



Российская Академия Наук

ISSN 2949-4583

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ

Результаты исследований поля биолюминесценции
в прибрежье Севастополя в 2011 г.

МЕЛЬНИК Л.А., ЖУК В.Ф.

ТОМ 9
ВЫПУСК 4
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., ГГНТУ 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 СЦЦ 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 СЦЦ 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 Jayawardenepura, 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. 4

Основан в мае 2016 г.

Научный журнал

Выходит 4 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Биоразнообразие экосистем и его сохранение

Поспелова Н. В., Приймак А. С. Крупноклеточные диатомовые водоросли *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) B.G. Sundström, 1986 и *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström, 1986 в прибрежных водах Крыма 3–18

Артёмов Ю. Г. Исследование макроскопической донной растительности рекреационной зоны Карадагского заповедника (Чёрное море) с применением гидроакустических методов 19–25

Губарева Е. С. Состояние популяции копеподы *Calanus euxinus* в северо-восточных глубоководных и шельфовых районах у берегов Кавказа (Чёрное море) осенью 2019 г. ... 26–34

Царин С. А. Особенности ихтиофауны озера Панское (Крым) 35–43

Структура, функционирование и динамика экосистем

Фирсов Ю. К. Вертикальное распределение солнечной радиации в пологе морской травы *Zostera noltii* Hornemann (бухта Казачья, Чёрное море) 44–51

Мельник Л. А., Жук В. Ф. Результаты исследований поля биолюминесценции в прибрежье Севастополя в 2011 г. 52–61

Биологические ресурсы, биотехнология и аквакультура

Никольский В. Н. Сезонная динамика жирности черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1827) (по данным многолетнего мониторинга) 62–74

Машукова О. В. Использование метода электроэнцефалографии для изучения поведения, процессов адаптации и неврологических расстройств у некоторых видов рыб: обзор 75–91

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. 4

Established in May 2016

Periodical

Issued 4 times a year

CONTENT

Biodiversity of ecosystems and its conservation

*Pospelova N. V., Priimak A. S. Large-celled diatoms *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) B.G.Sundström, 1986 and *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström, 1986 in Crimean coastal area . 3–18*

Artemov Yu. G. Research of macroscopic bottom vegetation of the recreational zone of the Karadag Reserve (Black Sea) using hydroacoustic methods 19–25

*Hubareva E. S. Population status of copepod *Calanus euxinus* in the northeastern deep-sea areas and shelf zone off the coast of the Caucasus (Black Sea) in autumn 2019 26–34*

Tsarin S. A. Features of ichthyofauna of Panskoe Lake (Crimea) 35–43

Structure, functioning and dynamic of the ecosystem

*Firsov Yu. K. Vertical distribution of solar radiation in the canopy of seagrass *Zostera noltii* Hornemann (Kazachya Bay, Black Sea) 44–51*

Melnik L. A., Zhuk V. F. The results of studies of the bioluminescence field in the coast of Sevastopol in 2011 52–61

Biological resources, biotechnology and aquaculture

*Nikolsky V. N. Seasonal dynamics of fat content in Black Sea sprat, *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1827) (based on long-term monitoring data) 62–74*

Mashukova O. V. Application of electroencephalography method to study behavior, adaptation processes and neurological disorders in some fish species (a review) 75–91

БИОРАЗНООБРАЗИЕ ЭКОСИСТЕМ
И ЕГО СОХРАНЕНИЕ

УДК [582.261.1:57.045](262.5)

DOI: [10.21072/eco.2024.09.4.01](https://doi.org/10.21072/eco.2024.09.4.01)

КРУПНОКЛЕТОЧНЫЕ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ *PSEUDOSOLENIA CALCAR-AVIS* (SCHULTZE) B.G. SUNDSTRÖM, 1986 И *PROBOSCIA ALATA* (BRIGHTWELL) SUNDSTRÖM, 1986 В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ КРЫМА *

Поспелова Н. В., Приймак А. С.

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

г. Севастополь, Российская Федерация,

e-mail: 123klimova321@gmail.com

Аннотация: В работе представлены исследования размерной структуры и количественных характеристик крупноклеточных диатомовых водорослей — *Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia alata*, обитающих в прибрежных акваториях западного и юго-западного районов Крыма. Была выявлена встречаемость данных видов в вышеуказанных акваториях, проанализирована вариабельность линейных размеров в пространственно-временном аспекте. Описана пространственно-временная изменчивость численности и биомассы исследуемых видов с определением силы связи между данными показателями, а также с линейными размерами клеток и температурой воды. Показано отношение *P. calcar-avis* и *P. alata* к видовой экологической стратегии на основе адаптивных механизмов, позволяющих конкурировать друг с другом и иными видами фитопланктона в условиях изменения температуры и концентрации биогенных элементов.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, численность, биомасса, линейные размеры, экологическая стратегия

Введение

Одной из глобальных угроз 21-го века является проблема изменения климата, основной чертой которой является повышение средней глобальной температуры, включая повышение температуры океана. Не стало исключением Чёрное море. В период 1982–2020 гг. отмечено повышение среднесуточной температуры воды в Чёрном море (+0,052 °C в год), также повысились максимальные среднемесячные летние и минимальные среднемесячные зимние температуры, увеличилось количество мягких зим [Ginzburg et al., 2021]. Это может изменять стратификацию водоёмов, влиять на содержание кислорода и обмен биогенных веществ в воде [Rajak, 2021]. Также это влияет на видовой состав водных организмов и требует от них адаптации к изменяющейся среде, что может менять структуру пищевых сетей. Основу планктонной морской пищевой сети составляет фитопланктон, который играет фундаментальную роль в формировании продуктивности морских экосистем. Одна из адаптаций фитопланктона к изменяющимся условиям — изменение размерной структуры микроводорослей, особенно в прибрежных водах.

*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), «Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов» (№ гос. регистрации 124022400152-1).

Исследования, проведённые в Чёрном море за последние десятилетия, показали, что в сезонных максимумах развития фитопланктона, особенно в тёплое время года, на смену мелкоклеточным видам диатомовых водорослей, доминировавшим ранее, пришли крупноклеточные виды диатомовых (*P. calcar-avis*, *P. alata*) [Stelmakh, Kovrigina, Gorbunova, 2023; Stelmakh, Alartartseva, 2024; Silkin et al., 2021; Yunev et al., 2022].

Диатомовые водоросли — *P. calcar-avis* и *P. alata* широко распространены в Мировом океане. Эти виды способны занимать доминантное или субдоминантное положение в структуре фитопланктонного сообщества или достигать уровней «цветения» при определённых условиях. География распространения данных видов достаточно обширна. В высоких широтах *P. calcar-avis* и *P. alata* массово вегетируют в Чукотском [Tsukazaki et al., 2018] и Беринговом морях [Sukhanova et al., 2006]. В субарктической части Тихого океана также были идентифицированы виды рода *Proboscia* [Uezato, Hoshina, Jordan, 2021]. В умеренной зоне *P. calcar-avis* и *P. alata* встречаются в Мраморном [Deniz, Taş, 2009; Balkis, 2003; Tas, 2017] и Адриатическом морях [Godrijan et al., 2013], в субтропической — в Красном море [Devassy et al., 2019]. В Адриатическом море *P. alata* является типично летним видом, предпочитающим тёплую воду с низким содержанием азота и кремния, *P. calcar-avis* — зимним, холодолюбивым, обитающим в хорошо перемешиваемых водах [Godrijan et al., 2013]. В Мраморном море *P. calcar-avis* развивается летом (июль), достигая уровня «цветения» воды [Balkis, 2003]. В Индийском океане, по данным [Cicily et al., 2013], на юго-западном побережье Индии, возникают «цветения» *P. alata*, а в Атлантическом, на побережье Буэнос-Айреса, вегетируют оба этих вида [Sunesen, Sar, 2007].

В Чёрном море данные виды встречаются как в глубоководной части, так и на шельфе. Согласно многолетнему анализу результатов исследований (1948–2022 гг.), крупноклеточные диатомовые — *P. calcar-avis* и *P. alata* преобладают в биомассе глубоководного черноморского фитопланктона наряду с гаптофитовой *Emiliania huxleyi* (Lohmann) W.W.Hay & H.Mohler, 1967 [Mikaelyan et al., 2024].

На побережье Болгарии «цветение» воды, вызванное *P. alata*, отмечено весной 2009 г. [Teneva et al., 2015], а у мыса Галата оба вида достигали уровня «цветения» в период 2014–2017 гг. [Klisarova et al., 2019; Klisarova, Gerdzhikov, 2020]. В южной части Чёрного моря *P. alata* была одним из наиболее многочисленных видов в мае 2003 г. [Baytut, Gonulol, Koray, 2010].

Впервые в северо-западной части Чёрного моря (Придунайский район) массовое развитие *P. alata* было отмечено в апреле 1955 года [Иванов, 1965].

Согласно результатам многолетних исследований (2004–2020), в северо-восточной части Чёрного моря «цветения» *P. calcar-avis* и *P. alata* происходят в летнее и осеннее время [Silkin et al., 2021]. По данным [Mikaelyan et al., 2015], в прибрежной северо-восточной части Чёрного моря *P. calcar-avis* и *P. alata* составляли основу фитопланктонного сообщества в мае — июне на протяжении десятилетнего периода исследований (2002–2012). Похожие результаты были получены [Yasakova, Makarevich, Okolodkov, 2020] в 2005–2011 гг.: *P. calcar-avis* и *P. alata*, наряду с динофлагеллятами и гаптофитовыми, составляли основу фитопланктонного сообщества в этой части Чёрного моря. По данным [Churilova et al., 2017], в декабре 2014 г. в фитопланктоне по биомассе преобладала *P. alata*, а зимой 2015 г. фитопланктон был в основном представлен *P. calcar-avis*.

Что касается сезонной динамики развития, то для данных видов характерно преобладание летом и осенью. В южной части Чёрного моря *P. calcar-avis* развивается в летнее время как в прибрежной акватории [Türkoglu, 1998], так и в открытом море [Mikaelyan et al., 2018]. У побережья Болгарии биомасса *P. calcar-avis* составляла 86,59 %, а *P. alata* — 91,73 % от суммарных значений в июле и августе 2008–2017 гг. [Klisarova, Gerdzhikov, 2020]. Осенью 2017 г. *P. calcar-avis* преобладала по биомассе в центральной холодноводной части Чёрного моря, подверженной воздействию сильных ветров [Mikaelyan et al., 2020]. В июле — августе 2020 и 2021 гг. значительный вклад в биомассу фитопланктона в северо-восточной части Чёрного моря вносила *P. alata* [Silkin et al., 2023].

Полагают, что при дальнейшем повышении температуры воды и по мере усиления стратификации водной толщи в фитопланктоне будет возрастать роль крупных диатомовых водорослей, которые могут успешно функционировать в обеднённых биогенными веществами водах [Kemp, Villareal, 2018]. Это приведёт к снижению пищевой ценности фитопланктона, будет влиять на структуру пищевой цепи и, соответственно, на функционирование экосистемы океана [Laws et al., 2000].

В связи с этим целью данной работы было исследовать сезонную динамику и пространственное распределение крупноклеточных диатомовых водорослей — *P. calcar-avis* и *P. alata* в прибрежных водах западного и юго-западного Крыма.

Материал и методы исследования

Характеристика районов отбора проб. Исследования проведены в прибрежных акваториях Крыма: в заливе Донузлав (45°20'43" с. ш., 33°03'38" в. д.), в Качивели (44°23'33" с. ш., 33°58'27" в. д.), ноябрь 2018 — ноябрь 2019 гг.; на западном побережье Крыма (Кача) (44°46'54" с. ш., 33°32'08" в. д.), июль 2018 — июнь 2019 гг.; на внешнем рейде г. Севастополя (44°37'03" с. ш., 33°31'05" в. д.), ноябрь 2018 — ноябрь 2022 гг.; в Артиллерийской бухте (44°36'54" с. ш., 33°31'12" в. д.), ноябрь 2018 — декабрь 2021 гг.; в Ласпинской бухте (44°25'13" с. ш., 33°42'21" в. д.), январь — декабрь 2021 г. (рис. 1).

Озеро Донузлав является уникальным полузакрытым морским заливом, расположенным у западного побережья Крыма, однако и в настоящее время сохраняется традиционное определение гидронима — «озеро». Кутовая часть озера узкая, с глубинами 3–4 м, примыкает к пресноводному участку, отгороженному дамбой. Широкая южная часть озера и прибрежные районы являются наиболее мелководными и имеют глубины 1–3 м. В средней части озера типичные глубины составляют 7–15 м, в районе центральной котловины — 20–26 м, максимальная глубина — 29 м. Здесь расположены три марихозяйства по выращиванию мидий и устриц. На западном побережье (Кача) глубины в точках отбора проб изменялись от 13 до 45 м. Сезонная изменчивость температуры воды определялась двумя основными физическими процессами: прогревом в весенне-летний сезон и охлаждением в осенне-зимние месяцы. Этот район является перспективным для развития марикультуры [Рябушко и др., 2020]. Внешний рейд г. Севастополя имеет глубину 10–16 м, здесь размещена мидийно-устричная ферма площадью около 1,5 га. Исследуемая акватория расположена в непосредственной близости от двух аварийных, эпизодически действующих выпусков сточных вод. По данным гидрологических наблюдений, в районе фермы существует слабый западный и юго-западный перенос водных масс, что способствует более быстрому очищению акватории от сбрасываемых вод [Иванов и др., 2003]. Глубина акватории Артиллерийской бухты составляет около 15 м, её экологическое состояние характеризуется как неудовлетворительное, с высоким содержанием растворённого органического вещества, нефтяных углеводородов, фенолов [Миронов и др., 2012], а также активным развитием денитрифицирующих, тионовых и сульфатредуцирующих бактерий в перифитоне причальной стенки [Бурдиян, 2014]. Артиллерийская бухта подвергается интенсивной антропогенной нагрузке: в её пределах осуществляется паромное и катерное сообщение между берегами. Непосредственно в месте отбора проб на причале происходит швартовка вышеуказанных судов, на вертикальной стенке причала формируют перифитонное сообщество двустворчатые моллюски.



Рис. 1. Станции отбора проб: 1 — о. Донузлав, 2 — Кача, 3 — внешний рейд г. Севастополя, 4 — Артиллерийская бухта, 5 — Ласпинская бухта, 6 — Качивели

Бухта Ласпинская расположена в западной части Южного берега Крыма и ограничена двумя мысами — Сарыч и Айя. У входа в бухту глубины составляют 60 м, в центральной части — 40 м, к берегам глубины убывают. Изучаемый участок моря является открытым, характеризуется отсутствием постоянно действующих источников поверхностного стока. Гидрологическая структура вод в районе п. Качивели в основном определяется прибрежными течениями и их изменчивостью. Длительный нагрев вод в течение лета и преобладание нагонов над сгонами приводит к тому, что к середине августа от поверхности до дна возникает прогретый квазиоднородный слой. Глубины в данном районе колеблются от 10 до 25 м [Троценко, Поспелова, Субботин, 2017]. В бухте Ласпинской и у п. Качивели длительное время функционируют мидийно-устричные хозяйства.

Обработка проб фитопланктона. Пробы морской воды ($V = 1,5\text{--}2$ л) отбирали с поверхности (0–1 м) и концентрировали методом обратной фильтрации через ядернотрековые мембраны с диаметром пор 1 мкм (ОИЯИ, Дубна) до объёма 20–40 мл. Температуру воды определяли в момент отбора проб с помощью автономного мини-зонда SD204 SAIV A/S Norway. Концентрированные образцы помещали в бутылки из тёмного стекла ёмкостью 100 мл, фиксировали консервантом согласно [Utermöhl, 1958] и хранили при комнатной температуре до момента проведения микроскопического анализа. Подсчёт клеток микроводорослей проводили методом прямого счёта микроводорослей в живой и концентрированной

капле ($V = 0,01$ мл) и в камере ($V = 0,5$ мл) с использованием оптического фазово-контрастного микроскопа Olympus BX43 при увеличениях 100 $\times$, 200 $\times$ и 400 $\times$. Биомассу определяли с помощью компьютерной программы «Глория» [Лях, Брянцева, 2001]. Программа основана на методе геометрических моделей, при котором клетки одноклеточных водорослей аппроксимируются определёнными геометрическими формами, а затем рассчитываются их объёмы и переводятся в единицы веса. На основе полученных результатов определяли, происходило ли «цветение» диатомей (превышение численности микроводорослей в 1 млн клеток и биомассы в 1 мг/л). Идентификацию видов фитопланктона проводили с помощью определителя [Прошкина-Лавренко, 1955]. Названия таксонов даны согласно AlgaeBase [Guiry, Guiry] и Всемирному реестру морских видов [World Register ...].

Обработка данных и статистический анализ. Всего в исследовании было обработано 92 пробы фитопланктона. Статистический анализ данных проводился с помощью программного пакета PAST 4.03 (Paleontological Statistics) и Microsoft Excel. Оценивали среднее арифметическое ($\bar{x}$), стандартное отклонение (SD). Для проверки нормальности данных по размерам клеток водорослей применяли тест Шапиро — Уилка, для сравнительного анализа использовали параметрический тест Манна — Уитни (U). Взаимосвязь биологических параметров (численности, биомассы, длины клеток) с температурой воды исследовали с помощью корреляционной матрицы Пирсона. Для описания силы корреляции использовали шкалу [Overholser, Sowinski, 2008] для абсолютного значения r : $0,90 \leq r \leq 1,00$ — очень сильная, $0,70 \leq r \leq 0,89$ — сильная, $0,40 \leq r \leq 0,69$ — умеренная, $0,10 \leq r \leq 0,39$ — слабая, $0,00 \leq r \leq 0,10$ — незначительная. Все статистические эффекты считались значимыми при $p < 0,05$.

Результаты

Встречаемость *P. calcar-avis* и *P. alata*. Оба вида диатомовых встречались круглогодично у берегов Крыма (табл. 1). *P. calcar-avis* на всех станциях чаще вегетировала летом и ранней осенью, а также в зимний период — в заливе Донузлав и в Качивели; весной — в Каче, на внешнем рейде Севастополя и в Артиллерийской бухте. *P. alata* в основном встречалась с июля по декабрь. В Артиллерийской бухте она также была отмечена в феврале, апреле, мае; в Ласпинской бухте — в апреле.

В большинстве случаев развитие двух видов не совпадало по времени. Одновременное вегетирование обоих видов отмечено: в июне — августе на станциях в Каче, на внешнем рейде, в Артиллерийской и Ласпинской бухтах; в сентябре и октябре — на станциях в Каче, в Артиллерийской бухте, Качивели; в декабре — на станции в заливе Донузлав.

Размерные характеристики клеток *P. calcar-avis* и *P. alata*. В период исследования во всех районах отбора проб диапазон колебания длины клеток *P. calcar-avis* составил 116–621 мкм, *P. alata* — 180–520 мкм. При этом суммарно для всех станций средне-многолетние значения длины клеток видов незначительно отличались друг от друга: 348 мкм для *P. calcar-avis*, 325 мкм для *P. alata* ($U_{\text{эпм}} > U_{\text{кр}}$, $p \leq 0,05$). Линейные размеры клеток *P. calcar-avis* отличались в разных акваториях. Клетки водорослей в Артиллерийской бухте были значимо крупнее, чем в Каче, Донузлаве и Ласпинской бухте ($U_{\text{эпм}} < U_{\text{кр}}$, $p \leq 0,05$). Самые короткие клетки отмечены в Каче (рис. 2). Статистически значимых отличий линейных размеров клеток *P. alata* для разных акваторий также не отмечено, за исключением Ласпинской бухты, где длина клеток была достоверно ниже ($U_{\text{эпм}} < U_{\text{кр}}$, $p \leq 0,01$) (рис. 2). Сезонных различий линейных размеров клеток *P. calcar-avis* и *P. alata* не обнаружено.

Таблица 1

Встречаемость *Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia alata* у берегов Крыма в 2018–2022 гг.

Вид	Месяц / Район	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>P. calcar-avis</i>	Донузлав	-	-	-	-	-	-	2019	-	-	-	-	2018
	Кача	-	-	2019	-	-	2019	2018	-	-	2018	-	-
	Внешний рейд	-	-	2022	-	-	-	2019 2022	2018 2019	-	-	-	-
	Артиллерийская бухта	-	-	-	2019	-	-	2019 2021	-	2019 2021	-	-	-
	Ласпинская бухта	-	-	-	-	-	2021	2021	2021	2021	-	-	-
	Кацивели	2019	-	-	-	-	2019	-	-	2019	2019	-	2018 2019
<i>P. alata</i>	Донузлав	2019	-	-	-	-	-	-	-	2019	-	2018	2018
	Кача	-	-	-	-	-	-	2018	-	-	2018	-	-
	Внешний рейд	-	-	-	-	-	-	2022	-	2019	-	-	2018
	Артиллерийская бухта	-	2021	-	2021	2021	-	-	2021	2019	2021	2018	2018 2019
	Ласпинская бухта	-	-	-	2021	-	2021	2021	-	-	-	-	-
	Кацивели	-	-	-	-	-	-	-	-	2019	-	2018	-

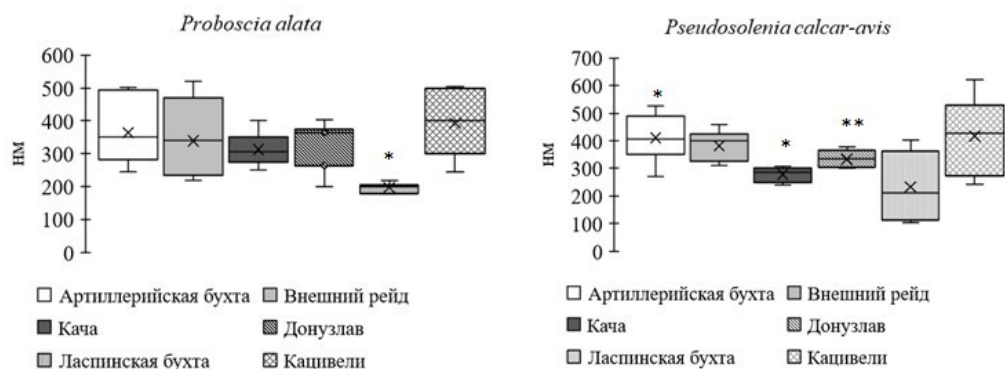


Рис. 2. Среднегодовые линейные размеры клеток *Proboscia alata* и *Pseudosolenia calcar-avis* в разных акваториях прибрежной зоны Крыма (2018–2022 гг.); * — различия достоверны при $p \leq 0,01$, ** — различия достоверны при $p \leq 0,05$

Средний диаметр клеток *P. calcar-avis* составил 13,8 мкм, что в два раза больше, чем диаметр *P. alata* — 6,8 мкм ($U_{\text{эпм}} \ll U_{\text{кр}}$, $p \leq 0,01$). Различий между районами отбора проб по диаметру клеток не выявлено, так же, как и изменений диаметра клеток в зависимости от сезона.

Пространственно-временная изменчивость численности и биомассы *P. calcar-avis* и *P. alata*. Максимальные значения численности и биомассы *P. calcar-avis* и *P. alata* отмечены в летний период. *P. alata* достигала максимума численности (65 тыс. кл/л) в Ласпинской бухте, биомассы (почти 300 мкг/л) — в Ласпинской и Артиллерийской бухтах. *P. calcar-avis* формировала сообщества с высокими значениями численности (3,5–6,4 тыс. кл/л) и биомассы (220–320 мкг/л) в Севастопольском регионе (Кача, внешний рейд, Артиллерийская бухта) (рис. 3).

В полузакрытой акватории залива Донузлав *P. calcar-avis* отмечена только в декабре 2018 и июле 2019 гг. с минимальными количественными показателями (менее 0,1 тыс. кл/л, 21 мкг/л) (рис. 3). *P. alata* развивалась с ноября 2018 по январь 2019 г. и в сентябре 2018 г. с максимальными количественными показателями (0,6 тыс. кл/л, 30 мкг/л) в ноябре. В районе Качи *P. calcar-avis* встречалась в течение года, достигая максимальной биомассы (328 мкг/л) летом, тогда как *P. alata* развивалась только летом и осенью (рис. 3).

На внешнем рейде *P. calcar-avis* массово развивалась в летний период: максимальные значения численности (3,6 тыс. кл/л) и биомассы (275 мкг/л) отмечены в августе 2018, июле 2019 и июле 2022 гг. Преобладание *P. alata* было отмечено в летне-осенний период (рис. 3). Оба вида диатомовых одновременно вегетировали в планктоне только в июле 2022 г., при этом численность *P. alata* в этот год была максимальной (2,3 тыс. кл/л) за весь период исследования. В Артиллерийской бухте клетки *P. calcar-avis* встречались в основном в летний период 2019 и 2021 гг., а также в сентябре 2021 г. Максимальные значения численности (4 тыс. кл/л) и биомассы (150–200 мкг/л) этого вида отмечены в июле 2019 и сентябре 2021 гг. *P. alata* развивалась практически круглый год, количественные показатели были максимальными (почти 10 тыс. кл/л) в августе 2021 г. В планктоне Ласпинской бухты *P. calcar-avis* встречалась с апреля по сентябрь, *P. alata* — в весенне-летний период. Максимальными значения численности и биомассы *P. calcar-avis* были в августе (около 2 тыс. кл/л и 63 мкг/л соответственно), *P. alata* — в июне (69 тыс. кл/л и 283 мкг/л соответственно).

В Голубом заливе (пос. Кацевели) клетки *P. calcar-avis* встречались в основном в осенне-зимний период, *P. alata* — только в ноябре 2018 г. и сентябре 2019 г. *P. calcar-avis* достигала максимальных количественных показателей (1,2 тыс. кл/л, 27 мкг/л) в январе 2019 г., *P. alata* — в сентябре 2019 г. (0,2 тыс. кл/л, 3 мкг/л).

Таким образом, максимального развития *P. calcar-avis* достигает в летний период и ранней осенью (в сентябре) во всех районах исследования, *P. alata* размножается круглогодично без приуроченности к тёплому или холодному сезону.

Отмечена сильная положительная связь численности и биомассы *P. calcar-avis* ($r = 0,93$). Для *P. alata* связь между численностью и биомассой была умеренной, коэффициент корреляции незначим (табл. 2). Связи количественных показателей обоих видов с линейными размерами клеток отсутствовали, зависимости численности (N), биомассы (B) и размеров клеток (L) от температуры не выявлено ($r \leq 0,70$).

Таблица 2

Матрицы корреляции Пирсона биологических параметров диатомовых водорослей *Proboscia alata* и *Pseudosolenia calcar-avis* (B, N, L) с температурой

	N, тыс. кл/л	B, мкг/л	L, мкм	T, °C		N, тыс. кл/л	B, мкг/л	L, мкм	T, °C
N, тыс. кл/л	1,00				N, тыс. кл/л	1,00			
B, мкг/л	0,93	1,00			B, мкг/л	0,59	1,00		
L, мкм	0,20	0,22	1,00		L, мкм	-0,19	-0,17	1,00	
T, °C	0,40	0,40	-0,01	1,00	T, °C	-0,07	0,23	0,24	1,00

жирным выделены статистически значимые связи $0,70 \leq r \leq 1,00$ ($p \leq 0,05$)

Обсуждение

Показано, что *P. calcar-avis* и *P. alata* встречаются в прибрежных водах Крыма круглый год (табл. 1). Но *P. calcar-avis* наиболее часто встречалась в летне-осенний период, а *P. alata* — с июля по декабрь. Доминирование этих двух видов крупных диатомовых водорослей характерно для пелагической экосистемы Чёрного моря [Silkin et al., 2021]. Многие исследователи отмечали наиболее интенсивное развитие *P. calcar-avis* летом и осенью, а *P. alata* — осенью [Stelmakh, 2022; Silkin et al., 2019; Silkin et al., 2021]. В связи с повышением температуры воды в последние годы в прибрежных районах северной части Чёрного моря стали реже происходить «цветения» мелких видов диатомовых и кокколитофорид, которые ранее наблюдались регулярно [Stelmakh, Kovrigina, Gorbunova, 2023; Stelmakh, Alatartseva, 2024; Yunev et al., 2022]. Их вытесняют крупные диатомовые водоросли, что при сохранении этой тенденции может привести к снижению доли первичной продукции, а количество детрита из отмирающих крупных клеток водорослей, оседающих на дно, увеличится [Stelmakh, Kovrigina, 2021]. Крупные диатомовые являются доминантными видами в тёплый период не только в Чёрном море, но и во всём северном полушарии [Villareal et al., 2012; Silkin et al., 2019].

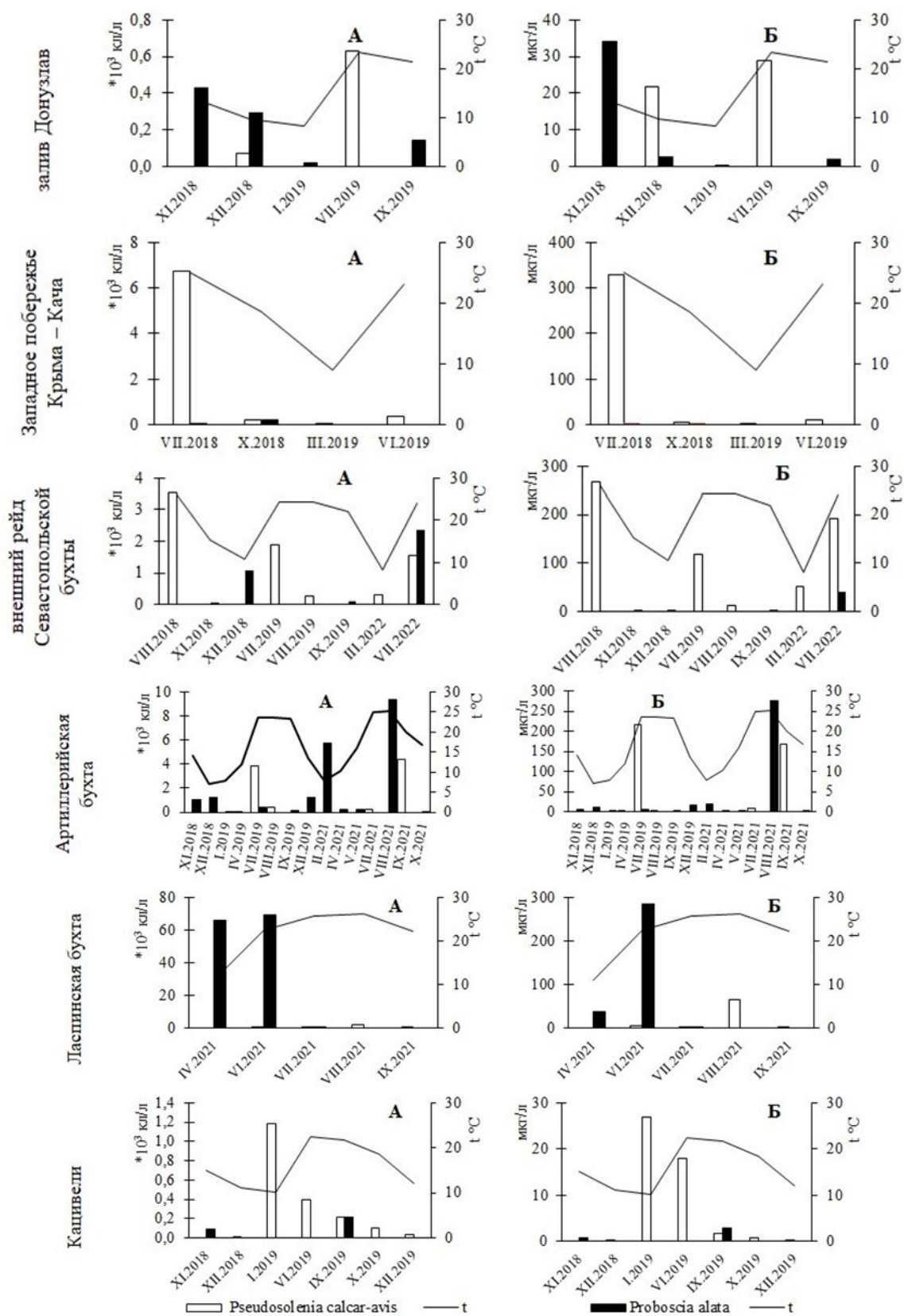


Рис. 3. Численность (А) и биомасса (Б) диатомовых микроводорослей *Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia alata* в разных акваториях прибрежной зоны Крыма (2018–2022 гг.)

Размер клеток фитопланктона является важным адаптивным признаком и оказывает фундаментальное влияние на структуру и функционирование водной экосистемы [Finkel, 2007; Key et al., 2010]. Мелкоклеточный фитопланктон чаще доминирует в открытых океанических водах, тогда как крупные клетки обычно составляют основную часть биомассы в подвижных прибрежных водах [Key et al., 2010]. Крупные диатомовые используют так называемую стратегию запасающего роста, то есть клетки способны накапливать биогенные вещества при их дефиците в среде [Silkin et al., 2019]. Микаэлян А. С. с соавторами [Mikaelyan et al., 2018] отметили снижение частоты холодных зим в Черноморском регионе с 30 до 15 %, что способствует усилению стратификации вод Чёрного моря и приводит к недостатку биогенов [Yunev et al., 2022].

Оба исследуемых вида имеют крупные размеры, длина клеток варьировала в районах отбора проб от 116 до 621 мкм. Диапазон варьирования длины *P. calcar-avis* шире по сравнению с *P. alata*. Самые короткие клетки *P. alata* были в Ласпинской бухте, *P. calcar-avis* — в Каче, Донузлаве и Ласпинской бухте (рис. 2). В открытых районах Чёрного моря встречались клетки *P. alata* длиной 250–1300, *P. calcar-avis* — 60–1000 мкм [Лифанчук, Федоров, 2018]. Размеры клеток обоих видов не зависели от сезона и температуры воды (табл. 2). Диаметр *P. alata* в наших исследованиях варьировал от 3 до 10 мкм, тогда как в переписании этого вида авторы приводят данные о 2,5–42 мкм [Jordan et al., 1991], в южной части Атлантического океана — 7–11 мкм [Sunesen, Sar, 2007], а для открытых районов Чёрного моря диаметр клеток составлял 4–12 мкм [Лифанчук, Федоров, 2018]. Клетки *P. calcar-avis* имели диаметр 10–20 мкм, для открытых районов Чёрного моря диаметр варьировал от 4 до 30 мкм [Лифанчук, Федоров, 2018], для Атлантического океана — 11–60 мкм [Sunesen, Sar, 2007]. Длина клеток обоих видов не различается между собой ввиду широкого диапазона варьирования, что мы отмечаем и у других авторов. Тогда как средне-многолетние данные по диаметру клеток показали, что *P. calcar-avis* в 2,5 раза толще, чем *P. alata*, что характерно и для водорослей из Атлантического океана [Sunesen, Sar, 2007]. Варьирование размеров клеток обоих видов, вероятно, зависит от концентрации и соотношения биогенных элементов в воде, от стадии развития «цветения», освещения и т. д.

Как было указано выше, клетки *P. calcar-avis* способны накапливать биогенные вещества в вакуоли, которая составляет ≥ 70 % от общего объёма клетки, при этом значительная часть хлоропластов сосредоточена в узком слое цитоплазмы, прилегающем к клеточной мембране [Silkin et al., 2021]. Такие особенности строения повышают эффективность использования энергии света при фотосинтезе и эффективность транспортировки питательных веществ из внешней среды в клетку. Это позволяет водорослям обеспечивать выживание в условиях дефицита питательных веществ [Silkin et al., 2021]. Полагают также, что крупные диатомовые водоросли могут пополнять запасы биогенных веществ и за счёт вертикальных миграций, регулируя свою плавучесть и погружаясь в придонные слои для накопления питательных веществ [Kemp, Villareal, 2018]. Также известно, что микрзоопланктон Чёрного моря не потребляет этот вид, крупными клетками фитопланктона, как правило, питается макрозоопланктон, то есть пищевые цепи в таком случае короткие, что приводит к более эффективной передаче вещества и энергии [Silkin et al., 2021]. Всё это обеспечивает доминирование *P. calcar-avis* в планктоне при дефиците биогенных веществ, который наблюдается в Чёрном море при стратификации вод, особенно в тёплое время года. Данных о внутреннем строении *P. alata* не обнаружено, но, вероятно, этот вид также имеет крупную вакуоль, запасующую питательные вещества.

По нашим данным, и *P. calcar-avis*, и *P. alata* встречались в планктоне круглогодично, однако численность более 1000 кл/л отмечена: *P. calcar-avis* — с июня по август на большинстве станций и в январе в Качивели, *P. alata* — в зимний период и в августе в Артиллерийской бухте, в декабре и июле на внешнем рейде, в апреле и июне в Ласпинской бухте. Максимальной биомассы (более 100 мкг/л) *P. calcar-avis* достигала с июля по сентябрь, *P. alata* — в июне и августе (рис. 2).

За период исследования (2018–2022 гг.) в исследуемых районах ни один из видов не достигал уровня «цветения» воды (численность ≥ 1 млн кл/л и/или биомасса ≥ 1 мг/л). Ранее эти виды часто вызывали «цветение» воды у берегов Крыма.

В период 1994–2010 гг. массовое развитие *P. calcar-avis* в районе внешнего рейда Севастополя начиналось в летне-осенний период после сгонных процессов и продолжалось в течение одной-двух недель. При этом максимум биомассы (от 2 до 22 мг/л) приходился на октябрь 2005 г. при температуре воды $+16$ °С [Сеничева, 2014]. «Цветение» воды, вызванное *P. alata* (биомасса до 6 мг/л), в акватории Севастопольского региона отмечали в течение 1,5–2 месяцев весной 2003 и 2005 гг. после глубокого вертикального перемешивания вод при температуре воды $+9...+15$ °С. В 2007–2010 гг. «цветение» этого вида сместилось на осень ($t_{\text{воды}} = +16...+19$ °С), а в аномально тёплом 2009 г. эта диатомея вегетировала на взморье Севастополя круглый год, вызывая ранневесеннее (февраль) и летне-осеннее (июнь — ноябрь) «цветение» воды [Сеничева, 2008; Сеничева, 2014]. В сентябре 2016 г. «цветение» *P. alata* вновь было отмечено в районе внешнего рейда [Рябушко и др., 2017].

Высокие показатели биомассы *P. calcar-avis* (1–5 мг/л) отмечены в августе — сентябре 1991, 1993, 1994, 2001 гг. в Ласпинской бухте. Авторы связывают это с влиянием сгонных ветров и обогащением поверхностного слоя моря биогенными веществами [Сеничева, 2008]. Вспышку численности *P. alata* наблюдали в этом районе в конце сентября — октябре 2007 г. [Сеничева, 2008]. Наблюдения 2010–2011 гг. не зафиксировали «цветения» исследуемых видов в Ласпинской бухте, но оба вида доминировали по биомассе в июле — августе [Щуров, Ковригина, Ладыгина, 2019]. В Кацивели в июле — августе 2010 г. на фоне низких концентраций кремния и при температуре воды $+26$ °С отмечали абсолютное доминирование в планктоне *P. calcar-avis* (1 мг/л), в сентябре ей на смену пришла *P. alata* [Трошенко и др., 2019].

На черноморском побережье Турции *P. alata* наиболее распространена весной, а *P. calcar-avis* встречалась круглогодично [Sahin, 2024], что, вероятно, связано с более высокой среднегодовой температурой воды в южной части Чёрного моря.

Таким образом, оба вида могут встречаться в Чёрном море круглогодично, но максимальные значения численности и биомассы приурочены к тёплым сезонам (лето — начало осени). В последние 5 лет показатели численности и биомассы *P. calcar-avis* и *P. alata* в акватории западного и юго-западного побережья Крыма значительно снизились и не достигали уровня «цветения» воды. При этом чаще всего эти диатомовые не развивались одновременно: рост популяций двух видов был разделён или в пространстве, или во времени (рис. 3). Это же отмечали и ранее. Показано, что *P. alata* имеет более высокую биомассу в прибрежных водах, а *P. calcar-avis* — в открытом море [Silkin et al., 2019]. Полагают, что это может быть связано с разным отношением видов к биогенным элементам. *P. alata* способна использовать аммоний и мочевины в качестве источника азота, усваивать кремниевую кислоту даже при её низкой концентрации [Sukhanova et al., 2006], поэтому она может вытеснять *P. calcar-avis* при низком содержании кремния в воде. Это вызывает смену доминант при переходе от лета к осени. Поэтому в летнем фитопланктоне доминирует *P. calcar-avis*, а осенью, как правило, *P. alata* [Silkin et al., 2019].

