

ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК



Российская Академия Наук

ТРУДЫ

Кольского научного центра РАН

4/2020 (11)

ОКЕАНОЛОГИЯ
выпуск 7

Апатиты
2020

0+

4/2020 (11)

Российская Академия Наук

0+

УДК 551.46
ISSN 2307-5252

ТРУДЫ

Кольского научного центра

ОКЕАНОЛОГИЯ

выпуск 7

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4

Научно-информационный журнал

Основан в 2010 году
Выходит 11 раз в год

Учредитель — Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Кольский научный центр Российской академии наук»

Свидетельство о регистрации СМИ
ПИ № ФС77-58457 от 25.06.2014
выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций.

Главный редактор, председатель Редакционного совета
С. В. Кривовичев, чл.-корр. РАН, д. г.-м. н., проф.

Заместитель главного редактора
В. К. Жиров, чл. - корр.

Редакционный совет:
академик Г. Г. Матишов,
чл. - корр. А. И. Николаев,
д. э. н. Ф. Д. Ларичкин
д. т. н. В. А. Путилов,
д. ф. - м. н. Е. Д. Терещенко,
к. т. н. А. С. Карпов (отв. секретарь)

Редакционная коллегия серии «Океанология»:
академик РАН Г. Г. Матишов (отв. редактор),
д. б. н. П. Р. Макаревич (зам. отв. редактора),
д. г. н. В. В. Денисов,
д. г. н. С. Л. Дженюк,
д. г.-м. н. Г. А. Тарасов,
д. б. н. М. В. Макаров,
к. б. н. О. В. Карамушко,
к. г. н. Г. В. Ильин,
к. б. н. Д. Г. Ишулов,
к. г. н. Д. В. Моисеев

Научное издание

Ответственный за выпуск М. В. Макаров
Технический редактор В. Ю. Жиганов
Подписано к печати 13.03.2020.
Дата выхода в свет 25.03.2020.
Формат бумаги 70×108 1/16.
Усл. печ. л. 26. Заказ № 39. Тираж 300 экз.
Свободная цена.

Адрес учредителя, издателя и типографии:
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Кольский научный центр РАН»
184209, г. Апатиты, Мурманская обл.,
ул. Ферсмана, 14
Тел.: (81555) 7-53-50; 79-5-95, факс: (81555) 76425
E-mail: ksc@ksc.ru. www.ksc.ru, naukaprint.ru

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Макаров М.В., Матишов Г.Г., Моисеев Д.В., Малавенда С.В., Дворецкий А.Г., Дружкова Е.И., Ежов А.В., Ильин Г.В., Карамушко О.В., Бердников С.В.	Биоресурсы арктических морей: современное состояние, влияние климатических и антропогенных воздействий 7
Митяев М.В., Герасимова М.В.	История изучения взвешенного осадочного вещества и его потоков (Мурманское и Карельское побережье) сотрудниками Мурманского морского биологического института 28
Дружкова Е.И., Берченко И.В., Ващенко А.В., Венгер М.П., Водопьянова В.В., Дворецкий В.Г., Ишкулова Т.Г., Ларионов В.В., Макаревич П.Р., Олейник А.А., Пастухов И.А., Човган О.В., Широколобова Т.И.	Некоторые итоги изучения арктических планктонных сообществ (Баренцево море) 44
Карамушко О.В., Журавлева Н.Г., Карамушко Л.И., Кудрявцева О.Ю., Смирнова Е.В., Расхожева Е.В., Бондарев О.В., Чаус С.А.	Основные результаты исследований лаборатории ихтиологии ММБИ РАН в морях Арктики в 2015–2019 гг. 84

Павлова Л.В.	Основные направления и результаты исследований зообентоса Баренцева моря Мурманским морским биологическим институтом в 2015–2019 гг.	108
Дворецкий А.Г.	Камчатский краб в прибрежье Баренцева моря: обзор исследований ММБИ	134
Воскобойников Г.М., Макаров М.В., Малавенда С.В., Пуговкин Д.В., Рыжик И.В., Клиндух М.В., Салахов Д.О.	Адаптация, регуляция роста, размножения и рациональное использования водорослей-макрофитов Баренцева моря	149
Облучинская Е.Д.	Фитохимические и технологические исследования водорослей Баренцева моря	178
Кавцевич Н.Н., Ерохина И.А., Светочев В.Н., Светочева О.Н., Минзюк Т.В.	Экологические и эколого-физиологические исследования ластоногих Баренцева, Белого и Карского морей в 2015–2019 гг.	198
Зайцев А.А., Яковлев А.П., Пахомов М.В.	Исследование влияния электромагнитных полей и оптических характеристик среды на поведение настоящих тюленей	214
Краснов Ю.В., Ежов А.В.	Состояние популяций морских птиц и факторы, определяющие их развитие в Баренцевом море	225
Куклин В.В., Куклина М.М.	Итоги паразитологических исследований ММБИ в 2015–2019 гг. ...	245
Ильин Г.В., Усягина И.С., Касаткина Н.Е., Валуйская Д.А.	Радиоэкологическое состояние среды морских экосистем Арктики в условиях современного природопользования	260
Шавыкин А.А., Карнатов А.Н.	Разработка и использование карт уязвимости прибрежно-морских зон от нефти: проблемы, решения, перспективы	275

4/2020 (11)

UDC 551.46
ISSN 2307-5252

Russian Academy of Sciences

TRANSACTIONS

0+

Kola Science Centre

OCEANOLOGY

series 7

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4

Editor-in-Chief: S. V. Krivovichev,
Corr. Member of the RAS, Prof.

Deputy Editor-in-Chief:
V. K. Zhiron, Cor. Member of RAS

Editorial Council:

G. G. Matishov, Acad. of RAS,
A. I. Nikolaev, Cor. Member of RAS,
F. D. Larichkin, Dr. Sc. (Economics),
V. A. Putilov, Dr. Sc. (Engineering),
E. D. Tereshchenko, Dr. Sc.
(Physics and Mathematics),
A. S. Karpov PhD (Engineering) –
Executive Secretary

Editor-in-Chief of "Oceanology" Series:

G. G. Matishov, Acad. of RAS – Editor-in-Chief,
P. R. Makarevich, Dr. Sci. (Biology) – Deputy
Editor-in-Chief,
V. V. Denisov, Dr. Sci. (Geography),
S. L. Dzhenyuk, Dr. Sci. (Geography),
G. A. Tarasov, Dr. Sci. (Geology and Mineralogy),
M. V. Makarov, Dr. Sci. (Biology),
O. V. Karamushko, PhD (Biology),
G. V. Ilyin, PhD (Geography),
D. G. Ishkulov, PhD (Biology),
D. V. Moiseev, PhD (Geography)

14, Fersman str., Apatity, Murmansk region,
184209, Russia
Tel. (81555) 7-53-50; 79-5-95, Fax: (81555) 76425
E-mail: ksc@ksc.ru. www.ksc.ru, naukaprint.ru

CONTENTS

	Page
Makarov M.V., Bioresources of the Arctic seas: current state, Matishov G.G., effect of climate and anthropogenic changes . 7 Moiseev D.V., Malavenda S.V., Dvoretzkiy A.G., Druzhkova E.I., Ezhov A.V., Ilyin G.V., Karamushko O.V., Berdnikov S.V.	
Mityaev M.V., History of studying the weighed sedimentary Gerasimova V.V. sediment and sediment flows (Murman and Karel coast), at the Murman Marine Biological Institute 28	28
Druzhkova E.I., Some results of arctic plankton communities Berchenko I.V., study (the Barents Sea) 44 Vaschenko A.V., Venger M.P., Vodop'yanova V.V., Dvoretzkiy V.G., Ishkulova T.G., Larionov V.V., Makarevich P.R., Oleinik A.A., Pastukhov I.A., Chovgan O.V., Shirokolobova T.I.	44
Karamushko O.V., Main results of research of the laboratory of Zhuravleva N.G., ichthyology of the MMBI RAS in the arctic Karamushko L.I., seas during 2015–2019 84 Kudryavtseva O.Yu., Smirnova E.V., Raskhozheva E.V., Bondarev O.V., Chaus S.A.	84

Pavlova L.V.	Main areas and results of the benthos research in the Barents Sea by the Murmansk Marine Biological Institute in 2015–2019	108
Dvoretzky A.G.	Red king crab in the coastal Barents Sea: a review of MMBI studies	134
Voskoboinikov G.M., Makarov V.N., Malavenda S.V., Pugovkin D.V., Ryzhik I.V., Klindukh M.P., Salakhov D.O.	Adaptation, regulation of growth and reproduction and rational use of algae-macrophytes of the Barents Sea	149
Obluchinskaya E.D.	Phytochemicals and technological study of the Barents Sea algae	178
Kavtsevich N.N., Erokhina I.A., Svetochev V.N., Svetocheva O.N., Minzyuk T.V.	Ecological and environmental-physiological researches of pinnipeds of Barents, White and Kara seas in 2015–2019	198
Zaitsev A.A., Yakovlev A.P., Pakhomov M.V.	Research of the influence of electromagnetic fields and optical characteristics of the environment on the behavior of these seals ...	214
Krasnov Yu.V., Ezhov A.V.	The status of sea bird populations and factors determining their development in the Barents Sea	225
Kuklin V.V., Kuklina M.M.	Results of parasitological researches of MMBI in 2015–2019	245
Ilyin G.V., Usyagina I.S., Kasatkina N.E., Valuyskaya D.A.	Radioecological status of arctic marine ecosystems and current ocean and coastal management	260
Shavykin A.A., Karnatov A.N.	Development and use of vulnerability maps for sea coastal zones from oil: problems, solutions, prospects	275

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4.001

УДК 574.52: 57.045 (268.4)

**М.В. Макаров¹, Г.Г. Матишов^{1,2}, Д.В. Моисеев¹, С.В. Малавенда¹,
А.Г. Дворецкий¹, Е.И. Дружкова¹, А.В. Ежов¹, Г.В. Ильин¹,
О.В. Карамушко¹, С.В. Бердников²**

¹Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

²Южный научный центр РАН, г. Ростов-на-Дону, Россия

БИОРЕСУРСЫ АРКТИЧЕСКИХ МОРЕЙ: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ, ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ И АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ

Аннотация

В статье изложены основные результаты работ по программе Президиума РАН по теме “Биоресурсы арктических морей России: современное состояние, влияние природных изменений и антропогенных воздействий, научные основы и перспективы использования” и связанным исследованиям.

Ключевые слова: арктические моря, биоресурсы, зообентос, макрофитобентос, фитопланктон, ихтиофауна, камчатский краб, радионуклиды, климатические изменения, математическое моделирование.

**M.V. Makarov¹, G.G. Matishov¹, D.V. Moiseev¹, S.V. Malavenda¹, A.G. Dvoretzkiy¹,
E.I. Druzhkova¹, A.V. Ezhov¹, G.V. Ilyin¹, O.V. Karamushko¹, S.V. Berdnikov²**

¹Murmansk Marine Biological Institute RAS, Murmansk, Russia

²South Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, Russia

BIORESOURCES OF THE ARCTIC SEAS: CURRENT STATE, EFFECT OF CLIMATE AND ANTHROPOGENIC CHANGES

Abstract

Article present the main results of the investigations deal with the program of the Presidium Russian Academy of Science “Bioresources of the Arctic seas of Russia: current state, the effect of natural changes and anthropogenic impacts, scientific foundations and perspectives for use” and linked researches.

Keyword: Arctic seas, bioresources, zoobenthos, macrophytobenthos, ichthyofauna, phytoplankton, red king crab, radionuclides, climate change, mathematical modeling.

Введение. В последние десятилетия Арктическая зона России переживает новый этап промышленного, социально-экономического и инфраструктурного возрождения. Поэтому особенное внимание следует обратить на охрану и сохранение природных ресурсов арктических экосистем. В основе должен лежать научный подход, знание ресурсного

потенциала Арктики и объективная оценка факторов способных оказать на них негативное воздействие. По мнению большинства ученых, на экосистемы арктических морей России оказывают влияние два основных фактора – климатические изменения и усиление антропогенной нагрузки. Климатические изменения подразумевают в первую очередь повышение температуры и увеличение открытых акваторий в результате таяния льдов. Антропогенное воздействие включает активизацию добычи биоресурсов, работы по освоению месторождений углеводородов на шельфе, увеличение морских перевозок, в том числе нефти и нефтепродуктов, в результате этого вырастают риски импактного загрязнения. Поэтому исследование современного состояния Арктического региона и оценка возможного воздействия на биоценозы техногенных или природных факторов – актуальная задача. Основная направленность работ по Программе Президиума РАН состояла в проведении мониторинга состояния среды и биоты арктических морей, а также выявлении значимых факторов, оказывающих воздействие на морские экосистемы.

Прибрежные экосистемы в значительной степени характеризуют состояние всей Арктики. В своих исследованиях ключевыми биоиндикаторами состояния прибрежных экосистем Баренцева моря мы выбрали фитоценозы макроводорослей и камчатского краба.

Для экосистем открытой части Баренцева моря наиболее значимыми компонентами являются фитопланктон (как первичные продуценты) и ихтиофауна. Основным показателем климатических изменений служит температура водных масс, а антропогенного воздействия – загрязнение радионуклидами и нефтепродуктами.

Цель исследований – выявление факторов, оказывающих влияние на состояние биоресурсов арктических морей, и оценка степени их воздействия.

Наблюдающиеся в последние десятилетия климатические изменения оказывают значительное воздействие на морские экосистемы, особенно в приполярных регионах (Parmesan, Yohe, 2003; Climate ..., 2005; Harley, 2011; Effects ..., 2012). Учитывая это, а также влияние атлантических водных масс, при котором воды Мурманского побережья не замерзают, нами были выбраны прибрежные сообщества Баренцева моря в качестве объектов для изучения последствий климатических изменений.

Гидрологические характеристики водных масс на разрезе “Кольский меридиан” по результатам СТД-профилирования. Для оценки гидрологических характеристик поступающих в Баренцево море теплых атлантических водных масс выполнялось СТД-профилирование [соленость–температура–давление (глубина)] на разрезе “Кольский меридиан” (рис. 1) в целом и в районе Мурманского прибрежного течения при помощи погружных зондов SEACAT SBE 19plus в частности. Стандартные станции разреза расположены с дискретностью 30’ широты и наиболее полно обеспечены многолетними данными, поэтому они используются для расчета норм и аномалий.

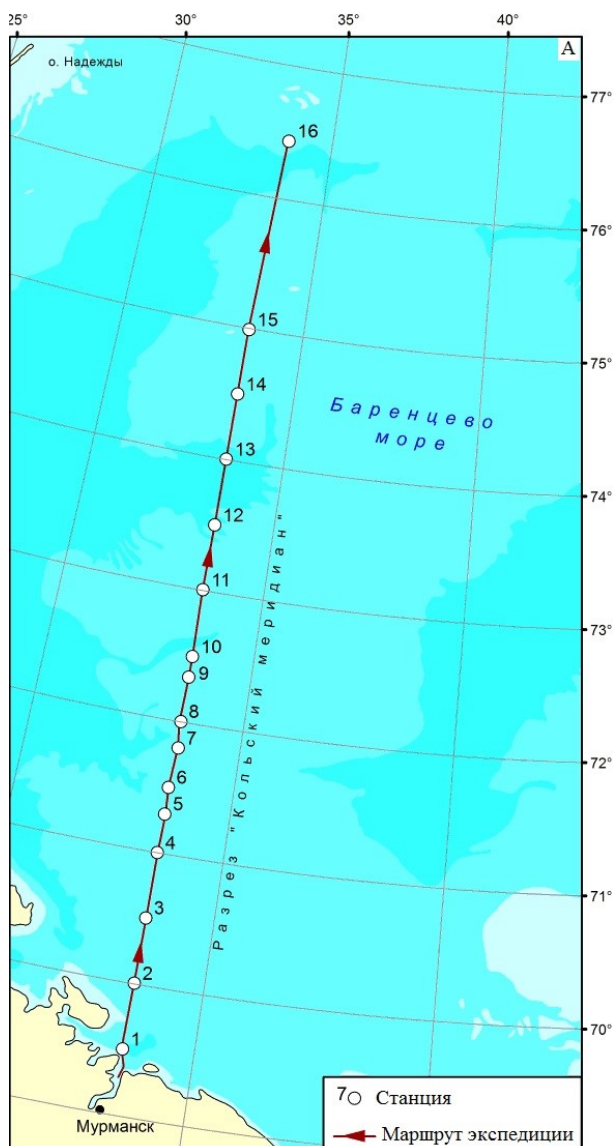


Рис. 1. Карта-схема расположения станций СТД-зондирования на разрезе “Кольский меридиан” в 2016–2017 гг. (А) и 2018–2019 гг. (Б). Схема течений приведена по: Климатические ..., 2010

Fig. 1. Layout and numbers of CTD-sensing stations on the transect “Kola Section” in 2016–2017 (A) and 2018–2019 (B). The diagram of currents is given by: Climate ..., 2010

В апреле 2016 г. максимальная температура воды (5.2 °С) зафиксирована в слое атлантических вод 150–200 м между 71° и 72° с. ш., минимальная температура (1.4 °С) – в верхнем слое северной прикромочной части разреза. В придонном слое на 72°30',

73°, 75° с. ш. отмечены линзы холодных вод. Соленость во всей водной толще изменялась от 34.2 ‰ в прибрежной зоне до 35 ‰ на 75° с. ш. В 2016 году наблюдалась более высокая соленость и температура на 2–3 °С выше нормы.

Аномалии температуры и солености водных масс по отношению к среднемноголетним значениям рассчитывали с 2017 г. Данные показали, что в 2017 г. наблюдалась повышенная соленость и температура увеличилась на 1.5 °С, а начиная с 2018 г., температура была выше нормы на 1.06–1.22 °С, соленость оказалась ниже нормы (таблицы 1, 2). Это свидетельствует о продолжающемся повышенном затоке вод атлантического происхождения в Баренцево море.

Таблица 1

**Аномалии температуры и солёности воды
на разрезе “Кольский меридиан” в июле 2017 г.**

Table 1

**Anomalies of water temperature and salinity
at the transect “Kola Section” in July 2017**

Слой, м	Номера станций										Среднее
	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
$\Delta T, ^\circ\text{C}$											
0–50	-0.58	+0.63	+0.12	+0.84	+0.55	+0.70	+0.56	+0.94	+1.18	+0.85	+0.58
0–100	-0.08	+0.62	+0.51	+1.02	+0.79	+0.76	+0.86	+1.11	+1.13	+1.00	+0.77
150–200	+1.25	–	+1.42	+1.51	+1.10	+0.35	+1.53	+1.18	+1.16	+1.12	+1.19
0–200	+0.52	–	+0.95	+1.31	+1.00	+0.66	+1.13	+1.22	+1.14	+1.10	+0.99
0–дно	+0.70	+0.71	+1.02	+1.32	+0.88	+0.44	+1.26	+1.20	+1.10	+0.98	+0.93
$\Delta S, \text{‰}$											
0–50	+0.36	+0.09	-0.04	-0.09	–	+0.13	+0.07	+0.12	+0.12	+0.14	+0.09
0–100	+0.17	+0.03	-0.06	-0.08	+0.01	+0.12	+0.06	+0.10	+0.09	+0.11	+0.05
150–200	-0.09	–	-0.08	-0.01	+0.08	+0.07	+0.05	+0.06	+0.05	+0.05	+0.04
0–200	+0.05	–	-0.07	-0.04	+0.04	+0.09	+0.05	+0.08	+0.07	+0.08	+0.05
0–дно	+0.02	+0.01	-0.07	-0.04	+0.05	+0.09	+0.05	+0.08	+0.07	+0.07	+0.05

Таблица 2

**Аномалии температуры и солёности воды
на разрезе “Кольский меридиан” в 2018–2019 гг.**

Table 2

**Anomalies of water temperature and salinity
at the transect “Kola Section” in 2018–2019**

Слой, м	$\Delta T, ^\circ\text{C}$			$\Delta S, \text{‰}$		
	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3
Май 2018 г.						
0–50	+0.76	+0.95	+1.11	+0.23	-0.18	-0.18
0–100	+0.59	+0.87	+1.00	+0.03	-0.18	-0.18
150–200	+0.78	–	+1.12	-0.20	–	-0.11
0–200	+0.62	–	+1.07	-0.09	–	-0.15
0–дно	+0.72	+0.89	+1.05	-0.10	-0.17	-0.14
Апрель 2019 г.						
0–50	–	+1.00	+0.76	–	-0.03	-0.09
0–100	–	+1.04	+0.80	–	-0.06	-0.10
150–200	–	–	+1.22	–	–	-0.10
0–200	–	–	+0.95	–	–	-0.10
0–дно	–	+1.07	+0.99	–	-0.05	-0.11
Июль 2019 г.						
0–50	–	+0.80	+0.68	–	-0.09	-0.15
0–100	–	+0.82	+0.70	–	-0.11	-0.14
150–200	–	–	+1.06	–	–	-0.13
0–200	–	–	+0.82	–	–	-0.14
0–дно	–	+0.88	+0.89	–	-0.11	-0.13

Альгофлора Баренцева моря и современное состояние прибрежных фитоценозов. Проведенная в лаборатории альгологии ММБИ ревизия флоры водорослей-макрофитов Баренцева моря показала наличие 183 видов. Видовое разнообразие сосредоточено на юго-западе – на Мурманском побережье обитает 158 видов макроводорослей, в юго-восточной части моря отмечено 64, на архипелагах Земля Франца-Иосифа – 60, Новая Земля – 41, Шпицберген (баренцевоморское побережье) – 39.

Мониторинг состояния сообществ макроводорослей проводится с 2009 г. в губе Зеленецкая (Дальнезеленецкая), которая может служить индикаторным районом сообществ Восточного Мурмана. Она отличается высоким водообменом, по расчетам смена воды происходит за 2 сут., при этом воды Мурманского прибрежного течения в данном районе близко подходят к берегу (Митяев, 2014). Многолетние непрерывные метеорологические и гидрологические наблюдения, проводимые в губе, обеспечивают доказательную базу наблюдений. Здесь проходит северо-восточная граница распространения некоторых бореальных видов, поэтому наблюдения за их биомассой в период климатических изменений весьма актуальны. Мониторинг популяций фукусовых водорослей проводили и в сопредельных районах – губе Ярнышная, бухтах Прибойная и Чевры, которые представляют собой участки открытого прибою побережья и заливы фьордового типа, что позволяет экстраполировать полученные выводы на весь Восточный Мурман.

За период наблюдений в сублиторальных сообществах было выявлено 26 видов бурых водорослей, 34 – красных и 19 – зеленых. Одни стабильно встречались на определенных участках дна, другие – единично.

Сообщества ламинариевых водорослей расположены от нижнего горизонта литорали до глубины 15–18 м. Структурную основу таких сообществ в губе Зеленецкая составляют *Saccharina latissima*, *Laminaria digitata*, *Alaria esculenta* и *Desmarestia aculeata*. Эти четыре вида формируют основную часть биомассы, служат пологом мелким организмам и обеспечивают ярусность сообществ. В целом изменения биомассы отсутствуют у *S. latissima*, *A. esculenta* и *D. aculeata*, а у *L. digitata* отмечается ее снижение.

Биомасса *S. latissima* в губе Зеленецкая существенно выше, чем в проливе, и средняя за время исследований биомасса составила 2814 ± 1188 г/м² (без учета данных 2012 г., когда биомасса была 12872 г/м²). В проливе *S. latissima* находилась на второстепенных ролях, и ее биомасса в среднем соответствовала 198 ± 138 г/м², помимо максимума 2009 г. на глубине 15 м – 2919 г/м² (соответствует среднему в защищенном от прибоя месте).

Alaria esculenta сосредоточена в проливе, где средняя биомасса в 4 раза выше, чем в губе. В 2009 году в губе Зеленецкая она встречалась на глубине 2–4 м в виде единичных талломов, а в проливе в качестве массового вида на всем протяжении склона мыса Пробный. В 2012 году

в губе *A. esculenta* отмечалась главным образом на глубине 10 м, в то время как в проливе на 4 м, при этом наблюдалось резкое увеличение биомассы вида. В 2019 году в губе Зеленецкая *A. esculenta* была распространена на глубине 0–18 м, а в проливе – только на 4 м.

Также ассиметричное распределение отмечено для *L. digitata*. В 2009 году основная масса *L. digitata* была сосредоточена в проливе на небольших глубинах, в основном на 2 м, где биомасса достигала 7920 г/м², в 2012 г. вид встречался повсеместно с биомассой около 1000 г/м². В 2019 году в проливе было обнаружено лишь несколько талломов на глубине 10 м.

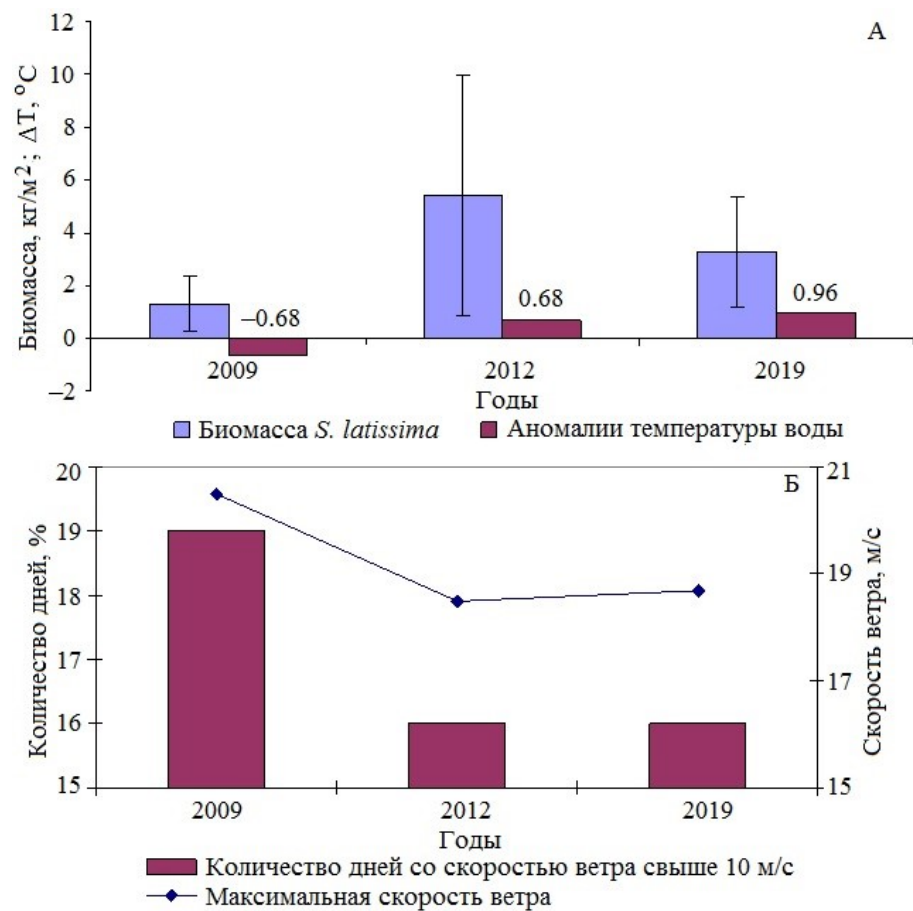


Рис. 2. Зависимость биомассы *S. latissima* от температуры воды (А) и метеорологических условий (Б)

Fig. 2. Dependence of *S. latissima* biomass on water temperature (А) and meteorological conditions (Б)

Комплексный анализ полученных данных показал, что видовой состав фитоценозов сублиторали Восточного Мурмана и биомасса доминантных видов за период 2009–2019 гг. достоверно не изменились.

Биомасса в большей степени зависела от метеорологических условий (количества штормовых дней и силы ветра), чем от температуры поступающих атлантических водных масс (рис. 2). Положительные температурные аномалии оказали влияние только на отдельные виды. Так отмечена вспышка численности зеленой водоросли-космополита *Ulva lactuca*, впервые отмеченной в губе Зеленецкая в 2016 г. в единичных экземплярах, и снижение биомассы и встречаемости красной холодноводной водоросли *Polysiphonia arctica*.

Продукционный потенциал пелагического альгоценоза Баренцева и Карского морей. Фитопланктон наряду с макрофитами является основным первичным продуцентом и лежит в основании пищевой цепи в прибрежных и открытых морских районах Баренцева моря.

В районах Баренцева моря, различающихся океанологической структурой пелагиали, впервые были описаны годовые сукцессионные циклы фитопланктона. Наиболее распространены в Арктике пелагические экосистемы открытого шельфа, для которых характерно формирование сезонного пикноклина в теплый период года, термоклина для субарктических и галоклина для арктических областей. На субарктическом шельфе биологическая весна начинается в марте. Максимальных значений количественные показатели сообщества фитопланктона достигают в мае, когда доминируют колониальные диатомеи из родов *Thalassiosira*, *Nitzschia*, *Navicula* и золотистая водоросль *Phaeocystis pouchetii*. Биологическое лето приходится на июнь–июль. В это время сообщество планктонных микроводорослей находится в фазе сбалансированного развития. Доминируют автотрофные жгутиковые (*Dinophyceae*, *Chrysophyceae* и *Prymnesiophyceae*). Далее численность и биомасса микрофитопланктонного сообщества постепенно снижаются, достигая к началу ноября своих зимних значений. Зимняя стадия покоя длится с ноября по февраль. Ее определяющей чертой является максимальная дезинтегрированность фитопланктонного сообщества (рис. 3).

На Арктическом шельфе гидрологический год в пелагиали, под ледовым покровом, начинается с цветения криофлоры подо льдом и дальнейшего формирования прикромочных зон. В составе комплекса микроводорослей доминирующее положение занимают ранневесенние неритические диатомовые и некоторые колониальные жгутиковые, такие как *Phaeocystis pouchetii* и *Dinobryon balticum*. Стратифицированное состояние водной толщи, являющееся результатом таяния ледового покрова и распреснения поверхностного слоя, сохраняется в арктической пелагиали в период открытой воды до начала активного вертикального осенне-зимнего перемешивания. В результате в летний период, после окончания весеннего цветения, происходит перераспределение биомассы микроводорослей по вертикали, и в зоне пикноклина формируется ее подповерхностный максимум, в основном за счет *Phaeocystis pouchetii* и *Thalassiosira* spp. По мере продвижения в высокие широты осенний

максимум постепенно выпадает из структуры годового цикла альгоценоза, и сезонная кривая развития микрофитопланктона приобретает однопиковый характер.

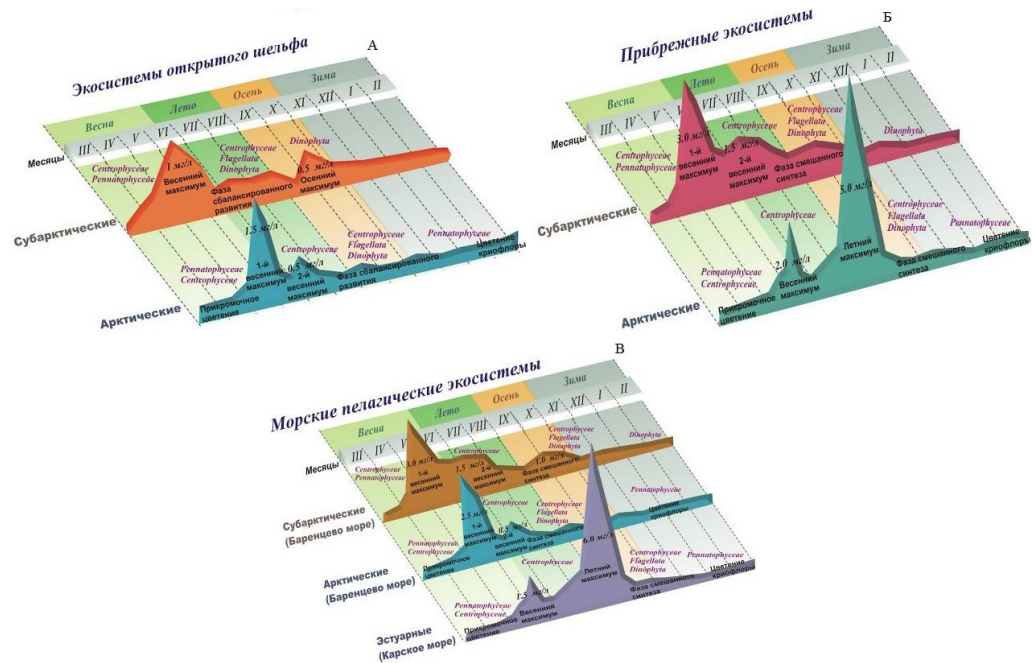


Рис. 3. Сукцессионные циклы фитопланктона экосистем открытого шельфа (А), прибрежных (Б) и морских (В) пелагических экосистем Баренцева и Карского морей

Fig. 3. Succession cycles of phytoplankton in open shelf (A), coastal (B) and marine (B) pelagic ecosystems of the Barents and Kara seas

В субарктических прибрежных экосистемах годовой цикл фитопланктона подвергается значительному усложнению по сравнению с таковым открытого шельфа. Основной особенностью арктических прибрежных экосистем является наличие ледового покрова припайного типа, вся сезонная динамика прибрежных систем (особенно в случае полярных архипелагов, где роль континентального стока весьма невелика) фактически полностью определяется сезонной динамикой ледового покрова. В отличие от субарктических прибрежных экосистем, в арктических раннелетний и осенний сукцессионные циклы полностью выпадают из структуры годового цикла. Ранневесенний цикл трансформируется в прикромочное цветение (в прикромочной области припайных льдов), а поздневесеннее цветение формируется несколько позднее (июнь), в период максимума континентального стока.

По результатам анализа данных круглогодичных исследований впервые были описаны годовые сукцессионные циклы фитопланктона в районах Баренцева и Карского морей, различающихся по климатическим

характеристикам и океанологической структуре водной толщи. Полученные результаты опровергают традиционные представления о биологической продуктивности Арктического бассейна, оценивающие наличие однолетнего ледового покрова как фактор, негативно влияющий на развитие микроводорослей. Наши данные убедительно свидетельствуют, что продукционный потенциал пелагического альгоценоза реализуется независимо от наличия или отсутствия сезонного льда. Активизация первичных продуцентов на замерзающих акваториях начинается в то же время, что и в открытых участках побережья, но протекает под сплошным покровом льда задолго до его разрушения – за счет подледного “цветения” и развития представителей криофлоры. В итоге интегральные годовые биомассы фитопланктона в одной широтной зоне Баренцева и Карского морей оказываются практически одинаковыми, несмотря на разный ледовый режим. Различия же заключаются, главным образом, в ее сезонных уровнях и группах микроводорослей доминирующих в сообществе в тот или иной период года.

Состояние зообентоса Баренцева моря. Анализ данных количественных съемок зообентоса, проводимых ММБИ в Баренцевом море с 1995 г., показал, что высокий уровень биомассы характерен для краевых участков акватории (шельф Новой Земли, Земли Франца-Иосифа, юго-восточная часть и губы и заливы Кольского полуострова, кроме Кольского залива). В этих районах биомасса донных организмов значительно превышала 200 г/м². В центральной части Баренцева моря биомасса бентоса составляла до 100 г/м² (рис. 4). Низкий уровень биомассы в этом районе, скорее всего, указывает на воздействие тралового промысла. Однако, даже при имеющемся уровне донных тралений, в период аномально теплых лет произошел значительный прирост биомассы бентоса, в основном за счет бореальных и бореально-арктических видов, что показано на примере разреза “Кольский меридиан”.

В загрязненном антропогенным мусором, нефтепродуктами и бытовыми стоками Кольском заливе зообентос находится в наиболее угнетенном состоянии, что проявляется в низкой биомассе (30 г/м²), видовом богатстве (32 вида/станции) и численности, появлении супердоминантов полихет *Laonice cirrata* и *Alitta virens*, нарушении вертикальной зональности.

Пик видового богатства приурочен к водам атлантического происхождения на глубине около 150 м. Здесь же пик видового богатства совпадает с ареалом распространения бореальных и арктических видов.

В целом фауна центральной части Баренцева моря испытывает антропогенную нагрузку в виде тралового изъятия, что привело к снижению биомассы бентоса. В Кольском заливе постоянное длительное загрязнение донных осадков и вод стало причиной не только снижения биомассы и обеднения фауны, но и полностью изменило структуру сообществ, трофический состав, нарушило их вертикальное

распределение. Восстановление всех затронутых антропогенным воздействием сообществ, особенно в Кольском заливе, может произойти только после ослабления уровня воздействия, либо в отдельных частях залива после полной рекультивации грунтов.

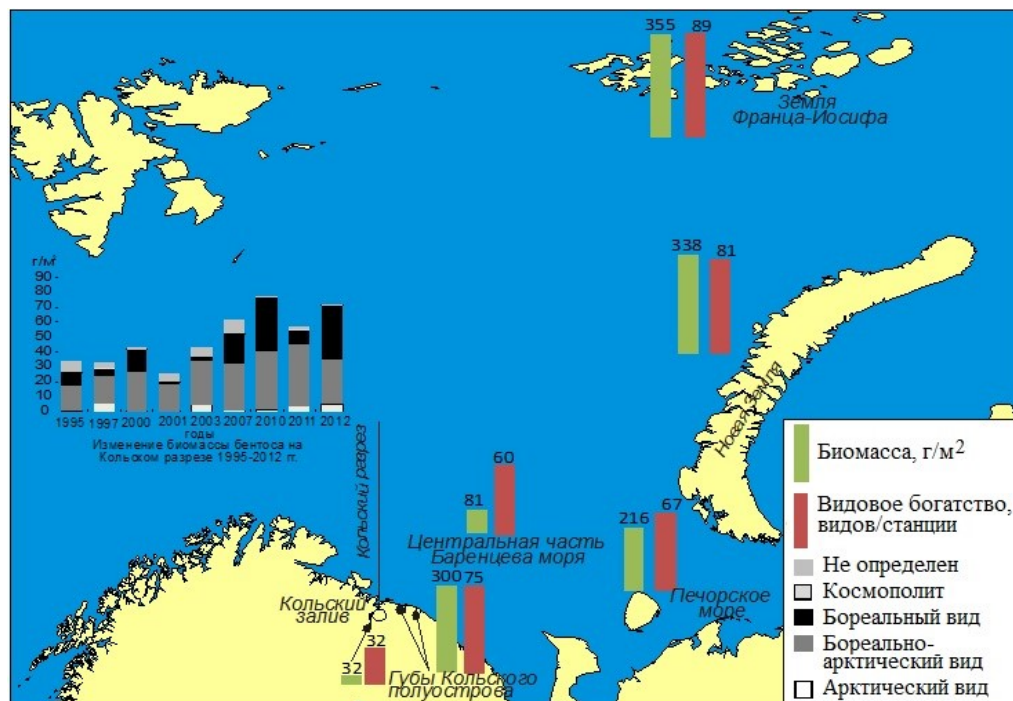


Рис. 4. Биомасса и видовое богатство зообентоса в Баренцевом море
 Fig. 4. Biomass and species diversity of zoobenthos of the Barents Sea

В донных сообществах зообентоса верхней сублиторали северной части Кольского залива (до глубины 20–25 м) выявлено высокое видовое разнообразие зообентоса (358 видов), сопоставимое с экологически чистыми районами Мурманского побережья. Выделено 3 биоценоза неподвижных сестонофагов, 1 биоценоз подвижных сестонофагов и 1 – собирающих детритофагов. Состояние биоценозов свидетельствует о незначительном влиянии современного уровня загрязнения на донную фауну на глубине 0–25 м.

На состояние бентосных сообществ литорали Кольского залива большое влияние оказывает опреснение и антропогенное загрязнение. В литоральной зоне обнаружено не менее 13 типов сообществ макрозообентоса. Наибольшее разнообразие сообществ (10–11) выявлено в южном и среднем коленах, что связано с сильным пространственным и временным варьированием солености вод в этих частях залива. Проведенные исследования показали наличие в этой зоне 110 преимущественно морских эвригалинных видов беспозвоночных,

принадлежащих к 10 типам. Подобное видовое разнообразие обусловлено большой протяженностью литоральной зоны, разнообразием грунтов и градиентами гидрологических условий. Снижение в 2–3 раза видового разнообразия литорального зообентоса происходит в загрязненных районах портовых зон и на сильно опресняемых участках литорали. К неблагоприятным факторам также относится истирающее действие берегового и речного льда.

Динамика популяции камчатского краба. Одним из промысловых представителей зообентоса в Баренцевом море является камчатский краб. Промысловый лов камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в Баренцевом море ведется с 2004 г. Высокий уровень эксплуатации запаса в 2005–2006 гг. послужил причиной снижения промысловой численности популяции и, соответственно, сокращения промысловых нагрузок в последующие годы. В 2011 году была отмечена смена негативных тенденций в динамике промыслового запаса, что послужило основанием для увеличения общего допустимого улова в 2012 г. В 2014 году был отмечен дальнейший рост производительности промысла, это позволило освоить выделенные объемы при минимальном за всю историю количестве усилий.

В 2011–2014 годах основной промысел велся на Мурманском мелководье, Канинской банке и в Восточном Прибрежном районе (Баканев и др., 2015). Ранее основная доля уловов, начиная со времени экспериментального промысла, приходилась на западные районы (Кузьмин, Гудимова, 2002; Пинчуков, 2009). В 2010–2014 годах отмечался значительный рост величин промысловой биомассы в начале сезона добычи, сопровождающийся снижением точности оценок. С учетом вылова камчатского краба в 2014 г. (5.995 тыс. т), его промысловая биомасса на конец сезона добычи оценена на уровне 31.869 тыс. т (Баканев и др., 2015).

Ежегодно проводятся экспедиционные работы в губе Зеленецкая, которая была выбрана в качестве модельной акватории по исследованиям состояния популяции краба в прибрежной зоне. Исследования на модельной акватории показали, что группировка данного вида находится в хорошем состоянии. Общая численность краба была на относительно стабильном уровне с 2012 по 2015 гг., после этого до 2018 г. наблюдался рост численности (рис. 5). В 2019 году произошел спад численности и резкое снижение количества молоди в уловах, что может быть связано с конкуренцией между ювенильными и половозрелыми крабами или влиянием климатических факторов. Общие положительные тенденции, отмеченные в открытой части моря, позволяют рассчитывать на продолжение интенсивной эксплуатации камчатского краба и повышение общего допустимого улова в последующие годы при условии соблюдения правил, регулирующих промысел данного вида.

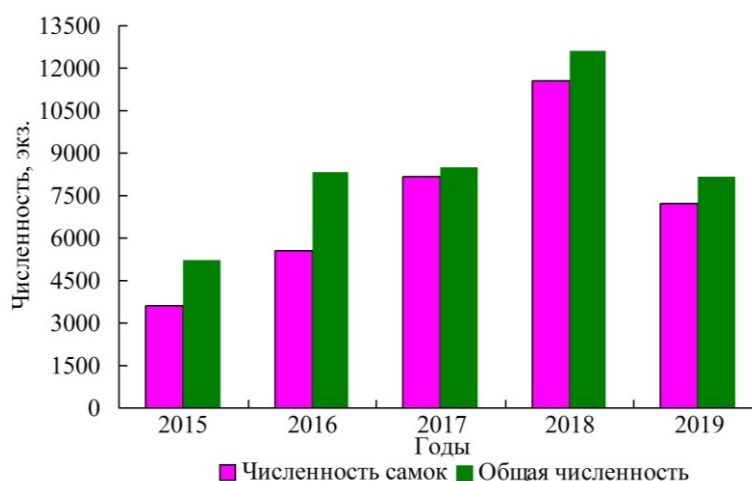


Рис. 5. Динамика численности камчатского краба в губе Зеленецкая в 2015–2019 гг.
 Fig. 5. Dynamics of the red king crab population in Zelenetskaya Bay in 2015–2019

Ихтиофауна как индикатор состояния арктических экосистем.

Изменения в экосистемах северных морей также могут быть прослежены на примере рыбных сообществ. Исследования, проведенные в различных районах российской Арктики, позволили получить данные о видовом составе и структуре ихтиофауны от Баренцева до Чукотского морей. Была выполнена инвентаризация видового состава на основании всех зарегистрированных поимок за исторический период наблюдений в каждом отдельном водоеме, и представлены данные о структуре ихтиофауны по характеру географического ареала, принадлежности к биотопам и трофическим предпочтениям рыб. В результате ревизии видового состава и структуры ихтиофауны северных морей России установлено, что в целом в российском секторе арктических морей отмечено и обитает 284 вида, относящихся к 160 родам, 63 семействам, 28 отрядам и 5 классам. Без полупроходных, проходных и пресноводных видов, постоянно встречающихся на акватории морей, количество только морских видов и подвидов составляет в Баренцевом море 154, Белом – 50, Карском – 60, Лаптевых – 50, Восточно-Сибирском – 26, Чукотском – 78. Наиболее многочисленны представители пресноводной ихтиофауны в Белом и Карском морях, где встречается по 19 видов рыб. В Баренцевом море таких видов 9, Лаптевых – 7, Восточно-Сибирском – 8, Чукотском – 5. Доля арктических видов неизменно возрастает от Баренцева моря (28 %) до моря Лаптевых (67.1 %), а затем снижается, составляя в Чукотском море немногим менее половины от этого показателя (33.0 %). Количество арктическо-бореальных видов, доля которых в Баренцевом море достаточно низка (2.2 %), плавно возрастает в восточном направлении до Восточно-Сибирского моря (7.8 %). Наименьшее количество бореальных видов в море Лаптевых (24.3 %), а максимальное в Белом море, что связано с высокой долей пресноводных видов.

Основным биотопом для рыб северных морей являются придонные слои и дно, где в зависимости от района постоянно живут от 36.6 до 67.0 % всех видов. Основная трофическая группа рыб в высокоширотных морях России – бентофаги. Их доля в различных морях колеблется от 52.2 % (Баренцево море) до 67.1 % (море Лаптевых). Относительное количество планктофагов различается в меньшей степени и составляет 21.4–23.7 %, в Чукотском море – 17.5 %. Наибольшее количество хищников обитает в Баренцевом море – 24.7 %, а минимальное в море Лаптевых – 11.5 %. Соотношение планктофагов и хищников в каждом из шести морей достаточно близко и только в море Лаптевых последних почти в 2 раза меньше.

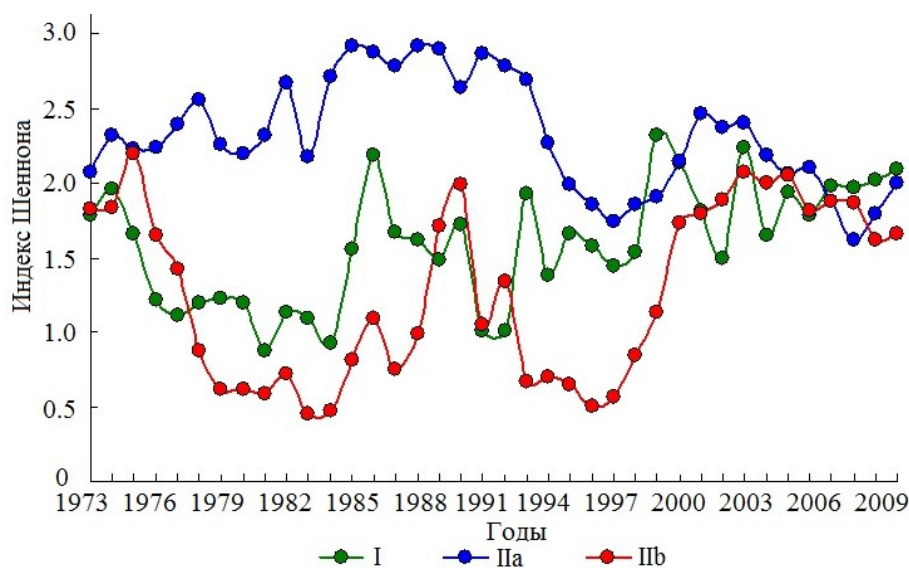


Рис. 6. Динамика разнообразия рыбной части сообществ в наиболее продуктивных районах Арктического региона:

I – Баренцево море, IIa – северная часть Норвежского моря, IIb – северо-восточная часть Гренландского моря

Fig. 6. Dynamics of diversity of fish communities in the most productive areas of the Arctic region:

I – Barents Sea, IIa – northern part of the Norwegian Sea, IIb – north-eastern part of the Greenland Sea

Структура рыбной части сообществ может меняться во времени и пространстве. В арктических морях основными абиотическими факторами разнообразия являются температура и соленость, которые оказывают прямое влияние на формирование рыбного населения, а в таких морях как Баренцево и Белое доминирующим фактором служит промысел. В северных экосистемах, характеризующихся большой степенью доминирования ограниченного числа видов рыб и относительно низкими показателями природного разнообразия, увеличение интенсивности промысла приводит к возрастанию разнообразия за счет

выравнивания долей других представителей сообществ. Поэтому, в таких экосистемах как Баренцево море, увеличение разнообразия и особенно резкое, может служить показателем чрезмерной эксплуатации доминантных популяций рыб, наличия климатических изменений и/или загрязнения водоема. Резкое увеличение видового разнообразия может свидетельствовать о негативных процессах в популяциях доминантных видов рыб, а также о структурных и функциональных перестройках во всем рыбном сообществе и экосистеме в целом. Так на примере наиболее продуктивных районов Арктики можно проследить влияние температурных изменений (рис. 6). Для северной части Норвежского моря разнообразие видов резко снижалось в 1993–1997 гг. и в 2008 г. при увеличении биомассы атлантической сельди, в остальные годы – путассу (1980), мойвы (1983), трески (1990). В двух других районах (Баренцево, северо-восточная часть Гренландского моря) основными видами, оказывавшими влияние на разнообразие, были мойва (1977, 1981, 1984, 1992, 2002 гг.) и треска (1994, 2004 гг.).

Орнитофауна Баренцева моря. Морские птицы являются одним из важнейших звеньев экосистем моря, вследствие чего они являются индикаторами различных изменений в морских экосистемах. В первую очередь, такие изменения отражаются на численности и характере размещения птиц на акваториях морей. Морские птицы как пелагические хищники непосредственно влияют на численность отдельных видов рыб, в том числе промысловых. В некоторых случаях они являются трофическими конкурентами морским млекопитающим и промыслу.

При проведении морских и береговых экспедиций впервые были выявлены русла весенней миграции массовых видов морских уток в Карском море: обыкновенные гаги *Somateria mollissima* были обнаружены у восточного побережья Южного острова Новой Земли, скопления морянок *Clangula hyemalis* – в южной части Карского моря у о. Белый.

Многие вопросы экологии морских птиц в северных морях еще не изучены. Даже в наиболее исследованных бассейнах, как Баренцево и Белое моря, не представляется возможным получить информацию, необходимую для расчета общей численности морских птиц. В более труднодоступных для орнитологических наблюдений морях, таких как Карское море, авифауна исследована в значительно меньшей степени. Впервые за весь обозримый период исследований был выявлен качественный и количественный состав авифауны, обнаружены места сосредоточения и участки видимого пролета отдельных видов морских птиц, описаны места сосредоточения в полыньях и разводьях. Также был определен видовой и количественный состав орнитофауны западной части Карского моря, отмечен сезонный характер размещения морских птиц и обнаружены места их концентрации и пути видимой части миграции.

Орнитофауны Баренцева и Карского морей имеют тесную связь. Большая часть морских птиц, огибая архипелаг Новая Земля с севера и юга, попадает в Карское море до и после периода размножения. На акватории Карского моря максимальная численность морских птиц наблюдается исключительно в период миграций. Однако большинство мигрантов преодолевают ее без промежуточных остановок.

Летом и зимой численность морских птиц на акватории Карского моря минимальна. По результатам наблюдений подтверждено наличие зимовки обыкновенных гаг *Somateria mollissima* и гаг-гребенушек *S. spectabilis*, возможно морянки *Clangula hyemalis* в полыньях и разводьях у юго-западного побережья Новой Земли. Периодически небольшие группы птиц этих видов встречаются в юго-восточной части Баренцева моря, куда они, возможно, вытесняются льдами. В апреле наблюдали активное перемещение групп обыкновенных гаг и гаг-гребенушек у юго-восточного побережья Новой Земли в Карском море, вблизи о. Белый видели пролетные стаи обыкновенных гаг (примерно 900 особей) и гаг-гребенушек (примерно 200 особей). В районе острова отмечены стаи морянок (до 2000 особей), мигрирующих в северо-западном направлении. Основные виды – гага-гребенушка и синьга *Melanitta nigra*. В апреле они перемещались стаями через систему стационарных полыней в Печорском и Карском морях, без остановок преодолевая ледовые пространства в разводьях между ними. Скопления мигрирующих птиц огибали о. Вайгач с севера. При этом группы синьги были обнаружены вблизи пролива Маточкин Шар как с западной, так и с восточной стороны архипелага. Мы предполагаем, что часть птиц может двигаться и этим путем, совершая промежуточные остановки у берегов архипелага. В октябре гаги-гребенушки летят крупными стаями (до 1000 особей) от южного побережья Карского моря через пролив Карские Ворота в южную часть Печорского моря, где совершают промежуточные остановки, образуя крупные скопления. До 1000 особей синьги перемещаются из южной части Карского моря, огибая о. Вайгач с севера и юга. В южной части Печорского моря (район Гуляевских кошек) отмечено разделение по срокам осенней миграции гусеобразных: первыми через акваторию пролетают представители рода *Anser* и белошекие казарки. Начало миграции для этих птиц отмечено в сентябре, но к середине месяца она практически закончивается. Позже отмечается пролет утиных (сибирской гаги, гаги-гребенушки, морянки, обыкновенной гаги и представителей рода *Melanitta*) продолжающийся вплоть до первой декады ноября. Гагары летели поодиночке, весной их перемещения в основном связаны с прибрежной зоной, а осенью – более рассеяны по акватории. В южной части Печорского моря пролет гагар наблюдался до ноября.

Уровень антропогенного загрязнения морей российской Арктики. Исследования показали, что в целом моря российской Арктики сохраняют относительно низкий уровень антропогенного загрязнения

за исключением немногочисленных импактных участков. Хозяйственная деятельность на акваториях морей и прилегающей суше, как правило, становится эмитентом регионального и локального масштаба и формирует зоны импактного загрязнения морской среды, главным образом на участках портовой инфраструктуры. Долговременное антропогенное влияние на морскую среду Арктики имеет очаговый характер с формированием очагов техногенного загрязнения в приустьевых областях крупных рек и зонах портовой инфраструктуры. Оценка источников и механизмы переноса загрязняющих веществ дифференцированных по масштабам воздействия на глобальные, региональные и локальные (местные) показывает, что значимость каждого источника изменяется для разных арктических морских бассейнов и даже географических частей моря различна.

Ведущая роль речного стока как источника загрязнений более выражена в морях восточного сектора Арктики вследствие обширности водосборных территорий и объема годового стока (рис. 7). В западном секторе Арктики (Баренцево, Белое и, отчасти, Карское моря) основными источниками являются водный трансокеанический и воздушный трансграничный переносы поллютантов. В открытом море содержание тяжелых металлов, пестицидов и радионуклидов в гидробионтах сохраняется на низком уровне, тенденций к росту не обнаруживается.



Рис. 7. Вынос загрязняющих веществ реками в моря российского сектора Арктики, т/год

Fig. 7. Removal of pollutants by rivers into the seas of the russian sector of the Arctic, tonnes per year

Влияние качества среды на биоразнообразии более всего прослеживается также в импактных зонах хозяйственно освоенных

участков морского побережья. Показательным примером такого влияния является Кольский залив (Баренцево море). При сложившемся геохимическом фоне в открытом море содержание тяжелых металлов, пестицидов и радионуклидов в гидробионтах сохраняется на низком уровне. На примере динамики ^{137}Cs показано, что максимальные антропогенные нагрузки на морскую среду региона отображаются пиками загрязнения морской биоты в среднем через 5 лет.

Исследования, проведенные вблизи пункта временного хранилища радиоактивных отходов в губе Андреева, показали, что инфильтрация радионуклидов с территории хранилища определяет формирование участков импактного загрязнения морской среды вдоль его периметра и не оказывает существенного влияния на радиоэкологическое состояние моря за пределами губы. Основные компоненты техногенной эмиссии с территории хранилища – изотопы ^{137}Cs , ^{90}Sr , $^{238,239,240}\text{Pu}$. Загрязненные участки формируются в зонах разгрузки дренирующих стоков. Впадины донного рельефа вблизи хранилища аккумулируют терригенный материал, загрязненный ^{137}Cs . Отмечено хроническое загрязнение осадков в губе Андреева, а также импульсные, импактные сбросы радионуклидов в морскую среду. Удельная активность ^{137}Cs в очагах загрязнения в губе в 100 раз выше, чем в побережье моря, а эпизоды импактных сбросов носят разнопериодный характер. Фактор хронического влияния стока радионуклидов с территории хранилища имеет место вблизи него, на акватории губы. Влияние хранилища на прибрежную морскую зону не прослеживается.

Анализ многолетней динамики техногенных радионуклидов в осадках Карского моря показал снижение концентраций ^{90}Sr в 3 раза и ^{137}Cs почти в 5 раз за последние 30 лет. Географические особенности водоема, принимающего 55 % общего стока сибирских рек, а также стратегия его использования для захоронений радиоактивных отходов определило многообразие путей поступления техногенных радионуклидов в море. Максимум поступлений ^{137}Cs дали атмосферные выпадения, а ^{90}Sr – сток сибирских рек.

Для современной радиоэкологической обстановки в водной среде Карского моря характерен диапазон объемной активности ^{137}Cs от следовых значений до 2.5 Бк/м^3 , а ^{90}Sr – от 1 до 15 Бк/м^3 . В донных осадках удельная активность ^{137}Cs также низкая, варьируется в диапазоне от следовой активности ($< 1 \text{ Бк/кг}$) до 11 Бк/кг сухой массы. Удельная активность ^{90}Sr в донных отложениях ниже, чем в водной среде, что обусловлено низкой сорбционной способностью изотопа. Поэтому даже в зоне маргинального фильтра, где происходит осаждение многих радионуклидов, ^{90}Sr не концентрируется.

В осадках Восточно-Новоземельского желоба происходит относительно повышение концентрации ^{137}Cs ($2\text{--}12 \text{ Бк/кг}$). На мелководных участках концентрация ^{137}Cs ниже минимально детектируемой активности и лишь локально регистрируются аналитически значимые величины активности – $0.5\text{--}5 \text{ Бк/кг}$.

Анализ многолетней динамики концентраций радионуклидов в осадках Карского моря выявил, что за последние 30 лет произошло снижение концентраций ^{90}Sr в 3 раза, ^{137}Cs – почти в 5 раз. В целом динамика активности техногенных радионуклидов в Карском море имеет тенденцию снижения до минимальных значений, возможных в “ядерную эпоху”. Современный уровень радиоэкологического загрязнения отражает в основном объем глобальных выпадений ^{137}Cs и ^{90}Sr на акватории Арктики, Северной Атлантики и на водосборных бассейнах сибирских рек. Влияние реально значимых в прошлом региональных источников – сбросов радиохимических комбинатов “Маяк” и “Томск-7”, захоронений на полигонах Новой Земли, в настоящее время в экосистеме Карского моря нивелируется процессами самоочищения и перераспределения.

Для анализа радиоэкологического современного состояния биоты Карского моря исследованы основные представители ихтиофауны и макробентоса. Рыбы в Карском море не накапливают аналитически значимых концентраций радионуклидов. В бентосных организмах основной радионуклидный фон формируется природными радиоизотопами – ^{40}K (92 %) и ^{226}Ra (6 %). Суммарная доля техногенных радионуклидов цезия и стронция не превышает 2 %. Их распределение на разных участках моря сильно варьирует в зависимости от видовой принадлежности животных и условий обитания.

Активность ^{137}Cs достоверно определяется лишь в 20 % проб бентоса. Концентрация этого изотопа не превысила 6.8 Бк/кг сырой массы при среднем показателе 0.3 Бк/кг сухой массы. Максимальным уровнем накопления ^{137}Cs характеризуются ткани голотурии – типичного грунтоеда, обитающего в биотопе тонкодисперсных осадков, для которых свойственна максимальная сорбция этого радионуклида.

В бентосных организмах ^{90}Sr накапливается более равномерно, так как геохимическая миграция этого радионуклида происходит большей частью в водной среде, а избирательное накопление – в костных тканях, которые у бентосных животных отсутствуют. В целом концентрация ^{90}Sr в бентосе Карского моря низкая, варьирует от 0.2 до 2.5 Бк/кг сухой массы, при среднем показателе около 1.3 Бк/кг.

Таким образом, на акватории Карского моря наблюдается низкое содержание техногенных радионуклидов как в донных осадках, так и у представителей фауны. Биологическое обогащение (концентрирование) донных беспозвоночных радионуклидами в открытом море, вне зоны возможных импактных выбросов от прибрежных источников – устьев рек, захоронений, в настоящее время не происходит. В целом радиоэкологическое состояние донной биоты может быть квалифицировано как “чистое”, а степень техногенного радиационного воздействия на биоту – как незначительное.

Математическая модель большой морской экосистемы Баренцева и Белого морей как инструмент для оценки природных рисков и эффективного использования биологических ресурсов. На основе полученных результатов, оценок, базы данных ММБИ и Южного научного центра РАН была разработана интегрированная математическая модель большой морской экосистемы (БМЭ) Баренцева и Белого морей. Модель способна анализировать и прогнозировать изменчивость океанографических характеристик, биологической продуктивности, трофодинамики, развития промысловых популяций. На основе выходных данных можно давать рекомендации по управлению промыслом и оценки экологических рисков от морской деятельности, а также оценивать загрязнение среды и темпы и возможности социально-экономического развития региона.

По мере появления новых данных и технологий возникает необходимость дополнить существующую модель экосистемы или разработать новую, которая может быть применена для анализа и исключения возможных пробелов в исследованиях. Накопленные данные, представленные вместе в количественной модели, позволяют комплексно рассматривать последствия изменений экосистем. Модели экосистем могут быть полезны для выявления важнейших межвидовых и функциональных связей разных групп организмов, оценки чувствительности экосистемы к изменениям, а также для сценарного тестирования таких воздействий как изменение промысловой нагрузки от рыболовства, климата и/или загрязнения среды (например, в результате аварий).

Большие морские экосистемы – участки морского пространства, охватывающие прибрежные воды от устьев рек к морским границам континентального шельфа площадью порядка 200 тыс. км² и более, границы которых определяются на основе четырех экологических критериев: батиметрии, гидрологии, продуктивности и трофических популяционных связей. Концепция БМЭ оказалась продуктивной для управления на основе модульного подхода (рис. 8).

