 %) and the Gornaya Height cluster (72 %). These are the most suitable sites for organizing permitted environmental educational activities in combination with measures to maintain environmental protection.

Keywords: vascular plants, protected species, biodiversity, protected areas, Sevastopol

Сведения об авторах

Бондарева Лилия Викторовна	кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, lbondareva@ibss-ras.ru
Кандаурова Дарья Андреевна	младший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, dkandaurova@ibss-ras.ru
Александров Владимир Владимирович	кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, valexandrov@ibss-ras.ru
Мильчакова Наталия Афанасьевна	кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, nmilchakova@ibss-ras.ru
Чернышева Елена Борисовна	младший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, chernysheva_e@ibss-ras.ru

*Поступила в редакцию 01.09.2024 г.
Принята к публикации 20.09.2024 г.*

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ,
БИОТЕХНОЛОГИЯ И АКВАКУЛЬТУРА**

УДК 602.62/.64:579

DOI: [10.21072/eco.2024.09.1.04](https://doi.org/10.21072/eco.2024.09.1.04)

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИНЖЕНЕРИЯ В БИОТЕХНОЛОГИИ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ:
ДОСТИЖЕНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ**

Челебиева Э. С.¹, Кладченко Е. С.¹, Данцюк Н. В.¹, Боровков А. Б.¹, Водясова Е. А.^{1,2}

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

г. Севастополь, Российская Федерация,

²ФГБУН «Никитский ботанический сад — Национальный научный центр РАН»,

г. Ялта, Российская Федерация,

e-mail: elina.chelebieva@gmail.com

Аннотация: В данном обзоре обобщается информация о применении методов генной инженерии для модификации диатомовых и зелёных микроводорослей с целью получения штаммов с улучшенными или заданными признаками. Рассматриваются кратко основные методы, достигнутые результаты и перспективы использования генетически модифицированных штаммов микроводорослей в биотехнологии. Представлены успешные примеры применения методов направленного редактирования генома для модификации модельных видов микроводорослей *Chlamydomonas reinhardtii* P.A.Dangeard, 1888 и *Phaeodactylum tricornerutum* Bohlin, 1897. Показано, что нокауты и оверэкспрессия ключевых генов позволяют значительно увеличивать накопление липидов в биомассе водорослей без существенного влияния на рост, демонстрируя перспективность данного подхода в оптимизации биотехнологического потенциала штаммов.

Ключевые слова: микроводоросли, генная инженерия, биотехнология, продуценты

Введение

В последнее время изменение климата, рост населения и увеличение потребления энергии сместили интерес исследователей к поиску альтернативных её источников из возобновляемых ресурсов [Hossain et al., 2020; Goswami et al., 2022; Peter et al., 2022]. Микроводоросли — это фотоавтотрофные эукариотические организмы, способные преобразовывать солнечную энергию в химическую посредством фотосинтеза [Kholssi, Lougraimzi, Moreno-Garrido, 2023]. Они играют ключевую роль в глобальном углеродном цикле, биогеохимическом круговороте питательных веществ и биоремедиации [Worden et al., 2015; Novoveska et al., 2019].

Микроводоросли способны накапливать высокоценные пигменты и липиды, которые в дальнейшем могут быть использованы для производства биотоплива, нутрицевтиков, косметических продуктов, пищевых добавок и фармацевтических препаратов, а также в процессах биоремедиации [Brennan, Owende, 2010; Ng et al., 2017; Xu et al., 2019; Zulu et al., 2018; Kalra, Gaur, Goel, 2021; Cao et al., 2023]. Пигменты, экстрагируемые из микроводорослей, считаются более безопасными по сравнению с синтетическими аналогами и демонстрируют высочайшую биологическую активность с точки зрения антиоксидантных свойств, что обуславливает их растущую популярность на мировом рынке пигментов [Basheer et al., 2020; Patel et al., 2022; Cao et al., 2023]. Например, кетокаротиноид астаксантин, продуцируемый зелёной микроводорослью *Haematococcus lacustris* (Girod-Chantrons) Rostafinski, 1875, считается мощнейшим

природным антиоксидантом: его активность превосходит активность витамина Е в 500 раз [Ambati et al., 2019]. Фикобилипротеины, такие как фикоэритрин и фикоцианин, выделенные из красных и сине-зелёных водорослей соответственно, находят применение в биомедицинских исследованиях благодаря своим уникальным спектральным характеристикам [Sonani et al., 2017]. Фукоксантин, обладающий значительными противовоспалительными свойствами, и сцитонемин, являющийся сильнейшим УФ-протектором, — уникальные пигменты, получаемые из водорослей, пока не могут быть синтезированы другими микроорганизмами [Gao et al., 2021; Wang et al., 2021]. Некоторые виды, такие как *Dunaliella salina* (Dunal) Teodoresco, 1905, *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin, 1897 и *Nannochromopsis oceanica* Suda & Miyashita, 2002, могут накапливать до 50–70 % общего количества липидов в биомассе [Xin et al., 2024; Song et al., 2024]. Состав липидов микроводорослей включает как насыщенные жирные кислоты (НЖК), так и длинноцепочечные полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК). НЖК могут быть использованы для производства биодизельного топлива и других олеохимических продуктов [Klievik et al., 2023]. К длинноцепочечным ПНЖК относятся незаменимые докозагексаеновая кислота (ДГА, 22:6, ω -3) и эйкозапентаеновая кислота (ЕРА, 20:5, ω -3), они обеспечивают многофункциональное воздействие на организм человека, влияя на когнитивные способности, снижая риск развития ишемической болезни сердца, онкологических и нейродегенеративных заболеваний [Ohnishi, Saito, 2013; Calder, 2018; Basheer et al., 2020].

Ожидается, что мировой рынок микроводорослей будет расти и к концу 2027 года выручка составит примерно 1,37 миллиарда долларов США [Cao et al., 2023]. Однако коммерческое производство пигментов и липидов из микроводорослей сталкивается с существенными ограничениями, включая высокие затраты на производство, строгие требования к условиям культивирования, чувствительность к загрязнению и накоплению определённых пигментов [Hu et al., 2018; Cao et al., 2023; Webster et al., 2024]. К примеру, несмотря на большое число видов микроводорослей, перспективных для коммерческого производства чрезвычайно востребованного кетокаротиноида астаксантина (*Chromochloris zofingiensis* (Dönz) Fucíková & L.A.Lewis, 2012 (= *Chlorella zofingiensis* Dönz, 1934; *H. lacustris* (= *Haematococcus pluvialis* Flotow, 1844); *Coelastrella rubescens* (Vinatzer) Kaufnerová & Eliás, 2013; *Chlorella sorokiniana* Shihira & R.W.Krauss, 1965; *Tetraselmis* sp.; *Scenedesmus* sp. и др.), в настоящее время промышленное получение астаксантина основано на единственном виде — *H. lacustris* [Webster et al., 2024]. При этом у *H. lacustris* есть ряд недостатков, которые затрудняют его коммерческое культивирование: медленный рост, узкий диапазон температурной устойчивости, слабая устойчивость вегетативных клеток к стрессу, высокий риск контаминации, жёсткие клеточные стенки зрелых апланоспор [Solovchenko, 2015; Xu et al., 2023]. В настоящее время *H. lacustris* является наиболее изученным видом микроводорослей, способным накапливать вторичные каротиноиды. Это делает его удобным модельным организмом для исследований. Кроме того, *H. lacustris* — единственный вид микроводорослей, который имеет статус промышленного источника природного астаксантина. Эти факторы требуют разработки эффективных стратегий для оптимизации производства и улучшения устойчивости культур к внешним воздействиям. С целью повышения продуктивности биомассы микроводорослей активно разрабатываются и внедряются различные подходы, среди которых особенно интересны методы генной инженерии и синтетической биологии [Ng et al., 2017; Cao et al., 2023]. Применение методов генной инженерии, таких как РНК-интерференция, трансгенез и редактирование генома, открывает возможности для направленной модификации метаболических путей микроводорослей с целью оптимизации накопления ценных соединений [Diao et al., 2020; Liang Z., Liang M., Jiang J., 2020; Sun et al., 2018; Sun et al., 2021; Nora et al., 2019; Cao et al., 2023].

В данной работе мы обобщаем информацию о трудностях использования методов генной инженерии при работе с микроводорослями, резюмируем результаты их применения для увеличения продуктивности микроводорослей и выхода целевых продуктов (например, каротиноидов, терпеноидов, вакцин, фармацевтических препаратов, ценных ферментов промышленного назначения и т. п.) и описываем перспективы использования генетически модифицированных штаммов.

Методы генетической трансформации микроводорослей

Микроводоросли представляют собой перспективные объекты для биотехнологии благодаря возможности их культивирования в крупных масштабах и контролируемых условиях, использованию фотосинтеза для фиксации углерода и высокой устойчивости [Kazamia, Smith, 2014; Mao et al., 2020; Zhang et al., 2021; Patel et al., 2022]. Однако существует ряд технологических проблем, которые могут быть преодолены с помощью генетических методов и принципов синтетической биологии [Scaife, Smith, 2016; Moses et al., 2017]. Генная инженерия даёт возможность управления метаболическими путями и генами для создания эффективных штаммов. На начальном этапе необходимо, в зависимости от цели, выбрать хозяина, гены-мишени, системы селекции и инструменты редактирования ДНК. Основные этапы в области геномных модификаций микроводорослей представлены на рисунке 1.

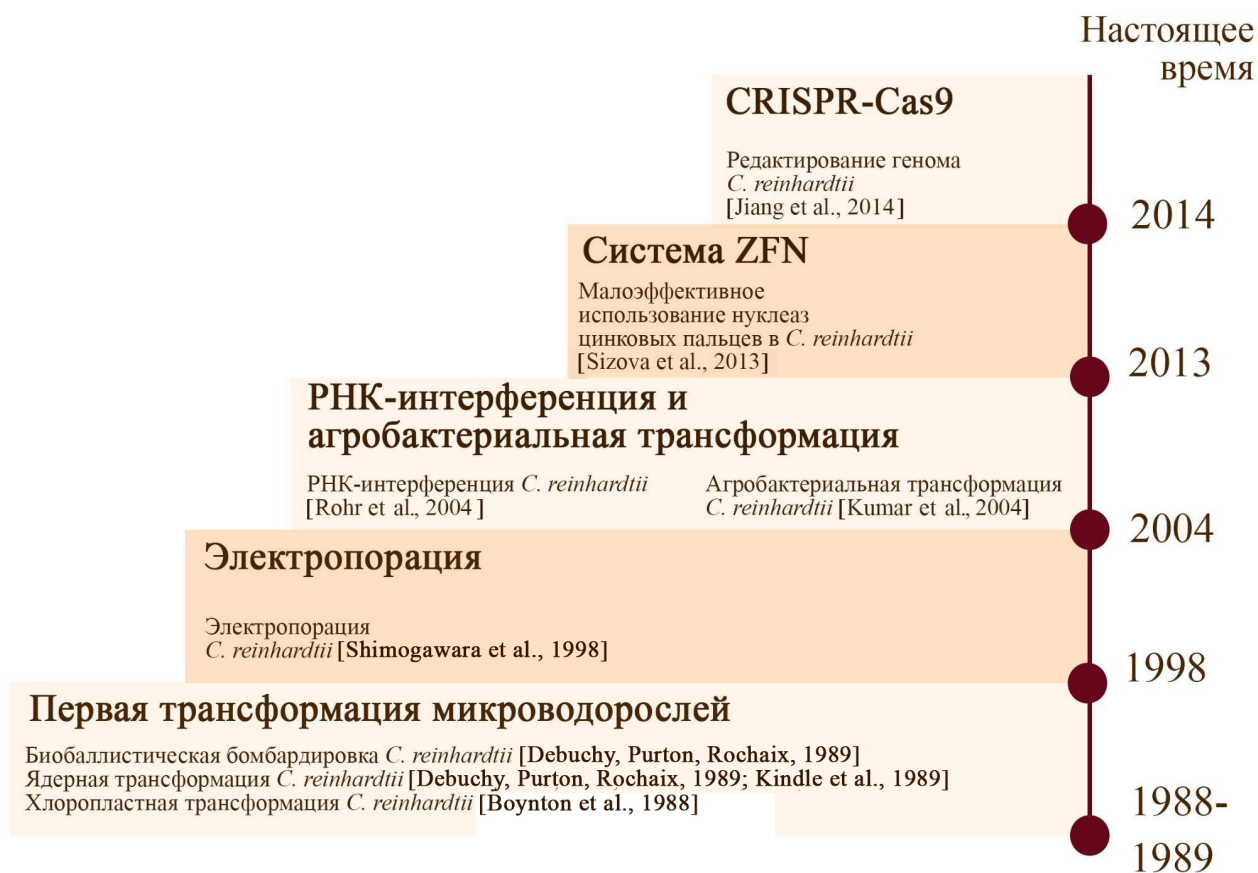


Рис. 1. Основные этапы в области геномных модификаций микроводорослей

В настоящее время разработано множество инструментов, позволяющих направленно редактировать геном или направленно изменять транскрипцию, которые могут быть применены для широкого спектра организмов. Основные этапы включают в себя создание вектора, трансформацию и селекцию [Andrianantoandro et al., 2006; Ng et al., 2017; Jagadevan et al., 2018]. Недостаточная эффективность методов трансфекции становится основным препятствием на пути разработки штаммов. Среди основных методов трансформации микроводорослей можно выделить электропорацию, биобаллистическую бомбардировку и бактериальную конъюгацию, в том числе и использование *Agrobacterium tumefaciens* Smith & Townsend, 1907 [Wang et al., 2012; Ng et al., 2017]. Отдельно стоит выделить хлоропластную трансформацию микроводорослей.

Бактериальная конъюгация представляет собой перенос плазмидной ДНК от бактерии к другому организму. Этот механизм является универсально консервативным и обычно содержит все необходимые гены как для вертикального, так и для горизонтального переноса ДНК [Virolle et al., 2020]. Конъюгацию можно использовать для переноса плазмид в микроводоросли. Данный метод широко применяется для цианобактерий, его эффективность для эукариотических водорослей ограничена способностью штамма-реципиента получать и сохранять чужеродную ДНК [Gutiérrez, Lauersen, 2021]. Методы конъюгации разработаны для многих микроводорослей, таких как *Acutodesmus obliquus*, *Neochloris oleoabundans* [Muñoz et al., 2021] и *P. tricornutum* [Sharma et al., 2018]. Агробактериальная трансформация происходит с использованием *A. tumefaciens*, почвенной бактерии, вызывающей болезнь корончатого галла, и представляет собой эффективный метод доставки ДНК в растения [Fu et al., 2016]. В 2004 году впервые было доказано, что *A. tumefaciens*, содержащая гены uidA, gfp и hpt, успешно трансформирует ядерный геном *C. reinhardtii*, что обеспечивает значительно более высокую эффективность по сравнению со стеклянными шариками [Kumar et al., 2004]. С тех пор трансформация, осуществляемая с использованием агробактерии, стала ещё более популярной и успешной.

Электропорация включает применение электрических импульсов для создания временных пор в клеточных мембранах, что позволяет внедрить экзогенную ДНК в клетку. Электропорация проводится в специально разработанных кюветах и камерах, где высокоинтенсивные электрические импульсы позволяют крупным молекулам, включая ДНК, пройти через фосфолипидный бислой клеточной мембраны [Rathod et al., 2017]. Оптимизация включает в себя интенсивность, длительность и количество электрических импульсов, используемых для повышения эффективности доставки экзогенной ДНК, но обычно устанавливается в диапазоне от 600 до 6000 В, от 2 до 500 мс и от 1 до 15 импульсов [Coll, 2006]. Эффективность трансформации варьирует в зависимости от диаметра клеток и состава клеточной мембраны, толщины клеточной стенки, концентрации клеток или скорости деления. Электропорация была впервые успешно использована в экспериментах с зелёной микроводорослью *C. reinhardtii* [Shimogawara et al., 1998], что увеличило эффективность трансформации в 100 раз по сравнению с предыдущими методами. С тех пор методы электропорации были разработаны для многих видов, включая *N. oceanica* [Kilian et al., 2011] и *P. tricornutum* [Niu et al., 2012].

Биобаллистическая бомбардировка является распространённым методом для внедрения ДНК в клетки, так как его можно применять для трансформации ядерных, митохондриальных или хлоропластных геномов [Gutiérrez, Lauersen, 2021]. Метод заключается в выстреливании из специального устройства — «пушки» — металлических частиц, покрытых ДНК. Биобаллистическая бомбардировка была использована для трансформации многих видов микроводорослей, включая *H. lacustris* [Yuan et al., 2019], *P. tricornutum* [Apt, Grossman, Kroth-Pancic, 1996], ядер [Debuchy, Purton, Rochaix, 1989] и хлоропластов *C. reinhardtii* [Ramesh, Bingham, Webber, 2011]. Это один из немногих методов, позволяющих специфически трансформировать ДНК хлоропластов или митохондрий. Биобаллистическая бомбардировка применяется для генетической модификации микроводорослей, когда требуется трансформация органелл или преодоление барьеров клеточной стенки.

Хлоропластная трансформация проводится для фотосинтезирующих организмов [Manuell et al., 2007; Day, Goldschmidt-Clermont, 2011; Gan et al., 2018] с целью биопроизводства каротиноидов, терпеноидов, вакцин, фармацевтических препаратов и ценных ферментов промышленного значения [Siddiqui et al., 2020; Occhialini et al., 2020]. Первая трансформация хлоропласта описана для *S. reinhardtii* в конце 1980-х годов [Boynton et al., 1988]. В хлоропласте *S. reinhardtii* было показано функционирование маркера устойчивости к антибиотикам *aadA*, репортера β -глюкуронидазы и системы репрессоров *lac* [Goldschmidt-Clermont, 1991; Ishikura et al., 1999; Kato et al., 2007]. Для гаптофитной микроводоросли *Tisochrysis lutea* был создан вектор трансформации хлоропласта, несущий ген устойчивости к фосфинотрицину [Bo et al., 2020].