Как было указано ранее, эти виды водорослей имеют ряд свойств, позволяющих им доминировать в фитопланктоне: способность накапливать биогенные вещества в клетках и использовать их в период дефицита, адаптация к высокому уровню солнечной радиации, а также крупные размеры, противодействующие выеданию этих видов зоопланктоном [Silkin et al., 2021; Stelmakh, 2022].

По типу экологических стратегий Раменского — Грайма [Раменский, 1935; Grim, 1977] и Рейнольдса [Reynolds, 1988] для фитопланктона виды *P. calcar-avis* и *P. alata* можно отнести к промежуточной группе — *C'*-стратегам, для которых характерно успешное развитие видов

при изменчивости экологических условий, устойчивость к стрессовым ситуациям [Лифанчук, Федоров, 2018]. Они могут обитать в широком диапазоне температур, при низких концентрациях биогенных веществ. Но в то же время для *P. calcar-avis* более благоприятен летний период, тогда как для *P. alata* — летне-осенний. Несмотря на некоторую схожесть, виды редко массово развиваются совместно и, следовательно, не являются конкурентными в прибрежной зоне Крыма.

Выводы

Оба вида диатомовых встречались круглогодично у берегов Крыма, при этом *P. calcar-avis* чаще встречалась в летне-осенний период, а *P. alata* — с июля по декабрь. В основном активное развитие двух видов одновременно не происходило.

За период исследования длина клеток *P. calcar-avis* варьировала от 116 до 621 мкм, *P. alata* — от 180 до 520 мкм. Диапазон варьирования линейной длины клеток *P. calcar-avis* был шире по сравнению с *P. alata*. Линейные размеры клеток *P. calcar-avis* в период исследования были максимальными в Артиллерийской бухте, минимальными — в Каче. У *P. alata* длина клеток различалась незначительно во всех акваториях, за исключением Ласпинской бухты. Среднегодовое развитие клеток обоих видов не имели значимых отличий. Длина клеток *P. calcar-avis* и *P. alata* не зависела от сезона года. Средний диаметр клеток *P. calcar-avis* составлял 13,8 мкм, *P. alata* — 6,8 мкм. Диаметр клеток данных видов не зависел от сезона и места отбора проб.

За исследуемый период численность и биомасса *P. calcar-avis* и *P. alata* не достигали уровня «цветения» воды. Максимальные значения данных показателей были характерны для летнего сезона и начала осени. *P. alata* достигала максимума численности (65 тыс. кл/л) в Ласпинской бухте, максимума биомассы (почти 300 мкг/л) — в Ласпинской и Артиллерийской бухтах. *P. calcar-avis* демонстрировала высокие значения численности (3,5–6,4 тыс. кл/л) и биомассы (220–320 мкг/л) в Севастопольском регионе.

Массовое размножение одновременно *P. calcar-avis* и *P. alata* случалось редко, следовательно оба вида не являлись конкурентными в прибрежной зоне Крыма.

В условиях усиления стратификации вод Чёрного моря и, как следствие, недостатка биогенных веществ, *P. calcar-avis* и *P. alata*, обладающие лучшей стратегией приспособления к данным условиям, способны вытеснить из сообщества более мелкие виды микроводорослей.

Список литературы

1. Бурдиян Н. В. Анаэробные бактерии перифитона бухты Артиллерийская (Севастополь, Чёрное море) // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – № 11. – С. 174–178. – EDN: VKCZMT
2. Иванов А. И. Характеристика качественного состава фитопланктона Черного моря // Исследования планктона Черного и Азовского морей / отв. ред. В. А. Водяницкий. – Киев : Наук. думка, 1965. – С. 17–35.
3. Иванов В. Н., Субботин А. А., Губанов В. И., Куфтаркова Е. А., Немировский М. С. Пархоменко А. В. Гидрохимический режим вод Севастопольского взморья и его перспективы для хозяйственного использования // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2003. – № 2. – С. 134–143. – EDN: ORRFKL
4. Лифанчук А. В., Федоров А. В. Смена экологических стратегий в фитопланктонном сообществе северо-восточной части Черного моря в течение годового цикла // Экология гидросферы. – 2018. – № 1. – URL: <http://hydrosphere-ecology.ru/99> (accessed: 23.01.2025).

5. Лях А. М., Брянцева Ю. В. Компьютерная программа для расчёта основных параметров фитопланктона // Экология моря / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2001. – Вып. 58. – С. 87–90. – EDN: WIAGOT
6. Миронов О. Г., Алёмов С. В., Осадчая Т. С., Гусева Е. В., Миронова Т. О., Муравьева И. П., Миронов О. А., Енина Л. В., Алифанова Д. А., Волков Н. Г. Мониторинг экологического состояния бухты Артиллерийская (Севастополь, Чёрное море) // Морской экологический журнал. – 2012. – Т. 11, № 1. – С. 41–52. – EDN: SZIOQX
7. Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли планктона Чёрного моря. – Ленинград : Изд-во АН СССР, 1955. – 224 с.
8. Раменский Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Современная ботаника. – 1935. – № 4. – С. 25–42.
9. Рябушко В. И., Щуров С. В., Ковригина Н. П., Лисицкая Е. В., Поспелова Н. В. Комплексные исследования экологического состояния прибрежной акватории Севастополя (Западный Крым, Черное море) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2020. – № 1. – С. 103–118. – <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2020-1-103-118>
10. Рябушко Л. И., Поспелова Н. В., Бальчева Д. С., Ковригина Н. П., Троценко О. А., Капранов С. В. Микроводоросли эпизона культивируемого моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. 1819, фитопланктон и гидролого-гидрохимические характеристики акватории мидийно-устричной фермы (Севастополь, Чёрное море) // Морской биологический журнал. – 2017. – Т. 2, № 4. – С. 67–83. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.4.07>
11. Сеничева М. И. Видовое разнообразие, сезонная и межгодовая изменчивость микроводорослей в планктоне у берегов Крыма // Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского ; под ред. Ю. Н. Токарева [и др.]. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2008. – Гл. 1. – С. 5–18.
12. Сеничева М. И. Необычно сильные вспышки развития крупноклеточных видов диатомовых водорослей в прибрежных водах г. Севастополя в 2007–2010 гг. (Чёрное море) // Морской экологический журнал. – 2014. – Т. 13, № 4. – С. 50–56. – EDN: TMCPRP
13. Троценко О. А., Поспелова Н. В., Субботин А. А. Особенности гидролого-гидрохимического режима на акватории мидийно-устричной фермы и его роль в формировании кормовой базы культивируемых моллюсков (Черное море, п. Кацивели) // Материалы IX Международной научно-практической конференции «Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона», Керчь, 6 октября 2017 г. / Федер. агентство по рыболовству, Азов. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва. – Керчь : ЮгНИРО, 2017. – С. 138–143. – EDN: YSCRVU
14. Троценко О. А., Лисицкая Е. В., Поспелова Н. В., Субботин А. А. Структура фито- и меропланктона в акватории мидийно-устричной фермы на фоне различных гидролого-гидрохимических условий (Черное море, Южный берег Крыма, Голубой залив) // Вопросы рыболовства. – 2019. – Т. 20, № 1. – С. 93–106. – EDN: KREVAD
15. Щуров С. В., Ковригина Н. П., Ладыгина Л. В. Сезонная изменчивость абиотических факторов среды и фитопланктона в районе мидийной фермы бухты Ласпи (2010–2011 гг.) // Учёные записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Сер.: География. Геология. – 2019. – Т. 5, № 2. – С. 184–201. – EDN: CQSIZK
16. Balkis N. Seasonal variations in the phytoplankton and nutrient dynamics in the neritic water of Büyükçekmece Bay, Sea of Marmara // Journal of Plankton Research. – 2003. – Vol. 25, iss. 7. – P. 703–717. – <https://doi.org/10.1093/plankt/25.7.703>

17. Baytut O., Gonulol A., Koray T. Temporal variations of phytoplankton in relation to eutrophication in Samsun Bay, southern Black Sea // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2010. – Vol. 10, iss. 3. – P. 363–372. – <https://doi.org/10.4194/trjfas.2010.0309>
18. Cicily L., Padmakumar K. B., Asha Devi C., Sanjeevan V. Occurrence of a multi-species diatom bloom dominated by *Proboscia alata* (Brightwell) Sandstorm along the southwest coast of India // Oceanological and Hydrobiological Studies. – 2013. – Vol. 42, iss. 1. – P. 40–45. – <https://doi.org/10.2478/s13545-013-0055-1>
19. Churilova T., Suslin V., Krivenko O., Efimova T., Moiseeva N., Mukhanov V., Smirnova L. Light absorption by phytoplankton in the upper mixed layer of the Black Sea: seasonality and parametrization // Frontiers in Marine Science. – 2017. – Vol. 4, iss. Apr. – P. 90–94. – <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00090>
20. Deniz N., Taş S. Seasonal variations in the phytoplankton community in the north-eastern Sea of Marmara and a species list // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 2009. – Vol. 89, iss. 2. – P. 269–276. – <https://doi.org/10.1017/s0025315409003117>
21. Devassy R. P., El-Sherbiny M. M., Al-Sofyani A. A., Crosby M. P., Al-Aidaroos A. M. Seasonality and latitudinal variability in the diatom-cyanobacteria symbiotic relationships in the coastal waters of the Red Sea, Saudi Arabia // Symbiosis. – 2019. – Vol. 78, iss. 3. – P. 215–227. – <https://doi.org/10.1007/s13199-019-00610-w>
22. Finkel Z. V. Does phytoplankton cell size matter? The evolution of modern marine food webs // Evolution of Primary Producers in the Sea / eds: P. G. Falkowski, A. H. Knoll. – Oxford : Acad. Press, 2007. – Chap. 15. – P. 333–350. – <https://doi.org/10.1016/B978-012370518-1/50016-3>
23. Godrijan J., Marić D., Tomažić I., Precali R., Pfannkuchen M. Seasonal phytoplankton dynamics in the coastal waters of the north-eastern Adriatic Sea // Journal of Sea Research. – 2013. – Vol. 77. – P. 32–44. – <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.09.009>
24. Jordan R. W., Ligowski L., Nöthig E. M., Priddle J. The diatom genus *Proboscia* in Antarctic waters // Diatom Research. – 1991. – Vol. 6, iss. 1. – P. 63–78. – <https://doi.org/10.1080/0269249X.1991.9705148>
25. Ginzburg A. I., Kostianoy A. G., Serykh I. V., Lebedev S. A. Climate change in the hydrometeorological parameters of the Black and Azov Seas (1980–2020) // Oceanology. – 2021. – Vol. 61, iss. 6. – P. 745–756. – <https://doi.org/10.1134/S0001437021060060>
26. Grim J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // The American Naturalist. – 1977. – Vol. 111, nr 982. – P. 1169–1194.
27. Guiry M. D., Guiry G. M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, University of Galway. – URL: <https://www.algaebase.org> (accessed: 28.10.2024).
28. Kemp A. E. S., Villareal T. A. The case of the diatoms and the muddled mandalas: Time to recognize diatom adaptations to stratified waters // Progress in Oceanography. – 2018. – Vol. 167. – P. 138–149. – <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.08.002>
29. Key T., McCarthy A., Campbell D. A., Six C., Roy S., Finkel Z. V. Cell size trade offs govern light exploitation strategies in marine phytoplankton // Environmental Microbiology. – 2010. – Vol. 12, iss. 1. – P. 95–104. – <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.02046.x>
30. Klisarova D., Gerdzhikov D., Kostadinova G., Dermendzhieva D. Phytoplankton quantitative development and species diversity in the Bulgarian Black Sea waters during 2014–2017 // Bulgarian Journal of Agricultural Science. – 2019. – Vol. 25, suppl. 3. – P. 141–147.
31. Klisarova D., Gerdzhikov D. Phytoplankton blooms in front of cape Galata (Black Sea) during the period 2008–2017 // Agricultural Science and Technology. – 2020. – Vol. 12, iss. 1. – P. 55–60. – <https://doi.org/10.15547/ast.2020.01.010>

32. Laws E. A., Falkowski P. G., Smith W. O., Ducklow H., McCarthy J. J. Temperature effects on export production in the open ocean // *Global Biogeochemical Cycles*. – 2000. – Vol. 14, iss. 4. – P. 1231–1246. – <https://doi.org/10.1029/1999GB001229>
33. Mikaelyan A. S., Pautova L. A., Chasovnikov V. K., Mosharov S. A., Silkin V. A. Alternation of diatoms and coccolithophores in the north-eastern Black Sea: a response to nutrient changes // *Hydrobiologia*. – 2015. – Vol. 755. – P. 89–105. – <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2219-z>
34. Mikaelyan A. S., Mosharov S. A., Kubryakov A. A., Pautova L. A., Fedorov A., Chasovnikov V. K. The impact of physical processes on taxonomic composition, distribution and growth of phytoplankton in the open Black Sea // *Journal of Marine Systems*. – 2020. – Vol. 208. – Art. 103368. – <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2020.103368>
35. Mikaelyan A. S., Sergeeva A. V., Pautova L. A., Chasovnikov V. K., Gagarin V. I. 75-Year dynamics of the Black Sea phytoplankton in association with eutrophication and climate change // *Science of the Total Environment*. – 2024. – Vol. 954. – Art. 176448. – <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.176448>
36. Mikaelyan A. S., Kubryakov A. A., Silkin V. A., Pautova L. A., Chasovnikov V. K. Regional climate and patterns of phytoplankton annual succession in the open waters of the Black Sea // *Deep Sea Research. Pt. I: Oceanographic Research Papers*. – 2018. – Vol. 142. – P. 44–57. – <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.08.001>
37. Overholser B. R., Sowinski K. M. Biostatistics primer. Pt. 2 // *Nutrition in Clinical Practice*. – 2008. – Vol. 23, iss. 1. – P. 76–84. – <https://doi.org/10.1177/011542650802300176>
38. Rajak J. A preliminary review on impact of climate change and our environment with reference to global warming // *International Journal of Environmental Sciences*. – 2021. – Vol. 10, iss. 1. – P. 11–14.
39. Reynolds C. S. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton // *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton* / ed. C. D. Sandgren. – Cambridge : Cambridge Univ. Press., 1988. – P. 388–433.
40. Sahin F. Structure and dynamics of phytoplankton populations in the Black Sea from 2014 to 2017 // *Mediterranean Marine Science*. – 2024. – Vol. 25, iss. 3. – P. 682–697. – <https://doi.org/10.12681/mms.37603>
41. Silkin V. A., Pautova L. A., Giordano M., Chasovnikov V. K., Vostokov S. V., Podymov O. I., Pakhomova S. V., Moskalenko L. V. Drivers of phytoplankton blooms in the northeastern Black Sea // *Marine Pollution Bulletin*. – 2019. – Vol. 138. – P. 274–284. – <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.11.042>
42. Silkin V., Fedorov A., Flynn K. J., Paramonov L., Pautova L. Protoplasmic streaming of chloroplasts enables rapid photoacclimation in large diatoms // *Journal of Plankton Research*. – 2021. – Vol. 43, iss. 6. – P. 831–845. – <https://doi.org/10.1093/plankt/fbab071>
43. Silkin V., Pautova L., Podymov O., Chasovnikov V., Lifanchuk A., Fedorov A., Kluchantseva A. Phytoplankton dynamics and biogeochemistry of the Black Sea // *Journal of Marine Science and Engineering*. – 2023. – Vol. 11, iss. 6. – Art. 1196. – <https://doi.org/10.3390/jmse11061196>
44. Stelmakh L., Kovrigina N. Phytoplankton growth rate and microzooplankton grazing under conditions of climatic changes and anthropogenic pollution in the coastal waters of the Black Sea (Sevastopol region) // *Water*. – 2021. – Vol. 13, iss. 22. – Art. 3230. – <https://doi.org/10.3390/w13223230>
45. Stelmakh L. V. Features of the structural and functional characteristics of the diatom alga *Pseudosolenia calcar-avis* // *Inland Water Biology*. – 2022. – Vol. 15, iss. 3. – P. 315–323. – <https://doi.org/10.1134/S1995082922030154>

46. Stelmakh L., Kovrigina N., Gorbunova T. Phytoplankton seasonal dynamics under conditions of climate change and anthropogenic pollution in the western coastal waters of the Black Sea (Sevastopol region) // Journal of Marine Science and Engineering. – 2023. – Vol. 11, iss. 3. – Art. 569. – <https://doi.org/10.3390/jmse11030569>
47. Stelmakh L. V., Alartartseva O. S. Acclimation strategies for the Black Sea diatom algae *Ditylum brightwellii* to high intensity of light // Inland Water Biology. – 2024. – Vol. 17, iss. 4. – P. 571–581. – <https://doi.org/10.1134/S1995082924700214>
48. Sukhanova I. N., Flint M. V., Whitledge T. E., Stockwell D. A., Rho T. K. Mass development of the planktonic diatom *Proboscia alata* over the Bering Sea shelf in the summer season // Oceanology. – 2006. – Vol. 46, iss. 2. – P. 200–216. – <https://doi.org/10.1134/S000143700602007X>
49. Sunesen I., Sar E. A. Marine diatoms from Buenos Aires coastal waters (Argentina). IV. *Rhizosolenia* s. str., *Neocalyptrella*, *Pseudosolenia*, *Proboscia* // Phycologia. – 2007. – Vol. 46, iss. 6. – P. 628–643. – <https://doi.org/10.2216/07-13.1>
50. Tas S. Planktonic diatom composition and environmental conditions in the Golden Horn estuary (Sea of Marmara, Turkey) // Fundamental and Applied Limnology. – 2017. – Vol. 189, nr 2. – P. 153–166. – <https://doi.org/10.1127/fal/2016/0957>
51. Teneva I., Stoyanov P., Dzhambazov B., Mladenov R., Belkinova D. What is known about cyanoprokaryota and the algal blooms along the Bulgarian Black Sea coast: an overview // Journal of BioScience and Biotechnology. – 2015. – Vol. 4, no. 3. – P. 239–244.
52. Tsukazaki C., Ishii K. I., Matsuno K., Yamaguchi A., Imai I. Distribution of viable resting stage cells of diatoms in sediments and water columns of the Chukchi Sea, Arctic Ocean // Phycologia. – 2018. – Vol. 57, iss. 4. – P. 440–452. – <https://doi.org/10.2216/16-108.1>
53. Türkoglu M. Phytoplankton composition and effects of bio-ecologic factors of Middle Black Sea area (coasts of Sinop peninsula) : PhD thesis. – Izmir, 1998 – 399 p.
54. Villareal T. A., Brown C. G., Brzezinski M. A., Krause J. W., Wilson C. Summer diatom blooms in the North Pacific subtropical gyre: 2008–2009 // PLoS One. – 2012. – Vol. 7, iss. 4. – Art. e33109. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033109>
55. World Register of Marine Species. – URL: <http://www.marinespecies.org> (accessed: 12.11.2024).
56. Uezato Y., Hoshina K., Jordan R. W. *Proboscia macintyreii* sp. nov. (Bacillariophyceae) from the subarctic Pacific, and new observations on *P. eumorpha* // Diatom Research. – 2021. – Vol. 36, iss. 1. – P. 11–22. – <https://doi.org/10.1080/0269249X.2021.1872708>
57. Utermöhl H. Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik // Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Mitteilungen. – 1958. – Vol. 9, Nr. 1. – P. 1–38. – <https://doi.org/10.1080/05384680.1958.11904091>
58. Yasakova O. N., Makarevich P. R., Okolodkov Yu. B. Long-term changes in community of planktonic algae of the northeastern Black Sea (2005–2011) // KnE Life Sciences. – 2020. – Vol. 5, iss. 1. – P. 569–580. – <https://doi.org/10.18502/kls.v5i1.6129>
59. Yunev O., Carstensen J., Stelmakh L., Belokopytov V., Suslin V. Temporal changes of phytoplankton biomass in the western Black Sea shelf waters: evaluation by satellite data (1998–2018) // Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 2022. – Vol. 271. – Art. 107865. – <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.107865>

**LARGE-CELLED DIATOMS *PSEUDOSOLENIA CALCAR-AVIS* (SCHULTZE)
B.G.SUNDSTRÖM, 1986 AND *PROBOSCIA ALATA* (BRIGHTWELL) SUNDSTRÖM, 1986
IN CRIMEAN COASTAL AREA**

Pospelova N. V., Priimak A. S.

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

e-mail: 123klimova321@gmail.com

Abstract: The paper presents studies of ecological and physiological characteristics of large-celled diatoms *P. calcar-avis* and *P. alata* inhabiting southern and southwestern seashore of Crimea. The frequency of occurrence of these species was revealed, the variability of linear sizes was analyzed. The spatial and temporal variability of abundance and biomass was described and the strength of the relationship between these indicators, as well as with linear cell size and water temperature was determined. The species-specific ecological strategies and adaptive mechanisms of these species were determined.

Keywords: diatoms, abundance, biomass, linear size

Сведения об авторах

Поспелова Наталья Валериевна	кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалеского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, nvpospelova@mail.com
------------------------------------	--

Приймак Анастасия Сергеевна	младший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалеского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, 123klimova321@gmail.com
-----------------------------------	---

Поступила в редакцию 05.02.2025 г.

Принята к публикации 20.02.2025 г.

ИССЛЕДОВАНИЕ МАКРОСКОПИЧЕСКОЙ ДОННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ РЕКРЕАЦИОННОЙ ЗОНЫ КАРАДАГСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЧЁРНОЕ МОРЕ) С ПРИМЕНЕНИЕМ ГИДРОАКУСТИЧЕСКИХ МЕТОДОВ *

Артёмов Ю. Г.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
г. Севастополь, Российская Федерация,
e-mail: yu.g.artemov@ibss-ras.ru

Аннотация: Основная идея использования акустического метода для районирования подводных ландшафтов рекреационных зон Южного берега Крыма состоит в оперативном определении границ пригодных для заселения макроводослями твёрдых валунно-глыбовых субстратов, а также рыхлых песчаных и илистых грунтов, где многие участки дна заселены морскими травами. Разработаны методы определения акустическим методом проективного покрытия, высоты талломов макрофитобентоса, а также пространственного распределения их биообъёма и биомассы. Применение гидроакустических методов при исследовании макрофитобентоса в особо охраняемых морских территориях способствует оптимизации длительного и трудоёмкого процесса сбора данных и снижению негативного трансформирующего воздействия на объект исследования. По данным акустических исследований в морской акватории рекреационной зоны Карадагского заповедника в августе 2022 г. и сентябре 2023 г. впервые определены бесконтактным способом следующие характеристики фитоценоза *Ericaria crinita* (Duby) Molinari & Guiry (= *Cystoseira crinita*) и *Gongolaria barbata* (Stackhouse) Kuntze (= *Cystoseira barbata*): границы распространения, высота талломов, проективное покрытие. Определено, что площадь морского дна, населённая фитоценозом *Ericaria crinita* + *Gongolaria barbata*, составляет 0.15 км². Получены оценки биообъёма зарослей *E. crinita* и *G. barbata* и их суммарные запасы на исследованной площади (420–1020 т).

Ключевые слова: *Gongolaria barbata*, *Ericaria crinita*, акустические методы, биообъём, запасы, Карадаг, Крым, Чёрное море

Введение

Макрофитобентос является важным компонентом прибрежной экосистемы. Многие виды морских растений обеспечивают критическую среду обитания для сотен видов рыб и беспозвоночных на ранних стадиях их развития. Возможность количественной оценки и картирование донной растительности приобретают особое значение в условиях, когда береговая линия претерпевает серьёзные изменения, связанные с крупномасштабными прибрежными и промышленными разработками, приводящими к деградации некоторых важных прибрежных районов обитания морской фауны.

Для исследования донной растительности могут быть использованы разнообразные методы. Эти методы варьируют в зависимости от усилий, которые необходимо затратить либо для оценки состояния макрофитобентоса на большой площади, либо в очень узкой области исследований в рамках экспертизы строительных проектов. Методы исследований могут быть разделены на три группы: контактные (1), дистанционные в воздушной среде (2) и дистанционные в водной среде (3).

*Работа выполнена в рамках государственного задания по теме НИР № 124030100127-7 «Изучение биогеохимических закономерностей радиоэкологических и хемотропических процессов в экосистемах водоемов Азово-Черноморского бассейна в сравнении с другими акваториями Мирового океана и отдельными водными экосистемами их водосборных бассейнов для обеспечения устойчивого развития на южных морях России».

Методом, не связанным с ограничениями, присущими длительным и трудоёмким контактными методами или возникающими вследствие изменчивости параметров окружающей среды, является использование гидроакустики для измерения количества акустической энергии, рассеянной донной растительностью. В сочетании с высокоточными системами GPS и современными технологиями обработки акустических сигналов гидроакустика обеспечивает быстрое и эффективное средство для сбора данных на обширных территориях со значительным пространственным разрешением. Такие данные могут использоваться для разграничения районов с различными характеристиками пространственного распределения макроводорослей или других видов донной растительности, а также для оценки скорости их роста, что имеет важное значение для сохранения условий воспроизводства рыбных запасов, определения промыслового потенциала морских водорослей.

Материал и методы

Эхосъёмка морской акватории рекреационной зоны Карадагского заповедника Южного берега Крыма проводилась с борта надувной лодки с подвесным мотором типа NAVIGATOR 610. Для проведения акустических исследований использовались многофункциональные эхолоты/картплоттеры Lowrance Elite 7 Ti и Lowrance HDS 7Live. Оба эхолота поддерживают технологии CHIRP и StructureScan [Lowrance HDS Live] и сочетают в себе функции вертикального и бокового акустического сканирования. Всего в эхолоте предусмотрено четыре отдельных канала передачи сигналов: канал гидролокатора с направленным вертикально вниз звуковым лучом конической формы (далее — СОНАР), он дополнен тремя каналами «структурного сканирования» (StructureScan, по терминологии фирмы Lowrance) с узкой в продольном и широкой в поперечном направлении формой звуковых лучей, из которых два канала предназначены для направленных под углом к вертикали по левому и правому бортам судна датчиков гидролокатора бокового обзора (далее — ГБО) и канал — для датчика направленного вниз структурного сканирования (НСС). Координаты текущего положения эхолота в ходе эхосъёмки определяются встроенной антенной системы глобального позиционирования с поддержкой технологий повышения точности WAAS/EGNOS/MSAS.

Встроенное в эхолот Lowrance HDS цифровое устройство записи данных на флеш-карту обеспечивает возможность накопления результатов эхосъёмки, в том числе: маршрут движения в акватории водоёма, данные структурного сканирования и ГБО, полные профили обратного рассеяния звука на частоте 200 кГц в столбе воды.

Анализ накопленных данных выполнялся с использованием программы постобработки акустических данных WaveLens [Artemov, 2006] и системы MatLab, содержащей в своём составе мощный набор математических функций обработки цифровых данных [MatLab], а визуализация и анализ данных структурного сканирования обеспечивался пакетом программ ReefMaster [ReefMaster].

Акустическая съёмка выполнялась на участке акватории, ограниченной на западе мысом Биостанция и скалой Золотые Ворота на востоке. Покрытие наблюдениями исследованного участка, по данным датчика ГБО, приведено на рис. 1.

Ранее было установлено [Артёмов и др., 2019], что сообщества макроводорослей *Ericaria crinita* (Duby) Molinari & Guiry (= *Cystoseira crinita*) и *Gongolaria barbata* (Stackhouse) Kuntze (= *Cystoseira barbata*) являются сильными звукорассеивателями вследствие значительной разности акустического сопротивления (импеданса) воздуха, содержащегося в органах и тканях, и морской воды, что существенно повышает результативность детектирования и определения их характеристик акустическими методами.

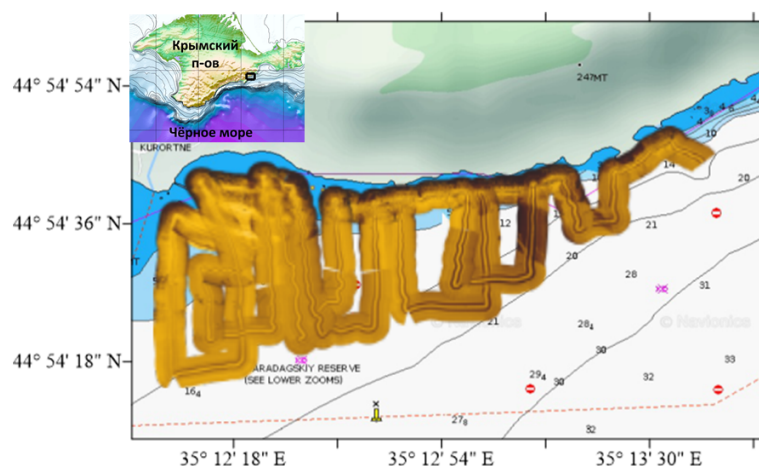


Рис. 1. Покрытие наблюдениями исследованного участка, по данным датчика ГБО. На врезке расположение района исследований обозначено прямоугольной меткой

Основной алгоритм обнаружения макроскопической донной растительности (МДР) по данным СОНАРа заключается в анализе формы эхосигнала непосредственно над морским дном [Sabot et al., 2002]. Импульс энергии испускается вертикально направленной антенной эхолота и распространяется в воде. Когда акустический импульс встречает пелагических морских животных, растительность, дно и слои донных осадков, энергия отражается обратно к акустическому преобразователю, который регистрирует амплитуду эхосигнала. Для каждой посылки зондирующего сигнала (или пинга) алгоритм находит глубину дна, от которого, как правило, поступает самый сильный эхосигнал. Донная растительность обычно различается как непрерывный вертикальный эхосигнал непосредственно над дном, который характеризуется более слабой интенсивностью, чем обратное рассеяние от дна, но более сильной, чем фоновый сигнал (то есть МДР «растягивает» вверх передний фронт сигнала от дна). Пинг классифицируется как «успешный» или «неуспешный» в зависимости от высоты купола МДР над дном. Если высота купола больше, чем заданная оператором минимальная ожидаемая высота донной растительности, и меньше, чем максимальная ожидаемая высота, то пинг классифицируется как «успешный» (рис. 2).

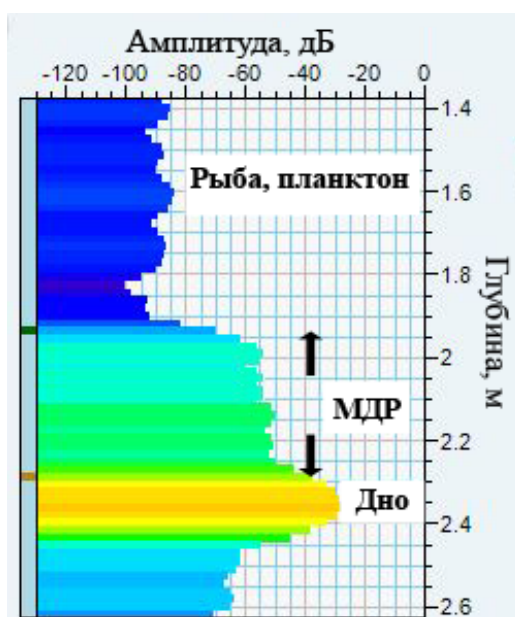


Рис. 2. Основные элементы алгоритма обнаружения донной растительности

В противном случае пинг классифицируется как «неуспешный», поскольку он отражается либо от голого дна, либо от постороннего, вертикально протяжённого объекта, например рыбной стаи или метанового сипа.

Процесс повторяется для серии пингов на заданном интервале пути судна, например 1, 5 или 10 м. По завершении серии пингов вычисляются осреднённые статистические параметры МДР: 1) проективное покрытие растительности (ППР, относительное количество «успешных» пингов); 2) средняя высота купола зарослей МДР над дном (длина макрофитов H_B), оценённая по «успешным» пингам:

$$H_B = H_2 - H_1, \quad (1)$$

где H_1 — расстояние от антенны эхолота до вершины зарослей макрофитов, а H_2 — до их основания (то есть до морского дна).

С учётом полученных значений параметров рассчитывались, в соответствии с [Thomas et al., 1990], акустические оценки биообъёма зарослей МДР: $B = H_B \cdot \Pi \cdot 1/100 \text{ м}^3$, где H_B — высота зарослей (м), Π — проективное покрытие (% от площади дна 1 м^2). Для получения абсолютных значений запасов макрофитов необходимо установление зависимости между растительной биомассой МДР над квадратным метром и её биообъёмом для определённых районов с определённым типом ДР в определённые сезоны.

Результаты исследований

Как известно из данных предыдущих исследований [Калугина-Гутник, 1976], для фитобентоса прибрежных акваторий Карадага характерна чёткая вертикальная поясность, причём на распределение водорослей по глубинам влияет прозрачность воды и характер грунтов.

На глубинах 1–10 м структурной доминантой фитоценозов твёрдых скальных грунтов являются макроводоросли видов *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata*, на которые также приходятся основные запасы МДР. Расселение эрикариево-гонголариевого фитоценоза на больших глубинах ограничивается песчано-ракушечниковыми и илистыми грунтами, где широко распространены две разновидности морской травы — *Zostera marina* L. и *Zostera noltii* Hornem.

При визуальном анализе графика, отображающего выходные данные локатора бокового обзора (мозаика ГБО), отчётливо различаются твёрдые скальные грунты (глыбовые и валунно-глыбовые), пригодные для заселения бурными водорослями (рис. 3).

Пространственно валунно-глыбовые субстраты распределены вдоль прибрежных участков и в западной части исследованной акватории не встречаются дальше 150–200 м от береговой линии и не далее 90–100 м в восточной части.

По данным акустических исследований в морской акватории рекреационной зоны Карадагского заповедника в августе 2022 г. и сентябре 2023 г. впервые определены бесконтактным способом следующие характеристики фитоценоза *E. crinita* и *G. barbata*: границы распространения, высота талломов и проективное покрытие. Получены акустические оценки биообъёма фитоценоза *E. crinita* и *G. barbata* (B , м^3). Осреднённые по 10-метровым отрезкам пройденного судном пути значения биообъёма (B , м^3) не превышали 0.4 м^3 (рис. 4).

Приведенные на рис. 4 данные показывают, что участок твёрдого дна, который может служить субстратом для эрикариево-гонголариевого фитоценоза, ограничивается изобатой 11 м, а его площадь составляет 0.5 км^2 (рис. 5).

Для участка твёрдых скальных грунтов (рис. 5) получены акустические оценки пространственного распределения биообъёма зарослей *E. crinita* и *G. barbata* на регулярной пространственной сетке с равномерным шагом приближённо 10 м (рис. 6).

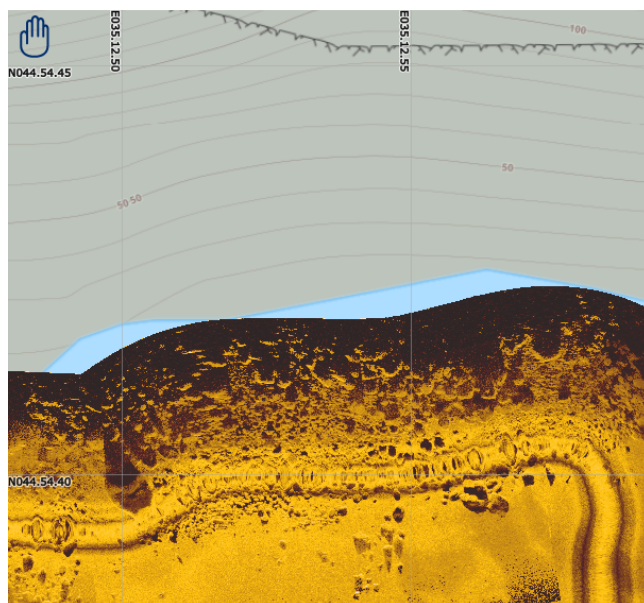


Рис. 3. Отображение твёрдых скальных грунтов (глибовых и валунно-глибовых) на мозаике ГБО

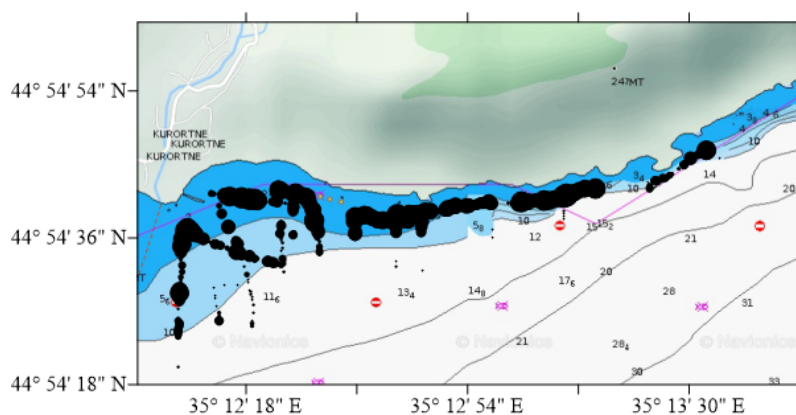


Рис. 4. Пространственное распределение биообъёма (Б, м³) зарослей макроводорослей *E. crinita* и *G. barbata* в морской акватории рекреационной зоны Карадагского заповедника

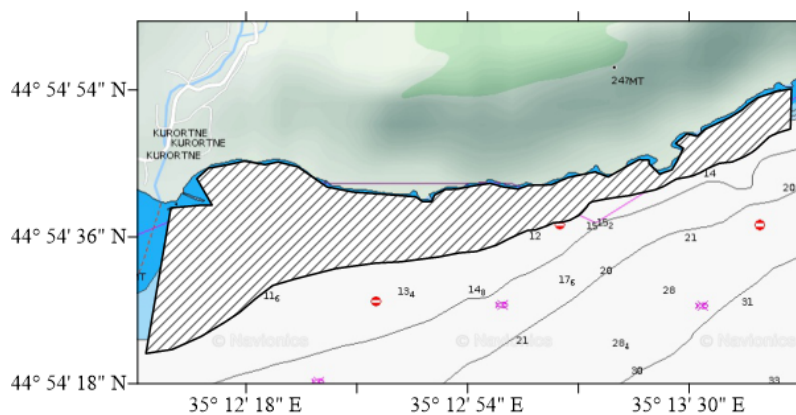


Рис. 5. Участок твёрдых грунтов на карте глубин исследованного района. Площадь заштрихованного участка — 0.5 км²

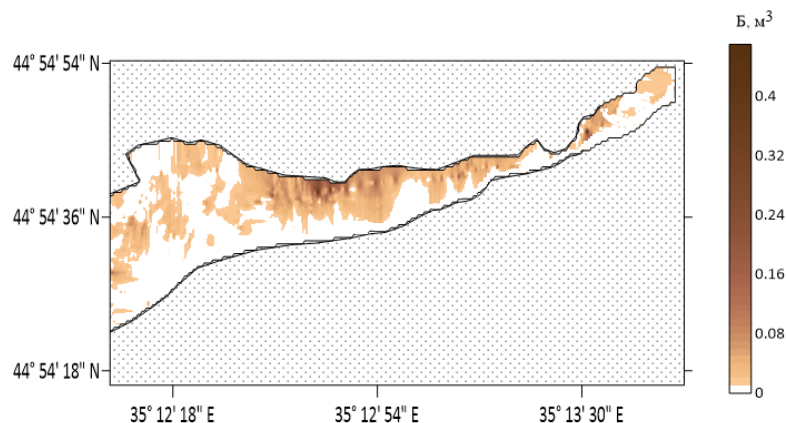


Рис. 6. Пространственное распределение биообъёма макроводорослей *E. crinita* и *G. barbata* (Б, м³) в морской акватории рекреационной зоны Карадагского заповедника

По карте (рис. 6) определено, что площадь морского дна, населённая фитоценозом *Ericaria crinita* + *Gongolaria barbata*, составляет 0.15 км², а интегральная оценка его биообъёма на указанной площади составляет 4600 м³. С учётом ранее установленных средних значений биомассы эрикариево-гонголариевого фитоценоза в летний сезон (с 2797 до 6739 г·м⁻² [Мильчакова, 2015]), запасы макроводорослей *Ericaria crinita* + *Gongolaria barbata* на исследованной площади оценены в 420–1020 т.

Выводы

Анализ данных акустических исследований в морской акватории рекреационной зоны Карадагского заповедника в 2022–2023 гг. показал, что участки твёрдого скального грунта, который может служить субстратом для фитоценоза *Ericaria crinita* + *Gongolaria barbata*, ограничивается изобатой 11 м. Оценка интегрального биообъёма эрикариево-гонголариевого фитоценоза на заселённой площади 0.15 км² составила 4600 м³. Суммарные запасы макроводорослей *Ericaria crinita* + *Gongolaria barbata* на исследованной площади оценены в 420–1020 т.