Модуль продуктивности экосистемы. Одним из основных показателей является первичная продукция экосистемы, от уровня которой в итоге зависят запасы рыбных ресурсов. Продуктивность служит также индикатором проблемы прибрежной эвтрофикации. Правильно откалиброванные спутниковые данные могут предоставить информацию по таким параметрам как температура поверхности воды, ее прозрачность, концентрация хлорофилла.

Модуль рыболовства. Изменения в области биоразнообразия и доминирования видов в рыбных сообществах БМЭ возникли в результате чрезмерной эксплуатации, естественных экологических сдвигов в связи с изменением климата и загрязнением прибрежных районов. Эти изменения могут восходить по пищевой сети к вершине – хищникам и каскадом спускаться по пищевой сети до таких компонентов экосистемы как планктон.

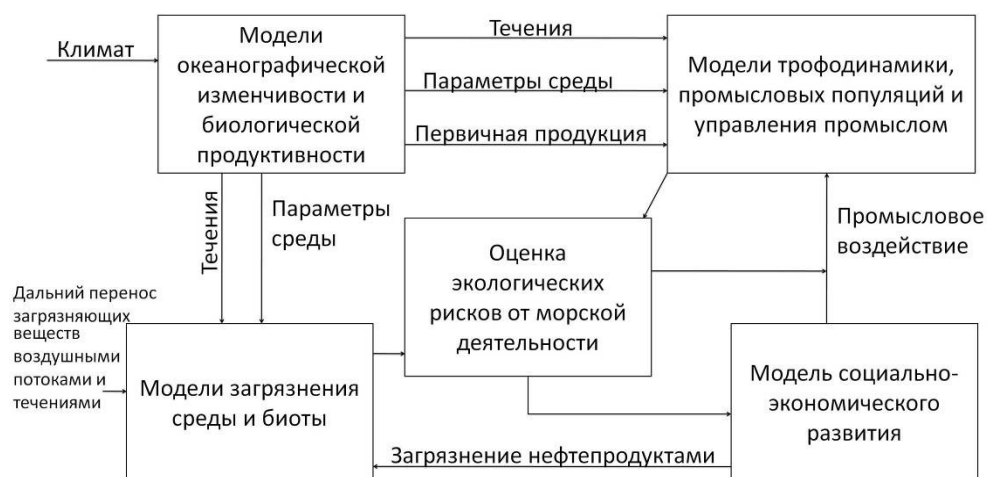


Рис. 8. Модульная структура математической модели БМЭ Баренцева и Белого морей

Fig. 8. The module structure of the mathematical model of LME of the Barents and White seas

Модуль загрязнения и “здоровья” экосистемы. В некоторых БМЭ загрязнение и эвтрофикация стали важной причиной изменений в морских рыбных популяциях. Оценка загрязнения окружающей среды и здоровья всей БМЭ является научной проблемой. Для такого широкого понятия как “здоровье” экосистемы однозначное определение отсутствует.

Социально-экономический модуль подчеркивает практическое применение результатов научных исследований в управлении БМЭ и направлен на интеграцию социальных и экономических показателей с учетом анализа других научных оценок, чтобы гарантировать экономическую эффективность предлагаемых мер управления. Предполагается, что экономисты и аналитики тесно сотрудничают с экологами и другими специалистами для выявления и оценок вариантов управления, которые являются научно обоснованными.

Модуль управления. В настоящее время этот модуль развивается на основе демонстрационных проектов нескольких экосистем, для которых управление будет осуществляться более целостно, чем ранее.

Имеются примеры разнообразных проектов управления с экосистемных позиций для БМЭ Желтого моря, Гвинейского и Бенгальского течений, Большого Барьерного рифа и Антарктики. И для Баренцева и Белого морей необходим синтез моделей, учитывающих регионально адаптированные алгоритмы оценки хлорофилла и основанную на экспедиционных исследованиях параметризацию связи скорости роста водорослей с температурой, освещенностью и характером вертикального распределения параметров среды и биомассы фитопланктона.

Заключение. Антропогенное воздействие совместно с климатическими изменениями оказывает заметное влияние на экосистемы арктических морей. Хозяйственная деятельность, в основном регионального и локального масштаба, формирует зоны загрязнения морской среды, главным образом на участках портовой инфраструктуры. В ходе выполнения работ были получены результаты, которые существенно пополнили базы данных по океанографии, гидробиологии, экологии морских организмов. Океанографические исследования выявили наличие увеличенного затока в Баренцево море теплых атлантических вод в последние годы, в связи с этим наблюдалось расширение ареала зеленой водоросли *Ulva fenestrata* и увеличение численности камчатского краба. Следует и далее ожидать проникновения бореально-тропических и бореальных видов организмов в высокоширотные районы арктических морей.

Исследования среды морей российской Арктики показали относительно низкий общий уровень антропогенного загрязнения, который и далее продолжает снижаться. Однако существуют отдельные импактные районы, где уровни остаются высокими. Поэтому необходим постоянный мониторинг состояния биоресурсов и качества окружающей среды, и не только при проведении инженерно-экологических изысканий, но и для создания экологических стандартов и для организации природоохранных и восстановительных мероприятий в российском секторе Арктики. Сведения, полученные в ходе исследований, вкуче с построенными математическими моделями, позволят прогнозировать последствия и оценивать возможность восстановления морских и прибрежных экосистем при негативном антропогенном воздействии и климатических изменениях окружающей среды.

Литература

Баканев С.В., Пинчуков М.А., Стесько А.В. Краб камчатский (*Paralithodes camtschaticus* Tilesius, 1815) // Материалы, обосновывающие объемы общих допустимых уловов беспозвоночных животных Северного рыбохозяйственного бассейна на 2016 г. (с оценкой воздействия на окружающую среду). Мурманск: Изд. ПИНРО, 2015. С. 2–14.

Климатические изменения морских экосистем европейской Арктики / Г.Г. Матишов, С.Л. Дженюк, Д.В. Моисеев, А.П. Жичкин // Проблемы Арктики и Антарктики. 2010. Т. 3(86). С. 7–21.

Кузьмин С.А., Гудимова Е.Н. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2002. 236 с.

Митяев М.В. Мурманское побережье (геолого-геоморфологические и климатические особенности, современные геологические процессы). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2014. 226 с.

Пинчуков М.А. Камчатский краб // Состояние биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2009 г. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2009. С. 48–51.

Climate change and distribution shifts in marine fishes / A.L. Perry, P.J. Low, J.R. Ellis, J.D. Reynolds // *Science*. 2005. Vol. 308. P. 1912–1915.

Effects of climate change on global seaweed communities / C.D. Harley, K.M. Anderson, K.W. Demes, J.P. Jorve, R.L. Kordas, T.A. Coyle, M.H. Graham // *J. Phycology*. 2012. Vol. 48(5). P. 1064–1078.

Harley C.D. Climate change, keystone predation, and biodiversity loss // *Science*. 2011. Vol. 334, № 6059. P. 1124–1127.

Parmesan C., Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // *Nature*. 2003. Vol. 421. P. 37–42.

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4.002

УДК 551.35, 551.3 (268.45, 268.46)

М.В. Митяев, М.В. Герасимова

Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ВЗВЕШЕННОГО ОСАДОЧНОГО ВЕЩЕСТВА И ЕГО ПОТОКОВ (МУРМАНСКОЕ И КАРЕЛЬСКОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ) СОТРУДНИКАМИ МУРМАНСКОГО МОРСКОГО БИОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Аннотация

В работе отражены результаты многолетних исследований современной литодинамики на побережьях Баренцева и Белого морей сотрудниками Мурманского морского биологического института.

Ключевые слова: Баренцево море, Белое море, литодинамика, взвешенное вещество, абразия, аэрозоли.

M.V. Mityaev, V.V. Gerasimova

Murmansk Marine Biological Institute RAS, Murmansk, Russia

HISTORY OF STUDYING THE WEIGHED SEDIMENTARY SEDIMENT AND SEDIMENT FLOWS (MURMAN AND KAREL COAST), AT THE MURMAN MARINE BIOLOGICAL INSTITUTE

Abstract

The work reflects the results of many years of research on modern lithodynamics on the coasts of the Barents and White Seas, employees of the Murmansk Marine Biological Institute.

Keywords: Barents Sea, White Sea, lithodynamics, suspended matter, abrasion, aerosols.

Геологические исследования, направленные на изучение верхней части земной коры в аквальных ландшафтах Арктики, проводятся сотрудниками Института (ММБИ АН СССР–ММБИ КНЦ РАН–ММБИ РАН) с 1963 г. В 1969 году была создана лаборатория геологии и геохимии моря, ее руководителем стал к.г.-м.н. В.И. Гуревич. В 1977 году геологическое направление возглавил д.г.-м.н., профессор, Заслуженный деятель науки Российской Федерации Г.А. Тарасов. В 2017 году он ушел на заслуженный отдых, геологическое направление как структурное подразделение прекратило свое существование. Научные сотрудники геологического направления в разные годы работавшие в институте – к.г.-м.н. В.И. Гуревич, к.г.-м.н. Т.В. Яковлева, д.г.-м.н. Г.А. Тарасов, к.г.-м.н. В.В. Алексеев, к.г.н. В.Б. Хасанкаев, д.г.н. Л.Г. Павлова, д.г.н. Л.В. Разумовский, д.г.-м.н. А.Ю. Шарапова, к.б.н. С.А. Корсун, к.г.-м.н. И.А. Погодина, д.г.-м.н. Э.В. Шипилов, к.г.-м.н. М.В. Митяев, к.г.н. М.В. Герасимова, к.г.-м.н. Н.А. Кукина, к.г.-м.н. О.В. Кокин, к.г.н. Н.И. Мещеряков и др.

После ухода Г.А. Тарасова в институте была организована геологическая группа в составе лаборатории планктона, в группу вошли три сотрудника: д.г.н. Л.Г. Павлова, к.г.н. М.В. Герасимова и к.г.-м.н. М.В. Митяев. Исследования группы направлены на изучение современных экзогенных геологических процессов в зоне сочленения морских и континентальных условий преобразования гипергенной оболочки Земли. Несомненно, что задолго до открытия и утверждения в ММБИ геологической темы исследований “Вертикальные и латеральные потоки осадочного вещества в береговых зонах Баренцева и Белого морей в условиях изменяющейся природной среды и климата”, был длительный этап наработки фактического материала, позволивший сформулировать цель исследования.

Потоки осадочного вещества в береговой зоне складываются из нескольких составляющих: поставка вещества из питающей провинции (денудация побережий), мобилизация вещества в бассейне седиментации (подводная эрозия дна и берегового склона), рассеивание вещества в бассейне седиментации (латеральные потоки в толще воды) и аккумуляция вещества в бассейне седиментации (вертикальные потоки в толще воды). На всех этих этапах взвешенное вещество является главной формой осадочного материала. В настоящее время основным направлением работ геологической группы в Институте является изучение современной литодинамики, основанное на всестороннем количественном и качественном исследовании взвешенного в морских и пресных водах осадочного вещества. Исследование литодинамики взвешенного вещества позволяет оценить объемы мобилизуемого на побережьях осадочного вещества (эрозия и абразия) и аккумулируемого осадочного вещества в краевых бассейнах седиментации.

Исследования взвешенного вещества в аквальных ландшафтах западноарктических морей. Вероятно, началом геологического исследования взвешенного вещества в лаборатории морской палеоэкологии

следует считать 11 августа 1995 г., когда из морского порта г. Мурманска вышел в научную экспедицию СРТ “Ясногорск”. Возглавил экспедицию С.А. Корсун. В составе экспедиции участвовали сотрудники ММБИ – В.В. Ларионов, Н.Н. Пантелеева, В.Б. Хасанкаев, М.В. Герасимова, В.Г. Аверинцев, А.А. Кондаков, В.А. Богушевич, студенты Санкт-Петербургского университета – А.А. Родимов, А.Б. Румянцев, Д.В. Моисеев и американские ученые – Д. Любинский, Р. Вай, У. Мэнли.

Несмотря на то, что фитопланктон является неотъемлемой частью взвешенного вещества и изучается в ММБИ с первых дней его образования, геологическое исследование взвешенного вещества было новым направлением. До этого основное научное направление геологических работ, как бы лаборатории не назывались (геологии и геохимии моря, морской палеоэкологии, геологии и геодинамики), было изучение донных отложений (корреляция, генезис, вещественный состав). Идейным вдохновителем изучения взвешенного в водной толще осадочного вещества в ММБИ по праву можно считать С.А. Корсуна.

Исследования взвешенного вещества на побережьях. Изучение денудации Мурманского побережья было начато в 1997 г. (рис. 1). Толчком к началу изучения динамики взвешенного вещества в водотоках Мурманского побережья послужили два фактора. Во-первых, знакомство с сотрудником ИО РАН к.г.-м.н. В.П. Шевченко, любезно предоставившим в распоряжение лаборатории морской палеоэкологии методические пособия и ядерные фильтры. Впоследствии Владимир Петрович оказывал всестороннюю поддержку (консультации, помощь в организации лабораторного изучения вещественного и химического состава взвесей) научному направлению исследований взвешенного вещества в институте. Во-вторых, активная помощь сотрудников института к.б.н. С.А. Корсуна и к.б.н. Н.В. Дружкова. В общении с ними были сформулированы основные направления работ и определены основные районы исследований. Н.В. Дружков впервые на Мурманском побережье провел изучение годовой динамики планктонных организмов в малых водотоках (Митяев и др., 2005). Результаты исследований освещены в диссертационной работе М.В. Герасимовой (2004), научных статьях (Митяев и др., 2005; Герасимова, Митяев, 2017; Митяев, Герасимова, 2018) и монографиях (Митяев, Герасимова, 2010б; Митяев, 2014).

Главные итоги многолетнего изучения динамики водного и твердого стоков взвешенного вещества водотоков Мурманского побережья:

- 1) суммарный пресный сток с побережья оценен в 50–80 км³/год, в зависимости от водности года;
- 2) максимальные скорости течения в водотоках отмечаются в весенний паводок и достигают 3.5 м/с. Летом скорости течения воды не превышают 1.6 м/с, зимой – 1 м/с;
- 3) во всех водотоках суммарный сток в паводковые периоды достигает 70 % годового стока;

4) меженные периоды нарушаются мини-паводками, вызванными метеорологическими аномалиями;

5) сток всех водотоков зависит от количества атмосферных осадков;

6) суммарный твердый сток взвешенного вещества с Мурманского побережья оценивается в 40–70 тыс. т в год. Суммарный вынос осадочного вещества водотоками Мурманского побережья оценен в 1.0–1.3 млн т в год;

7) твердый сток с Мурманского побережья подвержен цикличности с периодом 4–5 лет, в настоящее время наметилась тенденция к снижению твердого стока;

8) водотоки Мурманского побережья характеризуется низким модулем твердого стока (менее 2 т/км в год);

9) скорость эрозии водосборов Мурманского побережья не превышает 2 мкм/год, низкая скорость эрозии предопределена устойчивыми к эрозии породами, небольшим количеством тонкого осадочного материала в рыхлых отложениях, пенеппенизированной водораздельных пространств, разделенных широкими долинами, и географическим положением региона, но не зависит от изменения среднегодовых метеорологических показателей;

10) в зимне-весенний период более 85 % всей массы взвешенного вещества приходится на литогенный материал пелитовой размерности. В летне-осенний период доля литогенного материала в среднем менее 2/3 от массы взвешенного вещества. Содержание взвешенного органического вещества изменяется от 5–7 до 50 % от концентрации взвешенного вещества.

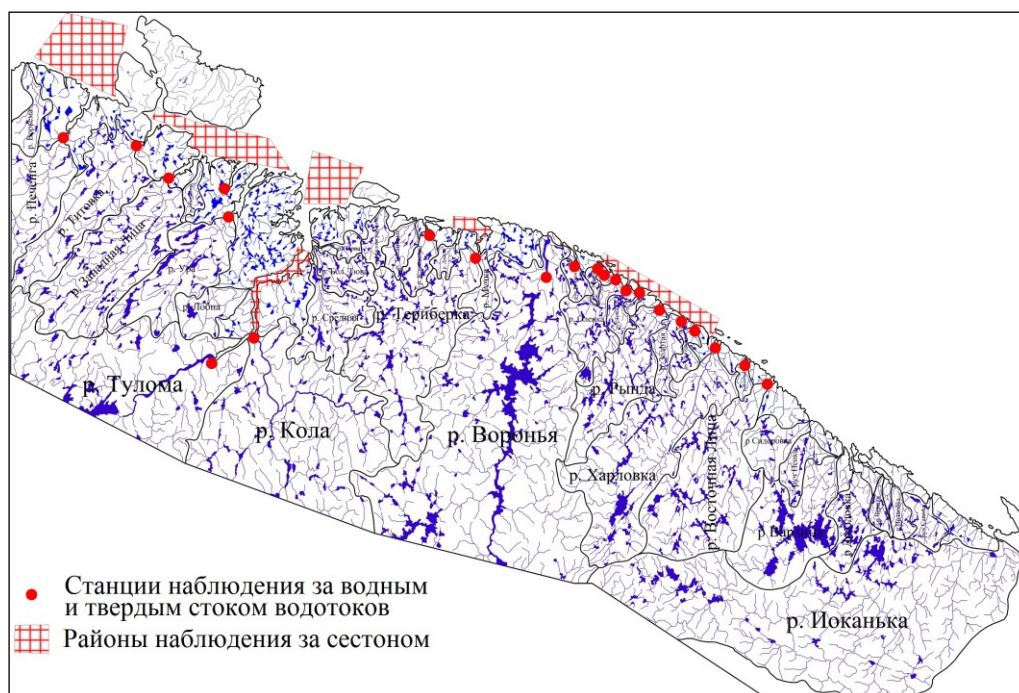


Рис. 1. Схема станций наблюдений на водотоках Мурманского побережья
Fig. 1. The scheme of observation stations on the watercourses of the Murmansk coast

Изучение взвешенного вещества в заливах западноарктических морей. Исследования взвешенного вещества в заливах и на акватории Баренцева моря имеют длительную историю. Вероятно, первые наблюдения в середине 1970-х гг. были выполнены сотрудником ММБИ КФ АН СССР В.Л. Мясниковым (1972, 1976; Мясников, Карельская, 1980).

Результаты исследований освещены в диссертационной работе М.В. Герасимовой (2004) “Взвешенное вещество водотоков Мурманского побережья (Восточный Мурман)”. В заливах Мурманского и Карельского побережья изучение количественных и качественных характеристик взвешенного вещества проводили сотрудники ММБИ к.г.н. М.В. Герасимова и к.г.-м.н. М.В. Митяев (Герасимова и др., 1998, 2001; Mityaev, Gerasimova, 1999; Митяев, Герасимова, 2009а,б, 2010а,б, 2011, 2014; Бергер, Митяев, 2012; Митяев и др., 2005а,б, 2012, 2013, 2015а,б, 2017, 2019б; Герасимова, Митяев, 2013; Митяев, 2014; Современная ..., 2019).

Основные итоги многолетнего исследования динамики взвешенного вещества в заливах Мурманского и Карельского побережий следующие:

1) в заливах Мурманского побережья отмечается низкая концентрация взвешенного вещества, редко превышающая 3 мг/л. Максимальные концентрации приурочены к придонным слоям воды, что в основном определяется двумя процессами: осаждением частиц на дно и взмучиванием верхнего слоя донных отложений приливоотливными течениями;

2) фоновые значения концентрации взвешенного вещества в губах и заливах побережья 0.45–1.2 мг/л (вероятность обнаружения более 0.620, $n = 3100$);

3) концентрации взвешенного вещества по площади губ изменяются более чем на 1.43 мг/л. Распределение концентраций жестко подчинено общей закономерности – максимальные концентрации взвешенного вещества прижаты к бортам губ;

4) концентрации взвешенного вещества в латеральном направлении зависят от солености морской воды. Скачкообразные изменения концентрации наблюдаются при солености воды от 1–2 до 17–18 ‰. При солености выше 20 ‰ она в латеральном направлении меняется плавно, а зависимость концентрации взвешенного вещества от солености воды слабая;

5) в губах чаще всего наблюдается два типа распределения (85–90 ‰, $n = 195$) взвешенного вещества по вертикали. Первый – постепенное увеличение концентрации взвешенного вещества с глубиной, второй – снижение концентрации взвешенного вещества от поверхности к промежуточному горизонту с последующим увеличением концентрации взвешенного вещества в придонном слое;

6) в губах Мурманского побережья в “валовом” запасе взвешенного вещества органического вещества меньше, чем литогенного, что принципиально отличает взвешенное вещество в прибрежных водах Баренцева моря от такового в прибрежных водах Кандалакшского залива Белого моря;

7) концентрация взвешенного вещества на отдельных горизонтах водной толщи за сутки в одной и той же точке изменяется от 1 до 24 % (вероятность события 0.857), изменения более чем на 35 % – события единичные;

8) по результатам исследования в заливах Мурманского побережья и прибрежной акватории Баренцева моря выделено три типа районов с разным поведением и концентрацией взвешенного вещества: I тип – фьорды и широкие открытые глубоководные заливы с большим пресным стоком (Варангер-фьорд, Кольский и Мотовский заливы). Средняя концентрация взвеси более 0.8 мг/л; II тип – небольшие губы и бухты с незначительным пресным стоком [губы Териберская, Ярнышная и Дальнезеленецкая (ныне Зеленецкая)]. Средняя концентрация взвеси 0.5–0.8 мг/л; III тип – прибрежные акватории моря с глубинами более 100 м. Средняя концентрация взвеси менее 0.5 мг/л.

В районах I и II типа преобладает вынос взвешенного осадочного вещества в прибрежную зону Баренцева моря. В прибрежных акваториях происходит рассеивание взвешенного вещества в толще воды.

Помимо исследований взвешенного вещества в заливах Мурманского побережья аналогичные работы проводились в прибрежных акваториях архипелагов Шпицберген, Новая Земля и Земля Франца-Иосифа (Герасимова, Корсун, 1996; Митяев и др., 2005; Митяев, Герасимова, 2007, 2014).

Исследования вертикальных потоков осадочного вещества в аквальных ландшафтах западноарктических морей. Начиная с 2003 г. сотрудники ММБИ проводят наблюдения за вертикальными потоками вещества в заливах Мурманского и Карельского побережий (рисунки 2, 3) (Поток ..., 2007; Митяев, Герасимова, 2010б, 2011; Митяев и др., 2012, 2013, 2015а,б, 2017, 2019б; Митяев, 2014). Для проведения исследований типовая “малая седиментационная ловушка” была модернизирована при участии д.б.н. М.В. Макарова, что позволило проводить массовые наблюдения в удаленных друг от друга районах одновременно.

Исследования в заливах Мурманского и Карельского побережий показали, что:

1) во всех губах взвешенное органическое вещество не участвует в осадконакоплении, оно, вероятно, утилизируется в процессе осаждения. В губе Чула осаждается 1.4 ± 0.3 %, в губе Ярнышная – 4.4 ± 1.1 %, в губе Дальнезеленецкая – 0.9 ± 0.1 %;

2) во всех губах доля осаждающегося взвешенного вещества не превышает 25 % от запаса осадочного вещества. В среднем в губе Чула осаждается 7.0 ± 1.0 %, в губе Ярнышная – 7.5 ± 1.2 %, в губе Дальнезеленецкая – 2.8 ± 0.3 %. В губах Чула и Ярнышная сопоставимы не только средние значения, но и диапазоны изменений;

3) в районах губ, где под действием силы Кориолиса водная масса движется в направлении открытого моря, наблюдается максимальный транзит вещества, а там, где эта сила направлена вглубь губ, фиксируется увеличение доли осаждаемого вещества;

4) во внутренних областях губы Чупа фиксируется максимальная доля осаждаемого вещества от его запаса, губы Ярнышная – минимальная;

5) во внешних областях губы Чупа доля осаждаемого вещества от его запаса минимальная, а во внешних областях губы Ярнышная может аккумулироваться до 18 % от запаса вещества;

6) депоцентр аккумуляции в губе Чупа – внутренний район, в губе Ярнышная – глубоководная часть.

Важной составляющей вертикального потока вещества является органическое вещество. Его вертикальный поток в губах Ярнышная и Дальнезеленецкая в среднем составляет 153 ± 21 мг/м² в сутки. Максимальные значения потока органического вещества отмечаются в летний сезон. Наиболее часто показатели потока органического вещества находятся в интервале 20–170 мг/м² в сутки (вероятность – 0.629). Доля органического вещества в составе осаждающегося материала в среднем составляет 16.5 ± 2 %, зимой этот показатель не превышает 2 % от общего потока. В целом доля органического вещества в вертикальном потоке в губе Ярнышная составляет 14.3 ± 2.9 %, в губе Дальнезеленецкая – 17.3 ± 2.4 %, но абсолютные значения различаются более чем в 2 раза (232 ± 49 мг/м² в сутки – губа Ярнышная и 111 ± 19 мг/м² в сутки – губа Дальнезеленецкая).

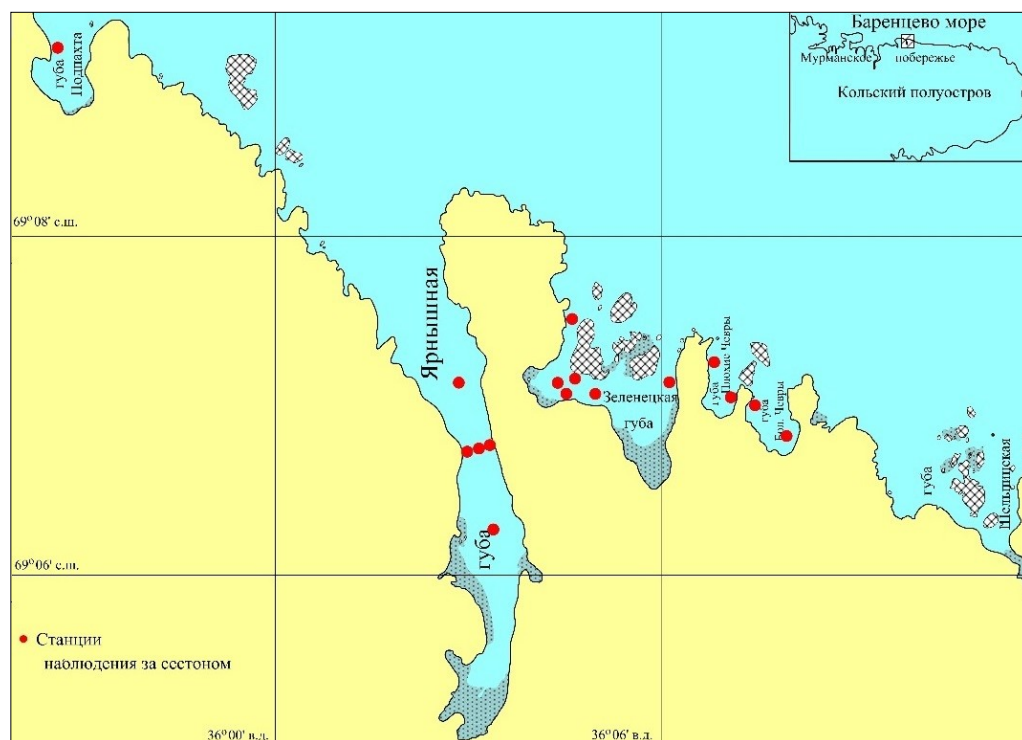


Рис. 2. Схема станций наблюдений за потоками взвешенного вещества на Мурманском побережье

Fig. 2. The scheme of stations for monitoring the flow of suspended matter on the Murmansk coast

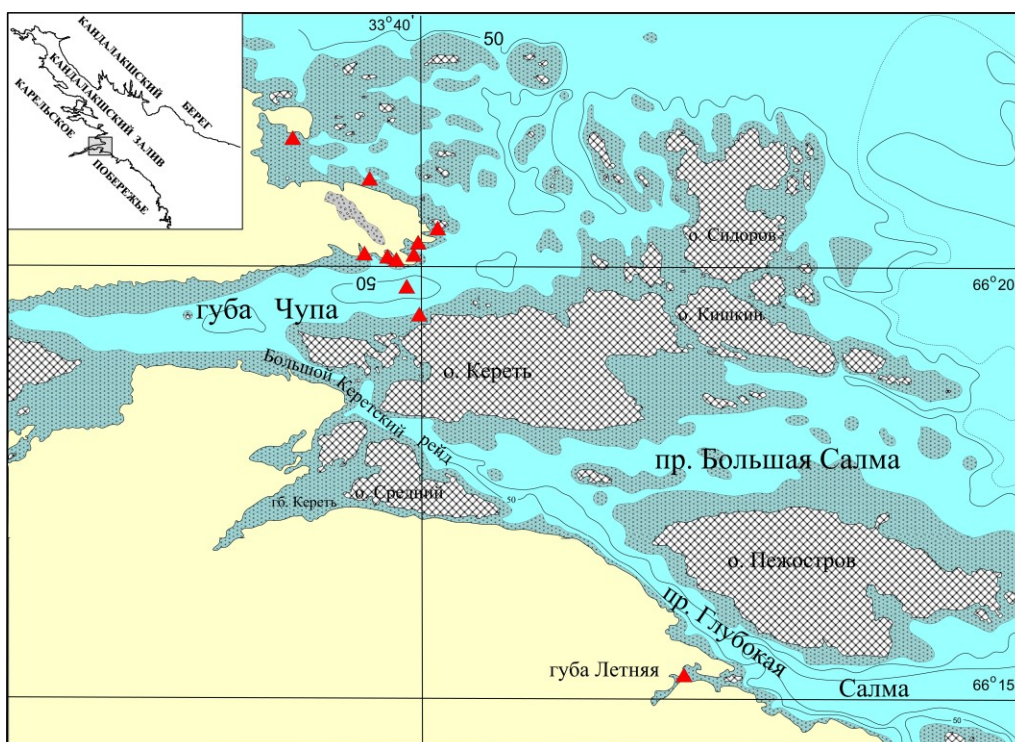
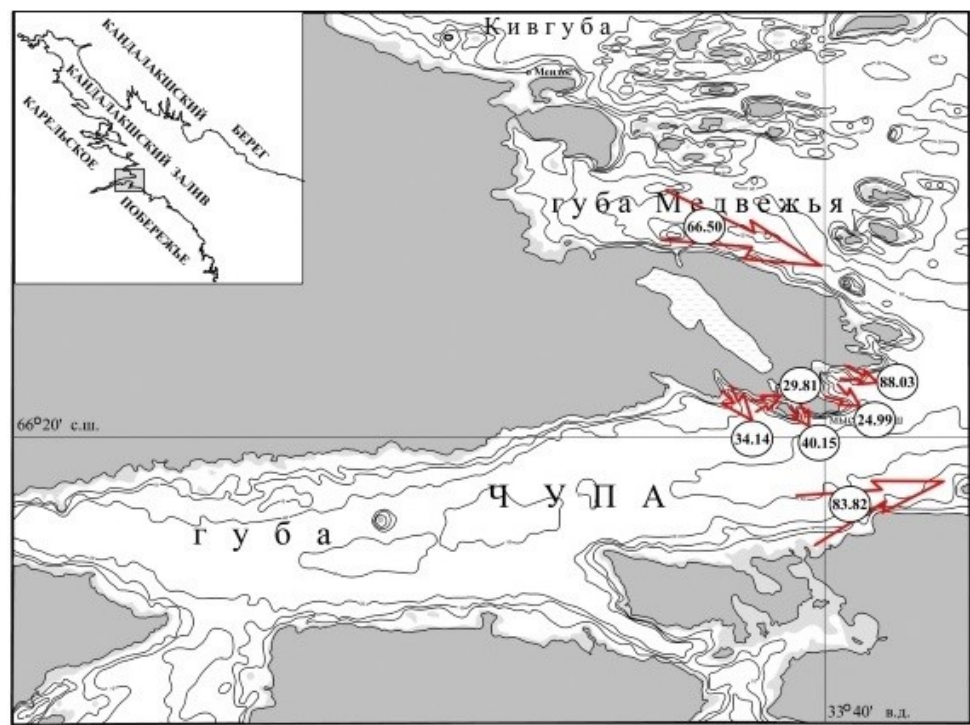


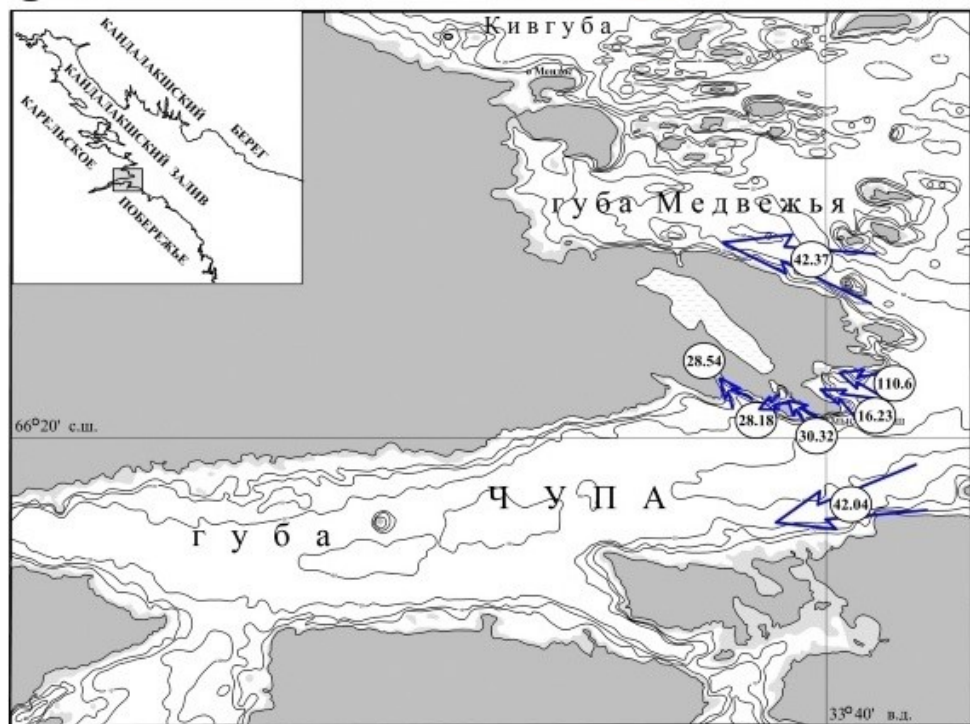
Рис. 3. Схема станций наблюдений за потоками взвешенного вещества на Карельском побережье

Fig. 3. The scheme of stations for monitoring the flow of suspended matter on the Karelian coast

Исследования латеральных потоков осадочного вещества в аквальных ландшафтах Западной Арктики. При изучении взвешенного вещества и вертикальных потоков осадочного вещества в заливах Мурманского побережья были отмечены отдельные несоответствия литодинамики осадочного вещества в толще вод арктических морей общепризнанной теории “маргинальных фильтров” академика А.П. Лисицына (1988). В связи с этим основное внимание при исследовании литодинамических процессов было сосредоточено на проблеме поставки осадочного вещества в конечный бассейн седиментации при разрушении горных пород в субаквальных ландшафтах. Но решить данную проблему нам не удалось, так как в губах в целом более 90 % вещества (свыше 60 % литогенного вещества), находящегося во взвешенном состоянии, не участвует в вертикальном потоке. Однако возник вопрос, выносятся ли осадочное вещество из заливов или нет? После консультаций с д.г.-м.н. М.А. Левитаном возникла идея прибора улавливающего осадочное вещество в водной толще, перемещающееся в горизонтальном (латеральном) направлении.



28.18 Латеральный поток вещества через живое сечение в фазу отлива, г ← Направление латерального потока



28.18 Латеральный поток вещества через живое сечение в фазу прилива, г ← Направление латерального потока

Рис. 4. Латеральные потоки вещества в фазы отлива и прилива (Карельское побережье)
 Fig. 4. Lateral flows of matter in the ebb and flow phase (Karelian coast)

В 2016 году, благодаря помощи главного инженера ББС ЗИН РАН Ю.Н. Курзикова, был создан и запатентован прибор учета латерального потока осадочного вещества (ПУЛПОВ) (Прибор ..., 2017).

В 2016–2017 годах прибор прошел апробацию в заливах Мурманского и Карельского побережий (Митяев, 2019; Митяев и др., 2019а). Отметим главное – в краевых бассейнах западноарктических морей масштаб латерального перемещения осадочного вещества в десятки-сотни раз больше, чем вертикального. Так в губе Дальнезеленецкая через 1 м сечения (от дна до поверхности) за сутки в латеральном направлении перемещалось от 81 до 286 г осадочного вещества, при вертикальном потоке взвешенного вещества 263–723 мг/м² в сутки, в губах Плохие Чевры – около 113 г (при вертикальном потоке 142 мг/м² в сутки), Большие Чевры – около 101 г (при вертикальном потоке 190 мг/м² в сутки), Подпахта – около 145 г (при вертикальном потоке 350 мг/м² в сутки), Ярнышная – 163–421 г (при вертикальном потоке 386–432 мг/м² в сутки).

В губах Карельского побережья в фазу отлива выносятся в направлении Кандалакшского залива взвешенного вещества больше, чем приносится в фазу прилива (рис. 4). В разных частях губы Чупа в латеральном потоке через 1 м сечения губы (от поверхности до дна) за сутки перемещается от 40 до 200 г осадочного вещества, в губах Медвежья и Летняя – почти 110 г, при вертикальном потоке вещества менее 1.2 г/сут.

Исследования абразионного разрушения горных пород в субаквальных ландшафтах Западной Арктики. Причиной исследования абразионного разрушения горных пород в субаквальных ландшафтах побережья послужили два фактора: 1) несоответствие объемов поставляемого и аккумулируемого осадочного вещества в заливах побережья, что вызвало поиск дополнительных источников осадочного вещества; 2) статья Г.А. Тарасова “К изучению степени волновой обработки крупнообломочного материала в условиях Мурманского берега Баренцева моря” (1985), позволившая сформулировать методологию исследования и выбрать соответствующий метод решения поставленной задачи.

Экспериментальные работы по изучению разрушения крупнообломочного материала горных пород в литоральной зоне были начаты летом 2004 г., когда в средней литоральной зоне южного берега бухты Оскара (губа Дальнезеленецкая) было поставлено 3 образца горных пород. В 2006 году на северо-западном берегу бухты Оскара на разных литоральных горизонтах (верхнем, среднем и нижнем) было поставлено еще 9 образцов. Основное внимание при выборе экспериментального материала было уделено формам крупнообломочного материала (кубической, сферической, плитчатой и пирамидальной). До 2012 года было образовано 7 экспериментальных площадок, в 2012 г. заложен полигон с 4 площадками на о. Жилой (рис. 5), в 2017 г. впервые оборудована экспериментальная площадка в верхней сублиторальной

зоне. Параллельно аналогичные исследования проводились в губах Чупа и Медвежья Кандалакшского залива Белого моря, где были оборудованы 2 экспериментальные площадки.

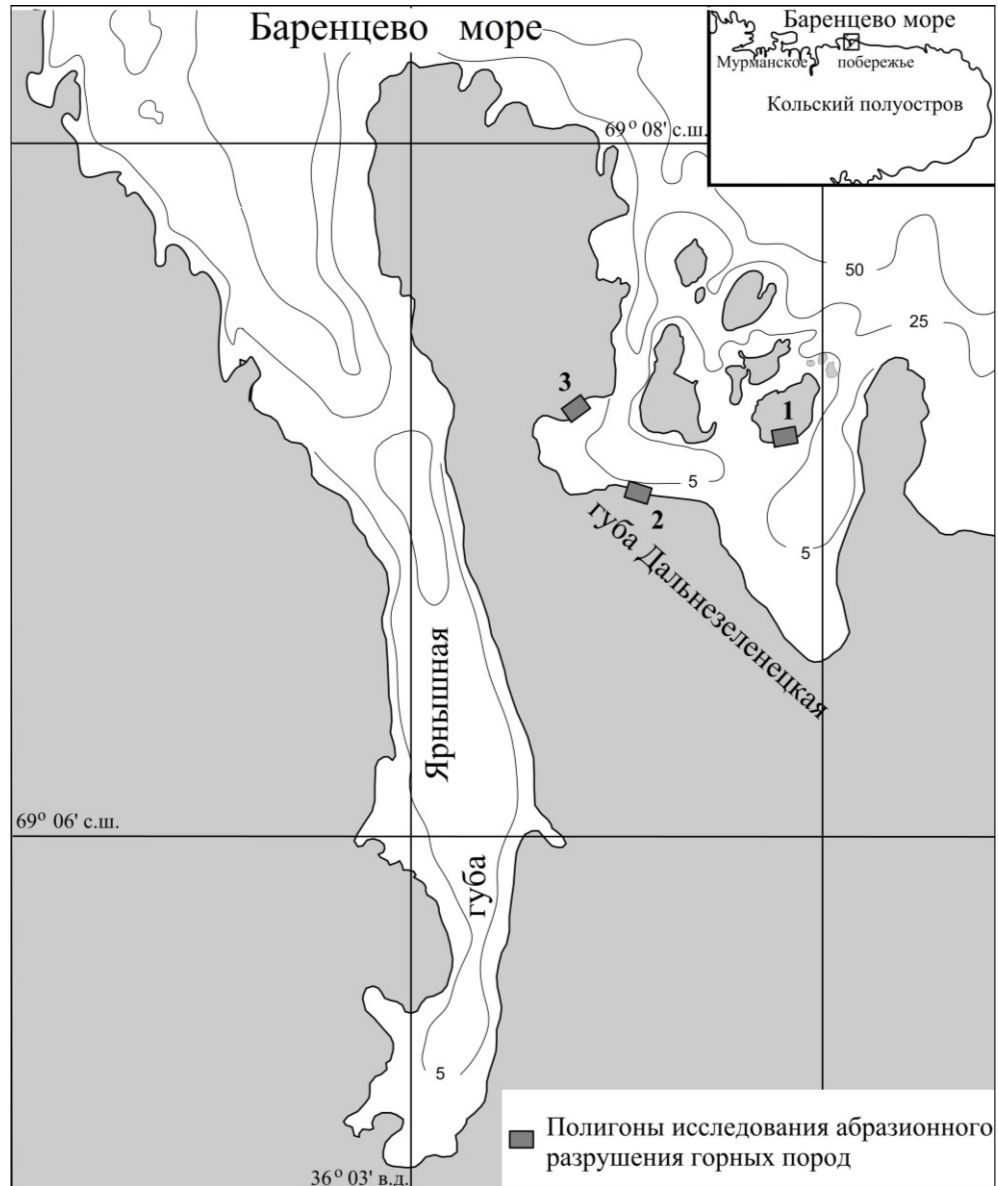


Рис. 5. Схема расположения экспериментальных полигонов по изучению абразивного разрушения горных пород на Мурманском побережье:

1 – о. Жилой; 2 – южный берег бухты Оскара; 3 – мыс Проппа

Fig. 5. The layout of the experimental sites for the study of abrasion destruction of rocks on the Murmansk coast:

1 – on the island of Zhiloy; 2 – on the south coast of Oscar Bay; 3 – at Cape Propp

Большую помощь в проведении исследований оказали С.С. Малавенда (МГТУ) и С.В. Малавенда (ММБИ). Основные результаты работ отражены в публикациях (Митяев, Герасимова, 2008, 2010б,в; Митяев, 2014; Обрастание ..., 2017; Малавенда и др., 2017).

Установлено, что среднемноголетняя скорость абразии крупнообломочного материала в литоральной зоне составляет 43 ± 3 мкм/г ($n = 191$), угловатого (глыб) – 53 ± 4 мкм/г ($n = 135$), окатанного (валунов) – 19 ± 2 мкм/г ($n = 56$).

Максимальная скорость разрушения горных пород в субаквальных ландшафтах происходит в первые два года нахождения глыб в береговой зоне и может достигать 150 мкм/год. На второй год скорости истирания уменьшаются в 2–7 раз. В последующие годы скорость разрушения горных пород зависит от гидрометеорологических условий: а) изменения температур воздуха как среднегодовых, так и среднесуточного градиента (физико-механическая подготовка материала к разрушению); б) изменения ветрового режима как среднегодовой скорости и доли ветров средней силы, так и преобладающего направления (повторяемость нагонных ветров); в) увеличение отношения количества штормов к количеству штилей (штормовой коэффициент Wq).

В результате разрушения неокатанного крупнообломочного материала горных пород с побережья в море поступает 650–850 т в год, а при разрушении хорошо окатанных валунов – 0.5 млн т минерального вещества в год.

Исследования аэрозольной поставки вещества в береговую зону западноарктических морей. Еще одним направлением в исследованиях геологической группы, начиная с 2018 г., стало изучение взвешенного вещества атмосферы (аэрозолей) (рис. 6), что также было обусловлено несоответствием объемов мобилизуемого и аккумулируемого осадочного вещества. Активную помощь в исследовании оказали сотрудники института к.б.н. И.В. Рыжик и Т.Г. Ишкулова.

В результате проведенных исследований установлено (Нерастворимые ..., 2019), что концентрация твердых аэрозольных частиц в свежевывавшем снеге на севере Кольского полуострова в среднем более 4 мг/л талой воды (2018 г. – 4.04 ± 0.24 мг/л, 2019 г. – 4.68 ± 0.37 мг/л), а средние значения концентраций металлов следующие, нг/г: Zn – 34.5 ± 8.03 , Cu – 6.75 ± 2.82 , Pb – 1.63 ± 0.63 , Cd – 0.992 ± 0.325 .

Средний поток аэрозольных частиц на поверхность земли за один снегопад > 2 мг/м² (2018 г. – 2.10 ± 0.09 мг/м², 2019 г. – 2.28 ± 0.15 мг/м²), или более 1.5 мг/м² в сутки (2018 г. – 1.85 ± 0.13 мг/м² в сутки, 2019 г. – 1.57 ± 0.40 мг/м² в сутки). С твердыми атмосферными осадками на поверхность земли в среднем выпадает Zn – 12.5–14.2 мкг/м² в сутки, Cu – 2.2–2.5 мкг/м² в сутки, Pb – 0.58–0.66 мкг/м² в сутки, Cd – 0.31–0.42 мкг/м² в сутки.

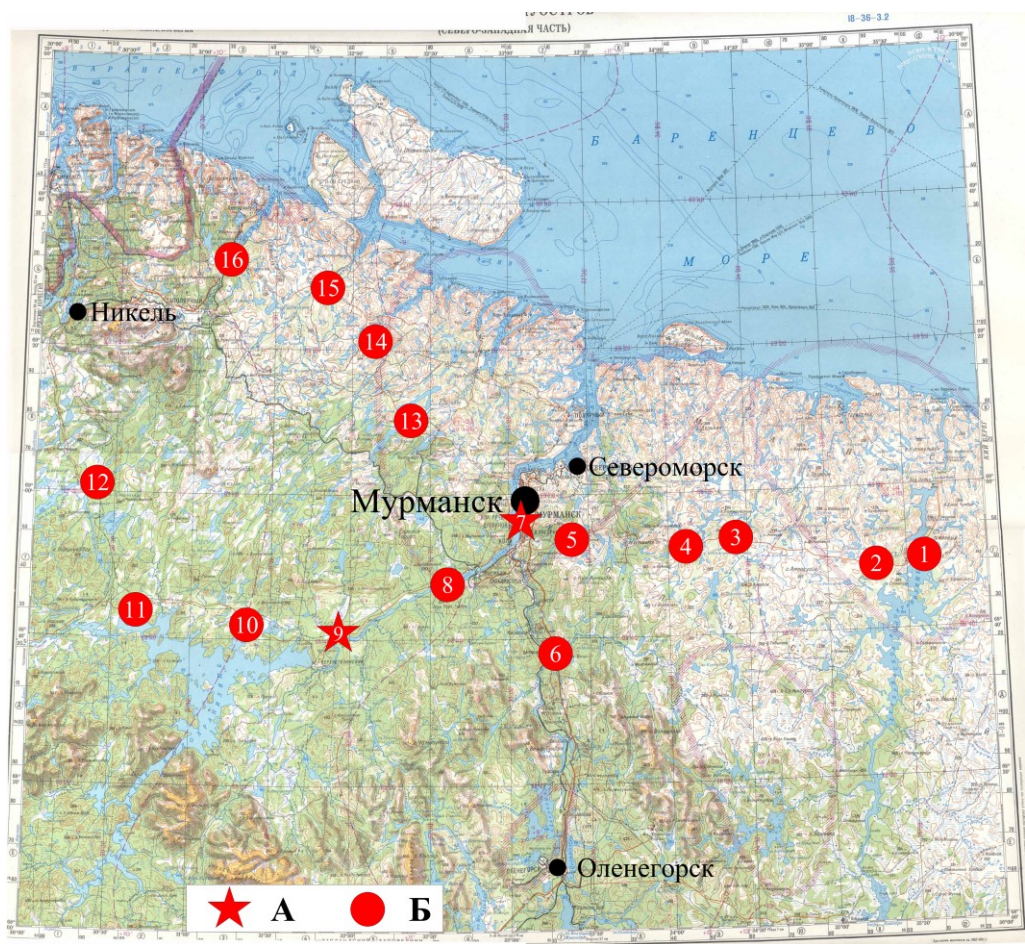


Рис. 6. Карта-схема станций наблюдений на автономных (А) и аккумулятивных (Б) ландшафтах:

1 – р. Воронья, 2 – р. Эйнч, 3 – р. Териберка, 4 – Канинтъявр, 5 – ручей Кильдинский, 6 – р. Кица, 7 – г. Мурманск, 8 – р. Тулома, 9 – 55-й км Туломского водохранилища, 10 – 90-й км Туломского водохранилища, 11 – 120-й км Туломского водохранилища, 12 – р. Акким, 13 – р. Ура, 14 – р. Западная Лица, 15 – р. Титовка, 16 – р. Печенга

Fig. 6. Map-scheme of observation stations on autonomous (А) and accumulative (Б) landscapes:

1 – Voron'ya, 2 – Eijnch, 3 – Teriberka, 4 – Kanint'yavr, 5 – Kildinskiy, 6 – Kica, 7 – Murmansk, 8 – Tuloma, 9 – 55 km Tulom reservoir, 10 – 90 km Tulom reservoir, 11 – 120 km Tulom reservoir, 12 – Akkim, 13 – Ura, 14 – West Lica, 15 – Titovka, 16 – Pechenga

Минимальные концентрации нерастворимых частиц в свежес выпавшем снеге наблюдаются при поступлении воздушных масс с севера. Воздушные массы, пересекающие при своем движении континент, несут в себе повышенное содержание аэрозольных частиц и металлов.

Авторы выражают благодарность за помощь в проведении работ директору института д.б.н., проф. П.Р. Макаревичу, зав. лаб. альгологии д.б.н. Г.М. Воскобойникову и зав. лаб. планктона к.б.н. Е.И. Дружковой.

Литература

Бергер В.Я., Митяев М.В. Сезонные и межгодовые изменения концентрации органических веществ в сестоне Белого моря // Вопросы промысловой океанологии. 2012. Вып. 9, № 2. С. 123–124.

Герасимова М.В. Взвешенное вещество водотоков Мурманского побережья (Восточный Мурман) и его роль в прибрежном осадконакоплении: Автореф. дис. ... канд. географ. наук. Мурманск, 2004. 22 с.

Герасимова М.В., Корсун С.А. Концентрация взвеси в приледниковых водах Северного острова Новой Земли // Научный отчет экспедиции ММБИ “Ясногорск-95”. Морские биологические и геологические исследования у ледников Новой Земли и в желобе Святой Анны. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1996. С. 27–29.

Герасимова М.В., Митяев М.В. Взвешенное вещество в губе Чупа, Карельское побережье Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря, г. Петрозаводск, 30 сентября–4 октября 2013 г.: Сб. матер. науч. конф. Петрозаводск: Изд. КарНЦ РАН, 2013. С. 91–94.

Герасимова М.В., Митяев М.В. Сток взвешенных веществ и интенсивность эрозии водосборов губ Чупа, Медвежья, Кереть и Летняя Карельского побережья // Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований: Матер. X Всерос. совещания по изучению четвертичного периода, Москва, 25–29 сентября 2017 г. М.: ГЕОС, 2017. С. 87–88.

Герасимова М.В., Митяев М.В., Дружков Н.В. Некоторые особенности динамики взвешенного вещества в водотоках Мурманского побережья // Седиментологические процессы и эволюция морских экосистем в условиях морского перигляциала. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2001. С. 63–73.

Герасимова М.В., Митяев М.В., Шевченко В.П. Количественное распределение и состав водной взвеси в губах Восточного Мурмана // Морской перигляциал и оледенение Баренцево-Карского шельфа в плейстоцене: Тез. докл. Междунар. конф., 19–21 ноября 1998 г. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1998. С. 27–29.

Лисицын А.П. Лавинная седиментация и перерывы в осадконакоплении в морях и океанах. М.: Наука, 1988. 309 с.

Малавенда С.В., Малавенда С.С., Митяев М.В. Абразия и фитообрастание крупнообломочного материала на литорали Мурмана // Вестн. Мурман. гос. техн. ун-та. 2017. Т. 20, № 1/2. С. 261–271.

Митяев М.В. Мурманское побережье (геолого-геоморфологические и климатические особенности, современные геологические процессы). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2014. 226 с.

Митяев М.В. Прибор учета латерального потока осадочного вещества // Океанология. 2019. Т. 59, № 5. С. 870–874.

Митяев М.В., Герасимова М.В. Геохимия взвешенного вещества вблизи активного ледника Павлова (залив Иностранцева, архипелаг Новая Земля) // Вестн. Южного науч. центра РАН. 2007. Т. 3, № 3. С. 51–62.

Митяев М.В., Герасимова М.В. Скорость абразии грубообломочного материала на литорали Мурманского побережья // Докл. РАН. 2008. Т. 420, № 1. С. 120–123.

Митяев М.В., Герасимова М.В. Содержание взвеси в поверхностном слое воды в губах Ярнышная и Дальнезеленецкая Мурманского побережья // Геология морей и океанов: Матер. XVIII Междунар. науч. конф. (Школы) по морской геологии. М.: ГЕОС, 2009а. Т. I. С. 83–87.

Митяев М.В., Герасимова М.В. Взвешенное вещество в южном и среднем коленах залива // Кольский залив: освоение и рациональное природопользование. М.: Наука, 2009б. С. 52–55.

Митяев М.В., Герасимова М.В. Динамика содержания взвеси в губе Чупа Карельского побережья Белого моря в летне-осенний период // Докл. РАН. 2010а. Т. 435, № 3. С. 399–402.

Митяев М.В., Герасимова М.В. Современные экзогенные процессы. Карельский берег Кандалакшского залива Белого моря. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2010б. 102 с.

Митяев М.В., Герасимова М.В. Грубообломочный материал в литоральных зонах Мурманского и Карельского побережий // Океанология. 2010в. Т. 50, № 2. С. 277–284.

Митяев М.В., Герасимова М.В. Пространственно-временные изменения концентрации взвешенного вещества, в заливах Мурманского и Карельского побережий // Геология океанов и морей: Матер. XIX Междунар. науч. конф. (Школы) по морской геологии (г. Москва, 14–18 ноября 2011 г.). М.: ГЕОС, 2011. Т. III. С. 48–52.

Митяев М.В., Герасимова М.В. Геолого-геоморфологические особенности строения и современные условия седиментации архипелага Земля Франца-Иосифа // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2014. Т. 4(23). Сер. Океанология. Вып. 2. С. 5–60.

Митяев М.В., Герасимова М.В. Сток воды, взвешенных веществ и интенсивность эрозии на Мурманском побережье // Изв. РАН. Сер. Географ. 2018. № 1. С. 111–128.

Митяев М.В., Герасимова М.В., Бергер В.Я. Взвесь и вертикальные потоки осадочного вещества в губе Чупа (Карельское побережье) и губе Ярнышная (Мурманское побережье) // XX Международная научная конференция (Школа) по морской геологии (ноябрь 2013 г., г. Москва). М.: ГЕОС, 2013. С. 59–63.

Митяев М.В., Герасимова М.В., Бергер В.Я. Взвесь и вертикальные потоки осадочного вещества губа Ярнышная (Мурманское побережье) // Геология морей и океанов: Тез. докл. XXI Междунар. науч. конф. (Школы) по морской геологии. М.: ГЕОС, 2015а. С. 60–64.

Митяев М.В., Герасимова М.В., Бергер В.Я. Взвесь и вертикальные потоки осадочного вещества губа Чупа (Карельское побережье) // Геология морей и океанов: Тез. докл. XXI Междунар. науч. конф. (Школы) по морской геологии. М.: ГЕОС, 2015б. С. 65–69.

Митяев М.В., Герасимова М.В., Бергер В.Я. Взвесь и вертикальные потоки осадочного вещества в заливах Мурманского берега Баренцева моря и Карельского берега Белого моря // Океанология. 2017. Т. 57, № 2. С. 339–347.

Митяев М.В., Герасимова М.В., Дружков Н.В. Перенос взвешенного вещества в водотоках Мурманского побережья // Водные ресурсы. 2005а. Т. 32, № 3. С. 301–306.

Митяев М.В., Погодина И.А., Герасимова М.В. Фациальная изменчивость современных отложений залива Хорнсунн, Западный Шпицберген // Литология и полезные ископаемые. 2005б. № 5. С. 465–471.

Митяев М.В., Герасимова М.В., Дружкова Е.И. Вертикальные потоки осадочного вещества в прибрежных районах Баренцева и Белого морей // Океанология. 2012. Т. 52, № 1. С. 121–130.

Митяев М.В., Герасимова М.В., Павлова Л.Г. Латеральные потоки осадочного вещества в береговых зонах Баренцева и Белого морей // Докл. РАН. 2019а. Т. 487, № 5. С. 573–577.

Митяев М.В., Герасимова М.В., Павлова Л.Г. Взвесь и потоки осадочного вещества в губах Карельского побережья в 2016–2018 годах // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2019б. Т. 3(10). Сер. Океанология. Вып. 6. С. 5–13.

Мясников В.Л. О зональных концентрациях взвеси в прибрежных водах Мурмана // Совещание по вопросам океанологии комплексных исследований Баренцева и Белого морей: Тез. докл. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1972. С. 15–18.

Мясников В.Л. Взвесь в прибрежных водах Восточного Мурмана // Биология Баренцева и Белого морей. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1976. С. 19–24.

Мясников В.Л., Карельская А.Г. Взвесь и биогенные элементы в морских водах береговой зоны Мурмана // Физико-химические условия формирования биологической продукции в прибрежной зоне Мурмана. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1980. С. 60–66.

Нерастворимые фракции аэрозолей и тяжелых металлов в свежеснеге на северо-западе Кольского полуострова в 2018 г. / М.В. Митяев, М.В. Герасимова, И.В. Рыжик, Т.Г. Ишкулова // Лед и снег. 2019. Т. 59, № 3. С. 307–318.

Обрастание макрофитами крупнообломочного материала в зависимости от скорости абразии (Мурманское побережье) / С.В. Малавенда, М.В. Митяев, С.С. Малавенда, М.В. Герасимова // Докл. РАН. 2017. Т. 474, № 1. С. 99–103.

Поток осадочного вещества в губе Дальнезеленецкой, Мурманское побережье Баренцева моря (август 2003 г., июль–октябрь 2004 г.) / М.В. Митяев, М.В. Герасимова, Е.И. Дружкова, Е.Ф. Марасаева // Арктика и Антарктика. М.: Наука, 2007. Вып. 5(39). С. 80–85.

Прибор учета латерального потока осадочного вещества: Пат. 173672 Российская Федерация, МПК⁵¹ G 01 N 1/10 / Заявитель и патентообладатель Федеральное государственное бюджетное учреждение науки ММБИ КНЦ РАН / М.В. Митяев. № 2017115950; заявл. 04.05.2017; опубл. 05.09.2017. Бюл. № 25. 8 с.

Современная динамика рассеянного вещества в губах Мурманского побережья / М.В. Митяев, М.В. Герасимова, Г.Г. Матишов, Л.Г. Павлова // Наука Юга России. 2019. Т. 15, № 2. С. 18–28.

Тарасов Г.А. К изучению степени волновой обработки крупнообломочного материала в условиях Мурманского берега Баренцева моря // Географические проблемы изучения и освоения арктических морей: Тез. докл. II Всесоюз. конф. По географии и картографированию океана, г. Мурманск, май 1985 г. Л.: ГО СССР, 1985. С. 119–120.

Mityaev M.V., Gerasimova M.V. Seasonal dynamics of the Suspended Matter in the Yarnyshnaya and Dalnezelenetskaya Bays (East Murman) in 1997 // Polar symposium. Lublin, 1999. P. 67–76.

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4.003

УДК 574.583 (268.45)

Е.И. Дружкова, И.В. Берченко, А.В. Ващенко, М.П. Венгер, В.В. Водопьянова, В.Г. Дворецкий, Т.Г. Ишкулова, В.В. Ларионов, П.Р. Макаревич, А.А. Олейник, И.А. Пастухов, О.В. Човган, Т.И. Широколобова

Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ АРКТИЧЕСКИХ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ (БАРЕНЦЕВО МОРЕ)

Аннотация

Представлены некоторые результаты исследований лаборатории планктона ММБИ РАН за последние 5 лет. Одним из основных направлений было изучение структуры сообществ зоопланктона и оценка их продуктивности у берегов Кольского полуострова и в прибрежных водах архипелага Шпицберген. Анализ обширного многолетнего материала позволил выявить основные черты пространственного распределения фитопланктона на акватории Печорского моря. В зоне ледовой кромки для нано-, микро- и зоопланктона показано наличие прикромочного эффекта в разные сезоны года. Установлено, что в Баренцевом море Полярный фронт не является границей между различными пелагическими фитоценозами. В период полярной ночи проведены исследования вирио-, бактерио-, фито- и зоопланктона. При исследовании глубоководного баренцевоморского шельфа обнаружено автохтонное сообщество микроводорослей, нижней границей распространения которых определена изобата 300 м.

Ключевые слова: Баренцево море, прикромочная зона, Полярный фронт, полярная ночь, вириопланктон, бактериопланктон, фитопланктон, зоопланктон, микрофитобентос.

E.I. Druzhkova, I.V. Berchenko, A.V. Vaschenko, M.P. Venger, V.V. Vodop'yanova, V.G. Dvoretzky, T.G. Ishkulova, V.V. Larionov, P.R. Makarevich, A.A. Oleinik, I.A. Pastukhov, O.V. Chovgan, T.I. Shirokolobova

Murmansk Marine Biological Institute RAS, Murmansk, Russia

SOME RESULTS OF ARCTIC PLANKTON COMMUNITIES STUDY (THE BARENTS SEA)

Abstract

This paper presents some research results of the plankton laboratory MMBI RAS over the past 5 years. One of the main directions was the study of the structure of zooplankton communities and an assessment of their productivity off the coast of the Kola Peninsula and in the coastal waters of the Svalbard archipelago.