Трансформация хлоропластов имеет ряд преимуществ перед ядерной трансформацией, в том числе благодаря отсутствию эпигенетических эффектов и материнскому наследованию пластид [Verma, Daniell, 2007; Tabassum et al., 2024]. В отличие от ядерных трансгенов, трансгены, интегрированные в геном хлоропластов, могут обеспечивать сверхэкспрессию нескольких целевых белков на очень высоком уровне. По сравнению с инженерией ядерных генов, трансформация генома хлоропластов даёт возможность направленной вставки трансгенов посредством гомологичной рекомбинации. Кроме того, в хлоропластах легко происходит высокоуровневая экспрессия трансгенов и компартиментализованное избыточное накопление белков, содержащих дисульфидные связи, и предотвращается нежелательное гликозилирование [Tissot-Lecuelle et al., 2014]. Это объясняется тем, что в хлоропластах содержится множество копий генома на клетку и отсутствует сайленсинг генов. Хлоропластная трансформация также обеспечивает высокий уровень рекомбинантных белков, это позволяет одновременно экспрессировать несколько генов из оперонов без возникновения эффектов положения.

Для успешной хлоропластной трансформации необходимо выполнение трёх ключевых условий: выбор надёжного метода доставки ДНК, наличие активного аппарата гомологичной рекомбинации и высокоэффективные протоколы отбора и регенерации [Adem, Beyene, Feyissa, 2017]. Хлоропластная трансформация может осуществляться посредством прямого или непрямого переноса генов. Подход прямого переноса генов включает физические или химические реакции, в то время как метод непрямого переноса генов использует биологические векторы для введения генов в целевую клетку/ткань [Kumar, Ling, 2021; Siddiqui et al., 2020; Bo et al., 2020].

Таким образом, использование хлоропластов в качестве векторов для трансгенов представляет собой перспективный подход в биотехнологии, позволяющий эффективно производить целевые белки с минимальными побочными эффектами.

РНК-интерференция в микроводорослях

РНК-интерференция (РНК-и) была впервые описана А. Fire и соавторами в 1998 г. [Fire et al., 1998]. Они установили, что двухцепочечные РНК могут выступать в качестве мощного и специфического негативного регулятора экспрессии генов в нематоде *Caenorhabditis elegans*. РНК-и представляет собой консервативный процесс у эукариот, при котором малые РНК (длиной 20–30 нуклеотидов) вызывают инактивацию целевой последовательности с использованием различных механизмов, включая ингибирование трансляции, деградацию РНК и/или транскрипционную репрессию [Cerutti, Casas-Mollano, 2006; Carthew, Sontheimer, 2009; Meister, 2013; Wei et al., 2017; Liang et al., 2019].

У большинства видов водорослей пути РНК-и остаются практически неизученными даже на уровне выявления важнейших генных факторов в секвенированных геномах. Тем не менее анализ 14 видов микроводорослей с секвенированными геномами показывает, что основные компоненты механизма RNAi, по-видимому, полностью отсутствуют у нескольких водорослей с небольшими ядерными геномами, таких как красные водоросли *Cyanidioschyzon merolae* и *Galdieria sulphuraria*, а также зелёных водорослей *Ostreococcus lucimarinus*, *Ostreococcus tauri*, *Bathycoccus prasinus* и *Micromonas pusilla*. Это согласуется с гипотезой о том, что механизм РНК-и появился рано, в ходе эволюции эукариот, и был утрачен независимо в нескольких линиях, и, следовательно, компоненты механизма РНК-и присутствуют у видов водорослей каждого из *Glaucophyta*, *Rhodophyta* и *Chlorophyta*, но с сильным распределением [Kim, Ma, Cerutti, 2015].

В микроводорослях РНК-и как инструмент обратной генетики был установлен лишь для нескольких видов [Cerutti et al., 2011; Liang et al., 2019]. Первое сообщение о применении РНК-и в микроводорослях было сделано в результате исследований *C. reinhardtii*, когда была разработана система, состоящая из трансгенов с тандемными инвертированными повторами, которые последовательно вызывали совместное замолкание целевых генов [Rohr et al., 2004]. У *P. tricornutum* были успешно использованы конструкции, содержащие антисмысловые или инвертированные повторяющиеся последовательности выбранных генов-мишеней [De Riso et al., 2009]. Наиболее значительный объём работ за последние годы по использованию РНК-и для регулирования или отключения экспрессии генов был выполнен на *C. reinhardtii* [Rosales-Mendoza, Paz-Maldonado, Soria-Guerra, 2012; Somchai et al., 2016; Charoonnart, Purton, Saksmerprome, 2018]. Вероятно, требования к сопряжению оснований для опосредованной малыми РНК репрессии у данной микроводоросли более сходны с таковыми у многоклеточных по сравнению с обширной комплементарностью, характерной для наземных растений, что позволяет использовать миРНК *Chlamydomonas* в качестве потенциального модулятора экспрессии многочисленных эндогенных мишеней благодаря этим смягчённым требованиям к сопряжению оснований. Таким образом, использование РНК-и в микроводорослях успешно и может применяться для понижения экспрессии или нокдауна целевых генов, а также является перспективным подходом к генетическим модификациям.

Направленное редактирование генома микроводорослей

За последние два десятилетия наблюдается значительный прогресс в области редактирования генома. Нуклеазы «цинковых пальцев» (ZFN), эффекторные нуклеазы, подобные активаторам транскрипции (TALEN), и система CRISPR/Cas были адаптированы для введения направленных двухцепочечных разрывов ДНК в эукариотические клетки [Kim, Cha, Chandrasegaran, 1996; Christian et al., 2010]. ZFN были созданы путём слияния доменов связывания ДНК «цинковых пальцев» белков с доменом расщепления эндонуклеазы для формирования функционального димера, расщепляющего ДНК в целевых локусах. Аналогично ZFN, TALEN сконструированы путём слияния ДНК-связывающего домена, производного от транскрипционных активаторов, подобных эффекторам, и неспецифического домена расщепления ДНК [Kroth et al., 2018]. Однако, несмотря на широкое использование ZFN и TALEN в качестве инструментов редактирования генома, известно лишь несколько успешных, включая первый отчёт о редактировании генома с использованием ZFN у *Chlamydomonas* [Sizova et al., 2013; Daboussi et al., 2014; Kurita et al., 2020; Greiner et al., 2017]. Сложность конструирования и низкая эффективность редактирования также ограничивают применение ZFN и TALEN.

В отличие от ZFN и TALEN система CRISPR/Cas9 является более простым и эффективным инструментом редактирования генома [Jeong, Jang, Jin, 2023]. Она основана на бактериальной системе CRISPR/Cas9 противовирусной защиты и включает два компонента: белок Cas9 и одноцепочечную гидовую РНК (sgRNA). Изменяя последовательности sgRNA, можно легко нацеливаться на новую геномную последовательность, что делает систему CRISPR/Cas9 мощным инструментом редактирования генома. Для дизайна sgRNA требуются полные геномные данные для предотвращения нецелевых эффектов. Система CRISPR/Cas9, представляющая собой рибонуклеопротеиновый комплекс, состоящий из Cas ДНК-эндонуклеаз и небольших, обработанных CRISPR РНК, использует последовательность направляющей РНК длиной ~ 20 п. н. (sgRNA или gRNA — гидовые РНК), которая распознаёт и связывается с целевой ДНК через сопряжение оснований. Система CRISPR/Cas9 не полагается на сложное взаимодействие последовательности белок-ДНК для распознавания мишени. Она зависит только от сопряжения оснований РНК-ДНК, что делает систему более универсальной в разработке и реализации и менее дорогой, чем системы распознавания белков, где сложность и трудность разработки и синтеза белков может стать препятствием [Shalem, Sanjana, Zhang, 2015]. Система CRISPR/Cas9 может быть использована для одновременного редактирования нескольких целевых участков генома с помощью нескольких направляющих РНК в одном массиве CRISPR/Cas9 [Liang et al., 2019]. Геном *C. reinhardtii* впервые отредактирован с помощью технологии CRISPR/Cas9 в 2014 году [Jiang et al., 2014]. В этом исследовании успех в транзитной экспрессии генов Cas9 и sgRNA контрастировал с восстановлением только одной устойчивой к рапамицину колонии, несущей соответствующим образом модифицированный целевой сайт FKB12, в 16 независимых экспериментах по трансформации с участием >10⁹ клеток. Неспособность восстановить трансформанты с интактными или экспрессированными генами Cas9 после трансформации только геном Cas9 (или даже геном, кодирующим Cas9, лишённый нуклеазной активности) предоставила убедительные доказательства токсичности Cas9 при конститутивном продуцировании Cas9 в *C. reinhardtii*. Позже та же группа исследователей трансформировала мутант конструкции Cas9/intron-sgRNA и соответствующим образом разработанными синтетическими ssDNA длиной 80 нуклеотидов, комплементарными гену аргининосукцинатлиазы (ARG), что привело к успешной гомологичной рекомбинации [Jiang, Weeks, 2017].

Высокоэффективная система на основе CRISPR/Cas9 была оптимизирована для создания стабильных целевых нокаутов генов у диатомовой микроводоросли *P. tricornutum*. Оптимизированный для диатомовых кодонов Cas9 управлялся промотором гена хлорофилл *a/c*-связывающего белка фукоксантина (LHCF2), а sgRNA находилась под контролем промотора U6 *P. tricornutum* [Nyman et al., 2016]. С использованием в качестве модельного организма микроводоросли *N. oceanica* IMET1 был создан эффективный метод направленного генного нокаута микроводорослей на основе CRISPR/Cas9 при использовании sgRNA-направленного белка Cas9 для расщепления специфически направленных последовательностей ДНК, соответствующих sgRNA [Wang et al., 2016]. Метод позволил примерно в 10 раз повысить эффективность создания мутантных штаммов с направленным нокаутом генов, что на несколько порядков выше, чем в случае с *C. reinhardtii* [Jiang et al., 2014]. В последнее время CRISPRi — новый подход, сходный с традиционной РНК-интерференцией, применяется в метаболической инженерии для манипулирования даунрегуляцией генов в определённых путях с продуктами, представляющими интерес. Поскольку CRISPRi осуществляет регуляцию генов без двунитевых разрывов, у трансформантов не возникает проблем, характерных для методов редактирования генов, таких как случайное встраивание генов не по назначению.

Достижения в геномных модификациях микроводорослей

Диатомовые водоросли

Генная инженерия для диатомовых водорослей сталкивается с ограничениями из-за отсутствия эффективных методов редактирования генома, несмотря на увеличение количества секвенированных видов микроводорослей. До недавнего времени в экспериментах с диатомеями были доступны только посттранскрипционное снижение экспрессии генов (РНК-и) или использование линий с переизбытком экспрессии генов [Russo et al., 2023].

Для модельной диатомовой водоросли *P. tricornutum* было успешно продемонстрировано применение транскрипционных активатор-подобных эффекторных нуклеаз (TALENs) для направленного мутагенеза или вставки генов. Кроме того, показано, что у *P. tricornutum* подавление пируватдегидрогеназы киназы привело к повышению содержания липидов до 82 % и незначительному снижению роста [Gimpel, Henríquez, Mayfield, 2015], оверэкспрессия малик-энзима повысила содержание липидов в 2.5 раза, не влияя на скорость роста [A Look Back ... , 1998], оверэкспрессия глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (G6PD) из пентозофосфатного пути усилила производство NADPH, что увеличило накопление липидов до 55.7 % сухой биомассы [Xue et al., 2017]. Были получены несколько штаммов *P. tricornutum* с новыми признаками, включая аукомотрфные варианты, демонстрирующие перспективность для промышленных производств при снижении расходов на культивирование и высоком выходе целевых продуктов [Slattery et al., 2020; Slattery et al., 2022], штаммы с повышенной продукцией триацилглицерина после нарушения эндогенной UGPase [Daboussi et al., 2014] и гиперсинтезом тритерпеноидов или монотерпеноида гераниола путём гетерологичной экспрессии растительных генов [D'Adamo et al., 2019; Fabris et al., 2020].

Направленный нокдаун многофункциональных ферментов — липазы/фосфолипазы/ацилтрансферазы увеличил выход липидов у *Thalassiosira pseudonana*, не влияя на скорость роста. Мутантные штаммы продуцировали в 2.4–3.3 раза больше липидов в сравнении с коллекционным штаммом при кремниевом голодании [Trentacoste et al., 2013]. Трансформированные штаммы диатомовой водоросли *T. pseudonana* с нокдауном многофункционального гена, демонстрирующего активность липазы, фосфолипазы и лизофосфатидной ацилтрансферазы, показали сходные темпы роста в сравнении с диким штаммом при повышенном содержании липидов в условиях как непрерывного освещения, так и при чередовании свет/темнота [Trentacoste et al., 2013]. Это указывает на перспективность использования РНК-и для манипулирования метаболизмом микроводорослей.

В другом исследовании с помощью РНК-и удалось подавить на 62–83 % уровень транскрипции карбоновой ангидразы (CA) в мутантных клетках *T. pseudonana*. При этом скорость фотосинтетического выделения кислорода была на 68–100 % выше, чем у дикого типа. Показано, что нокдаун генов опосредован CG-, CHG- и CHH-типами метилирования ДНК (где H обозначает A, C или T) в кодирующей области целевого гена [Wei et al., 2017].

Таким образом, эти результаты демонстрируют успешное применение методов генетической модификации для диатомовых водорослей, что позволяет манипулировать их метаболизмом и улучшать целевые характеристики, такие как липидная продуктивность и фотосинтетическая активность.

Зелёные микроводоросли

Одноклеточная зелёная микроводоросль *C. reinhardtii* является модельным организмом для молекулярной инженерии [Harris, 2001; Mussnug, 2015; Scranton et al., 2015]. Технология РНК-и была использована для снижения экспрессии генов, кодирующих белки светоулавливающих антенных комплексов (ЛНС). Показано, что модифицированные штаммы обладают более высокой устойчивостью к фотоповреждениям [Mayfield, Franklin, 2005]. Исследование гена

светоулавливающей антенны 1 (TLA1), который регулирует размер хлорофилловой (Chl) антенны у *C. reinhardtii*, показало, что оверэкспрессия и замолкание с помощью РНК-и модулируют экспрессию светоулавливающего белка и обеспечивают понимание регуляции размера антенны Chl этим геном [Mitra et al., 2012]. Более того, при индуцировании РНК-и-опосредованного замолкания гена хлорофиллид-а оксигеназы (CAO) уровень хлорофилла b был частично снижен. Результатом этого стало изменение размера периферических светозащитных усиков для повышения эффективности фотосинтеза, что привело к более чем двукратному увеличению скорости фотосинтеза при высокой интенсивности освещения и 30%-ному увеличению скорости роста при насыщающей интенсивности света [Perrine, Negi, Sayre, 2012].

В другом исследовании для определения роли пяти генов диацилглицерол-ацилтрансфераз в биосинтезе триацилглицеролов (ТАГ) был проведён их нокдаун с помощью РНК-интерференции и оценено влияние на накопление липидов. Позже этот же метод использовали для подавления гена цитратсинтазы (CIS), чтобы выяснить, влияет ли снижение его экспрессии на поток углерода в биосинтезе ТАГ. Результаты показали, что увеличение липидов путём подавления экспрессии CIS в микроводорослях возможно. Кроме того, был изучен нокдаун с помощью РНК-и гена изоформы 1 фосфоенолпируваткарбоксилазы (PEPC1). Это увеличивало экспрессию генов, связанных с биосинтезом ТАГ [Deng et al., 2012; Deng, Cai, Fei, 2013; Deng et al., 2014].

В 2013 году сообщили об одновременном нокдауне трёх белков светоулавливающего комплекса (LHCMB1, 2 и 3) в мутанте *C. Reinhardtii* — Stm6Glc4 с высокой продукцией H₂ с использованием стратегии тройного нокдауна РНК-и. Полученный в результате мутант — Stm6Glc4L01 демонстрировал светло-зелёный фенотип, переменную сниженную экспрессию генов LHCBM, улучшенную эффективность преобразования света в H₂ (180 %) и биомассу (165 %) [Oey et al., 2013].

Одно из самых инновационных применений РНК-и в микроводорослях заключалось в использовании специфической для вируса последовательности шпилечной РНК для трансформации *C. reinhardtii*. Трансформированные клетки были заражённым вирусом креветок, что показало повышение выживаемости креветок на 22 % по сравнению с креветками, которых кормили микроводорослями дикого типа, показав большой потенциал этого метода для борьбы с заболеваниями в аквакультуре животных [Somchai et al., 2016].

Была продемонстрирована эффективность (94 %) и стабильность семи поколений через CRISPRi-опосредованную регуляцию гена PEPC1 в *C. reinhardtii*. Ген PEPC1, кодирующий белки, необходим для контроля потока углерода, задействованного в цикле TCA, он играет ключевую роль в разделении углерода на субстраты в конкуренции с синтезом липидов. Все штаммы с пониженным уровнем CrPEPC1 имеют светло-зелёный цвет хлорофилла при высокой скорости накопления биомассы и липидов. Применение CRISPRi для репрессии генов в клетках *C. reinhardtii* путём глушения экзогенно подаваемого гена gfr и получение высокоэффективной репрессии гена CrPEPC1 позволило манипулировать распределением потока углерода для увеличения производства липидов [Kao, Ng, 2017].

Штаммы *C. reinhardtii* с дефицитом крахмала были успешно получены путём нарушения генов, кодирующих АДФ-глюкоза-пирофосфорилазу [Zabawinski et al., 2001] или изоамилазу [Posewitz et al., 2004]. Подавление экспрессии фосфоенолпируваткарбоксилазы привело к увеличению содержания липидов (от 14 до 28 %) [León-Saiki et al., 2017].

Показано, что трансгенный штамм *C. reinhardtii* демонстрирует существенно более высокий уровень биосорбции металлов — цинка и кадмия в сравнении с диким штаммом [Ibuot et al., 2020]. *C. reinhardtii*, трансформированный с использованием *Agrobacterium*, продемонстрировал значительную устойчивость к цианиду калия и способность к фиторемедиации до 150 мг/л [Sobieh et al., 2022]. Предполагается, что сконструированные штаммы перспективны в биоремедиации.