Список литературы

1. Артёмов Ю. Г., Садогурская С. Е., Плугатарь Ю. В., Белич Т. В., Садогурская С. А., Евтушенко Д. Б. Гидроакустическое исследование макроскопической донной растительности в заповедной морской акватории у мыса Мартыян (Крым, Чёрное море) // Морской биологический журнал. – 2019. – Т. 4, № 3. – С. 15–25. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.3.02>
2. Калугина-Гутник А. А. Донная растительность района Карадага Чёрного моря и ее изменения за последние 20 лет // Биология моря / АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Киев : Наук. думка, 1976. – Вып. 36. – С. 3–17.
3. Мильчакова Н. А. Состояние макрофитобентоса Карадагского природного заповедника и прилегающих особо охраняемых природных территорий (Крым, Черное море) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского / ГБУ НОП РК «Карадаг. природ. заповедник», ФГБУН «Ин-т мор. биол. исслед. им. А. О. Ковалевского РАН». – Симферополь : Н. Орианда, 2015. – С. 506–523.

4. Artemov Yu. G. Software support for investigation of natural methane seeps by hydroacoustic method // Marine Ecological Journal. – 2006. – Vol. 5, № 1. – P. 57–71.
5. Lowrance HDS Live : operator manual // Lowrance Marine and Fishing Electronics / Navico Group. – URL: <https://www.lowrance.com/help-and-support> (accessed: 10.12.2024).
6. MatLab : R2020a / The MathWorks. – Natick, USA, 1994–2025. – URL: <https://www.mathworks.com> (accessed: 03.12.2024).
7. ReefMaster : version 2.0 / ReefMaster Software. – Birdham, UK, 2017. – URL: <https://reefmaster.com.au/reference2/index.htm> (accessed: 05.11.2024).
8. Sabol B. M., Melton R. E., Chamberlain R., Doering P., Haunter K. Evaluation of a digital echo sounder system for detection of submersed aquatic vegetation // Estuaries. – 2002. – Vol. 25. – P. 133–141. – <https://doi.org/10.1007/BF02696057>
9. Thomas G. L., Thiesfeld S. L., Bonar S. A., Crittenden R. N., Pauley G. B. Estimation of submergent plant bed biovolume using acoustic range information // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1990. – Vol. 47, nr 4. – P. 805–812. – <https://doi.org/10.1139/f90-093>

RESEARCH OF MACROSCOPIC BOTTOM VEGETATION OF THE RECREATIONAL ZONE OF THE KARADAG RESERVE (BLACK SEA) USING HYDROACUSTIC METHODS

Artemov Yu. G.

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

Abstract: The main idea behind using the acoustic method to zone the underwater landscapes of recreational areas on the Southern Coast of Crimea is to quickly identify the boundaries of solid block-boulder substrates that are suitable for macro-layers, as well as loose sandy and silty soils where seagrasses are commonly found. For specially protected marine areas, studying the macrophytobenthos using hydroacoustic methods optimizes the long and time-consuming process of data collection. It also reduces the negative impact on the research object. According to acoustic studies conducted in the marine area of the Karadag Nature Reserve in August 2022 and September 2023, the following characteristics of the *Ericaria crinita* (Duby) Molinari & Guiry (= *Cystoseira crinita*) and *Gongolaria barbata* (Stackhouse) Kuntze (= *Cystoseira barbata*) phytocenosis were determined for the first time using a contactless method: distribution boundaries, height of thalloms, and projective coverage. It is determined that the area of the seabed inhabited by the *Ericaria crinita* + *Gongolaria barbata* phytocenosis is 0.15 km². Estimates of the biovolume of *E. crinita* and *G. barbata* thickets and their total reserves in the studied area (420–1020 tons) were obtained.

Keywords: *Gongolaria barbata*, *Ericaria crinita*, acoustic methods, biovolume, biomass, Karadag, Crimea, Black Sea

Сведения об авторе

Артёмов
Юрий
Георгиевич

кандидат географических наук, научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, yu.g.artemov@ibss-ras.ru

Поступила в редакцию 18.01.2025 г.
Принята к публикации 02.02.2025 г.

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ КОПЕПОДЫ *CALANUS EUXINUS* В СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫХ ГЛУБОКОВОДНЫХ И ШЕЛЬФОВЫХ РАЙОНАХ У БЕРЕГОВ КАВКАЗА (ЧЁРНОЕ МОРЕ) ОСЕНЬЮ 2019 г. *

Губарева Е. С.

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

г. Севастополь, Российская Федерация,

e-mail: ehubareva@ibss.su

Аннотация: Исследованы численность, биомасса, размерно-возрастная структура и жировые резервы популяции *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 (Copepoda) в северо-восточных глубоководных районах Чёрного моря и шельфовой зоне у берегов Кавказа на основе полевого материала, собранного в октябре 2019 г. (110-й рейс НИС «Профессор Водяницкий»). Жировые резервы определены по удельному объёму жирового мешка у старших копеподитных стадий, самок и самцов *C. euxinus*. Средние численность и биомасса *C. euxinus* в открытой северо-восточной части кавказского сектора моря составили соответственно $(3,9 \pm 1,2)$ тыс. экз.·м⁻² и $(3,4 \pm 0,3)$ г·м⁻². Низкие величины численности и биомассы популяции *C. euxinus* могут быть связаны с продолжающимся потеплением климата и изменениями гидрологического режима Чёрного моря. Вследствие экстремально тёплой зимы 2018/2019 гг. интенсивность зимнего конвективного перемешивания воды снизилась и вертикальный перенос биогенных элементов в фотическую зону был ослаблен, что создало неблагоприятные условия для весеннего развития массовых видов фитопланктона. На фоне низкой плотности популяции *C. euxinus* в кавказском секторе моря формирование больших запасов липидов (до 23 % объёма тела) у V копеподитов оказалось возможным благодаря способности этих копепоидов потреблять крупноклеточные диатомовые водоросли, устойчивые к недостатку биогенов. Высокая доля старших копеподитных стадий, самцов и самок (до 87 % общей численности популяции) свидетельствует о значительном репродуктивном потенциале вида в глубоководных районах моря осенью 2019 г.

Ключевые слова: *Calanus euxinus*, численность, биомасса, резервные липиды, Чёрное море

Введение

Calanus euxinus Hulsemann, 1991 (Copepoda) является массовым представителем холодноводного комплекса организмов, составляя до 75 % биомассы мезозоопланктона в глубоководной части Чёрного моря [Аннинский, Тимофте, 2009; Загородняя и др., 2023; Arashkevich et al., 2014]. Этот вид, обладая большими размерами тела (до 4,5 мм), отличается способностью накапливать значительные (30–40 % массы тела) запасы энергоёмких липидов в жировом мешке [Svetlichny et al., 2009]. *C. euxinus* играет ключевую роль в функционировании трофической сети пелагической экосистемы, формируя основную часть рациона мелких рыб-планктофагов в открытой части Чёрного моря [Yuneva et al., 2016].

Средняя биомасса *C. euxinus* в 1980–1990-х гг. составляла около 5,0 г·м⁻² в глубоководных южных районах [Виноградов, Сапожников, Шушкина, 1992], варьируя в пределах от 7 до 11 г·м⁻² в центральной части Чёрного моря [Ковалев, 1996]. Вселение гребневика-планктофага *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 в начале 1990-х гг. привело к резкому уменьшению средней биомассы *C. euxinus* до 0,5–3 г·м⁻² [Ковалев, 1996; Vinogradov et al., 1999].

*Работа выполнена в рамках темы государственного задания ФИЦ ИнБЮМ «Функциональные, метаболические и молекулярно-генетические механизмы адаптации морских организмов к условиям экстремальных экотопов Чёрного и Азовского морей и других акваторий Мирового океана» (2024–2026 гг.), № гос. регистрации 124030100137-6.

После появления в Чёрном море облигатного хищника *Beroe ovata* Bruguière, 1789, сократившего популяцию *M. leidy*, биомасса *C. euxinus* в сентябре — октябре 1999 г. в северо-восточных районах моря достигла уже $11 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ [Arashkevich et al., 2002]. В осенние сезоны 2005, 2016 и 2017 гг. средняя биомасса этой копеподы составила $6,2 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ [Аннинский, Тимофте, 2009], $7,1 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ [Губарева, Аннинский, 2022] и $7,3 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ [Губарева, Аннинский, 2024] в глубоководных западных и северных частях моря.

Продолжающееся потепление в Черноморском регионе привело к соответствующим изменениям гидрологического режима моря: повышению температуры верхних и глубинных слоёв, замедлению зимнего конвективного перемешивания, снижению интенсивности вертикального переноса биогенных элементов в зону фотосинтеза, уменьшению запаса кислорода в аэробной зоне [Видничук, Коновалов, 2021; Гинзбург и др., 2021; Новикова, Полонский, 2018]. Так, в 2017 г. в северо-восточной части моря отмечено снижение запаса минерального азота (основного лимитирующего элемента для развития фитопланктона) в 1,7 раз по сравнению с предыдущими годами [Арашкевич и др., 2018]. На фоне современной тенденции потепления климата в пелагической экосистеме Чёрного моря происходят существенные трансформации, включающие как структурные преобразования в биоте, так и изменения в функционировании популяций морских организмов.

Цель настоящей работы — исследовать численность, биомассу, возрастную структуру и жировые резервы популяции копеподы *Calanus euxinus* в северо-восточных районах глубоководной пелагиали и кавказского шельфа Чёрного моря в октябре 2019 г. в условиях продолжающегося регионального потепления.

Материал и методы

Полевые исследования были проведены в период с 14 по 22 октября 2019 г. (110-й рейс НИС «Профессор Водяницкий») на 24 станциях в северо-восточных глубоководных районах (глубины $> 200 \text{ м}$) и зоне внешнего (глубины $50\text{--}200 \text{ м}$) и внутреннего (глубины $< 50 \text{ м}$) кавказского шельфа Чёрного моря в секторе с координатами $43^{\circ}30'\text{--}43^{\circ}55'$ с. ш. и $36^{\circ}08'\text{--}36^{\circ}30'$ в. д. (рис. 1).

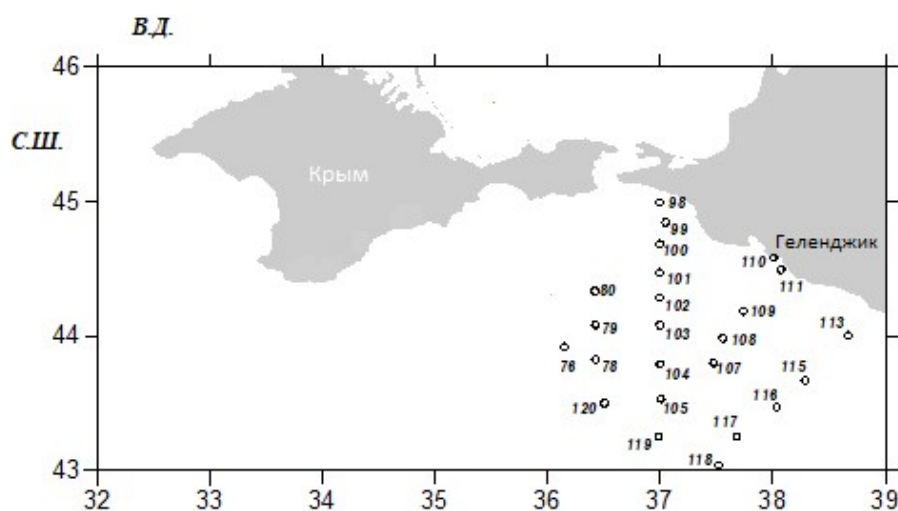


Рис. 1. Карта-схема района исследований и станций сбора планктонных проб в северо-восточных районах Чёрного моря в октябре 2019 г. (110-й рейс НИС «Профессор Водяницкий»)

Глубоководные станции (глубины 273–2100 м) находились в ядрах циклонической циркуляции с глубиной залегания нижней границы кислородной зоны (НГКЗ) менее 125 м (10 станций), на периферии циклонических круговоротов с НГКЗ от 126 до 150 м (11 станций) и в антициклонических районах с НГКЗ от 150 до 160 м (1 станция). На внешнем (глубины 50–200 м) и внутреннем (глубины < 50 м) шельфе располагалось по одной станции.

На каждой станции измеряли температуру поверхности моря, солёность и удельную плотность морской воды (σ_t) с использованием зонда CTD Sea Bird 911 Plus.

Сбор проб мезозoopланктона проводили вертикальными ловами от дна или нижней границы кислородной зоны (НГКЗ, с удельной плотностью морской воды $\sigma_t = 16,2$) до поверхности моря при помощи сети Богорова — Расса (площадь входного отверстия 0,5 м², ячей 300 мкм). Пробы фиксировали 4%-ным раствором нейтрализованного боратами формалина. В лаборатории, в камере Богорова, под стереомикроскопом определяли количество всех возрастных стадий *C. euxinus* и производили необходимые морфометрические измерения особей.

Расчёт индивидуальной сырой массы копеподитных стадий, самцов и самок *C. euxinus* (WW, мг) выполняли по формуле:

$$WW = 0,58 \times l \times d^2 \times \rho, \quad (1)$$

где l — длина просомы, мм;

d — ширина просомы, мм;

ρ — средняя плотность тела, г·см⁻³ (от 1,01 до 1,07 г·см⁻³, в зависимости от жирности особей) [Светличный, Губарева, 2011].

Для определения объёма тела копеподитов и половозрелых особей (V , мм³) использовали формулу:

$$V_b = k \times L_{pr} \times d_{pr}^2, \quad (2)$$

где L_{pr} — длина просомы, мм;

d_{pr} — ширина просомы, мм;

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

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

$$V_{sac} = \pi \times l_{sac} \times d_{sac}^2 / 6, \quad (3)$$

где l_{sac} — длина жирового мешка, мм;

d_{sac} — ширина жирового мешка, мм [Светличный, Губарева, 2014].

Статистическую обработку данных выполняли с помощью программ Microsoft Excel 2010, Grapher 7 и PAST 4.05 [Hammer, Harper, Ryan, 2001]. Для оценки различий между средними величинами (с учётом их стандартной ошибки) использовали t -критерий Стьюдента и непараметрический критерий Манна — Уитни.

Результаты и обсуждение

Количественное распределение *C. euxinus*. В период с 14 по 22 октября 2019 г. температура поверхности моря (ТПМ) в районе исследования изменялась от 17,4 до 19,3 °С (в среднем $18,7 \pm 0,1$) °С). Солёность незначительно варьировала в пределах 18,4–18,5 ‰.

В глубоководной области пелагиали кавказского сектора моря распределение численности и биомассы *C. euxinus* в основном определялось локализацией и активностью черноморских

квазистационарных гидродинамических образований. Максимумы численности ($7,4$ тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-2}$) и биомассы ($5,7$ г $\cdot\text{м}^{-2}$) копеподы в октябре 2019 г. были отмечены в периферической области циклонического круговорота (с НГКЗ от 121 до 150 м), подверженной влиянию Основного Черноморского течения (ОЧТ). В зоне воздействия Керченского антициклона с глубиной залегания НГКЗ более 150 м численность вида не превышала $3,0$ тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-2}$, а биомасса — $2,2$ г $\cdot\text{м}^{-2}$. Средние численность и биомасса *C. euxinus* в открытой северо-восточной части моря составили соответственно $(3,9 \pm 1,2)$ тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-2}$ и $(3,4 \pm 0,3)$ г $\cdot\text{м}^{-2}$, оказавшись незначительно ($p > 0,05$) ниже, чем аналогичные популяционные параметры для этого вида в глубоководной пелагиали крымского сектора (соответственно $(5,1 \pm 0,6)$ тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-2}$ и $(3,1 \pm 0,2)$ г $\cdot\text{м}^{-2}$) в тот же осенний сезон 2019 г. [Губарева, Аннинский, 2025].

По мере сужения вертикальных границ естественного биотопа численность и биомасса *C. euxinus* в кавказском секторе моря также снижались. В зоне внешнего шельфа численность вида составила $2,4$ тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-2}$, а биомасса резко сократилась до $0,46$ г $\cdot\text{м}^{-2}$, что можно объяснить доминированием в мелководных районах младших возрастных стадий *C. euxinus*. На внутреннем шельфе численность и биомасса копеподы не превышали соответственно $0,16$ тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-2}$ и $0,019$ г $\cdot\text{м}^{-2}$.

По сравнению с соответствующими популяционными показателями для *C. euxinus* ($(4,7 \pm 1,5)$ тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-2}$ и $(1,7 \pm 1,1)$ г $\cdot\text{м}^{-2}$) на крымском внешнем шельфе [Губарева, Аннинский, 2025], средние величины численности и биомассы копеподы в кавказском секторе моря оказались ниже ($p > 0,05$).

По-видимому, более низкие величины численности и биомассы популяции *C. euxinus* в кавказском секторе могут быть обусловлены влиянием температурного фактора. В октябре 2019 г. температура воды у берегов Крыма была ниже (от $17,2$ до $18,1$ °С, в среднем $(17,8 \pm 0,1)$ °С), чем в районе исследования кавказского сектора моря. Северо-восточная часть моря испытывает влияние перемещающихся на северо-запад тёплых вод ОЧТ. Отмечено, что зима 2018/2019 гг. в Черноморском регионе была экстремально мягкой, с превышением средней температуры воздуха на $2,7$ °С [Гинзбург и др., 2021]. Более того, температура поверхности моря в зимний период в кавказском секторе была на 1 °С выше, чем у берегов Крыма (<http://pogoda.turtella.ru>). Увеличение температуры морской поверхности привело к снижению интенсивности зимнего конвективного перемешивания воды, ослаблению вертикального переноса биогенных элементов в фотический слой и ухудшению кислородного режима во всей аэробной зоне, что оказало негативное воздействие на весеннее развитие фитопланктона [Видничук, Коновалов, 2021]. Продолжает расти температура вод холодного промежуточного слоя (ХПС), в середине 2000-х гг. не превышавшая 8 °С [Новикова, Полонский, 2018]. Для *C. euxinus*, большая часть жизненного цикла которого проходит в холодных гипоксических слоях моря, повышение температуры ядра ХПС может лимитировать его развитие и даже, при сочетании ряда факторов, оказаться критическим. Тем не менее отмеченное осенью 2019 г. замедленное сезонное выхолаживание моря, по-видимому, способствовало метаморфозу младших возрастных стадий этого вида. Низкая плотность популяции *C. euxinus* в северо-восточном секторе моря, возможно, связана с воздействием желетелых хищников-планктофагов. Так, в 2019 г. биомасса *M. leidy* в глубоководных районах возросла до (144 ± 21) г $\cdot\text{м}^{-2}$ [Anninsky, Finenko, Datsyk, 2024].

Возрастная структура популяции *C. euxinus*. В октябре 2019 г. в кавказском секторе моря была отмечена типичная для глубоководной пелагиали возрастная структура популяции *C. euxinus* (рис. 2).

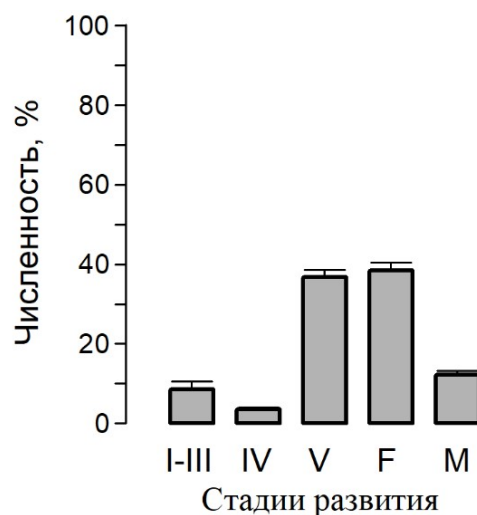


Рис. 2. Возрастная структура (% общей численности) популяции *Calanus euxinus* в северо-восточных глубоководных районах Чёрного моря

Доли V копепоидитов, самок и самцов составили соответственно ($36,8 \pm 2,4$; $36,7 \pm 2,3$ и $13,1 \pm 1,2$) % численности популяции, тогда как доли I–III и IV копепоидитов не превышали ($8,6 \pm 2,0$ и $3,5 \pm 0,6$) % численности популяции. Высокая относительная численность старших возрастных стадий *C. euxinus* свидетельствовала о зрелости популяции и её готовности к репродуктивному периоду. В крымском секторе моря в этот осенний сезон в популяции *C. euxinus* было меньше самок и самцов ($(25,3 \pm 2,4)$ и $(8,8 \pm 1,8)$ % соответственно) и в 3 раза ($p < 0,001$) больше младших копепоидитов ($(25,5 \pm 2,6)$ %), что указывало на активное воспроизводство вида в этой зоне [Губарева, Аннинский, 2025].

Жировые запасы популяции *C. euxinus*. Содержание резервных липидов в теле *C. euxinus* из глубоководных районов кавказского сектора моря достигало ($23,6 \pm 1,3$) % у V копепоидитов, ($14,1 \pm 4,2$) % у самок и ($11,1 \pm 1,2$) % у самцов (рис. 3).

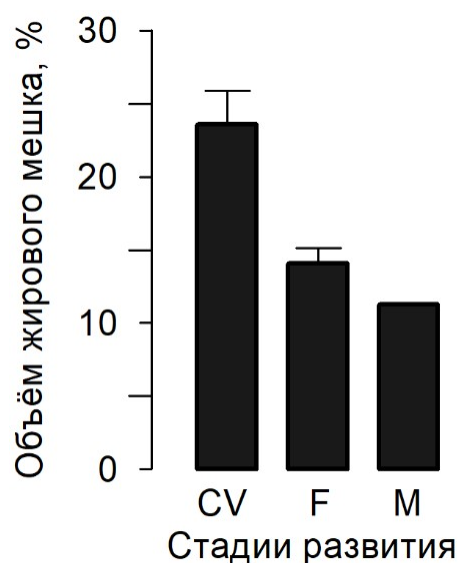


Рис. 3. Объём жировых мешков (% объёма тела) у V копепоидитов (CV), самок (F) и самцов (M) *Calanus euxinus* из северо-восточных глубоководных районов Чёрного моря в октябре 2019 г.

Средний удельный объём жировых мешков у самок и самцов из открытой части крымского сектора моря был немного меньше ($(10,2 \pm 1,8)$ и $(9,8 \pm 0,5)$ % соответственно), чем у берегов Кавказа, тогда как жировые запасы у V копеподитов из двух сопоставляемых районов оказались примерно одинаковыми [Губарева, Аннинский, 2025]. Показано, что содержание резервных липидов в теле *C. euxinus* является критерием обеспеченности пищей для этой холодноводной копеподы [Yuneva et al., 1997]. Большое количество накопленного жира у старших копеподитных стадий *C. euxinus* в кавказском секторе моря может служить признаком того, что в глубоководных районах копеподы находили достаточное количество пищи для аккумуляции липидов на фоне продолжающегося потепления климата и его последствий (повышение температуры воды, ослабление зимнего конвективного перемешивания водных масс и насыщения зоны фотосинтеза биогенными элементами, снижение концентрации кислорода в водной толще). Вследствие экстремально тёплой зимы 2018/2019 гг. [Гинзбург и др., 2021] вертикальный перенос биогенов в фотическую зону был замедлен, массовые виды диатомовых водорослей не получили достаточно силикатов и азота для своего развития и пищевые потребности *C. euxinus*, по-видимому, в полной мере не удовлетворялись. Однако низкая плотность популяции *C. euxinus* и слабая внутривидовая конкуренция за пищу также способствовали созданию благоприятных условий для аккумуляции жировых резервов у старших возрастных стадий. Очевидно, следует учитывать то, что крупные *C. euxinus* с мощным фильтрационным аппаратом, в отличие от копепод с небольшими размерами тела, имеют возможность питаться крупноклеточными диатомовыми водорослями, устойчивыми к недостатку биогенов в воде и высокой интенсивности солнечной радиации [Stelmakh, Kovrigina, Gorbunova, 2023]. Большой удельный объём жировых мешков у V копеподитных стадий *C. euxinus* отражает высокий репродуктивный потенциал вида, так как жировые резервы, на 80 % состоящие из инертных восков, используются в процессе развития копепод в основном для образования гонад [Yuneva et al., 1999].

Заключение

В глубоководной области пелагиали кавказского сектора моря в октябре 2019 г. распределение численности и биомассы *C. euxinus* в основном определялось локализацией и активностью черноморских квазистационарных гидродинамических образований. Максимумы численности ($7,4$ тыс. экз. $\cdot$ м $^{-2}$) и биомассы ($5,7$ г $\cdot$ м $^{-2}$) этой копеподы были отмечены в периферической области восточного циклонического круговорота. Средние численность и биомасса *C. euxinus* в открытой северо-восточной части моря составили соответственно $(3,9 \pm 1,2)$ тыс. экз. $\cdot$ м $^{-2}$ и $(3,4 \pm 0,3)$ г $\cdot$ м $^{-2}$. В зоне шельфа численность вида снизилась до $2,4$ тыс. экз. $\cdot$ м $^{-2}$, а биомасса — до $0,46$ г $\cdot$ м $^{-2}$, что можно объяснить доминированием в мелководных районах младших возрастных стадий *C. euxinus*. Низкие величины численности и биомассы популяции *C. euxinus* в кавказском глубоководном секторе моря могут быть связаны с продолжающимся потеплением климата и изменениями гидрологического режима. Вследствие экстремально тёплой зимы 2018/2019 гг. интенсивность зимнего конвективного перемешивания воды снизилась и вертикальный перенос биогенных элементов в фотическую зону был ослаблен, что создало неблагоприятные условия для весеннего размножения фитопланктона. Массовые виды диатомовых водорослей не получили достаточно силикатов и азота для своего развития, и пищевые потребности *C. euxinus* в полной мере не удовлетворялись. Однако, благодаря способности этих копепод потреблять крупноклеточные диатомовые водоросли, устойчивые к недостатку биогенов, формирование больших запасов липидов (до 23 % объёма тела) у V копеподитов оказалось возможным на фоне низкой плотности популяции *C. euxinus* в кавказском секторе моря. Высокая доля копеподитов V стадии развития (совместно с самками и самцами, составлявшими 87 % общей численности популяции), накопивших большое количество резервного жира, отражает значительный репродуктивный потенциал вида в глубоководных районах моря осенью 2019 г.

Список литературы

1. Аннинский Б. Е., Тимофеев Ф. Распределение зоопланктона в западном секторе Чёрного моря в октябре 2005 г. // Морской экологический журнал. – 2009. – Т. 8, № 1. – С. 17–31. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/996>
2. Арашкевич Е. Г., Луппова Н. Е., Подымов О. И., Часовников В. К. Экологический мониторинг пелагического сообщества // Некоторые результаты комплексной прибрежной экспедиции «Чёрное море – 2017» на МНИС «Ашамба» / под ред. А. Г. Зацепина, С. Б. Куклева. – Москва : Науч. мир, 2018. – С. 44–66.
3. Видничук А. В., Коновалов С. К. Изменение кислородного режима глубоководной части Чёрного моря за период 1980–2019 годы // Морской гидрофизический журнал. – 2021. – Т. 37, № 2. – С. 195–206. – <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2021-2-195-206>
4. Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Шушкина Э. А. Экосистема Чёрного моря. – Москва : Наука, 1992. – 111 с.
5. Гинзбург А. И., Костяной А. Г., Серых И. В., Лебедев С. А. Климатические изменения гидрометеорологических параметров Чёрного и Азовского морей (1980–2020 гг.) // Океанология. – 2021. – Т. 61, № 6. – С. 900–912. – <https://doi.org/10.31857/S003015742106006X>
6. Губарева Е. С., Аннинский Б. Е. Аномальное сокращение численности и биомассы копепоиды *Calanus euxinus* в глубоководных районах Чёрного моря осенью 2019 г. Что происходит в морской экосистеме? // Морской биологический журнал. – 2025. – Т. 10, № 1. – С. 1–15. (В печати).
7. Губарева Е. С., Аннинский Б. Е. Количественное распределение и жировые запасы популяции *Calanus euxinus* (Copepoda) в Чёрном море в позднесенний период 2017 г. // Океанология. – 2024. – Т. 64, № 3. – С. 462–472. – <https://doi.org/10.31857/S0030157424030074>
8. Губарева Е. С., Аннинский Б. Е. Состояние популяции *Calanus euxinus* (Copepoda) в открытой пелагиали и зоне крымского шельфа Чёрного моря осенью 2016 г. // Морской биологический журнал. – 2022. – Т. 7, № 3. – С. 17–27. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2022.07.3.02>
9. Загородняя Ю. А., Драгун И. Е., Галаговец Б. А., Гарбазей О. А., Губанов В. В., Кудякова А. С., Литвинюк Д. А., Попова Е. В. Сезонные изменения численности, биомассы и видового разнообразия зоопланктона в открытом море у берегов Крыма (Чёрное и Азовское моря) // Океанология. – 2023. – Т. 63, № 2. – С. 255–265. – <https://doi.org/10.31857/S0030157423010173>
10. Ковалев А. В. Изменение состава и количественных показателей зоопланктона в период интенсивного антропогенного воздействия на экосистему моря // Современное состояние ихтиофауны Чёрного моря / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского ; под ред. С. М. Коновалова. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 1996. – С. 134–138.
11. Новикова А. М., Полонский А. Б. Междесятилетняя изменчивость температуры поверхности и холодного промежуточного слоя в Чёрном море // Системы контроля окружающей среды. – 2018. – № 14. – С. 110–115. – <https://doi.org/10.33075/2220-5861-2018-4-110-115>
12. Светличный Л. С., Губарева Е. С. Продукционные характеристики *Calanus euxinus* – важного компонента кормовой базы планктоноядных рыб Чёрного моря // Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского ; ред.: В. Н. Еремеев [и др.]. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2011. – С. 283–293.

13. Светличный Л. С., Губарева Е. С. Состояние популяции *Calanus euxinus* (Copepoda) в северо-западной части Чёрного моря в октябре 2010 г. // Морской экологический журнал. – 2014. – Т. 13, № 1. – С. 69–71. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1326>
14. Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A. Mesozooplankton communities in deep-water areas of the Black Sea: are their composition and biomass regulated by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 // Biology Bulletin. – 2024. – Vol. 51, nr 1. – P. 165–176. – <https://doi.org/10.1134/S106235902360397X>
15. Arashkevich E. G., Drits A. V., Timonin A. G., Kremenetsky V. V. Variability of spatial zooplankton distribution affected by the water dynamics in the northeastern part of the Black Sea // Oceanology. – 2002. – Vol. 42, suppl. 1. – P. 579–594.
16. Arashkevich E. G., Stefanova K., Bandelj V., Siokou I., Terbiyik K. T., Ak Orek Y., Timofte F., Timonin A., Solidoro C. Mesozooplankton in the open Black Sea: regional and seasonal characteristics // Journal of Marine Systems. – 2014. – Vol. 135. – P. 81–96. – <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.07.011>
17. Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaentologia Electronica. – 2001. – Vol. 4, iss. 1. – Art. 4. – https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
18. Stelmakh L., Kovrigina N., Gorbunova T. Phytoplankton seasonal dynamics under conditions of climate change and anthropogenic pollution in the western coastal waters of the Black Sea (Sevastopol Region) // Journal of Marine Science and Engineering. – 2023. – Vol. 11, iss. 3. – Art. 569. – <https://doi.org/10.3390/jmse11030569>
19. Svetlichny L., Yuneva T., Hubareva E., Schepkina A., Besiktepe S., Kideys A., Bat L., Sahin F. Development of *Calanus euxinus* during spring cold homothermy in the Black Sea // Marine Ecology Progress Series. – 2009. – Vol. 374. – P. 199–213. – <https://doi.org/10.3354/meps07740>
20. Vinogradov M. E., Shushkina E. A., Mikaelyan A. S., Nezlin N. P. Temporal (seasonal and interannual) changes of ecosystem of the open waters of the Black Sea // Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies / eds: S. Besiktepe [et al.]. – Dordrecht [et al.] : Kluwer Acad. Publ., 1999. – P. 109–129. – (NATO Science Series ; vol. 56). – https://doi.org/10.1007/978-94-011-4568-8_8
21. Yuneva T. V., Svetlichny L. S., Yunev O. A., Georgieva L. V., Senichkina L. G. Spatial variability of *Calanus euxinus* lipid content in connection with chlorophyll concentration and phytoplankton biomass // Oceanology. – 1997. – Vol. 37, nr 5. – P. 672–678. – <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.760238>
22. Yuneva T. V., Svetlichny L. S., Yunev O. A., Romanova Z. A., Kideys A. E., Bingel F., Yilmaz A., Uysal Z., Shulman G. E. Nutritional condition of female *Calanus euxinus* from cyclonic and anticyclonic regions of the Black Sea // Marine Ecology Progress Series. – 1999. – Vol. 189. – P. 195–204. – <https://doi.org/10.3354/meps189195>
23. Yuneva T. V., Zabelinsky S. A., Datsyk N. A., Schepkina A. M., Nikolski V. N., Shulman G. E. Influence of food quality on lipids and essential fatty acids in the body of the Black Sea sprat *Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae) // Journal of Ichthyology. – 2016. – Vol. 56, nr 3. – P. 397–405. – <https://doi.org/10.7868/S0042875216030218>

**POPULATION STATUS OF COPEPOD *CALANUS EUXINUS* IN THE NORTHEASTERN
DEEP-SEA AREAS AND SHELF ZONE OFF THE COAST OF THE CAUCASUS
(BLACK SEA) IN AUTUMN 2019**

Hubareva E. S.

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

e-mail: ehubareva@ibss.su

Abstract: The aim of the present work was to study the abundance, biomass, size-age structure and lipid reserves of the population of *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 (Copepoda) in the northeastern deep-sea areas and shelf zone off the coast of the Caucasus (Black Sea) based on the field material collected in October 2019 (110th cruise of the R/V «Professor Vodyanitsky»). Lipid reserves were estimated basing on the specific oil sac volume (% of the body volume) in the late copepodite stages, females and males of *C. euxinus*. Mean abundance and biomass of *C. euxinus* in the open northeastern part of the Caucasus sector of the sea were (3.9 ± 1.2) thousand ind. $\cdot$ m⁻² and (3.4 ± 0.3) g m⁻², respectively. Low values of the abundance and biomass of the *C. euxinus* population may be related to ongoing climate warming and changes in the hydrological regime of the Black Sea. Due to the extremely warm winter of 2018/2019, the intensity of winter convective mixing of seawater decreased and the vertical transfer of nutrients to the photic zone was weakened, which created unfavorable conditions for the spring development of mass phytoplankton species. Against the background of the low population density of *C. euxinus* in the Caucasian sector of the sea, the formation of large amount of lipid reserves (up to 23 % of body volume) in V copepodites occurred due to the ability of these copepods to consume large-celled diatoms which are resistant to a lack of nutrients. The high proportion of late copepodite stages, females and males (up to 87 % of the total population) indicated significant reproductive potential of the species in the deep-sea areas in autumn of 2019.

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

Сведения об авторе

Губарева
Елена
Сергеевна

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, ehubareva@ibss.su

Поступила в редакцию 01.02.2025 г.

Принята к публикации 12.02.2025 г.

ОСОБЕННОСТИ ИХТИОФАУНЫ ОЗЕРА ПАНСКОЕ (КРЫМ) *

Царин С. А.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
г. Севастополь, Российская Федерация,
e-mail: 55tsarin11@ibss-ras.ru

Аннотация: В сентябре 2024 г. в озере Панское (Крым) отмечено 7 видов рыб: семейство Атериновые (Atherinidae): *Atherina boyeri* Risso (*A. mochon pontica*, *A. boyeri pontica*) — черноморская атерина; семейство Бычковые (Gobiidae): *Zosterisessor ophiocephalus* (Pallas) — бычок-травяник, *Neogobius melanostomus* (Pallas) — бычок-кругляк; семейство Скорпеновые (Scorpaenidae): *Scorpaena porcus* Linnaeus — скорпена или морской ёрш; семейство Губановые (Labridae): *Symphodus ocellatus* (Forsskal) — глазчатый губан; семейство Кефалевые (Mugilidae): *Chelon auratus* (Risso) — сингиль; семейство Ставридовые (Carangidae): *Trachurus ponticus* Aleev (*T. mediterraneus*, *T. mediterraneus ponticus*) — черноморская ставрида. Бычки, скорпена и глазчатый губан являются прибрежными донными видами; черноморская атерина, черноморская ставрида и кефаль сингиль — пелагическими, но мигрирующими в прибрежные мелководья. Все эти рыбы могут заходить в озеро Панское для питания. Скорпена, бычки — травяник и кругляк, глазчатый губан и черноморская атерина могут или даже предпочитают нереститься в глубинах озера, в соответствующих биоценозах. Наш материал был собран, когда нерест у всех этих видов закончился. Черноморская ставрида и сингиль нерестятся только в открытых водах.

Ключевые слова: озеро Панское, Чёрное море, ихтиофауна, место нереста, миграционный путь

Введение

Озеро Панское Тарханкутского полуострова Республики Крым расположено на западе центральной части Черноморского района. Оно принадлежит к группе солёных озёр. По происхождению является лиманным озером, ранее было бессточным. В 1978 году узкий перешеек, разделяющий озеро и Ярылгачскую бухту Чёрного моря, был разрыт при строительстве порта и озеро соединилось с морскими водами. В настоящее время озеро Панское является не озером, а фактически заливом или лагуной. Озеро соединено с Ярылгачской бухтой в 4,5 км юго-западнее посёлка Межводное (рис. 1). Основным источником поступления воды в озеро-залив — Ярылгачская бухта, а затем и Чёрное море [Панское — озеро-порт ...].

Это третье по площади зеркала озеро в Черноморском районе и четвёртое — на Тарханкуте. Площадь озера — 5,2 км², длина — 4,5 км, ширина средняя — 1,2 км, ширина наибольшая — 2,25 км, протяжённость береговой линии — 16 км. Вместе с тем данное озеро очень мелкое, средняя глубина — 0,8 м, максимальная глубина — 1,05 м, а в период прилива — до 1,2 м. Температура воды в озере в течение года колеблется от 4–13 °С зимой до 16–27 °С летом (рис. 2) [Lake Pansky]. Солёность озера близка к аналогичному показателю черноморских вод и составляет 18,1–20,5 ‰ [Экспедиционные исследования ...].

Дно озера покрыто 5–35-сантиметровым слоем высокоминерализованной иловой сульфатной грязи. Повышенное содержание в ней минералов позволило в 1996 году отнести панские грязи к лечебным. В озере находятся грязи двух видов — чёрные и тёмно-серые высокоминерализованные. Но пока целенаправленная разработка их не ведётся, как и нет построенных грязелечебниц.

* Работа выполнена в рамках темы госзадания ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН» «Трансформация структуры и функций экосистем морской пелагиали в условиях антропогенного воздействия и изменений климата», регистрационный номер 124030400057-4.

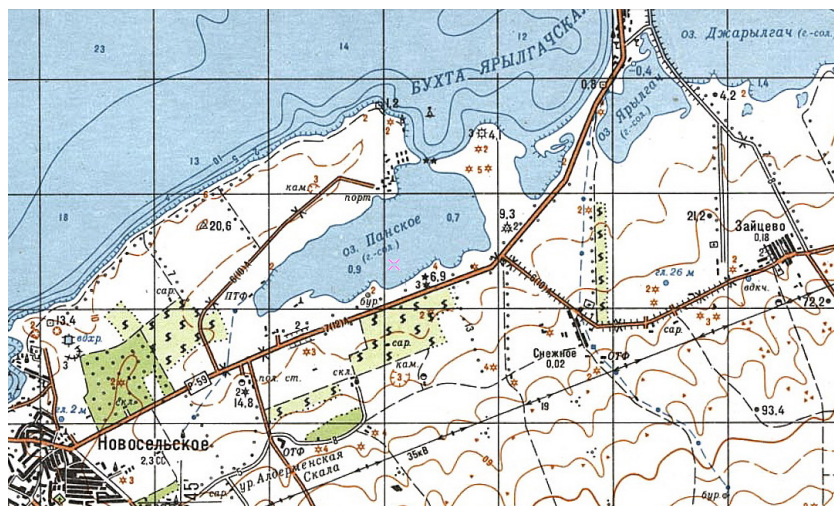


Рис. 1. Карта озера Панское в Крыму [Панское озеро на карте ...]