Analysis of the vast perennial material revealed the main features of the spatial distribution of phytoplankton in the water area of the Pechora Sea. In the ice edge zone for nano-, micro- and zooplankton, the presence of ice edge effect in different seasons of the year is shown. It has been shown that in the Barents Sea, the Polar Front is not the boundary between various pelagic phytocenoses. During the polar night, virio-, bacterio-, phyto- and zooplankton were studied. When studying the deep-sea Barents Sea shelf, an autochthonous community of microalgae was found, the lower distribution limit of which is 300 m isobath.

Keywords: Barents Sea, Polar Front, polar night, virioplankton, bacterioplankton, phytoplankton, zooplankton, microphytobenthos.

Введение. В любой области знаний, и в морской гидробиологии в том числе, есть некоторые устоявшиеся представления, которые воспринимаются как абсолютная истина. В научной литературе такие утверждения обычно предваряются вводными словами, такими как “общеизвестно”, “не вызывает сомнений”, “традиционно”. Однако на практике часто оказывается, что эти положения не базируются на достаточном количестве фактического материала и с течением времени они требуют значительного пересмотра, поскольку накопленные знания заставляют усомниться в их универсальном характере. Так, на акватории Баренцева моря традиционно выделяются участки повышенной продуктивности, к которым относятся прибрежные области, Печорское море, район ледовой кромки и фронтальные зоны.

Действительно, прибрежные экосистемы и мелководные краевые бассейны являются основными экологическими посредниками в системе взаимодействия суши и открытых акваторий морей. Именно здесь происходит процесс первичного накопления и трансформации вещества, поступающего с речным и береговым стоком, что, наряду с активными гидродинамическими процессами и мелководностью этих участков акватории, поддерживает высокий продукционный потенциал. В результате анализа расчетных данных показано, что продуктивность прибрежья в 3–12 раз выше соответствующих показателей для открытого шельфа. Кроме того, экологическая стратегия формирования первичной продукции в прибрежной зоне Баренцева моря значительно отличается от таковой на открытом шельфе, поскольку активные фотосинтетические процессы и высокие уровни биомассы групп первичных продуцентов в прибрежье могут наблюдаться в течение всего вегетационного периода – с апреля по сентябрь (Макаревич, Дружкова, 2010). Более того, по классификации, принятой в описании больших морских экосистем, продукционный потенциал Баренцева моря оценивается исключительно по его юго-западной части (включая прибрежье Мурмана), в то время как северная и восточная традиционно считались малопродуктивными. Однако в результате исследований, проведенных сотрудниками нашей

лаборатории на рубеже веков, были выявлены зоны стабильно высокой продуктивности (вполне сравнимой с прибрежными районами Кольского полуострова) в областях полярных архипелагов (Особенности ..., 2014).

Таким образом, логичным продолжением работ стало изучение структуры зоопланктонных сообществ и оценка их продуктивности в прибрежных водах архипелага Шпицберген, а также распределения и продукционных характеристик кормового зоопланктона у берегов Кольского полуострова. На основе анализа архивных и оригинальных данных за 60-летний период проведено изучение годового цикла численности, биомассы и продукции зоопланктона в прибрежье Баренцева моря.

Печорское море – мелководная юго-восточная часть Баренцева моря – по праву оценивается как его самый высокопродуктивный участок и представляет собой уникальный биотоп в силу особенностей рельефа дна, климатического и гидрологического режимов (Физико-географическая ..., 2003). Исследования его пелагических альгоценозов до 1990-х гг. носили эпизодический характер, и их материалы нашли отражение лишь в нескольких печатных работах (Виркетис, Киселев, 1933; Усачев, 1935; Васютина, 1991). В 1992–1994 годах учеными Мурманского морского биологического института был осуществлен полный комплекс биоокеанологических наблюдений в Печорском море, однако в публикации вошла только незначительная часть результатов (Hydrography ..., 1994; Plankton ..., 1995; Макаревич, 1996; Druzhkov et al., 1997). А между тем полученные в итоге данные позволяют утверждать, что именно для этого водоема некоторые классические представления об основных факторах среды, ответственных за качественный состав и уровень обилия фитопланктона северных морей, должны быть пересмотрены.

Область ледовой кромки в планктонологии традиционно ассоциируется с прикромочным цветением, которое по праву считается основным (универсальным) экологическим событием в годовом сукцессионном цикле фитопланктона на открытом шельфе. Показано, что в Баренцевом море именно на долю прикромочного цветения приходится 50–65 % годовой первичной продукции (Sakchaugh, 2004). Все исследователи единодушно утверждают, что время начала и длительность именно этого процесса являются ключевыми факторами, которые определяют продолжительность сезона вегетации планктонного фитоценоза в целом, объем годовой первичной продукции и продуктивность всех звеньев пищевой цепи в арктических водах (Strass, Nöthig, 1996). Парадоксально то, что именно эти вопросы остаются до настоящего времени до конца не выясненными, равно как и вопросы структурной организации и функционирования остальных (помимо фитопланктона) компонентов планктонной биоты.

В морской гидробиологии традиционным является представление об особой роли фронтальных зон, разделяющих водные массы разного происхождения: считается, что они также служат границей между

различными сообществами пелагических микроводорослей, и при этом отличаются повышенной продуктивностью благодаря интенсивному вертикальному перемешиванию и подтоку биогенных элементов (Franks, Chen, 1996; Plankton ..., 2002; Мордасова, 2014). На самом деле влияние фронтальных разделов на структуру и функционирование планктонных альгоценозов в северных морях стало предметом изучения сравнительно недавно (Макаревич, Олейник, 2018; Структура ..., 2018). В то же время анализ большого числа работ данного направления, проводившихся в водах различного генезиса, показывает, что качественный состав и количественные характеристики сообществ в большей степени определяются их нахождением на разных стадиях сезонной сукцессии, чем географической локализацией (Ларионов, 1997). На акватории Баренцева моря это в полной мере относится к зоне Полярного фронта. Вопрос о его роли в организации планктонных сообществ до настоящего времени остается открытым.

Вообще можно долго дискутировать о плюсах и минусах традиционного подхода в науке в целом и в морской гидробиологии в частности. Однако в любом случае только накопление знаний, т. е. фактического материала, может подтвердить или опровергнуть устоявшиеся взгляды и представления. Все вышесказанное в полной мере относится к периоду, традиционно обойденному вниманием исследователей – полярной ночи. Согласно классической парадигме арктической морской экологии, большинство биологических процессов в высоких широтах в зимний период и особенно в период полярной ночи сводятся к минимуму. То есть зимний сезон традиционно считается стадией покоя. Однако в последние десятилетия появляется все больше фактов в пользу того, что полярная ночь – ключ к пониманию арктических морских экосистем (In the dark ..., 2015). Во-первых, она не является периодом полного затухания биологической активности. Во-вторых, по мере накопления знаний становится очевидным, что совместное рассмотрение физических и биологических аспектов изменяет ранее принятое представление о биологическом календарном годе в пелагиали. В-третьих, выясняется, что для многих организмов характерны эндогенные ритмы, которые запускают механизмы сохранения активности в отсутствие световых сигналов.

Подобные белые пятна в морской гидробиологии существуют не только во временном, но и в пространственном аспекте. В формировании первично-продукционного потенциала арктических морских экосистем, наряду с фитопланктоном и криофлорой, принимает участие микрофитобентос. Значение последнего для литоральных и сублиторальных областей бесспорно, при этом база данных по продукции микрофитобентоса в арктических водах насчитывает всего 10 публикаций. Л.Б. Кахун в своей обзорной работе (Саһооп, 1999) прямо указывает на значительную недооценку вклада микрофитобентоса

в продуктивность морских экосистем, особенно для олиготрофных (в том числе арктических) вод вследствие ограничений общепринятого подхода к такого рода исследованиям, которые зачастую проводятся там, где предполагается наличие объекта. Остается открытым и вопрос о нижней границе распространения бентосных микроводорослей.

Материал и методы. Материалом для исследований послужили пробы, отобранные в ходе экспедиций на НИС “Дальние Зеленцы” в 2012–2018 гг. (рис. 1).

Определение гидрохимических параметров (фосфатов, нитратов, нитритов, силикатов, кислорода и водородного показателя) проводилось стандартными методами (Руководство ..., 2003).

Для микробиологического анализа пробы воды отбирали по стандартным горизонтам и фиксировали безбактериальным формалином до его конечной концентрации в пробе – 0.2 %. Обилие вирио- и бактериопланктона определяли методом эпифлуорисцентной микроскопии с использованием красителей SYBR Green I (Noble, Fuhrman, 1998) и DAPI (Porter, Feig, 1980). Частоту отчетливо видимых инфицированных бактерий (FVIC, % от общего количества просмотренных клеток) и среднее количество зрелых фагов в клетках (BS, частиц/кл) выявляли методом просвечивающей электронной микроскопии на базе Центра коллективного пользования “Электронная микроскопия” Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Общепринятыми методами (Binder, 1999) рассчитывали долю всех инфицированных клеток в сообществе (FIC, % от общей численности вирусов) и смертность бактерий от вирусного лизиса (VMB).

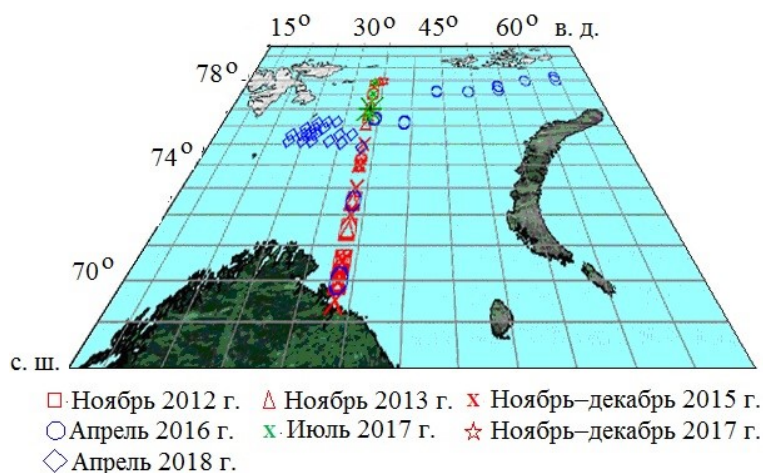


Рис. 1. Карта-схема станций, выполненных в 2012–2018 гг. (НИС “Дальние Зеленцы”)

Fig. 1. Schematic map of study area (2012–2018, R/V “Dalnie Zelentsy”)

Концентрацию хлорофилла *a* определяли спектрофотометрически (Вода ..., 2001), глубину и термохалинные характеристики морской воды с использованием STD-зонд SEACAT SBE 19 plus.

При статистической обработке материала применяли U-критерий Манна-Уитни (при $p \geq 0.05$).

Для изучения нанопланктона пробы воды объемом 25–50 мл (в зависимости от обилия нановодорослей и взвешенного вещества) были зафиксированы раствором глутарового альдегида (конечная концентрация 0.5 %) и сконцентрированы на ядерных фильтрах с диаметром пор 0.8 мкм. После этого фильтры были окрашены примулином (Caron, 1983) и исследованы под эпифлуоресцентным микроскопом AXIO Imager. D1 при ув. 1000. Клетки нанопланктона учитывались по размерным фракциям от 2 до 20 мкм с дискретностью 1 мкм (согласно цене деления окуляр-микрометра). Размеры клеток измерялись индивидуально с помощью окуляр-микрометра, при вычислении объемов применялась сферическая или сфероидальная аппроксимация формы клеток.

Планктонные пробы отбирались батометром и сетью с фильтрующим конусом из газа с ячейей 29 мкм, фиксировались нейтральным формалином до конечной концентрации 1 %. Дальнейшая обработка проведена общепринятыми гидробиологическими методами (Руководство..., 1983; Методические ..., 1989). Батометрические пробы концентрировались путем обратной фильтрации (ядерные фильтры с порами диаметром 0.95 мкм), остаток с отфильтрованной взвесью отстаивался и повторно концентрировался путем декантации через эластичную трубку с U-образно изогнутым капилляром на конце. Сетные пробы концентрировались фильтрацией через газ с ячейей 29 мкм. Учет клеток проводился под световым микроскопом в проходящем свете в счетной камере Нажотта при ув. 100–400. Объем клеток рассчитывали методом геометрического подобия (Кольцова, 1970), пересчет в биомассу – исходя из принятой плотности клеточного содержимого, равной 1.

Орудиями лова зоопланктона служили планктонные сети WP-2 с диаметром входного отверстия 50 см и ячейей 200 мкм, а также ИКС-80 с диаметром входного отверстия 80 см и ячейей 500 мкм. Вертикальный отбор проб осуществлялся в слое 50–0 м, горизонтальные траления проводились в поверхностном слое 5–0 м. Расчет биомассы и продукции выполнен для сухого вещества.

Исследования микрофитобентоса выполнены летом 2015–2016 гг. в районе Центрального плато Баренцева моря на глубине от 160 до 300 м и на удалении 130–240 миль от берега. Были получены данные по качественному и количественному составу микроводорослей в верхнем слое грунта и прилегающей водной толще. Пробы грунта (верхний слой ≈ 1 см) отбирались из дночерпателя ван-Вина, пробы воды – батометром из поверхностного горизонта, слоя пикноклина (30 м), промежуточного (100 и 120 м) и придонного горизонтов, и мелкочейной (29×29 мкм) планктонной сетью из слоя 150–50 м. Учет микроводорослей проводился методом прямой микроскопии в счетных камерах.

Результаты и обсуждение. В последние несколько лет одним из направлений зоопланктонных исследований ММБИ было изучение структуры сообществ и оценка их продуктивности (Дворецкий, Дворецкий, 2015, 2016; Dvoretzky, Dvoretzky, 2017, 2018, 2019).

Выявлено, что в прибрежных водах архипелага Шпицберген (Баренцево и Гренландское моря) в летний период биомасса и суточная продукция зоопланктона достигают показателей, которые сопоставимы со значениями, характерными для фронтальных зон Баренцева моря. В ходе исследований идентифицировано 37 видов зоопланктона. Максимальное их количество отмечено в Ис-фьорде (26), минимальное – на внешнем шельфе (21). Суммарная численность варьировала от 1594 до 5099 экз/м³ (в среднем – 2452 экз/м³). Значения индекса Шеннона колебались в диапазоне 1.42–2.16. Биомасса зоопланктона изменялась от 17.4 до 182.4 мгС/м³. Минимальные показатели были характерны для станций внешнего шельфа, максимум регистрировали на внутреннем шельфе. У южной оконечности архипелага наиболее широко был представлен *Calanus glacialis*, доля которого достигала 22 % общей численности и 74 % биомассы, а также *Oikopleura vanhoffeni* (26 и 15 % соответственно). Количество зоопланктона на внешнем шельфе было значительно меньше (численность – 1594–1722 экз/м³, биомасса – 17.4–17.9 мг С/м³). Средняя биомасса зоопланктона на этой акватории была в 3–11 раз ниже, чем в других районах; по обилию здесь преобладали *Oithona similis* (38–42 %) и *Calanus finmarchicus* (21–28 %), по биомассе доминировали *C. finmarchicus* и *C. glacialis* (80–85 %), а также *Parasagitta elegans* (2–11 %). В зоне внутреннего шельфа основу численности составлял *C. finmarchicus* (60 %) и *O. similis* (14 %). По биомассе доминировал *C. finmarchicus* – 64 %, доля *C. glacialis* – 34 %. На станциях, расположенных в Ис-фьорде, также преобладали копеподы. Основу численности (93–95 %) здесь составляли *O. similis*, *Pseudocalanus* spp. и *C. finmarchicus*, по биомассе преобладали *C. finmarchicus* и *C. glacialis* (86–89 %), а также *P. elegans* (2–9 %). Наиболее сходны друг с другом по численности массовых видов зоопланктона были станции внешнего шельфа и Ис-фьорда.

Интегральная продукция сообщества варьировала от 332 до 538 мг/м² в сутки, средние величины были близки к показателям, отмеченным в арктических водах Баренцева моря. Вместе с тем, суточный Р/В-коэффициент зоопланктонного сообщества был немного выше – 0.024–0.034, 0.027.

Проведенное исследование позволило заключить, что количественные показатели сообществ зоопланктона в прибрежных водах архипелага Шпицберген подвержены значительной вариации: наибольшие концентрации зоопланктона отмечены в зоне взаимодействия прибрежных и трансформированных атлантических вод на внутреннем шельфе. Особенности распределения зоопланктона были связаны

с локализацией водных масс различного происхождения и, видимо, с цветением фитопланктона. Полученные величины численности и биомассы близки к показателям, отмеченным в 1996–2003 гг. (Physical ..., 2006), что, по-видимому, обусловлено сходными термохалинными условиями рассматриваемых периодов.

Также детально изучено распределение и продукционные характеристики кормового зоопланктона у берегов Кольского полуострова (69°20' с. ш., 33°10' в. д.; 68°10' с. ш., 41°00' в. д.) в летний период. В пробах выявлено 33 таксона. Наиболее широко были представлены веслоногие ракообразные, на долю которых приходилось более 75 % видового богатства. Суммарная численность кормового зоопланктона колебалась от 839 до 11272 экз/м³ (в среднем – 4762 экз/м³). Общая биомасса изменялась в диапазоне 6–802 мг/м³ при средней величине 98 мг/м³. Суточная вторичная продукция варьировала между станциями от 0.300 до 28.355 мг/м³, в среднем составляя 3.589 мг/м³. Р/В-коэффициент (удельная суточная продукция) для всей акватории был довольно высоким – 0.043, изменяясь в диапазоне 0.033–0.056. Наибольшая биомасса и продукция были отмечены на периферии исследованной акватории – на станции, расположенной на входе в Кольский залив, и в восточной части района исследований. Выявлены статистически значимые различия по биомассе и продукции основных групп кормового зоопланктона между тремя географическими зонами – западной (33° в. д.), центральной (37° в. д.) и восточной (40° в. д.).

Для всей исследованной акватории прибрежья Кольского полуострова (12-мильная зона) площадью 8536 км², суммарная величина запаса зоопланктона составила 43 тыс. т сухой массы. С учетом приведенного выше Р/В-коэффициента можно определить, что суточная вторичная продукция зоопланктона в прибрежье южной части Баренцева моря равняется 1841±86 т сухой массы.

Полученные сведения характеризуют структуру и продукционные показатели зоопланктона мурманской прибрежной водной массы для умеренных лет. Выделялись две зоны с повышенной биомассой и продукцией зоопланктона. Первая располагалась на входе в Кольский залив, вторая – в губе Дворовая. Существование первой высокопродуктивной акватории связано, по-видимому, с особенностями циркуляции водных масс (Комплексные ..., 2011). В центральной части исследуемой акватории продукционные характеристики зоопланктонного сообщества были наименьшими. Это объясняется мелководностью прибрежных акваторий, где за счет пресноводного стока регистрируется некоторое уменьшение солености (Комплексные ..., 2011).

В восточном районе продукционные показатели зоопланктона в целом были приблизительно такими же, что и в центральном районе, исключение – губа Дворовая, где формировалась вторая высокопродуктивная зона. Губа Дворовая представляет собой

мелководный прибрежный участок, который по своим гидрологическим особенностям мало отличается от других губ и заливов Восточного Мурмана (Жизнь ..., 1985). Скорее всего, формирование здесь повышенной биомассы и продукции зоопланктона обусловлено дополнительным притоком органических веществ. Известно, что в губе Дворовая существует довольно крупная колония морских птиц, среди которых доминируют моевка, кайры и большой баклан. Именно за счет птиц идет обогащение воды биогенными элементами.

Рассчитанная величина запаса зоопланктона применима для определения биомассы пелагических рыб, которые могут существовать за счет этого. Поскольку эффективность переноса энергии от зоопланктона к пелагическим рыбам в Баренцевом море равна 4 % (Эволюция ..., 1994), то данный запас зоопланктона может обеспечить формирование биомассы пелагических рыб в 10 тыс. т.

На основе анализа архивных и оригинальных данных за 60-летний период проведено изучение показателей численности, биомассы и продукции зоопланктона в прибрежье Баренцева моря в течение года. Рассматриваемый период включал годы с различающимися термическими условиями. В теплые промежутки времени потенциальная продукция должна быть выше, чем в холодные. Для расчетов весь массив данных был объединен по месяцам, поэтому описываемая структура сезонной динамики характеризует условный “средний” год. Выявлено, что общая численность зоопланктона в течение года изменяется от 2.6 до 105.8 тыс. экз/м² при средней величине 39.4 тыс. экз/м². Пик численности регистрируется в июле. Наибольшие значения суммарной биомассы зоопланктонного сообщества фиксируются в мае–июне (3.2–4.2 г/м²), когда доминируют эвфаузииды и веслоногие ракообразные. Динамика суточной продукции зоопланктонного сообщества демонстрирует один выраженный пик (103.2 мг/м²) – в июне, который связан с интенсивным развитием *C. finmarchicus*, формирующим 95 % от суммарной биомассы. В июле–октябре регистрируются довольно высокие суточные значения продукции – 25–36 мг/м². В августе основной вклад в продукцию вносят аппендикулярии *Fritillaria* и *Oikopleura*, составляющие 61±10 % от общих показателей, в октябре – птероподы *Limacina* spp. (40 %). С ноября по апрель средние величины суточной продукции не превышают 13 мг/м². На протяжении года в среднем на долю веслоногих ракообразных приходится 66±8 %, эвфаузиид – 13 %, птеропод – 7 %. Интегральная годовая продукция составляет 9 г/м².

Согласно имеющимся оценкам (Vetrov, Romankevich, 2004), основанным на величине P/B-коэффициента, годовая продукция в Белом и Карском морях, а также в море Лаптевых примерно в 1.5–2 раза ниже, чем определено для южной части Баренцева моря. И связано это, по всей видимости, с тем, что у берегов Кольского полуострова сильно выражено влияние теплых вод атлантического происхождения.

Удельная суточная продукция зоопланктонного сообщества в южной части Баренцева моря колеблется от 0.007 до 0.065. При этом средняя удельная продукция копепод на протяжении года не превышает в сутки 0.029. Максимальный P/B-коэффициент отмечен в августе, минимальный – в феврале–марте. Летом P/B-коэффициент зоопланктона статистически значимо выше по сравнению с зимним и осенним периодами ($p < 0.05$). Годовая удельная продукция всего сообщества равняется 7.5. Анализ полученных материалов подтвердил высокий продукционный потенциал южной части Баренцева моря. Установлено, что основной запас зоопланктона сосредоточен в прибрежной шельфовой зоне (глубина до 100–150 м). Максимальное количество биомассы зоопланктона синтезируется в летние месяцы. Проведенное исследование позволило детализировать роль отдельных видов в структуре прибрежных сообществ зоопланктона у берегов Кольского полуострова. Лидирующее положение по биомассе и продукции занимают копеподы, среди которых наибольший вклад в суммарные показатели зоопланктона обеспечивают *C. finmarchicus* и представители рода *Metridia*. Полученные оценки и выводы позволяют более точно оценивать продукцию пелагической системы южной части Баренцева моря и прогнозировать динамику запаса промысловых видов рыб.

Традиционно считается, что пространственно-временная организация пелагических альгоценозов в Баренцевом море обуславливается преимущественно взаимодействием арктической и атлантической водных масс (Рыжов, 1985). Однако на акватории Печорского моря этот процесс не является существенным ввиду незначительности влияния на нее атлантических вод (Адров, Денисенко, 1996). Гораздо важнее роль интенсивного пресного стока в безледные сезоны, когда на долю данного водоема приходится 80 % его общего объема, поступающего в Баренцевоморский бассейн (Елшин, 1979). Но и его воздействие проявляется лишь в краевых участках, а решающее значение в формировании структуры пелагической экосистемы принадлежит рельефу дна и ледовому режиму: первый определяет динамику вод, второй – сроки наступления гидрологических сезонов (Makarevich et al., 2012). Мелководность Печорского моря обуславливает хорошую перемешиваемость вод и их однородность в течение длительного периода года и, следовательно, обогащение всей пелагиали кислородом и биогенными элементами (Grönlund et al., 1997; Kuznetsov et al., 1997). По причине континентальности климата с ноября по май акватория почти полностью покрыта льдом, однако способность микроводорослей развиваться под ним при минимальной инсоляции увеличивает продолжительность периода их вегетации (Макаревич, Дружкова, 2007).

Многолетняя изменчивость климатических факторов, в первую очередь сроков образования и таяния ледового покрова, на этом участке

бассейна крайне низка (Зубакин, 1987; Loeng, 1989; Изменчивость ..., 2004). Вследствие этого выглядит вполне закономерной обнаруженная высокая степень межгодовой стабильности таксономического состава фитопланктона. Так статистический анализ данных за несколько лет исследований продемонстрировал его сходство более чем на 50 %; а при условии “удаления” из сообщества представителей бентической, пресноводной и ледовой флоры (вносящих основной вклад в общее число видов) этот показатель намного возрастет (Druzhkov et al., 1997).

Следует также отметить, что наблюдаемое таксономическое разнообразие микроводорослей в данном водоеме ниже по сравнению и с открытой частью Баренцева моря, и с другими арктическими прибрежными экосистемами (Макаревич, 1996). Это объясняется, с одной стороны, очень небольшим приносом тепловодных атлантических форм, с другой, – относительно малой долей видов пресноводных, развивающихся в основной массе на акваториях Печорской и Чешской губ (Druzhkov et al., 1997). Таким образом, можно сделать вывод о высокой устойчивости пространственно-временной структуры сформировавшихся пелагических альгоценозов, специфичности их качественных и количественных характеристик и устойчивости к колебаниям параметров среды (Макаревич и др., 2014).

Данные по вертикальному распределению печороморских пелагических альгоценозов немногочисленны, но достаточны, чтобы выявить его общие закономерности. На мелководных участках микроводоросли распределены равномерно в толще воды вследствие сильного ветрового и приливного перемешивания, в мористых областях летом определяющую роль играет сезонная стратификация: основная масса организмов сосредоточена в слое над пикноклином (Виркетис, Киселев, 1933; Васютина, 1991; Паутова, 2001, 2003). Однако, в теплый период года фитопланктон активно, хотя и неравномерно, развивается во всей водной толще; при этом состав сообщества с глубиной закономерно изменяется – на более низких горизонтах он соответствует более ранней стадии сезонной сукцессии (Hydrography ..., 1994; Plankton ..., 1995; Druzhkov et al., 1997). Такая картина типична практически для всех прибрежных арктических экосистем с коротким периодом отсутствия ледового покрова (Дружков, 1996; Ларионов, 1997; Макаревич, Ларионов, 2011). Постоянное поступление в водоем аллохтонного органического вещества с пресным стоком (в данном случае р. Печора) позволяет микроводорослям “компенсировать” уменьшение продолжительности вегетации за счет расширения ее “пространства” (Макаревич et al., 2012).

Анализ обширного материала по всей акватории Печорского моря за 3 года (более 200 проб, 64 станции) позволил впервые выявить основные черты пространственного распределения фитопланктона в летний период (рисунки 2, 3).

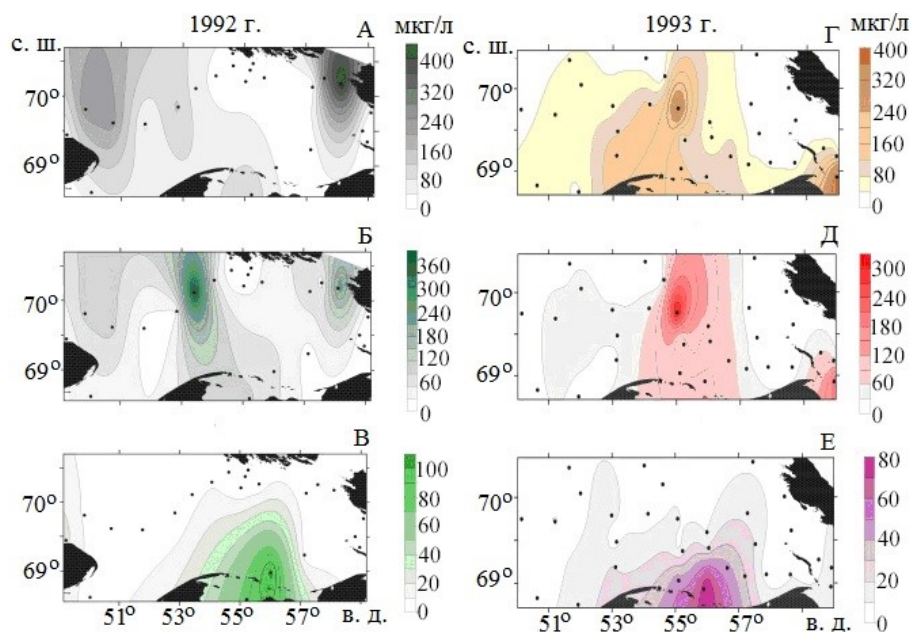


Рис. 2. Распределение биомассы фитопланктона на акватории Печорского моря по результатам исследований 1992 и 1993 гг.:

А, Г – в поверхностном слое воды; Б, Д – в слое скачка плотности; В, Е – в придонном горизонте

Fig. 2. Distribution of phytoplankton biomass in the Pechora Sea according to the results of 1992 and 1993 research:

А, Г – in the surface layer; Б, Д – in the density jump layer; В, Е – in the bottom layer

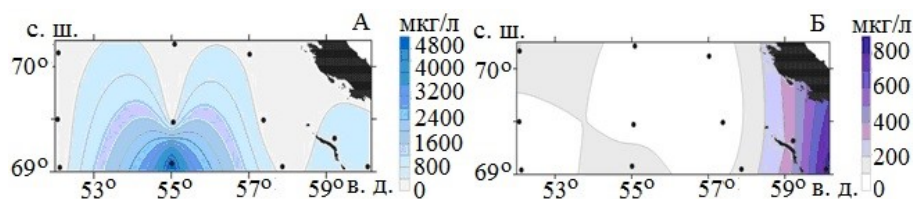


Рис. 3. Распределение биомассы фитопланктона на акватории Печорского моря по результатам исследований 1994 г. в поверхностном слое воды (А) и придонном горизонте (Б)

Fig. 3. Distribution of phytoplankton biomass in the Pechora Sea in 1994 [in the surface layer (А) and in the bottom layer (Б)]

Иллюстрации (рисунки 2, 3) показывают, что области наибольших величин биомассы микроводорослей занимали относительно небольшие площади и в разные годы локализовались в различных частях водоема (наиболее четко выражено в поверхностном слое и в слое пикноклина). Аналогичная картина наблюдалась и в вертикальном распределении биомассы микроводорослей: ее максимумы на разных горизонтах также располагались в различных участках акватории. Анализ качественного состава показал, что они создавались организмами, принадлежащими к разным сезонным видовым комплексам.

Обнаруженное “мозаичное” распределение “ядер” фитопланктонных сообществ в исследованном водоеме может объясняться совокупным действием ряда природных факторов, которые по направлению этого воздействия разделяются на два комплекса. С одной стороны, Печорское море представляет собой область Баренцевоморского бассейна с самыми суровыми климатическими условиями: позднее освобождение от льда, короткий период “чистой воды”, низкие зимние температуры – все это создает неблагоприятную обстановку для продолжительной вегетации микроводорослей. С другой – мелководность и, как следствие, хорошая перемешиваемость вод и их обогащение кислородом и биогенными элементами, мощный пресный сток в безледные сезоны, обеспечивающий снабжение верхнего стратифицированного слоя питательными веществами, напротив, способствуют активному функционированию пелагических альгоценозов. В результате интенсивное цветение фитопланктона в каждый конкретный период времени протекает не во всем объеме водной толщи, а в узко ограниченных ее участках, очевидно, там, где для того или иного сообщества сложилась наиболее благоприятная ситуация.

При этом, однако, на акватории водоема почти нет областей, вообще не охваченных вегетацией фитопланктона. Таким образом, можно сделать вывод, что описанная структура сложилась в суровой климатической обстановке как оптимальная в плане полноты использования природных ресурсов для функционирования первичных продуцентов и создания ими максимального продукционного потенциала пелагической экосистемы. В итоге в относительно малом объеме воды концентрируется большое количество интенсивно формируемой биомассы, и поэтому Печорское море оказывается одним из самых высокопродуктивных районов Арктического бассейна.

В зонах граничных разделов исследования проводились в разные сезоны на протяжении нескольких лет и носили комплексный характер.

В апреле 2016 г. (рис. 1) в зоне ледовой кромки сообщество фитопланктона находилось на ранневесенней стадии сукцессионного цикла, о чем свидетельствовали уровни общего обилия и состав доминирующих видов.

На уровне таксонов видового ранга лидирующее положение занимали диатомеи (55 %) и динофлагелляты (40 %). Ядро таксоцена было представлено ранневесенними видами и формами круглогодичной вегетации. Фон численности составили преимущественно ранневесенние виды – *Phaeocystis pouchetii*, *Chaetoceros socialis*, *Fragilariopsis oceanica*, *Thalassiosira gravida/antarctica*, *Porosira glacialis*, а в альгоценозах льда – *P. glacialis*. В структуре биомассы доминировали диатомовые (около 90 %); на видовом уровне стабильно высокую долю по всей акватории (включая ледовые альгоценозы) формировала *Porosira glacialis* (в среднем около 20 %), на отдельных участках – *T. gravida/antarctica*, *F. oceanica*, *Ch. socialis*, *Nitzschia frigida*.

Колебания общей численности микроводорослей в зоне ледовой кромки составили от 8 тыс. кл/л до 87 тыс. кл/л при биомассе 9–145 мкг/л.

Распределение микроводорослей в прикромочной зоне на каждом из изученных участков (см. рисунок Макаревич, Олейник, 2017) характеризуется максимальными значениями биомассы непосредственно на ледовой кромке и снижением по мере удаления от нее (рис. 4). Вдоль разреза сохраняется однотипный таксономический состав альгоценоза, закономерно меняется структура доминирования.

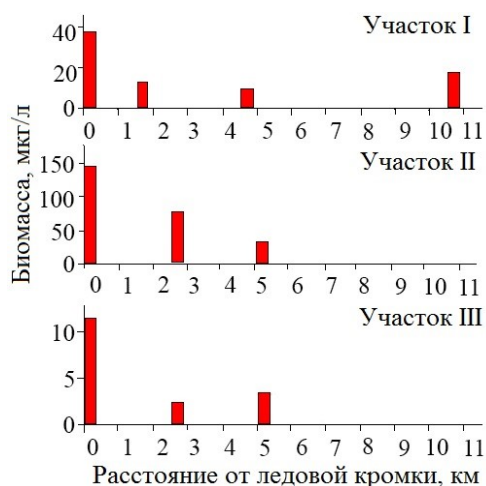


Рис. 4. Распределение средних значений биомассы микроводорослей в слое 50–0 м

Fig. 4. Distribution of average values of microalgae biomass in the 50–0 m

Резкое падение обилия микроводорослей отмечено в прикромочной полосе шириной 1.5–2.5 км (между станцией, расположенной непосредственно на ледовой кромке, и первой станцией разреза в открытой воде), где градиенты логарифмов биомассы ($\Delta \lg B_{\Sigma}/S$) составили до -0.28 км^{-1} , что соответствует уменьшению биомассы в 2 раза на 1 км разреза (табл. 1).

Таблица 1

Средняя биомасса микроводорослей (мкг/л) в слое 50–0 м и градиент ее логарифма ($\Delta \lg B_{\Sigma}/S$, км^{-1})

Table 1

The average biomass of algae ($\mu\text{g/l}$) in the layer 50–0 m and the gradient of its logarithm ($\Delta \lg B_{\Sigma}/S$, km^{-1})

Участок	Биомасса на станциях трансекты				Градиент между станциями, км^{-1}		
	“Ледовая”	1	2	3	“Ледовая”–1	1–2	2–3
I	36	13	8.9	17	-0.27	-0.05	0.05
II	145	74	31	–	-0.11	-0.16	–
III	11	2.2	3.0	–	-0.28	0.05	–

В полосе шириной 4.5–5 км (между станцией, расположенной непосредственно на ледовой кромке, и второй станцией разреза в открытой воде) градиент составил от -0.11 до -0.14 км^{-1} , что соответствует уменьшению на четверть величины биомассы на 1 км разреза:

$$V_{\Sigma}^* \approx V_{\Sigma} \cdot (3/4)^s,$$

где V_{Σ}^* – биомасса на расстоянии s км от кромки; V_{Σ} – биомасса на кромке.

Таким образом, в период, предшествующий весеннему цветению фитопланктона на границе сезонных льдов на фактическом материале показано наличие “прикромочного эффекта”, который проявляется в виде повышенного обилия микроводорослей в верхнем 50-метровом слое непосредственно на ледовой кромке и закономерного снижения количественных показателей по мере удаления от нее.

В июле 2017 г. исследования проводились на северном участке векового разреза “Кольский меридиан” – от 77° с. ш. непосредственно до ледовой кромки (78.7° с. ш.). В составе фитопланктона были рассмотрены 2 основных компонента – нановодоросли размерного диапазона 2–20 мкм и группа классических планктонных микроводорослей размером более 20 мкм. Подобный подход объясняется тем, что размерная структура – это одна из основных функциональных характеристик сообщества, которая не только в значительной мере определяет степень дисперсности среды и рассеяния поступающего света, контролируя таким образом глубину фотического слоя (Durand, Olson, 1996), но определяет и путь преобразования вещества (рециклинг или экспорт), а, соответственно, содержание и состав пула биогенных элементов (Environmental-control ..., 1993); а также длину и структуру пищевой цепи и экологическую эффективность передачи энергии по ней (Ryther, 1969). Необходимо отметить, что важная роль, которую играет мелкоклеточная фракция в структуре прикромочного цветения, подчеркивается всеми исследователями, занимающимися данной проблемой. Вместе с тем базовые данные о численности и биомассе нанопланктона в прикромочной зоне в литературе отсутствуют.

При изучении структуры пелагического фитоценоза был выполнен анализ гидрохимических параметров (табл. 2), который показал, что распределение биогенных элементов вдоль разреза характеризуется повышенным содержанием основных форм азота, фосфора и кремния в области ледовой кромки. Особенно значительное превышение среднего уровня отмечено по кремнию и нитратам. Эти результаты согласуются с общим представлением о прикромочной зоне как особо продуктивном биотопе Баренцева моря.

Диапазон изменений общей численности фитопланктона на исследованном участке акватории составил от 246 тыс. до 3580 тыс. кл/л, при этом, на первый взгляд, никаких выраженных закономерностей в пространственном распределении отмечено не было. Максимальные значения были зарегистрированы на глубине 50 м и в поверхностном слое

независимо от положения относительно ледовой кромки. Относительная доля нанофракции в общей численности фитопланктона составила 85–99 % на основной части исследованной акватории за исключением слоя 10–0 м непосредственно в районе ледовой кромки (рис. 5), где его удельная численность не превышала 70 %, а на глубине 10 м – 39 %.

Т а б л и ц а 2

**Средние концентрации биогенов и кислорода в слоях воды
25–0 и 50–25 м в северной части Баренцева моря в июле 2017 г.**

T a b l e 2

**Average concentrations of nutrients and oxygen in the layers
of 25–0 and 50–25 m in the northern part of the Barents Sea in July 2017**

Гидрохимический параметр	Слой, м	Ст. 27	Ст. 31	Ст. 34	Среднее
N–NO ₂ , мкг-ат/л	25–0	0.08	0.10	0.19	0.12
	50–25	0.10	0.13	0.16	0.13
N–NO ₃ , мкг-ат/л	25–0	0.68	1.04	2.18	1.3
	50–25	0.60	3.00	5.09	2.9
P–PO ₄ , мкг-ат/л	25–0	0.65	0.59	0.88	0.7
	50–25	0.66	0.77	1.07	0.83
Si, мкг-ат/л	25–0	1.53	1.29	4.59	2.47
	50–25	1.72	1.72	6.54	3.33
O ₂ , мл/л	25–0	7.88	8.59	8.59	8.35
	50–25	8.18	8.45	7.96	8.2

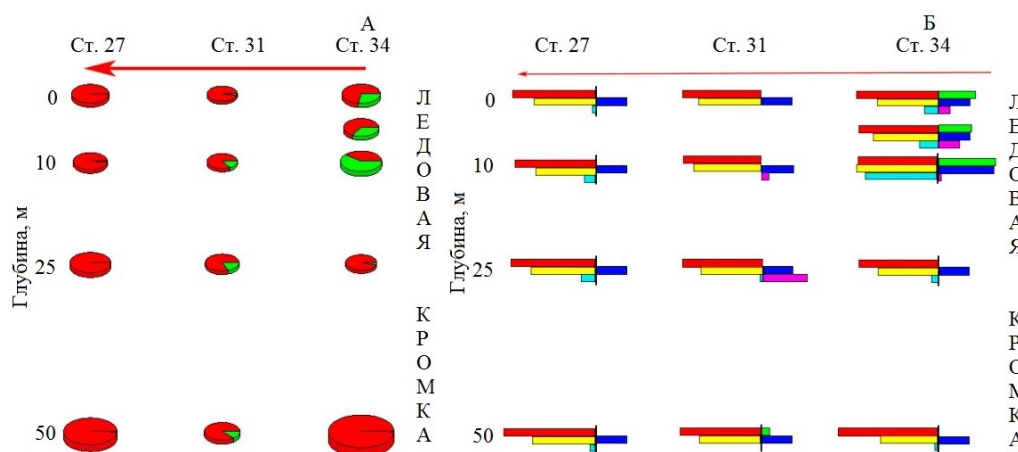


Рис. 5. Пространственное распределение численности нанопланктона:

А – абсолютные (пропорционально диаметру окружности) и относительные (красный цвет – нанопланктон, зеленый – микропланктон) значения; Б – отдельные группы микрофитопланктона (зеленый – диатомовые, синий – динофлагелляты, фиолетовый – золотистые водоросли) и нанофитопланктона (красный – размерный класс 2–5 мкм, желтый – 6–10 мкм, голубой – 11–20 мкм). Красная стрелка показывает направление от кромки льда к югу

Fig. 5. Spatial distribution of phytoplankton abundance:

А – spatial distribution of absolute (proportional to the diameter of the circle) and relative (red – nanoplankton, green – microplankton) population values; Б – spatial distribution of the number of individual groups of microphytoplankton (green – diatoms, blue – dinoflagellates, purple – golden algae) and nanophytoplankton (red-size class 2–5 μm, yellow – 6–10 μm, blue – 11–20 μm). The red arrow indicates the direction from the ice edge to the south

Тенденция к доминированию мелких клеток по численности сохраняется и при более детальном анализе нанофракции, в составе которой стабильно лидирует младшая размерная группа (2–5 мкм), в составе которой, в свою очередь, – клетки диаметром 2 мкм.

Картина пространственной организации фитопланктона в прикромочной зоне приобретает целостный законченный вид при учете таксономического состава второго компонента пелагического фитоценоза – микроводорослей. В целом на изученном участке акватории зарегистрировано более 70 видов и надвидовых таксонов планктонных водорослей, которые по своему систематическому положению относятся в подавляющем большинстве к диатомовым (48 %) и перидиниевым (44 %) водорослям. Структура доминирования в сообществе напрямую определяется расстоянием до ледовой кромки: если динофлагелляты располагаются в водном столбе достаточно равномерно, то ядро развития диатомовых явно приурочено к области дрейфующих льдов. Действительно, в верхнем 5-метровом слое в районе кромки льда численность фитопланктона на 85–95 % сформирована диатомовыми – ранневесенними колониальными пеннатными и центрическими формами родов *Achnanthes*, *Chaetoceros*, *Thalassiosira*. Ниже, в слое 10–50 м относительная доля диатомей снижается до 50–60 % и фитопланктон примерно в равных долях представлен переходящими на стадию спорообразования ранневесенними диатомовыми и перидиниевыми водорослями. При этом необходимо отметить, что описанная структура сохраняется до глубины 50 м на фоне резких изменений общей численности фитопланктона и катастрофического падения общей (более чем в 90 раз) и удельной (с 56 до 2 %) численности микроводорослей. Более того, преобладание вышеперечисленных диатомовых на глубине 50 м прослеживается и на расстоянии 40 морских миль в южном направлении от ледовой кромки. На остальном участке исследованной акватории группа микроводорослей представляет собой гетеротрофные и миксотрофные виды динофитовых (родов *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Protoperdinium*). Картина структурно-функциональной организации фитопланктона в прикромочной зоне приобретает еще более четкие очертания при анализе пространственного распределения биомассы (рис. 6).

В поверхностном слое в зоне дрейфующих льдов явно выделяется область максимума прикромочного цветения микроводорослей, абсолютная биомасса достигает значений 4–8.5 мг/л, от 80 до 99 % сообщества представлены ранневесенними диатомеями. Снижение биомассы в 40–50 раз наблюдается как в вертикальном, так и в горизонтальном направлении. При этом на максимальном удалении от кромки льда (около 80 морских миль) зафиксирован переход доминирования к нанопланктонной размерной фракции.

Таким образом, в июле 2017 г. в поверхностном слое зоны дрейфующих льдов был зафиксирован пик прикромочного цветения фитопланктона с характерным набором доминант и значениями биомассы. Одновременно глубже 10 м наблюдался переход диатомовых на стадию

спорообразования и массовое развитие (более 3.5 млн кл/л) нановодорослей, что характерно для стадии сезонной олиготрофии. На расстоянии более 40 морских миль от ледовой кромки диатомовые полностью замещались летними формами динофлагеллят, биомасса не превышала 100–200 мкг/л.

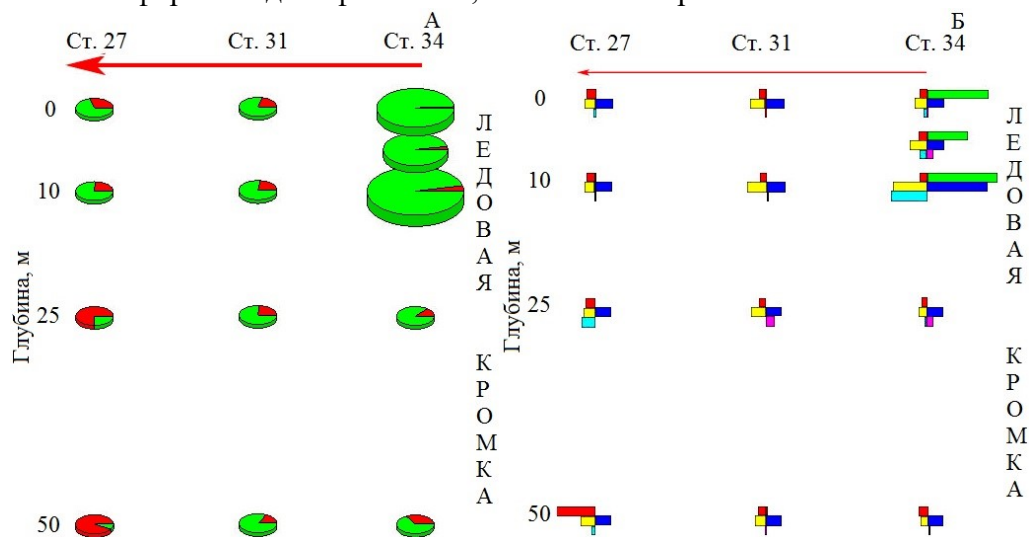


Рис. 6. Пространственное распределение биомассы фитопланктона:

А – абсолютные и относительные значения; Б – отдельные группы микро- и нанопитопланктона. Усл. обозначения см. рис. 5

Fig. 6. Spatial distribution of phytoplankton abundance:

А – spatial distribution of absolute and relative values of phytoplankton biomass; Б – spatial distribution of the biomass of individual groups of microphytoplankton and nanophytoplankton. For symbols, see Fig. 5

В период календарной зимы 2017 г. (ноябрь) на двух разрезах в прикромочной ледовой зоне был изучен зоопланктон (рисунки 1, 7).

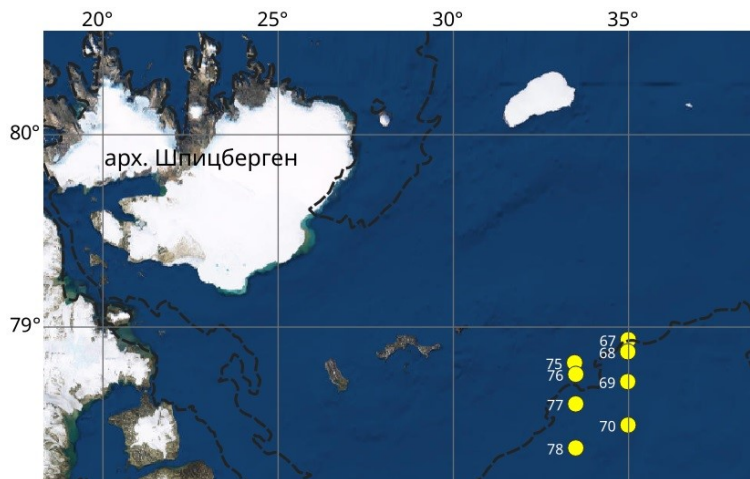


Рис. 7. Карта-схема станций отбора проб зоопланктона в прикромочной зоне в ноябре 2017 г.

Fig. 7. Schematic map of zooplankton stations in the MIZ in November 2017

В ходе исследований обнаружена тенденция к уменьшению общей численности зоопланктона в направлении от границы ледообразования (рис. 8).

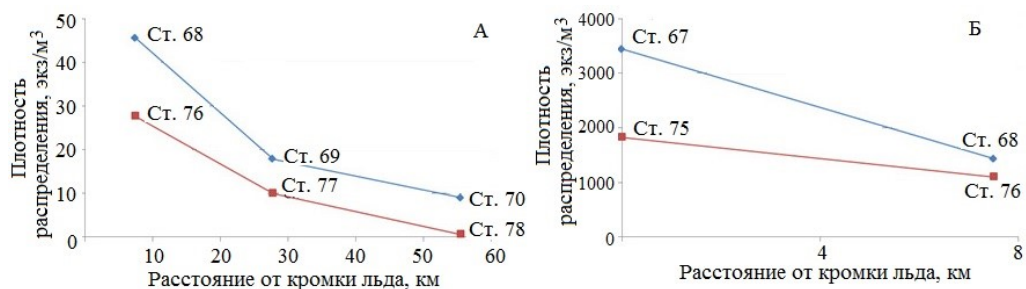


Рис. 8. Численность зоопланктона в районе исследований в ноябре 2017 г.:

А – горизонтальный лов, сеть ИКС-80; Б – вертикальный лов, сеть WP-2

Fig. 8. Zooplankton number in the study area in November 2017:

A – horizontal catches with IKS-80; Б – vertical catches with WP-2

Максимальные значения численности зоопланктона в горизонтальных ловах отмечались на станциях 68 (45.6 экз/м^3) и 76 (28 экз/м^3), расположенных наиболее близко к границе льда, в то время как минимальные значения наблюдались на станциях 78 (1 экз/м^3) и 70 (9 экз/м^3). Аналогичная ситуация наблюдалась и в вертикальных ловах в слое 50–0 м.

В сообществе зоопланктона верхнего 50-метрового слоя отмечено присутствие большого количества представителей *Calanus* sp. и *Metridia longa*, ядро популяции которых в зимний период обычно локализуется в нижележащих слоях (табл. 3) (Lischka, Hagen, 2016; Plankton ..., 2016).

Т а б л и ц а 3

Численность *Calanus* sp. и *M. longa* в слое 50–0 м, экз/м³

Table 3

The abundance of *Calanus* sp. and *M. longa* in the 50–0 m layer, ind/m³

Вид	Ст. 67	Ст. 68	Ст. 75	Ст. 76
<i>Calanus</i> sp.	189	158	129	78
<i>M. longa</i>	275	250	207	68
Всего	3439	1432	1828	1097

Анализ возрастной структуры *Calanus* sp. показал доминирование копеподитной стадии III, что идет вразрез с общепринятыми представлениями о ходе сезонного развития популяций рода, когда в зимний период на других акваториях абсолютными доминантами являются зимующие стадии IV–V (рис. 9) (Annual ..., 2003; Кособокова 2012).

Визуальный анализ наличия пищевых комков в желудках указанных копепод (табл. 4) свидетельствует о том, что на исследованной акватории

активно питалась лишь *M. longa*, в то время как пищеварительный тракт представителей *Calanus* sp. в большинстве случаев был пустым, что характерно для особей, находящихся в состоянии диапаузы (Hirche, 1983; Lipids ..., 2009).



Рис. 9. Возрастная структура популяции *Calanus* sp. на ст. 67
 Fig. 9. Age structure of the population of *Calanus* sp., st. 67

Т а б л и ц а 4

Наличие пищи в желудках *Calanus* sp. и *M. longa*, %

T a b l e 4

Presence of food in the stomachs of *Calanus* sp. and *M. longa*, %

Вид	Ст. 68	Ст. 70
<i>Calanus</i> sp.	8	12
	92	88
<i>Metridia longa</i>	84	56
	16	44

Таким образом, впервые для сообщества зоопланктона в зоне дрейфующих льдов Баренцева моря в зимний период был зафиксирован прикромочный эффект, выражавшийся в присутствии в эпипелагиали видов, характерных для глубоководных горизонтов в данный гидробиологический сезон, а также в значительном увеличении общей численности зоопланктона по мере приближения к границе ледообразования.

Как уже было отмечено ранее, “прикромочный эффект” (Sakshaug, Skjoldal, 1989; Strass, Nöthig, 1996; Sakshaug, 1997) – явление давно известное, широко распространенное, но до настоящего времени недостаточно изученное, тем более что практически все исследования, проводившиеся в зоне ледовой кромки, были приурочены к светлomu (весна и лето) периоду года. В этой связи огромный интерес представляют результаты изучения прикромочной пелагиали в период гидрологической зимы, который, во-первых, в высоких широтах частично совпадает с периодом полярной ночи, и, во-вторых, именно в это время зона ледовой кромки и зона Полярного фронта максимально пространственно разобщены, что позволяет оценить роль каждого из этих

граничных разделов в формировании структуры и функционировании пелагических сообществ. В рамках решения данной задачи было проведено изучение основных компонентов планктонных сообществ – фито-, зоо-, и бактериопланктона.

Материал для исследования фитопланктона (рисунки 1, 10) был отобран в условиях полярной ночи в период окончания календарной осени 2017 г. в районах с очевидным обострением горизонтальных градиентов термохалинных параметров – прикромочной зоне и зоне Полярного фронта.

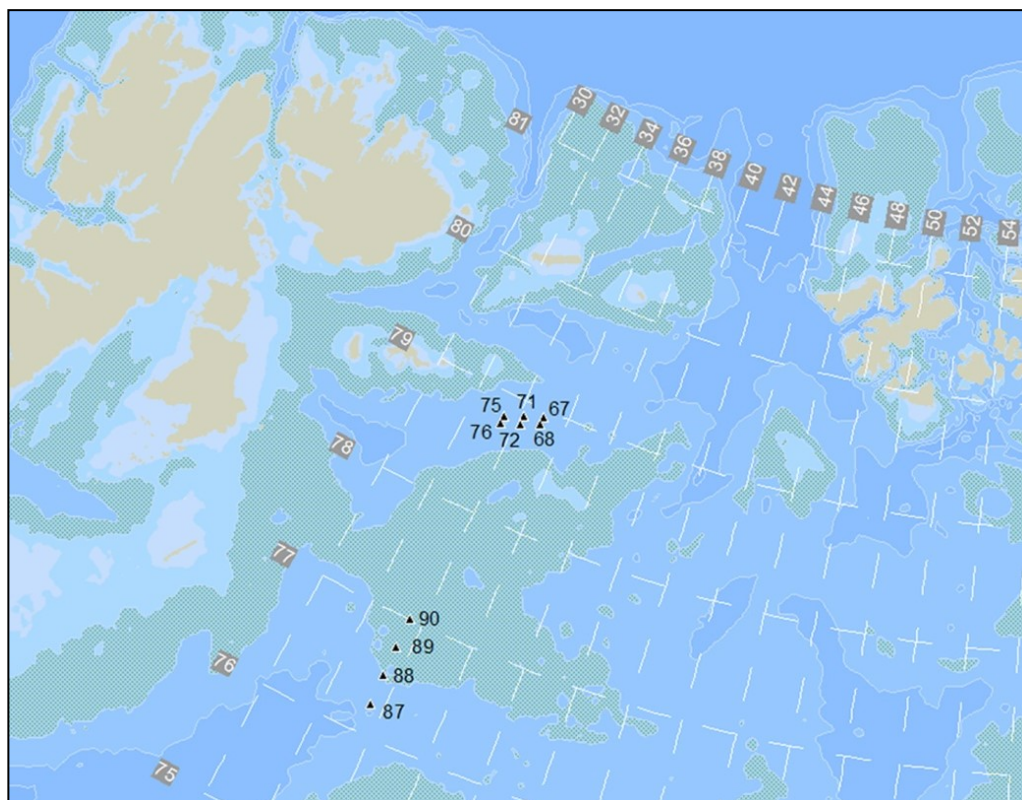


Рис. 10. Карта-схема станций отбора проб фитопланктона в прикромочной зоне и зоне Полярного фронта в ноябре 2017 г.

Fig. 10. Schematic map of phytoplankton sampling stations in the MIZ and the Polar front in November 2017

Акватория вдоль границ дрейфующего льда представляла собой область минимальных значений температуры и солености в верхнем слое пелагиали. В прикромочной полосе шириной 4 мили отмечены наибольшие горизонтальные градиенты гидрологических параметров. Градиент солености ΔS на 1 милю достигал 0.04 ‰, градиент температуры ΔT – более 0.1 °C. На разрезе “Кольский меридиан” обострение горизонтальных градиентов гидрологических параметров отмечено в области пересечения Полярного фронта. Максимальные

градиенты солености и температуры на 1 милью зафиксированы между станциями 88 и 89 (рис. 10), соответственно 0.02 ‰ и 0.2 °С в слое 100–0 м. И в одном, и в другом случае эти значения градиентов соответствуют критериям фронтальной зоны в Баренцевом море.

Мерой сходства альгоценозов служил коэффициент Серенсена-Чекановского: отношение числа общих видов для пары сравниваемых станций/участков к среднему арифметическому числу видов.

В районах дрейфующего сезонного льда в планктоне отмечены протисты 27 таксонов видового ранга, из них: диатомеи (Bacillariophyta) – 7 видов, динофлагелляты (Dinophyta) – 12, инфузории (Infusoria = Ciliophora) – 6, радиолярии (Radiolaria = Radiozoa) – 2.

Уровень таксономического сходства микропланктона при сравнении отдельных станций, оцениваемый коэффициентом Серенсена-Чекановского, составил 0.6–0.7.

При сравнительном анализе структуры таксоценоза в прикромочной области значительных различий не выявлено, только один вид – *Chaetoceros atlanticus* – был отмечен на всех станциях открытой воды, но отсутствовал в районе кромки.

Степень видового сходства между микропланктоном акватории на кромке (объединенный таксоценоз станций 67, 71, 75) и на чистой воде (станции 68, 72, 76) очень высока (значение коэффициента – 0.85), что свидетельствует о единстве таксономической структуры микропланктона во всей прикромочной области (табл. 5).

Т а б л и ц а 5

**Результаты сравнения отдельных участков акватории
по таксономическому составу микропланктона**

T a b l e 5

**Comparison results of individual sections of the water area
by the taxonomic composition of microplankton**

Участки	Коэффициент Серенсена-Чекановского
Кромка (станции 67, 71, 75)–чистая вода (станции 68, 72, 76)	0.85
Прикромочная область–север Полярного фронта	0.7
Прикромочная область–юг Полярного фронта	0.6
Север Полярного фронта–юг Полярного фронта	0.75

В области Полярного фронта были отмечены протисты 44 таксонов видового ранга: диатомеи (Bacillariophyta) – 11 видов, динофлагелляты (Dinophyta) – 16, золотистые (Chrysophyta) – 1, кокколитофорида (Haptophyta) – 1, прازیнофитовые (Prasinophyta) – 1, инфузории (Infusoria = Ciliophora) – 8, радиолярии (Radiolaria = Radiozoa) – 4, формы неясного таксономического положения – 2.

Результаты сравнения таксоценозов различных водных масс в области Полярного фронта свидетельствуют о высокой степени общности, коэффициент Серенсена-Чекановского составил 0.75 (табл. 5).

Всего на акватории в составе микропланктона отмечено 48 таксонов видового ранга: диатомеи (Bacillariophyta) – 13 видов, динофлагелляты (Dinophyta) – 17, золотистые (Chrysophyta) – 1, кокколитофориды (Haptophyta) – 1, прازیнофитовые (Prasinophyta) – 1, инфузории (Infusoria = Ciliophora) – 9, радиоларии (Radiolaria = Radiozoa) – 4, формы неясного таксономического положения – 2.

Сходство таксоценозов заметно уменьшается по мере увеличения расстояния между сравниваемыми участками, так что наименее сходны альгоценозы в области кромки с таковым на южной стороне Полярного фронта (табл. 5).

Виды микропланктона, отмеченные на всей исследуемой акватории, можно обозначить как ядро таксоценоза. В нашем случае это 17 видов микропланктона (35 % общего числа таксонов), которые представляют 73 % общего числа видов в прикромочной области, 57 % – на северной стороне Полярного фронта, 59 % – на южной стороне. Таксоны, распространение которых ограничено отдельными участками акватории:

прикромочная зона – *Nitzschia longissima* aff. и *Tontonia gracillima*;

от ледовой кромки до Полярного фронта – *Ceratium longipes*, *Chaetoceros atlanticus*, *Ch. decipiens* и *Strombidium strobilus*;

южная часть акватории до Полярного фронта – *Chaetoceros furcillatus* (только гипноспоры), *Dictyocha speculum*, *Halosphaera viridis*, *Micracanthodinium setiferum*, *Prorocentrum balticum*, *Proto-peridinium ovatum*, *Pr.* aff. *curtipes*, *Protocystis tridens*, *Tintinnopsis patula*. В прикромочной области (4 мили от границы льда) структурные изменения таксоценоза минимальны, различия определяются одним таксоном.