Возможность использования *D. salina* в качестве потенциальной трансгенной системы для производства рекомбинантных белков была показана относительно недавно. Экспрессированная шпилечная РНК (hpRNA), содержащая последовательности, гомологичные гену GAPDH, была использована для снижения экспрессии этого гена от 40 до 67 % с помощью РНК-интерференции по отношению к дикому типу [Jia Y. et al., 2009]. У *D. salina* была проведена трансформация с помощью плазмиды pGH, содержащей гены AccD и ME, для увеличения содержания липидов. Сравнение профиля жирных кислот трансформированной линии клеток водорослей и контрольных значений показало оверэкспрессию генов ME/AccD в трансформантах, что привело к увеличению общего количества жирных кислот на 12 % [Talebi et al., 2014].

Особый интерес представляет использование метаболической инженерии биосинтеза каротиноидов в *D. salina* для производства кетокаротиноидов. Была проведена модификация пути, которая включала введение гена *bkt* из *H. pluvialis*, кодирующего β -каротин-кетолазу (4,4'- β -оксигеназу), а также нацеливание на хлоропласт для производства кетокаротиноидов. β -каротин-кетолазы (*bkt*) под контролем промотора меньшей субъединицы Rubisco *Dunaliella* вместе с последовательностью транзитного пептида была введена в водоросль с помощью стандартной процедуры агробактериальной трансформации. Отобранные трансформанты были подтверждены с помощью экспрессии GFP и GUS, ПЦР и саузэрн-блот-анализа. Было отмечено значительное повышение уровня эндогенной гидроксилазы в трансформантах, где экспрессия *bkt* была выше в условиях лимитирования питательных веществ. Анализ состава каротиноидов-трансформантов с помощью ВЭЖХ и МС-анализа показал наличие астаксантина и кантаксантина с максимальным содержанием сухой массы (3.5 и 1.9 мкг/г соответственно). Таким образом, была показана целесообразность использования *D. salina* для производства кетокаротиноидов, включая астаксантин [Anila et al., 2016].

Была амплифицирована β -каротиновая гидроксилаза из микроводоросли *C. reinhardtii*, и анализ показал, что амплифицированный ген принадлежит к группе гидроксилаз ВСН-типа. Амплифицированный ген β -каротингидроксилазы с промотором Rubisco и хлоропластным транзитным пептидом был введён в геном *D. salina* путём генетической агробактериальной трансформации. Анализ каротиноидов показал трёхкратное увеличение содержания виолаксантина на вегетативной стадии роста и двукратное увеличение зеаксантина в стрессовых условиях у трансформированной *D. salina* [Simon et al., 2016].

Поскольку система CRISPR/Cas обладает функцией точного редактирования генов, ген β -каротингидроксилазы был выбран в качестве примера для изучения применения *D. salina* с целью повышения уровня экспрессии генов. На основе pKSE401 были сконструированы три бинарных вектора CRISPR/Cas9 для нацеливания на экзоны 1 и 3 β -каротингидроксилазы *D. salina* ССАР19/18 (Dschyb). По сравнению со штаммами дикого типа уровень β -каротина у мутантов значительно увеличился, почти до 1.4 мкг/мл, а уровень зеаксантина у мутантов снизился в разной степени. Все полученные результаты являются убедительным доказательством успеха направленного редактирования генов у *D. salina* и имеют важное практическое значение для промышленной биотехнологии [Hu et al., 2021].

Инактивация синтеза крахмала у *Chlorella pyrenoidosa* приводит к перенаправлению углерода от синтеза крахмала к биосинтезу липидов, особенно в условиях азотного голодания. Мутант STL-PI имел более высокую скорость роста и накапливал на 20.4 % больше полиненасыщенных жирных кислот и на 18 % меньше насыщенных жирных кислот, чем родительский штамм 82T. При культивировании в безазотной среде содержание липидов в клетках мутантного штамма увеличилось с (25.2 \pm 1.2) до (38.0 \pm 2.3) % в сухой массе [Ramazanov A., Ramazanov Z., 2006]. Также в *C. pyrenoidosa* оверэкспрессия NAD(H) киназы повысила накопление липидов на 110.4 % без снижения скорости роста [Ravindran et al., 2017].

Одногенная конструкция *dprr* с 35S промотором CaMV (вирус мозаики цветной капусты) позволила увеличить содержание липидов в *Chlorella minutissima* UTEX 2219 в 2 раза по сравнению с диким типом [Hsieh, Su, Chien, 2012].

Ген транскрипционного фактора GmDof4 из сои был встроен в *Chlorella ellipsoidea*, что привело к увеличению накопления липидов с 46 до 53 % без негативного влияния на скорость роста [Zhang et al., 2014]. Оверэкспрессия пяти ацилтрансфераз (фосфатаза фосфатидной кислоты, LPAAT, глицерол-3-фосфатдегидрогеназа, GPAT и DGAT) у зелёной микроводоросли *C. minutissima* привела к двукратному увеличению содержания липидов в биомассе [Fayyaz et al., 2020].

Генетические манипуляции с природным продуцентом астаксантина *H. lacustris* затруднены из-за отсутствия стабильной и удобной системы трансформации. Вектор pH124-EGFP-Ble, содержащий *ble* в качестве селективного гена и EGFP в качестве репортерного гена, был сконструирован и использован для эффективной трансформации. Интеграция и экспрессия *ble* и EGFP были подтверждены в трансформантах. Более того, оптимальная комбинация для трансформации протопластов *H. lacustris* была определена как 5 мкг линейаризованного вектора, используемого для трансформации клеток в лаг-фазе роста, а затем трансформированным протопластам давали восстановиться при низкоинтенсивном освещении в течение 6 ч [Guo et al., 2022]. Трансформация с использованием *Agrobacterium* для переноса генов в *Haematococcus* даёт большое количество ложноположительных результатов и низкую воспроизводимость [Kathiresan, Sarada, 2009; Sharon-Gojman et al., 2015]. В свою очередь, эндогенный ген *pds*, устойчивый к норфлуразону, и ген *aadA*, управляемый промотором *Tub*, были успешно перенесены в геном *H. lacustris* методом биобаллистической бомбардировки [Sharon-Gojman et al., 2015; Yuan et al., 2019].

Проблемы и ограничения генной инженерии водорослей

Генетическая инженерия микроводорослей является сложной задачей, требующей дальнейших исследований для преодоления существующих ограничений и проблем, несмотря на её потенциал для оптимизации промышленной биотехнологии [Cao et al., 2023; Webster et al., 2024]. Хотя в последнее время наблюдается прогресс [Kong et al., 2019; Mishra et al., 2019; Muñoz et al., 2021], методы и подходы к трансформации клеток микроводорослей не до конца разработаны. Эффективность трансформации зависит от выбора подходящего метода переноса генов, что связано с вариабельностью состава клеточной стенки у разных видов микроводорослей. Один из основных вопросов заключается в том, что биохимические пути метаболизма у микроводорослей не до конца изучены. Геномные последовательности доступны только для ограниченного числа видов.

Манипуляции с геномом микроводорослей довольно сложны из-за их сложной клеточной структуры. Это связано с тем, что состав клеточной стенки водорослей варьирует от вида к виду и организмы с жёсткой клеточной стенкой являются сложным модельным объектом для переноса генов. Например, эффективность трансформации *H. lacustris*, продуцента высокоценного кетокаротиноида астаксантина, существенно снижается из-за медленной скорости роста, чувствительности к загрязнителям и особенностей перехода в состояние споры при стрессовых условиях, в которых идёт накопление целевого пигмента [Tran, Kaldenhoff, 2020]. После трансформации микроводорослей основной задачей является отбор трансформантов, который обычно проводится с использованием селективных маркеров, обеспечивающих преимущество в выживании. Широко применяется метод вставки генов устойчивости к антибиотикам для отбора трансформантов [Lumbreras, Stevens, Purton, 1998; Ng et al., 2017]. При этом необходимо учитывать, что выбор антибиотика должен соответствовать среде обитания исследуемых микроводорослей.

Отбор трансформантов морских микроводорослей сопряжён с дополнительными сложностями, поскольку высокая концентрация соли снижает активность антибиотиков, а некоторые антибиотики, такие как стрептомицин и канамицин, не могут быть использованы даже при низкой концентрации соли [Ng et al., 2017]. При редактировании генома микроводорослей вставка чужеродного гена может осуществляться как в ядерный геном, так и в геном хлоропластов [Couso et al., 2011; Eilers et al., 2016; Steinbrenner, Sandmann, 2006; Tran et al., 2012; Liu et al., 2013; Liu et al., 2014]. Экспрессия генов в хлоропластах показала более высокий и широкий диапазон накопления целевых метаболитов по сравнению с трансформациями ядерного генома [Ng et al., 2017]. Однако среди успешных трансформаций лишь некоторые рекомбинантные белки накапливаются в значительных количествах [Ng et al., 2017]. Это может быть связано с восприимчивостью рекомбинантных белков к протеазам или со вторичными структурами мРНК, блокирующими инициацию трансляции. Другим ограничением экспрессии в хлоропластах является то, что синтезируемые белки не секретируются, и для выделения целевого метаболита клетки должны быть лизированы с последующей очисткой [Rasala, Mayfield, 2011].

Кроме того, перспективы коммерциализации генно-модифицированных микроводорослей ограничены нормативно-правовым регулированием. В Российской Федерации, в отличие от других стран — лидеров промышленной альгобиотехнологии, законодательно запрещено использование генетически модифицированных организмов для получения биологически активных добавок и могут выращиваться только природные продуценты.

Использование генетически модифицированных штаммов микроводорослей остаётся под вопросом в связи с сомнениями о безопасности использования человеком продуктов, полученных таким путём. Несмотря на это, разработка высокоэффективных штаммов с помощью генной инженерии является ключевым звеном в будущих исследованиях для эффективных решений в области производства биотоплива или других ценных продуктов из микроводорослей. Применение омиксных технологий и развитие технологии CRISPR являются приоритетными в данном направлении.

Заключение

Использование микроводорослей и их метаболитов с каждым годом всё более востребовано в различных отраслях промышленности, включая пищевую, фармацевтическую, биотопливную и косметическую. Экстрагируемые из микроводорослей липиды, ПНЖК, каротиноиды считаются более безопасными для потребления человеком и зачастую обладают более высокой функциональной активностью в сравнении с синтетическими аналогами. Однако список природных продуцентов, пригодных для масштабного культивирования, ограничен в связи с рядом особенностей водорослей: лимитированной скоростью роста, восприимчивостью к загрязнениям, затратами при производстве. Методы синтетической биологии открывают новые возможности для генетической модификации и оптимизации биотехнологического потенциала микроводорослей. Нокдаун ключевых генов, внедрение чужеродных генов и геномное редактирование позволяет эффективно управлять метаболическими путями с целью повышения выхода ценных продуктов.

Кроме того, генетически модифицированные микроводоросли могут успешно применяться в биоремедиации и биосорбции. Недостаточная изученность метаболических путей, сложности в трансформации микроводорослей и законодательные ограничения в Российской Федерации пока тормозят прогресс в данной области, однако развитие инструментов и подходов генной инженерии и синтетической биологии открывают новые возможности для оптимизации биотехнологического потенциала микроводорослей.

Список литературы

1. A Look Back at the U.S. Department of Energy's Aquatic Species Program: Biodiesel from Algae : NREL/TR-580-24190 / Sheehan J., Dunahay T., Benemann J., Roessler P. ; Nat. Renewable Energy Lab. – Golden, USA : NREL, 1998. – 294 p.
2. Adem M., Beyene D., Feyissa T. Recent achievements obtained by chloroplast transformation // Plant Methods. – 2017. – Vol. 13. – Art. 30. – URL: <https://plantmethods.biomedcentral.com/articles/10.1186/s13007-017-0179-1>. – Publ. date: 19.04.2017.
3. Ambati R. R., Gogisetty D., Aswathanarayana R. G., Ravi S., Bikkina P. N., Bo L., Yuepeng S. Industrial potential of carotenoid pigments from microalgae: current trends and future prospects // Critical Reviews in Food Science and Nutrition. – 2019. – Vol. 59, iss. 12. – P. 1880–1902. – <https://doi.org/10.1080/10408398.2018.1432561>
4. Andrianantoandro E., Basu S., Karig D., Weiss R. Synthetic biology: new engineering rules for an emerging discipline // Molecular Systems Biology. – 2006. – Vol. 2. – Art. 28. – URL: <https://www.embopress.org/doi/full/10.1038/msb4100073>. – Publ. date: 16.05.2006.
5. Anila N., Simon D. P., Chandrashekar A., Ravishankar G. A., Sarada R. Metabolic engineering of *Dunaliella salina* for production of ketocarotenoids // Photosynthesis research. – 2016. – Vol. 127, iss. 3. – P. 321–333. – <https://doi.org/10.1007/s11120-015-0188-8>
6. Apt K. E., Grossman A. R., Kroth-Pancic P. G. Stable nuclear transformation of the diatom *Phaeodactylum tricornutum* // Molecular and General Genetics. – 1996. – Vol. 252, iss. 5. – P. 572–579. – <https://doi.org/10.1007/BF02172403>
7. Basheer S., Huo S., Zhu F., Qian J., Xu L., Cui F., Zou B. Microalgae in human health and medicine // Microalgae Biotechnology for Food, Health and High Value Products / eds by M. A. Alam [et al.]. – Singapore : Springer, 2020. – Chap. 5. – P. 149–174.
8. Bo Y., Wang K., Wu Y., Cao H., Cui Y., Wang L. Establishment of a chloroplast transformation system in *Tisochrysis lutea* // Journal of Applied Phycology. – 2020. – Vol. 32, iss. 5. – P. 2959–2965. – <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02159-4>
9. Boynton J. E., Gillham N. W., Harris E. H., Hosler J. P., Johnson A. M., Jones A. R., Randolph-Anderson B. L., Robertson D., Klein T. M., Shark K. B., Sanford J. C. Chloroplast transformation in *Chlamydomonas* with high velocity microprojectiles // Science. – 1988. – Vol. 240, iss. 4858. – P. 1534–1538. – <https://doi.org/10.1126/science.2897716>
10. Brennan L., Owende P. Biofuels from microalgae — a review of technologies for production, processing, and extractions of biofuels and co-products // Renewable and Sustainable Energy Reviews. – 2010. – Vol. 14, iss. 2. – P. 557–577. – <https://doi.org/10.1016/j.rser.2009.10.009>
11. Calder P. C. Very long-chain n-3 fatty acids and human health: fact, fiction and the future // Proceedings of the Nutrition Society. – 2018. – Vol. 77, iss. 1. – P. 52–72. – <https://doi.org/10.1017/S0029665117003950>
12. Cao K., Cui Y., Sun F., Zhang H., Fan J., Ge B., Cao Y., Wang X., Zhu X., Wei Z., Yao Q., Ma J., Wang Y., Meng C, Gao Z. Metabolic engineering and synthetic biology strategies for producing high-value natural pigments in Microalgae // Biotechnology Advances. – 2023. – Vol. 68. – Art. 108236. – <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2023.108236>
13. Carthew R. W., Sontheimer E. J. Origins and mechanisms of miRNAs and siRNAs // Cell. – 2009. – Vol. 136, iss. 4. – P. 642–655. – <https://doi.org/10.1016/j.cell.2009.01.035>
14. Cerutti H., Casas-Mollano J. A. On the origin and functions of RNA-mediated silencing: from protists to man // Current Genetics. – 2006. – Vol. 50, iss. 2. – P. 81–99. – <https://doi.org/10.1007/s00294-006-0078-x>

15. Cerutti H., Ma X., Msanne J., Repas T. RNA-mediated silencing in algae: biological roles and tools for analysis of gene function // *Eukaryotic cell*. – 2011. – Vol. 10, iss. 9. – P. 1164–1172. – <https://doi.org/10.1128/EC.05106-11>
16. Charoonnart P., Purton S., Saksmerprom V. Applications of microalgal biotechnology for disease control in aquaculture // *Biology*. – 2018. – Vol. 7, iss. 2. – P. 24. – <https://doi.org/10.3390/biology7020024>
17. Christian M., Cermak T., Doyle E. L., Schmidt C., Zhang F., Hummel A., Bogdanove A. J., Voytas D. F. Targeting DNA double-strand breaks with TAL effector nucleases // *Genetics*. – 2010. – Vol. 186, iss. 2. – P. 757–761. – <https://doi.org/10.1534/genetics.110.120717>
18. Coll J. M. Methodologies for transferring DNA into eukaryotic microalgae: a review // *Spanish Journal of Agricultural Research*. – 2006. – Vol. 4, iss. 4. – P. 316–330.
19. Couso I., Vila M., Rodriguez H., Vargas M. A., León R. Overexpression of an exogenous phytoene synthase gene in the unicellular alga *Chlamydomonas reinhardtii* leads to an increase in the content of carotenoids // *Biotechnology progress*. – 2011. – Vol. 27, iss. 1. – P. 54–60. – <https://doi.org/10.1002/btpr.527>
20. D'Adamo S., Schiano di Visconte G., Lowe G., Szaub-Newton J., Beacham T., Landels A., Allen M. J., Spicer A., Matthijs M. Engineering the unicellular alga *Phaeodactylum tricornutum* for high-value plant triterpenoid production // *Plant Biotechnology Journal*. – 2019. – Vol. 17, iss. 1. – P. 75–87. – <https://doi.org/10.1111/pbi.12948>
21. Daboussi F., Leduc S., Maréchal A., Dubois G., Guyot V., Perez-Michaut C., Amato A., Falciatore A., Juillerat A., Beurdeley M., Voytas D. F., Cavarec L., Duchateau P. Genome engineering empowers the diatom *Phaeodactylum tricornutum* for biotechnology // *Nature Communications*. – 2014. – Vol. 5. – Art. 3831. – <https://doi.org/10.1038/ncomms4831>
22. Day A., Goldschmidt-Clermont M. The chloroplast transformation toolbox: selectable markers and marker removal // *Plant Biotechnology Journal*. – 2011. – Vol. 9, iss. 5. – P. 540–553. – <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2011.00604.x>
23. De Riso V., Raniello R., Maumus F., Rogato A., Bowler C., Falciatore A. Gene silencing in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* // *Nucleic Acids Research*. – 2009. – Vol. 37, iss. 14. – P. e96. – <https://doi.org/10.1093/nar/gkp448>
24. Debuchy R., Purton S., Rochaix J. D. The argininosuccinate lyase gene of *Chlamydomonas reinhardtii*: an important tool for nuclear transformation and for correlating the genetic and molecular maps of the ARG7 locus // *EMBO Journal*. – 1989. – Vol. 8, iss. 10. – P. 2803–2809. – <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1989.tb08426.x>
25. Deng X., Cai J., Fei X. Effect of the expression and knock-down of citrate synthase gene on carbon flux during triacylglycerol biosynthesis by green algae *Chlamydomonas reinhardtii* // *BMC Biochemistry*. – 2013. – Vol. 14. – Art. 38. – <https://doi.org/10.1186/1471-2091-14-38>
26. Deng X., Cai J., Li Y., Fei X. Expression and knockdown of the PEPC1 gene affect carbon flux in the biosynthesis of triacylglycerols by the green alga *Chlamydomonas reinhardtii* // *Biotechnology Letters*. – 2014. – Vol. 36, iss. 11. – P. 2199–2208. – <https://doi.org/10.1007/s10529-014-1593-3>
27. Deng X. D., Gu B., Li Y. J., Hu X. W., Guo J. C., Fei X. W. The roles of acyl-CoA: diacylglycerol acyltransferase 2 genes in the biosynthesis of triacylglycerols by the green algae *Chlamydomonas reinhardtii* // *Molecular Plant*. – 2012. – Vol. 5, iss. 4. – P. 945–947. – <https://doi.org/10.1093/mp/sss040>
28. Diao J., Song X., Zhang L., Cui J., Chen L., Zhang W. Tailoring cyanobacteria as a new platform for highly efficient synthesis of astaxanthin // *Metabolic Engineering*. – 2020. – Vol. 61. – P. 275–287. – <https://doi.org/10.1016/j.ymben.2020.07.003>