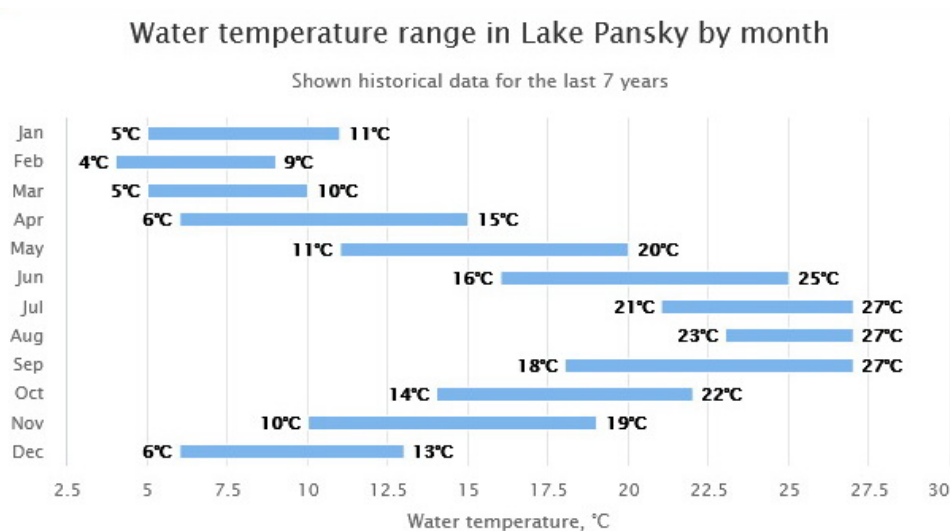


Рис. 2. Температура воды в озере Панское (Крым) по месяцам [Lake Pansky]

Несмотря на то что озеро Панское мелкое, малопримечательное внешне и имеет относительно небольшие размеры, природа здесь удивляет богатством флоры и фауны. В районе озера произрастают 600 видов растений (25 % всех крымских видов), в том числе и краснокнижных. В окрестностях озера проживают 120 видов птиц и млекопитающих. Здесь обитают различные ящерицы, змеи и паукообразные.

Кроме природных красот и лечебных грязей, Панское озеро привлекает людей рыбалкой. Поскольку главный источник водосбора в Панском озере — это Чёрное море, то и рыбалка здесь, соответственно, морская. Рыболовный сезон лучше начинать в середине весны, после зимних штормов, а что касается времени суток, то предпочтительнее раннее утро или поздний вечер [Панское озеро в Крыму].

В силу значимости озера Панское для туристического отдыха и любительской рыбалки в Крыму изучение его ихтиофауны имеет определённый научный интерес. К тому же специальные ихтиологические исследования в акватории озера не проводились. В связи с особенностями водообмена озера, а также малой глубиной (порядка 1 м) оно имеет важное значение при изучении вопросов экологии и биологии ряда видов черноморских рыб.

Материал и методы

Материал получен в рамках проведения ихтиологической судебной экспертизы образцов биологических ресурсов. Восьмого сентября 2024 г., в период времени с 19 ч 50 мин до 20 ч 20 мин, осуществлялась добыча (вылов) водных биологических ресурсов (далее — ВБР) в акватории озера Панское Чёрного моря (внутренние морские воды РФ), примерно в 1 км 100 м от бетонного завода в сторону села Межводное Черноморского района Республики Крым, с применением ловушечного орудия — вентера (орудие добычи, запрещённое для всех видов ВБР при любительском рыболовстве). Целью поимки была черноморская травяная креветка *Palaemon adspersus* Rathke, 1837, однако в вентер попал и некоторое количество черноморских рыб. Результаты по биологии и экологии ВБР, не связанные с процессом ведения уголовного дела, разрешены к публикации в открытой печати Службой в городе Севастополе Пограничного управления ФСБ России по Республике Крым. Экспертиза представленных рыб (камеральная обработка ихтиологического материала) проводилась при естественном освещении в лаборатории отдела ихтиологии ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН» по адресу: г. Севастополь, просп. Нахимова, 2.

Исследования представленных организмов выполнялись стандартными методами — визуальными, счётными и измерительными.

Предварительно представленные на экспертизу ВБР были разморожены, а образовавшаяся при размораживании рыб жидкость слита. Идентификация видов рыб выполнялась по основным определителям черноморских рыб [Световидов, 1964; Васильева, 2007] и создаваемому в ФИЦ ИнБЮМ электронному атласу-определителю [Царин, 2021]. Для видовой идентификации при необходимости применяли стереомикроскоп SZM-45 с плавным увеличением (инв. № 0100022100). При измерении рыб использовалась линейка измерительная металлическая (зав. № 20048-05, инв. № 101002707, 1–500 мм, $\pm 0,5$ дел., номер свидетельства о поверке С-КС/28-08-2024/366738224 до 27.08.2025 ФБУ «Севастопольский ЦСМ»). При взвешивании рыб использовали поверенные электронные весы (Sartorius excellence E 2000 D, зав. № 40060066, инв. № 0100020593, 0,02–2000 г, класс точности средний, номер свидетельства о поверке С-КС/19-08-2024/363721008 до 18.08.2025 ФБУ «Севастопольский ЦСМ»). У рыб измерялась стандартная (промысловая) длина (SL) — от кончика рыла до начала хвостового плавника (конца позвоночного столба), а отдельные особи затем были вскрыты для определения пола и стадии зрелости. Общий сырой вес рыб каждого вида определялся путём суммирования масс отдельно взвешенных особей (для некоторых исследований следует учитывать, что после заморозки при температуре $-7 \dots -20$ °C в процессе размораживания организм теряет от 10 до 20 % своего веса).

Результаты и обсуждение

Подвергнутые ихтиологической экспертизе ВБР относятся к семи видам: семейство Атериновые (Atherinidae): *Atherina boyeri* Risso, 1810 (*A. mochon pontica*, *A. boyeri pontica*) — черноморская атерина или черноморский снеток; семейство Бычковые (Gobiidae): *Zosterisessor ophiocephalus* (Pallas, 1814) — бычок-травяник, травяник, зеленчак, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) — бычок-кругляк; семейство Скорпеновые (Scorpaenidae): *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 — черноморская скорпена, скорпена, морской ёрш, скорпида; семейство Губановые (Labridae): *Symphodus ocellatus* (Forsskal, 1775) — глазчатый губан, зеленушка; семейство Кефалевые (Mugilidae): *Chelon auratus* (Risso, 1810) — сингиль; семейство Ставридовые (Carangidae): *Trachurus ponticus* Aleev, 1956 (*T. mediterraneus*, *T. mediterraneus ponticus*) — черноморская ставрида. И по численности, и по биомассе доминировал бычок-травяник. На втором месте по численности была черноморская атерина. Соотношение исследованных видов по численности и биомассе представлено на диаграммах (рис. 3, 4).

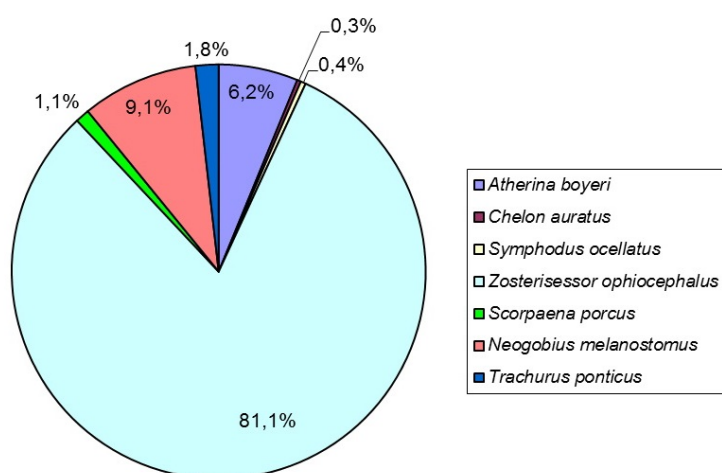


Рис. 3. Численность рыб в озере Панское в сентябре 2024 г.

Всего проанализировано 50 экземпляров черноморской атерины — *A. boyeri* (*A. mochon pontica*, *A. boyeri pontica*) общей массой 169,8 г.

Соотношение самцов и самок атерины *A. boyeri* было 1,4 : 1; SL самцов атерины составила 6,0–8,7 см, в среднем 7,1 см, самок — 6,1–8,8 см, в среднем 7,3 см. В целом по виду SL была 5,5–8,8, в среднем 7,0 см (с учётом ювенильных особей). При разбивке по 0,5 см модальный класс для самцов составили особи со стандартной длиной 6,6–7,0 см (рис. 5), а для самок — 7,1–7,5 см (рис. 6), поэтому суммарно для всех особей модальная группа получилась 6,6–7,5 (рис. 7). Масса самцов колебалась от 1,9 до 6,4 г, в среднем 3,8 г, а самок — от 1,9 до 6,6 г, в среднем 3,8 г. В целом по виду масса колебалась от 1,6 до 6,6 г, средняя составила 3,4 г. Пять особей длиной 5,5–6,1 см и массой 1,6–2,5 г были ювенильными. Все зрелые особи были отнерестившимися.

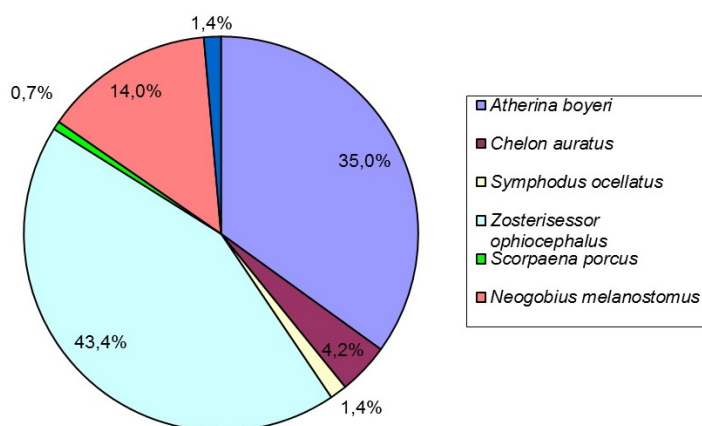


Рис. 4. Биомасса рыб в озере Панское в сентябре 2024 г.

Черноморская атерина широко распространена в Чёрном и Азовском морях, встречается возле всех берегов, заходит в пресную воду устьев рек и каналов, обитает также в водоёмах с повышенной (до 38 ‰) солёностью, таких как Восточный Сиваш. Наиболее многочисленна в Азовском море, Каркинитском заливе, озере Донузлав. Это морской или солоноватоводный (по К. Ф. Кесслеру), мало мигрирующий вид [Световидов, 1964; Болтачев, Карпова, 2017].

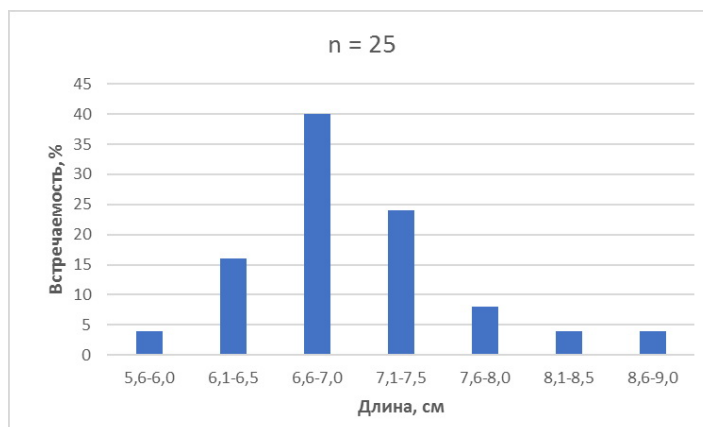


Рис. 5. Размерный состав самцов *Atherina Boyeri* в озере Панское (08.09.2024 г.)

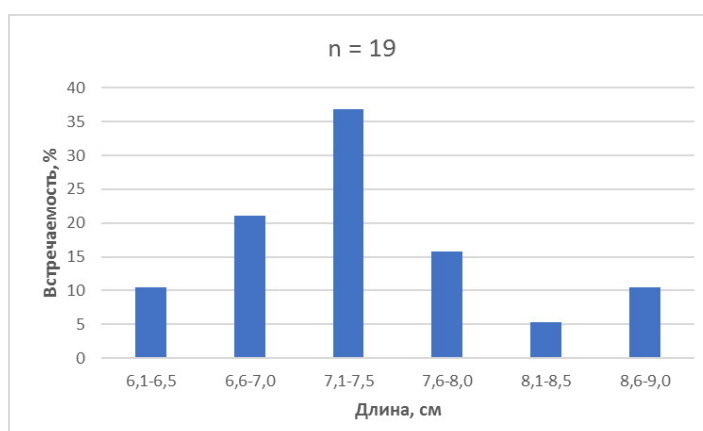


Рис. 6. Размерный состав самок *Atherina Boyeri* в озере Панское (08.09.2024 г.)

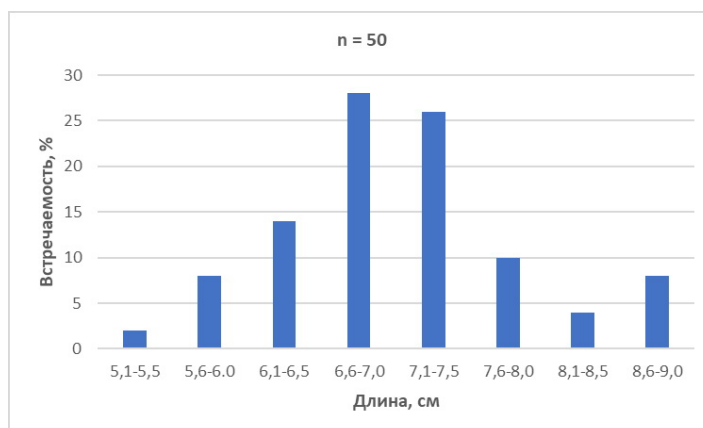


Рис. 7. Размерный состав *Atherina Boyeri* в озере Панское, особи обоих полов (08.09.2024 г.)

Эта морская стайная рыба, по мере прогревания воды, поднимается к поверхности и подходит к берегам, что происходит обычно начиная с апреля.

Обработано 62 экземпляра бычка-травяника — *Z. ophiocephalus* — общей массой 2205,9 г. Стандартная длина травяника составила 6,3–17,0 см, в среднем 8,7 см. При разбивке по 1,0 см модальный класс составили особи со стандартной длиной 12,0–13,0 см (рис. 8). Масса колебалась от 4,3 до 87,5 г, средняя составила 35,6 г.

Этот бычок является морской донной рыбой, живущей на глубинах менее 10 м, выходец из Средиземного моря, натурализовался в Чёрном и Азовском морях. Обитает в бухтах, лиманах и лагунах обычно с илистым грунтом, в зарослях морской травы (*Zostera*). В пресных водах отсутствует, но переносит широкий диапазон солёности, от 6 до 18 ‰ [Фауна Украины ... , 1986; Kutsyn et al., 2022].

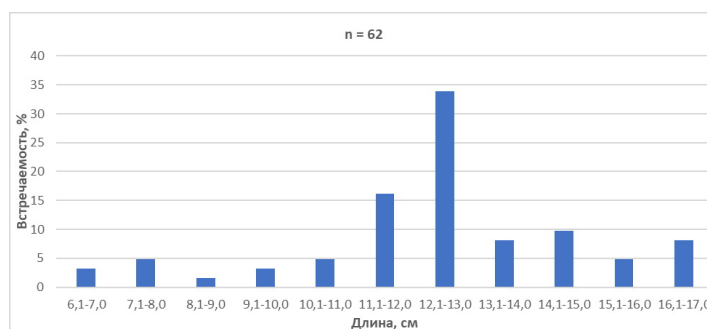


Рис. 8. Размерный состав *Zosterisessor ophiocephalus* в озере Панское (08.09.2024 г.)

Проанализировано 20 экземпляров бычка-кругляка — *N. melanostomus* — общей массой 246,9 г. Стандартная длина кругляка составила 3,9–11,2 см, в среднем 8,0 см. При разбивке по 1,0 см модальный класс составили особи со стандартной длиной 8,1–8,5 см (рис. 9). Масса колебалась от 1,0 до 36,3 г, средняя составила 12,3 г.

Нативный ареал вида включает бассейны Чёрного, Азовского, Каспийского и Мраморного морей. Данный вид очень широко расселился в водоёмах нашей планеты и даже служит модельным видом для изучения интродукции рыб [Cerwenka et al., 2023]. По системе каналов он проник в бассейн Балтийского моря и целенаправленно был вселён в Аральское. С балластными водами попал в Великие озёра Северной Америки, которые полностью освоил. В Крыму бычок-кругляк — наиболее распространённый вид вдоль всех берегов, особенно в бухтах и заливах, весьма многочислен в прибрежной зоне Азовского моря. Встречается также в некоторых водохранилищах, прудах и устьях рек полуострова.

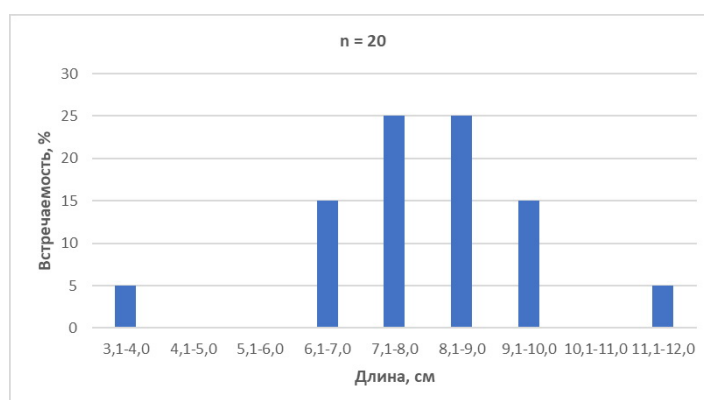


Рис. 9. Размерный состав *Neogobius melanostomus* в озере Панское (08.09.2024 г.)

Это солоноватоводный донный вид обитает в прибрежной зоне на глубинах от менее 1 до 20 м, предпочитает песчаные и ракушечные участки, нередок в зарослях zostеры [Световидов, 1964; Фауна Украины ... , 1986; Васильева, 2007].

Из семейства Губановые проанализировано 2 экземпляра глазчатого губана — *S. ocellatus*: SL — 6,1 и 6,4 см, массой 4,4 и 5,5 г, общая масса — 9,9 г.

Вид распространён в Средиземном, Адриатическом, Эгейском, Мраморном и Чёрном морях, в Азовском — обнаружен в районе Керченского пролива и в западной части, но встречается там весьма редко [Васильева, 2007; Емтыль, Иваненко, 2002; Световидов, 1964].

Обитает в каменистых субстратах с зарослями водорослей на глубинах от 0,4 до 30 м, однако наиболее многочисленна эта рыба на мелководьях [Фауна Украины ... , 1982].

Выполнен анализ 1 экз. скорпены — *S. Porcus*, SL составила 9,0 см, масса — 30,8 г.

Морской ёрш обитает в морях Средиземноморского бассейна, в Чёрном встречается у всех берегов (Крым, Кавказ, северо-западная часть Одесского залива, Турция, Болгария), отмечен и в озере Донузлав, иногда регистрируется в Керченском проливе и южной части Азовского моря.

Скорпена — морская рыба, избегает опреснённых вод. Обычно встречается в прибрежной зоне, чаще — среди зарослей морских трав, иногда — поблизости от скал и камней, покрытых водорослями, на глубинах преимущественно от 2 до 15 м, хотя замечена и на глубинах 0,5 и 40 м. Живёт в одиночку. Способна активно перемещаться. Зимует в глубоких местах [Фауна Украины ... , 1988].

Был проведён анализ 6 экземпляров кефали сингиль (*C. auratus*) общей массой 7,6 г: SL сингиля составила 4,1–5,5 см, в среднем 4,9 см, масса колебалась от 1,0 до 2,0 г, средняя составила 1,3 г. Все особи были неполовозрелыми.

Это морская пелагическая рыба, обитающая вблизи берегов. Сингиль является самым массовым видом аборигенных кефалей в Чёрном море [Емтыль, Иваненко, 2002].

У двух экземпляров черноморской ставриды (*T. ponticus*) SL составила 12,2 и 12,4 см (самцы II стадии зрелости), масса — 24,0 и 26,1 г соответственно, общая масса — 50,1 г.

Ставрида является морской стайной рыбой, в тёплый сезон подходит к берегам [Болтачев, Карпова, 2017].

По последним данным наиболее широко используемой ихтиологами систематики W. N. Eschmeyer [Eschmeyer's Catalog ...], черноморская ставрида описана как *T. ponticus*, однако в самой популярной базе данных по рыбам [FishBase] приводится название *T. mediterraneus*, а в ряде источников черноморская ставрида описана как подвид средиземноморской *T. mediterraneus ponticus*. При молекулярно-генетических исследованиях Ю. В. Слынько с соавторами [Slynko et al., 2018] установлено, что черноморская ставрида не является самостоятельным видом или подвидом, то есть не выявлены значимые отличия между черноморской и средиземноморской ставридами. Однако пока мы придерживаемся названия *T. ponticus*.

Нерест прибрежных донных видов (травяник, кругляк, глазчатый губан, скорпена) вполне может проходить в глубинах Панского озера. Нерест атерины начинается в апреле — мае и продолжается всё лето, до августа или начала сентября. Бычок-травяник нерестится в апреле — июне, достигнув возраста 2–3 лет, при длине около 9 см. У бычка-кругляка период размножения продолжается с апреля до сентября. Глазчатый губан нерестится в апреле — июле. Скорпена размножается с апреля до середины сентября. Сингиль в Чёрном море нерестится в июле — августе и даже до ноября. Нерест ставриды происходит с конца мая до конца августа [Световидов, 1964]. В период сбора материала в озере Панское ни один из видов пойманных в нём рыб не нерестился. Период нереста у всех семи видов был уже закончен.

Выводы

Из-за небольшой глубины ихтиофауна озера Панское весьма специфична и включает в основном прибрежные высокотолерантные виды. Кроме того, многие донные рыбы не любят иловые отложения.

В сентябре 2024 г. в озере обнаружено 7 видов рыб: сем. Атериновые (*Atherina boyeri* — черноморская атерина); сем. Бычковые (*Zosterisessor ophiocephalus* — бычок-травяник, *Neogobius melanostomus* — бычок-кругляк); сем. Скорпеновые (*Scorpaena porcus* — скорпена, морской ёрш);

сем. Губановые (*Symphodus ocellatus* — глазчатый губан); сем. Кефалевые (*Chelon auratus* — сингиль); сем. Ставридовые (*Trachurus ponticus* — черноморская ставрида). В озере-заливе отмечены как прибрежные черноморские донные виды, так и пелагические мигранты. Черноморская ставрида и кефаль сингиль заходят в озеро только на откорм, а нерестятся в открытом море.

Все остальные виды могут нереститься в озере. Однако в период исследований ни один из видов не нерестился. Их нерестовый период в момент поимки был уже закончен. Все отмеченные нами виды рыб в сентябре заходят в эту акваторию на откорм.

Очевидно, практически весь год в озере Панское (если исключить замерзание озера зимой в отдельные годы) могут обитать глазчатый губан и в отдельные тёплые годы — бычок-травяник. Остальные виды уходят на зимовку подальше от берега, в более глубокие места.

Список литературы

1. Болтачев А. Р., Карпова Е. П. Морские рыбы Крымского полуострова / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – 2-е изд. – Симферополь : Бизнес-Информ, 2017. – 376 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5698>
2. Васильева Е. Д. Рыбы Чёрного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригаллиных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С. В. Богородским. – Москва : ВНИРО, 2007. – 238 с.
3. Емтыль М. Х., Иваненко А. М. Рыбы юго-запада России : учеб. пособие. – Краснодар : Кубан. гос. ун-т, 2002. – 340 с.
4. Панское озеро в Крыму // Гид Крыма. – URL: <https://gidcrima.ru/evpatoriya/dostoprimechatelnosti/panskoe-ozero/> (дата обращения: 10.10.2024).
5. Панское озеро на карте Крымского полуострова // ЭтоМесто – старые карты России и мира онлайн. – 2009–2024. – URL: http://www.etomesto.ru/na-karte-crimea_panskoye-ozero/?ysclid=m6qvyyekk79700918940 (дата обращения: 04.08.2024).
6. Панское — озеро-порт посёлка Черноморское // Krymania.ru. – URL: <https://krymania.ru/ozero-panskoe-v-chernomorskom> (дата обращения: 10.10.2024).
7. Световидов А. Н. Рыбы Чёрного моря. – Москва ; Ленинград : Наука, 1964. – 552 с.
8. Фауна Украины. В 40 т. Т. 8. Рыбы. Вып. 3. Вьюновые, сомовые, икталуровые, пресноводные угри, конгеровые, саргановые, тресковые, колюшковые, игловые, гамбузиевые, зеусовые, сфиреновые, кефалевые, атериновые, ошибневые / Ю. В. Мовчан. – Киев : Наук. думка, 1988. – 368 с.
9. Фауна Украины. В 40 т. Т. 8. Рыбы. Вып. 4. Окунеобразные: окуневидные, губановидные, драконовидные, собачковидные, песчанковидные, лировидные, скумбриевидные / А. Я. Щербуха. – Киев : Наук. думка, 1982. – 384 с. (Укр.).
10. Фауна Украины. В 40 т. Т. 8. Рыбы. Вып. 5. Окунеобразные (бычковидные), скорпенообразные, камбалообразные, присоскопорообразные, удильщицообразные / А. И. Смирнов. – Киев : Наук. думка, 1986. – 320 с.
11. Царин С. А. Особенности создания определителей в программной оболочке Таксакейс для рыб Чёрного моря // Электронные информационные системы. – 2021. – № 1. – С. 62–71.
12. Экспедиционные исследования СО ФГБУ «ГОИН» гиперсолёных озёр Тарханкутской группы // Севастопольское отделение ФГБУ «ГОИН им. Н. Н. Зубова» : [сайт]. – URL: <https://sogoin.ru/2025/01/10/jekspedicionnye-issledovaniya-so-fgbu-goin-gipersolenyh-ozer-tarhankutskoj-gruppy/?ysclid=m6qwxjsbh2853221995> (дата обращения: 10.10.2024).
13. Cerwenka A. F., Brandner J., Dashinov D., Geist J. Small but mighty: The round goby (*Neogobius melanostomus*) as a model species of biological invasions // Diversity. – 2023. – Vol. 15, iss. 4. – Art. 528. – <https://doi.org/10.3390/d15040528>.

14. Eschmeyer's Catalog of Fishes : [site] / Inst. for Biodiversity Science and Sustainability. – URL: <https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp> (accessed: 10.09.2024).
15. FishBase. World Wide Web electronic publication : [site] / eds: R. Froese, D. Pauly. – 2024. – URL: <https://www.fishbase.org.au/search.php> (accessed: 24.10.2024).
16. Kutsyn D. N., Chesnokova I. I., Danilyuk O. N., Statkevich S. V., Ablyazov E. R., Belogurova R. E. Age, growth, maturation, and mortality of grass goby *Zosterisessor ophiocephalus* (Gobiidae) of the Karkinitzky Gulf, the Black Sea // Journal of Ichthyology. – 2022. – Vol. 62, iss. 1. – P. 109–116. – <https://doi.org/10.1134/S0032945221060096>
17. Lake Pansky : Sea water temperature in Lake Pansky today // Sea Temperature : [site]. – URL: <https://seatemperature.net/current/crimea/temperatura-vody-v-ozero-panskoe> (accessed: 24.10.2024).
18. Slynko Y. V., Boltachev A. R., Karpova E. P., Slynko E. E. The taxonomic status and intraspecific differentiation of the Black Sea Horse Mackerel, *Trachurus mediterraneus ponticus* (Aleev, 1956) (Carangidae) // Russian Journal of Marine Biology. – 2018. – Vol. 44, iss. 2. – P. 112–121. – <https://doi.org/10.1134/S1063074018020104>

FEATURES OF ICHTHYOFAUNA OF PANSKOE LAKE (CRIMEA)

Tsarin S. A.

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation,
e-mail: 55tsarin11@ibss-ras.ru

Abstract: In September 2024, 7 fish species were recorded in the Lake Panskoe (Crimea): family Atherinidae: *Atherina boyeri* Risso (*A. mochon pontica*, *A. boyeri pontica*) — Black Sea big-scale sand smelt; Family Gobiidae: *Zosterisessor ophiocephalus* (Pallas) — Grass goby; *Neogobius melanostomus* (Pallas) — Round goby; family Scorpaenidae: *Scorpaena porcus* Linnaeus — European black scorpionfish; family Labridae: *Symphodus ocellatus* (Forsskal) — Ocellated wrasse; family Mugilidae: *Chelon auratus* (Risso) — Golden grey mullet; family Carangidae: *Trachurus ponticus* Aleev (*T. mediterraneus*, *T. mediterraneus ponticus*) — Black Sea horse mackerel. Gobiidae, European black scorpionfish and Ocellated wrasse are coastal bottom-dwelling species, Black Sea big-scale sand smelt, Black Sea horse mackerel and Golden grey mullet are pelagic fishes but migrate to coastal shallows. All these fish may enter in the Lake Panskoe for feeding. European black scorpionfish, Grass gobies and Round gobies, Ocellated wrasse and Black Sea big-scale sand smelt can or even prefer to spawn in the depths of the lake in appropriate biocenoses. Our material was collected when all these species had finished spawning. Black Sea horse mackerel and Golden grey mullet spawn only in open waters.

Keywords: lake Panskoe, Black Sea, ichthyofauna, spawning site, migration route

Сведения об авторе

Царин
Сергей
Анатольевич

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, 55tsarin11@ibss-rus.ru

Поступила в редакцию 03.02.2025 г.
Принята к публикации 14.02.2025 г.

СТРУКТУРА, ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ
И ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ

УДК 551.521.16:582.536.15-113.2

DOI: [10.21072/eco.2024.09.4.05](https://doi.org/10.21072/eco.2024.09.4.05)

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ В ПОЛОГЕ
МОРСКОЙ ТРАВЫ *ZOSTERA NOLTII* HORNEMANN
(БУХТА КАЗАЧЬЯ, ЧЁРНОЕ МОРЕ) *

Фирсов Ю. К.

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

Аннотация: Морские травы в прибрежных экосистемах играют важную роль в создании разнообразия местообитаний, преобразовании энергии и вещества. Их заросли образуют пологи, в которых создаётся градиент освещённости. Исследования проводились 14 августа 2019 г. в мелководной части бухты Казачья (Севастополь, Чёрное море) в условиях безоблачного неба. В выбранной точке полога морской травы *Zostera noltii* были проведены измерения интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР). В течение всего периода исследований растения находились в вертикальном положении. Было обнаружено, что распределение биомассы *Z. noltii* по высоте полога изменяется неравномерно (биомасса увеличивается с глубиной) и это отражается в вертикальном распределении ФАР. Было отмечено, что ФАР уменьшается с глубиной полога, причём характер этого уменьшения во многом зависит от высоты солнца. **Ключевые слова:** растительный полог, морская трава, фотосинтетически активная радиация, *Zostera noltii*, Чёрное море

Введение

Многоклеточные водоросли и морские травы в прибрежных экосистемах играют важную роль в создании разнообразия местообитаний, преобразовании энергии и вещества [Austin et al., 2021; Pan, García-Giron, Iversen, 2023; Prazukin et al., 2025; Shadrin, Yakovenko, Anufriieva, 2025]. Их заросли образуют пологи, в которых создаётся градиент освещённости, что структурирует вертикальный профиль фотосинтеза [Brun et al., 2003; Zimmerman, 2003; Björk et al., 2021]. Солнечный свет необходим для существования всех фототрофных организмов, поэтому для оценки продуктивности полога должен быть известен характер вертикального распределения светового поля. Исследования вертикального градиента поступающей солнечной энергии в пологах наземных растений начались гораздо раньше, чем аналогичные исследования водных [Тооминг, 1984; Карманова, Судницына, Ильина, 1987]. Специфика водной среды и морфологические особенности водных фототрофов потребовали новых подходов к изучению структуры их пологов [Празукин, 2015; Празукин и др., 2020] и распределения солнечной радиации внутри них [Enríquez, Pantoja-Reyes, 2005; Zimmerman, 2006; Chartrand et al., 2016; Prazukin et al., 2025]. Несмотря на имеющиеся исследования, конкретных данных для разных видов всё ещё недостаточно.

Основная цель данной работы — описать и проанализировать экспериментальные данные формирования вертикального профиля распределения фотосинтетически активной радиации (ФАР) в пологе морской травы *Zostera noltii* Hornemann при различных высотах солнца.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Экосистемы экстремальных местообитаний Азово-Черноморского бассейна и других регионов: биоразнообразие, функционирование, динамика и биоресурсный потенциал» (№ гос. регистрации 124030100107-9).

Материал и методы

Исследования проводились 14 августа 2019 г. в мелководной части бухты Казачья (Севастополь, Чёрное море, рис. 1а–1в) в условиях безоблачного неба. В одной выбранной точке с координатами 44°57'26" с. ш., 33°40'33" в. д. в светлое время суток проводились измерения фотосинтетически активной радиации в пологе *Z. noltii* с помощью измерителя, разработанного в Морском гидрофизическом институте РАН [Латушкин, Кудинов, 2019]. Измерения проводились в двух режимах: первый из них включал непрерывные стационарные измерения интенсивности ФАР (IPAR, мкЭ/м²/с) на нижней границе полога в светлое время суток (с 8:15 до 18:35), второй заключался в вертикальном зондировании ФАР с высоким разрешением по глубине (0,01 м) от поверхности до дна при различных высотах солнца. Всего было выполнено двенадцать зондирований (по четыре зондирования в 8:15, 11:45 и 18:37, параллельно со стационарными измерениями).

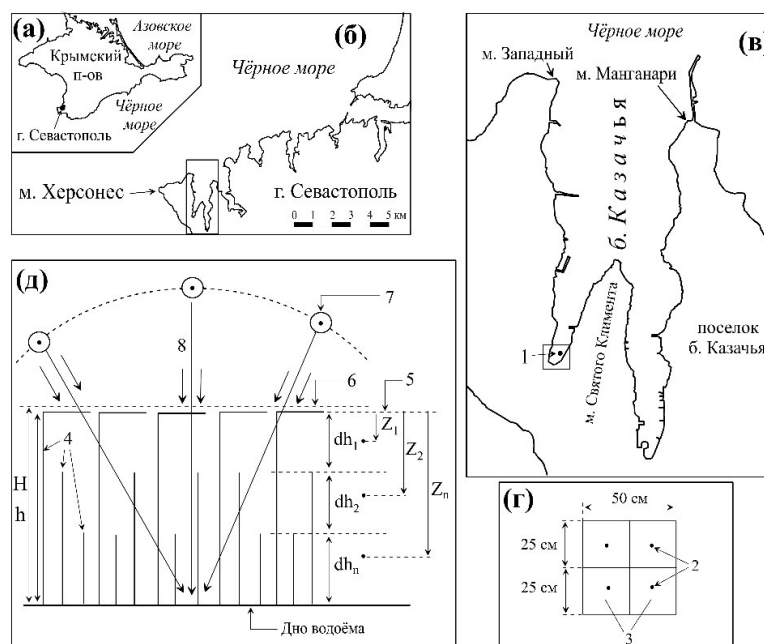


Рис. 1. Бухта Казачья (Севастополь, Чёрное море) в разных масштабах (а–в). Схематический рисунок полога *Z. Noltii* (г). Схема взаимного расположения учётных площадок (д). 1 — место проведения исследований; 2 — положение точки измерения интенсивности фотосинтетически активной радиации в пологе *Z. noltii*; 3 — контрольная площадка размером 0,0625 м²; 4 — стебли и листья *Z. noltii*; 5 — верхняя граница полога *Z. noltii*; 6 — граница раздела воды и воздуха; 7 — различные высоты солнца; 8 — поток солнечной радиации; Н — глубина; h — высота полога; горизонтальный слой полога с шагом dh = 5 см; Z — расстояние от верхней границы полога

После проведения измерений ФАР в этой же части полога все особи *Z. noltii* полностью удалялись с контрольного участка размером 0,0625 м². Каждое растение разрезалось на горизонтальные фрагменты, расположенные на расстоянии 5 см друг от друга. Полученные фрагменты помещались вместе, высушивались при температуре 105 °С до постоянного веса, их сухой вес ($W_{dry}(z)$) определялся с точностью до 0,01 г. Значение сухого веса на единицу нижней поверхности было рассчитано ($W_{dry}(z)/S_0$) для каждого горизонтального слоя полога (рис. 1д): $mdry(z) = W_{dry}(z)/S_0$, г (сухая масса)/м², (где $W_{dry}(z)$ — сухая масса растительных фрагментов в горизонтальном слое полога шириной 5 см на соответствующей глубине Z, S_0 — площадь поверхности контрольного участка).

Результаты

С увеличением глубины распространение ФАР существенно зависело от высоты солнца (рис. 2). Результаты измерений показывают большое влияние эффекта Френеля на значения ФАР. Было обнаружено, что при углах солнца $< 49^\circ$ интенсивность ФАР в нижней части полога демонстрирует слабую изменчивость (значения интенсивности ФАР не превышали $100 \text{ мкЭ/м}^2/\text{с}$ до полудня и $200 \text{ мкЭ/м}^2/\text{с}$ после полудня). При высотах солнца $\sim 50^\circ$ и более интенсивность ФАР резко возрастала, особенно до полудня. При больших углах высоты солнца наблюдались высокие колебания значений ФАР, связанные с временными изменениями положения растений в пологе, а также из-за пятен солнечного света, создаваемых взволнованной поверхностью воды. Особо следует отметить определённое несоответствие в распределении ФАР до и после полудня: более резкое увеличение до полудня и более плавное уменьшение после полудня.

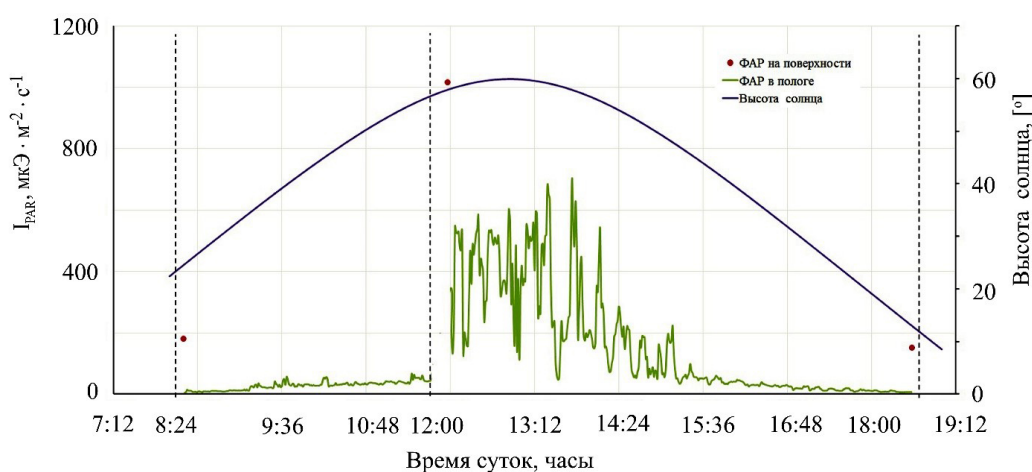


Рис. 2. Дневная изменчивость интенсивности фотосинтетически активной радиации в пологе *Z. noltii* и на поверхности воды

Распределение биомассы *Z. noltii* по высоте полога меняется неравномерно, биомасса увеличивается с глубиной (рис. 3), что можно описать уравнением ($R^2 = 0,95$):

$$m_{dry}(z) = 0,0001Z^{3,881}, \quad (1)$$

где $m_{dry}(z)$ — величина биомассы *Z. noltii* на определённой глубине, г (сухая масса)/ м^2 ;

Z — глубина, см.

Это отражается в вертикальном распределении ФАР (рис. 4). Было отмечено, что интенсивность ФАР уменьшается с глубиной полога, причём характер этого уменьшения во многом зависит от высоты солнца. Во всех наблюдаемых случаях интенсивность ФАР незначительно изменялась в верхнем 5–10-сантиметровом слое полога, при этом экранирующий эффект растений полога здесь фактически отсутствовал. Ниже указанного слоя этот эффект проявляется отчётливо, особенно утром и вечером. Уменьшение интенсивности ФАР нелинейно и может быть описано соответствующими уравнениями (рис. 4) в каждом случае. В 8:15 ($s = 21,95$; $R^2 = 0,99$):

$$IPAR = 806,33 - 51,67Z + 0,825Z^2, \quad (2)$$

в 11:45 ($s = 53,14$; $R^2 = 0,99$):

$$IPAR = 1961,27 - 112,12Z + 1,626Z^2, \quad (3)$$

в 18:37 ($s = 6,67$; $R^2 = 0,99$):

$$IPAR = 21,49 - 0,77Z + 5659,08Z^2, \quad (4)$$

где $IPAR$ — интенсивность ФАР, $\text{мкЭ}/\text{м}^2/\text{с}$;

Z — глубина, см.