Таким образом, при исследовании структурных характеристик микропланктона во фронтальных зонах Баренцева моря показано, что, несмотря на значительные градиенты гидрологических параметров, таксономическая структура микропланктона характеризуется высокой степенью сходства (60–70 %). Это сходство обеспечивается таксономическим ядром микропланктона – группой из 17 видов, встречающихся на всей акватории и распространение которых не лимитируется фронтальными разделами. Полярный фронт ограничивает распространение 7 видов микропланктона; фронт, сформированный вдоль границ дрейфующего молодого льда, ограничивает распространение 1 вида; широкой и сравнительно малоградиентной акваторией между этими двумя фронтами ограничивается распространение 11 видов.

В апреле 2018 г. ледовая кромка находилась гораздо севернее ее среднемноголетнего положения в этот сезон, что дало возможность провести исследования непосредственно в зоне Полярного фронта. Для установления точного положения последнего на момент исследований были вычислены горизонтальные градиенты температуры и солености. В качестве критерия наличия фронтальной зоны принималось значение градиентов температуры и солености, в 5 раз превышающее таковые для Баренцева моря – 0.01 °C/км и 0.001 ‰/км соответственно (Воды ..., 2016).

Качественный состав альгоценозов по обе стороны от Полярного фронта был практически однороден. На всей акватории основу сообществ составлял ранневесенний комплекс видов, при этом 90 % биомассы образовывали диатомовые водоросли *Achnanthes taeniata*, *Nitzschia grunowii*, *Thalassiosira antarctica*. В целом уровень сходства таксономического состава фитопланктона арктических и атлантических вод достигал 83 %, и это при существенном различии в видовом разнообразии – атлантические воды были беднее по этому показателю на 25 %.

Тем не менее, в составе субдоминантов между альгоценозами водных масс разного генезиса обнаруживались некоторые отличия. В арктических водах это положение занимали исключительно диатомеи – *Porosira glacialis*, *Gyrosigma fasciola*, виды рода *Chaetoceros* и мелкие неидентифицированные формы класса Pennatophyceae, в целом формировавшие менее 10 % общей биомассы. В атлантических водах – гаптофитовая водоросль *Phaeocystis pouchetii* и динофлагелляты *Protoperdinium pellucidum* и другие не определенные до вида представители этого рода (их доля в общей биомассе достигала почти 30 %).

Для количественных характеристик сообществ картина оказалась совершенно иной. Распределение общей биомассы фитопланктона на изученном участке представлено на рис. 11. Различия между величинами данного показателя в арктических и атлантических водных массах абсолютно очевидны. Следует отметить, что максимальные численность и биомасса микроводорослей зафиксированы почти везде в поверхностном слое и на глубине 10 м.

Для сравнения нами было рассмотрено распределение численности гаптофитовой водоросли *Phaeocystis pouchetii*, являющейся обычным компонентом весенней баренцевоморской альгофлоры (рис. 12). Не образуя высоких величин биомассы вследствие малых размеров клеток, она достигает концентрации до 100 тыс. кл/л, причем ее наибольшие значения регистрируются в самом центре атлантической водной массы. Однако на рисунке хорошо видно, что какая-либо связь этих значений с локализацией Полярного фронта отсутствует, следовательно, такая пространственная структура обусловлена другими факторами, возможно, биотическими.

Что касается концентрации хлорофилла *a*, величина которой в весенний период достоверно отражает уровень фотосинтетической активности фитопланктона, то картина ее распределения на акватории полигона практически в точности совпадает с таковой общей биомассы микроводорослей. Наибольшие значения содержания пигмента (в среднем 2.4 мкг/л, максимум – 5.69 мкг/л) были зарегистрированы на станциях, выполненных в арктической водной массе, наименьшие (в среднем 0.5 мкг/л, минимум – 0.24 мкг/л) соответствовали водам атлантического генезиса. В последних на некоторых станциях обнаруживался квазиоднородный по температуре и солености слой воды, свидетельствующий об интенсивном конвективном перемешивании.

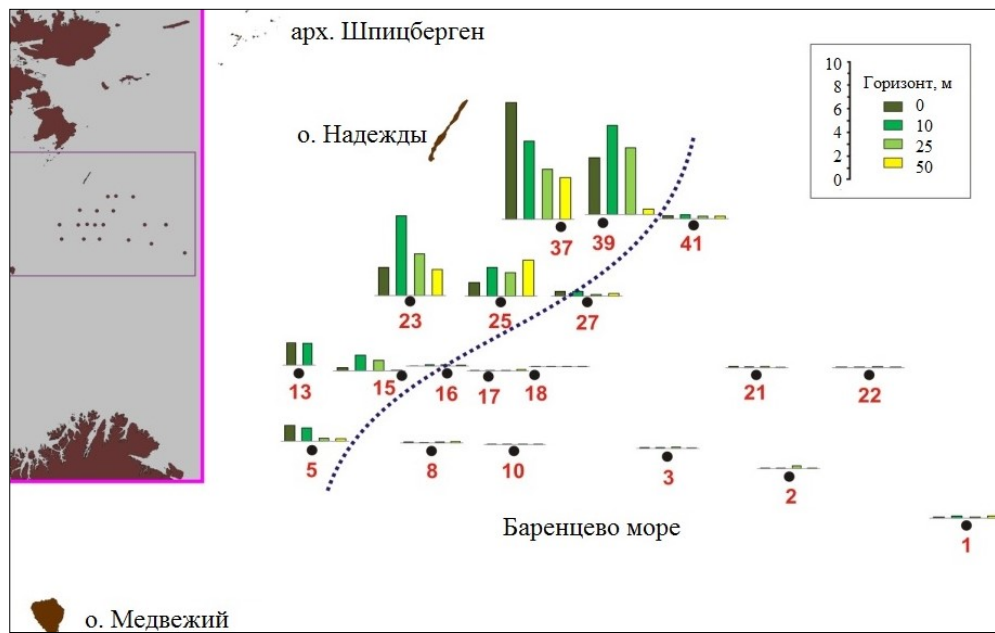


Рис. 11. Карта-схема распределения биомассы фитопланктона в слое 50–0 м в районе Полярного фронта (пунктирная линия) в апреле 2018 г., мг/л
 Fig. 11. Schematic map of phytoplankton biomass distribution of the upper 50–0 m in the Polar front region (dotted line) in April 2018, mg/l

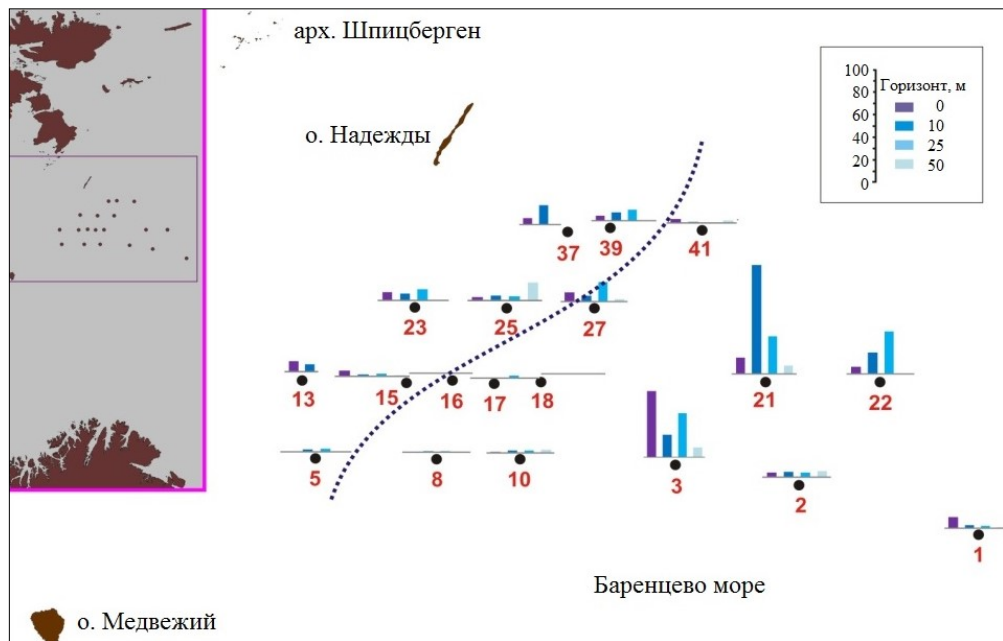


Рис. 12. Карта-схема распределения численности *Ph. pouchetii* в слое 50–0 м в районе Полярного фронта (пунктирная линия) в апреле 2018 г., тыс. кл/л
 Fig. 12. Schematic map of *Ph. pouchetii* number distribution of the upper 50–0 m in the Polar front region (dotted line) in April 2018, thousand cells/l

В целом полученные нами данные по содержанию основного фотосинтетического пигмента вполне согласуются с результатами немногочисленных наблюдений, проводившихся в открытой части Баренцевоморского бассейна. Отмеченные нами максимальные концентрации хлорофилла *a* в арктических водах (менее 6 мкг/л) были значительно ниже уровня пиковых величин, которые могут достигать 13 мкг/л в период активной вегетации фитопланктона в мае в северо-западной части акватории Баренцева моря (Hodal, Kristiansen, 2008).

Таким образом, можно заключить, что в Баренцевом море, по крайней мере, в ранневесенний период, Полярный фронт не является границей между различными пелагическими фитоценозами, но при этом четко отделяет высокопродуктивные арктические водные массы от атлантических с низким уровнем развития первичных продуцентов.

Нами были проанализированы результаты 4 лет исследований бактериопланктона в районе Полярного фронта. Уникальность данного исследования в том, что в работе были использованы материалы, полученные в разные сезоны – в ноябре 2013 г., ноябре–декабре 2015 г., в апреле 2016 и 2018 гг.

Район наблюдений в ноябре 2013 г. и ноябре–декабре 2015 г. оставался свободным от льда, в апреле 2016 и 2018 гг. битый лед был отмечен в арктических водах. Ноябрь в годовом гидрологическом цикле моря относят к гидрологической осени, декабрь и апрель – к гидрологической зиме (Бойцов, 1985).

Уменьшение продолжительности светового дня в конце осеннего–начале зимнего сезона, связанного с приходом полярной ночи, ведет к спаду активности микрофотосинтетиков при котором воды Баренцева моря считаются олиго- и ультраолиготрофными (Планктон ..., 1997; Химические ..., 1997). По нашим данным, содержание хлорофилла *a* в атлантических водах в ноябре в среднем составило 0.1 мг/м³, в декабре оно снизилось до следовых количеств. Величина показателя в арктических водах в ноябре уже была ниже предела обнаружения (Studies ..., 2019).

С ростом солнечной активности, в период наступления полярного дня, фиксировали изменения концентрации основного фитопигмента. Ее средние значения во второй-третьей декадах апреля возросли как в атлантических (от 0.3 до 0.6 мг/м³), так и в арктических водах (от 0.8 до 3.5 мг/м³) (Studies ..., 2019), характеризуя ситуацию, предшествующую началу цветения фитопланктона. Атлантические воды еще оставались олиготрофными, арктические – перешли в мезотрофно-эвтрофный статус (по: Ведерников, 1975).

В атлантических водах с ноября по декабрь средняя численность и биомасса бактериальных сообществ снижалась, соответственно, от 500 до 200 тыс. кл/мл и от 75 до 6 мг/м³, к середине апреля – 200 тыс. кл/мл и 8 мг/м³ (не выходили за пределы декабрьских величин), к концу апреля они составляли 300 тыс. кл/мл и 15 мг/м³ (рис. 13).

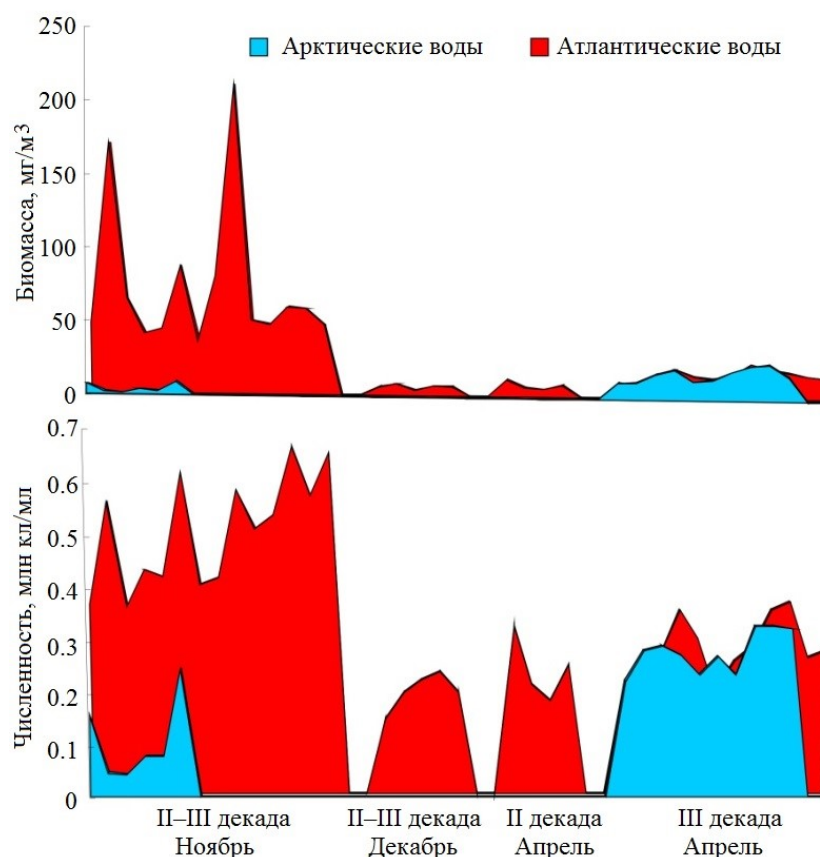


Рис. 13. Количественные показатели бактериопланктона в слое 55–0 м в районе Полярного фронта в Баренцевом море

Fig. 13. Quantitative indicators of bacterioplankton of the 55–0 m layer in the area of the Polar front of the Barents Sea

Уровень развития бактериопланктона к завершению осеннего сезона соответствовал мезотрофным водам (по: Сорокин и др., 1996) и определялся органическим веществом, синтезированным в пелагиали в ходе летне-осенней вегетации микроводорослей. С переходом к зиме запас лабильных компонентов в составе органического вещества был израсходован, что привело к снижению численности бактерий до величин, фиксируемых в олиготрофных водах. Стабильность количественных показателей в дальнейшем, вероятно, поддерживалась притоком питательных веществ из Атлантики (Химические ..., 1997). В конце зимнего сезона структурные перестройки в сообществе только начинались, о чем свидетельствовало увеличение численности и биомассы в 1.3 и в 2 раза соответственно.

В арктических водах в ноябре средняя численность и биомасса бактерий была минимальной для района наблюдений – 100 тыс. кл/мл и 4 мг/м³. К середине апреля значения возросли, соответственно, до 300 тыс. кл/мл и 17 мг/м³ (рис. 13).

Сравнение показало, что в конце осеннего сезона количественные характеристики бактериопланктона арктических вод были ниже, чем атлантических в 5 раз по численности и в 2 раза по биомассе. К окончанию зимнего сезона средние значения параметров в двух типах вод были сопоставимы. При этом в арктических водах переход к полярному дню сопровождался увеличением численности в 3 раза, биомассы – в 4 раза.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что при затухании фотосинтетических процессов в конце осеннего сезона численность и биомасса бактериопланктона атлантических вод была существенно выше арктических. В условиях повышения солнечной активности в апреле концентрация хлорофилла *a* в атлантических водах достигала стадии предцветения, при этом бактериальные показатели оставались столь же низкими, как и в начале зимнего периода. Напротив, переход от полярной ночи к полярному дню в арктических водах сопровождался резкой активизацией фитопланктона и увеличением бактериальной численности и биомассы, значения которых уже приблизились к уровню атлантических вод.

Таким образом, в ходе данного исследования впервые были изучены сезонные изменения структуры бактериопланктона зоны Полярного фронта, разделяющего арктические и атлантические воды Баренцева моря. Показано, что в конце зимнего сезона выраженные перестройки структуры бактериопланктона арктических вод определялись активизацией процессов фотосинтеза, в то время как бактериопланктон атлантических вод, ориентируясь в основном на аллохтонный субстрат, демонстрировал незначительные изменения в количественных характеристиках. Другими словами, при переходе от полярной ночи к полярному дню различия в динамике численности и биомассы бактериоценозов двух водных масс определялись органическим веществом разного генезиса.

Не вызывает сомнения тот факт, что для адекватной оценки представленных выше результатов исследования в области фронтальных разделов, в частности, в период полярной ночи, должны сопровождаться аналогичными изысканиями на акватории вне границ этих зон.

В последние годы достоверно установлено, что в период отсутствия солнечной радиации гетеротрофный метаболизм в экосистеме арктических морей в значительной мере поддерживается разнообразием и постоянством сообществ микробного планктона, активность которого основана на биогенном углероде, полученном в течение предыдущего светового периода (In the dark ..., 2015). Однако при этом сведения о бактериопланктоне, наиболее массовом представителе гетеротрофов, для периода полярной ночи весьма ограничены. В частности, для Баренцева моря они приведены для губы Дальнезеленецкая (Планктон ..., 1997) и участков, расположенных вдоль Кольского полуострова (Мишустина, Батурина, 1984). Более того, информация о вириопланктоне, регулирующем структуру бактериальных сообществ посредством лизиса, в литературе отсутствует.

Изучение количественного состава сообществ бактерий и вирусов, особенностей их распределения и характера взаимодействия в период сезонного снижения интенсивности солнечной радиации проводили во второй-третьей декадах ноября в водах центральной части Баренцева моря (рис. 1).

В ходе наблюдений продолжительность светового времени убывала от 4.5 ч на широте южных станций (70° с. ш.) до нуля часов на широте северных (74° с. ш.), выполняемых уже в условиях полярной ночи.

Прибрежные воды южного участка разреза были более прогретыми и менее солеными, чем атлантические воды его северного участка. О разрушении сезонного термоклина свидетельствовала гомотермия, наблюдавшаяся в верхнем 50-метровом слое водной толщи. Далее температура плавно понижалась с глубиной.

Диапазон концентраций хлорофилла *a* составлял 0.03–0.50 мг/м³. Ее значения в слое 50–0 м и слое дно–100 м достоверно различались.

Подобно хлорофиллу, содержание бактерий в слое 50–0 м (0.61 ± 0.02 млн кл/мл) достоверно отличалась от такового в слое дно–100 м (0.45 ± 0.02 млн кл/мл). При относительно равномерном вертикальном распределении на станциях численность клеток незначительно снижалась в северном направлении. Ее диапазон (0.4–1.1 млн кл/мл) превышал таковые, отмеченные в зимний период в зоне влияния Мурманского прибрежного течения (0.2–0.7 млн кл/мл) (Планктон ..., 1997) и в Печорском море (0.2–0.3 млн кл/мл) (Бардан, Сербов, 2014).

Численность вириопланктона, значительно варьируя по вертикали водной толщи, не имела достоверных различий в слое 50–0 м (3.09 ± 0.55 млн частиц/мл) и дно–100 м (2.18 ± 0.64 млн частиц/мл). За исключением одного максимума в прибрежье, значения в слоях возрастали с юга на север, соответственно, в 5.6 и в 5.1 раза. Обилие вирусных частиц повсеместно превышало обилие бактерий. Величина соотношения их численности (N_V/N_B) изменялась от 1 до 13 в слое 50–0 м и от 2 до 16 в слое дно–100 м.

Концентрация вирусных частиц (0.2–10.6 млн частиц/мл) значительно превышала таковую в феврале в заливе Франклина (1.4–4.5 млн частиц/мл) (Wells, Deming, 2006) и в прибрежье Гренландии (1.5–1.8 млн частиц/мл) (Middelboe et al., 2012).

Количество вирусных частиц и их потенциальных хозяев – бактерий в водах разреза в сравнении с данными, полученными в центральном районе Баренцева моря в августе (1.7–35.8 млн частиц/мл) (Влияние ..., 2016), понизилось в среднем в 2 раза. Вдвое, по сравнению с летом, уменьшилась и величина N_V/N_B . Диапазон обилия вирусов и бактерий водной толщи от лета к зиме уменьшился в среднем, соответственно, в 3 и 5 раз.

По частоте отчетливо видимых зараженных вирусами бактерий (FVIC) в ноябрьских пробах был рассчитан процент всех инфицированных в бактериопланктоне клеток (FIC). Их доля от общего числа бактерий изменялась от 1 до 7 % и возрастала в северном направлении.

Максимальные величины смертности бактерий от вирусного лизиса (VMB) нами отмечены в водах северной (2–15 %) части разреза, минимальные – в южной (2–4 %) (рис. 14).

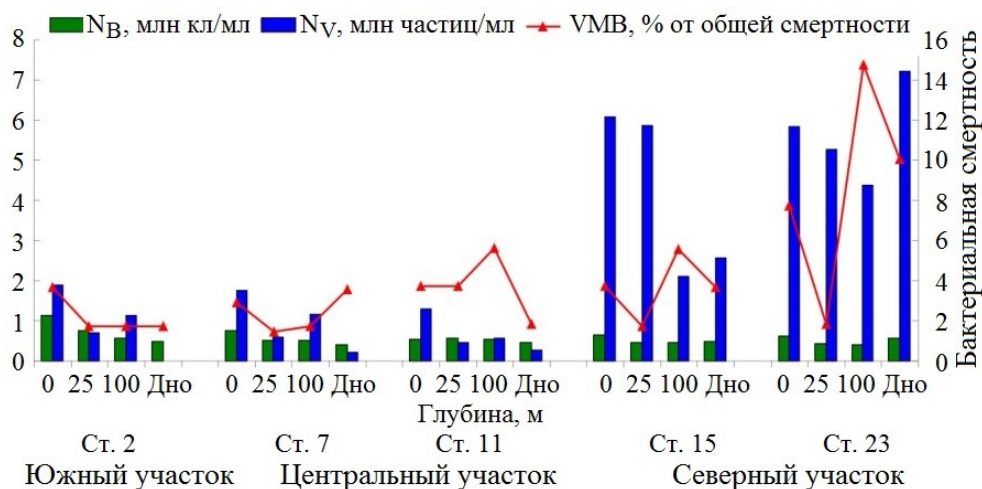


Рис. 14. Распределение показателей массовых компонентов планктона в центральной части Баренцева моря в период наступления полярной ночи (ноябрь 2013 г.):

N_B – обилие бактерий; N_V – обилие вирусов; VMB – величина смертности бактериопланктона от вирусного лизиса

Fig. 14. Distribution of mass components of plankton in the Central part of the Barents Sea during the onset of polar night (November, 2013):

N_B – abundance of bacteria; N_V – abundance of viruses; VMB – the value of mortality of bacterioplankton from viral lysis

Гибель бактерий от вирусного лизиса в ноябре в среднем не превышала 4 %, в августе в центральной части моря – 8 % (Влияние ..., 2016).

Исследование показало, что в период наступления полярной ночи вирусы являлись наиболее массовым компонентом планктона. Их значительная концентрация могла свидетельствовать не только о повышенной вирусной продукции, но и о пониженной скорости инактивации фагов в условиях низких температур и отсутствии ультрафиолета. Также можно утверждать, что в этот период пул растворенного органического вещества, используемого для развития бактериопланктона, существенно пополнялся в результате процессов вирусного лизиса части популяций клеток-хозяев.

Структурные параметры микропланктона открытой части Баренцева моря в период полярной ночи проанализированы на материале 2012, 2013 и 2015 гг. В составе микропланктона отмечено 117 таксонов видового ранга, преимущественно динофлагелляты (53 вида) и диатомеи (35). По численности, как правило, доминируют динофлагелляты – в 46 % проб они формируют более половины общей численности. Гораздо реже фон численности формируется кокколитофоридами и диатомеями – 11 и 7 % соответственно. На уровне отдельных видов доминирует *Oxytoxum*

caudatum (Dinophyta), субдоминанты – *Prorocentrum balticum* (Dinophyta), *Coccolithus pelagicus* (Haptophyta) и *Corethron criophilum* (Bacillariophyta). В формировании биомассы ведущая роль принадлежит *Halosphaera viridis* (Prasinophyta) и динофлагеллятам, которые суммарно доминируют примерно в 80 % случаев.

Всего из состава микропланктона выделено 11 видов, которые ежегодно встречались на всей исследованной акватории:

- Bacillariophyta
Corethron criophilum Castracane
 Dinophyta
Ceratium fusus Dujardin
Dicroerisma psilonereia F.J.R. Taylor & Cattell
Dinophysis rotundata Claparède & Lachmann
Lessardia elongata Saldarriaga & F.J.R. Taylor aff.
Oxytoxum caudatum Schiller
Pronoctiluca pelagica Fabre-Domerque
Prorocentrum balticum Loeblich III
Protoperidinium brevipes Balech
 Haptophyta
Coccolithus pelagicus Schiller
 Prasinophyta
Halosphaera viridis Schmitz.

Вертикальное распределение общей биомассы имеет универсальный характер, аналогичный таковому численности при условии осреднения данных 2012, 2013 и 2015 гг. наблюдений (рис. 15). Численность общего запаса микропланктона в слое 300–0 м по трехлетним данным оценивается в 30 млн кл/м² и может варьировать по годам в пределах 50 % от среднееголетнего уровня; биомасса общего запаса составляет около 0.25 г/м², вариабельность в отдельные годы не превышает 30 % от среднееголетнего уровня.

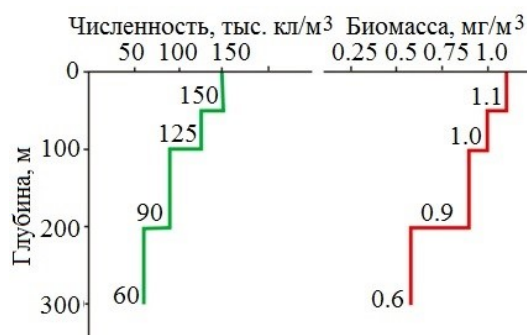


Рис. 15. Количественное распределение микропланктона по глубине в Баренцевом море в ноябре–декабре (приведены средние послойные значения)

Fig. 15. Vertical distribution of microplankton abundance and biomass values in the Barents Sea in November–December based on three-year data (the diagrams show the average layer values)

Изучение зоопланктона проводилось в конце ноября–начале декабря (период полярной ночи) и в марте–первой половине апреля на акватории Грен-фьорда.

Количество науплиев копепод в сетных пробах в течение всего периода наблюдений было низким и варьировало в пределах 1.1–10.6 экз/м³, что свидетельствует о практически полном отсутствии процессов размножения среди копепод, что, в принципе, характерно для зимнего биологического сезона.

Однако анализ материала из батометрических проб показал наличие в пелагиали науплиев копепод, по своему количеству значительно превышающее таковое в сетных пробах. Так, в апреле 2015 г. средний показатель обилия науплиев составлял 571 экз/м³, а в декабре 2015 г. – 5500 экз/м³. Примечательно, что размер всех обнаруженных особей был менее 200 мкм. Следует отметить, что величина ячеек наиболее часто используемых планктонных сетей составляет 170–200 мкм (сеть Джеди, Multinet, WP-2). Вполне логично предположить, что данный размерный класс организмов ранее не улавливался используемыми планктонными сетями.

Различие между декабрьскими и апрельскими батометрическими пробами заключалось не только в количестве науплиев, но и в частоте их встречаемости. В то время как в декабре науплии встречались почти повсеместно, в апреле они присутствовали лишь в 25 % проб.

Исходя из количественных показателей отдельных видов, можно предположить, что высокая концентрация науплиев *O. similis* и *Microcalanus* sp. в декабре обусловлена репродуктивными процессами у этих беспозвоночных. Популяции многочисленных видов *Pseudocalanus* sp. и *Calanus* sp. находились в зимующем состоянии.

Полученные нами результаты хорошо соотносятся с ранее проведенными исследованиями на акватории Конгс-фьорда, выполненными с использованием планктонной сети с ячейкой 100 мкм (Lischka, Hagen, 2005). Очевидно, что высокие значения числа науплиев в ноябре в Конгс-фьорде и аналогичная ситуация в декабре в Грен-фьорде являются звеньями одной цепи, отражающими наличие активных репродуктивных процессов мелких копепод-эврифагов в зимний период.

Таким образом, при сравнительном анализе сетных и батометрических проб по количеству науплиев копепод, а также частоте их встречаемости в различные периоды годового цикла развития впервые было отмечено активное протекание репродуктивных процессов у мелких копепод *O. similis* и *Microcalanus* sp. в водах архипелага Шпицберген в период полярной ночи.

Параллельно с изучением баренцевоморской пелагиали, нами также было предпринято исследование донных осадков. В результате в центральной части Баренцевоморского шельфа на глубине от 160 до 300 м (рис. 16) было зафиксировано присутствие живых клеток микроводорослей.

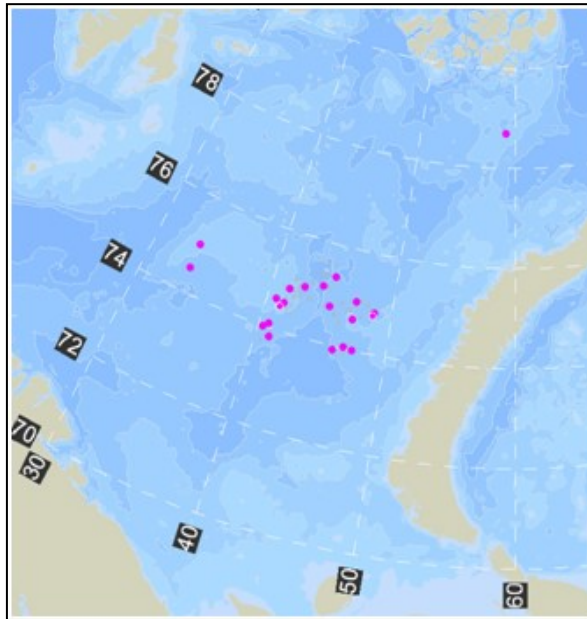


Рис. 16. Карта-схема расположения станций отбора проб микрофитобентоса
 Fig. 16. Map-scheme of sampling stations of the microphytobenthos

В пробах были идентифицированы живые клетки не менее 10 видов диатомовых водорослей, из которых 7 – массовые формы весеннего или летнего планктона (рис. 17), представленные в пробах споронесущими или вегетативными клетками. На момент исследований клетки всех этих видов отмечены также и в пелагиали на всей акватории. Для бентосного ценоза комплекс этих видов является аллохтонным компонентом, непосредственно привнесенным из водной толщи.

Однако три вида пеннатных диатомей – *Gyrosigma fasciola*, *Pleurosigma angulatum* и *Pleurosigma* sp. 1 (рис. 17) были найдены только в пробах грунта. Направленный поиск в батометрических и сетных пробах показал их отсутствие по всему вертикальному профилю пелагиали. Следовательно, наличие этих форм в бентали нельзя объяснить оседанием из водной толщи, т. е. непосредственным влиянием пелагических сообществ. С другой стороны, *Gyrosigma fasciola* и *Pleurosigma angulatum* – широко распространенные и обычные представители литоральных альгоценозов. В частности, они постоянно отмечаются в планктоне и бентосе прибрежной зоны Баренцева моря вместе с доминирующими формами микрофитобентоса (*Melosira juergensii*, *M. moniliformis*, *M. nummuloides*, *Rhabdonema minutum*, *Synedra pulchella*, *S. tabulata*). В случае прямого переноса, например, припайным льдом из литоральной зоны соседних архипелагов, можно было бы ожидать наличия в осадках комплекса микроводорослей аналогичного

состава, что в нашем случае не отмечено. Следовательно, на фоне отсутствия массовых видов гипотеза горизонтального переноса не объясняет присутствия в грунте отдельных компонентов литорального микрофитобентоса. Заметим, что аналогичная картина – отличие таксономического состава от планктонного, но сходство с литоральным сообществом микроводорослей – была описана при исследовании глубоководного микрофитобентоса Североамериканского шельфа (Cahoon, Laws, 1993).

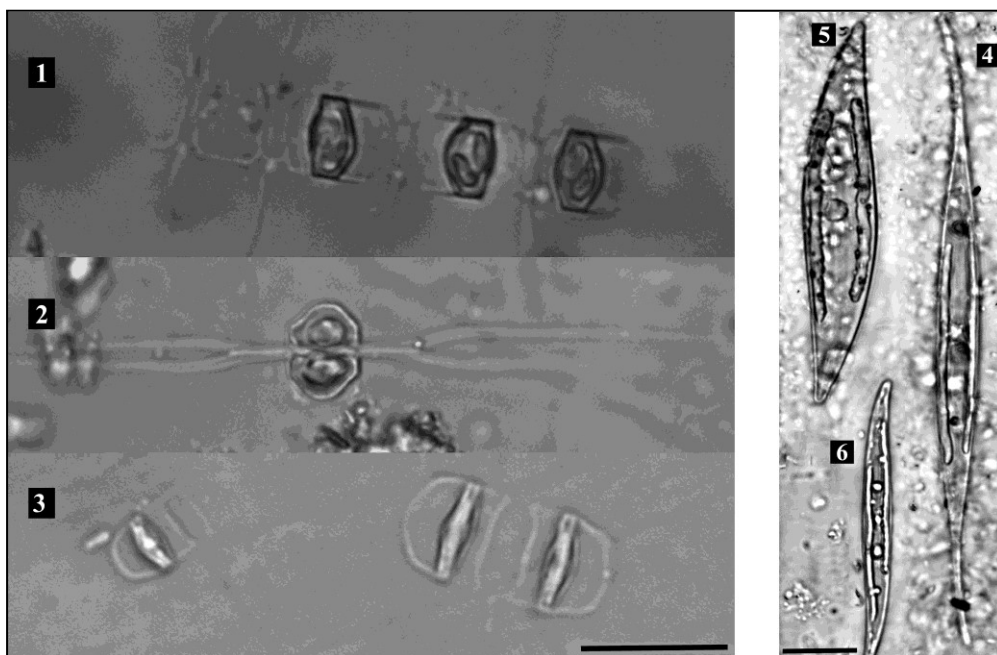


Рис. 17. Типичные виды весеннего фитопланктона и микрофитобентоса из проб грунта (шкала – 20 мкм):

1 – *Chaetoceros contortus* Schütt (споры), 2 – *C. furcellatus* Bailey (споры), 3 – *C. socialis* Lauder (споры), 4 – *Gyrosigma fasciola* Griffith & Henfrey, 5 – *Pleurosigma angulatum* Smith, 6 – *Pleurosigma* sp.

Fig. 17. Typical species of spring phytoplankton and microphytobenthos from sediment samples (scale – 20 μm):

1 – *Chaetoceros contortus* Schütt (spores), 2 – *C. furcellatus* Bailey (spores), 3 – *C. socialis* Lauder (spores), 4 – *Gyrosigma fasciola* Griffith & Henfrey, 5 – *Pleurosigma angulatum* Smith, 6 – *Pleurosigma* sp.

В нашем исследовании живые клетки микроводорослей обнаружены гораздо ниже возможного положения горизонта компенсации. Вероятно, механизм жизнеобеспечения в таких условиях – широко распространенная среди диатомей способность к гетеротрофному метаболизму (Differential ..., 2006), в данном случае – на базе лабильного органического вещества донных осадков. Таким образом, в бентали центральной части Баренцева моря обнаружено автохтонное сообщество

микроводорослей, представляющее собой обедненный фрагмент арктических литоральных сообществ микрофитобентоса. Нижней границей распространения этого альгоценоза на Баренцевоморском шельфе можно определить изобату не менее 300 м.

Наличие функционирующих альгоценозов в донных биотопах позволяет допустить возможность стабильного существования микроводорослей и на аналогичных горизонтах пелагиали, а также дает основание усомниться в корректности общепринятого подхода к интерпретации находок планктонных микроводорослей на значительных глубинах как результату простого вертикального переноса.

Таким образом, в результате проведенных исследований были получены следующие результаты.

На основе анализа архивных и оригинальных данных подтвержден высокий продукционный потенциал сообществ зоопланктона в южной части Баренцева моря. При детальном изучении кормового зоопланктона у берегов Кольского полуострова в летний период выделены две зоны с повышенной биомассой и продукцией. В прибрежных водах архипелага Шпицберген биомасса и суточная продукция зоопланктона достигали высоких значений, которые сопоставимы с характерными показателями для фронтальных зон Баренцева моря.

Впервые выявлены основные черты пространственного распределения фитопланктона на всей акватории Печорского моря.

В зоне ледовой кромки показано наличие “прикромочного эффекта” для фитопланктона (в период, предшествующий весеннему цветению) и для зоопланктона (в зимний период). В июле в поверхностном слое зоны дрейфующих льдов был зафиксирован пик прикромочного цветения фитопланктона с характерным набором доминант и значениями биомассы.

Показано, что в Баренцевом море Полярный фронт не является границей между различными пелагическими фитоценозами, но при этом в ранневесенний период четко отделяет высокопродуктивные арктические водные массы от атлантических с низким уровнем развития первичных продуцентов. Различия в динамике численности и биомассы бактериоценозов двух водных масс определяются органическим веществом различного генезиса.

В период полярной ночи определены количественные и качественные характеристики фитопланктона, а также особенности его пространственного распределения. Впервые было отмечено активное протекание репродуктивных процессов у мелких копепод *O. similis* и *Microcalanus* sp. в водах архипелага Шпицберген. Показано, что наиболее массовым компонентом планктона являлись вирусы. Их значительные концентрации свидетельствовали не только о повышенной вирусной продукции, но и о пониженной скорости инактивации фагов в условиях низких температур и отсутствия ультрафиолета. Пул растворенного органического вещества, используемого для развития бактериопланктона, существенно пополнялся в результате процессов вирусного лизиса части популяций клеток-хозяев.

В бентали центральной части Баренцева моря обнаружено автохтонное сообщество микроводорослей, представляющее собой обедненный фрагмент арктических литоральных сообществ микрофитобентоса. Нижней границей распространения этого альгоценоза на Баренцевоморском шельфе определена изобата 300 м.

Литература

Адров Н.М., Денисенко С.Г. Океанографическая характеристика Печорского моря // Биогеоценозы гляциальных шельфов Западной Арктики. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1996. С. 164–166.

Бардан С.И., Сербов Н.Г. Фракталы в биогеографических закономерностях, определяющих состав бактериоценозов зимнего планктона на примере Печорского моря // Вестн. Одесского гос. экол. ун-та. 2014. В. 17. С. 141–156.

Бойцов В.Д. Температура воды // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1985. С. 30–37.

Васютина Н.П. Фитопланктон юго-восточной части Баренцева моря в июле–августе 1977 г. // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М.: Гидрометеиздат, 1991. С. 127–134.

Ведерников В.И. Зависимость ассимиляционного числа и концентрации хлорофилла *a* от продуктивности вод в различных температурных областях Мирового океана // Океанология. 1975. Т. 15, вып. 4. С. 703–707.

Виркетис М.А., Киселев И.А. О планктоне Чешской губы // Исследования морей СССР. 1933. Вып. 18. С. 115–144.

Влияние вирусов на бактериопланктон открытой и прибрежной части Баренцева моря / М.П. Венгер, А.И. Копылов, Е.А. Заботкина, П.Р. Макаревич // Биология моря. 2016. Т. 42, № 1. С. 19–26.

Вода. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла *a*. Государственный контроль качества воды. М.: Изд-во стандартов, 2001. 10 с.

Воды Баренцева моря: структура, циркуляция, изменчивость / В.К. Ожигин, В.А. Ившин, А.Г. Трофимов, А.Л. Карсаков, М.Ю. Анциферов. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2016. 260 с.

Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. Экология зоопланктонных сообществ Баренцева моря и сопредельных вод. СПб.: Реноме, 2015. 736 с.

Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. Географические закономерности распределения интегральных показателей зоопланктона в Баренцевом море в летний период // Изв. РАН. Сер. Географ. 2016. № 3. С. 40–46.

Дружков Н.В. Новый тип арктической сукцессионной системы микрофитопланктона в зонах контакта выводных ледников Новой Земли и прибрежной пелагиали Баренцева моря // Биологические процессы и эволюция морских экосистем в условиях океанического перигляциала: Тез. докл. Междунар науч. конф., Мурманск, 22–23 октября 1996 г. Мурманск: Русская Лапландия, 1996. С. 29–30.

Елишин Ю.А. Приток речных вод в Баренцево и Белое моря и его колебания внутри года и в многолетнем разрезе // Водные ресурсы. 1979. № 2. С. 65–69.

Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1985. 218 с.

Зубакин Г.К. Крупномасштабная изменчивость состояния ледяного покрова Северо-Европейского бассейна. Л.: Гидрометеиздат, 1987. 160 с.

Изменчивость природных условий в шельфовой зоне Баренцева и Карского морей / Ред. А.И.Данилов и др. СПб.: Изд-во ААНИИ, 2004. 432 с.

Кольцова Т.И. Определение объема и поверхности клеток фитопланктона // Биол. науки. 1970. № 6. С. 114–120.

Комплексные исследования больших морских экосистем России / Отв. ред. Г.Г. Матишов. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2011. 516 с.

Кособокова К.Н. Зоопланктон Арктического бассейна. Структура сообществ, экология, закономерности распределения. М.: ГЕОС, 2012. 272 с.

Ларионов В.В. Общие закономерности пространственно-временной изменчивости фитопланктона Баренцева моря // Планктон морей Западной Арктики. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1997. С. 65–127.

Макаревич П.Р. Фитопланктонные сообщества // Экосистемы, биоресурсы и антропогенное загрязнение Печорского моря. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1996. С. 50–54.

Макаревич П.Р., Дружкова Е.И. Функционирование пелагических и криопелагических экосистем в покрытых льдом участках Баренцева и Карского морей // Биология и океанография Северного морского пути: Баренцево и Карское моря. М.: Наука, 2007. С. 50–63.

Макаревич П.Р., Дружкова Е.И. Сезонные циклические процессы в прибрежных планктонных альгоценозах северных морей. Ростов н/Д: Изд-во Южн. науч. центра РАН, 2010. 280 с.

Макаревич П.Р., Ларионов В.В. Годовой цикл развития планктонного фитоценоза Обь-Енисейского мелководья Карского моря // Биология моря. 2011. Т. 37, № 1. С. 3–8.

Макаревич П.Р., Олейник А.А. Фитопланктон Баренцева моря в весенний период: состав и структура в районе ледовой кромки // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2017. Т. 2(8). Сер. Океанология. Вып. 4. С. 50–58.

Макаревич П.Р., Олейник А.А. Фронтальные зоны Баренцева моря: структурная организация сообществ микропланктона // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2018. Т. 4(9). Сер. Океанология. Вып. 5. С. 22–29.

Макаревич П.Р., Дружкова Е.И., Ларионов В.В. Структура сезонной сукцессии фитопланктона Баренцева и Карского морей: регуляция или саморегуляция? // Морские экосистемы и сообщества в условиях современных климатических изменений. СПб.: Реноме, 2014. С. 99–121.

Методические рекомендации по анализу количественных и функциональных характеристик морских биоценозов северных морей. Ч. 1. Фитопланктон. Зоопланктон. Взвешенное органическое вещество. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1989. 29 с.

Мишустина И.Е., Батурина М.В. Ультрамикрорганйзмы и органическое вещество океана. М: Наука, 1984. 94 с.

Мордасова Н.В. Косвенная оценка продуктивности вод по содержанию хлорофилла // Тр. ВНИРО. 2014. Т. 152. С. 41–56.

Особенности организации пелагиали в районе архипелага Земля Франца-Иосифа в летний период / И.В. Берченко, Е.И. Дружкова, А.А. Олейник, Т.Г. Ишкулова, М.П. Венгер // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2014. Т. 4(23). Сер. Океанология. Вып. 2. С. 112–150.

Паутова Л.А. Структура основных компонентов микрофитопланктона Печорского моря в летний период // Опыт системных океанологических исследований в Арктике. М.: Научный мир, 2001. С. 356–363.

Паутова Л.А. Фитопланктон Печорского моря // Печорское море: Системные исследования. М.: МОРЕ, 2003. С. 171–194.

Планктон морей Западной Арктики / Отв. ред. Г.Г. Матишов. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1997. 352 с.

Руководство по методам биологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 236 с.

Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана / Под ред. В.В. Сапожникова. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 202 с.

Рыжов В.М. Фитопланктон // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1985. С. 100–105.

Сорокин Ю.И., Вишневцев В.С., Домников В.С. Биологическая структура вод, ее изменчивость и состояние гидробионтов // Техногенное загрязнение и процессы естественного самоочищения. М.: Недра, 1996. С. 266–312.

Структура фитопланктонного сообщества в области Полярного фронта восточной части Баренцева моря в конце вегетационного сезона / В.М. Сергеева, Л.С. Житина, С.А. Мошаров, А.А. Недоспасов, А.А. Полухин // Океанология. 2018. Т. 58, № 5. С. 763–773.

Усачев П.И. Состав и распределение фитопланктона Баренцева моря летом 1931 года // Тр. Арктич. ин-та. 1935. Т. 21. С. 1–94.

Физико-географическая характеристика / С.Л. Никифоров, Н.Н. Дунаев, С.А. Огородов, А.В. Артемьев // Печорское море: Системные исследования. М.: МОРЕ, 2003. С. 27–92.

Химические процессы в экосистемах северных морей (гидрохимия, геохимия, нефтяное загрязнение) / Г.Г. Матишов, Л.Г. Павлова, Г.В. Ильин, Т.Л. Щекатурина, Щ.Г. Миронов, В.С. Петров. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1997. 404 с.

Эволюция экосистем и биогеография морей европейской Арктики / Г.Г. Матишов, С.Ф. Тимофеев, С.С. Дробышева, В.М. Рыжов. СПб.: Наука, 1994. 222 с.

Annual cycle in abundance, distribution, and size in relation to hydrography of important copepod species in the western Arctic Ocean / С.Ј. Ashjian, R.G. Campbell, H.E. Welch et al. // Deep Sea Res. Part I: Oceanographic Research Papers. 2003. Vol. 50, № 10–11. P. 1235–1261.

Binder B. Reconsidering the relationship between virally induced bacterial mortality and frequency of infected cells // Aquat. Microbial. Ecol. 1999. Vol. 18. P. 207–215.

Cahoon L.B. The role of benthic microalgae in neritic ecosystems // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 1999. Vol. 37. P. 47–86.

Cahoon L.B., Laws R.A. Benthic diatoms from the north Carolina continental shelf: inner and mid shelf // J. Phycol. 1993. Vol. 29. P. 257–263.

Caron D.A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplakton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures // Applied and Environmental Microbiology. 1983. Vol. 46. P. 491–498.

Differential heterotrophic utilization of organic compounds by diatoms and bacteria under light and dark conditions / N.C. Tuchman, M.A. Schollett, S.T. Rier, P. Geddes // *Hydrobiologia*. 2006. Vol. 561. P. 167–177.

Druzhkov N., Grönlund L., Kuznetsov L. The phytoplankton of the Pechora Sea, the Pechora Bay and the Cheshskaya Bay // *Pechora Sea Ecological Studies in 1992–1995: Final Report*. Finnish-Russian Offshore Technology Working Groupe. Rep. B13. 1997. P. 41–52.

Durand M.D., Olson R.J. Contribution of phytoplankton light scattering and cell concentration changes to diel variations in beam attenuation in the cell equatorial Pacific from flow cytometric measurements of pico-, ultra- and nanoplankton // *Deep-Sea Res.* 1996. Pt. 2, Vol. 43. P. 891–906.

Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. Macrozooplankton of the Arctic – The Kara Sea in relation to environmental conditions // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2017. Vol. 188. P. 38–55.

Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. Mesozooplankton in the Kola Transect (Barents Sea): Autumn and winter structure // *J. Sea Res.* 2018. Vol. 142. P. 125–131.

Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. Summer macrozooplankton assemblages of Arctic shelf: A latitudinal study // *Continental Shelf Res.* 2019. Vol. 188. P. 103967.

Environmental-control and potential fate of size-fractionated phytoplankton production in the Greenland Sea (75° N) / L. Legendre, M. Gosselin, H.J. Hirche, G. Kattner, G. Rosenberg // *Marine Ecology–Progress Series*. 1993. Vol. 98. P. 297–313.

Franks P.J.S., Chen C. Plankton production in tidal fronts: a model of Georges Bank in summer // *J. Marine Res.* 1996. Vol. 54. P. 631–651.

Grönlund L., Kuznetsov L., Druzhkov N. Hydrology of the Pechora Sea, the Pechora Bay and the Cheshskaya Bay // *Pechora Sea Ecological Studies in 1992–1995: Final Report*. Finnish-Russian Offshore Technology Working Groupe. Rep. B13. 1997. P. 15–28.

Hirche H.J. Overwintering of *Calanus finmarchicus* and *Calanus helgolandicus* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1983. Vol. 11, № 3. P. 281–290.

Hodal H., Kristiansen S. The importance of small-celled phytoplankton in spring blooms at the marginal ice zone in the northern Barents Sea // *Deep-Sea Res.* 2008. Part II. Vol. 55, iss. 20–21. P. 2176–2185.

Hydrography, chemistry, chlorophyll a, phytoplankton and zooplankton species composition and biomass in the Pechora Sea in 1993 / L. Grönlund, L. Kuznetsov, O. Fomin et al. // *Pechora Sea Ecological Studies in 1993*. Finnish-Russian Offshore Technology Working Groupe. Rep. B5. 1994. P. 3–34.

In the dark: A review of ecosystem processes during the Arctic polar Night / J. Berge, P.E. Renaud, G. Darnis, F. Cottier, K. Last, Gabrielsen et al. // *Prog. Oceanogr.* 2015. Vol. 139. P. 258–271. Doi: 10.1016/j.pcean.2015.08.005.

Kuznetsov L., Grönlund L., Druzhkov N. The annual production cycle in the Pechora Sea, the Pechora Bay and the Cheshskaya Bay // *Pechora Sea Ecological Studies in 1992–1995: Final Report*. Finnish-Russian Offshore Technology Working Groupe. Rep. B13. 1997. P. 53–68.

Lipids and life strategy of Arctic Calanus / S. Falk-Petersen, P. Mayzaud, G. Kattner et al. // *Mar. Biol. Res.* 2009. Vol. 5, № 1. P. 18–39.

Lischka S., Hagen W. Life histories of the copepods *Pseudocalanus minutus*, *P. acuspes* (Calanoida) and *Oithona similis* (Cyclopoida) in the Arctic Kongsfjorden (Svalbard) // *Polar Biol.* 2005. Vol. 28. P. 910–921.

Lischka S., Hagen W. Seasonal dynamics of mesozooplankton in the Arctic Kongsfjord (Svalbard) during year-round observations from August 1998 to July 1999 // *Polar Biol.* 2016. Vol. 39, № 10. P. 1859–1878.

Loeng H. Ecological features of the Barents Sea // *Proceed. 6th Conf. Com. Arctique Internat.*, 13–15 May 1985. Leiden: E.J. Brill, 1989. P. 327–365.

Makarevich P.R., Druzhkova E.I., Larionov V.V. Primary producers of the Barents Sea // *Diversity of Ecosystems.* 2012. P. 367–393. URL: <http://www.intechopen.com/books/diversity-of-ecosystems/primary-producers-of-the-barents-sea>

Middelboe M., Glud R.N., Sejr M.K. Bacterial carbon cycling in an sub-arctic fjord: A seasonal study on microbial activity, growth efficiency and virus induced mortality in Kobbefjord, Greenland // *Limnol. Oceanogr.* 2012. Vol. 57, № 6. P. 1732–1742.

Noble R.T., Fuhrman J.A. Use of SYBR Green for rapid epifluorescence count of marine viruses and bacteria // *Aquat. Microb. Ecol.* 1998. Vol. 14. P. 113–118.

Physical and biological characteristics of the pelagic system across Fram Strait to Kongsfjorden / H. Hop, S. Falk-Petersen, H. Svendsen, S. Kwasniewski, V. Pavlov, O. Pavlova, J.E. Søreide // Prog. Oceanogr. 2006. V. 71. P. 182–231.

Plankton production, nutrient concentration and hydrography at the Pechora Sea, in 1994 / L. Grönlund, L. Kuznetsov, O. Fomin et al. // Pechora Sea Ecological Studies in 1994. Finnish-Russian Offshore Technology Working Group. Rep. B6. 1995. P. 3–30.

Plankton distribution associated with frontal zones in the vicinity of the Pribilof Islands / M.V. Flint, I.N. Sukhanova, A.I. Kopylov, S.G. Poyarkov, T.E. Whitledge // Deep-Sea Res. II. 2002. Vol. 49, № 26. P. 6069–6093.

Plankton community composition and vertical migration during polar night in Kongsfjorden / J.C. Grenvald, T.A. Callesen, M. Daase et al. // Polar Biol. 2016. Vol. 39, № 10. P. 1879–1895.

Porter K.G., Feig Y.S. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. Vol. 25, № 5. P. 943–948

Ryther J.H. Photosynthesis and fish production in the sea // *Science.* 1969. Vol. 166. P. 72–76.

Sakshaug E., Skjoldal H.R. Life at the ice edge // *Ambio.* 1989. Vol. 18. P. 60–67.

Sakshaug E. Biomass and productivity distributions and their variability in the Barents Sea // *ICES J. Mar. Sci.* 1997. Vol. 54. P. 341–350.

Sakshaug, E. Primary and secondary production in the Arctic Seas / R. Stein, R.W. Macdonald (Eds.) // *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean.* Heidelberg; Berlin: Springer, 2004. P. 57–81.

Strass V.H., Nöthig E.-M. Seasonal shifts in ice edge phytoplankton blooms in the Barents Sea related to the water column stability // *Polar Biol.* 1996. Vol. 16. P. 409–422.

Studies of bacterioplankton and chlorophyll a in the Polar frontal zone region / T. Shirokolobova, M. Venger, A. Vashchenko, V. Vodopyanova, P. Makarevich, T. Maximovskaja, P. Vashchenko // Тезисы докладов 26-й Международной конференции Тихоокеанского конгресса морских наук и технологий “Морские науки и современные технологии для устойчивого развития” (РАСОН-2019), 16–19 июля 2019 г., г. Владивосток. Владивосток: Изд. ТОИ ДВО РАН, 2019. С. 163.

Vetrov A.A., Romankevich E.A. Carbon cycle in the Russian Arctic seas. Berlin: Springer, 2004. 332 p.

Wells L.E., Deming J.W. Significance of bacterivory and viral lysis in bottom waters of Franklin Bay, Canadian Arctic, during winter// *Aquat. Microbiol. Ecol.* 2006. Vol. 43. P. 209–221.

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4.004
УДК 591.5:597.08 (268.4 + 268.5)

**О.В. Карамушко, Н.Г. Журавлева, Л.И. Карамушко, О.Ю. Кудрявцева,
Е.В. Смирнова, Е.В. Расхожева, О.В. Бондарев, С.А. Чаус**
Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ЛАБОРАТОРИИ ИХТИОЛОГИИ ММБИ РАН В МОРЯХ АРКТИКИ В 2015–2019 гг.

Аннотация

Представлены основные результаты исследований лаборатории ихтиологии ММБИ РАН с 2015 по 2019 гг. Приведены сведения по ихтиофауне бухт и фьордов Северо-Восточной Гренландии, пространственному распределению представителей семейств Cottidae, Liparidae и Zoarcidae в арктических морях России, а также динамике разнообразия рыб в литоральной и сублиторальной зонах Восточного Мурмана. Получены количественные данные по продуктивности сайки Баренцева моря, биоэнергетике и адаптациям бореальных и арктических видов рыб. Рассматриваются аспекты морфологии тимуса личинок пинагора, используемого в аквакультуре для борьбы с паразитическими ракообразными.

Ключевые слова: ихтиофауна, пространственное распределение, ликоды, липарисы, арктический шлемоносный бычок, сайка, адаптации, продукция, аквакультура, Арктика, Северо-Восточная Гренландия.

**O.V. Karamushko, N.G. Zhuravleva, L.I. Karamushko, O.Yu. Kudryavtseva,
E.V. Smirnova, E.V. Raskhozheva, O.V. Bondarev, S.A. Chaus**
Murmansk Marine Biological Institute RAS, Murmansk, Russia

MAIN RESULTS OF RESEARCH OF THE LABORATORY OF ICHTHYOLOGY OF THE MMBI RAS IN THE ARCTIC SEAS DURING 2015–2019

Abstract

The main results of researches of laboratory of ichthyology of the MMBI RAS in the period from 2015 to 2019 are presented. Data on the ichthyofauna of bays and fjords of North-Eastern Greenland, spatial distribution of some species of the

Cottidae, Liparidae and Zoarcidae families in the Arctic seas of Russia, as well as on the dynamics of fish diversity in the coastal and sub-coastal zones of Eastern Murmansk are provided. Quantitative data on Barents sea Polar cod productivity, bioenergetic and adaptations of boreal and Arctic fish species were obtained. Aspects of the morphology of the thymus of lumpfish larvae used in aquaculture to control parasitic crustaceans are considered.

Keywords: ichthyofauna, spatial distribution, eelpouts, snailfishes, arctic staghorn sculpin, polar cod, adaptations, production, aquaculture, Arctic, North East Greenland.

Введение. Исследования разнообразия, структуры и процессов функционирования рыбной части сообществ экосистем арктических регионов имеют важное теоретическое и прикладное значение. Несмотря на очевидную актуальность таких направлений работ как систематика, разнообразие, зоогеография, продуктивность, экофизиология рыб, полученные к настоящему времени результаты не дают целостных представлений о закономерностях формирования ихтиофауны Арктики. До настоящего времени недостаточно освещена биология отдельных видов и групп рыб (Cottidae, Psychrolutidae, Liparidae, Zoarcidae и др.), играющих заметную роль в полярных районах северных морей, практически нет данных по продукционным показателям и их динамике для основных промысловых видов, которые в водах высоких широт составляют до 90–95 % биомассы всех рыб (Карамушко, 2005). В последние десятилетия не проводилась оценка значимости и потенциала прибрежной зоны для формирования численности поколений промысловых видов рыб и разнообразия ихтиофауны в бухтах и заливах Баренцева моря. А без анализа продукционных показателей невозможно решить проблемы восстановления численности и рационального использования вида. Кроме того, существенное влияние на экосистемы северных морей оказывают глобальные и локальные климатические изменения.

В настоящее время исследованию процессов влияния климатических колебаний на экосистемы высоких широт уделяется большое внимание. Поэтому актуальной задачей является анализ местообитаний рыб и возможные изменения в их распространении. Положение ареалов рыб определяется как общими эволюционными процессами формирования видового разнообразия, так и современными пространственно-временными особенностями климатических флуктуаций. Исследование причинно-следственных связей организмов с абиотическими свойствами среды обитания, позволяющих получать данные о типологии ареалов, а также их динамике, является важнейшей задачей современной зоогеографии. Особого внимания заслуживают виды, живущие в высокоширотных районах, где любые изменения могут оказать существенное влияние на размеры их жизненного пространства. Это касается представителей

арктической немигрирующей ихтиофауны, составляющей заметную долю рыбной части сообществ северных морей России (Karamushko, 2012). Для большинства из них отсутствуют данные о степени влияния тех или иных факторов на формирование местообитаний, а без этого проблематично прогнозирование возможных экосистемных последствий глобальных климатических процессов и техногенных воздействий при разработке и эксплуатации шельфовых месторождений углеводородов.

Важнейшей задачей является также исследование механизмов взаимозависимости скоростей пластического и генеративного роста с энергетическим обменом, а также со скоростью питания пойкилотермных животных. В настоящее время стало очевидным, что положение о том, что эволюционная адаптация полярных видов рыб к низким температурам компенсирует неблагоприятное воздействие этого фактора среды повышением скорости стандартного или рутинного обмена, не подтверждается. Поэтому, на основании выявленных закономерностей необходимо получить количественную оценку соотношения между скоростями роста, энергетического обмена и потребления пищи у морских видов рыб при различных температурах.

Наряду с фундаментальными работами важным аспектом современных прикладных исследований является совершенствование технологий выращивания различных видов морских рыб. Основная проблема технологического алгоритма получения конечной продукции – относительно высокая смертность молоди на ранних этапах развития. Предполагается, что главной причиной данного явления может быть недостаточное развитие пищеварительного тракта, приводящее к дефициту поступления в организм энергии, необходимой для процессов жизнедеятельности и роста. В целом, эколого-морфофизиологические и цитологические особенности культивируемой молоди морских рыб изучены к настоящему времени недостаточно. В мировой аквакультуре подобные исследования являются приоритетными. Применение нестандартных подходов требует разработка биологических методов защиты рыб от паразитических ракообразных, которые наносят высокий экономический ущерб. Это одно из актуальных направлений, позволяющих избавиться от медикаментозной обработки рыб, что заметно повысит качество продукции и полностью исключит влияние индустриального выращивания на окружающую среду.

Именно на решение некоторых из указанных выше проблем и была направлена деятельность сотрудников лаборатории ихтиологии в 2015–2019 гг.

Результаты и обсуждение. Исследования сотрудников лаборатории осуществлялись на обширной морской акватории, включающей шесть из четырнадцати высокоширотных, главным образом арктических морей Северного Ледовитого океана от заливов Северо-Восточной Гренландии на западе до открытых районов Восточно-Сибирского моря на востоке.

Следует отметить, что различные характеристики рыбной части сообществ, полученные у Гренландии, являются отражением естественных процессов, происходящих в морских экосистемах заливов, шельфа и континентального склона, поскольку эти районы являются закрытой территорией для любой хозяйственной деятельности.

Исследования ихтиофауны прибрежных вод Гренландии ведутся с XVIII века и связаны с такими выдающимися ихтиологами как Фабрициус (Fabricius), Рейнхард (Reinhardt), Крёйер (Krøyer), Люткен (Lütken), Йенсен (Jensen) и др. Основная часть изысканий проводилась у западного и юго-восточного побережья Гренландии, а районы севернее Аммасалика и Датского пролива посещались экспедициями крайне редко (исключение – район Dave bukt) и оставались не обследованными вплоть до настоящего времени. В последние годы в фьордах, бухтах, на шельфе и континентальном склоне было проведено несколько международных комплексных экспедиций. В результате анализа собранных данных получены первые сведения о видовом составе и структуре ихтиофауны Северо-Восточной Гренландии. Установлено, что в 10 фьордах и бухтах на участке побережья протяженностью 930 км встречается 35 видов рыб, относящихся к 25 родам, 15 семействам и 8 отрядам (Карамушко и др., 2019). Один из видов – *Careproctus micropus* (Günther, 1887), отмечен для гренландских вод впервые, а четыре вида – *Amblyraja hyperborea* (Collett, 1879), *Amblyraja radiata* (Donovan, 1808), *Gadus morhua* Linnaeus, 1758, *Sebastes mentella* Travin, 1951 – ранее у Северо-Восточной Гренландии не встречались (A checklist ..., 2010). Наиболее представительным по числу семейств в ихтиофауне бухт и фьордов Северо-Восточной Гренландии является отряд Scorpaeniformes (6), а самые многочисленные семейства – Cottidae (7), Zoarcidae (7), Liparidae (5). Представители только этих трех семейств формируют более половины видового состава рыб (54 %). Ихтиофауна отдельных бухт и фьордов состоит из 6–20 видов, причем представители самых многочисленных семейств, указанных выше, а также Gadidae (2 вида) встречаются повсеместно. Результат кластерного анализа видового состава рыб в обследованных районах показал, что в целом их сходство достаточно высокое (60.9–78.3 %) за исключением мелководной и относительно слабо выраженной бухты Mugg, ихтиофауна которой отличается от остальных районов на 60 %.