29. Eilers U., Bikoulis A., Breitenbach J., Büchel C., Sandmann G. Limitations in the biosynthesis of fucoxanthin as targets for genetic engineering in *Phaeodactylum tricornutum* // Journal of applied phycology. – 2016. – Vol. 28, iss.1. – P. 123–129. – <https://doi.org/10.1007/s10811-015-0583-8>
30. Fabris M., George J., Kuzhiumparambil U., Lawson C. A., Jaramillo-Madrid A. C., Abbriano R. M., Vickers C. E., Ralph P. Extrachromosomal genetic engineering of the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* enables the heterologous production of monoterpenoids // ACS Synthetic Biology. – 2020. – Vol. 9, iss. 3. – P. 598–612. – <https://doi.org/10.1021/acssynbio.9b00455>
31. Fayyaz M., Chew K. W., Show P. L., Ling T. C., Ng I. S., Chang J. S. Genetic engineering of microalgae for enhanced biorefinery capabilities // Biotechnology advances. – 2020. – Vol. 43. – P. 107554. – <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2020.107554>
32. Fire A., Xu S., Montgomery M. K., Kostas S. A., Driver S. E., Mello C. C. Potent and specific genetic interference by double-stranded RNA in *Caenorhabditis elegans* // Nature. – 1998. – Vol. 391, iss. 6669. – P. 806–811. – <https://doi.org/10.1038/35888>
33. Fu W., Chaiboonchoe A., Khraiwesh B., Nelson D. R., Al-Khairy D., Mystikou A., Alzahmi A., Salehi-Ashtiani K. Algal cell factories: approaches, applications, and potentials // Marine Drugs. – 2016. – Vol. 14, iss. 12. – Art. 225. – <https://doi.org/10.3390/md14120225>
34. Gan Q., Jiang J., Han X., Wang S., Lu Y. Engineering the chloroplast genome of oleaginous marine microalga *Nannochloropsis oceanica* // Frontiers in Plant Science. – 2018. – Vol. 9. – P. 439. – <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00439>
35. Gao, X., Jing, X., Liu, X., Lindblad P. Biotechnological production of the sunscreen pigment scytonemin in cyanobacteria: progress and strategy // Marine Drugs. – 2021. – Vol. 19, iss. 3. – Art. 129. – <https://doi.org/10.3390/md19030129>
36. Gimpel J. A., Henríquez V., Mayfield S. P. In metabolic engineering of eukaryotic microalgae: potential and challenges come with great diversity // Frontiers in microbiology. – 2015. – Vol. 6. – Art. 1376. – <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01376>
37. Goldschmidt-Clermont M. Transgenic expression of aminoglycoside adenine transferase in the chloroplast: a selectable marker of site-directed transformation of *Chlamydomonas* // Nucleic Acids Research. – 1991. – Vol. 19, iss. 15. – P. 4083–4089. – <https://doi.org/10.1093/nar/19.15.4083>
38. Goswami R. K., Agrawal K., Upadhyaya H. M., Gupta V. K., Verma P. Microalgae conversion to alternative energy, operating environment and economic footprint: an influential approach towards energy conversion, and management // Energy Conversion and Management. – 2022. – Vol. 269. – Art. 116118. – <https://doi.org/10.1016/j.enconman.2022.116118>
39. Greiner A., Kelterborn S., Evers H., Kreimer G., Sizova I., Hegemann P. Targeting of photoreceptor genes in *Chlamydomonas reinhardtii* via zinc-finger nucleases and CRISPR/Cas9 // Plant Cell. – 2017. – Vol. 29, iss. 10. – P. 2498–2518. – <https://doi.org/10.1105/tpc.17.00659>
40. Guo C., Anwar M., Mei R., Li X., Zhao D., Jiang Y., Zhuang J., Liu C., Wang C., Hu Z. Establishment and optimization of PEG-mediated protoplast transformation in the microalga *Haematococcus pluvialis* // Journal of Applied Phycology. – 2022. – Vol. 34, iss. 3. – P. 1595–1605. – <https://doi.org/10.1007/s10811-022-02718-x>
41. Gutiérrez S., Lauersen K. J. Gene delivery technologies with applications in microalgal genetic engineering // Biology. – 2021. – Vol. 10, iss. 4. – P. 265. – <https://doi.org/10.3390/biology10040265>
42. Harris E. H. *Chlamydomonas* as a model organism // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. – 2001. – Vol. 52. – P. 363–406. – <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.52.1.363>

43. Hossain N., Hasan M. H., Mahlia T. M. I., Shamsuddin A. H., Silitonga A. S. Feasibility of microalgae as feedstock for alternative fuel in Malaysia: a review // *Energy Strategy Reviews*. – 2020. – Vol. 32. – Art. 100536. – <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.esr.2020.100536>
44. Hsieh H. J., Su C. H., Chien L. J. Accumulation of lipid production in *Chlorella minutissima* by triacylglycerol biosynthesis-related genes cloned from *Saccharomyces cerevisiae* and *Yarrowia lipolytica* // *Journal of Microbiology*. – 2012. – Vol. 50, iss. 3. – P. 526–534. – <https://doi.org/10.1007/s12275-012-2041-5>
45. Hu J., Nagarajan D., Zhang Q., Chang J. S. Lee D. J. Heterotrophic cultivation of microalgae for pigment production: a review // *Biotechnology Advances*. – 2018. – Vol. 36, iss. 1. – P. 54–67. – <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2017.09.009>
46. Hu L., Feng S., Liang G., Du J., Li A., Niu C. CRISPR/Cas9-induced β -carotene hydroxylase mutation in *Dunaliella salina* CCAP19/18 // *AMB Express*. – 2021. – Vol. 11. – Art. 83. – <https://doi.org/10.1186/s13568-021-01242-4>
47. Ibuot A., Webster R. E., Williams L. E., Pittman J. K. Increased metal tolerance and bioaccumulation of zinc and cadmium in *Chlamydomonas reinhardtii* expressing a AtHMA4 C-terminal domain protein // *Biotechnology and Bioengineering*. – 2020. – Vol. 117, iss. 10. – P. 2996–3005. – <https://doi.org/10.1002/bit.27476>
48. Ishikura K., Takaoka Y., Kato K., Sekine M., Yoshida K., Shinmyo A. Expression of a foreign gene in *Chlamydomonas reinhardtii* chloroplast // *Journal of Bioscience and Bioengineering*. – 1999. – Vol. 87, iss. 3. – P. 307–314. – [https://doi.org/10.1016/S1389-1723\(99\)80037-1](https://doi.org/10.1016/S1389-1723(99)80037-1)
49. Jagadevan S., Banerjee A., Banerjee C., Guria C., Tiwari R., Baweja M., Shukla P. Recent developments in synthetic biology and metabolic engineering in microalgae towards biofuel production // *Biotechnology for Biofuels*. – 2018. – Vol. 11. – Art. 185. – <https://doi.org/10.1186/s13068-018-1181-1>
50. Jeong B. R., Jang J., Jin E. Genome engineering via gene editing technologies in microalgae // *Bioresource Technology*. – 2023. – Vol. 373. – Art. 128701. – <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2023.128701>
51. Jia Y., Xue L., Liu H., Li J. Characterization of the glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase (GAPDH) gene from the halotolerant alga *Dunaliella salina* and inhibition of its expression by RNAi // *Current Microbiology*. – 2009. – Vol. 58, iss. 5. – P. 426–431. – <https://doi.org/10.1007/s00284-008-9333-3>
52. Jiang W., Brueggeman A. J., Horken K. M., Plucinak T. M., Weeks D. P. Successful transient expression of Cas9 and single guide RNA genes in *Chlamydomonas reinhardtii* // *Eukaryotic Cell*. – 2014. – Vol. 13, iss. 11. – P. 1465–1469. – <https://doi.org/10.1128/EC.00213-14>
53. Jiang W. Z., Weeks D. P. A gene-within-a-gene Cas9/sgRNA hybrid construct enables gene editing and gene replacement strategies in *Chlamydomonas reinhardtii* // *Algal Research*. – 2017. – Vol. 26. – P. 474–480. – <https://doi.org/10.1016/j.algal.2017.04.001>
54. Kalra R., Gaur S., Goel M. Microalgae bioremediation: a perspective towards wastewater treatment along with industrial carotenoids production // *Journal of Water Process Engineering*. – 2021. – Vol. 40. – Art. 101794. – <https://doi.org/10.1016/j.jwpe.2020.101794>
55. Kao P.-H., Ng I.-S. CRISPRi mediated phosphoenolpyruvate carboxylase regulation to enhance the production of lipid in *Chlamydomonas reinhardtii* // *Bioresource Technology*. – 2017. – Vol. 245, pt. B. – P. 1527–1537. – <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.04.111>
56. Kathiresan S., Sarada R. Towards genetic improvement of commercially important microalga *Haematococcus pluvialis* for biotech applications // *Journal of Applied Phycology*. – 2009. – Vol. 21, iss. 5. – P. 553–558. – <https://doi.org/10.1007/s10811-009-9414-0>

57. Kato K., Marui T., Kasai S., Shinmyo A. Artificial control of transgene expression in *Chlamydomonas reinhardtii* chloroplast using the lac regulation system from *Escherichia coli* // Journal of Bioscience and Bioengineering. – 2007. – Vol. 104, iss. 3. – P. 207–213. – <https://doi.org/10.1263/jbb.104.207>
58. Kazamia E., Smith A. G. Assessing the environmental sustainability of biofuels // Trends in Plant Science. – 2014. – Vol. 19, iss. 10. – P. 615–618. – <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.08.001>
59. Kholssi R., Lougraimzi H., Moreno-Garrido I. Effects of global environmental change on microalgal photosynthesis, growth and their distribution // Marine Environmental Research. – 2023. – Vol. 184. – Art. 105877. – <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.105877>
60. Kilian O., Benemann C. S. E., Niyogi K. K., Vick B. High-efficiency homologous recombination in the oil-producing alga *Nannochloropsis* sp. // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. – 2011. – Vol. 108, no. 52. – P. 21265–21269. – <https://doi.org/10.1073/pnas.1105861108>
61. Kim E.-J., Ma X., Cerutti H. Gene silencing in microalgae: mechanisms and biological roles // Bioresource Technology. – 2015. – Vol. 184. – P. 23–32. – <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2014.10.119>
62. Kim Y. G., Cha J., Chandrasegaran S. Hybrid restriction enzymes: zinc finger fusions to Fok I cleavage domain // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. – 1996. – Vol. 93, no. 3. – P. 1156–1160. – <https://doi.org/10.1073/pnas.93.3.1156>
63. Kindle K. L., Schnell R. A., Fernandez E., Lefebvre P. A. Stable nuclear transformation of *Chlamydomonas* using the *Chlamydomonas* gene for nitrate reductase // Journal of Cell Biology. – 1989. – Vol. 109, iss. 6. – P. 2589–2601. – <https://doi.org/10.1083/jcb.109.6.2589>
64. Klievik B. J., Tyrrell A. D., Chen C. T., Bazinet R. P. Measuring brain docosahexaenoic acid turnover as a marker of metabolic consumption // Pharmacology & Therapeutics. – 2023. – Vol. 248. – Art. 108437. – <https://doi.org/10.1016/j.pharmthera.2023.108437>
65. Kong F., Yamaoka Y., Ohama T., Lee Y., Li-Beisson Y. Molecular genetic tools and emerging synthetic biology strategies to increase cellular oil content in *Chlamydomonas reinhardtii* // Plant and Cell Physiology. – 2019. – Vol. 60, iss. 6. – P. 1184–1196. – <https://doi.org/10.1093/pcp/pcz022>
66. Kroth P. G., Bones A. M., Daboussi F., Ferrante M. I., Jaubert M., Kolot M., Nymark M., Río Bártulos C., Ritter A., Russo M. T., Serif M., Winge P., Falciatore A. Genome editing in diatoms: achievements and goals // Plant Cell Reports. – 2018. – Vol. 37, iss. 10. – P. 1401–1408. – <https://doi.org/10.1007/s00299-018-2334-1>
67. Kumar A. U., Ling A. P. K. Gene introduction approaches in chloroplast transformation and its applications // Journal of Genetic Engineering and Biotechnology. – 2021. – Vol. 19, iss. 1. – Art. 148. – <https://doi.org/10.1186/s43141-021-00255-7>
68. Kumar S. V., Misquitta R. W., Reddy V. S., Rao B. J., Rajam M. V. Genetic transformation of the green alga — *Chlamydomonas reinhardtii* by *Agrobacterium tumefaciens* // Plant Science. – 2004. – Vol. 166, iss. 3. – P. 731–738. – <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2003.11.012>
69. Kurita T., Moroi K., Iwai M., Okazaki K., Shimizu S., Nomura S., Saito F., Maeda S., Takami A., Sakamoto A., Ohta H., Sakuma T., Yamamoto T. Efficient and multiplexable genome editing using Platinum TALENs in oleaginous microalga, *Nannochloropsis oceanica* NIES-2145 // Genes to Cells. – 2020. – Vol. 25, iss. 10. – P. 695–702. – <https://doi.org/10.1111/gtc.12805>
70. León-Saiki G. M., Remmers I. M., Martens D. E., Lamers P. P., Wijffels R. H., van der Veen D. The role of starch as transient energy buffer in synchronized microalgal growth in *Acutodesmus obliquus* // Algal research. – 2017. – Vol. 25. – P. 160–167. – <https://doi.org/10.1016/j.algal.2017.05.018>

71. Liang M.-H., Wang L., Wang Q., Zhu J., Jiang J.-G. High-value bioproducts from microalgae: strategies and progress // *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. – 2019. – Vol. 59, iss. 15. – P. 2423–2441. – <https://doi.org/10.1080/10408398.2018.1455030>
72. Liang Z. C., Liang M. H., Jiang J. G. Transgenic microalgae as bioreactors // *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. – 2020. – Vol. 60, iss. 19. – P. 3195–3213. – <https://doi.org/10.1080/10408398.2019.1680525>
73. Liu J., Gerken H., Huang J., Chen F. Engineering of an endogenous phytoene desaturase gene as a dominant selectable marker for *Chlamydomonas reinhardtii* transformation and enhanced biosynthesis of carotenoids // *Process Biochemistry*. – 2013. – Vol. 48, iss. 5/6. – P. 788–795. – <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2013.04.020>
74. Liu J., Sun Z., Gerken H., Huang J., Jiang Y., Chen F. Genetic engineering of the green alga *Chlorella zofingiensis*: a modified norflurazon-resistant phytoene desaturase gene as a dominant selectable marker // *Applied Microbiology and Biotechnology*. – 2014. – Vol. 98, iss. 11. – P. 5069–5079. – <https://doi.org/10.1007/s00253-014-5593-y>
75. Lumberras V., Stevens D. R., Purton S. Efficient foreign gene expression in *Chlamydomonas reinhardtii* mediated by an endogenous intron // *Plant Journal*. – 1998. – Vol. 14, iss. 4. – P. 441–447. – <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1998.00145.x>
76. Manuell A. L., Beligni M. V., Elder J. H., Siefker D. T., Tran M., Weber A., McDonald T. L., Mayfield S. P. Robust expression of a bioactive mammalian protein in *Chlamydomonas* chloroplast // *Plant Biotechnology Journal*. – 2007. – Vol. 5, iss. 3. – P. 402–412. – <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2007.00249.x>
77. Mao X., Zhang Y., Wang X., Liu J. Novel insights into salinity-induced lipogenesis and carotenogenesis in the oleaginous astaxanthin-producing alga *Chromochloris zofingiensis*: a multi-omics study // *Biotechnology for Biofuels*. – 2020. – Vol. 13. – Art. 73. – <https://doi.org/10.1186/s13068-020-01714-y>
78. Mayfield S. P., Franklin S. E. Expression of human antibodies in eukaryotic microalgae // *Vaccine*. – 2005. – Vol. 23, iss. 15. – P. 1828–1832. – <https://doi.org/10.1016/j.vaccine.2004.11.013>
79. Meister G. Argonaute proteins: functional insights and emerging roles // *Nature Reviews Genetics*. – 2013. – Vol. 14, iss. 7. – P. 447–459. – <https://doi.org/10.1038/nrg3462>
80. Mishra A., Medhi K., Malaviya P., Thakur I. S. Omics approaches for microalgal applications: prospects and challenges // *Bioresource Technology*. – 2019. – Vol. 291. – Art. 121890. – <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.121890>
81. Mitra M., Kirst H., Dewez D., Melis A. Modulation of the light-harvesting chlorophyll antenna size in *Chlamydomonas reinhardtii* by TLA1 gene over-expression and RNA interference // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Ser. B, Biological sciences*. – 2012. – Vol. 367, nr 1608. – P. 3430–3443. – <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0229>
82. Moses T., Mehrshahi P., Smith A. G., Goossens A. Synthetic biology approaches for the production of plant metabolites in unicellular organisms // *Journal of Experimental Botany*. – 2017. – Vol. 68, no. 15. – P. 4057–4074. – <https://doi.org/10.1093/jxb/erx119>
83. Muñoz C. F., Südfeld C., Naduthodi M. I. S., Weusthuis R. A., Barbosa M. J., Wijffels R. H., D'Adamo S. Genetic engineering of microalgae for enhanced lipid production // *Biotechnology Advances*. – 2021. – Vol. 52. – Art. 107836. – <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2021.107836>
84. Mussgnug J. H. Genetic tools and techniques for *Chlamydomonas reinhardtii* // *Applied Microbiology and Biotechnology*. – 2015. – Vol. 99, iss. 13. – P. 5407–5418. – <https://doi.org/10.1007/s00253-015-6698-7>