В полдень интенсивность ФАР также нелинейно уменьшалась в водной толще за пределами полога на глубине 35 см, что можно описать уравнением ($s = 18,75$; $R^2 = 0,76$):

$$IPAR = 1005,57 + 0,45Z - 0,12Z^2, \quad (5)$$

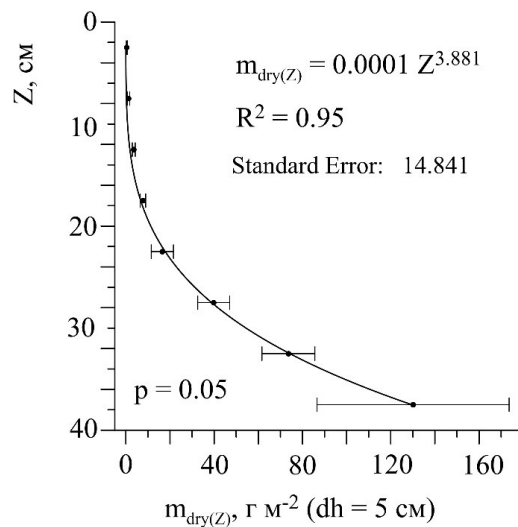


Рис. 3. Вертикальное распределение фитомассы $m_{dry}(z)/S_0$ в пологе *Z. noltii*

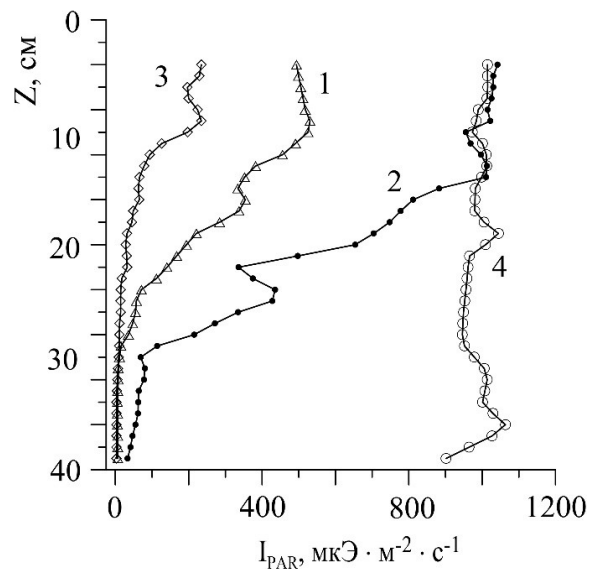


Рис. 4. Вертикальное распределение интенсивности фотосинтетически активной радиации в пологе *Z. noltii* (1–3) и за его пределами (4) в разное время суток; 1 — в 8:15; 2 и 4 — в 11:45; 3 — в 18:37

Обсуждение

Вертикальное распределение фитомассы в пологах. Донные пологи морских трав представляют собой сложные пространственные структуры, которые вертикально дифференцированы в соответствии с различными характеристиками. Расположение стеблей и листьев *Zostera* во многом зависит от состояния воды [Zimmerman, 2006]. При отсутствии направленного потока воды стебли и листья *Z. noltii* будут занимать преимущественно вертикальное положение, а их биомасса будет распределена неравномерно по всему пологу (рис. 3). Основная часть их биомассы наблюдается в нижней части полога. Похожая картина распределения также обнаружена в пологах других видов морских трав [Zieman, Iverson, Ogden, 1984; Williams, 1987] и некоторых многоклеточных водорослей [Празукин, Фирсов, 2016]. С другой стороны, есть морские травы, которые могут демонстрировать противоположный тип распределения, где основная часть их биомассы сосредоточена в верхнем слое полога, но быстро уменьшается с глубиной [Carruthers, Walker, 1997]. Это также типично для пологов, образованных многими наземными растениями [Празукин, 2015] и многоклеточными водорослями, например зелёными нитчатыми *Cladophora*, которые образуют плавающие маты в верхних частях своих пологов [Празукин, Ануфриева, Шадрин, 2019; Prazukin, Anufriieva, Shadrin, 2018; Prazukin et al., 2025]. Архитектоника любого естественно развитого полога демонстрирует оптимальную организацию с точки зрения количества поступающей солнечной энергии. С другой стороны, распределение солнечной энергии и любых других факторов окружающей среды в значительной степени определяется существующей структурой растительного полога вдоль его профиля.

Вертикальное распределение ФАР в пологе. Как правило, морские травы произрастают в условиях высокой освещённости [Orth et al., 2006]. Тем не менее их можно найти на глубинах, получающих в среднем около 11 % солнечного света, поступающего на поверхность водоёма [Duarte, 1991]. Обычно морские травы, такие как *Zostera*, редко распространяются на глубины более 2 м [Duarte, 1991; Duarte et al., 2007]. Между тем в чистых районах Средиземноморья некоторые виды морских трав встречаются даже на глубинах, превышающих 40 м [Duarte, 1991].

На рассматриваемом участке высота полога *Z. noltii* совпадала с глубиной обитания водорослей. Это означает, что солнечная энергия может достигать нижней границы полога напрямую, без каких-либо внешних препятствий. При этом существует большая разница между количеством солнечной радиации, поступающим на поверхность воды и меняющимся в течение дня, и количеством солнечного света, фактически доступным для роста растений, этот факт надо учитывать. Часть поступающего солнечного света остаётся недоступной для растений, поскольку отражается от поверхности воды. При углах высоты солнца более 30° отражательная способность составляет менее 7 %, тогда как при углах менее 10° падающий свет может быть полностью отражён и, таким образом, остаётся недоступным для фотосинтеза. Эффекты ветра и волн увеличивают количество преломлённого солнечного света на низких высотах солнца [Празукин, Ануфриева, Шадрин, 2019; Shadrin et al., 2024].

В рассматриваемых условиях (рис. 4) количество солнечной радиации, поступающей в полог на разных высотах солнца, варьировалось в диапазоне от 234 до 1042 мкЭ/м²/с. Кроме того, эти условия различались как по характеру вертикального распределения ФАР, так и по значению светопропускания, выраженному в процентах от количества падающего света. В пологе *Z. noltii* на глубине 20 см светопропускание составляло 35,5 % в полдень, 18,1 % в 8:00 и 8,3 % в 18:37 (рис. 4). Наибольший эффект затенения наблюдался утром и вечером, и в это время наблюдается значительное влияние эффекта Френеля. Было обнаружено, что эффект самозатенения зависит от уровня поступающей солнечной радиации, структуры полога и положения листьев в пространстве, меняющегося с движением воды [Латушкин, Кудинов, 2019; Carruthers, Walker, 1997;

Zimmerman, 2006]. Гидродинамические и ветровые условия влияют на геометрическую структуру полога (что изменяет его экранирующие свойства) и, соответственно, на вертикальное распределение интенсивности ФАР. В частности, короткопериодные колебания ФАР, связанные с этим, показаны ранее в заливе Сиваш [Shadrin et al., 2024].

Что касается морских трав, таких как *Amphibolis griffithii* и *Thalassia testudinum*, которые отличаются от *Z. noltii* морфологически и по способу строить свои структуры полога, было обнаружено, что значения светопропускания остаются примерно в том же диапазоне, что и наблюдаемые в пологе *Z. noltii* (15–43 %) [Zieman, Iverson, Ogden, 1984; Williams, 1987; Carruthers, Walker, 1997].

Экологическая приспособленность *Z. noltii*, возможно, во многом обусловлена её морфологической структурой и некоторыми особенностями роста. Было замечено, что плотность биомассы *Z. noltii* уменьшается к верхней границе полога, её стебли и листья, тонкие и удлинённые, имеют преимущественно вертикальное расположение — всё это в совокупности снижает эффекты самозатенения и облегчает проникновение ФАР глубоко в полог. Другие виды морских трав могут иметь свои морфологические особенности. Например, *Amphibolis griffithii* имеет апикальную меристему, где большая часть растительной массы сосредоточена в верхней части стебля. Следовательно, большая растительная масса находится в верхней половине полога, где можно наблюдать выраженный вертикальный градиент ФАР [Carruthers, Walker, 1997].

Заключение

Полученные результаты и их анализ показывают влияние многих факторов на вертикальное распределение ФАР в зарослях морских трав. Всю сложность взаимосвязей в виде целостной картины представить в настоящее время невозможно, необходимы дальнейшие исследования в этом направлении.

Список литературы

1. Карманова И. В., Судницына Т. Н., Ильина Н. А. Пространственная структура сложных сосняков. – Москва : Наука, 1987. – 200 с.
2. Латушкин А. А., Кудинов О. Б. Автономный зондирующий измеритель фотосинтетически активной радиации // Комплексные исследования Мирового океана : материалы IV Всерос. науч. конф. молодых ученых, Севастополь, 22–26 апр. 2019 г. / Мор. гидрофиз. ин-т РАН. – Севастополь : МГИ РАН, 2019. – С. 364–365.
3. Празукин А. В. Экологическая фитосистемология. – Москва : Перо, 2015. – 375 с.
4. Празукин А. В., Ануфриева Е. В., Шадрин Н. В. Фотосинтетическая активность матов нитчатых водорослей гиперсолёного озера Херсонесское (Крым) // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2019. – № 2. – С. 87–102. – <https://doi.org/10.26456/vtbio74>
5. Празукин А. В., Фирсов Ю. К. Архитектоника растительных пологов цистозировых фитоценозов, Чёрное море // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2016. – № 1. – С. 105–118.
6. Празукин А. В., Фирсов Ю. К., Латушкин А. А., Чепыженко А. А. Температурная стратификация и распределение фотосинтетически активной радиации в пологе *Zostera noltii* Hornemann в условиях мелководья при разной высоте солнца над горизонтом (Чёрное море) // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2020. – № 1. – С. 160–178 – <https://doi.org/10.26456/vtbio138>

7. Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1984. – 264 с.
8. Austin Å. N., Hansen J. P., Donadi S., Bergström U., Eriksson B. K., Sundblad G., Eklöf J. S. Synergistic effects of rooted aquatic vegetation and drift wrack on ecosystem multifunctionality // *Ecosystems*. – 2021. – Vol. 24. – P. 1670–1686. – <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00609-9>
9. Björk M., Asplund M. E., Deyanova D., Gullström M. The amount of light reaching the leaves in seagrass (*Zostera marina*) meadows // *PLoS ONE*. – 2021. – Vol. 16, iss. 9. – Art. e0257586. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0257586>.
10. Brun F. G., Hernández I., Vergara J. J., Pérez-Lloréns J. L. Growth, carbon allocation and proteolytic activity in the seagrass *Zostera noltii* shaded by *Ulva* canopies // *Functional Plant Biology*. – 2003. – Vol. 30, nr 5. – P. 551–560. – <https://doi.org/10.1071/FP03010>
11. Carruthers T. J. B., Walker D. I. Light climate and energy flow in the seagrass canopy of *Amphibolis griffithii* (JM Black) den Hartog // *Oecologia*. – 1997. – Vol. 109, iss. 3. – P. 335–341. – <https://doi.org/10.1007/s004420050091>
12. Chartrand K. M., Bryant C. V., Carter A. B., Ralph P. J., Rasheed M. A. Light thresholds to prevent dredging impacts on the Great Barrier Reef seagrass, *Zostera muelleri* ssp. *capricorni* // *Frontiers in Marine Science*. – 2016. – Vol. 3. – P. 106. – <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00106>
13. Duarte C. M. Seagrass depth limits // *Aquatic Botany*. – 1991. – Vol. 40. – P. 363–377. – [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(91\)90081-F](https://doi.org/10.1016/0304-3770(91)90081-F)
14. Duarte C. M., Marbà N., Krause-Jensen D., Sánchez-Camacho M. Testing the predictive power of seagrass depth limit models // *Estuaries and Coasts*. – 2007. – Vol. 30. – P. 652–656. – <https://doi.org/10.1007/BF02841962>
15. Enríquez S., Pantoja-Reyes N. I. Form-function analysis of the effect of canopy morphology on leaf selfshading in the seagrass *Thalassia testudinum* // *Oecologia*. – 2005. – Vol. 145, iss. 2. – P. 234–242. – <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0111-7>
16. Orth R. J., Carruthers T. J., Dennison W. C., Duarte C. M., Fourqurean J. W., Heck K. L., Short F. T. A global crisis for seagrass ecosystems // *Bioscience*. – 2006. – Vol. 56, iss. 12. – P. 987–996. – [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[987:AGCFSE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[987:AGCFSE]2.0.CO;2)
17. Pan Y., García-Giron J., Iversen L. L. Global change and plantecosystem functioning in freshwaters // *Trends in Plant Science*. – 2023. – Vol. 28. – P. 646–660. – <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.12.013>
18. Prazukin A. V., Anufrieva E. V., Shadrin N. V. *Cladophora* mats in a Crimean hypersaline lake: structure, dynamics, and inhabiting animals // *Journal of Oceanology and Limnology*. – 2018. – Vol. 36, iss. 6. – P. 1930–1940. – <https://doi.org/10.1007/s00343-018-7313-4>
19. Prazukin A., Shadrin N., Latushkin A., Anufrieva E. Mats of green filamentous alga *Cladophora* in the hypersaline Bay Sivash: distribution, structure, environment-forming role and resource potential // *Regional Studies in Marine Science*. – 2025. – Vol. 82. – Art. 104031. – <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2025.104031>.
20. Shadrin N., Latushkin A., Yakovenko V., Prazukin A., Anufrieva E. Daily and other short-term changes in the ecosystem components of the world's largest hypersaline lagoon Bay Sivash (Crimea) // *Regional Studies in Marine Science*. – 2024. – Vol. 77. – Art. 103643. – <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2024.103643>.
21. Shadrin N., Yakovenko V., Anufrieva E. The seagrass *Ruppia* and its influence on the structure and multiscale dynamics of zooplankton in a hypersaline lake // *Marine and Freshwater Research*. – 2025. – Vol. 76. – Art. MF24185. – <https://www.publish.csiro.au/MF/justaccepted/MF24185>.
22. Williams S. L. Competition between the seagrass *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme* in a Caribbean lagoon // *Marine Ecology Progress Series*. – 1987. – Vol. 35. – P. 91–98.

23. Zieman J. C., Iverson R. L., Ogden J. C. Herbivory effects on *Thalassia testudinum* leaf growth and nitrogen content // Marine Ecology Progress Series. – 1984. – Vol. 15. – P. 151–158. – <https://doi.org/10.3354/meps015151>
24. Zimmerman R. C. A biooptical model of irradiance distribution and photosynthesis in seagrass canopies // Limnology and Oceanography. – 2003. – Vol. 48, iss. 1, pt. 2. – P. 568–585. – https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.1_part_2.0568
25. Zimmerman R. C. Light and photosynthesis in seagrass meadows // Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation / A. W. D. Larkum [et al.]. – Dordrecht : Springer, 2006. – P. 303–321. – https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_13

VERTICAL DISTRIBUTION OF SOLAR RADIATION IN THE CANOPY OF SEAGRASS *ZOSTERA NOLTII* HORNEMANN (KAZACHYA BAY, BLACK SEA)

Firsov Yu. K.

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

Abstract: Seagrasses in coastal ecosystems play an important role in creating habitat diversity and transforming energy and matter. Their thickets form canopies in which a light gradient is created. The studies were conducted on August 14, 2019, in the shallow part of Kazachya Bay (Sevastopol, Black Sea) under cloudless sky conditions. At a selected point in the canopy of the *Zostera noltii* seagrass, measurements of the intensity of photosynthetically active radiation (PAR) were taken. During the entire study period, the plants were in a vertical state. It was found that the distribution of *Z. noltii* biomass by canopy height changed unevenly, increasing with depth, and this is reflected in the vertical distribution of PAR. It was noted that PAR decreases with canopy depth, and the nature of this decrease largely depends on the height of the sun.

Keywords: plant canopy, seagrass, photosynthetically active radiation, *Zostera noltii*

Сведения об авторе

Фирсов	кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт
Юрий	биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севасто-
Константинович	поль, 299011, Российская Федерация, e-mail: yurfir@ibss-ras.ru

Поступила в редакцию 25.01.2025 г.
Принята к публикации 05.02.2025 г.

УДК 551.463/.464(262.5)

DOI: [10.21072/eco.2024.09.4.06](https://doi.org/10.21072/eco.2024.09.4.06)

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ПОЛЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ В ПРИБРЕЖЬЕ СЕВАСТОПОЛЯ В 2011 г. *

Мельник Л. А., Жук В. Ф.

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

г. Севастополь, Российская Федерация,

e-mail: melnikla@ibss-ras.ru, zhukvf@ibss-ras.ru

Аннотация: Представлены результаты анализа сезонной динамики поля биолюминесценции (ПБ) на фоне изменчивости температуры, солёности и ветрового режима за 2011 г. по данным биофизического мониторинга, проведённого в районе Севастополя. Работы выполнялись на двух станциях внутри Севастопольской бухты и на одной станции на траверзе бухты Круглая. В основе мониторинга лежат инструментальные измерения *in situ* в реальном масштабе времени амплитудно-частотных параметров биолюминесценции, а также выяснение их пространственной сопряжённости с биологическими и гидрофизическими характеристиками водных масс.

Ключевые слова: поле биолюминесценции, мониторинг, солёность, температура, Чёрное море

Введение

Биолюминесценция, кинетические закономерности которой тесно связаны с кинетикой и механизмом порождающих её химических реакций и процессов метаболизма, — существенный элемент функционирования пелагических сообществ [Биолюминесценция в океане, 1992; Токарев, 2006]. Это связано с важнейшей экологической ролью света в жизни гидробионтов, в том числе в формировании их пространственной неоднородности [Yentsch, Plinney, 1989]. Для анализа сезонной изменчивости интенсивности ПБ использованы материалы ежемесячных измерений 2011 г. Работы проводились на трёх станциях в районе Севастополя (рис. 1) в тёмное время суток, через 2 ч после наступления темноты. Акватория на траверзе б. Круглая относительно глубоководная ($h \geq 60$ м) (ст. № 1), имеет водообмен с открытой частью моря, характеризуется достаточно устойчивой стратификацией водной толщи, определяющей вертикальную структуру температуры и солёности. Две другие станции находятся в акватории Севастопольской бухты. Севастопольская бухта относится к водоёмам эстуарного типа, водообмен с открытым морем ограничен. Кроме того, Севастопольская бухта включает устьевое взморье реки Чёрная, которая является стоком пресных вод в бухту, в результате чего происходит смешение речных и морских вод [Миньковская и др., 2005; Овсяный и др., 2001; Репетин, Белокопытов, Липченко, 2003]. В зависимости от величины стока реки, воздействие пресных вод распространяется на акваторию бухты в различной степени, что существенно влияет на экологические условия региона.

Интенсивность ПБ, а также температура и солёность регистрировались с помощью зондирующего комплекса «Сальпа-М», методика работы с которым подробно описана ранее [Токарев, Василенко, Жук, 2009]. В результате обработки сигналов датчиков получали профили биолюминесценции, температуры, солёности, а также рассчитанной по этим параметрам условной плотности воды. Все полученные по результатам зондирования данные обрабатывались и вносились в общую электронную базу [Мельников и др., 2018].

*Проведённые исследования были частично выполнены в Центре коллективного пользования «НИС Профессор Водяницкий» Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» в рамках выполнения гос. задания ФИЦ ИнБЮМ № 124030400057-4 (FNNZ-2024-0031) «Трансформация структуры и функций экосистем морской пелагиали в условиях антропогенного воздействия и изменения климата».

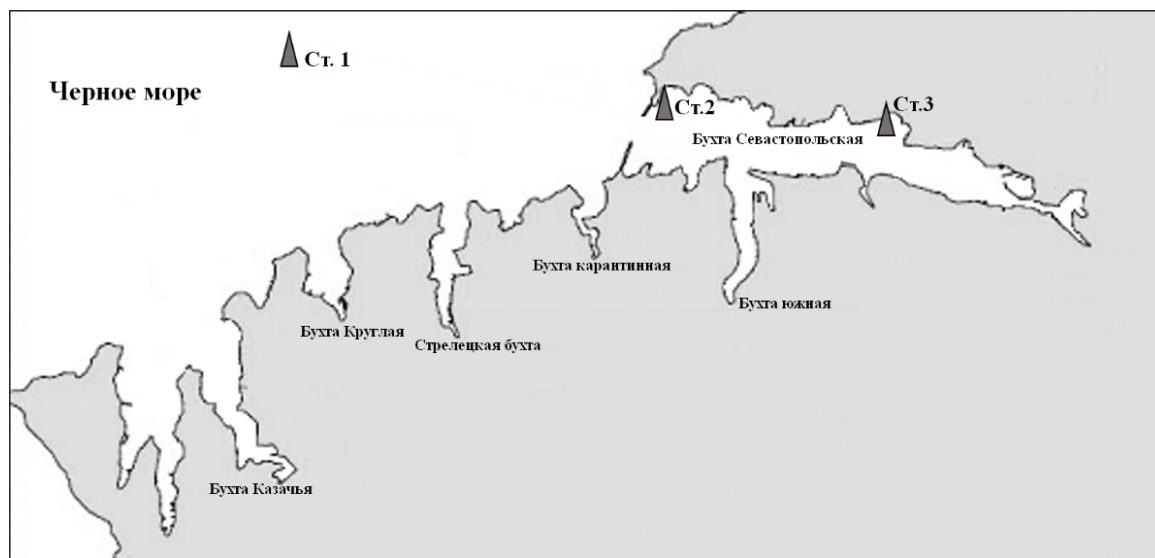


Рис. 1. Карта расположения станций

Материалы и методы исследований

Среди существующих методов измерения сигналов биолюминесценции в пелагиали (буксировка фотометров, вывешивание их на заданном горизонте, установка с помощью специальных ферм на дне и т. д.) в последние годы наиболее перспективным и точным признаётся метод зондирования водной толщи [Токарев, 2006]. Суть этого метода состоит в том, что планктонные биолюминесцентные организмы, вносящие основной вклад в формирование биолюминесцентного потенциала пелагиали, высвечиваются, как правило, только при раздражении. Поэтому движущийся с постоянной скоростью батифотометр создаёт стандартный уровень механического возбуждения биолюминесцентных организмов, что позволяет корректно сравнивать результаты измерений вертикальной структуры ПБ, выполняемых в разных регионах и при различных условиях.

Учитывая малые глубины (10–12 м) на станциях этого региона, мы применяли метод многократного зондирования от поверхности до дна с использованием комплекса «Сальпа-М» [Токарев, Василенко, Жук, 2009]. Комплекс позволяет проводить одновременные измерения биолюминесцентного потенциала исследуемого слоя пелагиали, температуры, гидростатического давления, мутности и фотосинтетически активной радиации. Для уменьшения влияния солнечного света четыре ряда зачёрнённых импеллеров, состоящие из двух групп рядов взаимно перпендикулярных углов атаки, образуют подвижную светоловушку, это обеспечивает при минимальном сопротивлении набегающему потоку водной среды ослабление световой энергии в $2 \cdot 10^7$ раз. Вес прибора не превышает 15 кг, он рассчитан на автономное электропитание 24 Вт. Дискретность измерений характеристик этим комплексом при зондировании «вниз» со скоростью $1,2 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ составляла 0,25 м. Программным обеспечением она интегрировалась до 1 м. При используемой методике очередные профили выполняли через 3 минуты. В результате обработки сигналов датчиков получали профили биолюминесценции, температуры, солёности, а также рассчитанной по этим параметрам условной плотности воды.

Работы выполнялись в ночное время суток, соответствующее максимальному уровню развития ПБ. При работах с борта фелюги, как правило, выполняли не менее двух зондирований на каждой станции приборным комплексом «Сальпа-М». При работах с борта НИС «Профессор Водяницкий» и других научных судов (во время экспедиций) осуществлялись многократные зондирования (от 10 до 30).

Результаты и обсуждение

Характеристика района исследований в 2011 г. Юго-западная часть Крыма является районом с интенсивной штормовой деятельностью. Среднемноголетние значения скорости ветра на гидрометеорологической станции Херсонесский маяк составляют 5,5 м/с. По отношению к другим районам Чёрного моря он уступает только районам о. Змеиный (6,7 м/с) и устья Дуная (Сулина, 7,4 м/с) [Справочник по климату ... , 1974; Гидрометеорология и гидрохимия ... , 1991].

Для исследования ветро-волнового режима использованы ряды срочных наблюдений на морской гидрометеорологической станции Херсонесский маяк. Основные направления ветра над юго-западной частью Крыма, как и над всем Чёрным морем, определяются распределением атмосферного давления в различные сезоны. В холодное время года под влиянием циклонической области над Средиземным и Чёрным морями в западной части Чёрного моря и, соответственно, в Севастопольском регионе преобладает перенос континентального полярного воздуха, сопровождающийся северо-восточными, северными и северо-западными ветрами. Летом в западной части моря влияние Азорского максимума вызывает западные, юго-западные и южные ветры (рис. 2) [Справочник по климату ... , 1974].

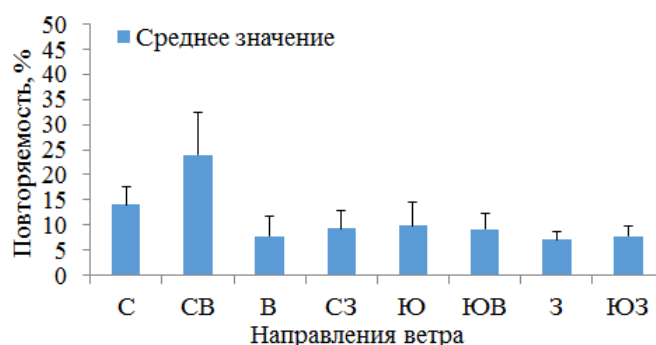


Рис. 2. Средние значения повторяемости ветров разных направлений в течение 2011 г. на метеостанции Херсонесский маяк. Тонкие вертикальные линии + σ

В летний период на ветровой режим большое влияние оказывает море, формирующее в прибрежной зоне бризовую циркуляцию, в результате которой днём ветры дуют с более прохладной поверхности моря на сильно прогретый берег, а ночью — с берега в море [Репетин, Белокопытов, Липченко, 2003]. Основные направления ветра над юго-западной частью Крыма, как и над всем Чёрным морем, определяются распределением атмосферного давления в различные сезоны. Максимальную повторяемость в районе мыса Херсонес имеют ветры северных (23–29 %) и южных (19–31 %) румбов, причём этим направлениям соответствует наибольшая повторяемость сильных ветров (рис. 3). В соответствии с особенностями режима ветра, максимальная интенсивность штормового волнения приходится также на холодный период года — с ноября по март. При этом высота волн может достигать в районе м. Херсонес 6–7 м и более [Репетин, Белокопытов, Липченко, 2003].

В Чёрном море, в частности в районе Крыма, выделяются своими разрушительными последствиями осенние циклоны (рис. 4). Их особенность состоит в том, что они проходят над бассейном в период осеннего похолодания, когда некоторое время сохраняется относительно высокая температура воды. Скорость ветра, как и в других районах, имеет выраженный годовой ход с максимумом в холодный период и минимумом в тёплый. Сезон с наибольшей повторяемостью штормовых ветров (> 7 м/с) соответствует холодному периоду года с ноября по март.

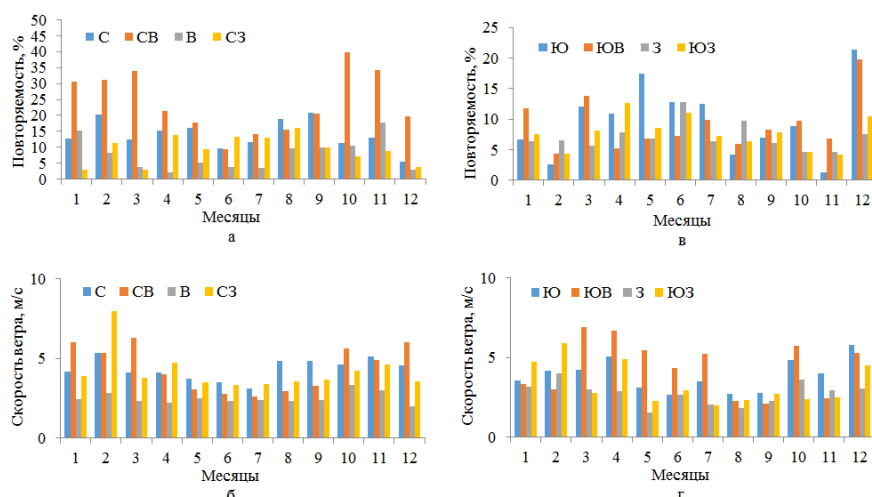


Рис. 3. Внутригодовая изменчивость повторяемости ветров (а, в) и скорости ветра (б, г) соответствующих направлений на станции Херсонесский маяк, 2011 г.

Штормовые ветры со скоростью более 10 м/с бывают в любое время года. Во все сезоны года и в любой части побережья бывают дни и периоды полного безветрия (штили). За последние 50 лет максимальное число таких случаев отмечено в мае, а также в летние месяцы. Однако в бухтах случаев полного штиля в 1,5–2 раза больше, чем в районе м. Херсонес, причём в бухтах периоды безветрия продолжительны не только в тёплый сезон, но и в зимние месяцы [Репетин, Белокопытов, Липченко, 2003].

В 2011 г. на станции Херсонесский маяк за период с июня по ноябрь зафиксировано выпадение большого количества осадков. Общая сумма выпавших за эти месяцы осадков в окрестностях станции Херсонесский маяк составила 149 мм и приблизилась к историческому максимуму.

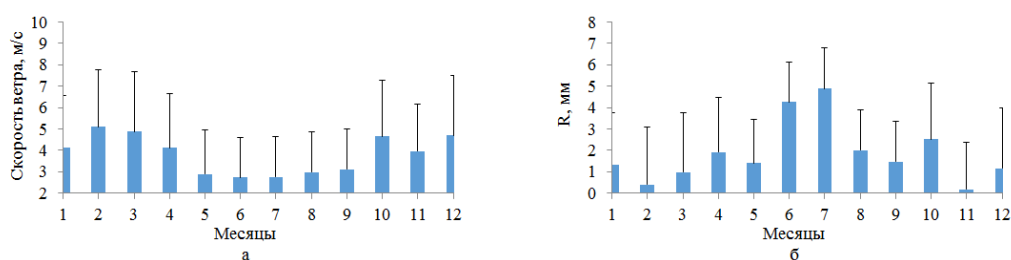


Рис. 4. Внутригодовая изменчивость скорости ветра (а) и осадков (б) на станции Херсонесский маяк, 2011 г.

На графиках, представленных на рисунке 5, отражена временная изменчивость вертикальных профилей температуры, солёности, мутности и биоллюминесценции. В период сильных осадков резкое увеличение стоков привело к распреснению, которое было достаточно сильным и достигло значений 17,2–17,5 ‰.

Станция № 1. Находится на траверзе б. Круглая (глубина около 60 м) (рис. 1). Зимний период характеризовался среднемесячными температурами, близкими к 9,0 °С (рис. 6а) и солёностью 18,01 ‰ (рис. 6б). В интенсивность ПБ в этот период существенный вклад вносили холодолюбивые виды фитопланктона: *Neoceratium furca*, *N. fusus*, *N. tripos*, *Protoperidinium divergens*, *P. pallidum*, *P. steinii*, *P. crassipes*, которые преобладают в открытом море [Битюков, Рыбасов, Шайда, 1967; Сеничева, 2000; Токарев, 2006; Черепанов, Левин, Утюшев, 2007]. Наибольшая интенсивность биоллюминесценции в этот период (первый годовой пик) наблюдалась в январе (рис. 6с).

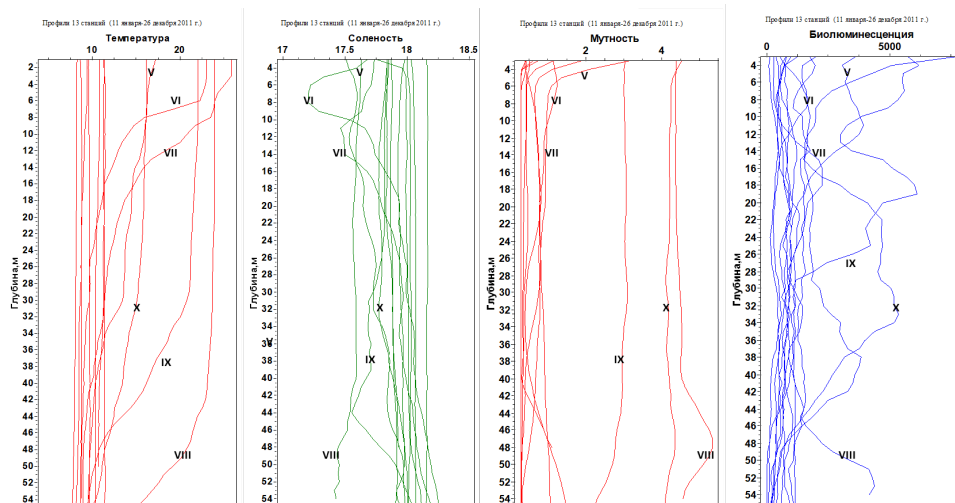


Рис. 5. Вертикальная изменчивость профилей температуры ($^{\circ}\text{C}$), солёности (‰), мутности (ЕМС) и биолюминесценции ($10^{-12} \text{ Вт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$) на станции № 1 в 2011 г. (римскими цифрами отмечены месяцы)

В весенний период в глубоководной акватории начинается перестройка вертикальной стратификации вод за счёт начала прогрева водной толщи. По сравнению с зимним периодом температура воды повышается до $13,0^{\circ}\text{C}$ (рис. 6а), а солёность немного снижается — до $17,82 \text{ ‰}$ (рис. 6б). В этот период в открытом море происходит массовое развитие мелкоклеточных светящихся водорослей. Происходит увеличение численности и биомассы теплолюбивых светящихся видов динофлагеллят: *Gonyaulax apiculata*, *G. digitale*, *Scrippsiella trochoidea* и *Protoperidinium depressum*, *P. granii*, *P. pentagonum*, *P. diabolus* [Токарев, 2006; Черепанов, Левин, Утюшев, 2007]. В этот период средняя интенсивность биолюминесценции возрастает в 1,3 раза по сравнению с зимним периодом [Мельникова, 2017]. Второй годовой пик интенсивности свечения организмов наблюдался в мае (рис. 6с).

В летний период пики биолюминесценции регистрируются в термокLINE, поскольку для большинства видов светящегося планктона оптимальная температура близка к $14,0\text{--}20,0^{\circ}\text{C}$ [Токарев, 2006].

В осенний период эта станция часто попадает в широкую полосу мутных вод прибрежной зоны. В это время наблюдается устойчивая стратификация вод [Иванов и др., 2003; Репетин, Белокопытов, Липченко, 2003]. В глубоководной открытой акватории моря ещё сохраняется тёплая устойчивая погода со слабыми ветрами и небольшими волнениями. В этот период начинается осеннее интенсивное развитие светящихся микроводорослей: *Neoceratium inflatum*, *Gonyaulax digitale*, *G. polygramma*, *G. spinifera*, *Lingulodinium poliedrum*, *Protoperidinium claudicans*, *P. conicum*, *P. globulus*, *P. oceanicum*, *P. pellucidum*, *P. sinaicum*, *P. solidicorne* [Melnikova, Liamina, 2015; Брянцева и др., 2016; Мельникова, 2017]. При средней температуре $16,0^{\circ}\text{C}$ на ст. 1 в 2011 г. интенсивность свечения увеличилась в среднем в 2 раза по сравнению с летним периодом (рис. 6с). Массовое осеннее развитие светящихся гидробионтов привело к тому, что осенний пик свечения наблюдался в октябре и в 1,5 раза превосходил весенний (май).

Станция № 2. Находится на входе в Севастопольскую бухту (глубина около 14 м). Характеризуется интенсивным водообменом с открытым морем и водами бухты. В зимний период в Севастопольской бухте в 2011 г. среднемесячные температуры и солёность были ниже, чем в глубоководной акватории ($8,0^{\circ}\text{C}$ и $17,80 \text{ ‰}$ соответственно (рис. 7а и 7б)). Наибольшая интенсивность биолюминесценции в этот период (первый годовой пик) наблюдалась в конце января — начале февраля (рис. 7с).

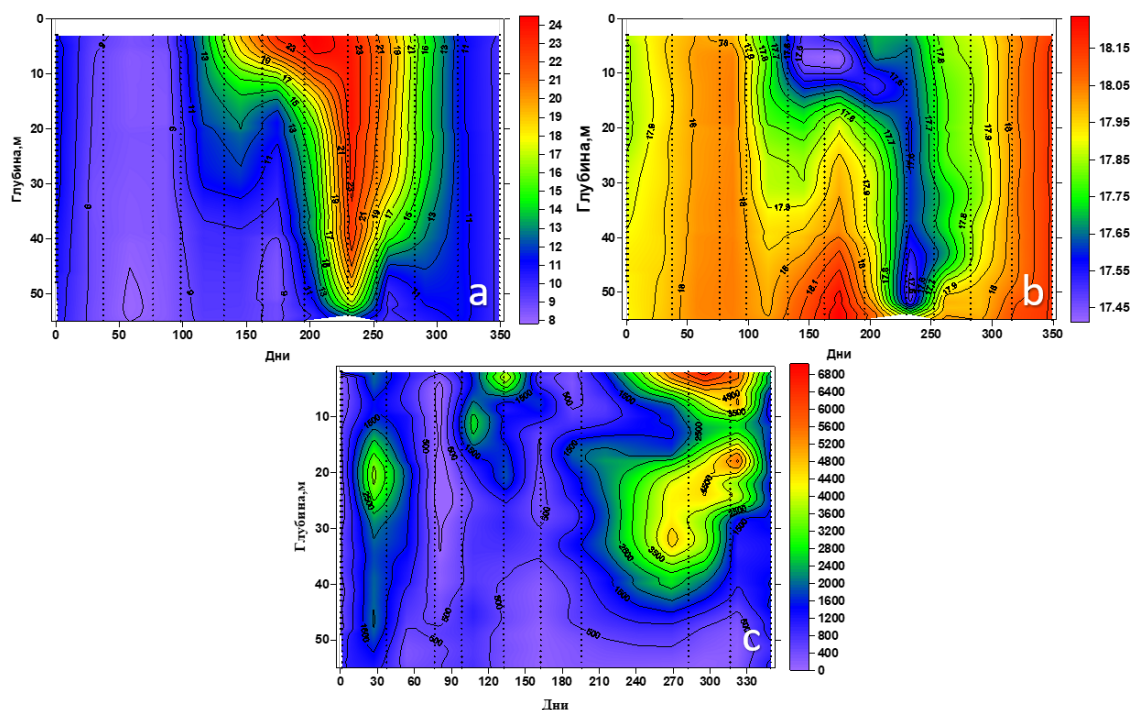


Рис. 6. Сезонный ход изменения температуры (°C) воды (а), солёности (‰) (b) и биоллюминесценции (10^{-12} Вт·см⁻²·л⁻¹) (с) на станции № 1 в 2011 г. в слое 0–55 м

В весенний период в Севастопольской бухте за счёт её мелководья прогрев по всей толще воды происходил быстрее, чем в глубоководном районе (рис. 7а). Интенсивное весеннее развитие светящихся гидробионтов в 2011 г. в Севастопольской бухте привело к повышению интенсивности свечения организмов в этот период почти в 4 раза по сравнению с зимним периодом (рис. 7с).

В летний период в Севастопольской бухте происходил интенсивный прогрев всего слоя воды до дна. Отсутствие температурной стратификации вод, повышение температуры выше 20,0 °C (рис. 7а) и понижение солёности до 17,55 ‰ (рис. 7b) за счёт стоков реки Чёрная привели к снижению интенсивности свечения организмов, по сравнению с весенним периодом, в 3 раза (рис. 7с), хотя и наблюдалось в этот период развитие мелкоклочных весенне-летних теплолюбивых видов (*G. apiculata*, *G. polygramma*, *L. poliedrum*, *S. trochoidea*, *P. claudicans*, *P. conicum*, *P. globulus*, *P. pellucidum*, *P. solidicorne*) [Брянцева и др., 2016; Мельникова, 2017].

В начале осеннего периода в Севастопольской бухте температура воды снизилась всего на 2,0 °C (рис. 7а), а солёность увеличилась на 0,23 ‰ (рис. 7b) по сравнению с летним периодом, интенсивность свечения за счёт развития осенних видов увеличилась в 3,0–3,5 раза. В глубоководной акватории в позднеосенний период (ноябрь — декабрь) 2011 г. наблюдалось дальнейшее охлаждение водных масс. Температура снизилась до 10,5 °C, интенсивность свечения организмов уменьшилась в 3 раза по сравнению с раннеосенним периодом (рис. 7с).