Структура рыбной части сообществ фьордов и бухт представлена на основании их биомассы, что дает реальное представление о функциональной роли каждой группы рыб в отдельных локальных районах прибрежной экосистемы Северо-Восточной Гренландии. Во всех заливах (фьордах, бухтах) основную долю биомассы рыб формируют сайка и ледяная треска (рис. 1). Поэтому основной перенос вещества и энергии в этом районе осуществляется за счет арктических криопелагических видов рыб, питающихся планктоном, а не донных бентоядных видов, как можно было предположить. Индексы разнообразия для этих районов, основанные на количественном

соотношении групп разного систематического уровня, очень низкие и для соотношения виды/роды составляли от 1.0 до 1.33, виды/семейства от 1.43 до 2.0 и роды/семейства от 1.22 до 1.83, что гораздо ниже, чем для арктических морей России (Karamushko, 2012) и тем более для мировой ихтиофауны, где эти показатели на сентябрь 2018 г. составляли соответственно 6.7, 59.2 и 8.8 (Catalog ..., 2018).

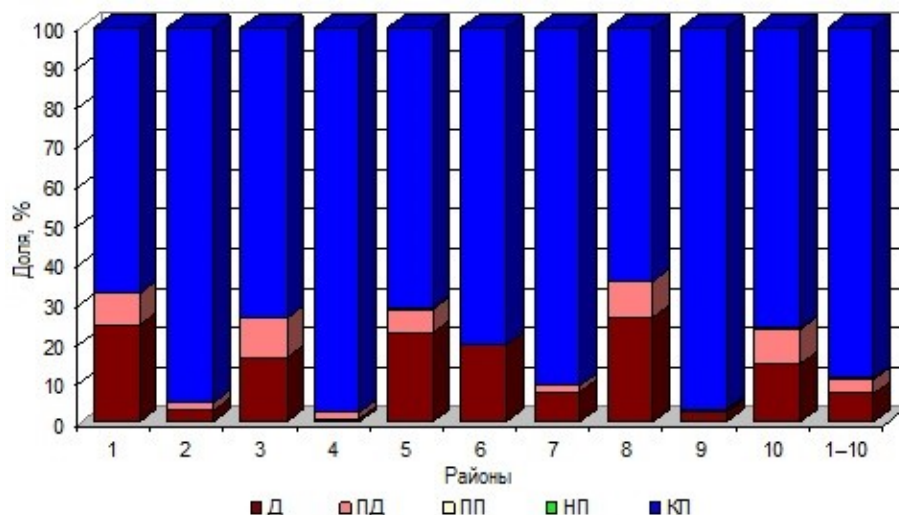


Рис. 1. Биотопическая структура ихтиофауны (по биомассе рыб) фьордов и бухт Северо-Восточной Гренландии:

Д – донные, ПД – придонные, ПП – придонно-пелагические, НП – неритопелагические, КП – криопелагические; 1 – Dave bukt, 2 – Bessel fjord, 3 – Brede fjord, 4 – Clevering fjord system, 5 – Moskusokse fjord, 6 – Mygg bukt, 7 – Kong Oskar fjord, 8 – Fleming fjord, 9 – Carlsberg fjord, 10 – Scoresbysund fjord

Fig. 1. Biotopic structure of the ichthyofauna of the fjords and bays of North-Eastern Greenland (by fish biomass):

Д – bottom, ПД – near bottom, ПП – near bottom-pelagic, НП – nerito-pelagic, КП – cryopelagic; 1 – Dave bukt, 2 – Bessel fjord, 3 – Brede fjord, 4 – Clevering fjord system, 5 – Moskusokse fjord, 6 – Mygg bukt, 7 – Kong Oskar fjord, 8 – Fleming fjord, 9 – Carlsberg fjord, 10 – Scoresbysund fjord

На шельфе и континентальном склоне Северо-Восточной Гренландии разнообразие ихтиофауны несколько выше, чем непосредственно в заливах. Индексы разнообразия этих акваторий на 2.3–7.9 % больше, чем в прилегающих бухтах и фьордах. В заливах и на шельфе перенос и трансформация энергии осуществляется за счет арктических криопелагических видов рыб, питающихся планктоном, а глубже 800 м основной группой пищевых сетей рыбной части сообществ, становятся бентофаги.

У Северо-Восточной Гренландии кроме традиционных видов рыб были обнаружены и представители бореальной ихтиофауны, ареал которых обычно приурочен к европейскому шельфу и континентальному склону. На нескольких станциях с глубиной 213–385 м и температурой придонных вод 0.3–1.8 °С обнаружена молодь атлантической трески и окуня-клювача, а также зафиксированы сонарные показатели взрослой

мойвы (рис. 2). Данные обстоятельства дают основание предполагать, что наблюдаемое потепление океана действительно оказывает влияние на распространение промысловых и непромысловых видов рыб в Арктике. Дальнейшее изменение климата может существенно повлиять на реалии настоящего времени, о чем было сказано ранее (Christiansen et al., 2014).

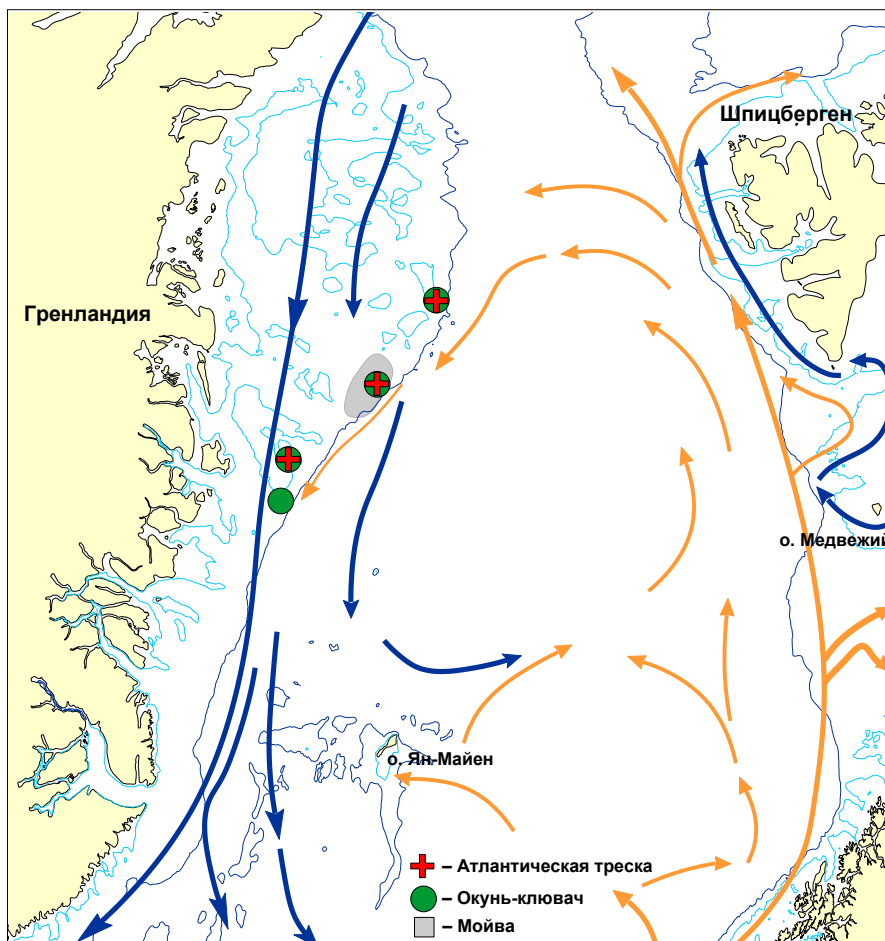


Рис. 2. Местоположение траловых поимок атлантической трески и окуня-клювача, а также сонарных наблюдений мойвы на континентальном склоне Северо-Восточной Гренландии

Fig. 2. Location of trawl catches of Atlantic cod and beaked redfish, as well as recorded sonar observations of capelin on the continental slope of North-Eastern Greenland

В последнее десятилетие атлантическая треска существенно расширила область распространения и у Шпицбергена, где достигла районов, лежащих уже севернее 80° с. ш. (Sources ..., 2015). Но у восточного побережья Гренландии этого не наблюдалось, а атлантическую треску ранее можно было встретить не севернее 67° с. ш. (Jørgensen et al., 2015). Поэтому поимка представителей промысловых

видов – атлантической трески, окуня-клювача и мойвы, на сотни километров севернее (трески – более чем на 1000 км), чем это наблюдалось ранее, открывает новый этап в интерпретации происходящих экосистемных преобразований, наблюдаемых в настоящее время. Следует отметить, что на некоторых станциях данные виды вылавливались вместе с местными арктическими представителями нативной ихтиофауны – ледяной треской *Arctogadus glacialis* (Peters, 1872) и сайкой *Boreogadus saida* (Lepetchin, 1774). Полученные данные указывают на наличие существенного влияния определенных факторов, главным из которых, по-видимому, следует считать повышение теплосодержания вод океана, что и приводит к появлению на этой акватории новых видов.

Очевидно, что климатические изменения происходят в Арктике повсеместно, в том числе и в ее российском секторе. Для подтверждения наличия возможных изменений необходимы достаточно постоянные наблюдения в таких морях как Карское, Лаптевых и Восточно-Сибирское, характеризующихся чрезвычайно суровыми условиями среды обитания. Среди представителей морской ихтиофауны данных районов преобладают арктические виды, подавляющее большинство которых относится к семействам Cottidae, Liparidae и Zoarcidae. Они играют важную роль в экосистемах полярных районов, но до настоящего времени нет полных сведений по их биологии, а без этого невозможно прогнозирование экосистемных последствий климатических процессов и разного рода техногенных воздействий. Поэтому были выполнены целенаправленные исследования причинно-следственных связей рыб и факторов среды обитания, что является обязательным условием получения данных о типологии ареалов, их динамике, общих закономерностях формирования рыбной части сообществ холодноводных экосистем. В частности, в море Лаптевых проведены исследования видов рода *Lycodes*, которые достаточно широко распространены в Арктике (Андрияшев, 1954; Mecklenburg et al., 2011; List ..., 2013). Из шести видов, которые были обнаружены в море Лаптевых в 2014 г., только пять встречались в уловах и ранее, а один вид – *Lycodes palearis* Gilbert, 1896, обнаружен в данном районе впервые. Таким образом, в настоящее время общее представительство рыб рода *Lycodes* для моря Лаптевых увеличилось до 12 видов. Среди обнаруженных видов наиболее обширная акватория распространения отмечена у полярного ликода, который встречался в основном в южной и восточной частях района исследований (рис. 3). Но даже у этого, относительно многочисленного вида, частота встречаемости в уловах составила 24.7 %. Сведения о том, что полярный ликод встречается на шельфе моря Лаптевых и в эстуарии р. Хатанги приводились и ранее, но наиболее широко данный вид распространен на юге и юго-западе (Андрияшев, 1948, 1954; Balushkin et al., 2011), хотя отдельные особи встречались и на северо-востоке моря (Chernova, Neyelov,

1995). В настоящее время можно с уверенностью сказать, что на северо-востоке моря Лаптевых полярный ликод также не является редким (рис. 3).

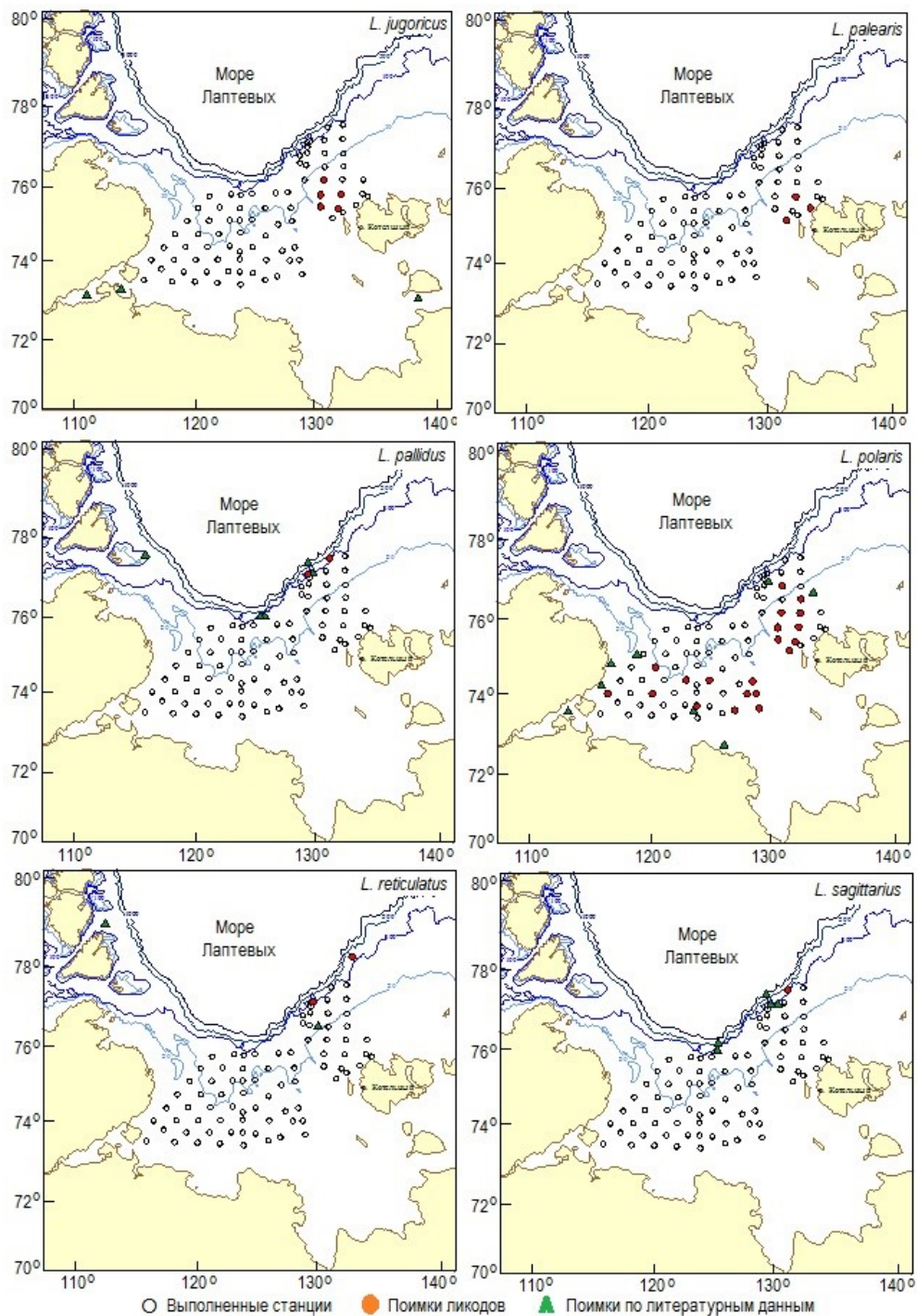


Рис. 3. Распределение ликодов в море Лаптевых
Fig. 3. Eelpouts distribution in the Laptev Sea

Югорский и гребенчатый ликоды были обнаружены только в одном локальном районе к северо-западу от о. Котельный, поэтому и частота их встречаемости была низкой – 6.2 и 3.7 % соответственно. Как уже было отмечено выше, это первая поимка гребенчатого ликода в море Лаптевых, так как ранее его ареал в Арктике ограничивался восточной частью Чукотского моря (Парин и др., 2014; Marine ..., 2018). Следует отметить, что югорский ликод также обнаружен гораздо севернее тех районов, которые известны по прежним поимкам (Андрияшев, 1948, 1954; Balushkin et al., 2011) и по ареалу вида в Арктике (Marine ..., 2018).

На континентальном склоне в северной части моря Лаптевых на приграничных станциях обследованного района были зарегистрированы единичные поимки трех видов ликодов – *L. pallidus*, *L. reticulatus* и *L. sagittarius* (рис. 3). Частота их встречаемости составила 1.2–2.5 %. Эти виды встречались в море Лаптевых и ранее, и их численность также была очень низкой (Chernova, Neyelov, 1995).

Другой важной группой рыб, представители которой могут служить объектами мониторинга, являются виды рода *Liparis*. Для трех из них – *L. bathyarcticus* Parr, 1931, *L. tunicatus* Reinhardt, 1836 и *L. cf. fabricii*, впервые для Карского, Восточно-Сибирского и моря Лаптевых выполнен факторный анализ местообитаний и построены карты пространственного распределения (рис. 4).

В составе ихтиофауны Карского, Восточно-Сибирского и моря Лаптевых рыбы семейства Liparidae могут составлять по биомассе до 32 %, поэтому исследование их распределения и приуроченности к какому-либо из биотопов имеет важное значение. По характеру географического ареала данные виды относятся к арктическим, живущим в основном в водах с отрицательными температурами, и поэтому изменения, происходящие в их распределении, могут служить достаточно надежным показателем перестройки рыбной части сообществ в периоды климатических изменений. Ранее работы такой направленности с представителями семейства Liparidae не проводились, поэтому полученные данные можно рассматривать как первый шаг в оценке состояния популяций липарид в российской Арктике.

Рассматриваемые виды рода *Liparis* встречаются на глубинах от 1.5 (Franz ..., 2014) до 1180 м (Парин и др., 2014). В период наших изысканий диапазон глубин обитания этих видов оказался значительно уже – 16–414 м, как и средние значения глубин обитания. Как известно, наиболее мелководным видом является арктический липарис *L. tunicatus*, который не встречается глубже 620 м (Боркин и др., 2008; Marine ..., 2018). В Карском море этот вид отмечен только в прибрежье – на участках с глубиной 20–21 м, что составляет только 4 % от общего количества станций с глубинами менее 50 м. В море Лаптевых на глубине до 50 м данный вид встречался чаще – 14.6 %, но максимальное значение этого показателя отмечено в Восточно-Сибирском море – 22.6 %. Для

арктического липариса температура придонных вод в местах его обитаний колебалась от -1.8 до 3.8°C (Marine ..., 2018), хотя в период наших исследований в 2017 г. в Восточно-Сибирском море в местах поимок в прибрежье зарегистрирована придонная температура 4.2°C .

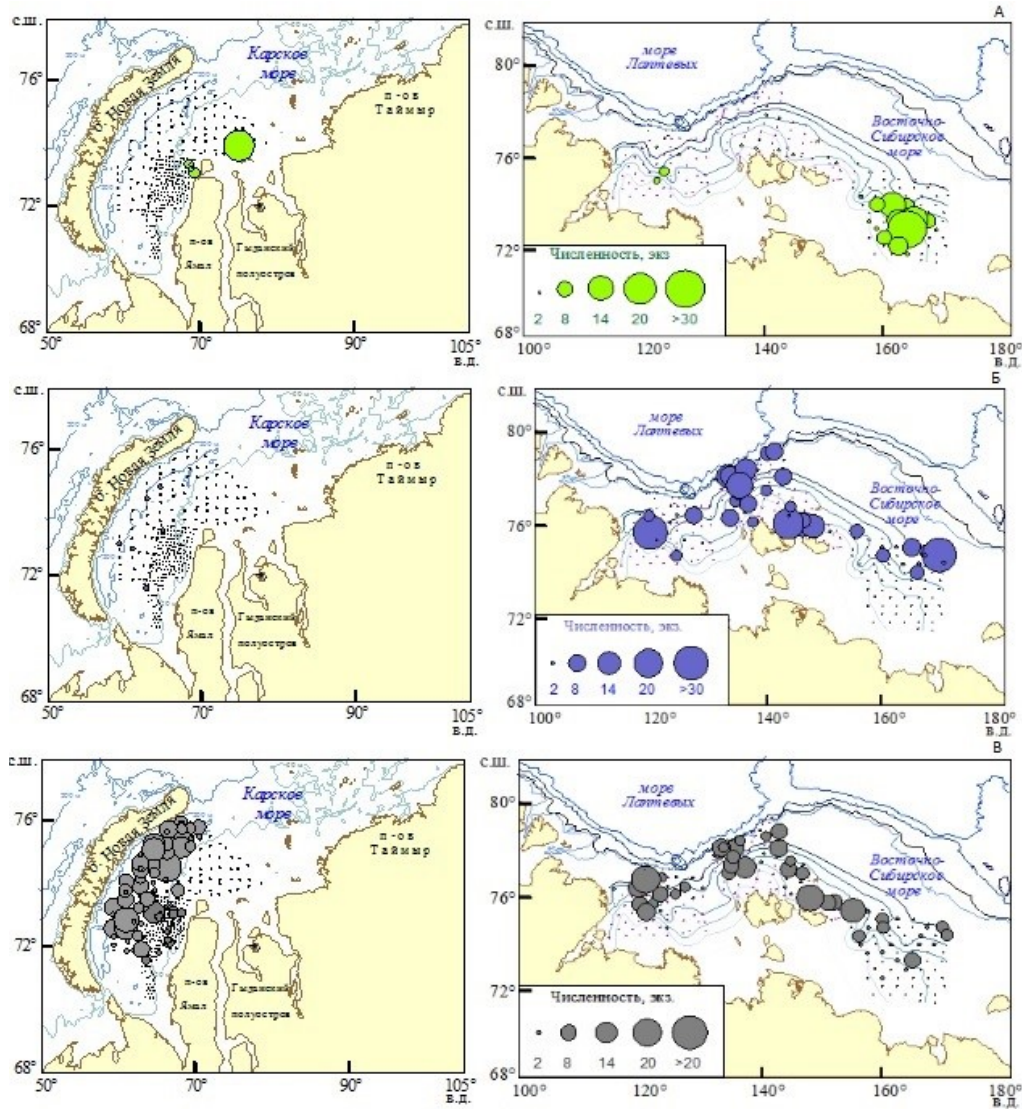


Рис. 4. Распределение *L. tunicatus* (А), *L. bathyartcticus* (Б) и *L. cf. fabricii* (В) в Карском, Лаптевых и Восточно-Сибирском морях

Fig. 4. Distribution of *L. tunicatus* (A), *L. bathyartcticus* (Б) и *L. cf. fabricii* (B) in the Kara, Laptev and East Siberian seas

Липарис Парра *L. bathyartcticus* распространен на глубинах от 1.5 (Franz ..., 2014) до 647 м (Chernova, 2011). В Карском море этот вид наиболее часто встречается ближе к Северному острову архипелага Новая Земля на глубине 180–186 м (Боркин и др., 2008). В других районах моря

липарис Парра достаточно малочислен и зарегистрирован только на 1.5 % станциях с глубинами более 50 м, тогда как в море Лаптевых его частота встречаемости составила 46 %, а в Восточно-Сибирском – 62 %. Известные температуры обитания для липариса Парра колеблются в пределах от –1.6 до 3.7 °С (Marine ..., 2018), но в наших сборах это вид был обнаружен при отрицательных температурах.

Многочисленный и широко распространенный чернобрюхий липарис *L. cf. fabricii* встречается на глубине от нескольких до 520 м (Marine ..., 2018), но у Северо-Восточной Гренландии обнаружен на глубине до 1215 м (наши данные). В Карском море этот вид встречался как в глубоких желобах, так и в более мелководных районах – от 80 до 250 м (Боркин и др., 2008), что подтверждают и собранные нами данные. В море Лаптевых, а также Восточно-Сибирском море встречаемость этого вида как на мелководье, так и в относительно глубоководных районах приблизительно одинакова (рис. 4). Среди всех видов именно у *L. cf. fabricii* наиболее широкий температурный диапазон обитания – от –1.7 °С (Russian-american ..., 2007; Atlantic ..., 2014) до 4.5 °С (Marine ..., 2018), но в период наших исследований в Карском море у п-ова Ямал в 2016 г. этот вид отмечен при более высокой придонной температуре – 6.61 °С. Большинство же поимок чернобрюхого липариса отмечено в водах с отрицательной температурой.

Анализ местообитаний, выполненный с помощью метода однофакторного дисперсионного анализа, показал достоверную зависимость пространственного распределения всех трех видов от глубины. Положительная зависимость частоты встречаемости от температуры обнаружена только для чернобрюхого липариса.

Из представителей сем. Cottidae наиболее полные сведения о пространственном распределении получены для арктического шлемоносного бычка *Gymnocanthus tricuspis* (Reinhardt, 1830) и всех трех видов рода *Triglops* – атлантического *T. murrayi* Günther, 1888, полярного *T. nybelini* Jensen, 1944 и остроносого *T. pingelii* Reinhardt, 1837.

Анализ плотности распределения арктического шлемоносного бычка, одного из самых многочисленных непромысловых видов в Карском море, показал, что максимальных значений величины плотности достигают в мелководных прибрежных районах северо-западного побережья п-ова Ямал (рис. 5). Сведения о более частой встречаемости этого вида в прибрежье отмечалось и ранее (Есипов, 1952; Андрияшев, 1954).

В абсолютных значениях плотность распределения колебалась в широких пределах (рис. 5), причем максимальные значения наблюдались в районе конвергенции морских вод и богатых биогенами опресненных вод р. Оби. Анализ распределения арктического шлемоносного бычка в Карском море показал, что с увеличением глубины возрастает и средняя длина половозрелых особей.

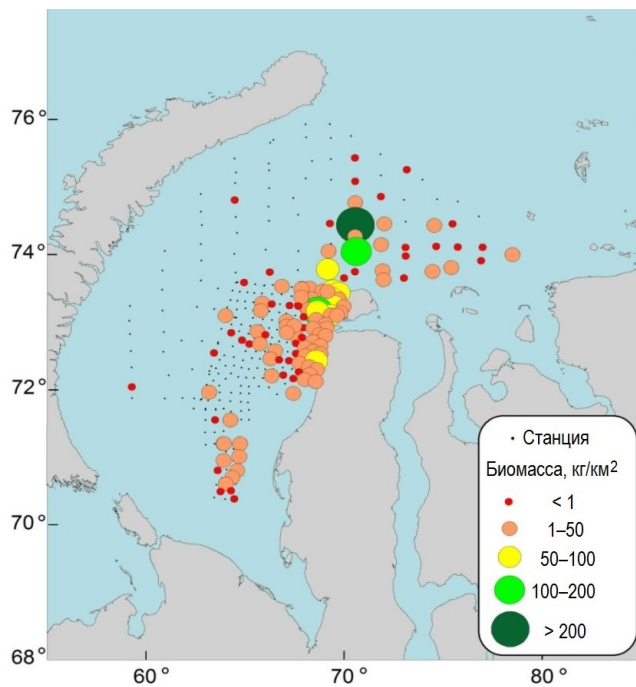


Рис. 5. Плотность распределения *G. tricuspis* в юго-западной части Карского моря
 Fig. 5. Density *G. tricuspis* distribution in the south-western part of the Kara Sea

В море Лаптевых количественные показатели данного вида варьируют в очень широком диапазоне: численность – 2.6–159.4 экз/км² (в среднем 16.8 экз/км²), биомасса – 0.01–3.31 кг/км² (в среднем 0.59 кг/км²). Максимальные значения численности и биомассы наблюдались на юго-западе и северо-востоке района исследований (рис. 6).

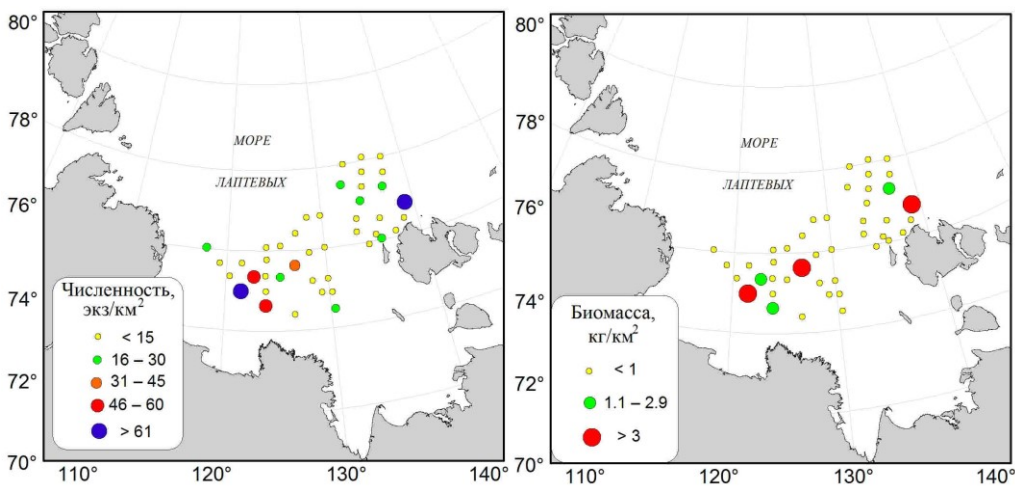


Рис. 6. Плотность распределения *G. tricuspis* в море Лаптевых
 Fig. 6. Density *G. tricuspis* distribution in the Laptev Sea

Другие представители сем. Cottidae, такие как атлантический триглопс *T. murrayi*, распространен на глубине 10–300 м и в основном только в южной части Баренцева моря (рис. 7), хотя изредка встречается вплоть до Земли Франца-Иосифа и Восточного Шпицбергена (Marine ..., 2018). Полярный триглопс *T. nybelini* Jensen, 1944 в отличие от бореального атлантического вида обитает на севере Баренцева, Карского морей и на континентальном склоне моря Лаптевых (Marine ..., 2018). В последние годы максимальные концентрации наблюдались в северо-западной части Баренцева моря. В Карском море *T. nybelini* в незначительных количествах отмечен только на севере в относительно глубоководных желобах и приграничных с Баренцевым морем районах, а также на склонах шельфа моря Лаптевых (рис. 7).

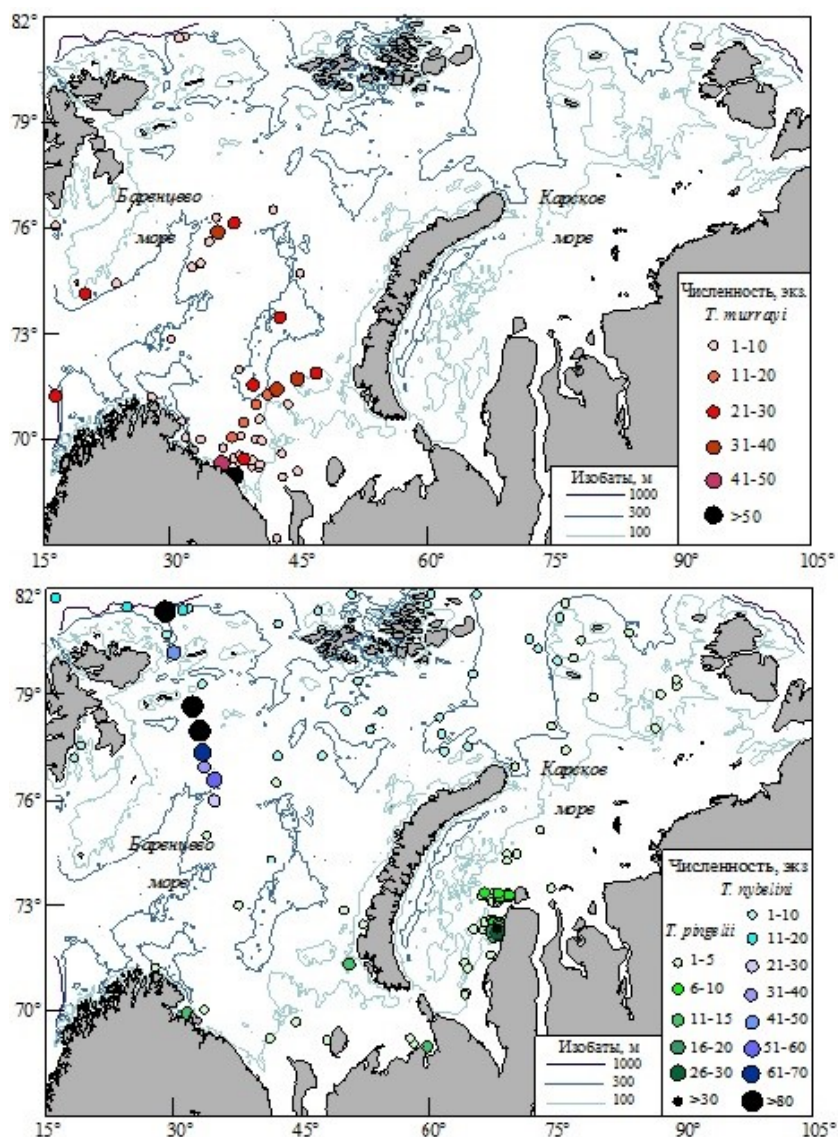


Рис. 7. Распределение *T. murrayi*, *T. nybelini* и *T. pingelii* в арктических морях России
 Fig. 7. Distribution *T. murrayi*, *T. nybelini* and *T. pingelii* in the Arctic seas of Russia

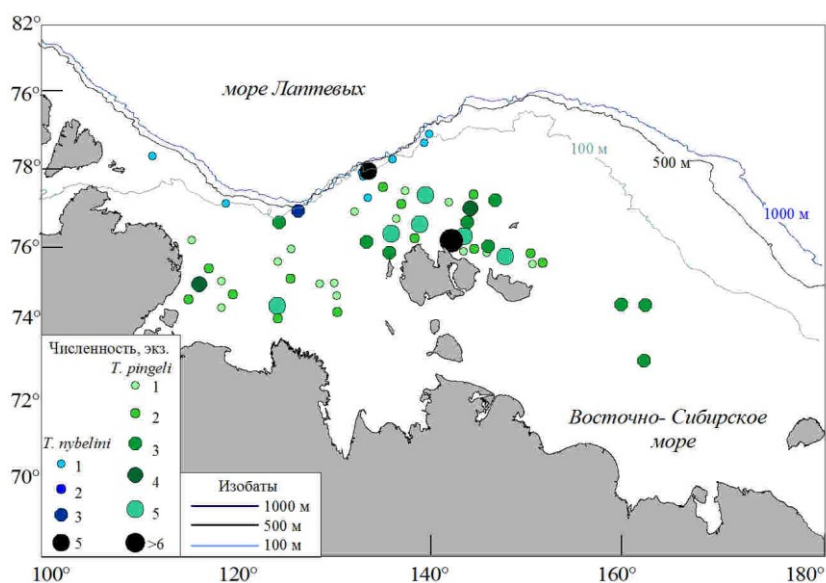


Рис. 7. Окончание
Fig. End

Следует отметить, что картирование реального распределения представителей семейств Cottidae, Liparidae и Zoarcidae в Карском и море Лаптевых выполнено впервые.

Для многих видов рыб, в том числе и промысловых, литорально-сублиторальные зоны побережья Баренцева моря являются важным биотопом формирования численности поколений, обеспечивая благоприятные условия для питания, роста и защиты от хищников на ранних, наиболее уязвимых этапах онтогенеза. Несмотря на высокое видовое разнообразие и экологическую значимость, ихтиофауна этих районов исследуется редко. Наиболее обширные и полные сведения о видовом составе и распределении рыб, обитающих в побережье, получены в основном для акватории Кольского залива (Дерюгин, 1915; Расс, 1929; Карамушко, Юначева, 2005; Линников, 2007; Карамушко и др., 2009; Кудрявцева, 2012; Бондарев, 2018). Ихтиологические наблюдения в губах Восточного Мурмана проводились и ранее (Чумаевская-Световидова, 1955; Миронова, 1956, 1957; Чугунова, 1967), однако вопросы распределения рыб и биоразнообразия прибрежной ихтиофауны до настоящего времени не рассматривались. В связи с этим фаунистические исследования рыбной части прибрежных сообществ губ Восточного Мурмана были возобновлены в 2008 г.

Результаты многолетнего мониторинга показывают, что общая численность и биомасса рыб в эти годы были непостоянными (рис. 8). Основной вклад в межгодовую вариацию обилия рыб в побережье исследованных губ вносила сайда *Pollachius virens* (Linnaeus, 1758),

максимальная плотность распределения которой составляла 162.5 тыс. экз/га, а биомасса достигала 132.7 кг/га. Степень обилия сеголеток сайды оказывает влияние на структуру и биоразнообразие прибрежной икhtiофауны. В годы низкой численности сайды (2011, 2013, 2014, 2019) прибрежные сообщества рыб отличались наиболее высоким видовым богатством (11–13 видов) и относительно высокой численностью европейского керчака *Myoxocephalus scorpius* (Linnaeus, 1758), арктического шлемоносного бычка *Gymnocanthus tricuspis* (Reinhardt, 1830), европейской многопозвонковой песчанки *Ammodytes marinus* Raitt, 1934, атлантического маслюка *Pholis gunnellus* (Linnaeus, 1758) и морской камбалы *Pleuronectes platessa* Linnaeus, 1758. С увеличением плотности распределения сайды относительная численность и биомасса этих видов значительно сокращалась. В годы наиболее высокой численности сайды (2010, 2018) молодь большей части указанных видов в прибрежье отсутствовала или встречалась единично, а количественные показатели биоразнообразия были минимальными.

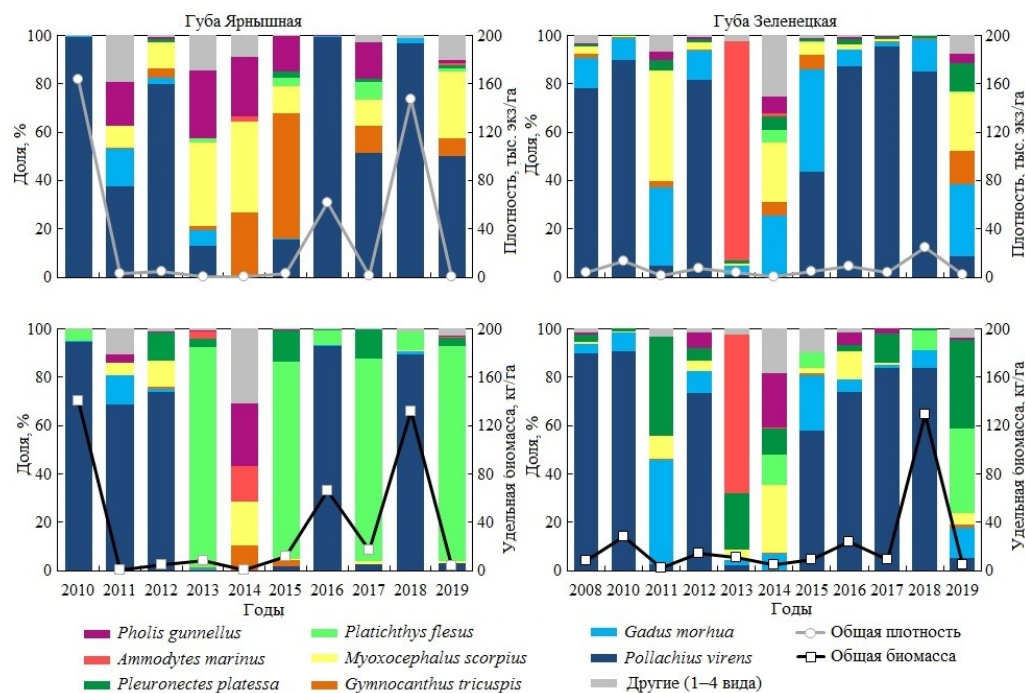


Рис. 8. Многолетняя динамика состава и распределения икhtiофауны литоральных и sublиторальных сообществ в губах Восточного Мурмана

Fig. 8. Long-term dynamics of the composition and ichthyofauna density of littoral and sublittoral communities in bays of the Eastern Murman

Таким образом, на основании многолетних исследований установлено, что флуктуации численности сеголеток сайды, как наиболее массового вида в губах и заливах Восточного Мурмана, определяют межгодовую изменчивость общей плотности и биомассы рыб

литоральной и сублиторальной зон. Уменьшение их численности приводит к увеличению разнообразия рыбной части сообществ, населяющих эти биотопы, а в некоторых случаях – к существенному увеличению роли других видов рыб.

Одним из важнейших направлений исследований лаборатории является получение количественных данных по продуктивности, биоэнергетике и адаптациям бореальных и арктических видов рыб. Как известно, ключевым видом рыб в арктических экосистемах является сайка *Boreogadus saida* (Lepeschin, 1774), продукционные характеристики которой являются важным элементом в оценке состояния ее популяций и возможных величин переноса энергии по пищевым сетям. В результате анализа многолетних данных (1969–2013) по структуре популяции сайки Баренцева моря нами рассчитаны соматическая и генеративная продукция, P/B -коэффициент. Установлено, что среднегодовая продукция сайки (без сеголеток) составляет 0.8 млн т, тогда как оценки ее потребления в Баренцевом море варьируют от 0.3–0.8 млн т в год (Оганин, 2013) до 1.7–2.7 млн т в год (Боркин, 2011). Достаточно сложно определить истинную причину такого расхождения, поскольку это может быть связано как с несовершенством моделей потребления пищи хищниками в районах их обитания (Bogstad, Mehl, 1990), так и с ошибкой определения величины продукции, которая зависит главным образом от точности оценки численности и биомассы популяции (Дулепов, 1995). В целом же годовая продукция сайки в Баренцевом море колебалась в пределах 91–2193 тыс. т. Соматический прирост массы тела особей составлял от 54 до 94 % годовой продукции, или 75–1882 тыс. т. Соматическая продукция возрастала при увеличении доли рыб младших возрастных групп. Вклад сеголеток в общую продукцию популяции был незначительный (медиана 8 %). Основную часть соматической продукции в 1969–1978 гг. создавали особи в возрасте 2–5 лет, а в более поздний период – 2–3 лет. Рыбы старшего возраста (5–8 лет) формировали треть годовой продукции в начале исследований, но в последующие годы не оказывали заметного влияния на продукционный процесс. Генеративная продукция составляла 16–678 тыс. т в год, а ее основу формировали самки 4–5 лет. В 1986–2013 годах снижение генеративной продукции наблюдалось во всех возрастных группах, что связано с уменьшением возраста и средней массы нерестующих рыб.

С 1969 по 1998 годы соотношение Pg/Ps уменьшилось с 1.2 до 0.1, что указывает на постепенное снижение репродуктивного вклада и омоложение возрастной структуры нерестующих рыб. В последующий период этот показатель не превышал 0.1–0.4 (рис. 9). Годовой P/B -коэффициент баренцевоморской сайки колеблется в пределах 0.62–1.10, что существенно ниже, чем гипотетическая экспертная величина (1.5), принятая ранее.

В рассматриваемый период интенсивность образования годовой продукции возросла, что связано с более ранним половым созреванием особей и уменьшением в популяции количества возрастных групп. При снижении среднего возраста особи P/B -коэффициент возрастал и уменьшался с увеличением массы тела рыб. Снижение интенсивности продукционных процессов в 2005–2008 гг. и 2013 г. может быть связано как с уменьшением удельной скорости роста сайки в результате повышенных трат энергии на процессы метаболизма, так и с переходом популяции в качественно новое состояние.

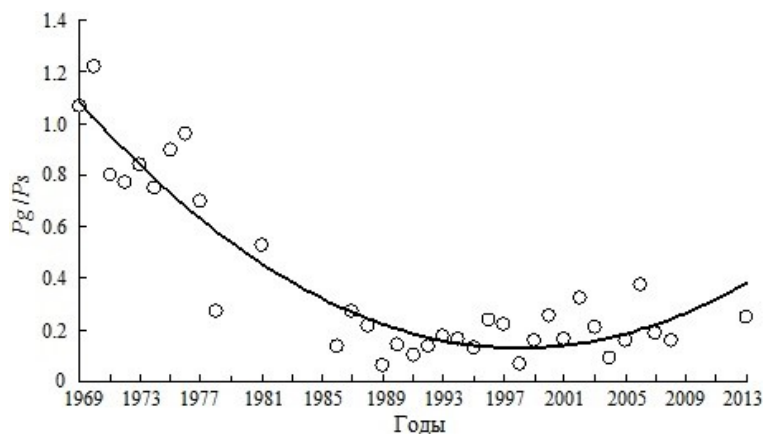


Рис. 9. Соотношение генеративной и соматической продукции сайки в Баренцевом море в 1969–2013 гг.

Fig. 9. The ratio of generative and somatic production of polar cod in the Barents Sea from 1969 to 2013

При исследовании энергетики пойкилотермных животных на ведущее место среди абиотических факторов, несомненно, выступает температура. При этом фундаментальное значение имеет ее влияние на скорость биохимических реакций и, следовательно, на величину метаболических потоков, служащих движущей силой для функционирования организмов. Температурные адаптации, связанные ли они со свойствами метаболических путей (катаболизм) или с продукционными процессами (биосинтез), затрагивают все стороны биохимических систем и могут изменять структурные и функциональные свойства жизненно важных макромолекулярных составляющих пойкилотермных организмов. Поэтому очень важно знать механизмы адаптаций на уровне энергетического “бюджета” (баланса) и выявить, каким образом реализуются количественные взаимоотношения пластического и энергетического обмена.

Для исследования механизмов адаптации мы использовали три близких вида отряда Pleuronectiformes, обитающих при разных температурах. Это полярная камбала *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776) – арктический вид сем. Pleuronectidae, морская камбала *Pleuronectes platessa* (Linnaeus, 1758) – бореальный вид сем. Pleuronectidae и черноморский калкан *Scophthalmus maeoticus* (Pallas, 1814) сем.

Scophthalmidae. Сопоставление удельной скорости роста C_w полярной камбалы с удельной скоростью роста морской камбалы и черноморского калкана показало, что у арктического вида (полярной камбалы) она самая низкая (рис. 10). Зависимость C_w от массы тела W в широком диапазоне масс отражает аллометрию удельной скорости роста и описывается следующими уравнениями: $C_w = 0.921 \cdot W^{-0.662}$, $r = 0.61$ – для полярной камбалы, $C_w = 10.222 \cdot W^{-0.831}$, $r = 0.51$ – для морской камбалы и $C_w = 24.307 \cdot W^{-0.824}$, $r = 0.72$ – для черноморского калкана. Как видно из уравнений, коэффициент пропорциональности принимает самые низкие значения у арктического вида, что и указывает на его замедленный рост.

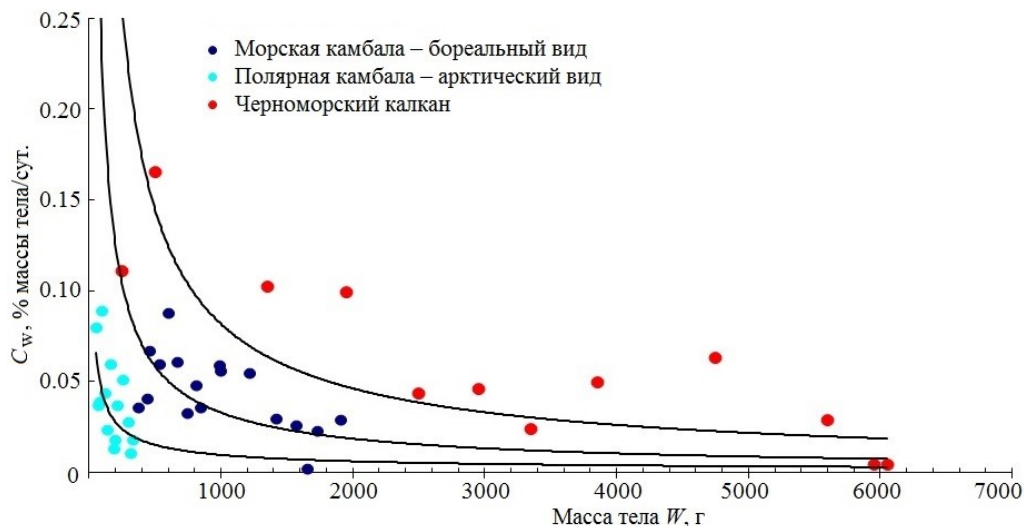


Рис. 10. Зависимость удельной скорости роста C_w от массы тела W для трех видов камбал с разными характеристиками географического ареала
 Fig. 10. Dependence of the specific growth rate C_w on the body weight W for three species of flounder with different characteristics of the geographical area

Все полученные зависимости скорости роста от массы тела камбал, несомненно, могут быть согласованы с балансовой моделью роста рыб. Согласно теоретическим основам роста водных пойкилотермных организмов (Винберг, 1975), скорость роста массы тела особи представляется в виде разности между скоростью поступления вещества (энергии) в организм и скоростью расходования вещества (энергии) в процессе жизнедеятельности. Широко применяемое в гидробиологических исследованиях балансовое равенство ($P = dW/dt = A - Q$, где A – скорость ассимиляции, Q – скорость энергетических затрат) позволяет исследовать скорость весового роста, а также их взаимную связь. Используя энергетические единицы, это уравнение можно записать в виде $R = P + Q + U$, где R – энергосодержание потребленной за определенное время пищи; P – затраты энергии в процессе роста массы тела; Q – энергетические затраты в процессе обмена веществ плюс энергосодержание конечных продуктов азотного обмена; U – энергосодержание неусвоенной пищи.

На основании результатов исследований роста массы тела и возрастной динамики массы гонад, а также экспериментальных исследований скорости энергетического обмена Q нами впервые для арктического вида – полярной камбалы – рассчитаны годовые энергетические балансы при температуре ее обитания. Установлено, что несмотря на более низкую скорость поддерживающего метаболизма, низкий темп роста и полового созревания, степень утилизации энергии на рост соматических и генеративных тканей у нее была выше по сравнению с тепловодными представителями камбаловых, и, следовательно, эффективность использования ассимилированной пищи на рост достигала больших значений для всех возрастных групп.

Сравнительный анализ температурных зависимостей скорости энергетического обмена и годовых затрат энергии на рост у морских видов рыб различных широт (рис. 11) также показал достоверную положительную связь с температурой – низкие скорости метаболизма и низкие скорости роста при низких температурах. Что касается эффективности роста, то здесь наблюдается отрицательная зависимость от температуры, показывающая, что пойкилотермные организмы достигают более высокой эффективности роста относительно скорости метаболизма в холодных условиях. Как видно из рис. 11, скорость метаболизма увеличивается быстрее с повышением температуры, чем скорость затрат энергии на рост. И, следовательно, температурный коэффициент Вант-Гоффа Q_{10} будет различный – скорость метаболизма рыб изменяется в температурном диапазоне от -1 до 30 °C, при этом $Q_{10} = 2.0$, в то время как скорости общих затрат энергии на рост с повышением температуры увеличиваются медленнее ($Q_{10} = 1.3$). Отношение значений годовых затрат на рост и метаболизм (P/Q) в отрицательной зависимости от температуры показывает, что участие пластического обмена в общем энергетическом балансе уменьшается с увеличением температуры, что также означает отрицательную связь между температурой и эффективностью роста.

Таким образом, в рамках энергетического “бюджета” пойкилотермных организмов экономия затрат на поддерживающие функции позволяет освободить часть энергии для роста. Такая экономия энергии, вероятно, будет максимальна при постоянно низкой температуре обитания. Поскольку метаболическая энергия, необходимая для роста, может быть получена только двумя путями: либо за счет подавления других энергоемких функций, включенных в расходы основного (поддерживающего) обмена, либо путем увеличения эффективности преобразования пищи в энергию белков в организме. Если в процессе катаболических реакций адаптивные механизмы влияют на пути и скорости образования энергии, то в процессе роста, т. е. биосинтеза сложных макромолекул, адаптации к внешним условиям затрагивают уже структурные и функциональные клеточные элементы пойкилотермных

животных, например, кинетические свойства ферментов, а также структурную гибкость белков (Somero, Low, 1976; Озернюк, 2003; Pörtner et al., 2007; Adaptations ..., 2015).

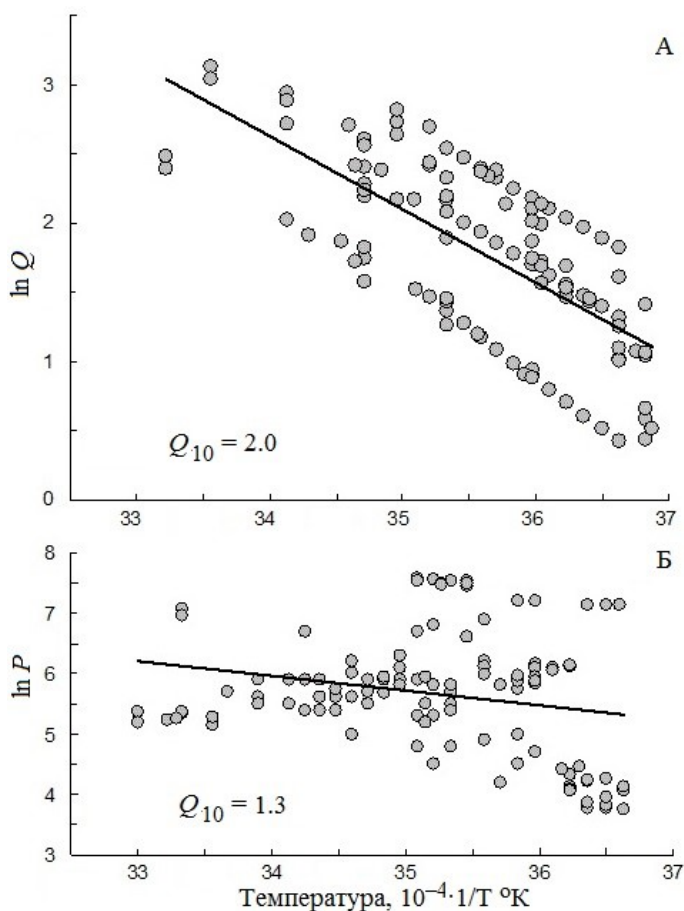


Рис. 11. Сравнительный анализ температурных зависимостей скорости энергетического обмена (А) и годовых затрат энергии на рост (Б) у морских видов рыб различных широт (данные представлены в полулогарифмической системе координат по Аррениусу)

Fig. 11. Comparative analysis of the rate of energy metabolism (A) and annual expenditure of energy for growth (Б) on temperature in marine fish species from various latitudes (the data area shown in the semilogarithmic coordinate system of Arrhenius)

Эти адаптации могут проявляться и в более низком энергетическом барьере ферментативных (каталитических) реакций в тканях полярных рыб, по сравнению с обитателями умеренного пояса, и в приспособительных изменениях фундаментальных кинетических параметров, характеризующих ферментативные реакции: каталитической константы – k_{cat} и константы Михаэлиса – K_m . Следовательно, регуляция ферментного потенциала играет центральную роль в метаболической

адаптации и, изменяя связывание субстрата и каталитическую скорость, температура является важным фактором в поддержании баланса “стабильность–гибкость фермента” (Feller, 2010).

В целом практически все реакции организма катализируются ферментами, поэтому и регуляция метаболизма сводится к регуляции типа и интенсивности ферментативных реакций (это регуляция каталитического потенциала – количество ферментов и каталитической эффективности – функционирование ферментов) (Hochachka, Somero, 2002). Поэтому температура влияет на скорость роста пойкилотермных организмов через влияние на эти регуляторные механизмы белкового синтеза и эффективности аккумуляции синтезируемого белка. Возможно, низкие скорости аккумуляции синтезируемого белка при низких температурах и объясняют низкие скорости роста у арктических и антарктических пойкилотермных животных.

При определении эффективности использования энергии в метаболизме белков при низких температурах у антарктических пойкилотермных организмов было отмечено повышенное отношение РНК/белок, что, вероятно, необходимо для противодействия зависящего от температуры снижения эффективности трансляции РНК, а расчеты энергетических уровней синтеза белка показали, что представители антарктических видов эффективнее аккумулируют часть своего энергетического бюджета для синтеза белка по сравнению с умеренными или тропическими видами (Fraser et al., 2002). Более гибкая структура белков при низких температурах позволяет повысить их каталитическую эффективность и, благодаря такой структуре, требуется меньше энергии для конформационных изменений во время катализа.

Таким образом, у арктических пойкилотермных организмов низкие скорости основного метаболизма, роста и репродуктивного вклада, но высокий уровень адаптационных возможностей, направленных на выживание вида. Вероятно, низкая скорость поддерживающего метаболизма оказывается необходимым условием “компромисса” для максимальной эффективности роста холоднокровных животных, обитающих в Арктике. Как правило, все функции организма при любых термических условиях направлены на экономию энергии, но при низких температурах минимизация общего годового уровня энергетических затрат на рост у пойкилотермных животных достигается за счет специфических функций ферментов, увеличения скорости синтеза мРНК, повышенного отношения РНК/белок и более высокого уровня оборота энергии (преобладание распада белка над синтезом).

Важным аспектом современных прикладных исследований является совершенствование технологий выращивания различных видов морских рыб. Основным культивируемым видом в субарктическом регионе служит атлантический лосось *Salmo salar* Linnaeus, 1758, который обладает превосходными пищевыми качествами и благоприятными для выращивания характеристиками (скоростью роста, биохимическим составом, низким кормовым коэффициентом, товарной стоимостью). Но

при выращивании данного вида одной из задач, решение которой требует поиска нестандартных подходов является поиск биологических методов защиты от паразитических ракообразных, в том числе от лососевой вши *Lepeophtheirus salmonis* – эктопаразитического рачка, наносящего существенный экономический ущерб рыбоводным фермам и хозяйствам. Это одно из актуальных направлений, позволяющих избавиться от медикаментозной обработки рыб, что заметно повысит качество продукции и полностью исключит влияние на окружающую среду. Одним из наиболее эффективных и экологически чистых методов борьбы с этим паразитом может служить использование других видов морских рыб и в частности радужного губана *Labrus bergylta* Ascanius 1767, а также пинагора *Cyclopterus lumpus* Linnaeus, 1758. Для этого разрабатываются эффективные методы их выращивания, где самым трудным этапом является получение жизнестойкой молоди. При этом возникает необходимость исследования процессов закладки и формирования органов у личинок этих видов. Поэтому в течение последних лет были проведены целенаправленные работы, обеспечивающие решение проблем минимизации смертности личинок и ранней молоди, а также поиска физиологических причин, оказывающих прямое влияние на их выживаемость. В результате выполненных исследований впервые были получены сведения о морфологии тимуса личинок, а также молоди радужного губана и пинагора. Установлено, что у радужного губана клетки коркового вещества тимуса отличаются богатым содержанием цитоплазматической и ядерной РНК, а в некоторых случаях и ДНК ядер. В зачатке коркового вещества наблюдаются единичные митозы как среди крупных клеток синцития, так и среди лимфоцитов. Дефинитивное гистологическое строение тимуса у личинок данного вида наблюдается только после окончания метаморфоза. Также впервые проведены исследования пищеварительного тракта личинок радужного губана. В результате было показано, что дифференциация пищеварительного тракта начинается на 3 сут. после выклева, переход на экзогенное питание – на 10 сут., а появление первых вкусовых рецепторов и зачатков глоточных зубов происходит через 13 сут.

У личинок пинагора формирование тимуса и других органов напрямую зависит от начальных условий их содержания и в конечном итоге влияет на выращивание его жизнестойкой молоди, профилактику и лечение заболеваний. Новые данные о строении пищеварительной системы ранней молоди пинагора указывают на то, что в отличие от других видов костистых рыб их пищеварительный тракт, кишечник и желудок уже хорошо развиты при выклеве. Это позволяет личинкам питаться с первого дня, что имеет важное значение для разработки технологии кормления.

Литература

Андряшев А.П. К познанию рыб моря Лаптевых // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1948. Т. VII, № 3. С. 76–100.

Андряшев А.П. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 556 с.

Бондарев О.В. Ихтиофауна литоральной и верхней сублиторальной зоны Кольского залива в апреле 2010 года // Исследования арктических экосистем: Матер. XXXVI конф. молодых ученых ММБИ КНЦ РАН, посвященной 40-летию научно-исследовательского судна “Дальние Зеленцы”. Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2018. С. 22–28.

Боркин И.В. Роль сайки в экосистеме Баренцева моря // Рыбохозяйственной науке России – 130 лет: Тез. докл. Всерос. науч. конф., 26–30 сентября 2011 г., г. Сочи. М.: Изд-во ВНИРО, 2011. С. 121–122.

Боркин И.В., Васильев А.В., Четыркина О.Ю. Ихтиофауна // Экосистема Карского моря. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2008. С. 169–171.

Винберг Г.Г. Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных // Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975. С. 7–25.

Дерюгин К.М. Фауна Кольского залива и условия ее существования // Зап. Имп. Акад. наук. 1915. Т. 34, сер 8. 929 с.

Дулепов В.И. Продукционные процессы в популяциях водных животных. Владивосток: Дальнаука, 1995. 246 с.

Есипов В.К. Рыбы Карского моря. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 146 с.

Карамушко О.В. Условия существования и некоторые закономерности формирования рыбных сообществ Баренцева моря // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2005. С. 279–284.

Карамушко О.В., Юначева О.Ю. Речная камбала прибрежных вод Мурмана // Рыбное хозяйство. 2005. № 6. С. 57–59.

Карамушко О.В., Берестовский Е.Г., Карамушко Л.И. Ихтиофауна залива // Кольский залив: освоение и рациональное природопользование. М.: Наука, 2009. С. 249–264.

Карамушко О.В., Христиансен Й.Ш., Биркьедал И. Видовой состав и структура ихтиофауны заливов и фиордов Северо-Восточной Гренландии // XII Съезд Гидробиологического общества при РАН: Тез. докл. Петрозаводск: Изд. КарНЦ РАН, 2019. С. 207–208.

Кудрявцева О.Ю. Некоторые аспекты биологии европейского керчака *Муохосерпхалус scorpius* (L.) (Cottidae) в Кольском заливе Баренцева моря // Вестн. Мурман. гос. техн. ун-та. 2012. Т. 15, № 4. С. 766–775.

Линников Р. А. Некоторые данные по ихтиофауне верхней сублиторали Кольского залива в летний период // Материалы XXV юбилейной конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института (май 2007). Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2007. С. 122–128.

Миронова Н.В. Питание и рост молоди тресковых рыб в прибрежной зоне Восточного Мурмана. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 100 с.