85. Ng S., Tan I., Kao H., Chang K., Chang S. Recent developments on genetic engineering of microalgae for biofuels and bio-based chemicals // *Biotechnology Journal*. – 2017. – Vol. 12, iss. 10. – Art. 1600644. – <https://doi.org/10.1002/biot.201600644>
86. Niu Y.-F., Yang Z.-K., Zhang M.-H., Zhu C.-C., Yang W.-D., Liu J.-S., Li H.-E. Transformation of diatom *Phaeodactylum tricornutum* by electroporation and establishment of inducible selection marker // *Biotechniques*. – 2012. – Vol. 52, iss. 6. – P. 1–3. – <https://doi.org/10.2144/000113881>
87. Nora L. C., Westmann C. A., Martins-Santana L., Alves L. D., Monteiro L. M. O., Guazzaroni M.-E., Silva-Rocha R. The art of vector engineering: towards the construction of next-generation genetic tools // *Microbial Biotechnology*. – 2019. – Vol. 12, iss. 1. – P. 125–147. – <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13318>
88. Novoveska L., Ross M. E., Stanley M. S., Pradelles R., Wasiolek V., Sassi J. F. Microalgal carotenoids: a review of production, current markets, regulations, and future direction // *Marine Drugs*. – 2019. – Vol. 17, iss. 11. – Art. 640. – <https://doi.org/10.3390/md17110640>
89. Nymark M., Sharma A. K., Sparstad T., Bones A. M., Winge P. A CRISPR/Cas9 system adapted for gene editing in marine algae // *Scientific Reports*. – 2016. – Vol. 6. – Art. 24951. – <https://doi.org/10.1038/srep24951>
90. Occhialini A., Pfothenhauer A. C., Frazier T. P., Li L., Harbison S. A., Lail A. J., Mebane Z., Piatek A. A., Rigoulot S. B., Daniell H., Stewart C. N., Lenaghan S. C. Generation, analysis, and transformation of macro-chloroplast potato (*Solanum tuberosum*) lines for chloroplast biotechnology // *Scientific Reports*. – 2020. – Vol. 10. – Art. 21144. – <https://doi.org/10.1038/s41598-020-78237-x>
91. Oey M., Ross I. L., Stephens E., Steinbeck J., Wolf J., Radzun K. A., Kügler J., Ringsmuth A. K., Kruse O., Hankamer B. RNAi knock-down of LHCBM1, 2 and 3 increases photosynthetic H₂ production efficiency of the green alga *Chlamydomonas reinhardtii* // *PLoS ONE*. – 2013. – Vol. 8, nr 4. – Art. e61375. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061375>
92. Ohnishi H., Saito Y. Eicosapentaenoic acid (EPA) reduces cardiovascular events: relationship with the EPA/arachidonic acid ratio // *Journal of Atherosclerosis and Thrombosis*. – 2013. – Vol. 20, iss. 12. – P. 861–877. – <https://doi.org/10.5551/jat.18002>
93. Patel A. K., Albarico F., Perumal P. K., Vadrale A. P., Nian C. T., Chau H. T. B., Anwar C., Wani H., Pal A., Saini R., Ha L. H., Senthilkumar B., Tsang Y.-S., Chen C.-W., Dong C.-D., Singhania R. R. Algae as an emerging source of bioactive pigments // *Bioresource Technology*. – 2022. – Vol. 351. – Art. 126910. – <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2022.126910>
94. Perrine Z., Negi S., Sayre R. T. Optimization of photosynthetic light energy utilization by microalgae // *Algal Research*. – 2012. – Vol. 1, iss. 2. – P. 134–142. – <https://doi.org/10.1016/j.algal.2012.07.002>
95. Peter A. P., Koyande A. K., Chew K. W., Ho S. H., Chen W. H., Chang J. S., Krishnamoorthy R., Banat F., Show P. L. Continuous cultivation of microalgae in photobioreactors as a source of renewable energy: current status and future challenges // *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. – 2022. – Vol. 154. – Art. 111852. – <https://doi.org/10.1016/j.rser.2021.111852>
96. Posewitz M. C., Smolinski S. L., Kanakagiri S., Melis A., Seibert M., Ghirardi M. L. Hydrogen photoproduction is attenuated by disruption of an isoamylase gene in *Chlamydomonas reinhardtii* // *Plant Cell*. – 2004. – Vol. 16, iss. 8. – P. 2151–2163. – <https://doi.org/10.1105/tpc.104.021972>
97. Ramazanov A., Ramazanov Z. Isolation and characterization of a starchless mutant of *Chlorella pyrenoidosa* STL-PI with a high growth rate, and high protein and polyunsaturated fatty acid content // *Phycological Research*. – 2006. – Vol. 54, iss. 4. – P. 255–259. – <https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.2006.00416.x>

98. Ramesh V. M., Bingham S. E., Webber A. N. A simple method for chloroplast transformation in *Chlamydomonas reinhardtii* // Photosynthesis Research Protocols / ed. by Carpentier R. – 2nd ed. – New York [et al.] : Humana Press, 2011. – P. 313–320. – (Methods in molecular biology ; 684). – https://doi.org/10.1007/978-1-60761-925-3_23
99. Rasala B. A., Mayfield S. P. The microalga *Chlamydomonas reinhardtii* as a platform for the production of human protein therapeutics // Bioengineered Bugs. – 2011. – Vol. 2, iss. 1. – P. 50–54. – <https://doi.org/10.4161/bbug.2.1.13423>
100. Rathod J. P., Gade R. M., Rathod D. R., Dudhare M. A review on molecular tools of microalgal genetic transformation and their application for overexpression of different genes // International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences. – 2017. – Vol. 6, nr 12. – P. 3191–3207. – <https://doi.org/10.20546/ijemas.2017.612.373>
101. Ravindran B., Kurade M. B., Kabra A. N., Jeon B.-H., Gupta S. K. Recent advances and future prospects of microalgal lipid biotechnology // Algal Biofuels : Recent Advances and Future Prospects / eds: S. Gupta [et al.]. – Cham, Switzerland : Springer, 2017. – P. 1–37. – <https://doi.org/10.1007/978-3-319-51010-1>
102. Rohr J., Sarkar N., Balenger S., Jeong B. R., Cerutti H. Tandem inverted repeat system for selection of effective transgenic RNAi strains in *Chlamydomonas* // Plant Journal. – 2004. – Vol. 40, iss. 4. – P. 611–621. – <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2004.02227.x>
103. Rosales-Mendoza S., Paz-Maldonado L. M. T., Soria-Guerra R. E. *Chlamydomonas reinhardtii* as a viable platform for the production of recombinant proteins: current status and perspectives // Plant Cell Reports. – 2012. – Vol. 31, iss. 3. – P. 479–494. – <https://doi.org/10.1007/s00299-011-1186-8>
104. Russo M. T., Rogato A., Jaubert M., Karas B. J., Falciatore A. *Phaeodactylum tricoratum*: an established model species for diatom molecular research and an emerging chassis for algal synthetic biology // Journal of Phycology. – 2023. – Vol. 59, iss. 6. – P. 1114–1122. – <https://doi.org/10.1111/jpy.13400>
105. Scaife M. A., Smith A. G. Towards developing algal synthetic biology // Biochemical Society Transactions. – 2016. – Vol. 44, iss. 3. – P. 716–722. – <https://doi.org/10.1042/BST20160061>
106. Scranton M. A., Ostrand J. T., Fields F. J., Mayfield S. P. *Chlamydomonas* as a model for biofuels and bioproducts production // Plant Journal. – 2015. – Vol. 82, iss. 3. – P. 523–531. – <https://doi.org/10.1111/tpj.12780>
107. Shalem O., Sanjana N. E., Zhang F. High-throughput functional genomics using CRISPR-Cas9 // Nature Reviews Genetics. – 2015. – Vol. 16, iss. 5. – P. 299–311. – <https://doi.org/10.1038/nrg3899>
108. Sharma A. K., Nymark M., Sparstad T., Bones A. M., Winge P. Transgene-free genome editing in marine algae by bacterial conjugation — comparison with biolistic CRISPR/Cas9 transformation // Scientific Reports. – 2018. – Vol. 8. – Art. 14401. – <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32342-0>
109. Sharon-Gojman R., Maimon E., Leu S., Zarka A., Boussiba S. Advanced methods for genetic engineering of *Haematococcus pluvialis* (Chlorophyceae, Volvocales) // Algal Research. – 2015. – Vol. 10. – P. 8–15. – <https://doi.org/10.1016/j.algal.2015.03.022>
110. Shimogawara K., Fujiwara S., Grossman A., Usuda H. High-efficiency transformation of *Chlamydomonas reinhardtii* by electroporation // Genetics. – 1998. – Vol. 148, iss. 4. – P. 1821–1828. – <https://doi.org/10.1093/genetics/148.4.1821>
111. Siddiqui A., Wei Z., Boehm M., Ahmad N. Engineering microalgae through chloroplast transformation to produce high-value industrial products // Biotechnology and Applied Biochemistry. – 2020. – Vol. 67, iss. 1. – P. 30–40. – <https://doi.org/10.1002/bab.1823>

112. Simon D. P., Anila N., Gayathri K., Sarada R. Heterologous expression of β -carotene hydroxylase in *Dunaliella salina* by *Agrobacterium*-mediated genetic transformation // Algal Research. – 2016. – Vol. 18. – P. 257–265. – <https://doi.org/10.1016/j.algal.2016.06.017>
113. Sizova I., Greiner A., Awasthi M., Kateriya S., Hegemann P. Nuclear gene targeting in *Chlamydomonas* using engineered zinc-finger nucleases // Plant Journal. – 2013. – Vol. 73, iss. 5. – P. 873–882. – <https://doi.org/10.1111/tpj.12066>
114. Slattery S. S., Giguere D. J., Stuckless E. E., Shrestha A., Briere L.-A. K., Galbraith A., Reaume S., Boyko X., Say H. H., Browne T. S., Frederick M. I., Lant J. T., Heinemann I. U., O'Donoghue P., Dsouza L., Martin S., Howard P., Jedeszko C., Ali K., Styba J., Flatley M., Karas B. J., Gloor G. B., Edgell D. R. Phosphate-regulated expression of the SARS-CoV-2 receptor-binding domain in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* for pandemic diagnostics // Scientific Reports. – 2022. – Vol. 12. – Art. 7010. – <https://doi.org/10.1038/s41598-022-11053-7>
115. Slattery S. S., Wang H., Giguere D. J., Kocsis C., Urquhart B. L., Karas B. J., Edgell D. R. Plasmid-based complementation of large deletions in *Phaeodactylum tricornutum* biosynthetic genes generated by Cas9 editing // Scientific Reports. – 2020. – Vol. 10. – Art. 13879. – <https://doi.org/10.1038/s41598-020-70769-6>
116. Sobieh S. S., Abed El-Gammal R., Abu El-Kheir W. S., El-Sheimy A. A., Said A. A., El-Ayouty Y. M. Heterologous expression of cyanobacterial cyanase gene (CYN) in microalga *Chlamydomonas reinhardtii* for bioremediation of cyanide pollution // Biology. – 2022. – Vol. 11, iss. 10. – P. 1420. – <https://doi.org/10.3390/biology11101420>
117. Solovchenko A. E. Recent breakthroughs in the biology of astaxanthin accumulation by microalgal cell // Photosynthesis Research. – 2015. – Vol. 125, iss. 3. – P. 437–449. – <https://doi.org/10.1007/s11220-015-0156-3>
118. Somchai P., Jitrakorn S., Thitamadee S., Meetam M., Saksmernprom V. Use of microalgae *Chlamydomonas reinhardtii* for production of double-stranded RNA against shrimp virus // Aquaculture Reports. – 2016. – Vol. 3. – P. 178–183. – <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2016.03.003>
119. Sonani R. R., Patel S., Bhastana B., Jakharia K., Chaubey M. G., Singh N. K., Madamwar D. Purification and antioxidant activity of phycocyanin from *Synechococcus* sp. R42DM isolated from industrially polluted site // Bioresource Technology. – 2017. – Vol. 245, pt. A. – P. 325–331. – <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.08.129>
120. Song Y., Wang F., Chen L., Zhang W. Engineering fatty acid biosynthesis in microalgae: recent progress and perspectives // Marine Drugs. – 2024. – Vol. 22, iss. 5. – Art. 216. – <https://doi.org/10.3390/md22050216>
121. Steinbrenner J., Sandmann G. Transformation of the green alga *Haematococcus pluvialis* with a phytoene desaturase for accelerated astaxanthin biosynthesis // Applied and Environmental Microbiology. – 2006. – Vol. 72, iss. 12. – P. 7477–7484. – <https://doi.org/10.1128/AEM.01461-06>
122. Sun H., Wu T., Chen S. H. Y., Ren Y., Yang S., Huang J., Mou H., Chen F. Powerful tools for productivity improvements in microalgal production // Renewable and Sustainable Energy Reviews. – 2021. – Vol. 152. – Art. 111609. – <https://doi.org/10.1016/j.rser.2021.111609>
123. Sun T., Li S., Song X., Diao J., Chen L., Zhang W. Toolboxes for cyanobacteria: recent advances and future direction // Biotechnology Advances. – 2018. – Vol. 36, iss. 4. – P. 1293–1307. – <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2018.04.007>
124. Tabassum B., Yousaf I., Adeyinka O. S., Khalid R., Khan A. The concept of chloroplast transformation; Its relevance towards food security // Advancements in Life Sciences. – 2024. – Vol. 11, no. 1. – P. 28–39. – URL: <https://www.als-journal.com/1114-24>. – Publ. date: 25.02.2024.

125. Talebi A. F., Tohidfar M., Bagheri A., Lyon S. R., Salehi-Ashtiani K., Tabatabaei M. Manipulation of carbon flux into fatty acid biosynthesis pathway in *Dunaliella salina* using AccD and ME genes to enhance lipid content and to improve produced biodiesel quality // Biofuel Research Journal. – 2014. – Vol. 1, iss. 3. – P. 91–97. – <https://doi.org/10.18331/BRJ2015.1.3.6>
126. Tissot-Lecuelle G., Purton S., Dubald M., Goldschmidt-Clermont P. Synthesis of recombinant products in the chloroplast // Plastid Biology / eds: S. M. Theg, F.-A. Wollman. – New York : Springer, 2014. – P. 517–558. – https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1136-3_18
127. Tran N. T., Kaldenhoff R. Achievements and challenges of genetic engineering of the model green alga *Chlamydomonas reinhardtii* // Algal Research. – 2020. – Vol. 50. – Art. 101986. – <https://doi.org/10.1016/j.algal.2020.101986>
128. Tran P. T., Sharifi M. N., Poddar S., Dent R. M., Niyogi K. K. Intragenic enhancers and suppressors of phytoene desaturase mutations in *Chlamydomonas reinhardtii* // PLOS ONE. – 2012. – Vol. 7, nr 8. – Art. e42196. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042196>
129. Trentacoste E. M., Shrestha R. P., Smith S. R., Glé C., Hartmann A. C., Hildebrand M., Gerwick W. H. Metabolic engineering of lipid catabolism increases microalgal lipid accumulation without compromising growth // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. – 2013. – Vol. 110, no. 49. – P. 19748–19753. – <https://doi.org/10.1073/pnas.1309299110>
130. Verma D., Daniell H. Chloroplast vector systems for biotechnology applications // Plant Physiology. – 2007. – Vol. 145, iss. 4. – P. 1129–1143. – <https://doi.org/10.1104/pp.107.106690>
131. Virolle C., Goldlust K., Djermoun S., Bigot S., Lesterlin C. Plasmid transfer by conjugation in gram-negative bacteria: from the cellular to the community level // Genes. – 2020. – Vol. 11, iss. 11. – Art. 1239. – <https://doi.org/10.3390/genes11111239>
132. Wang B., Wang J., Zhang W., Meldrum D. R. Application of synthetic biology in cyanobacteria and algae // Frontiers in Microbiology. – 2012. – Vol. 3. – Art. 344. – <https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00344>
133. Wang Q., Lu Y., Xin Y., Wei L., Huang S., Xu J. Genome editing of model oleaginous microalgae *Nannochloropsis* spp. by CRISPR/Cas9 // Plant Journal. – 2016. – Vol. 88, iss. 6. – P. 1071–1081. – <https://doi.org/10.1111/tpj.13307>
134. Wang S., Wu S., Yang G., Pan K., Wang L., Hu Z. A review on the progress, challenges and prospects in commercializing microalgal fucoxanthin // Biotechnology Advances. – 2021. – Vol. 53. – Art. 107865. – <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2021.107865>
135. Webster L. J., Villa-Gomez D., Brown R., Clarke W., Schenk P. M. A synthetic biology approach for the treatment of pollutants with microalgae // Frontiers in Bioengineering and Biotechnology. – 2024. – Vol. 12. – Art. 1379301. – <https://doi.org/10.3389/fbioe.2024.1379301>
136. Wei L., Xin Y., Wang Q., Yang J., Hu H., Xu J. RNAi-based targeted gene knockdown in the model oleaginous microalgae *Nannochloropsis oceanica* // Plant Journal. – 2017. – Vol. 89, iss. 6. – P. 1236–1250. – <https://doi.org/10.1111/tpj.13411>
137. Worden A. Z., Follows M. J., Giovannoni S. J., Wilken S., Zimmerman A. E., Keeling P. J. Rethinking the marine carbon cycle: factoring in the multifarious lifestyles of microbes // Science. – 2015. – Vol. 347, № 6223. – Art. 1257594. – <https://doi.org/10.1126/science.1257594>
138. Xin Y., Wu S., Miao C., Xu T., Lu Y. Towards lipid from microalgae: products, biosynthesis, and genetic engineering // Life. – 2024. – Vol. 14, iss. 4. – Art. 447. – <https://doi.org/10.3390/life14040447>
139. Xu K., Zou W., Peng B., Guo C., Zou X. Lipid droplets from plants and microalgae: characteristics, extractions, and applications // Biology. – 2023. – Vol. 12, iss. 4. – P. 594. – <https://doi.org/10.3390/biology12040594>