Станция № 3. Станция № 3 находится в центре Севастопольской бухты (глубина около 15 м). Наиболее подвержена влиянию пресных вод реки Чёрная, сток которой может распространяться на всю акваторию бухты в различной степени, что влияет на экологические условия региона [Овсянный и др., 2001; Геворгиз и др., 2002; Иванов и др., 2003].

В зимний период в центральной части бухты наблюдалось однородное распределение температуры по всей глубине до 7 °C (рис. 8а) и солёности от 17,7 в верхнем до 17,85 ‰ в придонном слоях (рис. 8b). Наибольшая интенсивность биоллюминесценции в этот период наблюдалась только в поверхностном слое (рис. 8с).

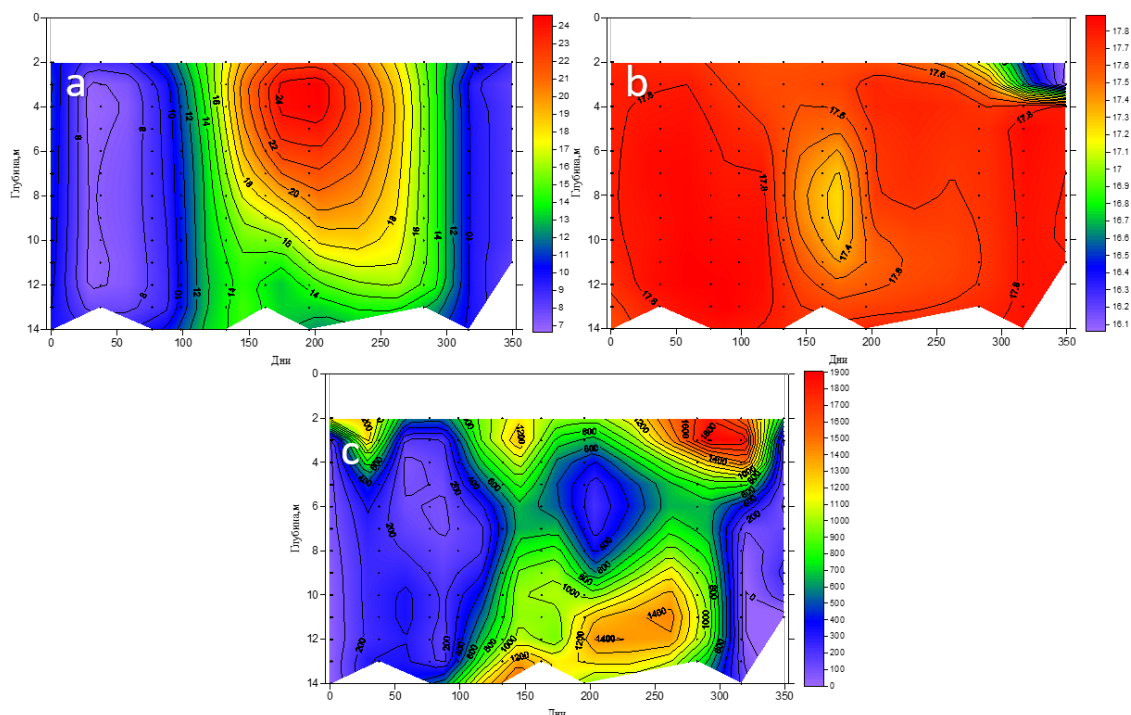


Рис. 7. Сезонный ход изменения температуры ($^{\circ}\text{C}$) воды (а), солёности (‰) (б) и биолуминесценции ($10^{-12} \text{ Вт}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{л}^{-1}$) (с) на станции № 2 в 2011 г. в слое 0–14 м

В весенний период прогрев по всей толще воды проходит интенсивнее — до 14°C в поверхностном слое (рис. 8а). Средняя температура в Севастопольской бухте на $2,2^{\circ}\text{C}$ выше, чем в открытой части моря. Солёность в среднем составляла $17,8 \text{ ‰}$, что на $0,4 \text{ ‰}$ меньше, чем на ст. 1. При нарастании поступления пресных вод в весенний период происходит ускоренное распреснение бухты, при этом средняя солёность уменьшается до $17,6 \text{ ‰}$ (рис. 8б). В поверхностном слое на ст. 3 интенсивность биолуминесценции в мае возрастает так же значительно (рис. 8с), как и на ст. 2.

В летний период, с июня по август, наблюдалось типично летнее вертикальное распределение температуры. Интенсивный прогрев всей толщи воды (средняя температура $22,0^{\circ}\text{C}$ (рис. 8а), солёность $17,7 \text{ ‰}$ (рис. 8б)) привёл к тому, что слой температурного скачка отсутствовал. Интенсивность поля биолуминесценции во всём слое постепенно возрастала, достигнув к августу максимальных значений (рис. 8с).

В осенний период, в октябре — ноябре, на станции 3 наблюдалось уже практически однородное распределение температуры по вертикали с постепенным её снижением к ноябрю до 12°C (рис. 8а). Солёность во всей толще воды составляла $17,9 \text{ ‰}$ (рис. 8б). Наибольшие значения интенсивности поля биолуминесценции регистрировались в этот период в поверхностном слое. Максимальная интенсивность поля биолуминесценции наблюдалась в октябре, и к ноябрю она уменьшилась почти в 1,5 раза (рис. 8с).

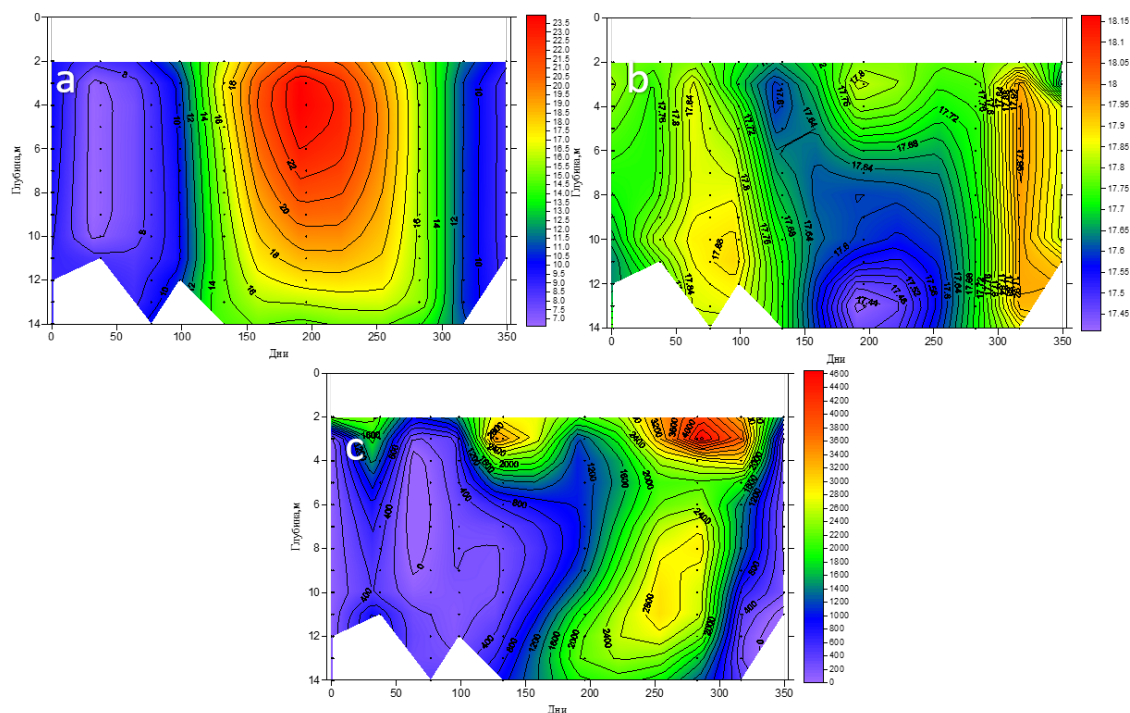


Рис. 8. Сезонный ход изменения температуры (°C) воды (а), солёности (‰) (б) и биолуминесценции (10^{-12} Вт·см $^{-2}$ ·л $^{-1}$) (с) на станции № 3 в 2011 г. в слое 0–14 м

Выводы

Для анализа сезонной изменчивости интенсивности ПБ использованы материалы ежемесячных измерений 2011 г. В ходе исследования сезонной изменчивости прибрежной биолуминесценции было выявлено достоверное увеличение светимости вод в летне-осеннее время. Увеличение интенсивности поля биолуминесценции в исследованных водах в феврале — марте было обусловлено, по всей вероятности, улучшением снабжения биогенными элементами поверхностных вод и значительным повышением содержания усвояемого органического вещества. Для исследования ветро-волнового режима использованы ряды срочных наблюдений на морской гидрометеорологической станции Херсонесский маяк. Основные направления ветра над юго-западной частью Крыма, как и над всем Чёрным морем, определяются распределением атмосферного давления в различные сезоны. В холодное время года под влиянием циклонической области над Средиземным и Чёрным морями в западной части Чёрного моря и, соответственно, в Севастопольском регионе преобладает перенос континентального полярного воздуха, сопровождающийся северо-восточными, северными и северо-западными ветрами. Летом в западной части моря влияние Азорского максимума вызывает западные, юго-западные и южные ветра. По результатам проведённых исследований было установлено, что ветровой режим в шельфовой зоне Севастополя не оказывал значимого влияния на развитие ПБ. В основном межгодовые колебания сезонной динамики ПБ определяются изменением температурного режима моря, который влияет на развитие светящихся гидробионтов.

Список литературы

1. Битюков Э. П., Рыбасов В. П., Шайда В. Г. Годовые изменения интенсивности биолюминесцентного поля в неритической зоне Чёрного моря // *Океанология*. – 1967. – Т. 7, № 6. – С. 1089–1099.
2. Брянцева Ю. В., Крахмальний А. Ф., Великова В. Н., Сергеева А. В. Динофлагелляты побережья г. Севастополя (Чёрное море, Крым) // *Альгология*. – 2016. – Т. 26, № 1. – С. 74–89. – <https://doi.org/10.15407/alg26.01.074>
3. Геворгиз Н. С., Кондратьев С. И., Ляшенко С. В., Овсяный Е. И., Романов А. С. Результаты мониторинга гидрохимической структуры Севастопольской бухты в тёплый период года // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа* / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2002. – Вып. 1. – С. 139–156.
4. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 4. Чёрное море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия / Гос. океаногр. ин-т ; под ред. А. И. Симонова, Э. Н. Альтмана. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1991. – 429 с.
5. Биолюминесценция в океане / И. И. Гительзон, Л. А. Левин, Р. Н. Утюшев [и др.]. – Санкт-Петербург : Гидрометеиздат, 1992. – 283 с.
6. Иванов В. А., Михайлова Э. Н., Репетин Л. Н., Шапиро Н. Б. Модель Севастопольской бухты. Воспроизведение вертикальной структуры полей температуры и солёности в 1997–1999 годах // *Морской гидрофизический журнал*. – 2003. – № 4. – С. 15–35. – EDN: VUAMGA
7. Мельников В. В., Мельник А. В., Мельник Л. А., Белогурова Ю. Б., Жук В. Ф. Историческая база данных по морской биолюминесценции // *Системы контроля окружающей среды*. – 2018. – Вып. 12. – С. 44–51. – EDN: XZTFFJ
8. Мельникова Е. Б. Сезонная изменчивость интенсивности свечения гидробионтов на юго-западном шельфе Крыма // *Вестник Российского университета дружбы народов. Сер.: Экология и безопасность жизнедеятельности*. – 2017. – Т. 25, № 1. – С. 36–49. – <https://doi.org/10.22363/2313-2310-2017-25-1-36-49>
9. Миньковская Р. Я., Ильин Ю. П., Хоролит Н. Г., Мишина Л. А. Роль устьевых областей крупных рек Украины в поступлении биогенных веществ в Чёрное море // *Современное состояние экосистем Чёрного и Азовского морей : тез. докл. междунар. науч. конф. (Крым, Донузлав, 13–16 сент. 2005 г.)* / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т, Таврич. нац. ун-т. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2005. – С. 52–53.
10. Овсяный Е. И., Романов А. С., Миньковская Р. Я., Красновид И. И., Озюменко Б. А., Цымбал И. М. Основные источники загрязнения морской среды Севастопольского региона // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа* / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2001. – Вып. 2. – С. 138–152. – EDN: KQOLRV
11. Репетин Л. Н., Белокопытов В. Н., Липченко М. М. Ветры и волнение в прибрежной зоне юго-западной части Крыма // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа* / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2003. – Вып. 9. – С. 13–28. – EDN: ZREIKZ
12. Сеничева М. И. Годичные изменения фитопланктонного сообщества в районе Севастопольского океанариума // *Экология моря* / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2000. – Вып. 53. – С. 15–19. – EDN: WIAETB

13. Справочник по климату Черного моря / под ред. А. И. Соркиной. – Москва : Гидрометеиздат, 1974. – 405 с.
14. Токарев Ю. Н. Основы биофизической экологии гидробионтов. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2006. – 342 с. – URL: <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/9076>
15. Токарев Ю. Н., Василенко В. И., Жук В. Ф. Новый гидробиофизический комплекс для экспресс-оценки состояния прибрежных экосистем // Современные методы и средства океанологических исследований : XI Междунар. науч.-техн. конф., Москва, 25–27 нояб. 2009 г. / Рос акад. наук, Рос. фонд фундамент. исслед. [и др.]. – Москва : Изд-во РАН, 2009. – Ч. 3. – С. 23–27.
16. Черепанов О. А., Левин Л. А., Утюшев Р. Н. Связь биолюминесценции с биомассой и численностью светящегося и всего планктона. 2. Черное море // Морской экологический журнал. – 2007. – Т. 6, № 3. – С. 84–89. – EDN: UIQKGJ
17. Melnikova Ye. B., Liamina N. V. Vertical distribution of bioluminescence field intensity in water of the Black Sea in autumn // Hydrobiological Journal. – 2015. – Vol. 51, iss. 4. – P. 3–11. – <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v51.i4.10>
18. Yentsch C. S., Plinney D. A. A bridge between ocean optics and microbial ecology // Limnology and Oceanography. – 1989. – Vol. 34, iss. 8. – P. 1694–1705.

THE RESULTS OF STUDIES OF THE BIOLUMINESCENCE FIELD IN THE COAST OF SEVASTOPOL IN 2011

Melnik L. A., Zhuk V. F.

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

Abstract: The results of the analysis of the seasonal dynamics of the bioluminescence field (BF) against the background of temperature, salinity and wind regime variability in 2011 according to biophysical monitoring conducted in the Sevastopol region are presented. The work was carried out at two stations inside Sevastopol Bay and at one station on the beam of Kruglaya Bay. The monitoring is based on instrumental measurements in situ in real time of the amplitude-frequency parameters of bioluminescence, as well as the determination of their spatial correlation with the biological and hydrophysical characteristics of water masses.

Keywords: bioluminescence field, monitoring, salinity, temperature, Black Sea

Сведения об авторах

Мельник Лидия Александровна	младший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, melnikla@ibss-ras.ru
-----------------------------------	--

Жук Владимир Фёдорович	научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, zhukvf@ibss-ras.ru
------------------------------	--

*Поступила в редакцию 29.01.2025 г.
Принята к публикации 13.02.2025 г.*

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ,
БИОТЕХНОЛОГИЯ И АКВАКУЛЬТУРА

УДК 597.541-113.331"32"

DOI: [10.21072/eco.2024.09.4.07](https://doi.org/10.21072/eco.2024.09.4.07)

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЖИРНОСТИ ЧЕРНОМОРСКОГО ШПРОТА
SPRATTUS SPRATTUS PHALERICUS (RISSO, 1827)
(ПО ДАННЫМ МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА) *

Никольский В. Н.

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

г. Севастополь, Российская Федерация,

e-mail: vnikols@ibss.su

Аннотация: По данным многолетнего мониторинга (1960–2024 гг.) проанализирована изменчивость жирности черноморского шпрота на протяжении годового цикла. Минимум жирности шпрота (2,0–3,8 % сырой массы тела) приходится на январь — февраль, а максимум (7,8–13,3 %) — на июнь — июль. Уровень накопленных энергетических (жировых) запасов, запасаемых шпротом к завершению нагула летом, варьирует в широких пределах в зависимости от возраста рыб и условий нагула. Установлена статистически значимая линейная зависимость жирности шпрота от размеров: если жирность мелких рыб, длиной 5–6 см, обычно не больше 6–9 %, то у самых крупных, длиной более 10 см, она превышает 12–15 %. В последние десятилетия отмечается значительное сокращение размерного состава и жирности шпрота из промысловых уловов, что указывает на ухудшение условий питания шпрота у берегов Крыма.

Ключевые слова: Чёрное море, шпрот *Sprattus sprattus phalericus*, резервные липиды, сезонная изменчивость

Введение

Массовый вид мелких пелагических рыб Чёрного моря — шпрот *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1827) занимает одно из ключевых мест в трофической структуре пелагиали моря. Обитая в водной толще с температурой 7–16 °С, питается преимущественно холодноводными копеподами, а также эвритермными и тепловодными представителями мезопланктона [Чаянова, 1958; Липская, 1960; Глуценко, 2011]. Потребляется хищными рыбами и дельфинами [Голенченко, 1940; Световидов, 1964; Бушуев, 2000]. Поэтому состояние этого многочисленного вида отражает как продуктивность зоопланктонного сообщества, так и уровень развития кормовой базы хищных рыб и млекопитающих. Является объектом морского рыболовства, по объёму добычи среди черноморских рыб занимая второе место после азово-черноморской хамсы [Шляхов и др., 2023].

Одной из поразительных особенностей биологии сельдевых является их способность запасать большое количество жира в течение сезона нагула, чтобы использовать его в качестве источника энергии, когда продукция зоопланктона находится на минимуме. В результате этого в течение одного года жизни регистрируются большие колебания содержания жира. Этот сезонный цикл

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

изменения жирности был предметом изучения с начала прошлого столетия как из-за первостепенной важности жира в определении диетической ценности рыб, так и из-за важности цикла жира как физиологической характеристики [Ples, Wood, 1965].

Резервные липиды (жир, триацилглицерины) служат основным источником пластического материала и энергии, используемых при формировании гонад и нересте, а также для обеспечения метаболических процессов в те периоды годового цикла, когда поступление пищи в организм ограничено [Шульман, 1972]. Жир, запасаемый в организме рыбы, — наиболее лабильный компонент её химического состава [Лисовская, 1968]. Содержание жира в теле рыб подвержено значительным колебаниям в зависимости от периодов годового цикла, возраста и физиологического состояния, уровня развития кормовой базы. Установлено, что содержание резервных липидов в теле рыб во время нереста находится на низком уровне, а к окончанию периода нагула достигает максимальной величины [Шульман, 1972; Blaxter, Hunter, 1982]. Поэтому уровень энергетических (жировых) запасов, накапливаемых к завершению посленерестового нагула, является одной из характеристик состояния популяций рыб, отражающей обеспеченность рыб пищей. Определение содержания жира широко применяется для оценки состояния рыб [обзоры: Шульман, 1960; Лав, 1976; Шатуновский, 1980; Сидоров, 1983; Минюк и др., 1997].

Нерестовый период черноморского шпрота сильно растянут, но массовый нерест приходится на зимние месяцы [Асланова, 1954; Гусар, Гетманцев, 1985; Гирагосов, Зуев, Репетин, 2006]. В период нереста у шпрота минимальная жирность — не более 2–5 % [Минюк и др., 1997], хотя питаться в это время он не прекращает, активно потребляя преимущественно организмы холодноводного комплекса, которые в это время преобладают в планктоне [Чаянова, 1958; Гапишко, Малышев, 1990]. После завершения нереста, весной, начинается нагул, который длится до начала осени. Нагуливается в прибрежной зоне Чёрного моря, распределяясь под слоем термоклина и образуя в это время придонные концентрации промышленного значения [Глуценко, Сороколит, Негода, 2005]. В период нагула состав пищевых организмов расширяется за счёт эвритермных и тепловодных копепоид, туникат, личинок Decapoda [Сиротенко, Сороколит, 1979; Глуценко, 2011] — шпрот растёт и интенсивно накапливает резервные липиды [Лисовская, 1967]. Во второй половине лета, после достижения максимума, начинается сокращение липидных запасов, которое связано с подготовкой рыб к нересту и последующим нерестом зимой. Таким образом, в отличие от тепловодных рыб накопление жира у холодноводного шпрота происходит в весенне-летний период, максимальная жирность отмечается летом, минимальная — зимой [Миндер, 1955; Шульман, 1972; Гусар, Гетманцев, 1985; Шульман, Урденко, 1989; Shulman et al., 2008].

Цель настоящей работы — на основе данных многолетних наблюдений количественно описать динамику жирности шпрота и её изменчивость на протяжении годового цикла, а также проанализировать изменения, произошедшие за последние десятилетия.

Материал и методы

Материалом для настоящей работы послужил массив данных мониторинга изменчивости жирности черноморского шпрота, начатого в 1960-е гг. Г. Е. Шульманом и выполняемого в отделе физиологии животных и биохимии ИнБЮМ по настоящее время [Шульман и др., 1994]. Значительная часть материала была собрана в экспедициях Академии наук УССР на НИС «Академик Ковалевский» (1977–1978, 1985, 1987–1990 гг.) и НИС «Профессор Водяницкий» (1991–1992 гг.), в научно-поисковых рейсах НПС «Дивный» Севастопольского экспериментального конструкторского бюро подводных исследований (СЭКБПИ) ВРПО «АзЧеррыба» (1981–1984 гг.). Экспедиционными исследованиями, помимо вод, омывающих Крымский полуостров, были охвачены также основные районы обитания черноморского

шпрота вдоль западного побережья Чёрного моря от пролива Босфор до Констанцы, обширного района северо-западного шельфа (включая глубоководные участки), а также вдоль восточного побережья моря от Анапы до Батуми [Минюк и др., 1997]. Впоследствии рыб для анализа брали преимущественно из траловых уловов отечественных промысловых судов. Традиционно шпрота ловят в основном с конца весны до начала осени у западного (от м. Лукулл до м. Тарханкут) и южного (от м. Сарыч до м. Меганом) участков побережья Крыма с глубинами от 40 до 70–90 м. В массив данных включены также материалы из немногочисленных опубликованных источников [Петров, 1949; Миндер, 1955; Лисовская, 1968; Доброволов, 1975; Юрьев, 1978; Долбиш, Козюбра, Христоферзен, 1980; Butu, 1995; Бугаев и др., 2018; Дахно, 2012].

Методика мониторинга предусматривает определение содержания липидов групповым методом для разных размерных групп, для чего выборку рыб (100–300 экз.) сортируют по размерным классам с интервалом 0,5 см [Минюк и др., 1997]. Длину рыб измеряют по Смиту (fork length) — от рыла до развилки хвостового плавника. Определяют количество и массу рыб каждой размерной группы. Размерные группы перемалывают целиком до гомогенной массы, отбирают навески по 10 г и высушивают в сушильном шкафу при температуре 105 °С до постоянного веса. По разнице между массами сырой и сухой навесок определяют содержание сухого вещества в процентах от сырой массы. Для анализа содержания липидов берут размерные группы, насчитывающие не менее 20 экз.

На первых этапах исследования (с 1960 по 1984 г.) содержание жира в теле шпрота определяли путём эфирной экстракции в аппаратах Сокслета из обезвоженных навесок фарша рыб по методу Рушковского [Лазаревский, 1955]. Потребность в проведении массовых анализов при ограниченных возможностях промысловых судов побудили исследователей перейти к более простому расчётному методу, основанному на давно установленной прямой пропорциональной зависимости содержания жира от содержания сухого вещества в теле рыб [Шульман, 1961]. Для эфирной экстракции эта зависимость была описана уравнением линейной регрессии в виде [Шульман, Щепкин, Минюк, 1989; Минюк и др., 1997]:

$$Y = 0,84X - 13,28, \quad (1)$$

где Y — содержание жира (в % от сырой массы);

X — содержание сухого вещества (в % от сырой массы).

Поэтому более половины массива данных представляют собой результаты определения содержания сухого вещества, пересчитанные на содержание жира.

Впоследствии (начиная с 2005 г.) жирность рыб стали определять путём экстракции суммарных липидов смесью хлороформа и метанола (в пропорции 2 : 1 по объёму) из навесок сырого фарша рыб по методу Фолча [Folch, Lees, Sloani Stanley, 1957; Кейтс, 1975]. Изменился также характер биоматериала. Если на ранних этапах пробы отбирались в основном из свежельвовленных рыб, добываемых в научных и научно-поисковых экспедициях, то впоследствии — преимущественно из замороженных уловов промысловых судов. Для оценки жирности рыб по содержанию сухого вещества стали применять зависимость, рассчитанную по результатам хлороформ-метанольной экстракции, которая в окончательном виде выражается уравнением:

$$Y = 0,84X - 14,27, \quad (2)$$

где Y — содержание суммарных липидов (в % от сырой массы).

Поскольку способы оценки жирности шпрота различались, в массив данных мониторинга включены оригинальные данные авторов с указанием метода оценки жирности и характера материала (свежая рыба или размороженная).

Для статистической обработки данных применялась программа PAST (ver. 4.17), последние версии которой и руководство пользователя доступны на сайте Музея естественной истории Университета Осло [Past : version ...]. Для каждого месяца определялись среднее арифметическое, стандартное отклонение и медиана; вместо доверительных интервалов средних в качестве размаха изменчивости применялись 25-й и 75-й перцентили, поскольку распределение вариантов почти во всех анализируемых выборках значимо отличалось от нормального распределения. Проверка данных на нормальность распределения выполнялась по критерию Шапиро — Уилка. Парное сравнение выборок по месяцам выполнялось по непараметрическому критерию Манна — Уитни [Hammer, Harper, Ryan, 2001].

Результаты и обсуждение

К настоящему времени массив содержит 4705 записей по определению жирности шпрота разных размерных групп. Количество записей по месяцам распределено неравномерно, наибольшее их количество приходится на период с мая по август (табл. 1), что обусловлено основной целью мониторинга — оценкой успешности нагула, а также отражает сезонность специализированного промысла шпрота. Зимой шпрот обычно попадает в траловых пробах как прилов на промысле хамсы.

Таблица 1

Количество определений, среднемноголетние оценки жирности (% сырой массы) черноморского шпрота и показатели изменчивости жирности по месяцам, по данным наблюдений за 1960–2024 гг.

Месяцы	Количество определений	Средняя жирность	Стандартное отклонение	Медиана	Размах изменчивости
Январь	68	2,9	1,2	2,9	2,1–3,5
Февраль	200	3,3	2,2	2,5	2,0–3,8
Март	223	4,5	2,0	4,1	3,3–5,2
Апрель	367	5,7	2,4	5,5	4,3–6,6
Май	700	9,1	3,6	8,6	6,9–10,0
Июнь	757	10,4	3,6	10,4	7,8–12,6
Июль	1047	10,7	3,8	10,3	7,8–13,3
Август	613	9,2	3,4	8,5	6,6–11,7
Сентябрь	322	9,1	3,3	8,6	6,6–11,6
Октябрь	200	8,0	2,2	7,4	6,7–8,8
Ноябрь	155	7,0	1,7	6,9	6,0–8,1
Декабрь	53	5,1	1,7	4,8	3,8–5,8

Примечание: в качестве размаха изменчивости жирности приведён интерквартильный размах, то есть величины, соответствующие I и III квартилям (25-й и 75-й перцентили).

Как следует из таблицы 1, минимум жирности шпрота приходится на январь — февраль, а максимум — на июнь — июль. По среднемноголетним оценкам, от зимы к лету жирность шпрота увеличивается в 3,2–4,2 раза, также в 3–4 раза возрастает размах её изменчивости. В зависимости от условий нагула средняя жирность шпрота может меняться в довольно широких пределах. Среднемесячные величины, приведённые в таблице, служат нам ориентиром для оценки характера динамики жирности в конкретный год наблюдений — изменчивость жирности в пределах I и III квартилей считается нормой, и наоборот.

Распределение данных по всем месяцам отличается от нормального (тест Шапиро — Уилка, $p < 0,01$). Поэтому в качестве характеристики среднего положения использовались не среднеарифметические, а медианные значения. Большой размах изменчивости данных в пределах каждого месяца, которая значительно превышает методические погрешности оценок, полученных разными методами, обусловлен размерной, пространственной и межгодовой изменчивостью жирности шпрота.

Возрастная (размерная) изменчивость жирности. Известно, что с возрастом у животных происходит затухание интенсивности энергетического и белкового обмена и сдвиг в сторону накопления жира [Шульман, 1960]. В результате этого, как правило, содержание жира в теле рыбы повышается с возрастом — в большинстве работ по динамике химического состава рыб отмечается увеличение жирности с возрастом (или размерами) рыбы. Справедливость этого правила подтверждает зависимость между размером и жирностью черноморского шпрота, рассчитанная по всем данным мониторинга (рис. 1). Зимой жирность рыб находится на минимальном уровне (2–4 %) и практически не зависит от их размеров. Но по завершении периода нагула, летом, старшие рыбы накапливают примерно в 2 раза больше липидов, чем молодь. По среднемноголетним данным обнаруживается статистически значимая линейная зависимость жирности от размеров рыб: если жирность рыб длиной 5–6 см не больше 6–9 %, то у самых крупных, длиной более 10 см, она превышает 12–15 %.

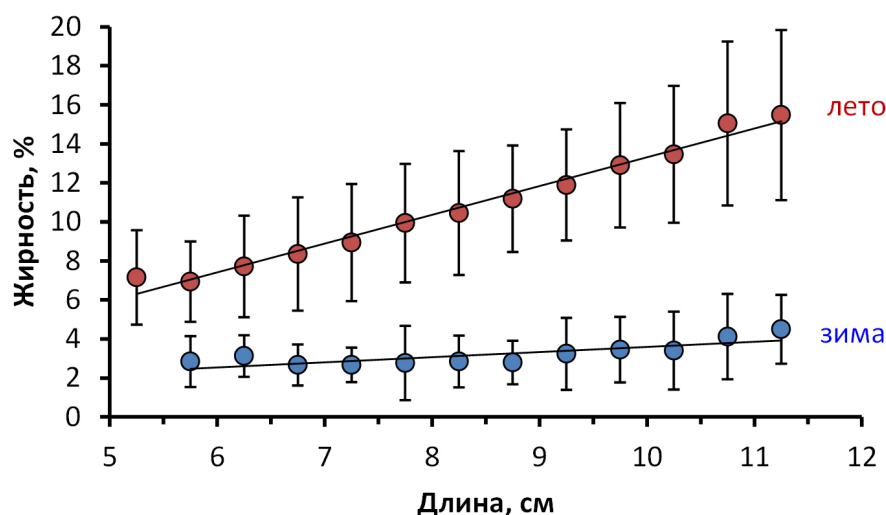


Рис. 1. Зависимость жирности черноморского шпрота от размеров рыб, по данным многолетних наблюдений, зимой (январь — февраль) и летом (июнь — июль) (средние значения, среднеквадратичные отклонения для разных размерных классов и линейные тренды)

Однако установленная закономерность проявляется не всегда, иногда она отсутствует или даже обнаруживается обратная зависимость между жирностью и возрастом [Шульман, 1960]. Было установлено, что характер зависимости между содержанием жира и размером шпрота может быть различным как у рыб, выловленных в разных районах в один и тот же сезон, так и у рыб из одного района в различные годы, что связано в первую очередь с неодинаковой обеспеченностью рыб пищей. Поэтому изучение возрастных особенностей жиронакопления у шпрота в летнее время даёт важную дополнительную информацию об условиях нагула [Минюк, 1991].

Пространственная (региональная) изменчивость жирности. Поскольку шпрот не совершает протяжённых миграций и известно, что нерестовые миграции шпрота от берега в открытое море и обратно для нагула регионально ограничены, условия питания шпрота в разных участках ареала неодинаковы. В период проведения морских экспедиций была возможность

сравнить жирность шпрота из разных районов Чёрного моря. И хотя явных, повторяющихся из года в год различий в жирности локальных стад шпрота не было обнаружено, отдельные районы Чёрного моря характеризуются своими специфическими особенностями условий нагула и динамики жирности шпрота [Минюк и др., 1997]. Так, содержание жира в теле шпрота, вылавливаемого в районе о. Змеиный, было обычно всегда выше, чем у шпрота, обитающего в соседствующих районах моря — у м. Тарханкут и западного побережья Румынии [Шульман и др., 1994]. Исключительно высокая жирность шпрота, значительно отличающаяся от жирности рыб с соседних участков побережья Болгарии (до 20–22 % против обычных 10–15 %), регистрировалась И. С. Доброволовым в локальном районе Варненского залива в 1990–1991 гг. В отдельные годы жирность шпрота у берегов Кавказа была на 1,5–3,0 % выше, чем у м. Тарханкут, но в 1982 г. у побережья Северного Кавказа была зарегистрирована максимальная жирность шпрота за всю историю его изучения (25 %), что указывало на очень высокую кормность этого района [Минюк, 1991]. В текущем столетии, по данным коллектива сотрудников АзНИИРХ (август — сентябрь 2017 г.), содержание липидов в теле шпрота из скоплений вдоль черноморского побережья от Евпатории до Сочи варьировало от 5,4 до 9,2 %, но в районе Анапы отмечена чрезвычайно высокая для этих лет жирность — 15,8 % [Бугаев и др., 2018].

Межгодовая изменчивость жирности. Если в период зимнего нереста жирность шпрота ежегодно снижается до минимального уровня (не более 2–4 %), то величина запасаемых резервных липидов в период весенне-летнего нагула в разные годы может варьировать в широких пределах. Поэтому уровень накопленных энергетических (жировых) запасов к завершению нагула (показатель жирности) представляет собой наиболее информативный интегральный индикатор обеспеченности пищей пелагических рыб [Lloret, Shulman, Love, 2014]. Уже первые обобщения данных многолетнего мониторинга динамики жирности черноморского шпрота, проведённого с 1960 по 1992 г., выявили значительную межгодовую изменчивость этого показателя [Шульман и др., 1994] и указывали на то, что кормовая база шпрота в Чёрном море подвержена значительным колебаниям, которые обусловлены изменчивостью климата и гидрологического режима, общей биологической продуктивности водоёма, а также антропогенного воздействия на черноморскую экосистему [Shulman et al., 2005]. Среднепопуляционная жирность шпрота по завершении нагула изменялась в разные годы в диапазоне от 8 до 15–16 %. При этом отчётливо прослеживается тенденция падения показателя жирности с уровня 12–13 % до менее 9 % в 1965–1972 гг., затем — возрастание до максимальных величин 14–15 % в начале 1980-х гг. и последующие колебания относительно среднемноголетнего значения, а после очередного возрастания в начале 1990-х — неуклонное снижение до уровня менее 8 % в 2009 г. [Шульман и др., 2007; Никольский и др., 2011]. Как показали последующие исследования, наметившееся к концу 1990-х годов снижение показателя жирности шпрота затянулось до 2012–2018 гг. И только в 2021–2024 гг. наметилась тенденция его возрастания; в 2023 г. он впервые за последние десятилетия превысил среднемноголетний уровень — более 11 %. Очевидно, что заметное улучшение обеспеченности пищей черноморского шпрота связано с наблюдаемой стабилизацией планктонного сообщества и увеличением биомассы кормового зоопланктона в последнее десятилетие после кризиса 1990-х годов [Загородняя и др., 2023]. Однако в целом показатель жирности шпрота, за исключением 2023 г., оставался ниже среднемноголетней величины. В таблице 2 представлены сравнительные характеристики динамики жирности шпрота на протяжении годового цикла в текущем столетии в сравнении с прошлым. С учётом существенной региональной изменчивости жирности шпрота, для этой таблицы из массива данных мониторинга были отобраны материалы только по уловам из акватории, прилегающей к западному и южному берегам Крыма.

Таблица 2

Количество определений (n), медианное значение (М) и размах изменчивости жирности (% сырой массы) черноморского шпрота по месяцам за периоды наблюдений 1960–2000 и 2001–2024 гг. и вероятность отсутствия различий по критерию Манна — Уитни (Р)

Месяцы	1960–2000 гг.			2001–2024 гг.			Р
	п	М	размах	п	М	размах	
Январь	17	2,48	1,2–3,1	46	3,10	2,6–3,6	0,010
Февраль	58	2,30	2,0–4,3	75	2,60	2,2–3,3	0,978
Март	43	4,70	3,4–6,5	149	3,90	3,1–4,6	0,002
Апрель	61	6,50	5,7–7,2	262	4,90	3,8–5,9	< 0,001
Май	216	9,40	8,3–11,4	237	6,50	5,0–7,9	< 0,001
Июнь	122	11,15	9,8–12,7	288	7,00	5,7–9,1	< 0,001
Июль	204	12,58	10,4–14,0	499	8,20	6,5–9,9	< 0,001
Август	49	11,60	9,8–12,7	437	7,40	6,1–9,1	< 0,001
Сентябрь	100	11,87	10,7–13,1	165	7,00	5,8–8,2	< 0,001
Октябрь	46	7,35	6,8–8,8	78	7,30	6,2–8,1	0,131
Ноябрь	27	7,10	5,7–8,3	38	6,30	5,6–7,0	0,047
Декабрь	–	–	–	33	4,30	3,7–4,8	–
Всего:	943			2307			

Характер сезонной динамики жиронакопления шпрота в последние годы изменился. Наряду со снижением общего уровня накопленных липидов ранее явно выраженный летний максимум, более чем в 5 раз превосходящий зимний минимум, теперь сменился менее определённым куполом (с мая по ноябрь), разница между зимним минимумом и летним максимумом сократилась до 3 раз, что указывает на ухудшение условий питания шпрота у берегов Крыма (рис. 2). Зачастую летний максимум стал смещаться на более поздние сроки: возрастание жирности нередко затягивается до сентября, это также отмечали и другие исследователи [Бугаев и др., 2018].

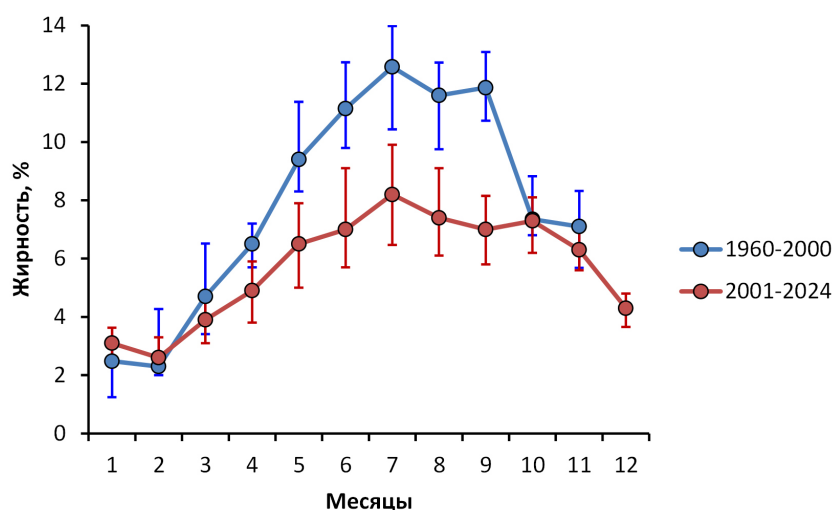


Рис. 2. Изменчивость жирности (% сырой массы) черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* у побережья Крыма по месяцам, по данным 1960–2000 и 2001–2024 гг. Кружками указаны медианные значения, вертикальными отрезками — интерквартильный размах (25-й и 75-й перцентили)

Уменьшение жирности шпрота в последние десятилетия отчасти связано с изменением размерно-возрастной структуры популяции, которое проявлялось в последовательном сокращении размерного диапазона рыб в промысловых уловах, смещении модальных размерных классов в сторону уменьшения, увеличении доли младших возрастных групп и исчезновении рыб старших возрастов [Шляхов, Шляхова, 2011; Дахно, Перевалов, 2013; Зуев и др., 2013; Зуев, 2019]. По нашим наблюдениям, также отмечается существенное изменение размерного состава шпрота из промысловых уловов у берегов Крыма (рис. 3). По обобщённым данным многолетнего мониторинга, в период 1960–2000 гг. мода размерного распределения рыб в уловах приходилась на размерный класс 9–10 см при средней длине 9,04 см, за период 2001–2024 гг. мода сместилась в диапазон 7–8 см, а средняя длина рыб в уловах составила 7,44 см.