Миронова Н.В. Биология и промысел сайды // Тр. Мурман. биол. ст. АН СССР. 1957. Т. 3. С. 114–129.

Озернюк Н.Д. Температурные границы жизни // Природа. 2003. № 2. С. 56–61.

Оганин И.В. Значение сайки в экосистеме Баренцева моря и воздействие на нее хищников // Сайка Баренцева моря. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2013. С. 138–139.

Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 733 с.

Расс Т.С. Обзор рыб, собранных Мурманской биологической станцией летом 1926 года // Работы Мурман. биол. ст. 1929. Т. III. С. 173–188.

Чугунова Н.И. Сравнительные данные по росту молодой трески из прибрежных районов Мурмана в различные годы // Тр. Мурман. мор. биол. ин-та АН СССР. 1967. Вып. 15(19). С. 44–53.

Чумаевская-Световидова Е.В. Видовой состав рыб в районе Мурманской биологической станции // Тр. Мурман. биол. ст. АН СССР. 1955. Т. 2. С. 5–11.

A checklist of the fish fauna of Greenland waters / P.R. Møller, J.G. Nielsen, S.W. Knudsen, P.R. Møller, J.G. Nielsen, S.W. Knudsen, J.Y. Poulsen, K. Sünksen, O.A. Jørgensen // *Zootaxa*. 2010. Iss. 2378. P. 1–84.

Adaptations of protein structure and function to temperature: there is more than one way to “skin a cat” / P.A. Fields, Y. Dong, X. Meng, G.N. Somero // *J. Exp. Biol.* 2015. Vol. 218, iss. 12. P. 1801–1811.

Atlantic fishes in the Chukchi borderland / C.W. Mecklenburg, I. Byrkjedal, O.V. Karamushko, P.R. Møller // *Mar. Biodiv.* 2014. Vol. 44. P. 127–150.

Balushkin A.V., Sheiko B.A., Fedorov V.V. Catalog of the Archival Collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences: Class Osteichthyes (Bony Fishes), Order Perciformes, Family Zoarcidae // *J. Ichthyology*. 2011. Vol. 51, № 10. P. 950–1034.

Bogstad B., Mehl S. The consumption rate of Northeast Arctic cod – a comparison of gastric evacuation models // *ICES*. 1990. C.M. 1990/G. 22 p.

Catalog of fishes: genera, species, references / R. Fricke, W.N. Eschmeyer, R. van der Laan (Eds). Electronic version accessed 04 September 2018. URL: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>

Chernova N.V. Distribution patterns and chorological analysis of fish fauna of the Arctic region // *J. Ichthyology*. 2011. Vol. 51, № 10. P. 825–924.

Chernova N.V., Neyelov A.V. Fish caught in the Laptev Sea during the cruise of RV “Polarstern” in 1993 // *Berichte zur Polarforschung*. 1995. Vol. 176. P. 222–227.

Christiansen J.S., Mecklenburg C.W., Karamushko O.V. Arctic fishes and their fisheries in light of global change // *Global Change Biology*. 2014. Vol. 20, iss. 2. P. 352–359.

Feller G. Protein stability and enzyme activity at extreme biological temperatures // *J. Phys. Condens. Matter*. 2010. Vol. 22, № 32. P. 1–17.

Franz Josef Land: extreme northern outpost for Arctic fishes / N.V. Chernova, A.M. Friedlander, T. Turchik, E. Sala // *PeerJ*. 2014. № 2. P. 692. Doi: 10.7717/peerj.692.

Fraser K.P.P., Clarke A., Peck L.S. Low-temperature protein metabolism: seasonal changes in protein synthesis and RNA dynamics in the Antarctic limpet *Nacella concinna* Strebel 1908 // *J. Exp. Biol.* 2002. Vol. 205, iss. 19. P. 3077–3086.

Hochachka P.W., Somero G.N. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. Oxford; N.Y.: Oxford Univ. Press, 2002. 466 p.

Jørgensen O.A., Hvingel C., Møller P.R. Bottom fish assemblages at the shelf and continental slope off East Greenland // *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 2015. Vol. 47. P. 37–49.

Karamushko O.V. Structure of ichthyofauna in the Arctic seas off Russia // *Berichte zur Polarforschung.* 2012. Vol. 640. P. 129–136.

List of marine species of the Arctic region annotated with common names and zoogeographic characterizations / C.W. Mecklenburg, I. Byrkjedal, J.S. Christiansen, O.V. Karamushko, A. Lynghammar, P.R. Møller // Conservation of Arctic Flora and Fauna. Akureyri, Iceland, 2013. 35 p.

Marine fishes of the Arctic region / C.W. Mecklenburg, A. Lynghammar, E. Johannesen, I. Byrkjedal, J.S. Christiansen, A.V. Dolgov, O.V. Karamushko, T.A. Mecklenburg, P.R. Møller, D. Steinke, R.M. Wienerroither // Conservation of Arctic Flora and Fauna. Akureyri. Iceland, 2018. Vol. I. 454 p.

Mecklenburg C.W., Møller P.R., Steinke D. Biodiversity of arctic marine fishes: Taxonomy and zoogeography // *Marine Biodiversity.* 2011. Vol. 41. P. 109–140. URL: <http://dx.doi.org/10.1007/s12526-010-0070-z>

Pörtner H.O., Peck L., Somero G. Thermal limits and adaptation in marine Antarctic ectotherms: an integrative view // *Phil. Trans. Roy. Soc. B.* 2007. Vol. 362, № 1488. P. 2233–2258.

Russian-american long-term census of the Arctic: benthic fishes trawled in the Chukchi Sea and Bering Strait, august 2004 / C.W. Mecklenburg, D.L. Stein, B.A. Sheiko, N.V. Chernova, T.A. Mecklenburg, B.A. Holladay // Northwestern Naturalist. 2007. Vol. 88. P. 168–187.

Somero G.N., Low P.S. Temperature: A “shaping force” in protein evolution // *Biochem. Soc. Symp.* 1976. Vol. 41. P. 33–42.

Sources of uncertainties in cod distribution models / R.B. Ingvaldsen, B. Bogstad, A.V. Dolgov, K.E. Ellingsen, H. Gjørseter, R. Gradinger, E. Johannsen, T. Tveraa, N.G. Yoccoz // Nature Climate Change. 2015. Vol. 5, iss. 9. P. 788–789.

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4.005

УДК 574.587

Л.В. Павлова

Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ И РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ЗООБЕНТОСА БАРЕНЦЕВА МОРЯ МУРМАНСКИМ МОРСКИМ БИОЛОГИЧЕСКИМ ИНСТИТУТОМ В 2015–2019 гг.

Аннотация

Рассмотрены результаты пятилетних исследований (2015–2019 гг.) лаборатории зообентоса ММБИ РАН, посвященных изучению влияния экологических факторов, климата и загрязнения на современное видовое разнообразие, структуру и основные параметры обилия зообентоса Баренцева моря. Установлено, что обилие и разнообразие донных

сообществ и таксоценозов выше в зоне влияния теплых атлантических водных масс. Потепление Арктики способствует возрастанию биологических инвазий в северных морях, увеличению разнообразия бентоса Баренцева моря и, в частности, в экосистеме Кольского залива, подверженной сильному антропогенному воздействию. Предложена технология биомониторинга ранних климатических изменений с использованием литоральных популяций беспозвоночных.

Ключевые слова: зообентос, биоразнообразие, распределение, Баренцево море, изменение климата, экологические факторы, антропогенное загрязнение, Кольский залив, биомониторинг.

L.V. Pavlova

Murmansk Marine Biological Institute RAS, Murmansk, Russia

MAIN AREAS AND RESULTS OF THE BENTHOS RESEARCH IN THE BARENTS SEA BY THE MURMANSK MARINE BIOLOGICAL INSTITUTE IN 2015–2019

Abstract

The results of five-year studies (2015–2019) of the laboratory of zoobenthos MMBI RAS on the impact of environmental factors, climate change and pollution on the species diversity, structure and abundance of bottom fauna in the Barents Sea were considered. The abundance and diversity of bottom communities and taxocenoses were higher in the most warm Atlantic water masses. The warming of the Arctic contributes to increased diversity of the Barents Sea benthos, increased biological invasion in the northern seas, and maintenance of diversity in the polluted ecosystem of the Kola Bay. The technology of biomonitoring of climate change using littoral populations of invertebrates is proposed.

Keywords: zoobenthos, biodiversity, distribution, Barents Sea, climate change, environmental factors, anthropogenic pollution, Kola Bay, biomonitoring.

Сохранение биоразнообразия и выявление закономерностей функционирования популяций, видов, сообществ, экосистем – одна из важнейших задач фундаментальных исследований Мирового океана. Для Баренцева моря, как одного из наиболее продуктивных и интенсивно эксплуатируемых в хозяйственно-промышленном отношении северных морей России, решение данной задачи актуально и немыслимо без глубоких знаний о составе, распределении и закономерностях функционирования донной фауны. На шельфе Баренцева моря проводятся широкомасштабные геологические изыскания углеводородов, вследствие чего можно ожидать дальнейшего усиления антропогенного воздействия на его экосистему. Кроме антропогенного фактора, на его донную фауну влияет сложное взаимодействие водных масс различного происхождения (Воды ..., 2016), а также ярко выраженные

периодические колебания теплосодержания вод. Подобное разнообразие условий и явлений в пределах шельфа Баренцева моря позволяет осуществлять научную деятельность лаборатории зообентоса ММБИ РАН по самым разнообразным направлениям в рамках Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2013–2020 гг. – оценка современного биологического разнообразия Баренцева моря, изучение особенностей функционирования донных сообществ, динамики донной фауны в условиях меняющегося климата и антропогенного воздействия, биологии и экологии видов. Выполненные в 2015–2019 гг. исследования стали очередным этапом изучения биологических процессов в Мировом океане.

Структура и состав морских донных сообществ являются отражением экологических условий в той или иной части моря. Поэтому анализ бентической фауны на разных уровнях организации служит важным и необходимым инструментом для оценки и мониторинга различного рода воздействий – антропогенных или естественных, как глобальных, так и локальных. Долговременные наблюдения за реакцией бентоса Баренцева моря на изменения окружающей среды в перспективе позволят прогнозировать возможные направления развития сообществ в условиях климатических флуктуаций и осуществлять прогнозы кормовой базы моря.

Цель работы лаборатории зообентоса в 2015–2019 гг. – оценка современного видового разнообразия и выявление закономерностей распределения зообентоса или его компонентов в зависимости от экологических условий. В задачи исследований входило: 1) оценить современное состояние и провести ретроспективный анализ динамики донных сообществ в малоизученных районах Баренцева моря; 2) выявить реакцию морского бентоса на потепление Арктики на уровне сообществ, таксономических групп и видов; 3) оценить влияние абиотических факторов среды на видовое разнообразие и обилие зообентоса и его структурных компонентов; 4) изучить реакцию индикаторных видов морского зообентоса на изменение экологических параметров среды; 5) описать особенности биологии индикаторных видов пресноводного зообентоса в субарктических водоемах.

Материал и методы. Исследования зообентоса в 2015–2019 гг. основаны на анализе обширного материала, собранного в морских и береговых экспедициях и проанализированного специалистами лаборатории зообентоса в 2013–2018 гг. (рис. 1). Исследованиями были охвачены как достаточно хорошо изученные районы Баренцева моря – разрез “Кольский меридиан”, так и малоизученные или не исследованные ранее – прибрежный желоб Баренцева моря, юг и восток от архипелага Шпицберген, северная часть Баренцева моря (выше 75.5° с. ш.) и Кольского залива. Сбор и аналитическая обработка всех материалов выполнялись стандартными гидробиологическими методами.

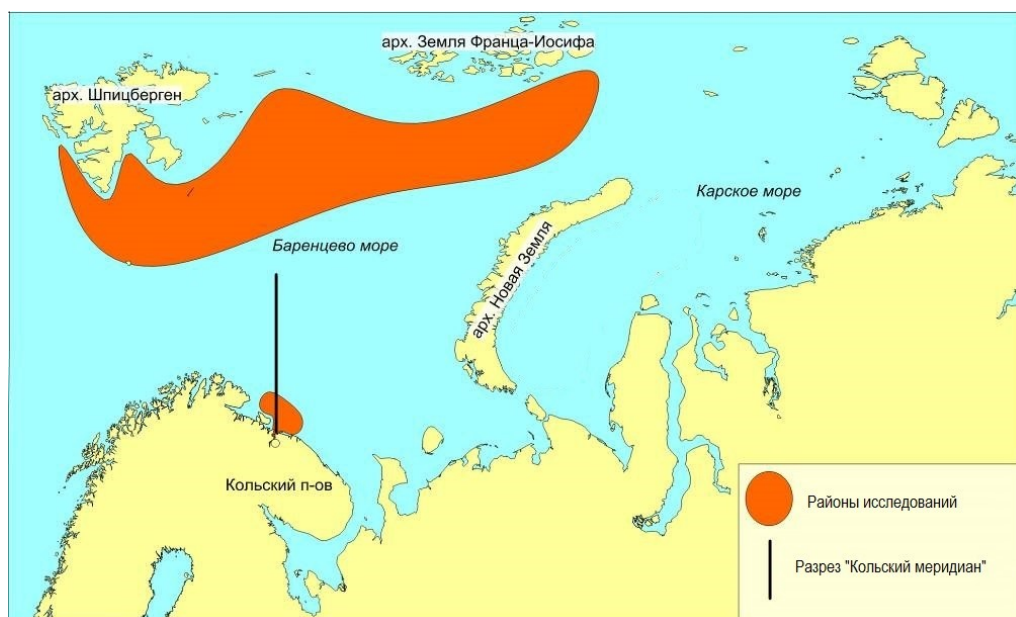


Рис. 1. Районы работ ММБИ в Баренцевом море в 2013–2018 гг.
 Fig. 1. Locations of the study areas in the Barents Sea in 2013–2018

В открытом море пробы грунта с животными отбирали с борта судна дночерпателями ван-Вина (площадь захвата 0.1 м²) в 3-кратной повторности, на станциях разреза “Кольский меридиан” – в 5-кратной повторности, в верхней сублиторали (прибрежные мелководья) сбор осуществляли с использованием легководолазной техники. Фиксация проб осуществлялась 4 %-м формалином.

Данные о биологических инвазиях в Арктике с 1960 по 2015 гг. были взяты из опубликованных и он-лайн источников (базы данных AquaNIS – www.corpi.ku.lt/databases/aquanis; EMODnet-Arctic – <http://www.emodnet-arctic.eu/alien-species>; NEMESIS – <https://invasions.si.edu/nemesis/>; NOBANIS – <http://www.NOBANIS.org>; DAISIE – <http://www.europe-aliens.org/>; Invasive Species Compendium – <https://www.cabi.org/isc/>).

Регулярные наблюдения за литоральной популяцией индикаторного вида усоногого рачка *Semibalanus balanoides* и измерения гидрологических параметров проводились в 2003–2018 гг. во время экспедиционных работ (съемок) на литорали эстуария р. Тулома. Жизненные циклы и особенности биологии пресноводных индикаторов климатических изменений (моллюски надсемейства Pisidioidea) исследовали в водных объектах водосборного бассейна Баренцева моря.

Результаты и обсуждение. Современное состояние донных сообществ в малоизученных районах Баренцева моря и их многолетняя динамика. Северная часть Баренцева моря (рис. 2)

относится к наименее изученной с точки зрения фаунистического состава и количественного распределения бентоса. Первая информация о донной фауне указанного района относится к 1920–1930-м гг. (Броцкая, Зенкевич, 1939), в последующем (1968–1970 гг.) сведения были получены уже по иным сеткам станций (Антипова, 1975), а также в 1991–1994 гг. (Кийко, Погребов, 1997; Кийко, Погребов, 2008) и 2003 г. (Benthic ..., 2009).

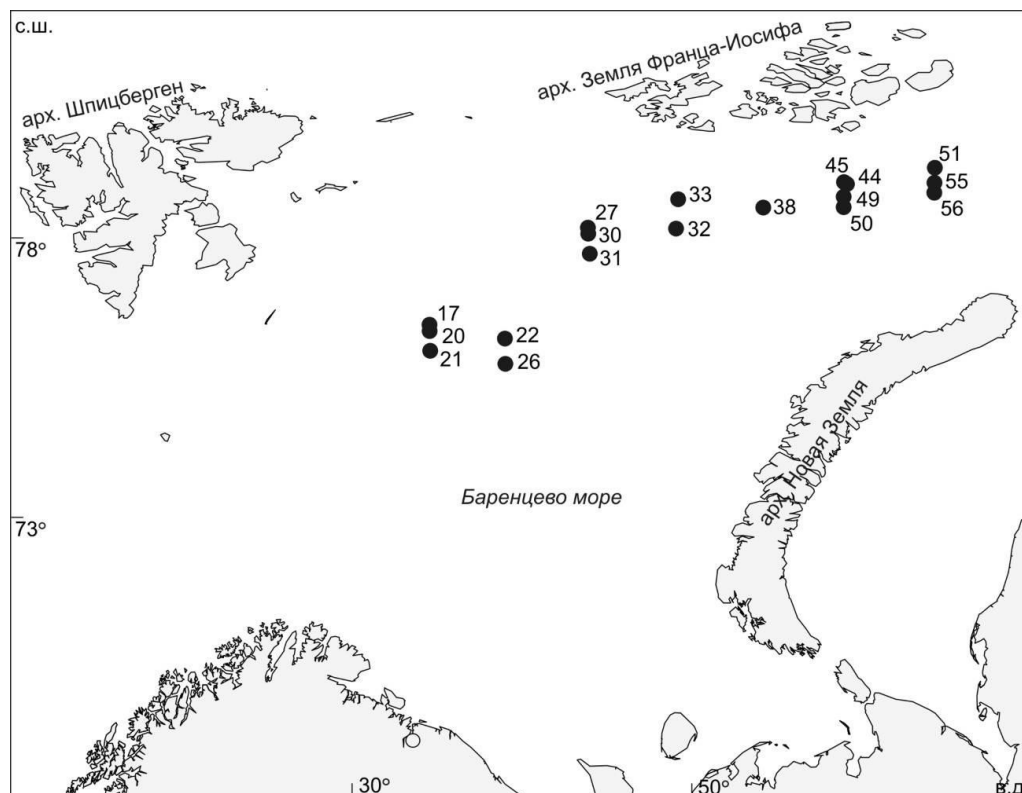


Рис. 2. Район исследований в северной части Баренцева моря в апреле–мае 2016 г. (по: Фауна ..., 2017)

Fig. 2. Location of the sampling stations in the northern Barents Sea in April–May 2017 (by: Фауна ..., 2017)

Интерес к северной части Баренцева моря обусловлен тем, что здесь граничат водные массы разного происхождения (Ожигин, Ившин, 1999; Matishov et al., 2009), что отражается на особенностях видового состава и распределении донной фауны. В 2016 году в районе исследований станции находились под остаточным влиянием атлантических, охлажденных атлантических, арктических и трансформированных водных масс (Моисеев, Жичкин, 2017). Наиболее удаленные на восток станции характеризовались пониженной концентрацией кислорода в придонных слоях воды и повышенными значениями водородного показателя (Ишкулова, Пастухов, 2017).

Для бентоса данного района еще в 1920–1930-е гг. были отмечены пониженные значения биомассы по сравнению с более южными и восточными районами шельфа. Особенного обеднения фауна достигала на коричневых грунтах, на которых даже не проявлялась общая закономерность увеличения количественных показателей с уменьшением глубины (Броцкая, Зенкевич, 1939). Современные исследования подтвердили, что на севере Баренцева моря шельфовая донная фауна менее обильна по сравнению с другими районами, при этом биомасса в восточном направлении снижается еще сильнее (Фауна ..., 2017). Плотность поселения бентоса в районе исследований варьирует от 550 до 7800 экз/м² (среднее – 2500 экз/м²), биомасса – от 7.5 до 250 г/м² (среднее – 83 г/м²), видовое богатство – от 27 до 103 видов/0.3 м² (среднее – 63 видов/0.3 м²). Более высокие значения разнообразия и обилия характерны для атлантических водных масс и песчанистых илов зеленовато-серого цвета. На коричневых грунтах эти же показатели были закономерно ниже. В зоне влияния охлажденных атлантических вод показатели обилия выше, а разнообразие ниже чем в зоне трансформированных баренцевоморских вод. В зоне влияния арктических водных масс плотность видов и биомасса были самыми низкими (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Количественные характеристики бентоса в водных массах северной части Баренцева моря, M±SD

T a b l e 1

Characteristics of the bottom communities in different water masses of the northern part of the Barents Sea, M±SD

Водные массы	Видовое богатство, видов/0.3 м ²	Плотность поселения, экз/м ²	Биомасса, г/м ²
Атлантические (станции 17–26)	85±7	4870±1055	145±30
Атлантические охлажденные (станции 27–31, 33)	56±12	1910±460	95±39
Трансформированные баренцевоморские (станции 32, 50, 55, 56)	73±9	1185±338	59±26
Арктические (станции 38–51)	42±4	1360±290	23±8

Современные показатели биомассы бентоса в зоне влияния атлантических вод и обычных грунтов немного выше данных, полученных в 1920–1930-х гг. – 50–100 г/м² (Броцкая, Зенкевич, 1939). Там, где сейчас биомасса соответствует 102–190 г/м² (станции 17–21) раньше фиксировали 25–100 г/м², где отмечали 25–50 г/м² теперь 50–220 г/м² (станции 22, 26). На коричневых грунтах в 1920–1930-х гг. биомасса на большинстве станций оценивалась как очень низкая – не

более 10 г/м², хотя на отдельных станциях она могла достигать и 250 г/м², из-за чего средняя биомасса обширного района с коричневыми грунтами и с офиурами *Ophiopleura borealis* в качестве руководящего вида составляла 25 г/м² (Броцкая, Зенкевич, 1939). В настоящее время на этих участках дна биомасса также сильно варьирует (от 7 до 245 г/м²), но средние показатели стали выше – около 60 г/м². Однако следует учитывать, что в работе В.А. Броцкой и Л.А. Зенкевича (1939) использовалась спиртовая масса беспозвоночных, которая примерно на 20 % меньше сырой массы. Помимо этого, неизвестно, учитывались ли в ранних исследованиях при взвешивании трубки полихет *Spiochaetopterus typicus* или же масса червей приведена без трубок, так как от выбранного способа конечный результат может очень сильно различаться. Тем не менее, в настоящее время биомасса бентоса на коричневых грунтах, где этот вид полихет не встречается или очень малочисленен, в среднем составляет 60 г/м², т. е. по-прежнему выше в 2–3 раза, чем почти 100 лет назад. Возможно, на динамику биомассы бентоса в этом районе влияют многолетние флуктуации сезонного ледового покрова, которые меняют интенсивность вертикального потока органического вещества, потребляемого бентосом.

Основной вклад в биомассу бентоса северной части Баренцева моря в настоящее время вносят полихеты (44 %), иглокожие (30 %) и двустворчатые моллюски (11 %). Однако обилие тех или иных ключевых таксономических групп в пространстве сильно различается. Восточные районы, по сравнению с западными, характеризуются относительно низкими биомассами полихет. В 1920–1930-х и 1990-х годах основу биомассы в обедненной восточной части района формировали иглокожие, представленные преимущественно офиурами. В донных сообществах нередко доминировали *Ophiopleura borealis* и *Ophiocantha bidentata* (Броцкая, Зенкевич, 1939; Глубоководные ..., 2004). В западной части района исследований в 1920–1930-х гг. по биомассе доминировали типичные шельфовые формы бентоса – полихеты *Spiochaetopterus typicus* и двустворчатые моллюски *Astarte crenata*. В настоящее время роль последнего вида в структуре бентоса заметно снизилась.

Всего на 18 станциях было обнаружено не менее 275 видов донных беспозвоночных, относящихся к 12 типам, 17 классам. Основу фауны северной части моря составляли полихеты (95 видов), ракообразные (67 видов) и моллюски (46 видов). Фоновые виды (массовые с плотностью поселения более 150–200 экз/м² и широко распространенные) в данном районе – это двустворчатые моллюски *Yoldiella nana*, *Yoldiella lenticula*, *Mendicula ferruginosa*. Менее массовые (плотность поселений менее 50–100 экз/м²), но часто встречаемые – полихеты *Aglaophamus malmgreni*, *Minuspio cirrifera*, *Myriochele heeri*, *Terebellides stroemi*, остракоды *Rabilimis mirabilis*, двустворчатые моллюски *Astarte crenata* (Gray, 1842), *Dacrydium vitreum*, *Thyasira gouldi* и *Yoldiella intermedia* (Фауна ..., 2017).

В исследованном нами районе влияние теплых атлантических вод не столь велико как в юго-западной части Баренцева моря, однако прослеживается четкая смена биогеографической структуры фауны в направлении с запада на восток, в сторону усиления действия арктических вод. В условиях стабильно отрицательных значений придонной температуры воды арктические виды начинают численно преобладать над бореальными на фоне доминирования группы бореально-арктических беспозвоночных (Фауна ..., 2017).

Таким образом, в северной части Баренцева моря наиболее разнообразная и обильная донная фауна формируется в более теплых атлантических водных массах. Сохраняется закономерность обеднения зообентоса на коричневых грунтах и при низких придонных температурах. Однако по сравнению с началом XX века биомасса бентоса значительно увеличилась именно на коричневых грунтах, что, вероятно, связано с повышением продуктивности данной части моря вследствие потепления Арктики. Полученные сведения о бентосе данного района пополнили базу данных Института, что будет использовано в дальнейшем при мониторинге северной части Баренцева моря и для прогноза изменений донной фауны под влиянием антропогенного воздействия и климатических флуктуаций.

Реакция морского бентоса на последнее потепление водных масс Баренцева моря. Поиск векторов изменения разнообразия и обилия донных организмов при флуктуации теплосодержания водных масс – один из наиболее значимых и сложных вопросов при изучении влияния циклических колебаний климата на биологические ресурсы Баренцева моря (Денисенко, 2007). Для ответа на него в 1995 г. научной группой ММБИ при поддержке Института полярных и морских исследований им. А. Вегенера (AWI, г. Бремерхафен, Германия) был начат мониторинг зообентоса на разрезе “Кольский меридиан”, который продолжается в настоящее время (Предварительные ..., 2013).

Очередное потепление Арктики наступило с начала 1990-х гг. Анализ данных, полученных в ходе исследований, позволил выделить периоды с разным уровнем аномалий среднегодовых температур водных масс (рис. 3). Установлено, что первый период соответствует отрицательным аномалиям среднегодовых температур от -0.5 до 0.1 °C – 1995 и 1997 гг., второй – положительным аномалиям $0.5-0.4$ °C – 2000, 2001 гг., третий – характеризуется положительными аномалиями $0.5-1.5$ °C и является самым теплым – 2003–2012 гг. (Карсаков, 2009). Обнаружено, что повышение температуры вод Нордкапского течения в таких пределах не привели к смене доминантов и границ донных сообществ – их пространственное расположение осталось в целом тем же (рис. 4). Основные изменения затронули количественные показатели распределения (табл. 2) и структуру сообществ, однако зоогеографическая структура бентоса не претерпела существенных изменений (табл. 3) (Предварительные ..., 2013).

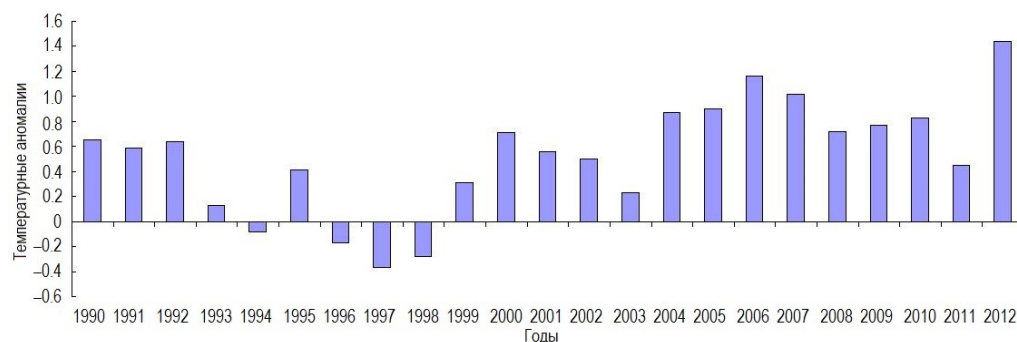


Рис. 3. Температурные аномалии вод Баренцева моря
 Fig. 3. Temperature anomalies of Barents Sea waters



Рис. 4. Распространение донных сообществ зообентоса на разрезе “Кольский меридиан” (по: Предварительные ..., 2013)

Fig. 4. Spatial distribution of Bottom communities on the transect “Kola Section” (by: Предварительные ..., 2013)

Потепление Арктики значимо увеличило средние показатели видового богатства, биомассы и численности на станциях разреза. Максимальный рост обилия зафиксирован в 2003 г. Основной вклад в увеличение биомассы на южных станциях 2–6 внесли бореальные виды, на северных станциях 7–10 – бореально-арктические виды (Современное ..., 2016). Перестройка структуры сообществ заключалась в изменении количественного соотношения видов разных биогеографических групп

(Предварительные ..., 2013). В целом можно отметить, что в южной части разреза процессы протекают неравномерно, например, биомасса на них варьировала иногда довольно резко. В то время как сообщества северных станций отличались более стабильной структурой и менее выраженными колебаниями биомассы в разные годы (Современное ..., 2016). Следует отметить, что причиной резких колебаний в бентосных сообществах на южных станциях разреза “Кольский меридиан” могут быть не только климатические изменения. Определенное влияние на донные сообщества здесь оказывает, по-видимому, трофическая деятельность бентофагов – трески, пикши и камчатского краба. Причем у рыб пути миграций также зависят от температурных условий (Гидробиологические ..., 2011), что вызывает изменение степени влияния на бентос (Современное ..., 2016). Еще одним фактором, способным повлиять на бентос, является траловый рыбный промысел (Матишов, 1987; Денисенко, 2007), поскольку район исследований относится к традиционным местам рыбного промысла на юго-западе Баренцева моря.

Т а б л и ц а 2

**Многолетние изменения количественных данных зообентоса
на станциях 2–8 разреза “Кольский меридиан”
(по: Предварительные ..., 2013; Современное ..., 2016), M±SD**

Table 2

**Long-term benthic characteristics change on the transect “Kola Section”
(stations 2–8), M±SD**

Год	Количество видов	Среднее видовое богатство	Средняя биомасса, г/м ²	Средняя плотность поселения, экз/м ²
1995	211	83±8	34.6±8.9	1800±200
1997	195	73±6	33.8±9.6	1200±180
2000	291	110±8	43.2±9.2	2800±370
2001	276	107±10	25.6±6.6	2600±480
2003	343	128±10	41.7±8.4	4500±730
2007	273	111±18	61.9±13.5	3000±650
2010	302	110±16	77.4±28.1	3500±1600
2011	281	117±11	56.9±16.3	2500±500
2012	263	107±13	72.5±22.4	2500±500

Донные беспозвоночные реагируют на колебания температуры вод в струях Нордкапского течения изменением обилия и видового состава с определенным запаздыванием. Причем время запаздывания отличается у разных представителей бентоса. У ракообразных перакарид с коротким жизненным циклом временная задержка составляет 1–2 года. Для этой группы важен температурный режим в период размножения в предыдущий год. Именно с такой скоростью на разрезе “Кольский меридиан” смещается пространственная граница 50 %-го соотношения бореальных и арктических

видов перакарид к северу после потепления и к югу после похолодания вод Нордкапского течения (Зими́на, Люби́на, 2016). Время запаздывания реакции у полихет на изменение температуры (продолжительность жизни которых часто исчисляется годами) – 3–7 лет (Влияние ..., 2007; Гидробиологические ..., 2011; Дикаева и др., 2016). Столько же времени требуется, чтобы последствия благоприятных или неблагоприятных условий для размножения и выживания молоди привели к приросту или убыли биомассы видов (Денисенко, 2007; Влияние ..., 2007).

Таблица 3

Многолетние изменения биогеографического состава зообентоса на станциях 2–8 разреза “Кольский меридиан”, % от общего количества видов

Table 3

Long-term changes in the biogeographic structure of zoobenthos on the transect “Kola Section” (stations 2–8), share (%) of species

Год	Арктические виды	Бореальные виды	Бореально-арктические виды	Космополиты	Виды неопределенного распределения
1995	9	17	50	2	22
1997	10	16	48	3	24
2000	9	16	52	2	21
2001	9	16	51	3	21
2003	9	15	48	2	25
2007	10	20	54	1	15
2010	11	19	52	2	17
2011	12	16	55	1	15
2012	12	17	50	1	20

Дополнительный анализ вариабельности видового состава полихет, ракообразных надотряда Peracarida и двустворчатых моллюсков на станциях разреза выявил, что наиболее сильное пополнение фаун этих групп происходило за счет преимущественно бореально-арктических видов и на фоне неустойчивых изменений температурных аномалий. Особенно значительные пополнения новыми видами в этих группах зафиксированы в 1999–2000 и 2003 гг., т. е. после коротких трендов потепления и похолодания. Появление на станциях разреза новых видов во время флуктуаций теплосодержания объясняется, прежде всего, ростом численности редких видов (Galkin, 1998) и, соответственно, увеличением вероятности их попадания в орудия сбора. На повышение теплосодержания вод с 1998 по 2000 гг. (рис. 3) сначала откликнулись увеличением численности одни бореально-арктические виды, на тренд понижения теплосодержания перед 2003 г. отреагировали другие виды той же биогеографической группы. В годы максимального потепления водных масс (2004–2012 гг.) увеличение видового разнообразия за счет бореально-арктических видов было в целом не столь существенно, как

в предыдущие годы. В этот период появлялись как новые бореальные, так и новые арктические виды. Общий тренд потепления вод в районе разреза “Кольский меридиан” способствовал снижению численности и исчезновению из сборов некоторых видов как бореально-арктических, так и арктических. Но в целом на каждой анализируемой станции число исчезнувших после 1997 г. видов было крайне невелико.

В донном населении Баренцева моря выделяют формы умеренных вод (бореальные), холодноводные (арктические) и относительно эвритермные (бореально-арктические, субтропическо-бореально-арктические). Неустойчивая граница между арктической и бореальной областями проходит по юго-западу моря, поэтому тепловодные и холодноводные виды зообентоса в этом районе обитают на границе их ареалов (Несис, 1960). Последнее потепление Арктики способствовало расширению ареала некоторых бореальных видов на восток или в северном направлении. Есть свидетельства сокращения ареала и арктических видов. Однако следует учитывать, что при колебаниях теплосодержания вод появление в пробах редких видов могут быть обусловлены не только расширением их ареалов, но и ростом их численности, что увеличивает вероятность попадания их в орудия сбора.

У берегов Западного Шпицбергена распространяется высокобореальный атлантический вид гидроидов *Sarsia loveni*, который ранее был отмечен в водах архипелага южнее – на юго-западе Шпицбергена в заливе Хорнсунн (Пантелеева, 2008). В фауне ракообразных-амфипод целый ряд бореальных видов существенно расширил свой ареал на север (рис. 5) по сравнению с 1968–1970 гг. в результате последнего “теплого” климатического периода в Баренцевом море (Зими́на и др., 2018). В южной части Баренцева моря также фиксируются новые представители тепловодной фауны, которые расширили свой ареал из прилежащих вод Финнмаркена в восточном направлении во время последнего потепления Арктики. Это двустворчатые моллюски *Abra prismatica* и *Gari fervensis* (Деарт и др., 2013), лопатоногие моллюски *Cadulus subfusiformis* и *Pulsellum lofotense* (Nekhaev, 2015) и новый для науки вид полихет *Scolelepis finmarchicus* sp. nov. (Sikorski, Pavlova, 2015).

До недавнего времени условия обитания в арктических экосистемах мало способствовали биологическим инвазиям из-за низких температур и ограниченных пищевых ресурсов. Но вследствие изменения климатических условий в Арктике в последнее время в некоторых ее районах установились условия, благоприятные для некоторых типичных бореальных видов (Матишов и др., 2011). В последние годы не только в Баренцевом море отмечено повышение количества биологических инвазий, но и в других морях Арктики. Из 18 больших морских экосистем появление новых видов отмечено в 11, причем наибольшее количество новых инвазий приходится на Исландский шельф (26 % всех интродукций), Баренцево море (20 %) и Норвежское море (20 %) (Climate ..., 2019).

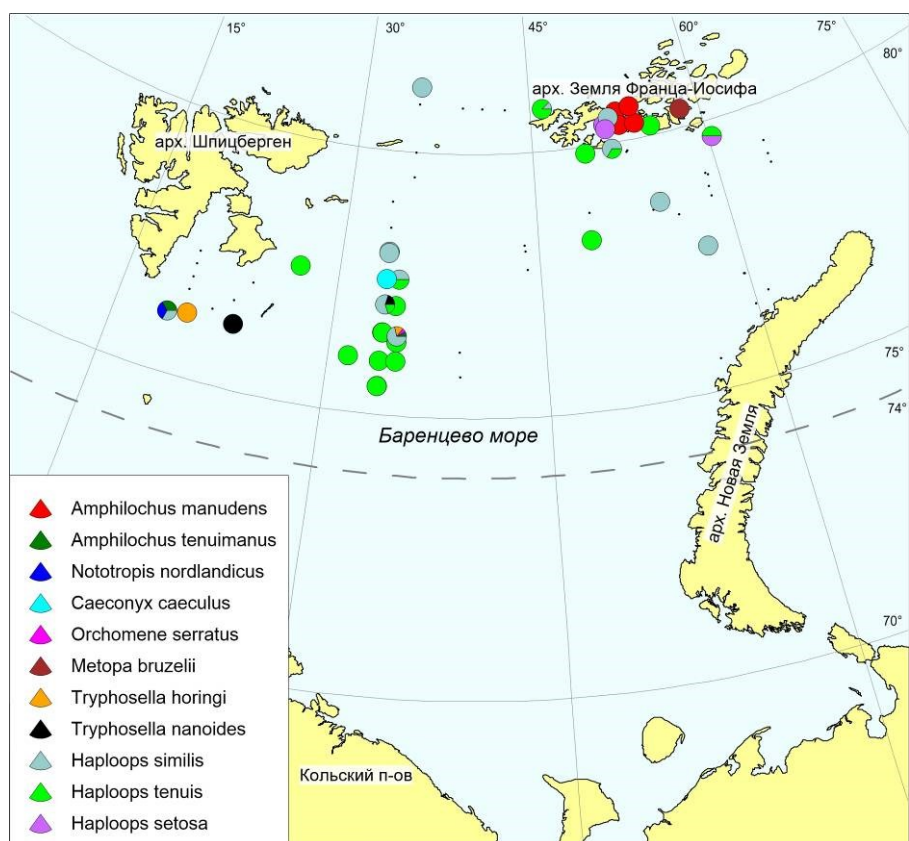


Рис. 5. Распространение бореальных видов амфипод в северной части Баренцева моря по результатам экспедиций 2006–2017 гг. Пунктирная линия – 74° с. ш., северная граница распространения бореальных видов в 1968–1970 гг. (по: Зими́на и др., 2018)

Fig. 5. Distribution of boreal species of amphipods in the northern part of the Barents Sea in 2006–2017. 74° N – northern boundary of distribution in 1968–1970 (by: Зими́на и др., 2018)

Основные пути инвазии видов в арктические морские экосистемы – это судоходство (48 %), естественное проникновение (19 %), рыболовство (14 %) и аквакультура (14 %). Потепление климата привело к снижению ледовитости, повышению теплосодержания водных масс, изменению течений и установлению температурных режимов, благоприятных для выживания и закрепления на новом месте отдельных видов (Climate ..., 2019). В последние годы наиболее интенсивно проникают в арктические морские экосистемы представители членистоногих (35 %), одноклеточных водорослей (порядков Bacillariales, Chattonellales, Fucales и Melosirales – 22 %), хордовых (17 %) и моллюсков (11 %). Анализ данных о первых находках интродуцентов в арктических морях показал (рис. 6), что в год отмечается до 4 проникновений новых видов (Climate ..., 2019).

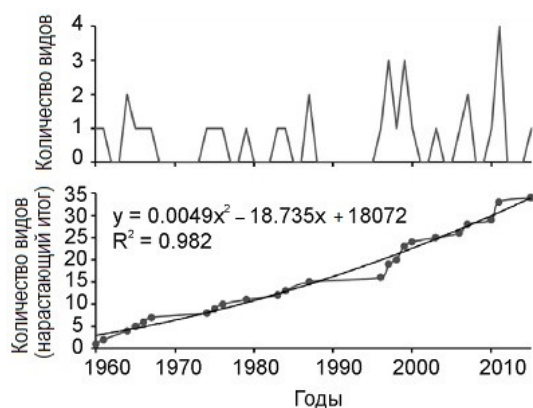


Рис. 6. Динамика регистрации новых видов в больших морских экосистемах Арктики в 1960–2015 гг. (по: Climate ..., 2019)

Fig. 6. Number of new nonindigenous species discovered annually in the marine Arctic from 1960 to 2015 (by: Climate ..., 2019)

Влияние теплосодержания вод и строения дна на состав, структуру, обилие бентоса и биологию массовых видов. Анализ распределения бентоса в северной части Баренцева моря показал, что здесь действуют иные закономерности, нежели в более южных районах моря. Увеличение таксономического разнообразия и обилия зообентоса наблюдается при усилении влияния теплых водных масс (рис. 7А), в то время как изменение глубины оказывает незначительное влияние на указанные характеристики (рис. 7Б). В других, более южных районах моря, наоборот, влияние глубины на количественное распределение донной фауны, в сравнении с температурой воды, более значительное (Броцкая, Зенкевич, 1939; Денисенко, 2007). Не исключено, что повышенные значения обилия бентоса в зоне влияния атлантических вод поддерживаются благодаря особенностям строения дна. Так склоны краевых желобов – Медвежинский и Зюйдкапский, по которым проникают теплые атлантические воды, являются ловушками осадочного вещества (Митяев и др., 2007), в результате здесь формируются участки с богатой кормовой базой для организмов (Фролова, Дикаева, 2017).

Ранее для Баренцева моря была отмечена прямая связь между увеличением видового разнообразия всего бентоса и гетерогенностью грунтов и в районах интенсивного вертикального потока органического вещества, например, в районе сезонной кромки льда (Денисенко, 2007; Benthic ..., 2009). Наши исследования подтверждают наблюдения, что при интенсивном оседании детрита, которое происходит во фронтальных зонах, биомасса некоторых групп бентоса выше.

Изменение условий среды оказывает влияние не только на донные сообщества в целом, но и на их структурные компоненты и на особенности биологии видов. Видовое богатство и обилие полихет

сильно зависит от доступности питания. На севере Баренцева моря, в открытом море и во фьордах Шпицбергена, видовое разнообразие полихет оказывается выше в зоне контакта холодных и теплых водных масс, характеризующейся повышенным оседанием детрита (Дикаева, Фролова, 2018; Фролова и др., 2018). На шельфе северо-западной части моря показатели обилия полихет (биомассы и численности) на склонах желобов увеличиваются по мере увеличения глубины, в то время как в южной части Баренцева моря в желобах наблюдается иная картина распределения (Фролова, Дикаева, 2018). Там поселения полихет с ростом глубины испытывают дефицит питания, поскольку относительно высокие (по сравнению с северо-западной частью моря) скорости течения формируют на склонах менее благоприятные для инфауны песчаные грунты, а также вызывают сокращение потока детрита, оседающего на дно. Не исключено, что на юге на современную фауну полихет влияют факторы, которые уже упоминались (траловый промысел, интродукция активного бентофага – камчатского краба).

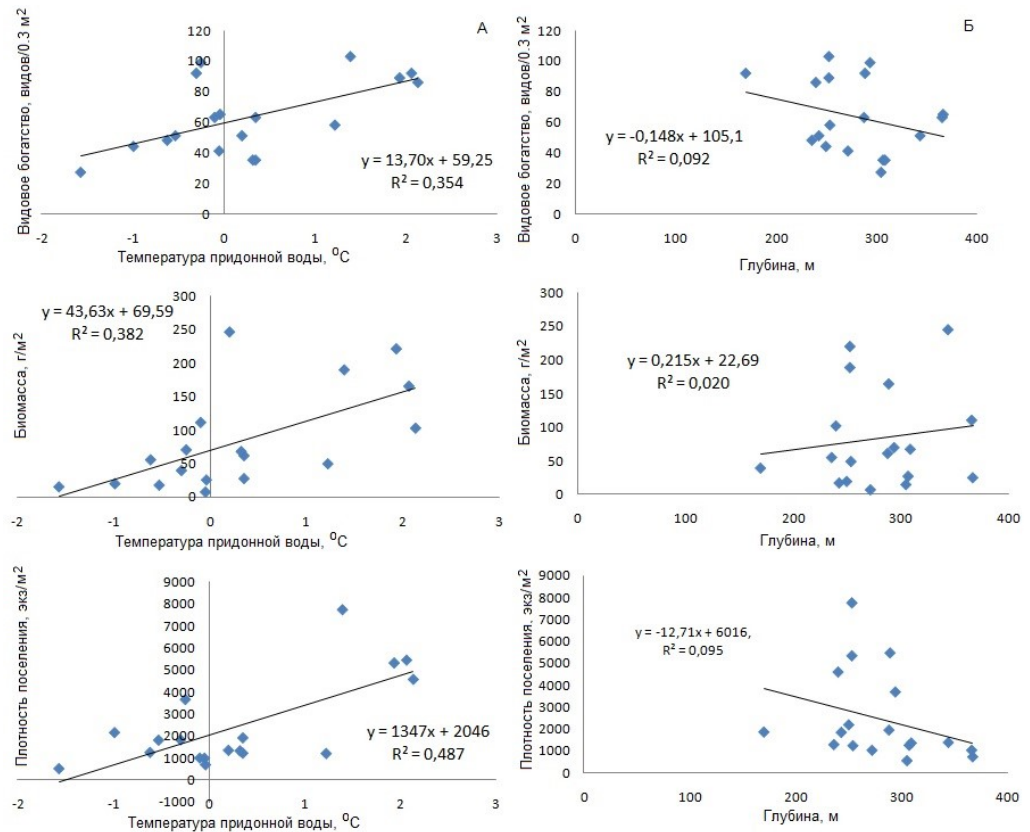


Рис. 7. Зависимость показателей обилия зообентоса от температуры водных масс (А) и глубины (Б) в северной части Баренцева моря

Fig. 7. Dependence of zoobenthos abundance on water mass temperature (A) and depth (B) in the northern part of the Barents Sea

Таксономическое разнообразие и распределение донных ракообразных надотряда *Peracarida* на севере и северо-западе Баренцева моря зависят, помимо характера донных осадков и глубины, от гидрологической структуры и расположения водных масс разного происхождения. В атлантических водных массах поселения перакарид наиболее разнообразны в видовом отношении при средних значениях обилия. В трансформированных атлантических водных массах на значительных глубинах видовое разнообразие и обилие перакарид самые низкие. С уменьшением глубины возрастают и разнообразие, и количественные показатели распределения. В арктических водах вокруг архипелага Земля Франца-Иосифа поселения перакарид при средних значениях биомассы и численности также разнообразны в видовом отношении. В арктических условиях пролива Стур-фьорд, у восточного побережья Шпицбергена, фауна перакарид отличается очень низким видовым разнообразием, но высокими значениями биомассы (Зими́на и др., 2018).

Предварительные данные свидетельствуют, что в юго-западной части архипелага Шпицберген видовое разнообразие мшанок выше в условиях низких температур, а также более активной гидродинамики и обилия подходящего субстрата. Больших значений биомасса данной группы при наличии подходящего субстрата достигает в более теплых водных массах. Анализ распределения форм колоний мшанок в северной части Баренцева моря показал, что при наличии подходящего субстрата в условиях слабой гидродинамики и интенсивного осадконакопления формируются бедные в видовом отношении сообщества *Bryozoa* в основном с кустисто-ветвистой формой колоний (Ахметчина, 2018).

Таким образом, для рассмотренных трех групп донных беспозвоночных – преимущественно инфаунных полихет, подвижных ракообразных и прикрепленных мшанок – можно отметить общую закономерность увеличения биомассы в северо-западных районах Баренцева моря в уже трансформированных, но еще теплых атлантических водных массах. В Баренцевом море сходную картину увеличения обилия зообентоса в зоне влияния атлантических вод отмечали ранее (Benthic ..., 2009). С изменением глубины на склонах желобов северных районов моря обилие полихет и ракообразных меняется по-разному, поскольку на видовое разнообразие данных групп влияют разные факторы. У полихет разнообразие повышается в зонах с интенсивным потоком детрита на дно, у ракообразных – в водах с положительной температурой, у мшанок – с отрицательной.

Изменение условий среды оказывает влияние и на количественные показатели и структуру отдельных популяций донных беспозвоночных, а также на особенности биологии массовых видов, изучение которых позволяет прогнозировать реакцию более редких форм, менее доступных для наблюдений. Бореально-арктический и эврибионтный вид

двустворчатых моллюсков *Macoma calcaria* послужил модельным объектом для исследований влияния экологических факторов, прежде всего температурного режима, на биологию данного вида. Были установлены особенности жизнедеятельности данного вида в водных массах разного происхождения – теплых в южной части Баренцева моря и холодных у западного побережья архипелага Новая Земля.

В относительно стабильных холодноводных условиях макомы живут долго (часть особей доживает до 20–23 лет), смертность взрослых невысока, поэтому размерная структура поселений разнообразна при небольшой доле молоди. Скорость роста в холодных водах в 1.5 раза ниже, чем в более теплых водных массах на юге Баренцева моря. В прибрежной зоне Мурмана смертность взрослых особей выше, вероятно, из-за выедания бентофагами, продолжительность жизни почти в 2 раза меньше, но условия для размножения хорошие (основную часть поселений составляет неполовозрелая молодежь). Соотношение полов повсеместно неустойчиво и в зависимости от возраста и мест отбора проб меняется то в сторону самцов, то в сторону самок. Таким образом, в восточной части Баренцева моря, в отличие от южной, при достаточно суровом температурном режиме формируются благоприятные условия, прежде всего, для обитания взрослых особей, в то время как на юге моря отмечаются лучшие условия для размножения (Носкович, Павлова, 2017; Носкович, 2019). Полученные результаты позволяют прогнозировать динамику продуктивности данного массового вида моллюсков при различных векторах изменения климата.

Влияние хронического загрязнения вод и донных осадков на бентос Баренцева моря. Изменчивость морских экосистем под влиянием антропогенного воздействия – одна из важнейших проблем в современной гидробиологии. Важная задача гидробиологических исследований – выяснение закономерностей функционирования измененных экосистем, и особое внимание уделяется их способности возвращаться к исходному состоянию после длительного воздействия. Кольский залив являет собой пример трансформированной экосистемы, которая еще 110 лет назад была богатой в видовом отношении и типичной для северных фьордов (Дерюгин, 1915). С середины XX века интенсивное освоение его берегов и акватории привели к значительному загрязнению вод и донных осадков, которое и сегодня несравнимо выше, чем в других районах Баренцева моря. В этот период функционирование донной фауны Кольского залива происходило в условиях высокого хронического загрязнения, уровень которого по многим показателям стал постепенно снижаться с конца 1980-х гг.

Современные исследования особенностей функционирования бентоса в Кольском заливе показали, что донная фауна на большей части акватории хорошо приспособлена к существующему уровню загрязнения (существенно снижается от внутренней к устьевой части залива). Донные

сообщества сохраняются в стабильно трансформированном состоянии, несмотря на снижение загрязнения залива, и функционируют на уровне ненарушенных сообществ, а увеличение биологического разнообразия в них вызвано появлением новых бореальных видов в связи с потеплением Арктики.

Фауна сублиторали Кольского залива в настоящее время насчитывает сотни видов донных беспозвоночных, представленных 11 типами. Как и 100 лет назад, наибольшее число видов отмечено в тех же группах беспозвоночных – у моллюсков, мшанок, членистоногих и полихет. Среднее видовое богатство или альфа-разнообразие (69 видов на станцию в глубоководной части, 77 видов на станцию в мелководной), средние значения индекса биоразнообразия Шеннона (H'), превышающие 4, средние значения биомассы (на мелководье 1150 г/м^2 , в глубоководной зоне 50 г/м^2) не ниже, чем в других, считающихся экологически чистыми, прибрежных районах Баренцева, Норвежского морей и Гренландского морей (Oug, Noisoeter, 2000; Laudien et al., 2007; Биоразнообразие ..., 2009; Kedra et al., 2011; Бритаев и др., 2010; Особенности ..., 2011; Распределение ..., 2012; Деарт, Бритаев, 2014). Трофическая структура донных сообществ разнообразна и помимо массовых групп (подвижных и неподвижных сестонофагов, плотоядных, собирающих детритофагов и грунтоедов) включает растительноядных животных, всеядных и паразитов. Распределение данных групп на акватории неравномерно и также отражает особенности гидрологических условий среды и распределения грунтов. В сублиторальном бентосе признаки неблагополучия в виде увеличения доли г-стратегов в сообществах отмечали только в кутовой, наиболее загрязненной части залива.

Для бентоса глубинной части Кольского залива можно проследить динамику изменений качественных и количественных характеристик в сравнении как с началом XX века, так и с 1980–1990 гг. Основу фауны мягких грунтов Кольского залива до его загрязнения составляли моллюски, полихеты, иглокожие и брахиоподы (рис. 8). Загрязнение залива привело к значительному снижению доли в бентосе мягких грунтов иглокожих, сипункулид и брахиопод; увеличения обилия этих групп в настоящее время не отмечено. Помимо этого, дополнительно выявилась тенденция снижения доли двустворчатых моллюсков в биомассе инфаунного бентоса, причем это происходило на фоне увеличения их видового разнообразия. Причина снижения биомассы моллюсков может быть связана с выеданием крупных особей бентофагами (камчатскими крабами) (Мелководный ..., 2018). Восстановлению былой фауны иглокожих (преимущественно инфаунных голотурий и офиур-детритофагов) во внутренней половине залива препятствует периодически возникающий дефицит кислорода в придонном слое, к которому они чувствительны, а также загрязненность грунта нефтепродуктами, что может сдерживать и восстановление фауны

детритофагов сипункулид. В целом напряженное состояние донных сообществ, выраженное в пониженных значениях H' , значительных многолетних колебаниях обилия и повышенной скорости сукцессии донных сообществ, характерно наиболее загрязненной кутовой части, в то время как в других частях залива существенных признаков экологического неблагополучия фауны не наблюдается.

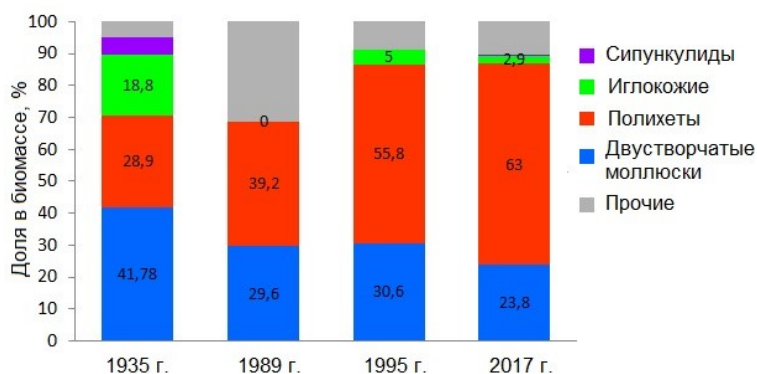


Рис. 8. Многолетняя динамика структуры бентоса в Кольском заливе. Для 1989 г. данные приведены только для южной половины залива
 Fig. 8. Long-term dynamics of benthos structure in the Kola Bay. For 1989, data are given only for the southern part of the bay

По сравнению с 1995 г. в настоящее время увеличилось видовое разнообразие бентоса в глубинной части залива – например, полихет и моллюсков стало больше на 28 % преимущественно за счет появления некоторых бореальных видов. В целом, в настоящее время сублиторальная фауна более тепловодная. Так в южном колене залива доля бореальных видов увеличилась на четверть (с 18 до 24 %), а в северном – выросла еще сильнее (с 5 до 24 %) (Современное ..., 2019).

Исследования динамики донных сообществ в условиях сильного загрязнения расширяют представление о механизмах адаптации и устойчивости сообществ полярных морей к дестабилизирующим факторам окружающей среды. Восстановления донных сообществ, распространенных в заливе в первой половине XX века, на большей части акватории залива не наблюдается. Помимо признаков улучшения имеются свидетельства о появлении дополнительного дестабилизирующего фактора – бентофага камчатского краба, способствующего снижению обилия двустворчатых моллюсков.

Экология, биология гидробионтов и их реакция на изменения окружающей среды. Влияние колебаний климата на морские экосистемы в первую очередь проявляется в динамике популяций краевых биотопов, что показано на примере 15-летнего (с 2003 г.) мониторинга эстуарной популяции усонюгих раков-балаанусов *Semibalanus balanoides*. Многолетние ряды наблюдений показали, что распределение данных усонюгих раков

в условиях сильного опреснения эстуария является устойчиво специфичным, имеющим ряд особенностей, не свойственных истинно морской литорали. Устойчивых популяций *S. balanoides* в условиях критической солености (5–8 ‰) ранее обнаружено не было. Для них характерна узкая локализация только в литоральных ручьях нижнего и среднего горизонтов эстуарной литорали р. Тулома. Вдоль градиента увеличения солености воды от реки к морю экспоненциально возрастала площадь поселений и численность рачков (от 0.2 до 6700 экз/м²). Обнаруженные градиенты солености и численности сохранялись в 2003–2018 гг., но за это время общая численность баянусов значительно уменьшилась несмотря на постепенное увеличение солености воды на литорали в многолетнем тренде (Свитина, Гудимов, 2017).

В 2007–2008 годах произошло резкое падение численности вплоть до полного исчезновения рачков на ближних к реке разрезах участка. Вероятной причиной постепенного сокращения краевой популяции баянуса является расхождение трендов солености на литорали и на поверхности воды (рис. 9), неуклонно увеличивающееся год от года. Процесс образования подобных “ножниц” связан с локальным увеличением солености воды в литоральном грунте, возникающем при потеплении климата. Повышение средней температуры и уменьшение относительной влажности при потеплении климата усиливают испарение воды на литорали и потому значительно увеличивают соленость воды в литоральном грунте (поровых водах). Резкое повышение солености происходит непосредственно на границе грунта с водой (Geng, Boufadel, 2015) и, в частности, в литоральных ручьях. В то же время соответствующего роста солености на поверхности залива еще не происходит. Найдено объяснение парадоксальной ситуации, когда при многолетнем росте солености воды (благоприятном для рачков) баянусы не только не увеличивают свою численность, но постепенно исчезают в краевом биотопе эстуария. Дополнительным фактором увеличения смертности баянусов от климатических изменений стало прямое действие солнечного нагрева и температуры. Динамика популяции усоногих раков *S. balanoides* в условиях краевого биотопа свидетельствует о продолжающемся потеплении климата последние 10 лет. При этом, по данным биоиндикации, изменение климата идет не равномерно, а скачкообразно – через 2–3 года следует период стабилизации на новом уровне, затем снова следует скачек и т. д. Реакция баянусов эстуарного краевого биотопа на изменение климата достоверно определяется с оперативностью от 3–6 мес. до 1 года, что уникально по скорости и намного быстрее реакций как морских популяций вида, так и сублиторальных донных сообществ (Свитина, Гудимов, 2017).

Реакция данного вида-биоиндикатора климата является не только кумулятивной и интегральной в отношении условий среды, но более оперативной и заметной, так как этот вид сильнее, чем другие, зависит от

колебаний климата. Результирующая реакция популяций гидробионтов на изменения среды (по распределению, численности и/или биомассе) более надежна, адекватна всему комплексу климатических условий, адаптирована к их “нормальным” колебаниям и потому имеет большее прогностическое значение (Свитина, Гудимов, 2017).

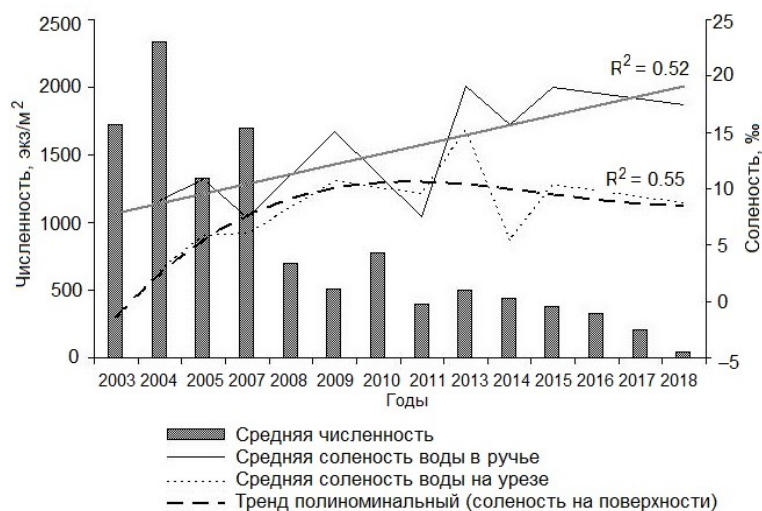


Рис. 9. Многолетние изменения численности *Semibalanus balanoides* и солености воды на поверхности (урез) и в поселениях рачков (в ручьях) краевого биотопа эстуарной литорали кута Кольского залива (по: Свитина, Гудимов, 2017)

Fig. 9. Long-term abundance changes (ind/m²) of *Semibalanus balanoides* and water salinity on the surface and in streams on the littoral of the Kola Bay estuary (by: Свитина, Гудимов, 2017)

Экология и биология пресноводных двустворчатых моллюсков.

Отдельные массовые или фоновые виды пресноводного зообентоса также могут служить хорошими индикаторами изменений окружающей среды. Изучение их жизнедеятельности позволяет прогнозировать реакцию и поведение более редких видов пресноводной фауны. Для северных районов, где пресноводные экосистемы наиболее ранимы, подобные исследования особенно актуальны. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea имеют небольшую продолжительность жизни, что обуславливает достаточно быстрый “эффект отклика” на погодные или климатические изменения в водных экосистемах. В водных объектах на северо-западе России фауна и распределение пресноводных моллюсков изучены слабо. Сведения об особенностях биологии моллюсков в условиях Субарктики биологии малочисленны. Также очень недостаточно исследованы условия обитания моллюсков в водоемах Кольского полуострова. Между тем, все эти сведения необходимы для организации долговременного мониторинга кратковременных климатических трендов в водных объектах бассейна Баренцева моря (Румянцева, 2019).