140. Xu X., Gu X., Wang Zhon, Shatner W., Wang Zhen. Progress, challenges and solutions of research on photosynthetic carbon sequestration efficiency of microalgae // Renewable and Sustainable Energy Reviews. – 2019. – Vol. 110. – P. 65–82. – <https://doi.org/10.1016/j.rser.2019.04.050>
141. Xue J., Balamurugan S., Li D.-W., Liu Y.-H., Zeng H., Wang L., Yang W.-D., Liu J.-S., Li H.-Y. Glucose-6-phosphate dehydrogenase as a target for highly efficient fatty acid biosynthesis in microalgae by enhancing NADPH supply // Metabolic Engineering. – 2017. – Vol. 41. – P. 212–221. – <https://doi.org/10.1016/j.ymben.2017.04.008>
142. Yuan G., Xu X., Zhang Wei, Zhang Wenlei, Cui Y., Qin S., Liu T. Biolistic transformation of *Haematococcus pluvialis* with constructs based on the flanking sequences of its endogenous alpha tubulin gene // Frontiers in Microbiology. – 2019. – Vol. 10. – Art. 1749. – <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01749>
143. Zabawinski C., Van Den Koornhuysen N., D'Hulst C., Schlichting R., Giersch C., Delrue B., Lacroix J. M., Preiss J., Ball S. Starchless mutants of *Chlamydomonas reinhardtii* lack the small subunit of a heterotetrameric ADP-glucose pyrophosphorylase // Journal of Bacteriology. – 2001. – Vol. 183, iss. 3. – P. 1069–1077. – <https://doi.org/10.1128/JB.183.3.1069-1077.2001>
144. Zhang J., Hao Q., Bai L., Xu J., Yin W., Song L., Xu L., Guo X., Fan C., Chen Y., Ruan J., Hao S., Li Y., Wang R., Hu Z. Overexpression of the soybean transcription factor GmDof4 significantly enhances the lipid content of *Chlorella ellipsoidea* // Biotechnology for Biofuels. – 2014. – Vol. 7, iss. 1. – Art. 128. – <https://doi.org/10.1186/s13068-014-0128-4>
145. Zhang Y., Ye Y., Bai F., Liu J. The oleaginous astaxanthin-producing alga *Chromochloris zofingiensis*: potential from production to an emerging model for studying lipid metabolism and carotenogenesis // Biotechnology for Biofuels. – 2021. – Vol. 14, iss. 1. – Art. 119. – <https://doi.org/10.1186/s13068-021-01969-z>
146. Zulu N. N., Zienkiewicz K., Vollheyde K., Feussner I. Current trends to comprehend lipid metabolism in diatoms // Progress in Lipid Research. – 2018. – Vol. 70. – P. 1–16. – <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2018.03.001>

GENETIC ENGINEERING IN MICROALGAE BIOTECHNOLOGY: ACHIEVEMENTS AND PROSPECTS

Chelebieva E. S.¹, Kladchenko E. S.¹, Dantsyuk N. V.¹, Borovkov A. B.¹, Vodiasova E. A.^{1,2}

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

²Nikitsky Botanical Garden — National Scientific Center of RAS, Yalta, Russian Federation,

e-mail: elina.chelebieva@gmail.com

Abstract: This review summarizes information on the application of genetic engineering methods for culturing diatoms and green microalgae. The basic methods, the results achieved and the prospects for the use of genetically modified microalgae strains in biotechnology are discussed. Successful examples of application of directed genome editing methods for modification of model species of microalgae *Chlamydomonas reinhardtii* P.A.Dangeard, 1888 and *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin, 1897 are presented. It is shown that knockouts and overexpression of key genes allow to significantly increase lipid accumulation in algal biomass without significant effect on growth, demonstrating the promising potential of this approach in optimizing the biotechnological potential of strains.

Keywords: microalgae, genetic engineering, biotechnology, producers

Сведения об авторах

- Челебиева
Элина
Сергеевна кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической иммунологии гидробионтов, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, elina.chelebieva@gmail.com
- Кладченко
Екатерина
Сергеевна кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории экологической иммунологии гидробионтов, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, kladchenko_ekaterina@bk.ru
- Данцюк
Наталья
Викторовна научный сотрудник лаборатории функциональной геномики ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, nterent@mail.ru
- Боровков
Андрей
Борисович кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, руководитель отдела биотехнологии и фиторесурсов, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, spirit2000sev@yandex.ru
- Водясова
Екатерина
Александровна кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела экологической паразитологии, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация; старший научный сотрудник лаборатории биоинженерии растений отдела геномных и постгеномных технологий в растениеводстве, ФГБУН «Никитский ботанический сад — Национальный научный центр РАН», Никитский спуск, 52, г. Ялта, пгт Никита, 298648, Российская Федерация, eavodiasova@gmail.com

Поступила в редакцию 07.06.2024 г.

Принята к публикации 28.08.2024 г.

УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ
ПРИБРЕЖНЫХ ЗОН

УДК 551.435(262.5.04)

DOI: 10.21072/eco.2024.09.1.05

АНТРОПОГЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК
БУХТЫ КРУГЛОЙ (КРЫМ) *

Ломакин П. Д.¹, Чепыженко А. И.¹, Попов М. А.²

¹ФГБУН ФИЦ «Морской гидрофизический институт РАН», г. Севастополь, Российская Федерация,

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

г. Севастополь, Российская Федерация,

e-mail: p_lomakin@mail.ru

Аннотация: На основе результатов экспедиционных исследований, прибрежных инструментальных и визуальных наблюдений рассмотрены наиболее значимые антропогенные изменения морфометрических характеристик бухты Круглой за временной интервал от конца прошлого столетия до наших дней. Показано, что в первой половине прошлого столетия исследуемая акватория представляла собой два смежных водоёма — собственно бухту и мелководный лиман, которые разделяла песчаная перемычка, размывшаяся во второй половине прошлого столетия. Вследствие урбанизации, сопровождавшейся изменением режима локальных ветров и течений, берег и дно бухты подверглись эрозии. С пляжей исчез песок, а оказавшаяся в воде часть осаждалась и накапливалась на двух участках — в районе поднятия дна и в кутовой части. В юго-западной области бухты дно вымылось до коренной породы. Наблюдаемые в последние годы процессы обмеления и изоляция кутовой части в основном связаны с застройкой степи между бухтами Круглой и Камышовой, что привело к значительному росту объёма ливневого стока и его твёрдой составляющей. Для современного состояния вод бухты Круглой типична высокая мутность, тогда как в начале прошлого века её воды отличались абсолютной прозрачностью. Выявлено, что на участках, испытывающих антропогенную нагрузку, резкие негативные изменения морфометрии берега и дна вызывает штормовая деятельность. У основания южного пирса возникла масштабная зона размыва берега, которая будет прогрессировать с каждым штормом.

Ключевые слова: антропогенное воздействие, эрозия, сток, шторм, мутность, бухта Круглая, Крым

Введение

Бухта Круглая (другие названия — Омега, Песчаная) расположена на юго-западе г. Севастополя, между Камышовой и Стрелецкой бухтами (рис. 1).

Бухта свободно сообщается с морем. Протяжённость её осевой линии около 1 мили, ширина мористой области бухты ~0.3 мили, глубина моря на входе 13–17 м. Кутовая часть, с горизонтальным масштабом 150–200 м и глубиной 0.5–0.9 м, ограничена от центральной области двумя мысами. В кутовую часть бухты впадает балка (рис. 1).

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ МГИ по теме задания № FNNN-2024-0016 «Исследование пространственно-временной изменчивости океанологических процессов в береговой, прибрежной и шельфовых зонах Чёрного моря под воздействием природных и антропогенных факторов на основе контактных измерений и математического моделирования» (шифр «Прибрежные исследования») и государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов», № гос. регистрации 124022400152-1.

Круглая — одна из немногих бухт сева­сто­польского взморья, где вдоль западного берега находятся городские, наиболее посещаемые пляжи. Она интересна с точки зрения рекреационных возможностей, особенно в современных условиях возрастающей антропогенной нагрузки.



Рис. 1. Фотография бухты Круглой, 2015 г., вид с запада (<https://trave-l.ru/pljazhi-sevastopolja/pljazh-omega/>)

В течение последних ~ 30–40 лет в результате урбанизации и значительно возросшей антропогенной нагрузки в районе исследуемой бухты произошли антропогенные изменения. Они заметно отразились на прибрежном ландшафте, морфометрических характеристиках, локальных метеорологических условиях, динамике, структуре и качестве вод.

В настоящее время на основе результатов экспедиционных исследований, прибрежных инструментальных наблюдений и методов численного моделирования сложились представления об особенностях динамики и структуры вод [Ломакин, Чепыженко, 2020; Ломакин, Рябцев, 2022], основных источниках, факторах и степени загрязнения акватории бухты Круглой [Грузинов и др., 2019; Ломакин, Попов, Чепыженко, 2021] в условиях антропогенного воздействия.

Вместе с тем пока не существует публикаций, касающихся морфометрии бухты, которая в течение прошлого и текущего столетий претерпела ряд существенных изменений, обусловленных как природными, так и антропогенными факторами. Настоящая статья — первая попытка такого исследования.

Её цель — выявить причины исчезновения песка на пляжах и перераспределения донных отложений в акватории бухты, проследить трансформацию береговой линии и определить вызвавшие её факторы.

Исходные данные и методы исследования

Исторические сведения о трансформации береговой линии, природных условиях и ресурсах района исследуемой бухты и их освоении заимствованы из интернета [Омега — шикарный пляж ... ; Власенко, 2024].

Для анализа современных морфометрических характеристик и показателей состояния вод использованы: данные гидрографического промера; материалы совместных экспедиций Морского гидрофизического института и Института биологии южных морей [Ломакин, Чепыженко, 2020;

Ломакин, Попов, Чепыженко, 2021]; результаты численного моделирования динамики вод и взвешенного вещества [Ломакин, Рябцев, Чепыженко, 2020; Ломакин, Рябцев, 2022]; данные береговых гидрохимических наблюдений [Грузинов и др., 2019]; спутниковые и аэрофотоснимки; визуальные наблюдения за морфометрическими параметрами бухты.

Особенности синоптической атмосферной ситуации, определявшей штормовую погоду в регионе, рассмотрены на основе анализа архивных карт приземного атмосферного давления гидрометцентра Wetterzentrale (Германия) [Wetterzentrale].

Исходные данные и методы исследования

Из имеющихся в сети Интернет данных можно сложить представление об изменении природных условий в районе исследуемой бухты за временной интервал от конца XIX до середины XX в., когда антропогенное воздействие на берег и водную среду было минимальным.

В конце XIX столетия на берегу бухты Круглой возник курортный посёлок Омега. В то время пляжи и дно бухты были покрыты песком и в обиходе её стали называть двойко, как Песчаная, так и Омега.

«Вода там необычайно прозрачна, все дно ясно видно, как в аквариуме, даже чище; населяет бухту фауна чистой воды», — писал в 1911 г. известный учёный-гидробиолог Сергей Зернов [Власенко, 2024].

Рядом с бухтой находилось грязевое озеро. Согласно [Власенко, 2024] первое упоминание об этом озере появилось ещё в 1904 г. Тогда «... потомственный дворянин Сергей Максимович основал имение Омега на мысу между бухтой Круглой и нынешним отелем "Адмиральская лагуна"» [Власенко, 2024].

Под элитные дачи были раскуплены 245 земельных участков, и не случайно: до Крымской войны в этих местах находилась грязелечебница, поскольку окрестности были богаты целебной глиной (рис. 2). Манила и необычайно прозрачная и хорошо прогревающаяся вода.



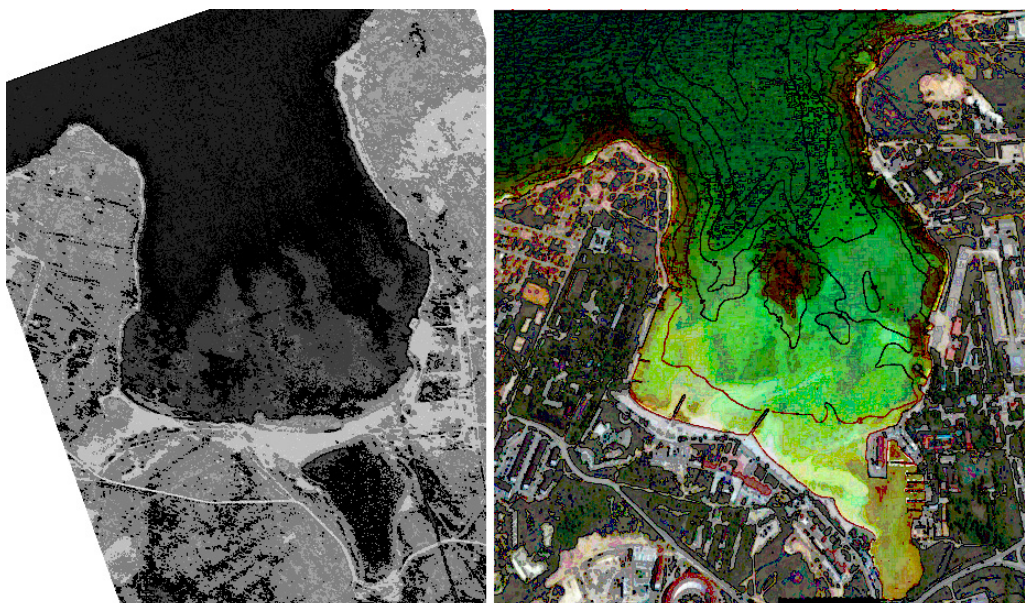
Рис. 2. Фотография остатков здания грязевой лечебницы в районе бухты Круглой [Власенко, 2024]

В посёлке всё было обустроено с комфортом: своя молочная ферма, питомник растений, сообщение с городом. Не было только питьевой воды, и местные жители были вынуждены пить дождевую воду. Но вскоре в Омеге специально пробурили скважину глубиной 140 м.

После революции курортный статус места сохранился, но вместо дач построили дом отдыха, климатологическую станцию и пионерский лагерь. Во время Отечественной войны бывшее место отдыха превратилось в причал, крупный военный госпиталь, стационарную зенитную батарею.

После победы там вновь построили госпиталь, пионерский лагерь и дачу командующего. От прежнего дачного посёлка ничего не осталось, грязевое озеро заросло камышом.

Из цитируемых выше источников нам не удалось определить место расположения грязевого озера. Помог аэрофотоснимок района рассматриваемой бухты, сделанный в 1942 г. (рис. 3а). Его анализ показал следующее: в первой половине прошлого столетия исследуемая акватория представляла собой два смежных водоёма — собственно бухту и мелководное озеро (его также называли лиманом), куда впадала балка; бухта и лиман были разграничены песчаной перемычкой, которая проходила вдоль склона глубин; бухта Круглая имела меньшую протяжённость по меридиану по сравнению с нынешним состоянием и по форме береговой линии соответствовала своему наименованию (рис. 3а).



А

Б

Рис. 3. Аэрофотоснимок, 1942 г. [National archives] (А); спутниковый снимок, 2009 г. [Google Earth, 23.07.2009] (Б) бухты Круглой

Скорее всего, описываемый водоём (озеро, лиман) и есть то самое грязевое озеро.

Предположительно, во второй половине прошлого столетия перемычка между бухтой и лиманом размывалась и береговая линия бухты приобрела современную форму (рис. 3б). Лиман преобразовался в кутовую часть бухты Круглой.

К северо-западу от лимана, между дорогой и береговой линией бухты, вероятно, находился ещё один водоём (рис. 3а), что также подтверждается следующим фактом: по имеющимся в нашем распоряжении сведениям, на этом месте, в низине, ещё до начала текущего столетия сохранялось поросшее камышом болото, которое подпитывалось грунтовыми водами. Возможно, болото когда-то было озером.

В 2004 г. на месте этого болота начали строительство аквапарка, которое вскоре забросили, успев забетонировать всю низину. Болото ушло под бетон.

По мере разрастания городской территории, через балку, непосредственно у уреза воды кутовой части бухты, была проложена дорога, соединившая микрорайон Камышовая бухта с центром города, что ограничило естественный водообмен между бухтой и балкой, а устье балки превратилось в густо поросшее кустарником и камышом болото. В 2015–2020 гг. в ходе капитального ремонта дороги болото было полностью расчищено и забетонировано.

К началу текущего столетия на побережье исследуемой бухты исчезли лиман и болото — естественные природные барьеры, предохранявшие её берега от эрозии и фильтровавшие материковый сток.

Характерный признак рельефа дна рассматриваемой бухты — сложенное из каменистых пород обширное поднятие, которое расположено в центральной области и хорошо прослеживается на спутниковых снимках (рис. 3б). Глубина над вершиной этого образования 0.5–1.0 м. При понижении уровня моря и прохождении волн зыби вершина поднятия оголяется.

Поднятие дна сохраняет свои размеры на вековом временном масштабе и существенным образом определяет динамику вод и взвешенного вещества в бухте [Ломакин, Рябцев, Чепыженко, 2020; Ломакин, Рябцев, 2022].

В течение последних ~ 30–40 лет вследствие урбанизации в районе исследуемой бухты произошли антропогенные изменения, заметно отразившиеся на локальных метеорологических условиях, прибрежном ландшафте, морфометрических характеристиках, динамике и качестве вод.