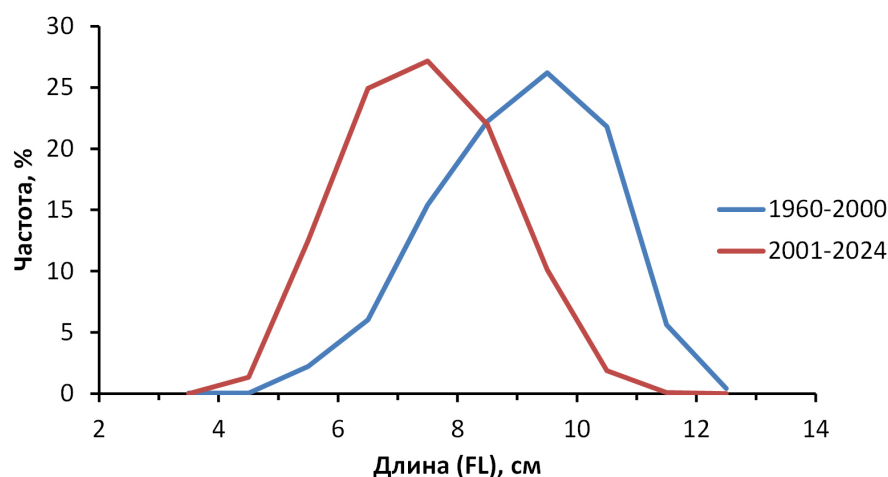


Рис. 3. Изменение размерного состава уловов шпрота в последние десятилетия: 1 — по данным 2001–2024 гг.; 2 — по данным 1960–2000 гг.

Кроме омоложения популяции в результате изменений возрастного состава, отмечается уменьшение средней длины и массы одновозрастных рыб, снижение показателей роста, что связывают с повышением температуры моря, которое негативно отразилось на развитии холодноводного шпрота [Перевалов, Мартынюк, Лутынская, 2020; Mel'nikova, Melnikov, 2024]. Интенсивное глобальное потепление климата во второй половине XX века оказало влияние на температуру воды прибрежной зоны Чёрного моря [Репетин, 2012]. Начало XXI столетия характеризуется значительным увеличением среднегодовой температуры поверхности Чёрного моря, по сравнению со средней многолетней, за период мониторинга жирности шпрота [Никольский и др., 2007]. И именно на эти годы приходится ухудшение обеспеченности шпрота пищей. Влияние климатического фактора на шпрота может быть разнонаправленным. С одной стороны, суровые, холодные зимы сопряжены с более интенсивной циркуляцией водных масс, что положительно сказывается на продукции фитопланктона с последующим развитием компонентов кормовой базы шпрота — холодноводных копепод, но отрицательно сказывается на выживании икры и личинок рыб; с другой — мягкие зимы с большим количеством атмосферных осадков благоприятно сказываются на выживании черноморского шпрота ранних стадий развития и появлении урожайных поколений [Старушенко, 1965; Зуев и др., 2004], то есть увеличении количества потребителей мезопланктона. Следствием этого и может являться наблюдаемое нами в последние годы ухудшение обеспеченности пищей шпрота при изменении теплового режима Чёрного моря в сторону аномально высоких температур.

Успешность нагула шпрота определяется не только количеством, но и качественным составом корма. Пищей для шпрота служат прежде всего копеподы холодноводного комплекса — калянус *Calanus euxinus* и псевдокалянус *Pseudocalanus elongatus*, а также эвритермные планктёры — акарции *Acartia spp.* и другие Copepoda, Cladocera и меропланктон [Чаянова, 1958; Сиротенко, Сороколит, 1979; Глущенко, Чашин, 2008; Глущенко, 2011]. Ухудшение состояния популяции черноморского шпрота у берегов Крыма в последние десятилетия обусловлено низким содержанием в пище липидов вследствие изменения качественного состава потребляемого мезопланктона: уменьшением доли высококалорийных крупных холодноводных калянусов по сравнению с мелкими эвритермными и тепловодными планктонными организмами [Глущенко, Сороколит, 2009; Юнева и др., 2016].

Выводы

Выполнен анализ изменения жирности черноморского шпрота на протяжении годового цикла по данным многолетнего мониторинга. Установлено, что характер сезонной динамики жиронакопления шпрота в последние десятилетия изменился (снижение уровня запасаемых резервных липидов, отсутствие ярко выраженного летнего максимума). Приведены показатели, указывающие на ухудшение условий питания шпрота у берегов Крыма.

Благодарности. Автор считает своим долгом выразить искреннюю признательность сотрудникам, внесшим основной вклад в создание массива данных по мониторингу жирности черноморского шпрота, начатого Г. Е. Шульманом в 1960 г. В разное время это были И. С. Доброволов (Институт рыбных ресурсов, Варна), Г. С. Юрьев, обобщивший материалы коллектива исследователей АзЧерНИРО, сотрудники ИнБЮМ К. К. Яковлева, Л. В. Ракицкая, В. Я. Щепкин, Г. С. Минюк, Е. В. Ивлева, А. М. Щепкина, Т. В. Юнева, собиравшие материал в морских экспедициях и выполнявшие определение жирности рыб.

Список литературы

1. Асланова Н. Е. Шпрот Чёрного моря // Труды / Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. — Москва : Пищепромиздат, 1954. — Т. 28. — С. 75–101.
2. Бугаев Л. А., Войкина А. В., Цема Н. И., Ружинская Л. П., Сергеева С. Г., Цыбульская М. А. Исследование физиологического состояния шпрота по показателям накопления резервных веществ летом 2017 г. // Актуальные вопросы рыболовства, рыбоводства (аквакультуры) и экологического мониторинга водных экосистем : материалы междунар. науч.-практ. конф., Ростов-на-Дону, 11–12 дек. 2018 г. / редкол.: Богачев А. Н. [и др.]. — Ростов-на-Дону : АзНИИРХ, 2018. — С. 106–109.
3. Бушнев С. Г. Истощение кормовой базы как фактор, лимитирующий численность черноморских дельфинов // Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых зон и комплексное использование ресурсов шельфа : сб. науч. тр. / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. — Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2000. — С. 437–452.
4. Гапшико А. И., Мальшиев В. И. Оценка суточных рационов шпрота в естественных условиях в период нереста и нагула // Биологические ресурсы Чёрного моря : сб. науч. тр. / Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии ; отв. ред. В. А. Шляхов. — Москва : ВНИРО, 1990. — С. 39–45.
5. Гиригосов В. Е., Зуев Г. В., Пенетин Л. Н. Изменчивость репродуктивного потенциала черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) в связи с температурными условиями среды // Морской экологический журнал. — 2006. — Т. 5, № 4. — С. 5–22. — <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/879>

6. Глуценко Т. И. Питание и оценка рациона черноморского шпрота в 2009–2010 гг. // Труды Южного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. – Керчь : ЮгНИРО, 2011. – Т. 49. – С. 34–39.
7. Глуценко Т. И., Сороколит Л. К. Многолетняя динамика питания черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) // Труды Южного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. – Керчь : ЮгНИРО, 2009. – Т. 47. – С. 94–98.
8. Глуценко Т. И., Сороколит Л. К., Негода С. А. Условия нагула черноморского шпрота в основных районах летнего промысла в современный период // Рыбное хозяйство Украины. – 2005. – № 3/4. – С. 6–8.
9. Глуценко Т. И., Чащин А. К. Особенности питания черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) и формирование его нагульных скоплений // Морской экологический журнал. – 2008. – Т. 7, № 3. – С. 5–14. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/969>
10. Голенченко А. П. Шпрот в Чёрном море // Рыбное хозяйство. – 1940. – № 6. – С. 14–16.
11. Гусар А. Г., Гетманцев В. А. Черноморский шпрот (распределение, поведение, биологические основы светолова). – Москва : ИЭМЭЖ АН СССР, 1985. – 229 с.
12. Дахно В. Д. Современное состояние стада черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso), обитающего в территориальном море Российской Федерации // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна : сб. науч. тр. (2010-2011 гг.) / Федер. агентство по рыболовству, Азов. НИИ рыб. хоз-ва. – Ростов-на-Дону : АзНИИРХ, 2012. – С. 88–101.
13. Дахно В. Д., Перевалов О. А. Современное состояние стада черноморского шпрота, обитающего в российской части Чёрного моря // Вопросы рыболовства. – 2013. – Т. 14, № 4. – С. 644–650.
14. Доброволов И. С. Динамика на химический состав, миогенови, хемоглобинови и изоэнзимни електрофоренични структури на сафрида, хамсията и шпрота по българското крайбрежие : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – София, 1975. – 39 с. (Болг.).
15. Долбиш В. С., Козюбра Л. П., Христоферсен Г. С. Технохимическая характеристика мерланга и кильки Чёрного моря // Рыбное хозяйство. – 1980. – № 11. – С. 67–70.
16. Загородняя Ю. А., Драпун И. Е., Галаговец Е. А., Гарбазей О. А., Губанов В. В., Кудякова А. С., Литвинюк Д. А., Попова Е. В. Сезонные изменения численности, биомассы и видового разнообразия зоопланктона в открытом море у берегов Крыма (Чёрное и Азовское моря) // Океанология. – 2023. – Т. 63, № 2. – С. 255–265. – <https://doi.org/10.31857/S0030157423010173>
17. Зуев Г. В. Современное состояние репродуктивного потенциала черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1826) (Pisces: Clupeidae) в Крымском регионе и условия его формирования // Морской биологический журнал. – 2019. – Т. 4, № 4. – С. 3–14. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.4.01>
18. Зуев Г. В., Бондарев В. А., Завьялов А. В., Самотой Ю. В. Многолетняя динамика промысла и возрастной структуры черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces, Clupeidae) в водах Украины (Крымский регион) // Морской экологический журнал. – 2013. – Т. 12, № 3. – С. 39–47. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1294>
19. Зуев Г. В., Репетин Л. Н., Гуцал Д. К., Мельникова Е. Б., Пустоварова Н. И. Влияние температуры воды на выживание молоди и формирование промыслового запаса черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) // Морской экологический журнал. – 2004. – Т. 3, № 2. – С. 45–53. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/746>
20. Кейтс М. Техника липидологии. Выделение, анализ и идентификация липидов. – Москва : Мир, 1975. – 322 с.
21. Лав Р. М. Химическая биология рыб. – Москва : Пищ. пром-сть, 1976. – 350 с.

22. Лазаревский А. А. Технохимический контроль в рыбообрабатывающей промышленности. – Москва : Пищепромиздат, 1955. – 519 с.
23. Липская Н. Я. Суточный и сезонный ход питания черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus* (Risso)) // Труды Севастопольской биологической станции / АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Киев : Наук. думка, 1960. – Т. 13. – С. 190–203. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5471>
24. Лисовская В. И. Динамика индивидуальных колебаний жирности мышц планктоноядных рыб Чёрного моря // Гидробиологический журнал. – 1968. – Т. 4, № 5. – С. 62–67. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/14018>
25. Лисовская В. И. Жировой запас и некоторые показатели жира у планктоноядных рыб северо-западной части Чёрного моря // Обмен веществ и биохимия рыб : сб. ст. / отв. ред. Г. С. Карзинкин. – Москва : Наука, 1967. – С. 121–124.
26. Миндер Л. П. Технологическая характеристика некоторых рыб Чёрного моря // Труды / Азово-Черномор. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. – Москва : Пищепромиздат, 1955. – Вып. 16. – С. 401–416.
27. Минюк Г. С. Зависимость между жирностью и возрастом черноморского шпрота // Экология моря / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Киев : Наук. думка, 1991. – Вып. 37. – С. 76–79. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4008>
28. Минюк Г. С., Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Юнева Т. В. Черноморский шпрот (связь динамики липидов с биологией и промыслом). – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 1997. – 138 с.
29. Никольский В. Н., Шульман Г. Е., Юнева Т. В., Щепкина А. М., Ивлева Е. В., Бат Л., Кидейш А. О современном состоянии обеспеченности пищей черноморского шпрота // Доповіді НАН України. – 2007. – № 5. – С. 194–198.
30. Никольский В. Н., Щепкина А. М., Юнева Т. В., Шульман Г. Е. Межгодовая изменчивость содержания липидов у шпрота и хамсы как показателя обеспеченности пищей мелких пелагических рыб Чёрного моря // Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей / под ред. В. Н. Еремеева [и др.]. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2011. – С. 293–303.
31. Перевалов О. А., Мартынюк М. Л., Лутынская Л. А. Современное состояние популяции черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) в период нагула в условиях повышения температуры воды // Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование : материалы II Междунар. науч.-практ. конф., Керчь, 27–30 мая 2020 г. / Керчен. гос. мор. технол. ун-т [и др.]. – Симферополь : АРИАЛ, 2020. – С. 397–405.
32. Петров К. П. Черноморский шпрот и перспективы его технологии // Рыбное хозяйство. – 1949. – № 4. – С. 22–25.
33. Репетин Л. Н. Пространственная и временная изменчивость температурного режима прибрежной зоны Чёрного моря // Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых зон и комплексное использование ресурсов шельфа : сб. науч. тр. / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2012. – Вып. 26, ч. 1. – С. 99–116. – EDN: VUYXHN
34. Световидов А. Н. Рыбы Чёрного моря. – Москва : Наука, 1964. – 551 с.
35. Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. – Ленинград : Наука, 1983. – 240 с.
36. Сиротенко М. Д., Сороколит Л. К. Сезонные изменения в питании шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) Чёрного моря // Вопросы ихтиологии. – 1979. – Т. 19, № 5. – С. 813–828.
37. Старушенко Л. И. О возрастном составе промыслового стада черноморского шпрота и причинах колебаний его численности // Рыбное хозяйство. – 1965. – № 5. – С. 18–21.
38. Чаянова Л. А. Питание черноморского шпрота // Труды / Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – Москва : Пищепромиздат, 1958. – Т. 36. – С. 106–127.

39. Шатуновский М. И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. – Москва : Наука, 1980. – 283 с.
40. Шляхов В. А., Негода С. А., Пятинский М. М., Шляхова О. В. Оценка состояния запасов хамсы и шпрота в российских водах Чёрного моря в 2022–2023 гг. // Труды АзНИИРХ. – Ростов-на-Дону : АзНИИРХ, 2023. – Т. 4. – С. 9–27.
41. Шляхов В. А., Шляхова О. В. Динамика структуры траловых уловов шпрота на украинском шельфе Чёрного моря и воздействие на нее природных факторов и рыболовства // Труды Южного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. – Керчь : ЮгНИРО, 2011. – Т. 49. – С. 12–33.
42. Шульман Г. Е. Динамика содержания жира в теле рыб // Успехи современной биологии. – 1960. – Т. 49, № 2. – С. 225–239. – <https://repository.marine-research.ru/handle/123456789/12275>
43. Шульман Г. Е. Соотношение между содержанием жира и воды в теле рыб и методика вычисления жирности в полевых условиях // Труды / Азово-Черномор. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. – Москва : Пищепромиздат, 1961. – Вып. 19. – С. 36–44. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/12786>
44. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. – Москва : Пищ. пром-сть, 1972. – 368 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/7526>
45. Шульман Г. Е., Никольский В. Н., Юнева Т. В., Щепкина А. М., Бат Л., Кидейш А. Е. Воздействие глобальных климатических и региональных факторов на мелких пелагических рыб Чёрного моря // Морской экологический журнал. – 2007. – Т. 6, № 4. – С. 18–30. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/927>
46. Шульман Г. Е., Чащин А. К., Минюк Г. С., Щепкин В. Я., Никольский В. Н., Доброволов И. С., Доброволова С. Г., Жигуненко А. С. Многолетний мониторинг состояния черноморского шпрота // Доклады Академии наук. – 1994. – Т. 335, № 1. – С. 124–126. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/10898>
47. Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Минюк Г. С. Определение содержания жира и липидов у черноморского шпрота // Рыбное хозяйство. – 1989. – № 12. – С. 86–87. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/12303>
48. Шульман Г. Е., Урденко С. Ю. Продуктивность рыб Чёрного моря / отв. ред. В. Н. Грезе. – Киев : Наук. думка, 1989. – 188 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8619>
49. Юнева Т. В., Забелинский С. А., Дацык Н. А., Щепкина А. М., Никольский В. Н., Шульман Г. Е. Влияние качественного состава пищи на содержание липидов и незаменимых жирных кислот в теле черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae) // Вопросы ихтиологии. – 2016. – Т. 56, № 3. – С. 304–313. – <https://doi.org/10.7868/S0042875216030218>
50. Юрьев Г. С. Биология, оценка запасов и перспективы промысла черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) : дис. ... канд. биол. наук. – Керчь, 1978. – 134 с.
51. Blaxter J. H. S., Hunter J. R. The biology of the clupeoid fishes // Advances in Marine Biology. – 1982. – Vol. 20. – P. 1–223. – [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60140-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60140-6)
52. Butu A. Seasonal variability of the lipid content in the meat of the main commercial small-sized marine fish caught at the Romanian Black Sea coast in 1992–1994 // Cercetări Marine. – 1995. – Vol. 25, no. 27/28. – P. 307–311.
53. Folch J., Lees M., Sloani Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipid from animal tissues // Journal of Biological Chemistry. – 1957. – Vol. 226, iss. 1. – P. 497–509. – [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)64849-5](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)64849-5)
54. Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. – 2001. – Vol. 4, iss. 1. – Art. 4. – https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

55. Iles T. D., Wood R. J. The fat/water relationship in North Sea herring (*Clupea harengus*) and its possible significance // Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1965. – Vol. 45, iss. 2. – P. 353–366. – <https://doi.org/10.1017/S0025315400054886>
56. Lloret J., Shulman G., Love M. R. Condition and Health Indicators of Exploited Marine Fishes. – Chichester : Willey Blackwell, 2014. – 247 p. – <https://doi.org/10.1002/9781118752777>
57. Mel'nikova E. B., Melnikov A. V. Influence of sea surface temperature changes on the development of sprat (*Sprattus sprattus phalericus* (Risso)) (Pisces: Clupeidae) living on the southwestern shelf of Crimea // Inland Water Biology. – 2024. – Vol. 17, iss. 3. – P. 457–465. – <https://doi.org/10.1134/S1995082924700093>
58. Past : version 4.17 // Natural History Museum / Univ. of Oslo. – [202?]. – <https://www.nhm.uio.no/english/research/resources/past> (accessed: 10.09.2024).
59. Shulman G. E., Nikolsky V. N., Yuneva T. V., Minyuk G. S., Shchepkin V. Ya., Shchepkina A. M., Ivleva E. V., Yunev O. A., Dobrovolov I. S., Bingel F., Kideys A. E. Fat content of Black Sea sprat as an indicator of fish and ecosystem condition // Marine Ecology Progress Series. – 2005. – Vol. 293. – P. 201–212. – <https://doi.org/10.3354/meps293201>
60. Shulman G. E., Nikolsky V. N., Yuneva T. V., Shchepkina A. M., Bat L., Kideys A. Significance of physiological and biochemical approaches for Black Sea fishery investigations // International Journal of Natural and Engineering Sciences. – 2008. – Vol. 2, no. 1. – P. 107–112.

**SEASONAL DYNAMICS OF FAT CONTENT IN BLACK SEA SPRAT,
SPRATTUS SPRATTUS PHALERICUS (RISSO, 1827)
(BASED ON LONG-TERM MONITORING DATA)**

Nikolsky V. N.

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

Abstract: The variability of the fat content in Black Sea sprat throughout the annual cycle were analyzed basing on long-term monitoring data (1960–2024). The minimum fat content in sprat (2.0–3.8 % of wet body weight) occurred in January — February, and the maximum (7.8–13.3 %) reached in June — July. The level of energy (fat) reserves accumulated by sprat to the end of feeding period in summer varies widely, depending on the fish age and feeding conditions. A statistically significant linear relationship between fat content in sprat and its size has been established: the fat content of small fish (with 5–6 cm length) is usually no more than 6–9 % but in the largest fish (over 10 cm long) it exceeds 12–15 %. In recent decades, there has been a significant decrease in the size composition and fat content of sprat from commercial catches, which indicates a deterioration in the feeding conditions of sprats off the coast of Crimea.

Keywords: the Black Sea, sprat *Sprattus sprattus phalericus*, reserve lipids, seasonal variability

Сведения об авторе

Никольский Виктор Николаевич	научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, vnikols@ibss.su .
------------------------------------	--

*Поступила в редакцию 04.02.2025 г.
Принята к публикации 12.02.2025 г.*

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАФИИ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ, ПРОЦЕССОВ АДАПТАЦИИ И НЕВРОЛОГИЧЕСКИХ РАССТРОЙСТВ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЫБ: ОБЗОР *

Машукова О. В.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
г. Севастополь, Российская Федерация,
e-mail: olgamashukova1976@ibss-ras.ru

Аннотация: Электроэнцефалография (ЭЭГ) — метод исследования головного мозга с помощью регистрации разности электрических потенциалов, возникающих в процессе его жизнедеятельности. По характеристикам ЭЭГ можно судить о функциональном состоянии головного мозга организма, а следовательно, и о восприятии им изменений в окружающей среде. Многие представители nekтона, в том числе и рыбы, являются уникальными животными, показатели электроэнцефалографии которых достаточно информативны для изучения функций мозга, неврологических расстройств и определения токсичности ряда веществ. В настоящее время имеется достаточно большое количество работ, посвящённых физиологии и экологии различных видов рыб. Выявлена функциональная активность головного мозга рыб в покое и во время различных стимулов, которая приводит к появлению на ЭЭГ колебаний различной частоты. Однако крайне важно провести выбор модельных объектов для оценки нейрофизиологических процессов рыб, а также ЭЭГ-методом выявить особенности их поведения и адаптации для определения экологических и эволюционных процессов. В данной работе приведены примеры использования метода ЭЭГ для исследования нейрофизиологических процессов рыб. Проведён обзор исследований циркадных ритмиков, механизмов сна и бодрствования, неврологических расстройств у рыб.

Ключевые слова: электроэнцефалография, рыбы, нейронная деятельность, циркадные ритмы, адаптационные механизмы, модельные организмы

Введение

Рыбы составляют около половины известных видов позвоночных. Подавляющее большинство из существующих 30 000 известных в настоящее время видов рыб являются костистыми рыбами. Они занимают разнообразные места обитания в пресных и солёных водах рек, озёр, морей и океанов [Царин, Горбунов, Скуратовская, 2022]. Динамическая адаптация рыб к этим совершенно разным условиям — включая сложные репродуктивные, миграционные адаптации и адаптацию в течение жизненного цикла — поистине уникальна [Зуев, Скуратовская, 2021]. Их адаптивные стратегии включают периоды отдыха, которые у разных видов рыб могут длиться, пока объект спокойно лежит на морском дне или плавает [Попов, 2016].

Способность рыб точно ощущать течения воды критически важна для эффективного плавания и выживания, она позволяет экономить энергию, избегать хищников и находить добычу, держаться стаями или поодиночке. Однако до сих пор нейронные контуры рыб, связанные с регистрацией сигналов о токах воды, были неизвестны. Лишь недавно такую работу проделали

*Работа выполнена по теме госзадания: «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения», регистрационный номер 124022400148-4 (FNNZ-2024-0027).

австралийские нейрофизиологи под руководством профессора Квинслендского института мозга E. Scott [Vanwalleghe et al., 2020]. В связи с уникальными адаптациями и особенностями сложного поведения рыб, нейрофизиология рыб представляет собой важную область исследований [Современная нейробиология ... , 2015].

В последние десятилетия методы, основанные на электроэнцефалографии (ЭЭГ) — одним из передовых методов нейровизуализации сенсорных сигналов, становятся всё более популярным инструментом для изучения нейрофизиологических процессов у различных видов животных. Однако изучение нейрофизиологических процессов у рыб затруднено из-за сложности их нервной системы и среды обитания, поэтому до недавнего времени считалось, что данный метод применяется в основном для изучения нейрофизиологии и нейропатологии млекопитающих и человека [Коплик, Салиева, Горбунова, 1995; Современная нейробиология ... , 2015; Mukhametov, Supin, Polyakova, 1977; Sarasso et al., 2014].

ЭЭГ обеспечивает достоверные измерения реакций и функций мозга многих животных организмов и широко используется для оценки их физиологического состояния [Зенков, 2017; Будук-оол, Куулар, Ховалыг, 2020; Fontana et al., 2018]. Несмотря на довольно большое количество работ, посвящённых физиологии и экологии различных видов рыб, а также длительный период исследования ЭЭГ со времени первых опытов по регистрации электрических потенциалов головного мозга у млекопитающих, проведённых G. Berger в 1928 году, локализация ритмов в мозге и их биологическая функция в полной мере до сих пор не выяснены [Будук-оол, Куулар, Ховалыг, 2020; Abhang, Gawali, Mehrotra, 2016; Llinas, 2014].

Однако существуют плодотворные гипотезы, в рамках которых и ведутся экспериментальные исследования [Крушинский и др., 2007; Fontana et al., 2018; Rucinke et al., 2023; Stewart et al., 2012; Tobler, Borbely, 1985; Vanwalleghe et al., 2020]. Так, выявлена функциональная активность головного мозга рыб в покое и во время различных стимулов. Показано, что ритмическая активность нейронов головного мозга рыб приводит к появлению на ЭЭГ колебаний различной частоты, изучена классификация данных ритмов [Зенков, 2017; Будук-оол, Куулар, Ховалыг, 2020; Lee et al., An EEG system ... , 2020]. Тем не менее неясным остаётся влияние на показатели ЭЭГ у рыб различных экологических факторов, обуславливающих особенности их поведения и адаптации.

В связи с вышеизложенным цель данной работы заключалась в рассмотрении существующих исследований, применяющих ЭЭГ для изучения нейрофизиологии и неврологических расстройств у модельных объектов — рыб, а также обсуждении потенциала и ограничения этого метода.

Метод ЭЭГ. Ритмы ЭЭГ и их характеристика. Электроэнцефалография — метод регистрации электрической активности головного мозга, позволяющий судить о его физиологической зрелости, функциональном состоянии, наличии очаговых поражений, общемозговых расстройств и их характере [Будук-оол, Куулар, Ховалыг, 2020]. ЭЭГ позволяет записывать электрические сигналы, возникающие в результате нейронной деятельности [Современная нейробиология ... , 2015].

Для проведения ЭЭГ-исследований используются специальные электроды, которые размещаются на определённых областях поверхности головы так, чтобы на записи были представлены все основные отделы мозга. На рис. 1 представлено оборудование для записи ЭЭГ.

Получаемая запись — электроэнцефалограмма — является результатом суммарной электрической активности многих миллионов нейронов, представленной преимущественно потенциалами дендритов и тел нервных клеток: возбуждательными и тормозными постсинаптическими потенциалами и частично — потенциалами действия тел нейронов и аксонов [Abhang, Gawali, Mehrotra, 2016] (рис. 2).



Рис. 1. Мобильная рабочая станция Мицар-ЭЭГ-Мобайл (<https://salusmed.spb.ru>)

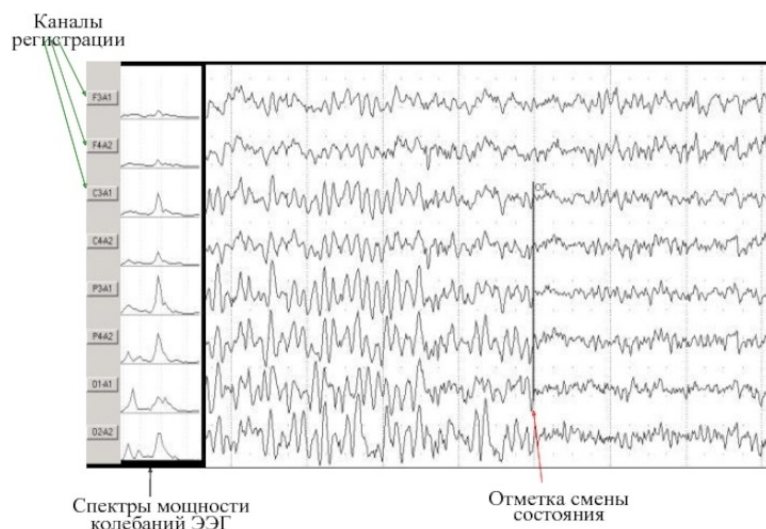


Рис. 2. Пример записи ЭЭГ (<https://meduniver.com/Medical/Neurology/elektroencefalografia.html>)

Таким образом, ЭЭГ отражает функциональную активность головного мозга. Наличие регулярной ритмики на ЭЭГ свидетельствует, что нейроны синхронизуют свою активность [Современная нейробиология ... , 2015]. В норме эта синхронизация определяется главным образом ритмической активностью пейсмекеров (водителей ритма) неспецифических ядер палеоталамуса рыб и их проекций, посылающих с определённой частотой потенциалы действия в различные отделы мозга [Abhang, Gawali, Mehrotra, 2016].

Также источниками биопотенциалов в мозге являются сигналы, поступающие от внутренних и экстерорецепторов. Ритмическая активность нейронов головного мозга приводит к появлению на ЭЭГ колебаний различной частоты, и в настоящее время эти ритмы классифицируются по следующим классам: дельта-волны (0,5–3,5 кол/с), тета-волны (4–7,5 кол/с), альфа-волны (8–13 кол/с), бета-волны (13,5–30 кол/с) [Будук-оол, Куулар, Ховалыг, 2020] (рис. 3). Поскольку уровень функциональной активности определяется неспецифическими срединными структурами (ретикулярной формацией ствола и переднего мозга), эти же системы определяют ритмику, внешний вид, общую организацию и динамику.

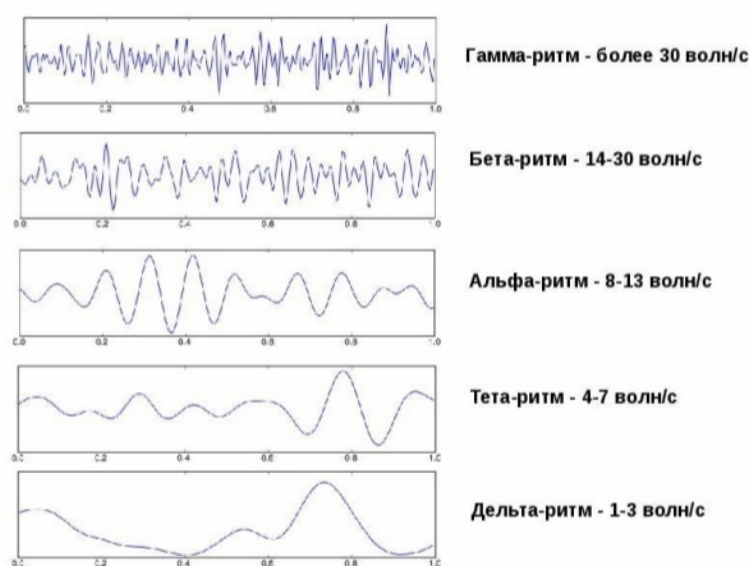


Рис. 3. Основные ритмы ЭЭГ [Будук-оол, Куулар, Ховалыг, 2020]

Анализ ЭЭГ. Анализ ЭЭГ состоит прежде всего в выяснении её спектрального состава. Это достигается с помощью алгоритма быстрого преобразования Фурье (БПФ) [Будук-оол, Куулар, Ховалыг, 2020]. В результате обработки энцефалограммы получают график спектральной плотности как функции частоты (рис. 4). Этот график показывает, какие частоты преобладают в электрической активности мозга. При изменении физиологического состояния мозга спектральный состав ЭЭГ изменяется.

Анализ ЭЭГ не представляет собой выделенной во времени процедуры, а совершается, по существу, уже в процессе записи. Анализ ЭЭГ во время записи необходим для контроля за её качеством, а также для выработки стратегии исследования в зависимости от получаемой информации. Данные анализа ЭЭГ в процессе записи определяют необходимость и возможность проведения тех или иных функциональных проб, а также их продолжительность и интенсивность [Зенков, 2017].

Таким образом, анализ ЭЭГ, согласно Л. Р. Зенкову, складывается из трёх взаимосвязанных компонентов. Во-первых, проводится оценка качества записи и дифференциация артефактов от электроэнцефалографических феноменов.

Во-вторых, оценивается частотная и амплитудная характеристика ЭЭГ и выделяются характерные графоэлементы на ЭЭГ («острая волна», «спайк», «спайк-волна» и др.), определяются пространственное и временное распределения этих феноменов на ЭЭГ.

Далее проводится оценка наличия и характера переходных явлений на ЭЭГ, таких как «вспышки», «разряды», «периоды» и др., а также определяются локализации источников различного типа потенциалов в мозге.

В-третьих, проводится физиологическая и патофизиологическая интерпретация данных и формулируется диагностическое заключение [Зенков, 2017].

Артефакты. Во время записи на ЭЭГ могут возникнуть изменения, связанные с влиянием внешних помех, то есть артефакты, которые относят к недостаткам данного метода. Артефакты делятся на технические и физиологические [Будук-оол, Куулар, Ховалыг, 2020].

Так, к техническим артефактам относят любое движение исследуемого организма (какого-либо отдела тела, плавников), так же как качание проводов или небольшие смещения электродов, которые сопровождаются появлением на ЭЭГ нерегулярных волн высокого вольтажа. Эти артефакты, как правило, легко различимы и исчезают после прекращения соответствующих движений [Егорова, 1973].

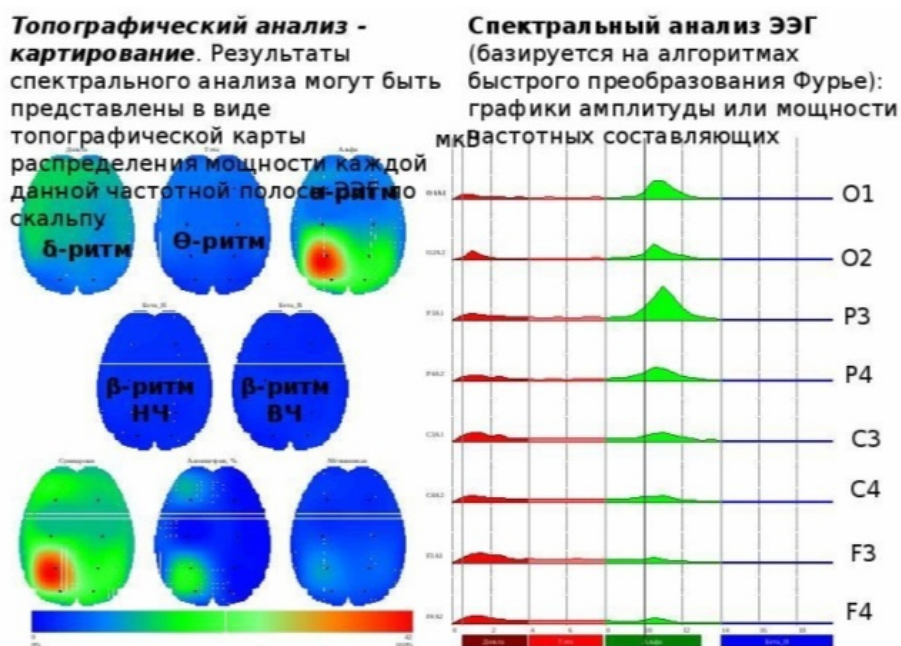


Рис. 4. Спектр активности в соответствии с цветом (зелёный — альфа-ритм, бордовый — дельта, красный — тета, синий — бета) [Будук-оол, Куулар, Ховалыг, 2020]

К физиологическим артефактам относят помехи, возникающие на схеме ЭЭГ во время мышечных спазм, дрожания (тремора), дыхания организма и др. [Будук-оол, Куулар, Ховалыг, 2020; Rucinque et al., 2023].

Так, на рис. 5 показан наблюдаемый артефакт при дыхании у палтуса *Atlantic halibut* [Rucinque et al., 2023].

Для исключения артефактов на записи ЭЭГ необходимо расположить объект в помещении, в котором не должно быть посторонних шумов, экспериментатор также не должен создавать помехи своим движением. Вместе с тем количество света и звука в лаборатории должно быть минимальным [Будук-оол, Куулар, Ховалыг, 2020].

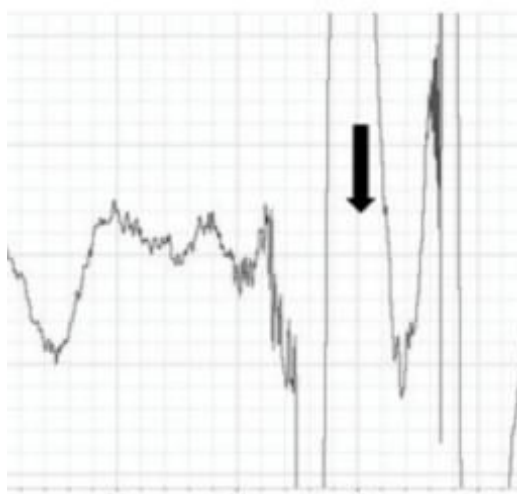


Рис. 5. Пример исходного уровня (нормальной ЭЭГ), наблюдаемого у палтуса *Atlantic halibut* перед погружением в морскую воду, насыщенную CO_2 . Полосовой фильтр (0,1–45 Гц). Стрелками показаны помехи при дыхании [Rucinque et al., 2023]

Регистрация электрических потенциалов у рыб. Первые записи электрических потенциалов из костного мозга были сделаны Е. Adrian и F. Buytendijk, которые использовали изолированные препараты ствола мозга *Carassius auratus* L. [Adrian, Buytendijk, 1931]. Медленные изменения потенциала (1–3 цикл/с), соответствующие ритму дыхательной активности золотой рыбки, были зарегистрированы из продолговатого мозга. Паттерны более высокой частоты и низкой амплитуды также были записаны с долей зрительного нерва. Позже в экспериментах J. Schade и I. Weiler была исследована электрическая активность основных отделов головного мозга *C. auratus* [Schade, Weiler, 1959].

При этом для регистрации электрических потенциалов мозга использовались биполярные поверхностные электроды. В данных исследованиях описаны характерные паттерны спонтанной электрической активности для теленцефалона, мезенцефалона, мозжечка и продолговатого мозга. Были отмечены изменения в этих паттернах при углублении уретанового наркоза. Быстрое повторяющееся мигание света вызвало изменение в нормальном паттерне мезенцефалона, которое напоминало возбуждение млекопитающих.

P. Enger использовал треску (*Gadus callarias*) для записи с помощью имплантированных электродов, которые были несколько затемнены артефактами из-за дыхательных движений и давления электродов на поверхность мозга [Enger, 1957]. Однако он получил записи спонтанной электрической активности в мозге рыбы без анестезии, а также мезенцефальных реакций на стимуляцию мигающим светом. Волны частотой 8–13 циклов в секунду доминировали в электрической «картине» среднего мозга. P. Enger сравнил их с альфа-ритмом млекопитающих [Enger, 1957]. Он не выявил реакций возбуждения в мезенцефалоне после слуховой стимуляции, но обнаружил таковые после внезапной световой стимуляции.

В серии исследований мезенцефалона сома (*Ameiurus nebulosus*) P. Buser и M. Dussardieh, P. Buser и J. Scherrer проанализировали тектальные реакции на электрические стимулы, применяемые к отрезанному концу зрительного нерва; некоторые первоначальные испытания были также проведены с использованием световой стимуляции неповреждённого глаза [Buser, Dussardier, 1953; Buser, Scherrer, 1950].

Однако более широко в качестве экспериментального животного во многих биологических процессах использовалась рыбка данио (*Danio rerio*). Исследования с данным объектом касались изучения функций мозга, неврологических расстройств и токсичности лекарств.

Так, Y. Lee с соавторами разработана система для одновременной записи ЭЭГ нескольких взрослых рыбок данио [Lee et al., An EEG system ... , 2020]. Чтобы обеспечить стабильное содержание нескольких рыбок *D. rerio* в течение определённого времени, системы перфузии и записи были механически разделены, что позволило эффективно обездвижить рыб. Записаны сигналы ЭЭГ от моделей припадков, вызванных пентилентетразолом (PTZ), и моделей, обработанных вальпроевой кислотой, чтобы продемонстрировать эффективность разработанной системы при проверке эффекта противоэпилептических препаратов.

Разработанная система эффективно измеряла индивидуальные сигналы ЭЭГ в среднем более чем от трёх рыбок данио из четырёх одновременно. Индукция припадков с помощью PTZ и подавление припадков с помощью вальпроевой кислоты были успешно обнаружены с помощью записи ЭЭГ. Схема системы регистрации ЭЭГ, разработанная в этом исследовании, может в дальнейшем применяться для массового скрининга на различные лекарственные вещества [Lee et al., Microfluidic ... , 2020].