Результаты исследований популяций яйцеживородящих моллюсков *Henslowiana lilljeborgii* (Clessin in Esmark et Hoyer, 1886) свидетельствуют, что для выживания в неблагоприятных условиях данный вид демонстрирует две стратегии выживания, обеспечивающие сохранение популяции в водоемах. Длительный период репродукции (в течение всего года с наиболее выраженным максимумом летом) предоставляет преимущество в динамичных и возможно не очень благоприятных условиях среды, при этом возрастает вероятность выживания хотя бы части популяции. Другая стратегия преследует максимум преимуществ, когда период нереста совпадает с благоприятными условиями развития. В безледный период массовый вымет молоди синхронизирован с поступлением в озера аллохтонного вещества, на котором развиваются бактерио- и фитопланктон – корм для размножающихся особей и самой молоди (Румянцева, 2019; Румянцева, Фролов, 2019).

Заключение. Результаты исследований зообентоса 2015–2019 гг. показывают, что теплые атлантические водные массы оказывают большое влияние на продуктивность бентоса Баренцева моря, вызывая повышение разнообразия и обилия донных сообществ в целом и таксономических групп в частности. Этот эффект особенно ярко проявляется в северных районах Баренцева моря. На юге же на состояние бентоса могут влиять другие факторы, как абиотические, так и биотические и антропогенные – активная гидродинамика, выедание бентофагами, траловый промысел, вклад которого в снижение биомассы бентоса признается весьма существенным.

Последнее потепление вод Арктики, ярко проявляющееся с начала 2000-х гг., оказывает определенное влияние на разные уровни экосистемы, которое еще нуждается в подробном изучении. На севере и северо-востоке моря оно привело к повышению биомассы бентоса, в более южных районах – явно способствовало росту таксономического разнообразия и изменению структуры сообществ. Во время чередующихся неустойчивых трендов температурных аномалий можно получить представление о видовом разнообразии так называемых редких видов, преимущественно бореально-арктических, которые реагируют на повышение/понижение температуры всплеском численности. Потепление Арктики делает условия Баренцева моря более благоприятными для инвазии и закрепления в Баренцевом море некоторых чужеродных видов беспозвоночных. Даже в трансформированных экосистемах загрязненных акваторий потепление способствует увеличению видового разнообразия.

Показано, что влияние колебаний климата на морские экосистемы в первую очередь проявляется в динамике популяций краевых биотопов, а популяцию литоральных усонгих раков *S. balanoides*, находящуюся в условиях критической солености воды, можно считать удобным биоиндикатором ранних климатических изменений. В популяциях пресноводных двустворчатых моллюсков выявляемые особенности биологии в дальнейшем можно использовать как исходную базу для

изучения адаптации моллюсков к изменчивым условиям субарктического региона, а также для оценки возможных изменений в их фауне, вызванных антропогенным воздействием или климатическими флуктуациями.

Таким образом, полученные в лаборатории зообентоса за 2015–2019 гг. результаты расширяют представление о биологическом разнообразии и закономерностях его формирования в условиях Баренцева моря. Новые данные о современном разнообразии бентоса пополняют базу данных Института и будут использованы в дальнейшем мониторинге морских экосистем и прогнозе их изменений под влиянием антропогенного воздействия и климатических флуктуаций.

Автор выражает признательность сотрудникам лаборатории зообентоса за предоставленную информацию об исследованиях за 5-летний период и особую благодарность к.б.н. А.А. Фролову за оказанную помощь в работе.

Литература

Антипова Т.В. Распределение биомассы бентоса Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1975. Вып. 35. С. 121–124.

Ахметчина О.Ю. Исследование факторов среды, влияющих на наличие и распределение мшанок // Исследования арктических экосистем: Матер. XXXVI конф. молодых ученых ММБИ КНЦ РАН, посвященной 40-летию научно-исследовательского судна “Дальние Зеленцы”. Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2018. С. 12–18.

Биоразнообразие сообществ твердых грунтов губ Кольского побережья Баренцева моря / А.В. Ржавский, Ю.В. Деарт, Т.А. Бритаев, Л.В. Павлова // Биоразнообразие: результаты и перспективы исследований: Матер. Всерос. заочной науч. конф. Тамбов: Изд. дом ТГУ, 2009. С. 214–231.

Бритаев Т.А., Удалов А.А., Ржавский А.В. Структура и многолетняя динамика сообществ мягких грунтов заливов Баренцева моря // Успехи современной биологии. 2010. Т. 130, № 1. С. 50–62.

Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 1939. Т. 4. С. 5–126.

Влияние климатических изменений на зообентос Баренцева моря (на примере нескольких массовых видов) / Е.А. Фролова, О.С. Любина, Д.Р. Дикаева, О.Ю. Ахметчина, А.А. Фролов // Докл. РАН. 2007. Т. 416, № 1. С. 139–141.

Воды Баренцева моря: структура, циркуляция, изменчивость / В.К. Ожигин, В.А. Ившин, А.Г. Трофимов А.Л. Карсаков, М.Ю. Анциферов. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2016. 260 с.

Гидробиологические индикаторы циклических изменений климата Западной Арктик в XX–XXI вв. / Г.Г. Матишов, Д.В. Моисеев, О.С. Любина, А.П. Жичкин, С.Л. Дженюк, П.Р. Макаревич, Е.А. Фролова // Вестн. Южного науч. центра РАН. 2011. Т. 7, № 2. С. 54–68.

Глубоководные сообщества моря Лаптевых и прилегающих частей Северного Ледовитого океана / Б. Сиренко, С. Денисенко, Х. Дойбель, А. Рахор // Фауна и экосистемы моря Лаптевых и сопредельных глубоководных участков Арктического бассейна. СПб.: Изд. Зоол. ин-та РАН, 2004. С. 28–72.

Деарт Ю.В., Бритаев Т.А. “Новое” донное сообщество с доминированием овениид (Polychaeta, Oweniidae) у побережья Мурмана: структура и причины появления // Докл. РАН. 2014. Т. 454, № 2. С. 232–236.

Деарт Ю.В., Фролов А.А., Манушин И.Е. Двустворчатые моллюски *Abra prismatica* (Montagu, 1808) и *Gari fervensis* (Gmelin, 1791) – новые виды для фауны российского сектора Баренцева моря // Рос. журн. биол. инвазий. 2013. № 1. С. 27–40.

Денисенко С.Г. Зообентос Баренцева моря в условиях изменяющегося климата и антропогенного воздействия // Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России. Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 418–511.

Дерюгин К.М. Фауна Кольского залива и условия ее существования // Зап. Имп. Акад. наук. 1915. Т. 34, сер. 8. 929 с.

Дикаева Д.Р., Фролова Е.А. Фауна полихет в районе архипелага Шпицберген в июле 2017 г. // Вестн. Кольского науч. центра РАН. 2018. № 3(10). С. 61–67.

Дикаева Д.Р., Фролова Е.А., Вязникова В.С. Распределение и динамика сообществ полихет на разрезе “Кольский меридиан” (Баренцево море) // Вестн. Мурман. гос. техн. ун-та. 2016. Т. 19, № 1(2). С. 258–267.

Зими́на О.Л., Люби́на О.С. Донные ракообразные надотряда Peracarida (Crustacea: Malacostraca) на разрезе “Кольский меридиан” // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2016. Т. 3(36). Сер. Океанология. Вып. 3. С. 196–221.

Зими́на О.Л., Стрелкова Н.А., Люби́на О.С. Видовой состав и особенности распределения донных ракообразных надотряда Peracarida (Crustacea, Malacostraca) в Баренцевом море по результатам исследований 2003–2008 гг. // Зоол. журн. 2018. Т. 97, №10. С. 1209–1230.

Ишкулова Т.Г., Пастухов И.А. Гидрохимическая обстановка в прикромочной зоне ледовых полей в Баренцевом море весной 2016 года // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2017. Т. 2(8). Сер. Океанология. Вып. 4. С. 25–30.

Карсаков А.Л. Океанографические исследования на разрезе “Кольский меридиан” в Баренцевом море за период 1900–2008 гг. Мурманск: Изд. ПИПРО, 2009. 139 с.

Кийко О.А., Погребов И.Б. Донные сообщества европейской Арктики близ архипелагов Шпицберген и Земля Франца-Иосифа // Природа шельфов и архипелагов европейской Арктики: Матер. Междунар. науч. конф. М: ГЕОС, 2008. С. 164–169.

Матишов Г.Г. Мировой океан и оледенение Земли. М.: Мысль, 1987. 270 с.

Матишов Г.Г., Макаревич П.Р., Ишкулов Д.Г. “Вселенцы” и “невселенцы”: причины и последствия их появления // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2011. Т. 13, № 1–6. С. 1357–1366.

Мелководный бентос Кольского залива (Баренцево море): биоразнообразие и оценка современного состояния сообществ / Л.В. Павлова, И.О. Нехаев, Н.Н. Пантелеева, О.Ю. Ахметчина, Е.А. Гарбуль, Д.Р. Дикаева, О.Л. Зими́на, О.С. Люби́на, А.А. Фролов, Е.А. Фролова // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2018. Т. 4(9). Сер. Океанология. Вып. 5. С. 61–92.

Митяев М.В., Хасанкаев В.Б., Голубев В.А. Желоба Баренцева моря – современные каналы транспортировки или ловушки осадочного вещества? // Арктика и Антарктика. М.: Наука, 2007. Вып. 5(39). С. 72–79.

Моисеев Д.В., Жичкин А.П. Термохалинные условия в прикромочной зоне на севере Баренцева моря в апреле 2016 года // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2017. Т. 2(8). Сер. Океанология. Вып. 4. С. 10–25.

Несис К.Н. Изменения донной фауны Баренцева моря под влиянием колебаний гидрологического режима // Советские рыбохозяйственные исследования в морях европейского Севера. М.: Рыбное хоз-во, 1960. С. 129–138.

Носкович А.Э. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Macoma calcarea* (Bivalvia, Tellinidae) у берегов Новой Земли // Исследования арктических экосистем: Матер. XXXVII конф. молодых ученых ММБИ КНЦ РАН. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2019. С. 64–70.

Носкович А.Э., Павлова Л.В. Репродуктивные особенности популяций двустворчатого моллюска *Macoma calcarea* (Bivalvia, Tellinidae) в Баренцевом и Печорском морях // Вестн. Мурман. гос. техн. ун-та. 2017. Т. 20, № 2. 463–471.

Ожигин В.К., Ившин В.А. Водные массы Баренцева моря. Мурманск: Изд. ПИПРО, 1999. 48 с.

Особенности распределения бентосных сообществ во фьордах Шпицбергена / О.С. Любина, О.Л. Зимина, Е.А. Фролова, П.А. Любин, А.А. Фролов, Д.Р. Дикаева, О.Ю. Ахметчина, Е.А. Гарбуль // Проблемы Арктики и Антарктики. 2011. № 1(87). С. 28–40.

Пантелеева Н.Н. Гидроидные (Cnidaria, Hydrozoa) залива Грэн-фьорд (Западный Шпицберген) // Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики: Матер. Междунар. науч. конф. (Мурманск, 9–11 ноября 2008 г.). Вып. 8. М.: ГЕОС, 2008. С. 290–292.

Предварительные результаты современного мониторинга зообентоса на разрезе “Кольский меридиан” (Баренцево море) / О.С. Любина, Е.А. Фролова, Д.Р. Дикаева, Н.А. Анисимова, П.А. Любин, А.А. Фролов, Е.А. Гарбуль, О.Л. Зимина, О.Ю. Ахметчина, И.О. Нехаев // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2013. Т. 1(14). Сер. Океанология. Вып. 1. С. 208–223.

Распределение зообентоса на мягких грунтах в губах Ивановская и Дроздовка Восточного Мурмана (Баренцево море) / О.С. Любина, О.Л. Зимина, Е.А. Фролова, А.А. Фролов, Д.Р. Дикаева, Н.Н. Пантелеева, И.О. Нехаев, Е.А. Гарбуль // Докл. РАН. 2012. Т. 447, № 2. С. 230–234.

Румянцева З.Ю. Рост и размножение пресноводного двустворчатого моллюска *Henslowiana lilljeborgii* (Clessin in Esmark et Hoyer, 1886) (Bivalvia, Pisidioidea) в условиях малых озер Заполярья // Проблемы Арктического региона: Тез. докл. XVII Междунар. науч. конф. студентов и аспирантов (г. Мурманск, 15 мая 2019 г.). Мурманск: Изд. ПГИ, 2019. С. 26.

Румянцева З.Ю., Фролов А.А. Репродуктивный цикл пресноводных двустворчатых моллюсков *Henslowiana lilljeborgii* (Clessin in Esmark et Hoyer, 1886) (Bivalvia, Pisidioidea) в малых озерах Мурманской области // Исследования арктических экосистем: Матер. XXXVII конф. молодых ученых ММБИ КНЦ РАН. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2019. С. 80–85.

Свитина В.С., Гудимов А.В. Многолетние колебания численности популяции усоногих раков *Semibalanus balanoides* (L.) (Crustacea) на эстуарной литорали кута Кольского залива // Вестн. Мурман. гос. техн. ун-та. 2017. Т. 20, № 2. С. 352–362.

Современное количественное распределение зообентоса на разрезе “Кольский меридиан” / О.С. Любина, Н.А. Стрелкова (Анисимова), П.А. Любин, Е.А. Фролова, Д.Р. Дикаева, О.Л. Зими́на, О.Ю. Ахметчина, И.Е. Манушин, И.О. Нехаев, А.А. Фролов, Д.В. Захаров, Е.А. Гарбуль, В.С. Вязникова // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2016. Т. 2(36). Сер. Океанология. Вып. 3. С. 64–91.

Современное состояние зообентоса сублиторали Кольского залива (Баренцево море) / Л.В. Павлова, О.Я. Ахметчина, Е.А. Гарбуль, Д.Р. Дикаева, О.Л. Зими́на, А.Э. Носкович, А.А. Фролов, Е.А. Фролова // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2019. Т. 3(10). Сер. Океанология. Вып. 6. С. 35–75.

Фауна и количественное распределение зообентоса в северной части Баренцева моря в апреле–мае 2016 года / О.Л. Зими́на, Е.А. Фролова, Д.Р. Дикаева, О.Ю. Ахметчина, Е.А. Гарбуль, А.А. Фролов, И.О. Нехаев // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2017. Т. 2(8). Сер. Океанология. Вып. 4. С. 66–81.

Фролова Е.А., Дикаева Д.Р. Фауна полихет и краевые желоба Баренцева моря // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2017. Т. 2(8). Сер. Океанология. Вып. 4. С. 81–88.

Фролова Е.А., Дикаева Д.Р. Комплексы полихет прибрежного желоба Баренцева моря по результатам экспедиции 2016 года // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2018. Т. 4(9). Сер. Океанология. Вып. 5. С. 93–109.

Фролова Е.А., Дикаева Д.Р., Хачатурова К.С. Комплексы полихет к югу и юго-востоку от архипелага Шпицберген по результатам экспедиции 2015 г. // Вестн. Кольского науч. центра РАН. 2018. № 3(10). С. 68–77.

Benthic macrofauna and productivity regimes in the Barents Sea – Ecological implications in a changing / S.K.J. Cochrane, S.G. Denisenko, P.E. Renaud, C.S. Emblowa, Jr.W.G. Ambrose, I.H. Ellingsen, J. Skarðhamar // Arctic J. Sea Res. 2009. Vol. 61. P. 222–233.

Climate change opens new frontiers for marine species in the Arctic: Current trends and future invasion risks / F.T. Chan, K. Stanislawczyk, A.C. Sneekes, A. Dvoretzky, S. Gollasch, D. Minchin, M. David, A. Jelmert, J. Albrechtsen, S.A. Bailey // Global Change Biology. 2019. Vol. 25. P. 25–38.

Galkin Yu.I. Long-term changes in the distribution of mollusks in the Barents Sea related to the climate // Berichte zur Polarforschung. 1998. Vol. 287. P. 100–143.

Geng X., Bouffadel M.C. Impacts of evaporation on subsurface flow and salt accumulation in a tidally influenced beach // Water Resour. Res. 2015. Vol. 51, iss. 7. Doi: 10.1002/2015WR016886.

Kedra M., Legeżyńska J., Walkusz W. Shallow winter and summer macrofauna in a high Arctic fjord (79° N, Spitsbergen) // Mar. Biodiv. 2011. Vol. 41. P. 425–439.

Kiyko O.A., Pogrebov V.B. Long-term benthic population change (1920–1930s – present) in the Barents and Kara seas // Mar. Poll. Bull. 1997. Vol. 35, № 7–12. P. 322–332.

Laudien J. Herrmann M., Arntz W.E. Soft bottom species richness and diversity as a function of depth and iceberg scour in Arctic glacial Kongsfjorden (Svalbard) // Polar Biol. 2007. Vol. 30. P. 1035–1046.

Matishov G.G., Matishov D.G., Moiseev D.V. Inflow of Atlantic-origin waters to the Barents Sea along glacial troughs // *Oceanologia*. 2009. Vol. 51, № 3. P. 293–312.

Nekhaev I.O. New records of gadilid molluscs from the southwestern Barents Sea (Scaphopoda: Gadilidae) // *Ruthenica*. 2015. Vol. 25(2). P. 69–71.

Oug E., Hoisoeter T. Soft-bottom macrofauna in the highlatitude ecosystem of Balsfjord, northern Norway: Species composition, community structure and temporal variability // *Sarsia*. 2000. Vol. 85, № 1. P. 1–13.

Sikorski A.V., Pavlova L.V. New species of *Scolelepis* (Polychaeta, Spionidae) from the Norwegian coast and Barents Sea with a brief review of the genus // *Fauna Norvegica*. 2015. Vol. 35. P. 9–19.

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4.006
УДК 595.384 (268.45)

А.Г. Дворецкий

Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

КАМЧАТСКИЙ КРАБ В ПРИБРЕЖЬЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ: ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ ММБИ

Аннотация

Камчатский краб, вселенный в Баренцево море в 1960-х гг. сформировал новую популяцию, промышленная эксплуатация которой ведется с 2004 г. Чужеродный статус и промысловая ценность обусловили интерес к биологии и экологии вида-вселенца. С 2000-х годов ученые Мурманского морского биологического института ведут исследования камчатского краба, которые позволяют оценить его роль в местных донных сообществах. Полученные сведения имеют прикладное и теоретическое значение для рыбопромысловой науки. За последние несколько лет получены новые данные, касающиеся популяционной динамики, симбиотических взаимоотношений, питания и размножения краба в прибрежье Баренцева моря. Результаты этих исследований обобщены в данной публикации.

Ключевые слова: камчатский краб, Баренцево море, популяционная динамика, симбионты, питание.

A.G. Dvoretsky

Murmansk Marine Biological Institute RAS, Murmansk, Russia

RED KING CRAB IN THE COASTAL BARENTS SEA: A REVIEW OF MMBI STUDIES

Abstract

In 1960th, red king crab was intentionally introduced into the Barents Sea. This species has formed a new self-sustaining population. In Russian waters, the

commercial fishery of red king crab was started in 2004. Non-indigenous status and high commercial value of the crab have led to growing interest in the study of its biology and ecology. Red king crab has been intensively studied by specialists of Murmansk Marine Biological Institute to evaluate the role of this crab in local benthic communities and provide a theoretic basis and important applications for fishery science. New data on the population dynamics, symbiotic relationships, feeding and reproduction of red king crab have been obtained from long-term studies in coastal waters of the Barents Sea. Significant results of these studies are presented in this review.

Keywords: red king crab, Barents Sea, population dynamics, symbionts, feeding.

Введение. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) – один из самых крупных видов промысловых ракообразных, естественный ареал которого северная часть Тихого океана (Кузьмин, Гудимова, 2002). Высокие товарные качества камчатского краба, а также обедненность фауны Баренцева моря крупными ракообразными, повлекли за собой идею об интродукции данного вида в новое место обитания (Dvoretsky, Dvoretsky, 2015a). Успешное трансокеаническое переселение *P. camtschaticus* из Японского и Охотского морей в побережье Кольского полуострова было осуществлено советскими учеными в 1960-х гг. Примерно через 30 лет было заявлено о формировании полноценной баренцевоморской популяции камчатского краба. Мониторинг численности, направленный на отслеживание процесса расселения и роста численности, проводимый специалистами Полярного института рыбного хозяйства и океанографии (г. Мурманск) и Института морских исследований (г. Берген, Норвегия), показал районы концентрации промысловых особей, изменение их локализации и промысловый потенциал, который к началу 2000-х гг. достиг показателей, позволяющих начать промысел краба (Dvoretsky, Dvoretsky, 2015a, 2018).

Промышленный лов камчатского краба начат в 2004 г. на Рыбачьей и Кильдинской банках и в Западном Прибрежном районе (Динамика ..., 2018). В последующие годы промысел постепенно распространялся на восток, охватывая Мурманское мелководье и Восточный Прибрежный район. Суммарный вылов камчатского краба за первые годы промысла (2004–2007) составил 28.895 тыс. т (Динамика ..., 2018). Сокращение запаса и вылова камчатского краба в 2008–2010 гг. повлекло введение более жестких мер регулирования промысла, в результате которых уловы краба восстановились и достигли примерно 10 тыс. т в год (Dvoretsky, Dvoretsky, 2018).

В побережье Баренцева моря происходит нерест камчатского краба и развитие молоди – основы для пополнения популяции (Dvoretsky, Dvoretsky, 2014, 2015a; Дворецкий, Дворецкий, 2018a). В связи с этим именно прибрежные акватории стали предметом усиленного внимания

ученых ММБИ. Исследования, начатые в 2000-х гг., были успешно продолжены в последнее десятилетие. Их целью было получение новых сведений, касающихся особенностей распределения камчатского краба, его питания, взаимосвязей с местной фауной (Павлова, 2001, 2007; Кузьмин, Гудимова, 2002; Кузьмин, Дворецкий, 2005; Дворецкий, 2015). Также рассматривались вопросы, касающиеся симбионтов и обрастателей краба (Кузьмин, 2002; Dvoretzky, Dvoretzky, 2010, 2011).

В настоящей работе представлены результаты исследований камчатского краба учеными ММБИ за последние несколько лет.

Материал получен в ходе береговых экспедиций в губах Восточного Мурмана и Кольском заливе. Отлов крабов осуществляли с использованием легководолазного снаряжения с глубины 3–45 м (Дворецкий, Дворецкий, 2018а). У животных определяли пол, размер, массу, стадию зрелости икры (у самок), стадию линьки (Пособие ..., 2006).

Отбор симбионтов и обрастателей проводили с использованием стандартной методики (Дворецкий, Дворецкий, 2012, 2018г).

Также у крабов отбирали желудочно-кишечные тракты для изучения особенностей питания согласно описанным ранее методикам (Павлова, 2008а,б, 2011, 2015, 2018). Индивидуальный суточный экологический рацион определяли по модифицированной формуле Байкова (Baikov, 1935), в основу которой положена масса целых кормовых беспозвоночных

Популяционные показатели. В губе Зеленецкая (Дальнезеленецкая) встречаемость особей разного пола в уловах камчатского краба отличается у неполовозрелых и половозрелых особей и имеет выраженные годовые (сезонные) колебания.

С 2002 по 2008 годы, когда исследования проводились преимущественно в августе, среди неполовозрелых крабов (ширина карапакса менее 100 мм) примерно поровну были представлены самцы и самки (Дворецкий, Дворецкий, 2010). И если в 2009 г. данная тенденция сохранилась (Dvoretzky, Dvoretzky, 2013а), то в 2010 г. было отмечено повышение доли самцов (Дворецкий, Дворецкий, 2018б). В 2011 и 2012 годах, которые стоят особняком из-за низкой доли неполовозрелых крабов, в уловах было отмечено преобладание самок (Дворецкий, Дворецкий, 2018б,в).

Среди половозрелых особей преобладали самки. В отдельные годы крупные самцы отсутствовали. Такая картина соотношения полов является довольно типичной для камчатского краба в различных районах его обитания. Молодь, как правило, концентрируется в прибрежной зоне в течение всего года, в то время как половозрелые особи мигрируют на мелководье в период спаривания, весной. Именно в этот сезон обычно не наблюдается каких-либо значимых отклонений соотношения полов в популяции от теоретического 1:1. Однако впоследствии самцы мигрируют на глубину, а самки остаются в прибрежной зоне и мигрируют в более глубоководные районы осенью (Матюшкин, 2003).

В 2002–2012 годах в губе Зеленецкая ширина карапакса самцов варьировала от 9.1 до 226.0 мм (в среднем 53.3 ± 1.7 мм), самок – от 7.9 до 181.7 мм (в среднем 94.4 ± 1.8 мм). Максимальная масса, отмеченная у самцов, составила 4325 г, у самок – 6182 г.

Наиболее часто в уловах крабов из губы Зеленецкая встречались особи второй стадии личиночного цикла. Их доля обычно превышала 90 % (Dvoretzky, Dvoretzky, 2013a; Дворецкий, Дворецкий, 2018б,в). В 2005 году отмечено довольно много крабов на первой стадии линьки, что объясняется присутствием значительного количества часто линяющих мелких крабов.

Уровень травматизма конечностей в исследованиях 2002–2012 гг. у неполовозрелых самцов камчатского краба варьировал в пределах от 30.2 до 47.1 %. Общий уровень травматизма молоди за весь период – 42.9 %. В результате этого аутоотомия у крупных самцов составила 25–100 %, в среднем – 51.8 %. За весь период исследований уровень травматизма половозрелых самок в среднем не выше 61.2 % (39.5–95.5 %) (Дворецкий, Дворецкий, 2018а).

Уровень аутоотомии камчатского краба в губе Зеленецкая в 2002–2007 гг. составил 45.5 %, а в 2009–2012 гг. – 58.5 %. Эти величины различаются с высокой степенью достоверности. В качестве причин, которые привели к увеличению травматизма конечностей у краба в губе можно указать повышение антропогенной нагрузки на акваторию и хищничество, прежде всего со стороны рыб (трески, пикши, зубатки) (Соколов, Милютин, 2008а; Dvoretzky, Dvoretzky, 2009).

Как показали наши исследования, на протяжении 2002–2007 гг. местная группировка *P. camtschaticus* находилась в относительно стабильном состоянии (Dvoretzky, Dvoretzky, 2013а). Численность краба колебалась в пределах от 4000 до 7500 экз., что в целом соответствовало среднегодовым значениям (Соколов, Милютин, 2006, 2007, 2008б). В 2008 году наблюдали резкое снижение численности камчатского краба в губе Зеленецкая (350 экз.), что, по-видимому, связано с антропогенным воздействием (Дворецкий, Дворецкий, 2010). В 2009 году произошло восстановление запаса (Дворецкий, Дворецкий, 2013а). Вероятно, этому способствовал запрет на промысел вида в прибрежье Баренцева моря. В 2010 году численность камчатского краба достигла максимума, в 2011 и 2012 гг. показатели общего запаса снизились до среднемноголетних значений, однако, структура популяции изменилась – произошло уменьшение численности неполовозрелых особей (Дворецкий, Дворецкий, 2014, 2018б,в).

Анализ многолетних изменений индексов численности камчатского краба в водах Баренцева моря позволил установить, что на общую численность краба наиболее сильно влияет температура воды в весенне-летний период, а также индексы глобальной атмосферной циркуляции для апреля и мая (Dvoretzky, Dvoretzky, 2016). Примечательно, что значимая

прямая зависимость численности зарегистрирована между индексами НАО в феврале и августе со сдвигом на 9 и 10 лет и промысловым запасом камчатского краба текущего года. Для объяснения подобной картины необходимо учесть, что основу промыслового запаса составляют половозрелые самцы в возрасте 10 лет и выше. Следовательно, благоприятные температурные условия, скорее всего, оказывают положительное влияние на выживаемость и жизнеспособность молоди краба, что находит свое отражение после 9–10-летнего периода, когда эти крабы формируют промысловый запас (Dvoretzky, Dvoretzky, 2016).

С учетом того, что общая численность прямо зависит от температуры воды текущего и предшествующего года, можно с высокой долей уверенности предполагать, что не последнюю роль играет выживаемость личиночных стадий и молоди камчатского краба. Поскольку встречаемость личинок краба в планктоне ограничена апрелем–июнем, представляется вполне закономерным, что общая численность в значительной степени зависит от температурных условий и характеристик глобальной атмосферной циркуляции в марте–июне. Мы установили, что после замерзания Кольского залива зимой 2010/11 г., в летний период в губе Зеленецкая отмечено резкое снижение численности ювенильных крабов. При этом между температурой и индексом Северо-Атлантического колебания для марта–июня отмечена прямая связь, что может быть интерпретировано следующим образом: чем выше индекс Северо-Атлантического колебания, тем выше степень притока теплых атлантических вод в Баренцевом море, и, следовательно, выше средняя температура воды в прибрежной ветви Мурманского течения (Dvoretzky, Dvoretzky, 2016).

Помимо прямого положительного влияния температуры на выживаемость краба, стоит учитывать и ее опосредованное воздействие. В частности, отмечена прямая зависимость биомассы бореальных видов бентоса и температуры воды (Влияние ..., 2007; Гидробиологические ..., 2011). Поскольку основу рациона камчатского краба составляют именно такие представители донной фауны, можно утверждать, что при потеплении возрастает их численность и доступность как кормового ресурса для камчатского краба.

Нельзя не отметить и взаимосвязь пелагической и донной биоты. В периоды потепления, когда в арктических морях количество льда уменьшается, продолжительность вегетационного периода первичных продуцентов возрастает. В целом это ведет к повышению суммарной биомассы микроводорослей, особенно в тех районах, где летом, благодаря океанографическим процессам, происходит возобновление запасов биогенов в водной толще. Повышение первичной продукции ведет не только к увеличению биомассы потребителей фитопланктона, но и к повышению количества отмершей органики, которая достигает дна. За счет этого дополнительного источника питания происходит развитие

донной фауны, но итоговое повышение биомассы распространенных бентических организмов происходит не сразу, а с некоторой задержкой, которая может составлять 3–7 лет (Влияние ..., 2007). Именно за счет подобного механизма может происходить регулирование запаса кормовых объектов, которые потребляет камчатский краб. В прибрежных районах важную роль в функционировании пелагической экосистемы играет береговой сток. Выявлено, что в годы положительных аномалий индекса Северо-Атлантического колебания в летне-осенний период наблюдается увеличение общего количества осадков, за счет этого биогенный сток в прибрежную зону морских акваторий возрастает. Этот процесс ведет к усиленному развитию фитопланктона в следующем году. По этой причине в заливах и бухтах формируются благоприятные условия для развития личинок камчатского краба (Dvoretsky, Dvoretsky, 2016).

На основе данных многолетних исследований рассчитаны размеры, при которых 50 % самок в отдельных локальных группировках камчатского краба достигают половозрелости и вступают в размножение (Dvoretsky, Dvoretsky, 2015b).

В губе Сайда размер, при котором 50 % самок в популяции имеют наружную икру, составляет 104.0 мм по длине карапакса, в губе Долгая – 104.2 мм, в губе Зеленецкая – 110.6 мм (Dvoretsky, Dvoretsky, 2015b), а в пересчете на ширину карапакса – 111.0, 113.0 и 119.1 мм, что соответствует диапазону величин (110–130 мм), приводимых для самок камчатского краба Баренцева моря другими исследователями (Герасимова и др., 1996; Кузьмин, Гудимова, 2002), или превышает величину, отмеченную в других районах его обитания. Например, в Беринговом море длина карапакса, при которой 50 % самок достигают половой зрелости, варьирует в очень широких пределах – от 86 до 102 мм. В заливе Анива размер 50 %-й морфометрической половозрелости составлял 120 мм по ширине карапакса (Клитин, 2003), а у самок в районе западнокамчатского шельфа – 89 мм (Лысенко, Гайдаев, 2005).

Выявленные пространственные вариации размера наступления 50 %-й половозрелости самок в прибрежье Кольского полуострова (постепенное снижение при продвижении на запад) связаны с изменением температурного режима акваторий, а также с количеством и доступностью пищевых объектов и их видовым составом. При повышении температуры воды увеличиваются темпы роста камчатского краба, как и других видов ракообразных, следовательно, самки созревают быстрее (Dvoretsky, Dvoretsky, 2015b).

Симбиотическая фауна. Исследования симбионтов и обрастателей камчатского краба в губе Зеленецкая в начале–середине июля 2009–2014 гг. позволили выявить более 60 таксонов (Дворецкий, Дворецкий, 2013б, 2016, 2018а,в, 2019а).

Наиболее часто на крабах встречали амфипод *Ischyrocerus commensalis* и *Ischyrocerus anguipes* (Dvoretsky, Dvoretsky, 2011), а также копепод *Tisbe furcata* и *Harpacticus uniremis*. Копеподы ранее на крабах в

исследуемом районе не встречались (Dvoretzky, Dvoretzky, 2010, 2013b), хотя известно, что указанные организмы часто заселяют различные живые субстраты по всему Мировому океану (Dvoretzky, 2012; Huys, 2016).

Знания о видовом составе организмов, обитающих в сообществах обрастателей или симбиотических ассоциациях актуальны в связи с необходимостью изучения и сохранения биологического разнообразия морских экосистем. Количество видов, обитающих в том или ином районе Мирового океана, – ключевая характеристика биологического разнообразия, и без учета организмов-симбионтов эта величина становится заниженной.

Для половозрелых крабов не выявлено значимых вариаций в экстенсивности заселения гидроидами *Obelia longissima* и немертинами. Достоверные различия отмечены для полихет *Harmothoe imbricata*, когда в 2012 г. показатель был существенно выше, чем в 2011 г. Частота встречаемости рыбец пиявки *Johanssonia arctica* в 2009 г. была существенно ниже, чем в 2010–2012 гг. Двустворчатый моллюск *Mytilus edulis* не встречался на крабах в 2011 г. Достаточно резкие колебания экстенсивности отмечены для копепод *Harpacticus uniremis* и *Tisbe furcata* (Dvoretzky, Dvoretzky, 2013b). Амфиподы *Ischyrocerus commensalis* встречались на всех половозрелых крабах, тогда как для *Ischyrocerus anguipes* показатели в 2009 и 2012 гг. были ниже, чем в 2010 и 2011 гг. Усоногие раки *Balanus crenatus* не встречались на крабах в 2012 г., в другие годы их экстенсивность была подвержена значительным колебаниям (Дворецкий, Дворецкий, 2016, 2018в).

Сравнительный анализ средней интенсивности заселения камчатских крабов не выявил достоверных межгодовых колебаний для большинства видов, имеющих относительно низкие значения данного показателя (*Nemertini* g. sp. 1, *Harmothoe imbricata*, *Johanssonia arctica*, *Mytilus edulis* и *Ischyrocerus anguipes* на половозрелых крабах, а также *Ischyrocerus anguipes* и *Ischyrocerus commensalis* на неполовозрелых крабах). Такой же результат отмечен на крупных крабах для массового боклоплава *Ischyrocerus commensalis*.

Наиболее выраженные колебания средней интенсивности заселения характерны для копепод *Harpacticus uniremis* и *Tisbe furcata* (Dvoretzky, Dvoretzky, 2013b).

Анализ межгодовой экстенсивности заселения камчатского краба симбионтами и обрастателями при помощи процедуры анализа вкладов отдельных видов в различие сообществ (SIMPER test) показал ряд закономерностей. Для взрослых и неполовозрелых крабов установлено, что видовой состав обрастателей в июле 2009–2012 гг. изменялся в среднем от 32.6 до 52.9 %. Наибольшие различия были отмечены для 2009 и 2011 гг. Самое высокое сходство прослеживалось при сравнении 2011 и 2012 гг. (Дворецкий, Дворецкий, 2018а).

В июле 2009 и 2010 гг. основной вклад в заселенность на теле крабов обеспечивали усоногие ракообразные *Balanus crenatus* (13.4 %),

в остальные годы исследований – копеподы *Tisbe furcata* (15.1–19.6 %) и *Harpacticus uniremis* (11.9–17.3 %). Среди других представителей, которые определяли сезонные различия июльских сообществ обрастателей камчатского краба, следует указать амфипод *Ischyrocerus anguipes* (5.6–11.7 %) и *Ischyrocerus commensalis* (6.2–10.1 %), а также рыбью пиявку *Johanssonia arctica* (6.0–10.0 %), мелких веслоногих рачков *Ectinosoma normani* (8.8–10.0 %), *Dactylopusia vulgaris* (6.2–8.4 %) и *Mesochra pygmaea* (5.3–6.0 %).

Для сравнения отметим, что в губе Зеленецкая нами был исследован видовой состав и индексы заселенности эпибионтами и комменсалами аборигенного представителя сем. Lithodidae – северного литода *Lithodes maja* (Дворецкий, Дворецкий, 2019б). На всех выловленных особях были найдены организмы-сожители. Видовой список ассоциированных организмов насчитывает 26 таксономических единиц. Из обрастателей наиболее часто встречались гидроиды *Obelia longissima* (94.6 %), а также сидячие полихеты *Placostegus tridentatus* (64.9 %) и *Circeis armoricana* (59.5 %). Массовые комменсалы были представлены амфиподами *Ischyrocerus commensalis* (94.6 %) и *Ischyrocerus anguipes* (48.6 %), а также подвижными многощетинковыми червями *Harmothoe imbricata* (70.3 %).

Видовой состав эпибионтов и комменсалов *Lithodes maja* был сходен с тем, что отмечен ранее для камчатского краба. Отличия в показателях заселенности двух видов крабов-литодид (более высокая встречаемость обрастателей на *Lithodes maja*), а также разница в особенностях локализации некоторых подвижных форм, объясняются вариациями в размерах тела хозяев (*Lithodes maja* мельче *Paralithodes camtschaticus*) и различиями в особенностях структуры экзоскелета (*Lithodes maja* имеет более шершавую поверхность панциря по сравнению с *Paralithodes camtschaticus* вследствие более выраженной ошипованности на ранних стадиях онтогенеза) (Дворецкий, Дворецкий, 2019б).

В ходе изучения желудочно-кишечных трактов у баренцевоморских камчатских крабов впервые были обнаружены крупные простейшие, внутрикишечные симбионты, принадлежащие к отряду Eccrinida (Mesomycetozoa, Protozoa) (Павлова, 2018).

Микроорганизмы с неразветвленным талломом заселяли дистальную треть кишечника краба, а особенно густо росли вблизи анального отверстия. Максимальная длина таллома варьировала от 4 мм у молоди до 40 мм у взрослых особей, длина же большинства слоевищ была намного меньше. Клетка-присоска – в форме цилиндра, однако расширяется к основанию. Диаметр основания изменялся от 13 до 94 мкм, а высота клетки-присоски – от 8 до 63 мкм. Талломы диаметром от 70 до 182 мкм (в средней части) образовывали споры первичной инвазии, служащие для заражения других хозяев, размером 24–38×8–15 мкм. Талломы диаметром 21–63 мкм формировали споры вторичной инвазии (266–308×28–49 мкм или 217–252×35–52 мкм), прорастающие в кишечнике своего же хозяина.

Дисковидная форма спор первичной инвазии обнаруженных эккриновых схожа с описаниями представителей рода *Arundinula*, но по морфометрическим признакам споры не соответствуют известным описаниям видов, приводимым в литературе (Павлова, 2018).

Симбионты *Escrinida* были найдены у крабов в 2005 г. в поселениях из губы Зеленецкая. Через 2 года эккриновых обнаружили и в Кольском заливе. Встречаемость в поселениях крабов сначала была невысока (7–12 %), но после 2008 г. эккриновые стали встречаться чаще. Среди взрослых крабов Кольского залива и губ Зеленецкая и Ярнышная частота встречаемости в 2009 г. достигала 40–80 %. В губах Долгая и Териберская в этом же году эккриновые были зарегистрированы у 40 % крабов. В последующем частота встречаемости этих симбионтов в пределах 20–25 % (Павлова, 2018).

Распространение эккриновых среди камчатских крабов могло произойти в результате роста численности хозяев с начала 2000-х гг. Этот же период характеризовался преобладанием теплых аномалий в баренцевоморских водных массах, что также могло повлиять на выживаемость спор и на динамику заселения крабов (Павлова, 2018).

Питание. Исследования спектра питания камчатского краба, который является эврифагом, показали, что основу его рациона составляют представители бентосных беспозвоночных, но он может поедать также водоросли и рыбу (Павлова, 2008а, 2011). Камчатский краб предпочитает исключительно свежую пищу, и, даже переходя к некрофагии (например, при питании отходами рыбного промысла), он потребляет только свежие трупы или отходы рыб.

В Кольском заливе степень наполнения желудка пищей у половозрелых крабов колеблется от 5 до 60 % (Павлова, 2008а, 2011). В состав пищевого комка входят разнообразные компоненты, в том числе не менее 25 видов беспозвоночных животных. Состав рациона зависит от глубины, на которой проходит откорм крабов: чем она меньше, тем шире спектр потребляемых объектов. Так, на малых глубинах в рационе крабов чаще встречаются водоросли и представители фауны верхней сублиторали, ассоциированные с зарослями макрофитов (мшанки, иглокожие, брюхоногие и панцирные моллюски), а также икра бычковых рыб (Павлова, 2008а, 2011). Чем глубже, тем больше детрита, мусора и трупов мелких рыб (преимущественно, представителей сем. *Gadidae*) отмечается в желудочно-кишечном тракте крабов (Павлова, 2008а, 2011). По частоте встречаемости в питании крупных крабов доминируют представители иглокожих, полихет, двустворчатых моллюсков и в меньшей степени брюхоногих моллюсков и ракообразных. У молоди в питании доминируют полихеты *Pectinaria hyperborea* и непостоянный, мигрирующий компонент биоценоза морская звезда *Asterias rubens*. Морской еж *Strongylocentrotus droebachiensis*, двустворчатый моллюск *Parvicardium pinnulatum* и полихета *Alitta virens* встречаются реже.

В губе Зеленецкая половозрелые самки и самцы камчатского краба наиболее часто питаются двустворчатыми и брюхоногими моллюсками, морскими ежами, звездами, офиурами, ракообразными и полихетами (Павлова, 2008а, 2011). Основной откорм неполовозрелых особей проходит на мягком грунте и талломах ламинариевых водорослей. По частоте встречаемости в рационе молоди доминируют многощетинковые черви *P. hyperborea*, мелкие брюхоногие моллюски *Margarites helycinus* и *Onoba aculeus*, двустворчатые моллюски *Crenella decussata*, *Leionucula bellotti* и *Mytilus edulis* (Павлова, 2008а,б). Состав пищевого спектра краба зависит от характера грунта. В илисто-песчаных биотопах в желудках крабов чаще встречаются моллюски и седентарные полихеты, а на твердых грунтах – преимущественно моллюски (Павлова, 2008а, 2011).

В то же время, несмотря на высокую численность и биомассу прикрепленных полихет в донных сообществах, поиск этих мелких беспозвоночных крабам энергетически невыгоден, поэтому в отношении прикрепленных видов семейств Serpullidae и Spiroboridae камчатские крабы проявляют особо высокую отрицательную селективность (Павлова, 2014). Двустворчатые и брюхоногие моллюски, напротив, часто выедаются крабами в больших количествах, чем они представлены в бентосе. Следует отметить, что в отношении прикрепленных видов *Bivalvia*, таких как моллюски рода *Heteranomia*, камчатские крабы нередко проявляют отрицательную селективность. Отрицательная селективность камчатских крабов отмечена и в отношении асцидий и актиний. Иголкокожих (морских ежей и звезд) крабы начинают избирательно выедать при достижении размера более 60–70 мм по ширине карапакса. Полученные результаты свидетельствуют о потенциальной способности камчатских крабов при их высокой численности на некоторое время менять структуру донных сообществ за счет избирательного выедания или отклонения определенных групп или видов бентосных беспозвоночных (Павлова, 2014).

В ходе исследований индивидуального суточного экологического рациона камчатского краба, установлено, что продолжительность прохождения корма через желудочно-кишечный тракт данных животных не превышает нескольких часов. Разовая порция корма выводится в среднем через 4, 8, 9 и 10 ч у особей с шириной карапакса 30–35, 70–80, 90–100 и 130–140 мм соответственно. Быстрые темпы переваривания пищи и многократное питание в течение суток ведут к значительной элиминации бентоса. Суточный экологический рацион в природе у неполовозрелых крабов составляет в среднем 9–20 % от их собственной массы, у взрослых самцов и самок – 2–16 %. Достоверной связи между его величиной и размерами или массой крабов не прослеживается (Павлова, 2015). В природе величина суточного экологического рациона значительно варьирует даже у особей одного размера/массы. В составе пищевых комков *P. camtschaticus* отмечается не менее 140 видов донных

беспозвоночных, включая фораминифер, гидроидов, полихет, ракообразных, двустворчатых, брюхоногих и панцирных моллюсков, иглокожих, мшанок и асцидий. Однако в значительных количествах выеданию подвергаются только двустворчатые моллюски и морские ежи, в меньших количествах – полихеты и брюхоногие моллюски. Остальные группы бентоса, несмотря на то, что в некоторых биотопах они являются массовыми (например, губки, мшанки или асцидии в биоценозах твердых грунтов), составляют малую долю в рационе камчатских крабов. Результаты реконструкции экологического рациона краба подтверждены данными экспериментальных исследований (Павлова и др., 2007).

Если в экспериментах скорость потребления пищи крабами достоверно уменьшалась с увеличением их массы, то в отношении выедания бентоса подобной закономерности не выявлено. В природе величина суточного экологического рациона зависит от видового состава, размера кормовых животных и используют ли крабы альтернативные источники пищи, кроме зообентоса. Это могут быть рыба, водоросли или наилки с поверхности дна, часто встречающийся в пищеварительных трактах особей с шириной карапакса менее 40 мм. При увеличении доли этих компонентов в рационе крабов соответственно снижается выедание донных беспозвоночных.

Следует отметить, что в Кольском заливе величина суточного экологического рациона изменялась у одних и тех же размерно-возрастных категорий камчатского краба сильнее, чем в губах Восточного Мурмана. Изменчивость данного показателя была обусловлена нарушениями в кормовой базе, которые были вызваны самим крабом. В оптимальных условиях крабы предпочитают кормовые объекты определенного размера, обычно небольшого, не требующего значительных энергетических затрат на разделку. При высокой численности *P. camtschaticus* на некоторых участках дна залива с мягким или смешанным грунтом исчезали или становились редкими беспозвоночные среднего и мелкого размера (Павлова, 2015). При этом в питании крабов, особенно молоди, начинали количественно преобладать как относительно крупные животные (мидии длиной 30–50 мм и ежи рода *Strongylocentrotus* диаметром 60–70 мм), так и ювенильные беспозвоночные. В результате этого средние значения рациона могли составлять или половину массы тела краба, или единицы процентов от массы тела. В исследованных губах Восточного Мурмана (Зеленецкая и Ярнышная) плотность распределения камчатских крабов была в десятки раз меньше, а трофическая емкость донных сообществ – больше. Здесь состав и величина рациона *P. camtschaticus* были более стабильными. Результаты, полученные для крабов из губ Восточного Мурмана, вполне допустимо экстраполировать на другие стабильно функционирующие участки побережья со схожими биотопами и невысокой численностью этих беспозвоночных (Павлова, 2015).

Таким образом, в условиях, когда отсутствует возможность организации полноценного изучения бентоса в местах обитания камчатских крабов, оценить состояние донных сообществ можно также через величину и структуру экологического рациона вселенцев. В ненарушенных донных биоценозах изменения в этих показателях питания с течением времени будут незначительными, а при возросшем трофическом прессинге о возникшем неблагополучии с кормовой базой будут сигнализировать изменения в количестве и соотношении выедаемых кормовых объектов, как наблюдалось в Кольском заливе (Павлова, 2008б).

Заключение. В ходе исследований, выполненных специалистами ММБИ за последние несколько лет, были получены новые данные, которые позволили расширить представления о динамике численности камчатского краба в новом месте обитания в связи с колебаниями климатических условий. Была прослежена взаимосвязь между такой важной популяционной величиной как размер наступления половозрелости самок и географической широтой, определяющей условия обитания локальных группировок камчатского краба в прибрежье Баренцева моря. Существенно расширен список видов симбионтов и обрастателей камчатского краба. Показано, что эпифауна вида-вселенца отличается от сообщества ассоциированных организмов, которое формируется у аборигенного представителя семейства литодид из-за разницы в биологии двух видов крабов. В пищеварительном тракте камчатского краба впервые обнаружены симбиотические простейшие, принадлежащие к отряду Escrinida. Данная находка служит примером того, как увеличение температуры воды влияет на симбиотическую фауну ракообразных. Существенно расширены сведения, касающиеся рационов питания камчатского краба в прибрежье. На основе этих данных можно по-новому оценивать влияние вида-вселенца на местные донные биоценозы.

Несмотря на все достижения, следует отметить, что еще многие аспекты биологии камчатского краба до сих пор остаются малоизученными. В связи с этим, изучение экологии и биологии данного вида будет продолжено. Перспективными видятся экспериментальные работы, связанные с аквакультурой вида, а также исследования, направленные на изучение биохимического состава органов и тканей камчатского краба.

Литература

Влияние климатических изменений на зообентос Баренцева моря (на примере нескольких массовых видов) / Е.А. Фролова, О.С. Любина, Д.Р. Дикаева и др. // Докл. РАН. 2007. Т. 416, № 1. С. 139–141.

Гидробиологические индикаторы циклических изменений климата Западной Арктики в XX–XXI вв. / Г.Г. Матишов, Д.В. Моисеев, О.С. Любина и др. // Вестн. Южного науч. центра РАН. 2011. Т. 7, № 2. С. 54–68.

Динамика численности и размерного состава камчатского краба в Баренцевом море в период 2003–2016 гг. / В.А. Бизиков, Л.К. Сидоров, Д.О. Алексеев, А.И. Буяновский // Тр. ВНИРО. 2018. Т. 172. С. 91–127.

Дворецкий А.Г. Вклад ученых Мурманского морского биологического института в изучение камчатского краба Баренцева моря // Вестн. Кольского науч. центра РАН. 2015. № 2. С. 33–39.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Динамика популяционных показателей камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в губе Дальнезеленецкая Баренцева моря в 2002–2008 гг. // Вопросы рыболовства. 2010. Т. 11, № 1(41). С. 100–111.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Эпифауна крабов-литодид в Баренцевом море. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2012. 410 с.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Некоторые черты биологии камчатского краба в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море) в летний период // Рыбное хоз-во. 2013а. № 5. С. 79–84.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Сообщество обрастателей камчатского краба в губе Дальнезеленецкая (Восточный Мурман, Баренцево море): сравнительный анализ сезонных особенностей // Тр. Карел. науч. центра РАН. 2013б. Т. 13, № 2. С. 78–85.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Особенности биологии камчатского краба в прибрежье Баренцева моря в летний период // Вестн. Санкт-Петербург. гос. ун-та. 2014. Сер. 3, вып. 1. С. 5–13.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Исследование сообщества обрастателей камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в 2011 году // Рыбное хоз-во. 2016. № 2. С. 57–59.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Экология камчатского краба в прибрежье Баренцева моря. Ростов н/Д.: Изд-во ЮНЦ РАН, 2018а. 592 с.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Исследования группировки камчатского краба в прибрежье Баренцева моря в летний период 2011 г. // Тр. Карадаг. науч. ст. РАН. 2018б. Вып. 1(5). С. 3–9.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Исследования камчатского краба в прибрежье Восточного Мурмана Баренцева моря в 2012 году // Рыбное хоз-во. 2018в. № 1. С. 32–35.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Структура сообществ симбионтов камчатского краба в прибрежье Баренцева моря в 2012 г. // Тр. ВНИРО. 2018г. Т. 172. С. 160–171.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Исследования эпибионтов камчатского краба в губе Дальнезеленецкая летом 2013 года // Рыбное хоз-во. 2019а. № 1. С. 43–46.

Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Эпибионты и комменсалы северного литода (*Lithodes maja*, Decapoda, Lithodidae) в Баренцевом море // Зоол. журн. 2019б. Т. 98, № 4. С. 365–370.

Клитин А.К. Камчатский краб у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала. М.: Нацрыбресурсы, 2003. 253 с.

Кузьмин С.А., Гудимова Е.Н. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2002. 236 с.

Кузьмин С.А., Дворецкий А.Г. Разработка технологий искусственного воспроизводства камчатского краба в условиях Заполярья // Современные информационные и биологические технологии в освоении ресурсов шельфовых морей. М.: Наука, 2005. С. 280–287.

Лысенко В.Н., Гайдаев В.Э. Рост камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в северной части западнокамчатского шельфа // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 143. С. 119–127.

Матюшкин В.Б. Сезонные миграции камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2003. С. 70–78.

Павлова Л.В. Питание камчатского краба в Кольском заливе // Материалы конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института, проводимой в рамках Всероссийской акции “Дни защиты от экологической опасности” (г. Мурманск, апрель 2001 г.). Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2001. С. 70–79.

Павлова Л.В. Экспериментальные исследования питания молоди камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) из Баренцева моря // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 6. С. 684–690.

Павлова Л.В. Трофические связи камчатского краба и его воздействие на донные биоценозы // Биология и физиология камчатского краба прибрежья Баренцева моря. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2008а. С. 77–104.

Павлова Л.В. Влияние молоди камчатского краба на зообентос Кольского залива (Баренцево море) // Докл. РАН. 2008б. Т. 422, № 1. С. 138–141

Павлова Л.В. Исследование влияния молоди камчатского краба на донные сообщества Баренцева моря // Комплексные исследования больших морских экосистем России. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2011. С. 234–258.

Павлова Л.В. Питание // Морские экосистемы и сообщества в условиях современных климатических изменений. СПб.: Реноме, 2014. С. 177–197.

Павлова Л.В. Экологический рацион камчатского краба в прибрежной мелководной зоне Баренцева моря // Докл. РАН. 2015. Т. 463, № 2. С. 244–249.

Павлова Л.В. Первая находка представителей отряда Ecsrinida в пищеварительном тракте крабоидов из Баренцева моря // Докл. РАН. 2018. Т. 483, № 5. С. 580–583

Павлова Л.В., Бритаев Т.А., Ржавский А.В. Выедание бентоса молодью камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus* Tilesius, 1815) в прибрежье Баренцева моря по данным экспериментальных исследований // Докл. РАН. 2007. Т. 414, № 4. С. 566–569

Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России / С.А. Низяев, С.Д. Букин, А.К. Клитин и др. Южно-Сахалинск: Изд. СахНИРО, 2006. 114 с.

Соколов В.И., Милютин Д.М. Распределение, численность и размерный состав камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в верхней сублиторали Кольского полуострова Баренцева моря в летний период // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 2. С. 158–170.

Соколов В.И., Милютин Д.М. Динамика численности и особенности распределения камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 2007. Т. 147. С. 158–172.

Соколов В.И., Милютин Д.М. Статистические закономерности травматизма конечностей камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в районе интродукции (Баренцево море) // Зоол. журн. 2008а. Т. 87, № 6. С. 158–170.

Соколов В.И., Милютин Д.М. Современное состояние популяции камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*, Decapoda, Lithodidae) в Баренцевом море // Зоол. журн. 2008б. Т. 87, № 2. С. 141–155.

Baikov A.D. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions // Trans. Amer. Fish. Soc. 1935. Vol. 65. P. 326–345.

Dvoretsky A.G. Epibionts of the great spider crab, *Hyas araneus* (Linnaeus, 1758), in the Barents Sea // Polar Biol. 2012. Vol. 35. P. 625–631.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Limb autotomy patterns in *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), an invasive crab, in the coastal Barents Sea // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2009. Vol. 377. P. 20–27.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Epifauna associated with an introduced crab in the Barents Sea: a 5-year study // ICES J. Mar. Sci. 2010. Vol. 67. P. 204–214.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Population biology of *Ischyrocerus commensalis*, a crab-associated amphipod, in the southern Barents Sea: a multi-annual summer study // Mar. Ecol. 2011. Vol. 32, № 4. P. 498–508.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Population dynamics of the invasive lithodid crab, *Paralithodes camtschaticus*, in a typical bay of the Barents Sea // ICES J. Mar. Sci. 2013a. Vol. 70. P. 1255–1262.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Copepods associated with the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) in the Barents Sea // Zool. Stud. 2013b. Vol. 52, № 17. P. 1–7.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Size-at-age of juvenile red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the coastal Barents Sea // Cah. Biol. Mar. 2014. Vol. 55, № 1. P. 43–48.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Commercial fish and shellfish in the Barents Sea: Have introduced crab species affected the population trajectories of commercial fish? // Rev. Fish Biol. Fisheries. 2015a. Vol. 25, № 2. P. 297–322.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Size at maturity of female red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, from the costal zone of Kola Peninsula (southern Barents Sea) // Cah. Biol. Mar. 2015b. Vol. 56, № 1. P. 49–54.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Inter-annual dynamics of the Barents Sea red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) stock indices in relation to environmental factors // Polar Sci. 2016. Vol. 10, № 4. P. 541–552.

Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) fisheries in Russian waters: historical review and present status // Rev. Fish Biol. Fisheries. 2018. Vol. 28, № 2. P. 331–353.

Huys R. Harpacticoid copepods – their symbiotic associations and biogenic substrata: a review // Zootaxa. 2016. Vol. 4174, № 1. P. 448–729.

Г.М. Воскобойников, М.В. Макаров, С.В. Малавенда,
Д.В. Пуговкин, И.В. Рыжик, М.В. Клиндух, Д.О. Салахов

Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

АДАПТАЦИЯ, РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА, РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ВОДОРосЛЕЙ-МАКРОФИТОВ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Аннотация

Представлены результаты альгологических исследований в Мурманском морском биологическом институте за 2015–2019 гг. Анализ экспедиционных сборов выявил 79 видов водорослей-макрофитов, редко встречающихся на побережье Мурмана, из них 10 видов Chlorophyta, 33 – Phaeophyceae, 36 – Rhodophyta. Отмечен резкий рост встречаемости *Ulva lactuca* L. на Мурманском побережье Баренцева моря в 2009–2019 г. в связи с положительными климатическими аномалиями, вызванными увеличением поступления атлантических вод. Впервые показано, что различные морфологические формы бурой водоросли *Fucus distichus*, обитающие на литорали Мурманского побережья Баренцева моря являются генетически однородными. Описана морфология эмбриогенеза, раннего онтогенеза *F. distichus*. Определено, что гидростатическое давление от 4 атм негативно влияет на развитие спор *Alaria esculenta* и *Palmaria palmata* и может определять нижнюю границу произрастания водорослей. Показано, что изменение активности ферментов антиоксидантной системы *P. palmata* (каталазы и супероксиддисмутазы) в зависимости от температуры среды обитания является одним из механизмов адаптации водорослей к произрастанию в приливоотливной зоне и сезонным флуктуациям температуры. Выявлено негативное влияние красной водоросли *P. palmata* на рост *F. distichus*, *F. serratus* и положительное влияние фукусов на рост *P. palmata*. Определено сезонное изменение концентрации четырех витаминов группы В (рибофлавина, пиридоксина, пантотеновой и никотиновой кислот) у *P. palmata*, они принимают участие в спорообразовании и могут выступать как антиоксиданты. У “молодых” многоклеточных спорофитов *Saccharina latissima* отмечено присутствие в клетках развитого фотосинтетического ретикулума и высокого парциального объема митохондрий, энергетических структур, по-видимому, обеспечивающих интенсивный процесс деления клеток на данной стадии онтогенеза. Продемонстрировано участие флоротаннинов в регенерации таллома фукусовых водорослей. Получены оригинальные данные о количественном и качественном составе культивируемых и некультивируемых эпифитных бактерий фукусовых водорослей из чистых и загрязненных нефтепродуктами прибрежных акваторий Баренцева моря. Впервые представлена доказательная база, что природные симбиотические ассоциации морских водорослей-макрофитов и углеводородокисляющих

бактерий способны к сорбции и деструкции нефтепродуктов, что обуславливает их значимую роль в биоремедиации прибрежных акваторий.

Ключевые слова: водоросли-макрофиты Баренцева моря, адаптация, регуляция роста, репродукция, видовое разнообразие, роль в биоремедиации от нефтепродуктов.

**G.M. Voskoboinikov, V.N. Makarov, S.V. Malavenda,
D.V. Pugovkin, I.V. Ryzhik, M.P. Klindukh, D.O. Salakhov**
Murmansk Marine Biology Institute RAS, Murmansk, Russia

ADAPTATION, REGULATION OF GROWTH AND REPRODUCTION AND RATIONAL USE OF ALGAE-MACROPHYTES OF THE BARENTS SEA

Abstract

The results of algological researches of the Murmansk Marine Biological Institute for the period from 2015 till 2019 are presented with the following achievements. Analysis of the expeditionary samples revealed 79 species of algae macrophyte, rarely found at the Murman coast, among them 10 species were Chlorophyta, 33 – Phaeophyceae, 36 – Rhodophyta. A significant increase of the occurrence (presence) of *Ulva lactuca* L. at the Murmansk coast of the Barents Sea in 2009–2019 was noted, due to positive climatic anomalies caused by an increase of the influx of the Atlantic waters. It has been shown for the first time that the various morphological forms of the brown alga *Fucus distichus* lived on the littoral of the Murmansk coast of the Barents Sea are genetically homogeneous. The morphology of embryogenesis, early ontogenesis of *F. distichus* is described. It was determined that hydrostatic pressure (from 4 atm) negatively affects the development of spores of *Alaria esculenta* and *Palmaria palmata*, and can determine the lower boundary of algae growth. It was shown that a change in the activity of enzymes of the antioxidant system *P. palmata*: (catalase and superoxide dismutase) depending on the temperature of the environment) is one of the mechanisms of adaptation of algae to growth in the tidal zone and seasonal temperature fluctuations. There were revealed the negative effect of the red algae *P. palmata* on the growth of *F. distichus*, *F. serratus* and the positive effect of *Fucus* on the growth of *P. palmata*. A change in the seasonal concentration of 4 B vitamins was determined (riboflavin, pantothenic acid, nicotinic acid and pyridoxine) of *P. palmata*. Isolated vitamins take part in spore formation and can act as antioxidants. An electron microscopic analysis of the “young” multicellular sporophytes of *Saccharina latissima* revealed the presence in cells of a developed photosynthetic reticulum, and a high partial mass of mitochondria, energy structures that apparently provide an intensive process of cell division at this stage of ontogenesis. The participation of florotannins in the regeneration of thallus of *Fucus* algae was demonstrated. The data on the quantitative and qualitative composition of cultivated and uncultivated epiphytic bacteria of *Fucus* algae from clean and oil polluted areas of coastal waters of the Barents Sea have been obtained. For the first time, the evidence base presents

that morphologically and systematically various macrophyte algae, differing in structure and systematic affiliation, possess in their ability to form a symbiotic association with hydrocarbon-oxidizing bacteria, they show a pronounced ability to sorb and to destruct the oil products, which determines their significant role in bioremediation of coastal waters.