На берегах бухты Круглой, которая ещё не так давно отличалась обширными песчаными пляжами и песчаным дном и получила соответствующее наименование — Песчаная, практически полностью исчез песок. На дне образовались очаги размыва до коренной породы, а также зоны аккумуляции песка и взвеси. Деформировалась и отступила береговая линия. Обмелела и стала интенсивно заноситься кутовая часть. Изменились динамика и качество вод. Воды бухты приобрели высокую неприродную мутность: в них появились взвешенные и растворённые органические вещества искусственного происхождения, а также нефтепродукты и другие загрязнители [Грузинов и др., 2019; Ломакин, Попов, Чепыженко, 2021; Ломакин, Рябцев, Чепыженко, 2020].

Ниже по тексту проанализированы основные события, определившие антропогенные изменения в морфометрических характеристиках бухты Круглой: исчезновение с пляжей и перераспределение песка в акватории бухты, трансформация береговой линии, последствия, вызванные прохождением штормов.

Исчезновение с пляжей и перераспределение песка. Одна из причин исчезновения песка с берегов бухты и перераспределения его на дне, вероятно, связана с изменением локальной системы приземного и приводного ветра вследствие сплошной застройки прибрежной территории.

Расположенные вдоль уреза воды практически по всему периметру бухты Круглой заборы и здания различного назначения и габаритов, а также отсутствие природного песка на пляжах — современный ландшафт побережья исследуемой бухты. В настоящее время пляж представляет собой прибрежную полосу суши на западном берегу бухты шириной от 10 до 40 м и протяжённостью 600–700 м (рис. 4).

Исчезнувший с пляжей в течение ~ 30 последних лет природный песок ежегодно в начале лета замещается привозным речным песком, который отличается мелкодисперсным составом.

К концу зимы песчаный покров практически полностью исчезает с пляжей, за исключением небольшого северного участка в прогибе береговой линии, где он задерживается складкой прибрежного ландшафта.

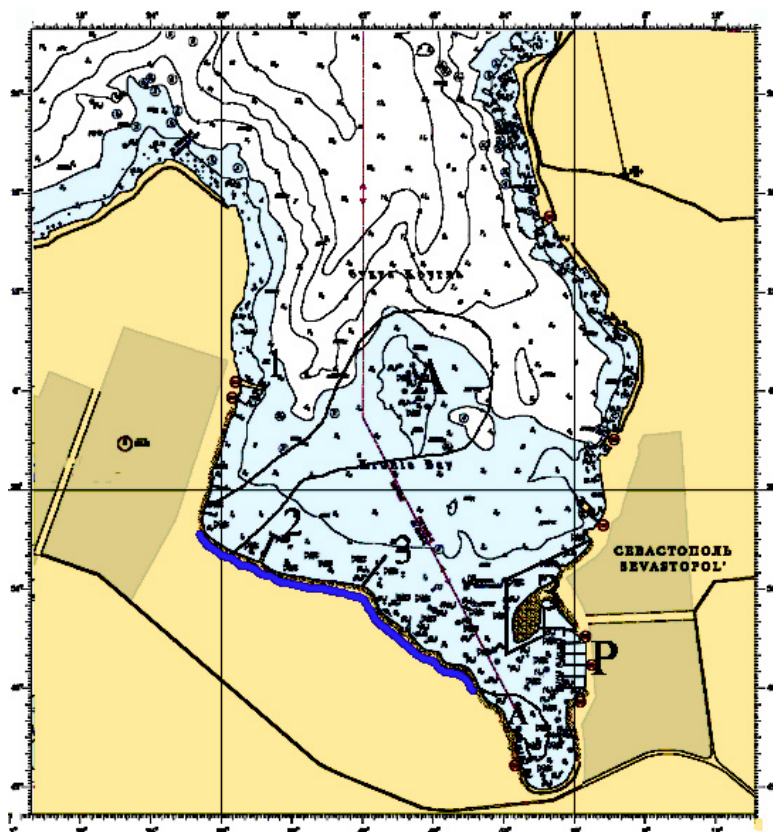


Рис. 4. Зоны аккумуляции песка — А, застроенный мыс — З, причалы рыболовецкого кооператива — Р, пирсы — 1–3, пляж — линия синего цвета

Попавшая в море часть песка распределяется на дне в системе течений, которые в бухтах и на открытых участках севастопольского региона, согласно [Шапиро, Ющенко, 1999], имеют ветровую природу. В последние десятилетия в акватории бухты возникли два основных участка аккумуляции песка и область, где дно вымылось до коренной породы (рис. 4).

Проведённые в бухте Круглой гидрографические работы, исследования локальной системы ветровых течений и распространения взвеси [Ломакин, Рябцев, Чепыженко, 2020; Ломакин, Рябцев, 2022] показали, что мелкодисперсный песок с пляжей в основном осаждается и накапливается в районе поднятия дна в системе циркуляции квазистационарной топографической вихревой ячейки.

Течения, генерируемые ветрами северной четверти, переносят взвешенное вещество и песок из района поднятия в пляжную зону, где в прогибе береговой линии (к северу от пирса № 2, рис. 4) происходит накопление этих веществ. Сюда также выносятся и скапливаются в воде и на берегу сорванные с поднятия дна водоросли, трава и мусор различного вида [Ломакин, Рябцев, 2022].

Данный участок (рис. 4) вследствие морфометрических особенностей (конфигурация береговой линии) выделяется пониженной динамикой вод и застойными явлениями, которые участились в последние годы.

Другой участок накопления взвеси, песка, антропогенных взвешенных и растворённых веществ представлен кутовой частью бухты, куда выведены два коллектора ливневых и канализационных неочищенных сточных вод [Грузинов и др., 2019].

За последние ~ 20 лет кутовая часть Круглой заметно обмелела и оказалась изолированной от открытой акватории бухты. Так, в начале текущего столетия, согласно данным прецизионного гидрографического промера, в кутовой части преобладали глубины 0.9–1.3 м.

В 2018–2019 гг., по материалам океанографических съёмок [Ломакин, Чепыженко, 2020], в этой части бухты не наблюдались отметки глубин более 0.7–0.9 м, а у западного мыса, ограничивающего куттовую часть, сформировалась отмель с минимальной глубиной 0.3–0.5 м (рис. 4).

Причины обмеления куттовой части могут быть связаны с рядом следующих факторов, которые способствовали увеличению ливневого стока и его твёрдой составляющей в бухту. Это ёмкие земляные работы, сопровождавшие капитальный ремонт дороги из микрорайона Камышовая бухта в центр города (дорога перекрывает впадающую в бухту балку и вплотную подходит к берегу бухты); расчистка балки; застройка смежной городской территории и нанесение твёрдого покрытия на набережной; практически полная застройка степи между бухтами Круглой и Камышовой. Последний фактор представляется наиболее значимым.

Ливневые и талые воды с обширной территории, которые до застройки степи дренировались в почву, в современной ситуации, будучи загрязнёнными, стекают в бухту и смежную прибрежную акваторию. Это обусловило существенное увеличение объёма загрязнённого материкового стока и его твёрдой составляющей, а также расширение спектра загрязняющих веществ, привносимых стоком.

В 90-е годы прошлого столетия стал застраиваться (строят до сих пор) и искусственно расширяться за счёт насыпного грунта мыс, который расположен в юго-восточной части Круглой. На мысе возник массив плотно примыкающих друг к другу зданий в 3–7 этажей, а южнее — причалы и постройки любительского рыболовного кооператива «Дельфин». К этим объектам подведены дороги (рис. 4).

В результате сузился проход между куттовой частью и открытой областью бухты, а массив зданий и рыболовецкий кооператив стали дополнительным источником антропогенной взвеси. Так, согласно мнению сотрудников МГИ [Косинова, 2020], в воды бухты с этих объектов поступает канализационный сток.

В 2015–2017 гг. отмель у западного мыса куттовой части бухты Круглой стала быстро увеличиваться в размерах. В 2018 г. на ней сформировалась песчаная коса, что содействовало дальнейшей изоляции куттовой части.

Коса была ориентирована в юго-восточном направлении. Её размеры росли и к концу 2023 г. достигли примерно 100 × 20 м. В ноябре этого года коса была полностью размыва под воздействием жестокого шторма. Вскоре коса стала восстанавливаться, но в марте 2024 г. вновь была размыва штормом.

Очевидно, что данная отмель, как новообразованная аккумулятивная форма рельефа дна, изменила динамику вод и взвешенного вещества на смежном локальном участке исследуемой бухты, а возможно, и на всей её акватории.

Примерно в 2014–2020 гг. в юго-западной части бухты между рассмотренными выше зонами аккумуляции сформировалась обширная область эрозии дна. На пляжах практически полностью отсутствует песок, местами дно вымыто до коренной породы. Исключение составляет южный участок пляжной зоны, примыкающий к куттовой части, где обустроен детский пляж (рис. 4).

Выносимый с пляжей в море мелкодисперсный речной песок и антропогенная взвесь, поступающая с ливневым и канализационным стоками, обуславливают характерное для вод бухты Круглой свойство, которое возникло на современном этапе, — высокую мутность, что выделяет её на фоне других севастопольских бухт и открытых участков взморья.

На рис. 5 представлено распределение максимума мутности в исследуемой акватории по данным съёмки, проведенной МГИ и ИНБЮМ в августе 2019 г. Здесь отчётливо видны две зоны аккумуляции песка (рис. 4), которые представляют собой основные источники взвешенного вещества.

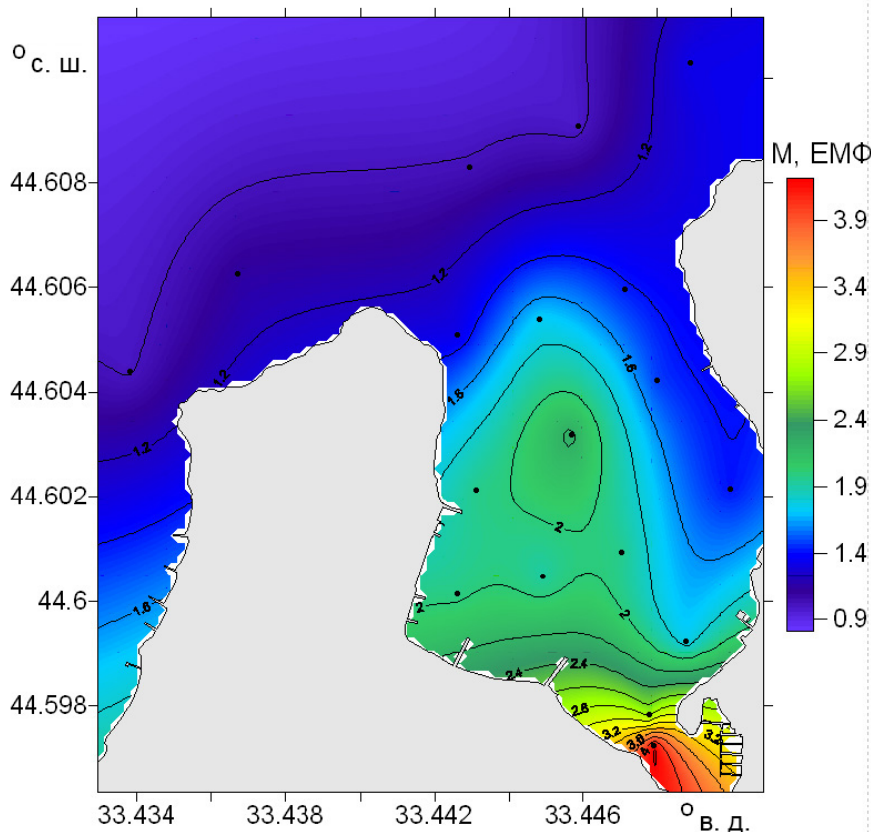


Рис. 5. Распределение максимальной мутности (ЕМФ*) в водах бухты Круглой в августе 2019 г.

По имеющимся в нашем распоряжении экспедиционным данным, мутность вод бухты Круглой изменяется в интервале 1–4 ЕМФ. Для сравнения: мутность вод открытой части Чёрного моря, полученная путём пересчёта единиц типичной концентрации общего взвешенного вещества (0.2 мг/л) [Хайлов, 1971] в единицы мутности, равна 0.4 ЕМФ. То есть мутность вод в бухте Круглой примерно в 6 раз выше мутности открытых черноморских вод. Напомним, что в начале прошлого столетия воды исследуемой бухты отличались абсолютной прозрачностью.

При умеренном и свежем ветре южной четверти мутные воды из бухты Круглой распространяются на открытые участки взморья на расстояние до 0.5 мили [Ломакин, Рябцев, 2022].

Антропогенные изменения береговой линии. Очевидные и наиболее значимые антропогенные изменения береговой линии исследуемой бухты мы связываем с тремя сплошными бетонными пирсами, которые были построены в прошлом столетии на западном берегу (рис. 4, 6).

Подобные объекты обычно сооружаются с целью защиты от эрозии береговой линии и дна. Струя вдольберегового течения и поток взвешенного вещества отводятся от берега и распространяются вдоль линии, соединяющей оголовки пирсов, при обязательном условии: длина каждого пирса должна превышать расстояние между ними [СНиП 2.06.01-86].

Если это условие не выполняется, то между пирсами сохраняется вдольбереговая струя, намывающая взвесь вдоль обращённой к течению стенки пирса и вымывающая — с противоположной. В такой ситуации прямая берегозащитная функция построенных пирсов превращается в обратную — разрушительную. На обращённых к направлению течения основаниях пирсов возникают намывные участки берега. На противоположных основаниях формируются зоны низового размыва, и береговая линия отступает.

* единица мутности по формазину на литр

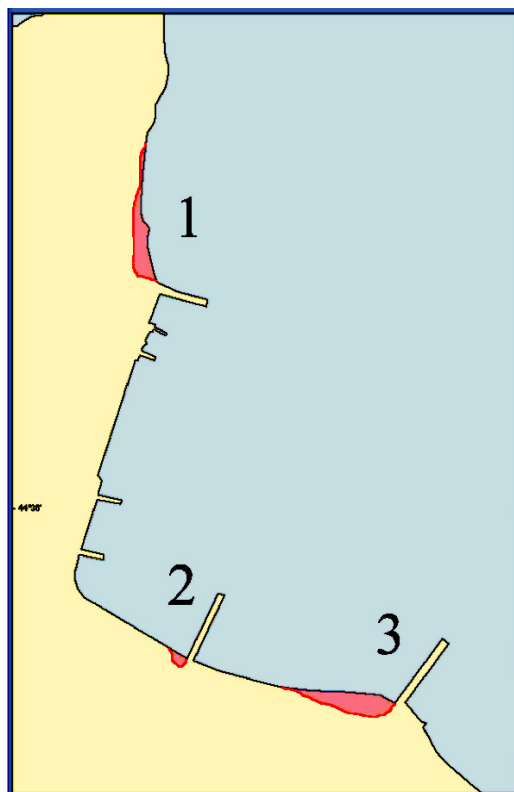


Рис. 6. Сплошные бетонные пирсы (1–3) на западном берегу бухты и зоны низового размыва (красным цветом), апрель 2024 г.

Сооружённые пирсы оказались заметно короче расстояния между ними в соотношении $\sim 1/8$ между первым и вторым пирсами и $\sim 1/2$ между вторым и третьим (рис. 6), но до конца прошлого столетия береговая линия бухты на соответствующем участке оставалась практически неизменной.

С начала текущего столетия возникла явная тенденция к деформации береговой линии, сопровождавшаяся образованием зон низового размыва у оснований пирсов вдоль западного берега бухты Круглой.

Пирс — искусственно созданный мыс, который, как и любой природный мыс, аккумулирует волновую энергию [Ocean renewable energy ... , 2012], а распределение волновой нагрузки вдоль береговой линии в исследуемой бухте определяют следующие особенности расположения рассматриваемых пирсов.

Пирсы № 1 и № 3 построены на небольших мысах, что усиливает эффект волнового воздействия, пирс № 2 — в прогибе береговой линии (форма, сходная с бухтой), где энергетическое волновое воздействие минимально (рис. 6).

Максимальной волновой нагрузке подвержен мористый пирс № 1, находящийся вне пляжной зоны, в открытой части бухты. Примерно к 2005–2010 гг. у основания северной стенки этого пирса сформировалась обширная зона низового размыва площадью около 1000 м^2 , а береговая линия сместилась на 20–30 м. В 2010 г. отступление береговой линии на этом участке было прервано посредством завала зоны низового размыва каменными глыбами и глиной (рис. 6).

В 2013–2015 гг. резко увеличилась площадь зоны низового размыва у основания южного пирса № 3. Примерно к 2018–2020 гг. на месте пологого пляжа образовался обрыв высотой около 2 м, а дно вымылось до коренной породы. Со временем эта зона низового размыва продолжала (и продолжает) увеличиваться в размерах (рис. 6).

Для северной стенки пирса № 2 характерен слабо выраженный низовой размыв небольшой площади, которая, в отличие от зон низового размыва у двух других пирсов, остаётся стабильной в течение последних десятилетий (рис. 6). Это обусловлено тем, что данный участок отличается минимальной волновой нагрузкой, слабой динамикой вод, процессами осадения песка и взвеси.

Штормовая деятельность. Нами выявлено, что основная причина трансформации берега и дна бухты Круглой связана со штормовой деятельностью. Подобные изменения наиболее ярко проявились на участках, подверженных антропогенной нагрузке, и особенно у оснований пирсов.

Как уже отмечалось, в прибрежной зоне максимумы волновой нагрузки приходятся на пирсы. В штормовую погоду процесс локального размыва берега на соответствующих участках усиливается, что для исследуемой бухты подтвердил анализ последствий двух штормов — 26 ноября 2023 г. и 26 марта 2024 г.

Наиболее жестокие шторма в Чёрном море, которые оказывают разрушительное воздействие на побережье, обусловлены средиземноморскими циклонами [Мощный средиземноморский ... , 2023].

В ночь с 26 на 27 ноября 2023 г. с юга Италии на Чёрное море вышел глубокий средиземноморский циклон. В 00^h GMT 27.11.2023 его центр с давлением 975 Мбар располагался над севером Украины, а на юго-восточной периферии, в районе Севастополя, наблюдался штормовой юго-западный ветер скоростью до 30 м/сек (рис. 7).