Большинство электрофизиологических исследований с использованием рыбок *D. rerio* основаны на использовании личинок, небольшой размер которых позволяет получать более точные результаты.

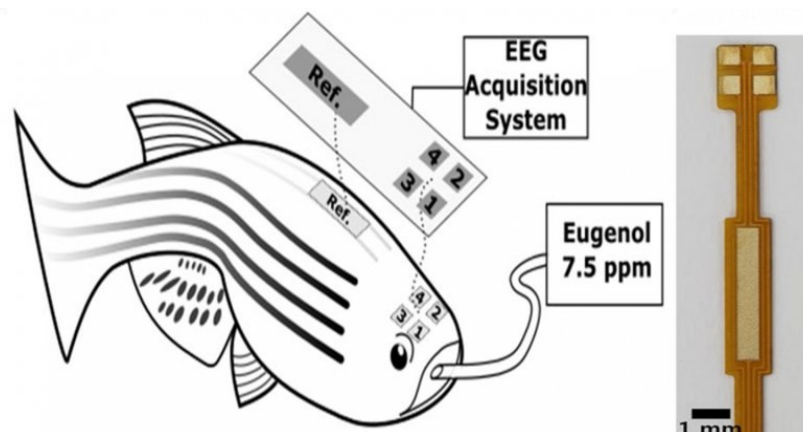


Рис. 6. Схематическая иллюстрация метода рыбки *D. rerio*, разработанная исследовательской группой

Многочанальная электродная решётка ЭЭГ была спроектирована по размерам рыбки данио (длина 3–4 см) и напечатана на гибкой печатной плате (ГППП) на основе полиимидной плёнки. Полиимидные плёнки широко используются в нейронных цепях *in vivo* благодаря их биосовместимости, гибкости и высокой химической стойкости. Массив имел толщину 80 мкм и был достаточно гибким, чтобы прикрепляться к голове рыбки. Массив содержал 4 золотых электрода и успешно регистрировал сигналы мозга от теленцефалона и среднего мозга каждого полушария.

Применение ЭЭГ. ЭЭГ позволяет регистрировать электрические сигналы, генерируемые нейронами, что помогает оценить общую мозговую активность рыб в покое и во время различных стимулов. В исследованиях часто анализируется реакция рыб на такие стимулы, как свет, звук, концентрация CO_2 или изменение температуры [Fontana et al., 2018; Rucinque et al., 2023; Tobler, Borbely, 1985]. С помощью ЭЭГ исследованы такие процессы, как активность головного мозга рыб, сенсорная обработка информации, реакции на стресс, поведенческие паттерны, циркадные ритмы, механизмы сна и бодрствования, изучено восприятие рыбами изменений в окружающей среде. Рассмотрим каждый из исследованных процессов отдельно.

Сенсорная обработка. Рыбы обладают высокоразвитыми сенсорными системами, и с помощью ЭЭГ можно изучать, как они обрабатывают информацию из различных источников (например, зрительные, слуховые и обонятельные стимулы) [Современная нейробиология ... , 2015]. Так, в одном из экспериментов были зарегистрированы изменения в ЭЭГ-активности при подаче звуковых сигналов [Судаков, Умрюхин, 2010]. Выявленные паттерны активности продемонстрировали важность слуховой системы и её связь с поведением.

Стресс и его влияние на нейрофизиологию рыб. ЭЭГ может использоваться для изучения изменений в нейрофизиологической активности рыб в ответ на стрессовые факторы. Это помогает понять, как стресс влияет на поведение и здоровье рыб. Так, исследования Е. В. Коплик с соавторами и А. Л. Крушинского показали, что стрессовые факторы, такие как изменение среды обитания или наличие хищников, приводят к значительным изменениям в электрической активности мозга [Коплик, Салиева, Горбунова, 1995; Крушинский и др., 2007].

Стресс любого генеза формируется за счёт активации лимбико-ретикулярных структур мозга и проявляется изменением электрофизиологических и поведенческих показателей у экспериментальных животных [Судаков, Умрюхин, 2010; Современная нейробиология ... , 2015; Baumeister et al., 2008].

Так, у рыб происходит формирование поведенческой программы реагирования на стрессорное воздействие, то есть при появлении стрессора в ответную реакцию включаются центральные адаптационные механизмы — вентромедиальное ядро гипоталамуса и дорсальное ядро гиппокампа. Таким образом, поведенческие показатели коррелируют с электрической активностью лимбических структур мозга в динамике стресса, что свидетельствует об адаптивных процессах у экспериментальных животных [Коплик, Салиева, Горбунова, 1995; Крушинский и др., 2007].

Особенный стресс рыбы испытывают во время убоа. Поскольку благополучие рыбы вызывает всё большую озабоченность, важно обеспечить гуманное обращение с ней во время убоа. Исследование D. Rucinque с соавторами было направлено на оценку с помощью ЭЭГ наступления бессознательного состояния у атлантического палтуса *Atlantic halibut*, погружённого в насыщенную CO₂ морскую воду [Rucinque et al., 2023].

Из 29 исследованных рыб 10 демонстрировали попытки к бегству, что указывало на отвращение к CO₂. Сигналы ЭЭГ демонстрировали четыре различные фазы: переходную, фазу возбуждения (высокая амплитуда — высокая частота), подавленную и изоэлектрическую фазы. Спектральный анализ сигналов ЭЭГ показал прогрессирующее снижение средней частоты, краевой частоты спектра и вклада высоких частот, что соответствовало постепенной потере сознания [Rucinque et al., 2023].

В исследовании сделан вывод, что вода, насыщенная CO₂, не рекомендуется для обработки палтуса перед убоем из-за длительного времени, необходимого для потери сознания, и наблюдаемого отвращающего поведения. Обеспечение гуманного обращения во время убоа важно для решения проблем, волнующих общественность, и сохранения благополучия рыбы на всех этапах производства.

Поведенческие паттерны. С помощью ЭЭГ можно исследовать нейрофизиологические основы сложного поведения рыб, включая миграцию, агрессивное поведение, ухаживание и социальные взаимодействия [Зенков, 2017; Современная нейробиология ... , 2015; Fontana et al., 2018]. Например, исследования D. Robb и B. Roth показали, что электрическая активность в определённых областях мозга коррелирует с миграционными паттернами у лососевых [Robb, Roth, 2003].

Циркадные ритмы. Механизмы сна и бодрствования. Изучение электрической активности мозга позволяет выявить, как нейронные сети рыб реагируют на изменения в световом цикле, что связано с их адаптацией и поведением. Циркадные часы и гомеостатические процессы являются фундаментальными механизмами, регулирующими сон. Удивительно, но, несмотря на десятилетия исследований, до сих пор недостаточно изучено значение сна. Предполагают, что сон регулирует синаптическую пластичность и, следовательно, оказывает благотворное воздействие на процесс обучения и память [Elbaz et al., 2013].

Однако прямые доказательства всё ещё ограничены, и молекулярные регуляторные механизмы остаются неясными. *D. rerio* представляет собой систему моделирования позвоночных, которая позволяет проводить простые генетические манипуляции, визуализировать нейронные цепи и синапсы у живых животных, а также отслеживать поведенческие показатели днём и ночью [Howe et al., 2013]. Таким образом, *D. rerio* стала привлекательной моделью для изучения циркадных и гомеостатических процессов, регулирующих сон [Yokogawa et al., 2007].

ЭЭГ позволяет исследовать стадии сна у рыб, а также понять, как мозг переходит из состояния бодрствования в состояние отдыха, позволяет отразить их нейрофизиологические и поведенческие характеристики [Elbaz et al., 2013]. У рыб, как и у других филогенетически более ранних животных, решение о том, действительно ли они спят или просто спокойно отдыхают, должно основываться на сочетании поведенческих особенностей, электрофизиологических паттернов мозговой активности и молекулярных процессов, которые связывают со сном у млекопитающих.

По мнению S. Campbell и I. Tobler, сон присутствует, когда животное находится в видоспецифической позе поведенческого покоя и демонстрирует повышенные пороги возбуждения, а также быструю обратимость поведенческого покоя после соответствующей стимуляции [Campbell, Tobler, 1984]. Большинство изученных до сих пор видов рыб демонстрируют эти поведенческие особенности сна, сопровождающиеся физиологическим спокойствием, включая снижение частоты сердечных сокращений и дыхания [Duboue, Borowsky, Keene, 2012; Howe et al., 2013; Yokogawa et al., 2007].

Так, I. Tobler и A. Borbely исследовали влияние лишения покоя на двигательную активность рыб [Tobler, Borbely, 1985]. Исследовано поведение двух видов рыб, *Cichlosoma nigrofasciatum* и *Carassius auratus*, в состоянии покоя при 12-часовом освещении — 12-часовом затемнении. Отдых и активность определяли на основе непрерывной покадровой видеозаписи. Три состояния были разделены на основе степени двигательной активности. Оба вида демонстрировали чёткий ритм покоя — активности, причём активность преобладала в течение светового периода. «Лишение покоя» проводили у окуней в течение обычного периода затемнения, подвергая животных воздействию либо 12-часового непрерывного света, либо 6-часового прерывистого света (1 час света — 1 час затемнения в течение 12 часов). Показано, что световые схемы как повышают активность, так и сокращают отдых. Активация, вызванная светом, сопровождалась увеличением продолжительности низкой активности в состоянии покоя, которая сохранялась в течение 12 ч после непрерывного освещения и в течение 6 ч после прерывистого освещения. Полученные результаты указывают на то, что гомеостатические механизмы участвуют в регуляции покоя и активности.

Изучение механизмов депривации сна у рыб. Депривация сна — состояние организма, при котором наблюдается недостаток или полное отсутствие сна [Путилов, 2020]. После полной или избирательной депривации сна в течение первого часа восстановления наблюдается увеличение количества или глубины медленноволновой активности в диапазоне 0,5–4 Гц, что свидетельствует прежде всего о гомеостатической регуляции сна [Будук-оол, Куулар, Ховалыг, 2020; Современная нейробиология ... , 2015; Lyamin et al., 2008]. Так, P. Binks, W. Waters и M. Hurry показано, что кратковременная полная депривация сна не влияет на высшие функции мозга [Binks, Waters, Hurry, 1999], что свидетельствует, во-первых, об адаптивных возможностях мозга к изменяющимся условиям, а во-вторых, о том, что в ходе депривации было сохранено достаточное количество облигатного сна.

Свидетельство регуляции сна было обнаружено у окуня, карпа и пескаря. Они подвергались процедуре депривации сна, что приводило к заметному увеличению количества ЭЭГ-спайков (коррелятов поведенческого сна) в период восстановления [Tobler, Borbely, 1985]. Активация в течение 6–24 часов приводила к увеличению периода покоя во время восстановления. Эффект зависел от продолжительности депривации. Следовательно, гомеостатическая регуляция сна или состояния покоя характерна не только для млекопитающих и птиц, но и для низших позвоночных животных, в том числе рыб [Lyamin et al., 2008; Rattenborg, 2006].

Наиболее ярким примером эволюционного влияния среды обитания на бессонницу являются исследования мексиканской пещерной рыбы (*Astyanax mexicanus*) [Duboue, Borowsky, Keene, 2012]. Популяции этих рыб, обитающие на поверхности и в пещерах, заметно различаются по продолжительности дневного сна, при этом у поверхностных рыб она длится в среднем более 800 мин, а у трёх разных популяций, обитающих в пещерах, — в среднем по 110–250 мин в день. Блокада β -адренорецепторов пропранололом приводила к дозозависимому увеличению продолжительности сна пещерных рыб без какого-либо эффекта при любой дозе. Адренергические антагонисты не влияли на сон у обитателей поверхности, но сон пещерных рыб значительно увеличивался в ответ на воздействие антагониста β_1 — атенолола [Duboue, Borowsky, Keene, 2012].

Количество катехоламиновых нейронов сохраняется у пещерных рыб в отличие от рыб, обитающих на поверхности. Это позволяет предположить, что в ходе эволюции произошло увеличение адренергической системы возбуждения у пещерных рыб по сравнению с обитателями поверхности. В других недавних исследованиях на рыбах изучалась циркадная ритмичность у стареющей рыбы-убийцы (*Nothobranchius rachovii*), а также индукция покоя мелатонином у трёхпятнистого губана (*Halichoeres trimaculatus*) [Lucas-Sánchez et al., 2013; Sungpyo et al., 2012]. Как короткий, так и продолжительный сон связаны с повышенной смертностью.

Исследование неврологических расстройств. Длительный мониторинг физиологических сигналов, таких как ЭЭГ, используется для дифференциальной диагностики неврологических заболеваний. Одним из таких расстройств нервной системы является эпилепсия. Частным случаем является посттравматическая эпилепсия (ПЭ), развивающаяся у 2–17 % больных, перенёвших черепно-мозговую травму [de Calbiac et al., 2021]. Эпилептогенез может занимать годы. Раннее обнаружение биомаркеров эпилептогенеза по динамике его развития позволит клиницистам своевременно назначать противоэпилептические препараты. Для изучения нейробиологических механизмов эпилептогенеза широко используются животные модели, в том числе рыбы. Эпилепсия является одним из распространённых неврологических заболеваний, включая нерегулярные припадки, от которых страдают 1–2 % населения во всем мире [Cho et al., 2017; Pineda, Beattie, Hall, 2011]. Использование и эффективность противоэпилептических препаратов широко изучались, и до сих пор усилия способствовали разработке успешных методов лечения. Однако многие противоэпилептические препараты «не работают» у 30 % пациентов [Romanelli et al., 2012] и по-прежнему недоступны или слишком дороги для стран с низким и средним уровнями дохода населения [Moshe et al., 2015]. Таким образом, по-прежнему необходим тщательный поиск недорогих и дополнительных противоэпилептических препаратов.

Рыбки *D. rerio* широко использовались для исследования эпилепсии благодаря низкой стоимости обслуживания и простоте обращения по сравнению с другими модельными животными [Grone, Baraban, 2015; Stewart et al., 2012]. Они также являются хорошей генетической моделью из-за короткого времени генерации и высокой плодовитости [Cho et al., 2017; Howe et al., 2013]. Более того, это позвоночное животное разделяет 75 % генов заболеваний у человека в отличие от дрозофилы [Grone, Baraban, 2015]. Из-за их популярности в качестве модельных животных сообщалось о многих особенностях их нейробиологии, включая неврологические расстройства [Guo, 2004].

Многочисленные поведенческие тесты иллюстрируют, как различные распространённые неврологические расстройства могут быть смоделированы или изучены у *D. rerio* [Afrikanova et al., 2013; Binks, Waters, Hurry, 1999; de Calbiac et al., 2021]. Так, исследования проявления эпилепсии у рыбок *D. rerio* показали, что высокоамплитудные проявления тета-активности обычно проявляются в виде полномасштабных генерализованных судорожных припадков (рис. 7а). Более медленные волны частотой 2–3 Гц (рис. 7б (1)) обычно длились дольше, и они возникали после волн более высокой частоты. Эти более медленные волны были типичным видом разрядки при эпилептическом статусе (СЭ), что согласуется с результатами, полученными ранее [Будук-оол, Куулар, Ховалыг, 2020]. Обе волны припадков сильно отличались от волн без припадков (рис. 7б (2–4)).

Вместе с тем одним из наиболее распространённых и серьёзно изнуряющих расстройств головного мозга, которым в какой-то момент жизни страдает около 20 % населения земного шара, является депрессия. Сильно вовлечённые в клиническую депрессию различные генетические факторы, стресс окружающей среды и нейрохимические нарушения, по-видимому, играют аналогичную роль в фенотипах рыбок *D. rerio* [McCurley, Callard, 2008]. Например, *D. rerio* с мутированным геном s357 глюкокортикоидного рецептора демонстрируют aberrантную кортикоидную биологическую обратную связь, повышенные уровни глюкокортикоидов и aberrантное поведение (снижение подвижности, нарушение привыкания, усиление испуга), которые напоминают фенотипы, наблюдаемые при клинической депрессии [Prober et al., 2006].

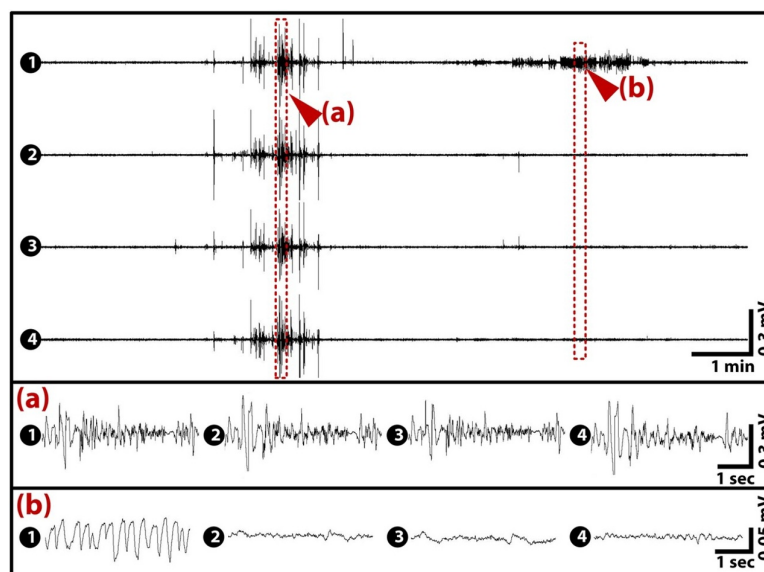


Рис. 7. Типичные четырёхканальные сигналы ЭЭГ, измеренные у рыбок данио. Можно наблюдать, где начинается ЭЭГ и как она распространяется [Choi et al., 2017]; а) тета-активность (5–7 Гц), которая имеет высокую амплитуду и характерна для генерализованных припадков; б) более медленные волны частотой 2–3 Гц — тип разрядки. Каналы 2, 3 и 4 показывают базовые активности

Модельные организмы. Революция в современных знаниях о нейробиологических, молекулярных и генетических основах сна совершилась довольно быстро благодаря появлению модельных организмов, в первую очередь плодовой мушки (*Drosophila melanogaster*), круглых червей (*Caenorhabditis elegans*), а также рыбок *D. rerio* [Guo, 2004]. По сравнению с млекопитающими существует ряд особенностей, которые делают выбор этих организмов для изучения практичным и научно обоснованным. Поддержание жизнеобеспечения больших колоний рыбок *D. rerio* экономически и логистически просто, их короткая продолжительность жизни, а также короткие репродуктивные циклы позволяют быстро оценить результаты экспериментальных манипуляций [Choi et al., 2017; Howe et al., 2013].

Значительное преимущество использования модельных организмов для изучения молекулярной основы сна заключается в их хорошо изученном геноме, который поддается точным манипуляциям [Prober et al., 2006]. Другой потенциально продуктивной областью, в которой эти модельные организмы могут принести существенную пользу, является область разработки новых и целенаправленных фармакологических методов лечения заболеваний человека, включая нарушения сна [Afrikanova et al., 2013; Striano et al., 2003; Yokogawa et al., 2007]. Например, приблизительно 70 % генов человека имеют по крайней мере один ортолог *D. rerio* и в результате рыбки данио широко используются для разработки моделей заболеваний человека [Fontana et al., 2018; Stewart et al., 2012]. Соответствия между геномом человека и геномами модельных систем предполагают, что модельные организмы могли бы сыграть важную роль в разработке лекарственных средств *in vivo* на молекулярном уровне для модификации или лечения нарушений сна у человека.

Рыбки *D. rerio* чувствительны к основным классам лекарств, включая анксиолитики, снотворные и стимуляторы, которые потенциально могут быть использованы для лечения неврологических расстройств, в том числе нарушений сна [Nabinger, Altenhofen, Bonan, 2020; Zhao et al., 2015]. Кроме того, стоимость скрининга фармакологически активных соединений существенно ниже в организме, таком как рыбки данио, так что можно экономически оценить большее количество соединений. Наряду с растущей популярностью личинок *D. rerio* в качестве

экспериментальных животных в области скрининга лекарств, неврологии, генетики и биологии развития, возникла потребность в инструментах для борьбы с множественными личинками. Так, Y. Lee с соавторами разработали микрожидкостный чип, способный осуществлять равномерную и непрерывную инфузию препарата по всем микрофлюидным каналам во время записи ЭЭГ [Lee et al., *Microfluidic ...*, 2020].

Разработанная микрофлюидная система может способствовать массовому скринингу ЭЭГ при разработке лекарств для лечения неврологических расстройств, таких как эпилепсия, за короткое время благодаря её удобному размеру, низкой стоимости изготовления и гарантированной равномерной инфузии препарата по всем каналам без артефактов, вызванных воздействием окружающей среды.

Новые эффекты и механизмы действия лекарств на бодрствование и состояние покоя, вызываемые сходными основными нейромедиаторными путями как у *D. rerio*, так и у млекопитающих, а также идентификация малоизученных соединений могут быть быстро оценены. Перекрёстные трансляционные исследования между модельными организмами и человеком также открывают новые возможности для обнаружения биомаркеров бодрствования и сна, которые могут иметь практическое применение.

Заключение

Использование ЭЭГ, как неинвазивного метода регистрации электрической активности мозга, открывает новые горизонты в нейрофизиологии рыб для изучения их поведения, адаптаций и реакций на окружающую среду. Тем не менее существуют и ограничения метода: артефакты, такие как движение исследуемого организма, влияние электрических помех, поступающих из водной среды, минимальная глубина регистрации активности мозга, а также помехи, возникающие на схеме ЭЭГ во время мышечных спазмов, тремора и дыхания рыб. Кроме того, при анализе ЭЭГ необходимо учитывать, что функциональная активность головного мозга рыб в покое и во время различных стимулов приводит к появлению на ЭЭГ колебаний различной частоты.

В связи с этим дальнейшие исследования должны сосредоточиться на улучшении технологии ЭЭГ, разработке более чувствительных электродов и применении мультидисциплинарных подходов, включая молекулярную биологию и поведенческие исследования, для более глубокого понимания нейрофизиологических процессов у рыб.

Длительный мониторинг физиологических сигналов у рыб, таких как ЭЭГ, эффективно используется для исследования их циркадных ритмов, адаптационных механизмов в ответ на стрессорное воздействие любого генеза, механизмов сна и бодрствования. Показано значительное преимущество использования модельных организмов, таких как *C. auratus*, *G. callarias*, *A. nebulosus*, *A. halibut*, *A. mexicanus* и *D. Rerio*, для изучения неврологических расстройств. Исследована эффективность разработанных на основе ЭЭГ у модельных объектов новых фармакологических методов лечения очаговых поражений, неврологических расстройств, включая нарушения сна, депрессию и эпилепсию.

Благодарности. Выражаю глубокую признательность за неоценимую помощь при выполнении данной работы сотрудникам ФГБУН ФИЦ ИнБЮМ — инженеру II категории отдела ихтиологии Назаренко З. В. и младшему научному сотруднику отдела физиологии животных и биохимии Даниловой О. Н.

Список литературы

1. Будук-оол Л. К., Куулар Ш. В., Ховалыг А. М. Электроэнцефалография : учеб.-метод. пособие. – Кызыл : Изд-во Тувин. гос. ун-та, 2020. – 48 с.
2. Егорова И. С. Электроэнцефалография. – Москва : Медицина, 1973. – 296 с.
3. Зенков Л. Р. Клиническая электроэнцефалография (с элементами эпилептологии) : рук. для врачей. – 8-е изд. – Москва : МЕДпресс-информ, 2017. – 359 с.
4. Зуев Г. В., Скуратовская Е. Н. Многолетняя динамика репродуктивного потенциала черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) в Крымском регионе // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность : Междунар. науч. конф., посвящ. 150-летию Севастоп. ... 45-летию НИС «Профессор Водяницкий», 13–18 сент. 2021 г., Севастополь, РФ / М-во науки и высш. образования РФ [и др.]. – Севастополь : ФИЦ ИнБЮМ, 2021. – С. 97–98. – EDN: UGYLEN
5. Коплик Е. В., Салиева Р. М., Горбунова А. В. Тест «открытого поля» как прогностический критерий устойчивости крыс линии Вистар к эмоциональному стрессу // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. – 1995. – Т. 45, № 4. – С. 775–781.
6. Крушинский А. Л., Реутов В. П., Кузенков В. С., Сорокина Е. Г., Кошелев В. Б., Фадюкова О. Е., Байдер Л. М., Куроптева З. В., Жумабаева Т. Т., Комисарова Л. Х., Рясина Т. В., Косицын Н. С., Пинелис В. Г. Влияние NO-генерирующего соединения и ингибитора NO-синтазы на реализацию механизмов кратковременной адаптации к гипоксии у крыс линии Крушинского – Молодкиной // Актуальные проблемы транспортной медицины. – 2007. – № 4. – С. 117–123. – EDN: RYCRLN
7. Попов П. А. Стратегия адаптации промысловых рыб к условиям обитания в водоемах арктического побережья Сибири // Известия Алтайского отделения Русского географического общества. – 2016. – № 3. – С. 72–78. – EDN: YLMSQW
8. Путилов А. А. Хронобиология и сон // Сомнология и медицина сна : нац. рук. памяти А. М. Вейна и Я. И. Левина / под ред. М. Г. Полуэктова. – 2-е изд., доп. и перераб. – Москва : Медконгресс, 2020. – Гл. 9. – С. 235–265.
9. Современная нейробиология: достижения, закономерности, проблемы, инновации, технологии : материалы всерос. конф. (Уфа, 22–23 окт. 2015 г.) / Башкир. гос. ун-т ; редкол.: З. Р. Хисматуллина [и др.]. – Уфа : РИЦ БашГУ, 2015. – 176 с.
10. Судаков К. В., Умрюхин П. Е. Системные основы эмоционального стресса. – Москва : ГЭОТАР – Медиа, 2010. – 112 с.
11. Царин С. А., Горбунов Р. В., Скуратовская Е. Н. Уникальная коллекция гидробионтов Мирового океана ФИЦ ИнБЮМ // Всероссийская конференция «Зоологические коллекции как источник генетических ресурсов мировой фауны – классические и современные подходы к их изучению, хранению и использованию», 22–23 июня 2022 г., Зоол. ин-т РАН, С.-Петербург / Зоол. ин-т РАН. – Санкт-Петербург : ЗИН РАН, 2022. – С. 41.
12. Abhang P. A., Gawali B. W., Mehrotra S. C. Technical aspects of brain rhythms and speech parameters // Introduction to EEG- and Speech-Based Emotion Recognition / P. A. Abhang, B. W. Gawali, S. C. Mehrotra. – Amsterdam [et al.] : Acad. Press, 2016. – Chap. 3. – P. 51–79. – <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-804490-2.00003-8>

13. Adrian E. D., Buytendijk F. J. J. Potential changes in the isolated brain stem of the goldfish // *The Journal of Physiology*. – 1931. – Vol. 71, iss. 2. – P. 121–135. – <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1931.sp002720>
14. Afrikanova T., Serruys A. S. K., Buenafe O. E. M., Clinckers R., Smolders I., de Witte P. A. M., Crawford A. D., Esguerra C. V. Validation of the zebrafish pentylenetetrazol seizure model: locomotor versus electrographic responses to antiepileptic drugs // *PLoS One*. – 2013. – Vol. 8, iss. 1. – Art. e54166. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054166>
15. Baumeister J., Barthel T., Geiss K. R., Weiss M. Influence of phosphatidylserine on cognitive performance and cortical activity after induced stress // *Nutritional Neuroscience*. – 2008. – Vol. 11, iss. 3. – P. 103–110. – <https://doi.org/10.1179/147683008X301478>
16. Binks P. G., Waters W. F., Hurry M. Short-term total sleep deprivations does not selectively impair higher cortical functioning // *Sleep*. – 1999. – Vol. 22, iss. 3. – P. 328–334. – <https://doi.org/10.1093/sleep/22.3.328>
17. Buser P., Dussardier M. Organisation des projections de la retine sur le lobe optique, etudiee chez quelques Teleosteens // *The Journal of Physiology – Paris*. – 1953. – Vol. 45. – P. 57–60.
18. Buser P., Scherrer J. Potentiels d'action du nerf optique chez le poisson-chat // *Comptes rendus des séances de la Société de biologie et de ses filiales*. – 1950. – Vol. 144. – P. 892–894.
19. Campbell S. S., Tobler I. Animal sleep: a review of sleep duration across phylogeny // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. – 1984. – Vol. 8, iss. 3. – P. 269–300. – <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/6504414/>
20. Cho S.-J., Byun D., Nam T.-S., Choi S.-Y., Lee B.-G., Kim M.-K., Kim S. Zebrafish as an animal model in epilepsy studies with multichannel EEG recordings // *Scientific Reports*. – 2017. – Vol. 7. – Art. 3099. – <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03482-6>
21. de Calbiac H., Dabacan A., Muresan R., Kabash E., Ciura S. Behavioral and physiological analysis in a zebrafish model of epilepsy // *Journal of Visualized Experiments*. – 2021. – Vol. 176. – Art. e58837. – <https://doi.org/10.3791/58837>
22. Duboue E. R., Borowsky R. L., Keene A. C. β -adrenergic signaling regulates evolutionarily derived sleep loss in the Mexican cavefish // *Brain, Behavior and Evolution*. – 2012. – Vol. 80, iss. 4. – P. 233–243. – <https://doi.org/10.1159/000341403>
23. Elbaz I., Foulkes N. S., Gothilf Y., Appelbaum L. Circadian clocks, rhythmic synaptic plasticity and the sleep-wake cycle in zebrafish // *Frontiers in Neural Circuits*. – 2013. – Vol. 7. – P. 1–7. – <https://doi.org/10.3389/fncir.2013.00009>
24. Enger P. S. The electroencephalogram of the codfish (*Gadus callarias*) // *Acta Physiologica Scandinavica*. – 1957. – Vol. 39, iss. 1. – P. 55–72. – <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1957.tb01409.x>
25. Fontana B. D., Mezzomo N. J., Kalueff A. V., Rosemberg D. B. The developing utility of zebrafish models of neurological and neuropsychiatric disorders: a critical review // *Experimental Neurology*. – 2018. – Vol. 299, pt. A. – P. 157–171. – <https://doi.org/10.1016/j.expneurol.2017.10.004>
26. Grone B. P., Baraban S. C. Animal models in epilepsy research: legacies and new directions // *Nature Neuroscience*. – 2015. – Vol. 18, iss. 3. – P. 339–343. – <https://doi.org/10.1038/nn.3934>

27. Guo S. Linking genes to brain, behavior and neurological diseases: what can we learn from zebrafish? // *Genes, Brain and Behavior*. – 2004. – Vol. 3, iss. 2. – P. 63–74. – <https://doi.org/10.1046/j.1601-183X.2003.00053.x>
28. Howe K., Clark M. D., Torroja C. F. ... Stemple D. L. The zebrafish reference genome sequence and its relationship to the human genome // *Nature*. – 2013. – Vol. 496, iss. 7446. – P. 498–503. – <https://doi.org/10.1038/nature12111>
29. Lee Y., Lee K. J., Jang J. W., Lee S. I., Kim S. An EEG system to detect brain signals from multiple adult zebrafish // *Biosensors and Bioelectronics*. – 2020. – Vol. 164. – Art. 112315. – <https://doi.org/10.1016/j.bios.2020.112315>
30. Lee Y., Seo H. W., Lee K. J., Jang J. W., Kim S. A. Microfluidic system for stable and continuous EEG monitoring from multiple larval zebrafish // *Sensors*. – 2020. – Vol. 20, iss. 20. – Art. 5903. – <https://doi.org/10.3390/s20205903>
31. Llinas R. R. Intrinsic electrical properties of mammalian neurons and CNS function: a historical perspective // *Frontiers in Cellular Neuroscience*. – 2014. – Vol. 8, iss. Oct. – Art. 320. – <https://doi.org/10.3389/fncel.2014.00320>
32. Lucas-Sánchez A., Almáida-Pagánedro P. F., Martínez-Nicolas A., Madrid J. A., Mendiol P., de Costa J. Rest-activity circadian rhythms in aged *Nothobranchius korthausae*. The effects of melatonin // *Experimental Gerontology*. – 2013. – Vol. 48, iss. 5. – P. 507–516. – <https://doi.org/10.1016/j.exger.2013.02.026>
33. Lyamin O. I., Manger P. R., Ridgway S. H., Mukhametov L. M., Siegel J. M. Cetacean sleep: an unusual form of mammalian sleep // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. – 2008. – Vol. 32, iss. 8. – P. 1451–1484. – <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.05.023>
34. McCurley A. T., Callard G. V. Characterization of housekeeping genes in zebrafish: male-female differences and effects of tissue type, developmental stage and chemical treatment // *BMC Molecular Biology*. – 2008. – Vol. 9. – Art. 102. – <https://doi.org/10.1186/1471-2199-9-102>
35. Moshe S. L., Perucca E., Ryvlin P., Tomson T. Epilepsy: new advances // *The Lancet*. – 2015. – Vol. 385, iss. 9971. – P. 884–898. – [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(14\)60456-6](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(14)60456-6)
36. Mukhametov L. M., Supin A. Y., Polyakova I. G. Interhemispheric asymmetry of the electroencephalographic sleep patterns in dolphins // *Brain Research*. – 1977. – Vol. 134, iss. 3. – P. 581–584. – [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(77\)90835-6](https://doi.org/10.1016/0006-8993(77)90835-6)
37. Nabinger D. D., Altenhofen S., Bonan C. D. Zebrafish models: gaining insight into purinergic signaling and neurological disorders // *Progress in Neuropsychopharmacology and Biological Psychiatry*. – 2020. – Vol. 98. – Art. 109770. – <https://doi.org/10.1016/j.pnpbp.2019.109770>
38. Pineda R., Beattie C. E., Hall C. W. Recording the adult zebrafish cerebral field potential during pentylentetrazole seizures // *Journal of Neuroscience Methods*. – 2011. – Vol. 200, iss. 1. – P. 20–28. – <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2011.06.001>
39. Prober D. A., Rihel J., Onah A. A., Sung R.-J., Schier A. F. Hypocretin/orexin overexpression induces an insomnia-like phenotype in zebrafish // *Journal of Neuroscience*. – 2006. – Vol. 26, iss. 51. – P. 13400–13410. – <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4332-06.2006>
40. Rattenborg N. C. Do birds sleep in flight? // *Naturwissenschaften*. – 2006. – Vol. 93, iss. 9. – P. 413–425. – <https://doi.org/10.1007/s00114-006-0120-3>

41. Robb D., Roth B. Brain activity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) following electrical stunning using various field strengths and pulse durations // *Aquaculture*. – 2003. – Vol. 216, iss. 1/4. – P. 363–369. – [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00494-5](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00494-5)
42. Romanelli P., Striano P., Barbarisi M., Coppola G., Anschel D. J. Non-resective surgery and radiosurgery for treatment of drug-resistant epilepsy // *Epilepsy Research*. – 2012. – Vol. 99, iss. 3. – P. 193–201. – <https://doi.org/10.1016/j.epilepsyres.2011.12.016>
43. Rucinke D. S., van de Vis H., Reimert H., Roth B., Foss A., Taconeli C. A., Gerritzen M. Pre-slaughter stunning of farmed atlantic halibut in CO₂-saturated seawater: assessment of unconsciousness by electroencephalography (EEG) // *Animals*. – 2023. – Vol. 13, iss. 12. – Art. 1993. – <https://doi.org/10.3390/ani13121993>
44. Sarasso S., Proserpio P., Pigorini A., Moroni F., Ferrara M., De Gennaro L., De Carli F., Lo Russo G., Massimini M., Nobili L. Hippocampal sleep spindles preceding neocortical sleep onset in humans // *NeuroImage*. – 2014. – Vol. 86. – P. 425–432. – <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.10.031>
45. Schade J. P., Weiler I. J. Electroencephalographic patterns of the goldfish (*Carassius auratus* L.) // *Journal of Experimental Biology*. – 1959. – Vol. 36, iss. 3. – P. 435–452. – <https://doi.org/10.1242/jeb.36.3.435>
46. Stewart A. M., Desmond D., Kyzar E., Gaikwad S., Roth A., Riehl R., Collins C., Monnig L., Green J., Kalueff A. V. Perspectives of zebrafish models of epilepsy: what, how and where next? // *Brain Research Bulletin*. – 2012. – Vol. 87, iss. 2/3. – P. 135–143. – <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2011.11.020>
47. Striano P., Orefice G., Brescia Morra V., Boccella P., Sarappa C., Lanzillo R., Vacca G., Striano S. Epileptic seizures in multiple sclerosis: clinical and EEG correlations // *Neurological Sciences*. – 2003. – Vol. 24, iss. 5. – P. 322–328. – <https://doi.org/10.1007/s10072-003-0183-2>
48. Sungpyo H., Takeuchi Y., Itoh H., Uchimura M. Fish sleeping under sandy bottom: interplay of melatonin and clock genes // *General and Comparative Endocrinology*. – 2012. – Vol. 177, iss. 1. – P. 37–45. – <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2012.01.007>
49. Tobler I., Borbely A. A. Effects of rest deprivation on motor activity of fish // *Journal of Comparative Physiology*. [Pt.] A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology. – 1985. – Vol. 157, iss. 6. – P. 817–822. – <https://doi.org/10.1007/BF01350078>
50. Vanwalleghe G., Schuster K., Taylor M. A., Favre-Bulle I. A., Scott E. K. Brain-wide mapping of water flow perception in zebrafish // *Journal of Neuroscience*. – 2020. – Vol. 40, iss. 21. – P. 4130–4144. – <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0049-20.2020>
51. Yokogawa T., Marin W., Faraco J., Pezeron G., Appelbaum L., Zhang J., Rosa F., Mourrain P., Mignot E. Characterization of sleep in zebrafish and insomnia in hypocretin receptor mutants // *PLoS Biology*. – 2007. – Vol. 5, iss. 10. – P. 2379–2397. – <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050277>
52. Zhao S.-S., Wang Y.-L., Sun M.-Z., Lu L., Wang Y.-N., Pfister D., Lee J., Zhao X., Feng X.-Z., Li L. Drug screening: zebrafish as a tool for studying epileptic-related chemical compounds // *Protein & Cell*. – 2015. – Vol. 6, iss. 11. – P. 853–857. – <https://doi.org/10.1007/s13238-015-0206-9>

**APPLICATION OF ELECTROENCEPHALOGRAPHY METHOD TO STUDY BEHAVIOR,
ADAPTATION PROCESSES AND NEUROLOGICAL DISORDERS
IN SOME FISH SPECIES (A REVIEW)**

Mashukova O. V.

*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation,
e-mail: olgamashukova1976@ibss-ras.ru*

Abstract: Electroencephalography (EEG) is a method for studying the brain by recording differences in electrical potentials that occur during its activity. The characteristics of EEG provide insight into the functional state of an organism's brain and, consequently, its ability to perceive changes in the environment. Many representatives of nektonic animals, including fish, have electroencephalographic indicators that are informative enough to study their brain functions, neurological disorders, and the toxicity of certain substances. Nowadays, there is a large number of studies on the physiology and ecology of various fish species. The functional activity of fish brains both at rest and under various stimuli has been studied, leading to the appearance of oscillations of various frequencies on the EEG. However, it is crucial to select model organisms for assessing neurophysiological processes in fish, as well as to use the EEG method to identify their features of behavior and adaptation to determine ecological and evolutionary processes. This paper presents examples of EEG method to study the neurophysiological processes in fish. It reviews studies on circadian rhythms, sleep-wake mechanisms, and neurological disorders in fish.
Keywords: electroencephalography, fish, neural activity, circadian rhythms, adaptation mechanism, model organism

Сведения об авторе

Машукова	кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела ихтиологии,
Ольга	ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Владимировна	просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, olgamashukova1976@ibss-ras.ru

*Поступила в редакцию 01.02.2025 г.
Принята к публикации 11.02.2025 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 № 3 от 20.02.2025 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: Сезонный ход изменения температуры (°C) воды (а), солёности (‰) (б)
и биолюминесценции (10^{-12} Вт·см⁻²·л⁻¹) (с) на станции №1 в 2011 г. в слое 0–55 м

Подписано к печати: 25.04.2025 г.

Дата выхода: 30.04.2025 г.

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

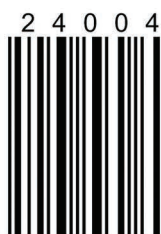
Отпечатано в типографии: ИП Ермолов М. П., ОГРНИП 314920436710081 от 26.12.2014;
ул. Кулакова, д. 59, г. Севастополь, 299011;
тел.: +7 978 70-45-111; e-mail: print-e@yandex.ru

Распространяется бесплатно

ISSN 2949-4583



9 772949 458006



2 4 0 0 4

>