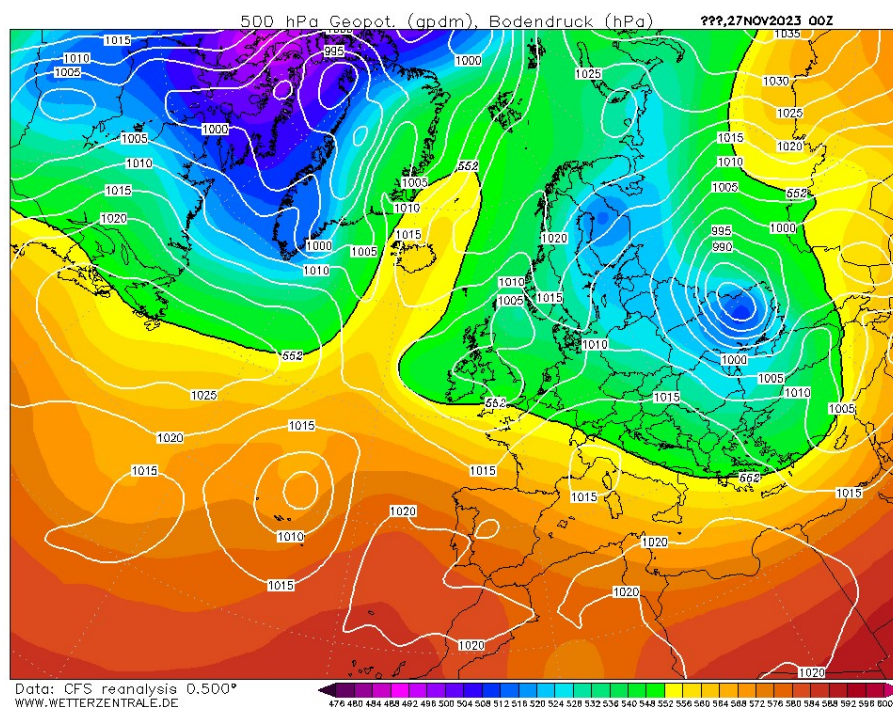


Рис. 7. Синоптическая карта приземного барического поля, 00^h GMT, 27.11.2023 (<https://www.wetterzentrale.de/reanalysis.php?jaar=2023&maand=11&dag=27&uur=000&var=1&map=1&model=cfsr>)

Вследствие шторма в ночь с 26 на 27 ноября 2023 г. произошла резкая деформация береговой линии пляжной зоны в бухте Круглой. В результате штормового нагона, вызванного юго-западным ветром, практически весь западный берег бухты оказался засыпанным выброшенным из моря камнем диаметром 0.1–1.0 м, за исключением зоны аккумуляции в районе пирса № 2, где пляж был засыпан толстым слоем песка, мусором и сорванными с поднятия дна водорослями и травой.

Примерно вдвое увеличилась в размерах зона низового размыва у основания южного пирса № 3, который частично разрушился. Берег в этом месте отступил на 2–3 м, а высота обрыва достигла ~ 3 м.

Насыпь из камней, которой покрыта зона низового размыва у основания мористого пирса № 1, выполнила свою берегозащитную функцию. Её мористая кромка осталась без явных изменений. Вместе с тем, вследствие вымывания глины и мелкого камня, наблюдалось заметное проседание всей каменной насыпи на 1–2 м, а на смежном участке моря дно вымылось до коренной породы.

Практически не изменилась конфигурация береговой линии у основания пирса № 2, что подтверждает пониженную динамическую активность на этом участке.

Шторм 26 марта 2024 г. был обусловлен циклоном, который вышел с южной части Балканского полуострова на северо-запад Чёрного моря и углубился до точки с давлением 995 Мбар. Его центр располагался в районе Николаева — Херсона (рис. 8). В Севастополе скорость западного и северо-западного ветров достигала 20–25 м/сек.

Под влиянием мартовского шторма расширилась зона низового размыва у основания пирса № 3, на этом участке размылся обрыв берега. Повреждённый предыдущим штормом пирс получил дополнительные разрушения и был перекрыт для посетителей. В южной части пляжа наблюдалось отступление береговой линии на 0.5–1.0 м. Исчезла песчаная коса в кутовой части бухты.

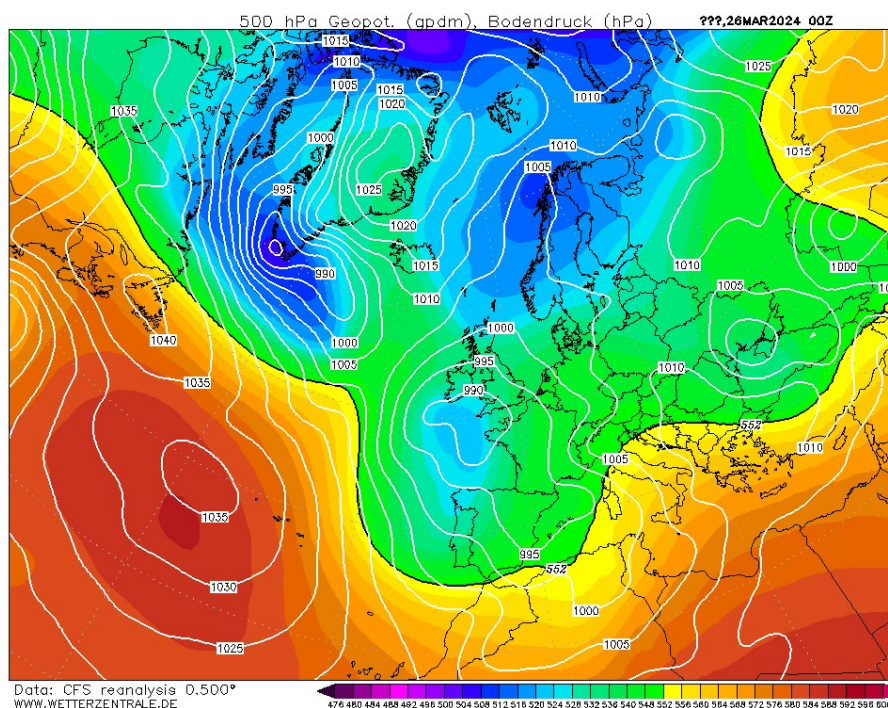


Рис. 8. Синоптическая карта приземного барического поля, 00^h GMT, 27.03.2024 (<https://www.wetterzentrale.de/reanalysis.php?jaar=2024&maand=3&dag=27&uur=000&var=1&map=1&model=cfsr>)

В результате прохождения двух штормов на участке у основания пирса № 3 возникла прогрессирующая эрозия берега. Очевидно, что с каждым более или менее серьёзным штормом эта зона будет увеличиваться в размерах и урон природе в этом месте будет нарастать.

Рассмотренные антропогенные изменения морфометрических характеристик и вызванное антропогенными факторами увеличение ливневого стока способствовали изменениям динамики и показателей состояния вод в бухте Круглой.

Есть основания полагать, что в последнее время ослаб водообмен между бухтой и морем, возникли и участились застойные явления, снизилось качество вод.

По данным экспедиционных исследований, в настоящее время в бухте и на смежном участке взморья концентрации взвеси в разы превосходят природную норму. В кутовой части бухты постоянно присутствует и накапливается растворённое органическое вещество антропогенной природы, концентрация которого увеличивается под влиянием ливневого стока. Ветровыми течениями это вещество выносится в центральную область бухты и в пляжную зону [Ломакин, Попов, Чепыженко, 2021]. В водах исследуемой бухты появились растворённые нефтепродукты [Ломакин, Рябцев, Чепыженко, 2020]. В результате гидрохимических исследований [Грузинов и др., 2019] обнаружено значительное превышение ПДК синтетических поверхностно активных веществ и нефтяных углеводородов.

Заключение

На основе сведений из сети Интернет получено представление о природных условиях и ресурсах района бухты Круглой за время от начала до середины прошлого столетия, когда антропогенная нагрузка в регионе была минимальной. На этом фоне проанализированы наиболее значимые антропогенные изменения морфометрических характеристик изучаемой бухты, которые произошли в условиях нарастающего антропогенного воздействия в течение последних 30–40 лет.

Показано, что в первой половине прошлого столетия исследуемая акватория представляла собой два смежных водоёма — собственно бухту и мелководный лиман (озеро), куда впадала балка. Бухта и лиман были разграничены песчаной перемычкой, которая размывалась во второй половине прошлого столетия. Лиман преобразовался в кутовую часть современной бухты.

К началу текущего столетия на побережье бухты Круглой исчезли лиман и болото — естественные природные барьеры, предохранявшие её берега от эрозии и фильтровавшие материковый сток.

Вследствие застройки и использования твёрдого покрытия на прибрежной территории, приведших к изменению режима локальных ветров и течений, берег и дно бухты подверглись эрозии. С пляжей исчез песок, а оказавшаяся в воде его часть осаждается и накапливается на двух участках — в районе поднятия дна, которое расположено в центре бухты, и в кутовой части. В юго-западной области бухты дно вымылось до коренной породы.

В кутовой части, на образовавшейся отмели, эпизодически формируются и размываются штормами песчаные косы. Наблюдаемые в последние годы процессы обмеления и изоляция кутовой части исследуемой бухты в основном связаны с застройкой степи между бухтами Круглой и Камышовой, что, в свою очередь, привело к значительному росту объёма ливневого стока и его твёрдой составляющей.

Заметные изменения конфигурации береговой линии и дна произошли в пляжной зоне и наиболее ярко проявились в виде формирования зон низового размыва у основания трёх бетонных пирсов.

Выявлено, что на участках, испытывающих антропогенную нагрузку, резкие негативные изменения морфометрии берега и дна вызывает штормовая деятельность. У основания южного пирса возникла масштабная зона размыва берега, которая будет прогрессировать с каждым штормом.

Для современного состояния вод бухты Круглой типична высокая мутность, повышенная неприродная концентрация растворённых органических веществ, обнаружены растворённые нефтепродукты и ряд других загрязнителей.

Список литературы

1. Власенко А. Севастопольская Омега была «рублёвкой» начала XX века // Лента новостей Севастополя. – 2024. – URL: <https://sevastopol-news.com/society/2024/03/08/348369.html>. – Дата публ.: 08.03.2024.
2. Грузинов В. М., Дьяков Н. Н., Мезенцева И. В., Мальченко Ю. А., Жохова Н. В., Коршенко А. Н. Источники загрязнения прибрежных вод севастопольского района // Океанология. – 2019. – Т. 59, № 4. – С. 579–590. – <https://doi.org/10.31857/S0030-1574594579-590>
3. Косинова С. В Севастополе хотят вычерпать бухту Омега // ForPost. Новости Севастополя. – 2020. – URL: <https://sevastopol.su/news/v-sevastopole-hotyat-vzorvat-buhtu-omega>. – Дата публ.: 18.02.2020.
4. Ломакин П. Д., Попов М. А., Чепыженко А. А. Оценка состояния морских вод по данным о концентрации окрашенного растворенного органического вещества в бухте Омега (Крым) летом 2020 г. // Метеорология и гидрология. – 2021. – № 11. – С. 100–108. – <https://doi.org/10.52002/0130-2906-2021-11-100-108>
5. Ломакин П. Д., Рябцев Ю. Н. Система течений в бухте Круглой (Крым) на основе численного моделирования и данных наблюдений // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2022. – № 4. – С. 78–89. – <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2022-4-79-89>
6. Ломакин П. Д., Рябцев Ю. Н., Чепыженко А. И. Поле концентрации и динамика общего взвешенного вещества в водах у юго-западного побережья Крыма на основе данных натурных наблюдений и численного моделирования // Системы контроля окружающей среды. – 2020. – Вып. 1. – С. 95–101. – <https://doi.org/10.33075/2220-5861-2020-1-95-101>
7. Ломакин П. Д., Чепыженко А. И. Исследование и контроль циркуляции вод и структуры термохалинного поля в бухте Омега (Крым) в летне-осенний период 2019 года // Системы контроля окружающей среды. – 2020. – Вып. 3. – С. 15–22. – <https://doi.org/10.33075/2220-5861-2020-3-15-22>
8. Мощный средиземноморский циклон обрушился на юг России // 1TV. Новости. – 2023. – URL: https://www.1tv.ru/news/2023-11-26/465893-moschnyy_sredizemnomorskiy_tsiklon_obrushilsya_na_yug_rossii. – Дата публ.: 26.11.2023.
9. Омега — шикарный пляж в Круглой бухте Севастополя // Krymania.ru. – URL: <https://krymania.ru/plyazh-omega-v-sevastopole> (дата обращения: 14.09.2023).
10. СНиП 2.06.01-86. Гидротехнические сооружения. Основные положения проектирования : утв. постановлением Госстроя СССР от 28 мая 1986 г. № 71 : дата введения 1987-07-01 / разработ. ВНИИГ им. Б. Е. Веденеева // Кодекс : электрон. фонд ... правовых и норматив.-техн. док. – URL: <https://docs.cntd.ru/document/871001099> (дата обращения: 20.09.2023).
11. Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. – Киев : Наук. думка, 1971. – 252 с.
12. Шапиро Н. Б., Ющенко С. А. Моделирование ветровых течений в севастопольских бухтах // Морской гидрофизический журнал. – 1999. – № 1. – С. 42–57.
13. Google Earth : [computer program] / Google. – URL: lumpics.ru (date access: 18.07.2023).
14. National archives : [website] / The U. S. Nat. Arch. and Rec. Administration. – [USA, 1984?–]. – URL: <https://catalog.archives.gov/> (date access: 20.09.2023).
15. Ocean renewable energy: 2015–2050. An analysis of ocean energy in Australia / Commonwealth Sci. and Industr. Research Org. – [Australia] : CSIRO, 2012. – 209 p. – (Energy transformed and wealth from oceans flagships). – URL: <https://publications.csiro.au/rpr/download?pid=csiro:EP113441&dsid=DS2>. – Publ. date: July 2012.
16. Wetterzentrale : [website] / Event Wetterberatung. – Karlsruhe, [19??–]. – URL: <https://www.wetterzentrale.de> (date access: 10.12.2023).

ANTHROPOGENIC CHANGES IN THE MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS OF KRUGLAYA BAY (CRIMEA)

Lomakin P. D.¹, Chepyzhenko A. I.¹, Popov M. A.²

¹Marine Hydrophysical Institute RAS, Sevastopol, Russian Federation,

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

e-mail: p_lomakin@mail.ru

Abstract: Based on the results of expeditionary research, coastal instrumental and visual observations, the most significant anthropogenic changes in the morphometric characteristics of Kruglaya Bay over the time interval from the end of the last century to the present day are considered. It is shown that in the first half of the last century, the studied water area consisted of two adjacent bodies of water — the bay itself and a shallow estuary, which were separated by a sandy bridge that was eroded in the second half of the last century. Due to urbanization, accompanied by changes in the regime of local winds and currents, the shore and bottom of the bay were subject to erosion. Sand has disappeared from the beaches, and the part that ends up in the water settles and accumulates in two areas — in the area of the rise of the bottom and in the apex part. In the southwestern area of the bay, the bottom was washed out to bedrock. The processes of shallowing and isolation of the apex observed in recent years are mainly associated with the development of the steppe between Kruglaya and Kamyshovaya bays, which led to a significant increase in the volume of storm runoff and its solid component. High turbidity is typical for the current state of the waters of Kruglaya Bay, while at the beginning of the last century its waters were absolutely transparent. It was revealed that in areas experiencing anthropogenic load, sharp negative changes in the morphometric of the coast and bottom are caused by storm activity. At the base of the south pier there is a large area of coastal erosion that will progress with each storm.

Keywords: anthropogenic impact, erosion, runoff, storm, turbidity, Kruglaya Bay, Crimea

Сведения об авторах

Ломакин Павел Демьянович	доктор географических наук, профессор, ведущий научный сотрудник отдела океанографии, ФГБУН ФИЦ «Морской гидрофизический институт РАН», ул. Капитанская, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, p_lomakin@mail.ru
Чепыженко Алексей Ильич	кандидат технических наук, старший научный сотрудник отдела гидрофизики шельфа, ФГБУН ФИЦ «Морской гидрофизический институт РАН», ул. Капитанская, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, ecodevice@yandex.ru
Попов Марк Александрович	кандидат географических наук, старший научный сотрудник отдела аквакультуры и морской фармакологии, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, mark.a.popov@mail.ru

Поступила в редакцию 24.06.2024 г.

Принята к публикации 16.08.2024 г.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ имени А. О. КОВАЛЕВСКОГО РАН»

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
«Федеральный исследовательский центр
«СУБТРОПИЧЕСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК»

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ

Основан в мае 2016 г.

Основатель журнала –
ФГБУН «Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского –
природный заповедник РАН»

Научное издание

Журнал зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций

**Свидетельство о регистрации средства массовой информации
Сер. ПИ № ФС77-76870 от 11 октября 2019 г.**

Рекомендовано к печати решением учёного совета Федерального государственного бюджетного
учреждения науки Федерального исследовательского центра
«Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»
(протокол № 9 от 15.10.2024 г.).

Главный редактор: доктор геогр. наук Горбунов Р. В.
Заместитель главного редактора: доктор биол. наук Довгаль И. В.
Ответственный секретарь: Жукова Ю. В.
Корректор: Уткина Е. Г.
Компьютерная вёрстка: Майборода Д. И.
Макет обложки: Келип М.-Е. А.

Фото на обложке: Отвесная скала вулканического массива Кара-Даг,
Западная часть бухты Барахта, Грот Ревущий.

Подписано к печати: 16.10.2024 г.

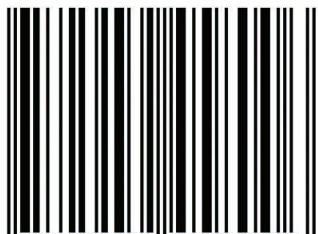
Дата выхода: 17.10.2024 г.

Формат 60x84/8 Усл. печ. л. 10,9 Тираж: 100 экз.

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

Распространяется бесплатно

ISSN 2949-4583



9 772949 458006

2 4 0 0 1



>