Keywords: algae macrophytes of the Barents Sea, adaptation, regulation of growth, reproduction, variation of species, role of bioremediation from oil products.

Введение. Начало систематическим круглогодичным исследованиям, в том числе экспериментальным, водорослей-макрофитов Баренцева моря было положено Зоей Петровной Тиховской, которая приехала работать на морскую биологическую станцию (МБС) в пос. Дальние Зеленцы в 1937 г., а в 1938 г. возглавила на биостанции первую лабораторию альгологии. Работы Зои Петровны были посвящены разным аспектам биологии водорослей: видовому составу, сезонным циклам развития фукоидов, анализу продуктивности бурых литоральных и сублиторальных водорослей на Восточном Мурмане. Уже в 1940 г. в журнале “Доклады АН СССР” вышла статья З.П. Тиховской “Сезонные изменения продуктивности и фотосинтеза *Laminaria saccharina* в губе Дальне-Зеленецкой Баренцева моря”, а всего по материалам исследований, выполненных на МБС, она опубликовала 10 научных работ.

За почти 85-летнюю историю МБС, в дальнейшем преобразованную в Институт, лаборатория альгологии прошла несколько реорганизаций: от создания до роспуска и нового становления. За этот период менялись сотрудники, направления и даже названия объектов исследования. Достаточно сказать, что один из основных объектов исследования, еще со времен З.П. Тиховской, – *L. saccharina* (ламинария сахаристая), около 10 лет назад был переименован в *Saccharina latissima* (сахарина большая).

Разнообразие методических подходов, используемых в работе сотрудниками лаборатории, позволяет проводить натурные и экспериментальные наблюдения в широком диапазоне: от флористических наблюдений на побережье Баренцева моря до биохимических, физиологических и электронно-микроскопических, молекулярно-генетических исследований водорослей, направленных на понимание механизмов раннего развития, старения, адаптации водорослей-макрофитов к факторам внешней среды, видового разнообразия и запасов, рационального использования. Большая часть экспериментальных работ проводится в Мурманске, где имеется необходимое оборудование для имитации природных условий. Ежегодно в начале июля (время открытия дороги в пос. Дальние Зеленцы) коллектив лаборатории отправляется в губы Зеленецкая, Ярнышная и близлежащие, где проводятся натурные сборы, опыты на литорали, сублиторали и на искусственной водорослевой плантации. В статье приведена лишь небольшая часть результатов по выяснению механизмов

адаптации, регуляции роста, размножения и рационального использования водорослей-макрофитов арктических морей.

Биоразнообразие водорослей-макрофитов Баренцева моря. Редко встречающиеся виды макроводорослей Восточного Мурмана. Необходимость анализа встречаемости водорослей-макрофитов Восточного Мурмана объективно назрела. Развитие молекулярно-генетических методов в систематике вызвал пересмотр статуса многих видов, семейств и порядков. С использованием новых подходов в систематике водорослей и флористических находок последних лет были составлены списки видов (Малавенда и др., 2017; Евсеева, 2018).

Флористические сборы были выполнены в губах Териберская, Зеленецкая (Дальнезеленецкая), Ярнышная, Шельпинская, Ивановская, Дроздовка в 2000–2016 гг. Результаты работ вошли в электронную базу данных “Современное биоразнообразие” (ММБИ), а также в книгу “Растения и лишайники Мурманского побережья Баренцева моря (полевой атлас)” (Петрозаводск, 2016). С учетом экспедиционных сборов 2017–2018 гг. составлен список из 79 видов водорослей-макрофитов, редко встречающихся на побережье Мурмана.

Оценка встречаемости видов в сублиторальных фитоценозах губы Зеленецкая выполнена с помощью водолазного оборудования (31 станция, по 3 пробы). Для анализа встречаемости видов в литоральных сообществах Восточного Мурмана были использованы данные по видовой структуре района губ Ярнышная и Шельпинская (15 станций). Вид встречался редко, если он отмечался менее чем в трех заливах Восточного Мурмана (менее 10 %).

В сублиторали губы Зеленецкая (наиболее изученного района) видов, отмеченных единично 17 (3 %), дважды – 8 (7 %), повсеместно – нет. Встречаемость 93 % у двух видов, доминирующих в сублиторальных сообществах по массе – *Saccharina latissima* и *Alaria esculenta*. На литорали у 30 из 70 видов встречаемость менее 10 %. *Fucus vesiculosus*, *Palmaria palmata*, *Devaleraea ramentacea* не всегда доминируют по массе, но распространены во всех литоральных фитоценозах – 100 %. Встречаемость *Elachista fucicola*, *Fucus distichus*, *Pylaiella littoralis* – 93 %.

Сравнительный анализ данных показал, что редко встречаются в сообществах фитобентоса 79 видов водорослей: 10 – Chlorophyta, 33 – Phaeophyceae, 36 – Rhodophyta.

Поскольку большинство из этих видов имеют очень небольшие размеры (не более нескольких миллиметров), то возможно имеет место слабая изученность некоторых экологических групп, в частности корковых эпифитов и эндофитов фукусовых и ламинариевых, или эпифитов акросифониевых.

Морфологическое разнообразие *Fucus distichus*. Нами впервые показано, что различные морфологические формы бурой водоросли *F. distichus*, обитающие на литорали Мурманского побережья Баренцева моря, являются генетически однородными.

Для анализа генетической закрепленности морфологических признаков фукусовых водорослей Баренцева моря из различных участков литорали (рис. 1) отбирались растения предположительно *F. distichus* различных морфологических форм.

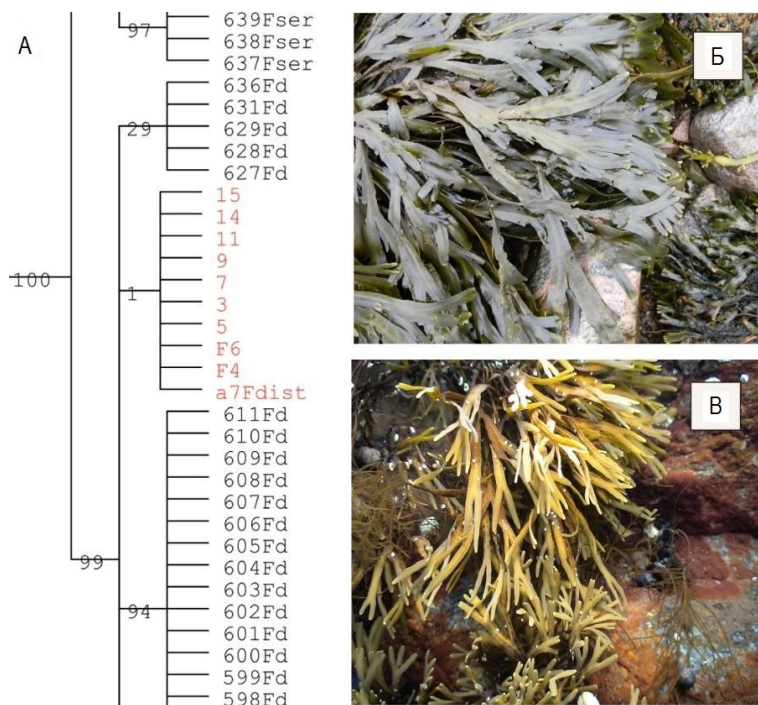


Рис. 1. Участок дендрограммы результатов генетического анализа *F. distichus* (A; красный шрифт – баренцевоморские образцы водорослей, черный шрифт – канадские) и внешний вид растений из среднего горизонта литорали (Б) и литоральных ванн (В)

Fig. 1. The part of the dendrogram of the results of genetic analysis of *F. distichus* (A; red font – samples of algae of the Barents Sea, black font – the canadian samples), the appearance of plants of the upper horizon of littoral (B) and of the littoral baths (B)

Для исследования применялись генетические методы связывания ближайших соседей (NJ – Neighbour-joining) и максимальной экономии (MP – Maximum parsimony).

При сравнении полученных результатов с генетической картой фукусовых водорослей побережья Канады (Kucera, Saunders, 2008) было установлено, что собранные нами образцы относятся к *F. distichus* L. Они выделяются в субклад баренцевоморских растений соответствующего вида и отличаются от водорослей побережья Канады, что связано со значительной географической разобщенностью популяций (рис. 1).

Исследование показало, что морфологические формы *F. distichus* из Баренцева моря имеют незначительные генетические различия (0.02 %): в локусе ITS1 происходит замена одного нуклеотида. Также они

различаются по интенсивности фотосинтеза. Однако содержание фотосинтетических пигментов, растворимых полифенолов и сухого вещества у данных форм одинаково.

***Ulva lactuca* на Мурманском побережье Баренцева моря.** *Ulva lactuca* L. (1753) (Ulvaceae, Chlorophyta) широко распространена в Мировом океане. В полярных областях сообщается лишь о единичных находках.

Нами водоросль была отмечена в губе Зеленецкая (рис. 2). Видовая идентификация выполнена по описанию К.Л. Виноградовой (1974). Материал хранится в гербарии ММБИ РАН (г. Мурманск). Один из образцов был инсерирован в гербарий БИН РАН.

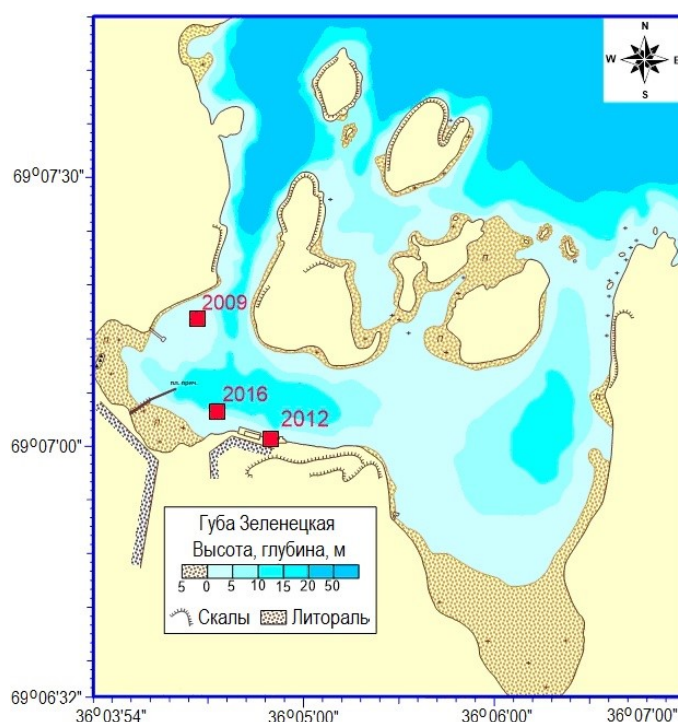


Рис. 2. Места произрастания *U. lactuca* в губе Зеленецкая Баренцева моря
Fig. 2. The places of growth of *U. lactuca* in the Zelenetskaya Bay of the Barents Sea

Талломы *U. lactuca* были определены по следующим признакам: пластина цельная, ярко зеленая, прикрепляется небольшой ризоидальной частью (нет стебельков и мешковидного основания). Слоевище двухслойное, хлоропласты пластинчатые, центрального или субцентрального расположения в клетке (рис. 3).

В губе Зеленецкая *U. lactuca* была отмечена нами в разные годы и в различных условиях произрастания:

2009 г. – в sublиторали на глубине около 1 м в сообществе *Saccharina latissima* в западной части губы на песчано-валунных грунтах;

2012 г. – один таллом на литорали защищенной части губы на песке в сообществе *F. distichus* и *F. vesiculosus*;

2016 г. – на канатах опытной плантации *S. latissima*;

2017 г. – массово на опытной плантации и на валунной литорали, защищенной от прибоя. Впервые отмечено спороношение.

Единичные талломы водорослей были отмечены на защищенной от прибоя литорали губ Зеленецкая, Териберская, Порчниха и в южном колене Кольского залива в 2018–2019 гг.

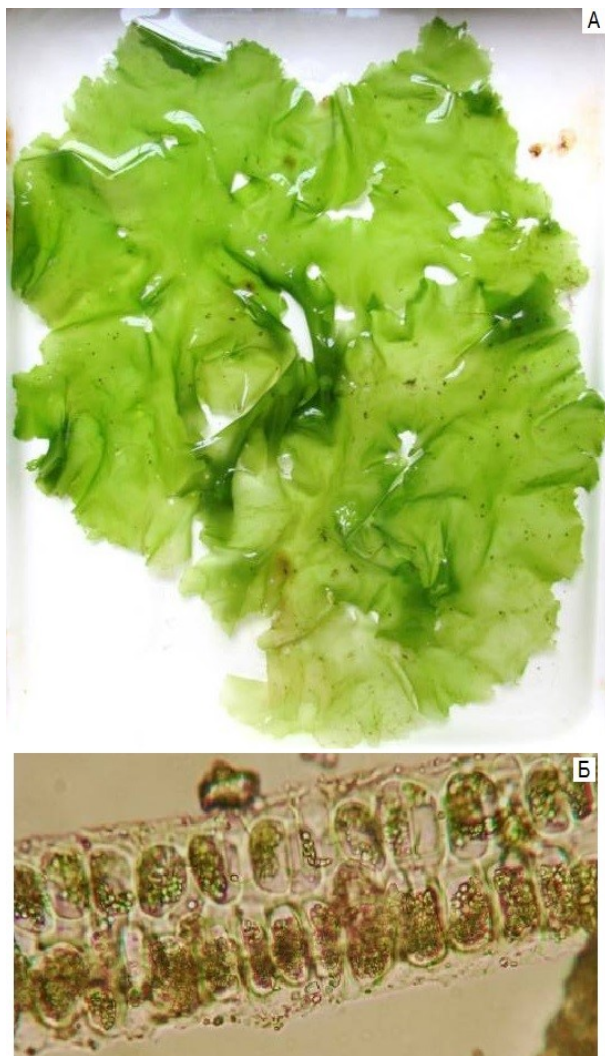


Рис. 3. Внешний вид (А) и срез (Б) слоевища *U. lactuca* из губы Зеленецкая, июль 2016 г.

Fig. 3. The appearance of thallus (A) and thallus slice (B) of *U. lactuca*, the Zelenetskaya Bay, July, 2016

Достоверно установлено, что вид присутствует в Баренцевом море (в виде единичных экземпляров на Мурмане, Новой Земле и Шпицбергене). Можно предположить, что его распространение сильно

зависит от температуры и описанные нами находки обусловлены сравнительно теплым периодом. С 2009 года средняя температура воды в июле в прибрежных районах превышает 7 °С, а в январе стабильно выше 0 °С. Способность к вегетативному размножению в экстремальных условиях среды и длительная, до нескольких месяцев, жизнеспособность зигот делают возможным расселение вида на большие расстояния (Виноградова, 1947). Вполне вероятно, что на Мурман *U. lactuca* заносится течениями с побережья Скандинавского полуострова и в более теплые периоды прорастает и развивается.

Морфофизиология водорослей-макрофитов. Изучение морфологии и физиологии водорослей-макрофитов продолжаются более двух веков, однако многие этапы их жизни остаются неизвестными. В большой мере это относится к репродукции и раннему развитию даже массовых видов. Между тем ранние стадии онтогенеза во многом определяют существование отдельных особей, образование зарослей. Не менее важными являются процессы взаимовлияния между водорослями различных видов.

Заросли фукусовых водорослей играют важную роль в формировании и функционировании литоральных сообществ, являются местом обитания, размножения для многих гидробионтов северных морей. Как было показано, именно на ранних стадиях онтогенеза фукусовые водоросли наиболее чувствительны к альтерирующим воздействиям (Кузнецов, 1962; Петров 1977; Толстикова, 1980; Климова, Кашутин, 2016). Однако в работах по размножению, биологии раннего развития фукусовых водорослей морфологические аспекты данных процессов у этой группы в условиях арктических морей практически не исследовались.

Изучение эмбриогенеза, раннего онтогенеза *F. distichus*, одного из доминантных видов водорослей Баренцева моря, может внести вклад в понимание аналогичных процессов у представителей родственных родов *Sargassum* и *Cystoseira* из других регионов.

Изучение зрелых концептакулов *F. distichus* показало, что их размеры варьируют от 150 до 550 мкм в диаметре (рис. 4).

Массовое созревание концептакулов у фукуса на восточном побережье Баренцева моря наступает в конце июля–начале августа (рис. 4), когда на поверхности рецептакулов становятся хорошо заметны бугорки красно-коричневого цвета – наружная часть концептакулов. На этой стадии возможно определить половые продукты (оогонии) в скафидиях (рис. 5А). Помимо половых продуктов в скафидиях располагаются в больших количествах парафизы (рис. 5Б), улучшающие ассимиляцию питательных веществ из окружающей среды (Тараховская, Маслов, 2008).

Оогонии расположены на выстилающем слое скафидия, который и дает их начало. Количество яйцеклеток в оогонии стабильно для видов рода *Fucus* – 8. У изученных образцов фукуса хорошо различима

слизистая оболочка, защищающая внутреннее содержимое. Зрелые оогонии достигают 70–110 мкм. Вышедшие после этапа стимулирования из оогониев яйцеклетки имели шарообразную форму с неоднородным внутренним содержимым (рис. 6). Размеры яйцеклеток варьировали от 30 до 65 мкм.

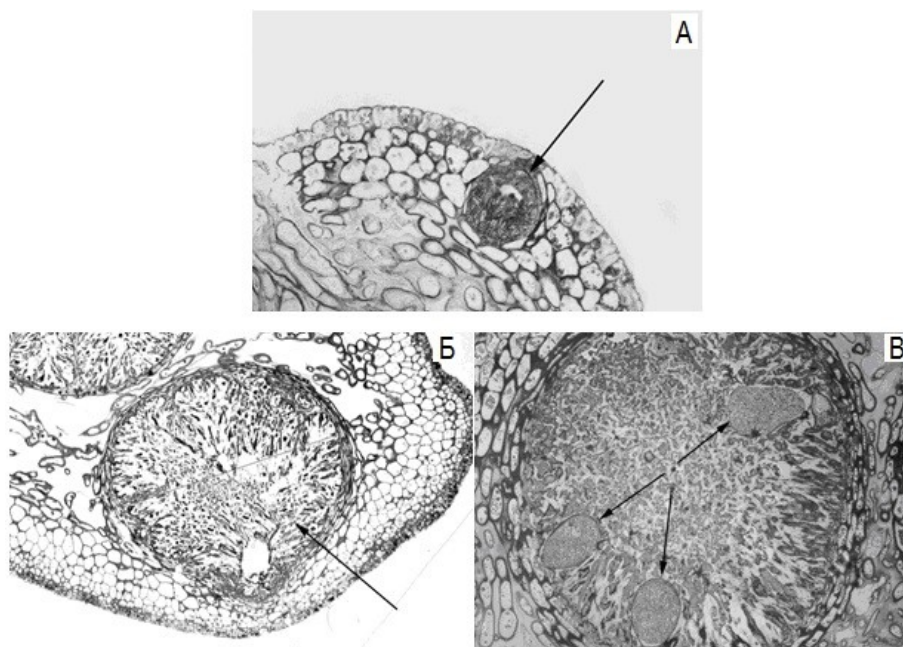


Рис. 4. Строение концептакулов бурой водоросли *F. distichus*:

А – закладка концептакула (ув. 175); Б – развивающийся концептакул (ув. 280); В – развивающийся концептакул с женскими гаметами (ув. 280). Стрелки указывают на оогонии

Fig. 4. The structure of conceptacles of the brown algae *F. distichus*:

А – the laydown of conceptacle (175x); Б – the growing conceptacle (280x); В – the growing conceptacle with the female gametangia (280x). The oogonia is marked with the arrow

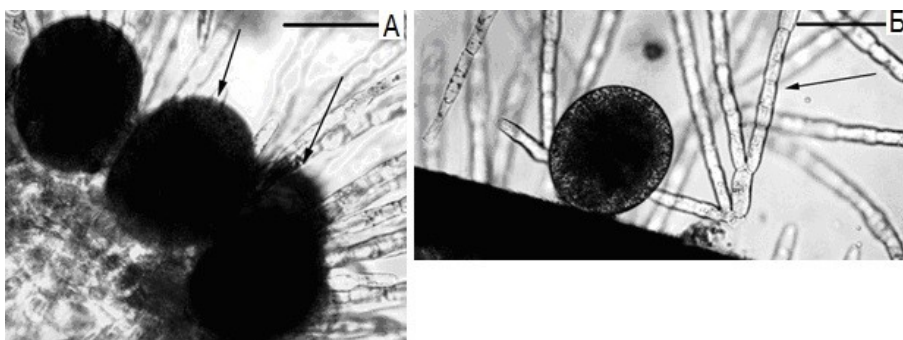


Рис. 5. Гаметангии *F. distichus* (ув. 700): А – незрелые оогонии, обозначены стрелками; Б – зрелый оогоний с яйцеклетками, обозначены стрелкой вокруг парафизы

Fig. 5. The gametangia of *F. distichus* (700x): А – immature oogonia are marked with the arrows; Б – mature oogonium with the ovum, the paraphyses are marked with the arrow

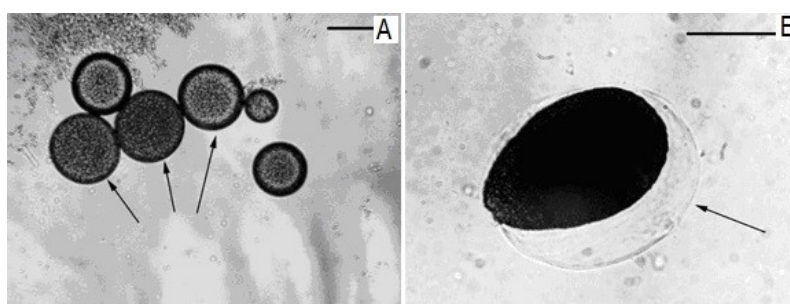


Рис. 6. Яйцеклетки *F. distichus* (ув. 700): А – вышедшие из концептакула; Б – слизистая оболочка яйцеклетки, обозначена стрелкой

Fig. 6. The ovum of *F. distichus* (700x): А – the oogonies releasing from the conceptacle; Б – the ovarian mucosa is marked with the arrow

Антерозоиды располагались в антеридиях в виде скоплений в слизистых пакетах. Их выход в морскую воду на субстрат был более активен, чем у яйцеклеток, и сопровождался массовым и интенсивным разрывом слизистых пакетов с быстрым выходом гамет.

Процесс выхода гамет из концептакулов длился в течение 1–2 сут. с момента стимулирования и добавления к рецептакулам морской воды.

В течение последующего наблюдения (2 мес.) нами были зафиксированы все выявленные у других видов фукусов основные морфологические стадии раннего развития: оплодотворение и формирование эмбриона, дифференцировка на ризоидальную и талломическую части, формирование проростков и прикрепление к субстрату (Fritsch, 1948; Kropf, 1992; Кузнецов, Шошина, 2003). Однако необходимо отметить, что начальный этап поляризации зиготы пока зафиксировать не удалось.

В течение недели зигота прошла серию делений и состояла из 9 клеток (от 60 до 100 мкм). Более светлая вытянутая часть проростка содержала клетки ризоидальной части, более темная – талломической (рис. 7).

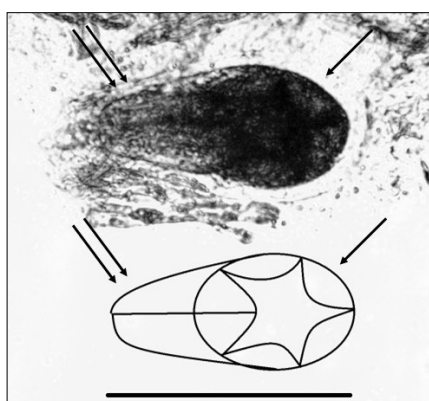


Рис. 7. Дифференцировка эмбриона *F. distichus* (ув. 700). Одной стрелкой обозначена талломическая часть, двумя – ризоидальная

Fig. 7. The embryo differentiation of *F. distichus* (700x). The thallic part is marked with one arrow, the rhizoidal part – with two arrows

В течение 1 мес. талломическая часть увеличилась до 200–250 мкм в длину (рис. 8А). Как и у *F. evanescens* (Климова, Кашутин, 2016), на этой стадии появлялись гиалиновые волоски (рис. 8Б), которые продолжали расти. К концу 2-го мес. наблюдений проростки стали визуально различимы и достигли размеров 2–3 мм (рис. 8В).

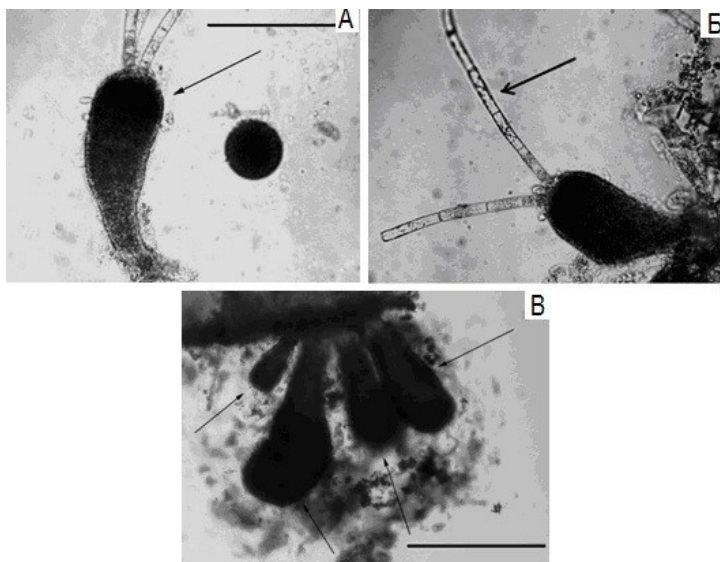


Рис. 8. Развитие талломической и ризоидальной частей проростка *F. distichus* (ув. 700):

А – талломическая часть, обозначена стрелкой; Б – гиалиновый волосок, обозначен стрелкой; В – проростки на 60 сут., обозначены стрелками

Fig. 8. The growth of the thallic and rhizoid parts of the *F. distichus* seedling (700x):

А – thallic part, marked with the arrow; Б – hyaline part, marked with the arrow; В – seedlings on day 60, marked with the arrows

Необходимо отметить, что развитие проростков шло более интенсивно, чем у фукусовых водорослей из других регионов (Kropf, 1992; Pavia, Toth, 2000). Ранее нами показано, что подготовка у *F. distichus* в Баренцевом море к генеративному этапу жизненного цикла начинается в период полярной ночи. Наши результаты находятся в несоответствии с данными, представленными В.В. Кузнецовым (1960) об образовании рецептакул у баренцевоморского *F. distichus* в августе–октябре сразу после выхода половых продуктов в окружающую среду (Кузнецов, Шошина, 2003). По-видимому, для перехода растения к новому генеративному этапу требуется определенный временной период для накопления запасных веществ. Именно это и происходит в сентябре–ноябре, а уже закладка концептакулов с гаметангиями наблюдается в течение декабря–марта. Далее, в апреле–июне, осуществляется созревание концептакулов с гаметангиями.

Семь дальнейших основных стадий раннего развития *F. distichus* (описанные выше) от оплодотворения и формирования эмбриона до начала дифференцировки, формирования проростков и прикрепления

к субстрату проходят в условиях арктического лета достаточно быстро, в течение 2 мес. Возможно, такое быстрое развитие проростков у данного вида фукуса на литорали Баренцева моря связано с приспособленностью вида к короткому арктическому лету.

Рассмотрим более подробно сезонные изменения физиологического состояния водорослей на примере *Palmaria palmata* L. Мурманского побережья (рис. 9).

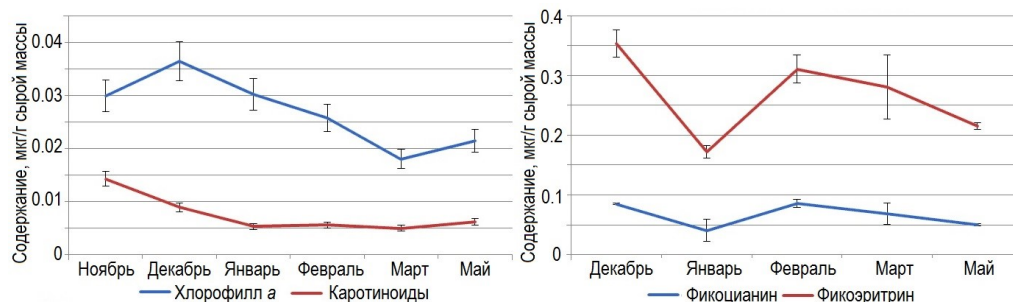


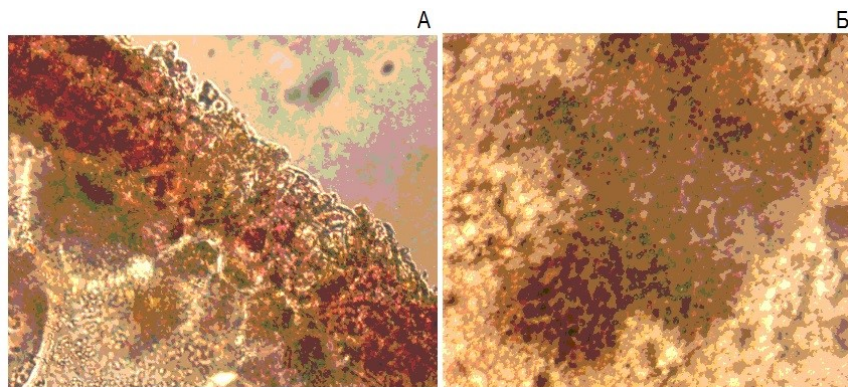
Рис. 9. Содержание фотосинтетических пигментов у *P. palmata* в зимне-весенний период

Fig. 9. The content of photosynthetic pigments of *P. palmata* in winter-spring period

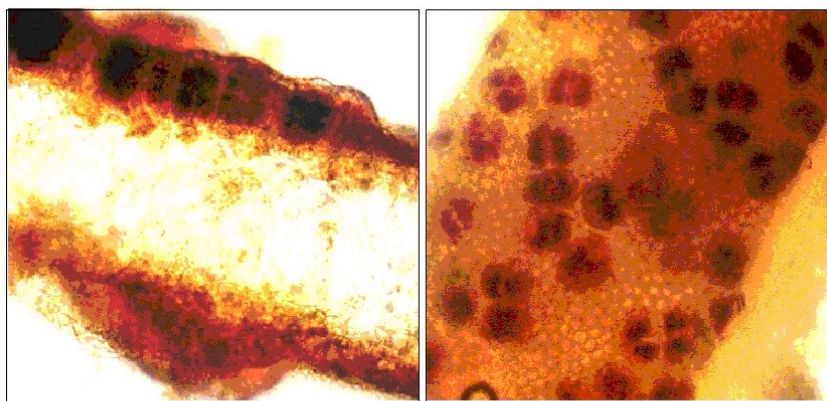
В зимний период у водорослей *P. palmata* происходит снижение активности физиологических процессов, а также наблюдаются количественные изменения сухого вещества. Содержание пигментов (хлорофилла *a*, каротиноидов) максимально в зимний период, к лету отмечается снижение. Концентрация фикобилиновых пигментов снижается в январе (зимний период), что может быть связано с особенностями репродуктивного цикла – массовым созреванием и выходом тетраспор. Практически все исследованные экземпляры пальмарии “заражены” эндофитами.

Период размножения *P. palmata* приходится на полярную ночь, когда уровень фотосинтетической активной и ультрафиолетовой радиации минимален. Тетраспорангии, в которых формируются и созревают тетраспоры, образуются интеркалярно в коровом слое *P. palmata*. Массовый выход тетраспор происходит в январе, молодые проростки появляются в марте (рис. 10).

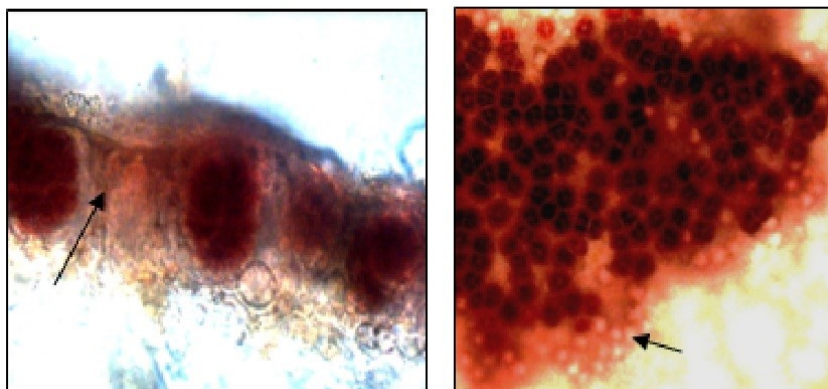
Нами была исследована возможная роль гидростатического давления в определении нижней границы произрастания ряда доминантных видов литорали и sublиторали Баренцева моря. Ранее было показано (Макаров, 2011), что определенный уровень гидростатического давления значительно тормозит или останавливает развитие спор у некоторых представителей макрофитобентоса Баренцева моря. У *Saccharina latissima* наиболее чувствительными являются прикрепившиеся к субстрату прорастающие споры. Давление в 3 атм, что соответствует давлению на глубине 30 м, значительно тормозит или нарушает их развитие, вместе с тем на характер движения и скорость оседания зооспор давление не оказывает влияния.



Этап 1. Формирование тетраспорангиев (ноябрь–декабрь)



Этап 2. Созревание тетраспорангиев (декабрь–январь)



Этап 3. Выход тетраспор из тетраспорангиев (январь)

Рис. 10. Этапы и время формирования спорогенной ткани *P. palmata*:
 А – поперечный срез (ув. 400); Б – вид с поверхности (ув. 25). Стрелка указывает на пустой тетраспорангий после выхода тетраспоры
 Fig. 10. The stages and time of sporogenous tissue formation of *P. palmata*:
 А – cross section (400x); Б – view from the surface (25x). The arrow points to an empty tetrasporangium after the tetraspore releases

Для красной водоросли *P. palmata* показано, что гидростатическое давление 4 атм и выше останавливает развитие тетраспор в гаметофиты (рис. 11), что может являться одной из причин произрастания данного вида водорослей только в литоральной и верхней сублиторальной зонах арктических морей.



Рис. 11. Развитие спор *P. palmata* под влиянием гидростатического давления
 Fig. 11. The development of *P. palmata* spores under the influence of hydrostatic pressure

Более того, в отличие от бурых водорослей, развитие которых только тормозилось, у 20 % тетраспор *P. palmata* через 15 сут. эксперимента развития не наблюдалось. Для остальных тетраспор зафиксирована гибель и разрушение клеточной оболочки. В контрольном варианте за этот же период времени тетраспоры прорастали и образовывали женские гаметофиты с трихогиной и многоклеточные мужские гаметофиты.

Результаты проведенных экспериментов показывают, что гидростатическое давление может оказывать существенное влияние на вертикальное распределение макрофитобентоса в сублиторальной зоне.

Несмотря на обилие информации о биологии ламинариевых водорослей в литературе, морфофункциональные преобразования энергетического аппарата клеток в процессе развития растения остаются малоизученными. К таким “белым пятнам” можно отнести сведения об ультраструктуре хлоропластов и митохондрий в клетках спорогенной ткани, подвижных спорах, у гаметофитов и “молодых” спорофитов ламинарии.

Проведенные светооптические и электронно-микроскопические исследования *S. latissima* показали, что формирование зооспор в спорогенной ткани происходит несинхронно. В одних участках спорангия можно наблюдать уже сформировавшиеся споры, в то время как в других формирование спор только началось (рис. 12). Различаются по степени организации и споры в соседних спорангиях.

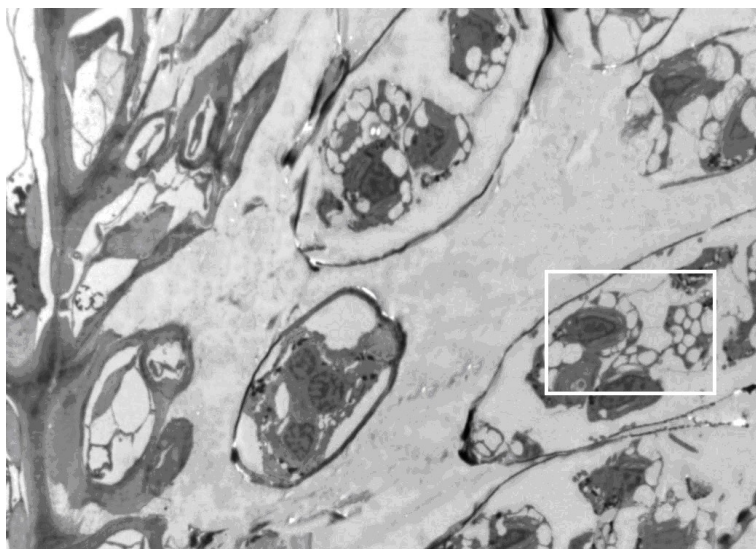


Рис. 13. Формирование спор в спорогенной ткани *S. latissima* (делящиеся споры в спорангии)

Fig. 13. The formation of spores in the sporogenous tissue of *S. latissima* (segmentation of spores in sporangia)

При спорообразовании можно наблюдать и процесс деления хлоропластов (Хл). В подвижных зооспорах процесс формирования Хл продолжается. В эмбриоспорах, которые продолжают развитие, пластиды сформированы. Они имеют больший по сравнению с предыдущими стадиями развития спор парциальный объем в клетке. Однако внутренняя структура хлоропластов продолжает формироваться.

В клетках спорогенной ткани наблюдаются делящиеся митохондрии (Мтх), имеющие, как и Мтх клеток вегетативной ткани, трубчатые кристы по 2–3 на срезе Мтх. Вышедшие в окружающую среду и ставшие подвижными зооспоры характеризуются развитым митохондриальным аппаратом, до 4–5 на срезе клетки.

Митохондрии локализованы преимущественно пристенно. Подобная локализация отмечалась у целого ряда одноклеточных животных объектов и обычно связывалась с усилением дыхания. В зооспорах выявляются Мтх с пластинчатыми и трубчатыми кристами (6–8 на срезе Мтх), что, по-видимому, связано с повышением энергетической активности хондриома в период, когда основная функция спор направлена на движение и поиск

субстрата. При уменьшении потребности в энергии, после оседания и закрепления спор (эмбриоспоры) на субстрате, кристы Мтх вновь приобретают только трубчатую форму, число их уменьшается.

При исследовании ультраструктуры клеток “молодого” спорофита (рис. 13) выявлено наличие развитого фотосинтетического ретикулума, состоящего из Хл, объединенных в единую сеть. Подобное объединение, локализация хлоропластов под оболочкой, может обеспечивать оптимальное функционирование фотосинтетического аппарата. Наблюдаемые высокий парциальный объем Мтх в клетках, возрастание числа крист, по-видимому, отражают высокий уровень энергетической нагрузки структур, обеспечивающих интенсивный процесс деления клеток на стадии “молодого” спорофита.

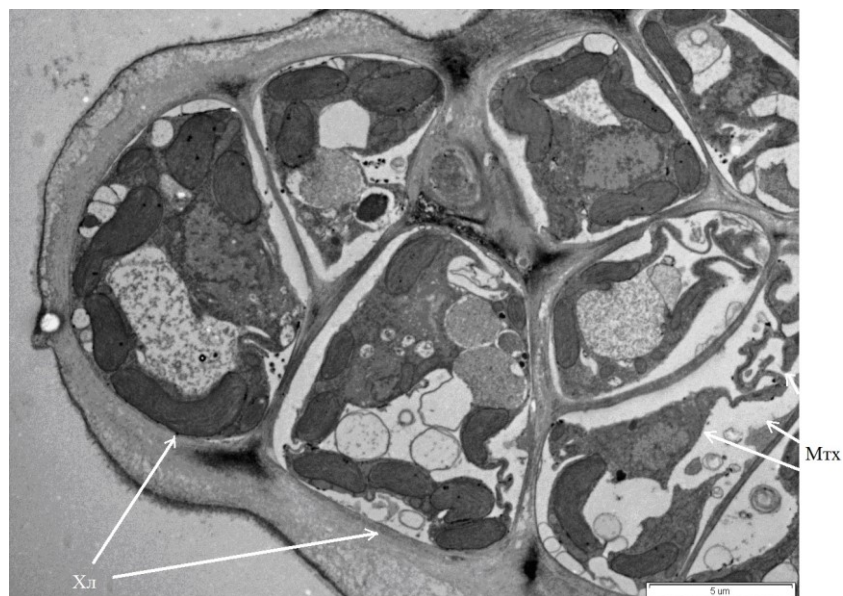


Рис. 13. “Молодой” многоклеточный спорофит *S. latissima*
 Fig. 13. The immature multicellular sporophyte of *S. latissima*

Взаимодействие трех видов фукусовых водорослей *F. vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus* и красной водоросли *P. palmata* изучено в ходе лабораторных экспериментов по совместному культивированию водорослей и двухлетнего полевого эксперимента (рис. 14).

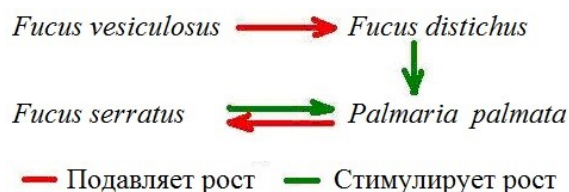


Рис. 14. Межвидовые взаимоотношения между различными видами водорослей

Fig. 14. The interspecific relations between algae of different species

При совместном содержании у *F. distichus*, *F. serratus* и *P. palmata* увеличивалось содержание хлорофиллов, а у *F. vesiculosus* – нет. Рост массы *P. palmata* в присутствии *F. distichus* и *F. serratus* ускорялся, влияния *P. palmata* на ростовые процессы *F. distichus* не выявлено, а у *F. serratus* в присутствии *P. palmata* рост замедлялся. На литорали при удалении *P. palmata* биомасса *F. vesiculosus* достоверно не изменялась. При удалении *F. vesiculosus* биомасса *P. palmata* также достоверно не изменялась.

Выявлена сложная картина межвидовых взаимодействий. Влияния *F. distichus* и *P. palmata* на *F. vesiculosus* не выявлено, но *F. vesiculosus*, *F. distichus* и *F. serratus* благоприятно влияют на рост *P. palmata*. Не влияет на рост и содержание пигментов у *F. distichus* *P. palmata*, но негативно она влияет на *F. serratus*.

Таким образом, выявлено негативное влияние красной водоросли *P. palmata* на рост *F. distichus*, *F. serratus* и положительное влияние фукусов на рост *P. palmata*.

Впервые нами показана зависимость активности ферментов антиоксидантной системы *P. palmata*: каталазы и супероксиддисмутазы от температуры среды обитания (рис. 15).



Рис. 15. Сезонное изменение активности ферментов антиоксидантной системы *P. palmata* L. на Мурманском побережье в зависимости от температуры среды обитания (воздуха и воды)

Fig. 15. The seasonal change of the activity of enzymes of antioxidant system of *P. palmata* L. on the Murmansk coast depending on the temperature of the habitat (the air and the water)

Фермент супероксиддисмутаза имеет два периода увеличения активности – весенний и летний. Активность данного фермента зависит от температуры воды (зависимость прямая, коэффициент корреляции – 0.82) и от разницы температуры воды и воздуха (показана умеренная прямая зависимость, коэффициент корреляции – 0.64). Активность каталазы

максимальна в зимний период, а в летний – минимальна. На активность каталазы оказывала влияние разница между температурой воды и воздуха, отмечаемая в период отлива – зависимость прямая (коэффициент корреляции между этими признаками – 0.95). Изменение активности данных ферментов является одним из механизмов адаптации водорослей к обитанию в приливоотливной зоне и сезонным флуктуациям температуры.

В зимне-весенний период у *P. palmata* присутствуют четыре витамина группы В: рибофлавин, пантотеновая кислота, никотиновая кислота и пиридоксин, концентрация которых не постоянна (табл. 1). Выделенные витамины принимают участие в спорообразовании и могут выступать как антиоксиданты. Аскорбиновая кислота в зимний период содержится в высоких концентрациях, для нее характерен светозависимый характер накопления – с усилением интенсивности освещения концентрация увеличивается. Витамины необходимы для функционирования организма, их синтез определяется стадией жизненного цикла и интенсивностью воздействия ряда факторов внешней среды (например, интенсивность освещения и температура).

Т а б л и ц а 1

Содержание витаминов в талломах *P. palmata*, мкг/г сухой массы

T a b l e 1

The content of vitamins in thalli of *P. palmata*, mkg/g of dry weight

Витамин	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март
Рибофлавин (В ₂)	18.34	13.79	6.55	16.06	–
Пантотеновая кислота (В ₃)	–	–	–	70.38	–
Никотиновая кислота (В ₅)	13.37	18.69	16.82	18.80	32.28
Пиридоксин (В ₆)	6.07	9.04	9.56	7.43	51.01
Аскорбиновая кислота	234.38	215.98	266.47	406.19	282.01

Изучена роль флоротаннинов в процессах регенерации таллома фукусовых водорослей. В лабораторных условиях регенерация поврежденной поверхности у фукуса пузырчатого происходит в течение месяца. Непосредственное участие в процессах регенерации принимают флоротаннины, которые накапливаются в ответ на повреждение таллома. Их содержание увеличивается в 2 раза по сравнению с концентрацией флоротаннинов у неповрежденных растений. О возможной роли флоротаннинов в процессах регенерации было показано ранее в нескольких работах (Pavia, Toth, 2000; Lüder, Clayton, 2004).

В процессе регенерации раневой поверхности можно выделить несколько этапов: образование и выделение на поврежденную поверхность веществ, возможно, полисахаридной природы. Второй этап – накопление физодов в клетках, прилегающих к месту ранения, третий этап – изменение структуры клеток и формирование так называемого каллуса (рис. 16).

Анализ фотографий, сделанных с помощью люминесцентной микроскопии, показал, что при формировании новой поверхности происходит увеличение количества физод в клетках в области повреждения. Таким образом, повышение содержания флоротаннинов в клетках опытных растений по сравнению с контрольными образцами (без повреждений), находившихся в тех же условиях, является результатом формирования раневой поверхности, которое происходит за счет накопления флоротаннинов и вовлечения их в процессы регенерации поврежденного участка. Регенерация идет в несколько этапов, особенности которых зависят от строения таллома, типа роста и характера повреждения.

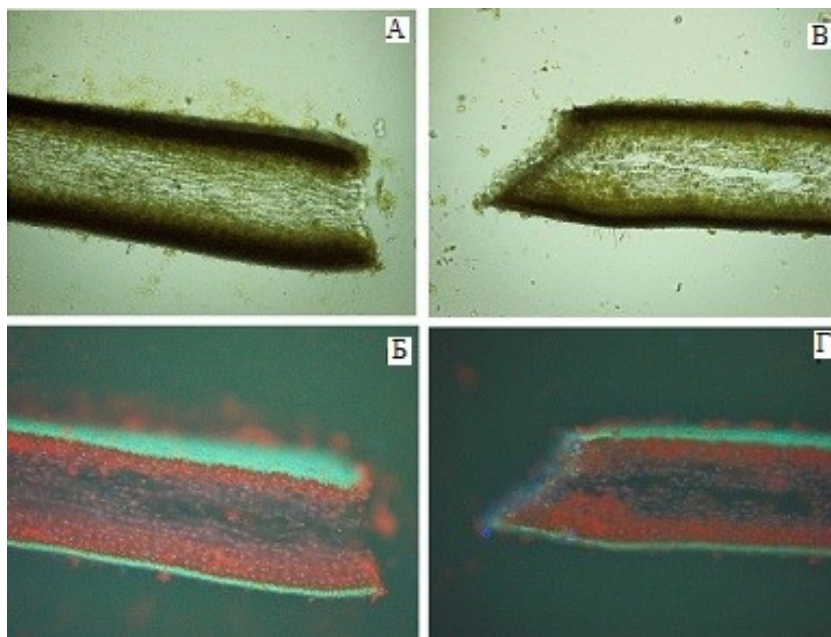


Рис. 16. Этапы регенерации раневой поверхности *F. vesiculosus*:
 А, Б – свежая рана; В, Г – через 15 сут. (Б, Г – люминесцентная микроскопия)
 Fig. 16. The stages of regeneration of wound surface of *F. vesiculosus*:
 А, Б – a new wound; В, Г – after 15 days (Б, Г – luminescent microscopy)

Симбиотическая ассоциация водорослей-макрофитов и углеводородокисляющих бактерий и ее роль в очистке прибрежных акваторий от нефтепродуктов. Получены оригинальные данные о количественном и качественном составе эпифитных бактерий фукусовых водорослей из чистых и загрязненных нефтяными углеводородами прибрежных акваторий Баренцева моря, а также о численности и таксономическом составе культивируемых представителей морских углеводородокисляющих планктонных бактерий, обитающих в этих акваториях.

Известно, что среди культивируемых углеводородокисляющих бактерий наиболее изучены представители родов *Pseudomonas*, *Rhodococcus*, *Bacillus* и некоторые др. (Коронелли, 1996; Ильинский, 2000; Ramasamy

et al., 2014). Нами были выделены и идентифицированы с помощью анализа 16S рРНК доминирующие представители углеводородокисляющих бактерий, которые были отнесены к родам *Pseudomonas* (*Gamma*proteobacteria), *Rhodococcus* (*Actinobacteria*), *Bacillus* (*Firmicutes*), *Ochrobactrum* (*Alphaproteobacteria*). Результаты молекулярно-генетического анализа значительно дополнили данные, полученные с использованием “классических” методов микробиологии. В частности, впервые были показаны существенные различия таксономического состава бактериальных сообществ, обитающих на водорослях *F. vesiculosus* из районов, отличающихся по степени нефтяного загрязнения.

Выполнены количественный и качественный анализы бактерий, обитающих на трех основных частях таллома фукуса. Известно, что выделенные нами три зоны таллома фукуса отличаются по метаболической активности и интенсивности протекающих в них процессов (Особенности ..., 1989; Воскобойников, Камнев, 1991; Рьжик, 2005). Максимальное количество эпифитных бактерий было обнаружено на нижних, наиболее старых участках таллома, а минимальное – на его верхушечной (апикальной) части (рис. 17).

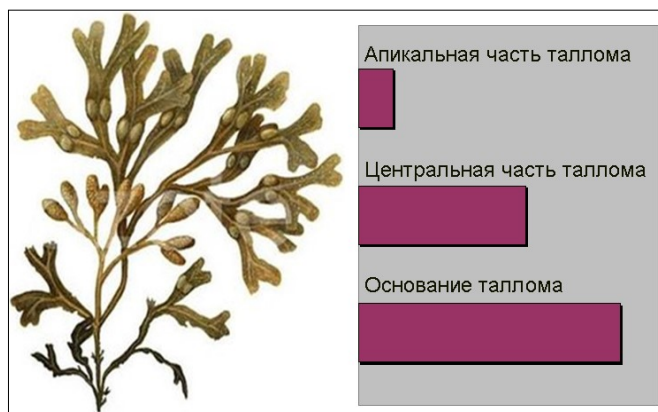


Рис. 17. Обобщенная схема распределения культивируемых эпифитных бактерий по таллому *F. vesiculosus*

Fig. 17. Generalized distribution pattern of cultured epiphytic bacteria on the thalli of *F. vesiculosus*

Объясняется это тем, что именно на молодых участках таллома макрофиты в период роста выделяют бактериостатические или бактерицидные вещества, изменяют pH, и, в результате, создают неблагоприятные условия для прикрепления к их талломам эпифитных организмов (Mikulski, 1982). Несомненное влияние на подобную локализацию эпифитных бактерий оказывает также и структура поверхности таллома: гладкая в апикальной зоне и шероховатая и складчатая в нижней части таллома, что было показано нами с использованием трансмиссионной и сканирующей электронной микроскопии (рис. 18).

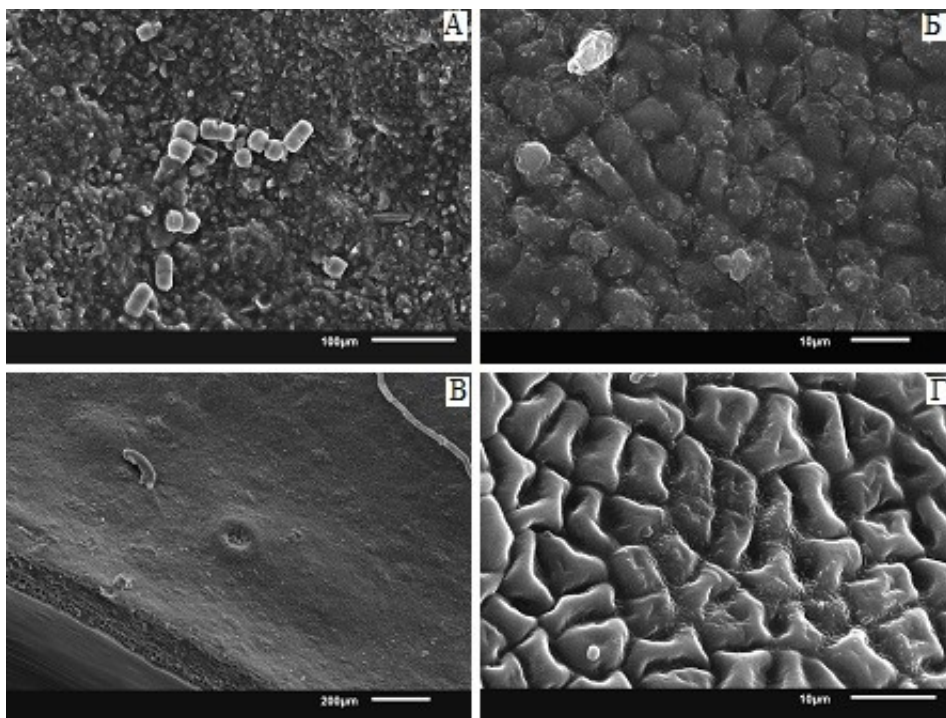


Рис. 18. Электронно-микроскопические фотографии поверхности *F. vesiculosus*: А – ув. 1800, Б – ув. 3500, В – ув. 3000, Г – ув. 12500

Fig. 18. Electron microscopic photographs of the surface of algae *F. vesiculosus*: А – 1800x, Б – 3500x, В – 3000x, Г – 12500x

Бактериально-водорослевая ассоциация обладает более высоким потенциалом деструкции нефтяных углеводородов по сравнению со свободноживущими планктонными формами бактерий. Эпифитные бактерии принимают активное участие в биологической деструкции нефтяных углеводородов (табл. 2), при этом они могут успешно адаптироваться даже к высокому уровню нефтяного загрязнения среды.

Следует заметить, что при сравнении углеводородокисляющей активности эпифитных бактериоценозов фукусов, извлеченных из загрязненной и чистой акваторий, между ними не обнаружено значимой разницы в количествах потребляемых углеводородов дизельного топлива (табл. 2). Это может объясняться высокой адаптивной способностью эпифитных бактериоценозов фукусов из обоих местообитаний к условиям нефтяного загрязнения.

Важную роль в бактериально-водорослевой ассоциации играют также и водоросли. Нами было установлено, что в присутствии фукусовых водорослей разрушение нефтяных углеводородов происходит быстрее, чем в присутствии только эпифитных бактерий без фукусов (рис. 19).

Таблица 2

Деструкция дизельного топлива свободноживущими бактериями и бактериально-водорослевой ассоциацией из чистой и загрязненной нефтяными углеводородами акватории, %

Table 2

Destruction of diesel fuel by free-living bacteria and bacterial-algae association from clean and oil-contaminated water areas, %

Эксперимент	Потребление дизельного топлива
Контроль	18
Эпифитные бактерии из чистой акватории	53
Эпифитные бактерии из загрязненной акватории	57

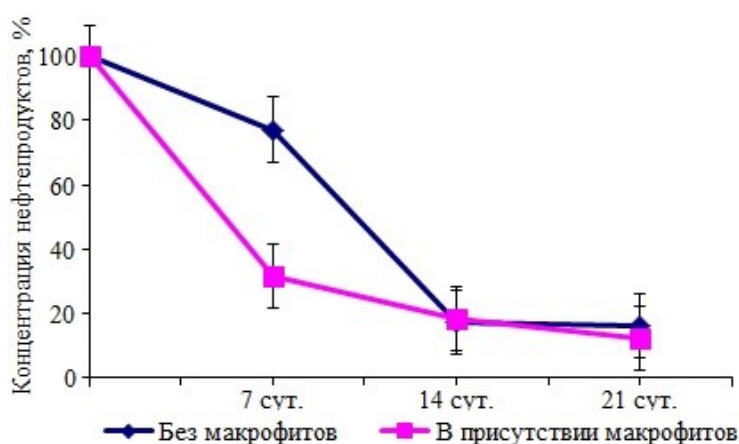


Рис. 19. Эффективность деструкции нефтепродуктов ассоциацией водорослей и бактерий

Fig. 19. The efficiency of destruction of oil products by the association of algae and bacteria

Совместно с коллегами из Арктического университета Норвегии (г. Тромсе) проведен ряд исследований по определению таксономической структуры эпифитных бактериальных сообществ в районах значительно различающихся по степени загрязнения. В составе эпифитных бактериоценозов фукусовых водорослей из разных по степени загрязнения нефтепродуктами акваторий идентифицировано 82 рода бактерий, которые относились к 16 классам и 10 типам, а также 20 неклассифицированных родов. В число 10 идентифицированных типов вошли *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Planctomycetes*, *Proteobacteria*, *Verrucomicrobia*, *Acidobacteria*, *Cyanobacteria*, *Firmicutes*, *Fusobacteria* и представители группы TM7.

Наименьшее разнообразие эпифитного бактериального сообщества обнаружено на фукусах из незагрязненной губы Зеленецкая. Среди них идентифицировано 5 типов, 8 классов и 28 родов, при этом

доминировали представители типов *Proteobacteria* (*Alphaproteobacteria* и *Gammaproteobacteria*) и *Bacteroidetes* (*Sphingobacteria* и *Flavobacteria*). На фукусах из акватории морского порта (г. Мурманск), с самым высоким уровнем нефтяного загрязнения, преобладали бактерии, принадлежащие к типу *Proteobacteria* (> 63 %) с доминированием представителей рода *Acinetobacter* (32 % от состава всего бактериоценоза). На фукусах из умеренно загрязненной нефтепродуктами морской акватории вблизи пос. Абрам-Мыс было обнаружено максимальное количество родов бактерий (66), доминировали также представители типа *Proteobacteria*, среди которых большинство составляли альфапротеобактерии – 35 %.

Мы установили, что эпифитные бактериоценозы способны к утилизации нефтяных углеводородов, успешно выдерживают их высокие концентрации в водной среде и, следовательно, могут вносить значимый вклад в процессы деструкции нефтяных загрязнений в прибрежных морских акваториях полярных и умеренных широт.

В последние годы высказывались предложения о возможности применения водорослей-макрофитов для очистки морских акваторий от нефтепродуктов (Wrabel, Peckol, 2000; Семенов и др., 2014; Пуговкин и др., 2016; Санитарная ..., 2017; Об участии ..., 2016). У макроводорослей, обитателей Баренцева моря, различающихся по строению, систематической принадлежности и глубине обитания (*Phaeophyta* – *Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus*, *Saccharina latissima*, *Chlorophyta* – *Ulvaria obscura*, *Rhodophyta* – *Palmaria palmata*) выявлена способность к сорбции и деструкции дизельного топлива. В экспериментах по очистке морской воды от нефтепродуктов показано, что уменьшение содержания дизельного топлива в воде шло параллельно с его накоплением и последующей деструкцией в талломах водорослей. В результате проведенного эксперимента и химических анализов была определена массовая доля поглощенных нефтепродуктов у 4 видов фукусовых водорослей за 5 сут. при температуре воды 8–10 °С и содержании нефтепродуктов в воде 6.5 мг/л – 130 ПДК. Данная величина составила в расчете на сухую массу для *F. vesiculosus* 1036 мкг/г, *F. distichus* – 870 мкг/г, *F. serratus* – 641 мкг/г, *A. nodosum* – 236 мкг/г. Сотрудниками лаборатории Г.М. Воскобойниковым и С.В. Малавенда на основании данных о запасах и распределении фукусовых водорослей в Кольском заливе Баренцева моря была определена потенциальная возможность данных водорослей к очистке прибрежных акваторий залива. При температуре воды около 8 °С за 5 сут. фукусы, имеющие общую “сырую” биомассу в заливе около 4720 т, могут аккумулировать и преобразовать около 850 кг дизельного топлива, основного продукта, используемого судовыми двигателями. Несомненно, данные расчеты носят предварительный характер. Согласно им, общий вклад прибрежных фитоценозов в очистку прибрежных акваторий с учетом роли в нейтрализации нефтепродуктов другими видами водорослей будет значительно выше.

Для понимания процесса участия макроводорослей в очистке морской среды от нефтепродуктов были проанализированы этапы преобразования дизельного топлива красной водорослью *P. palmata*, широко распространенной на литорали арктических морей. В эксперименте в морскую воду добавляли летнее дизельное топливо в количестве 1 мг/л, что составляет 20 ПДК для воды по валовому содержанию нефтепродуктов. Опыт проводили при температуре 7–8 °С, освещении 16–18 Вт/м² и постоянной аэрации воды воздухом. Общая продолжительность эксперимента составила 21 сут. Каждые 7 сут. образцы воды и водорослей отбирали и исследовали содержание 17 индивидуальных алканов дизельного топлива (включая изопреноиды пристан и фитан) и валовое содержание нефтепродуктов. Подготовка проб и анализы проводились по описанным ранее методам (Об участии ..., 2018).

Для оценки фонового уровня нефтепродуктов были проанализированы пробы воды и водорослей, отобранные в районе губы Зеленецкая. Валовое содержание нефтепродуктов в природной воде составило 192 мкг/л (около 4 ПДК). Таким образом, исследуемые нами водоросли до эксперимента обитали в слабо загрязненной нефтепродуктами среде, что, по-видимому, способствовало выработке у водорослей определенного диапазона толерантности к ним. Именно этим можно объяснить сохранение функциональной активности у *P. palmata* на протяжении всего эксперимента (21 сут.) при концентрации нефтепродуктов в 20 ПДК. Качественный состав нефтепродуктов представлен в основном н-алканами C₁₁–C₂₅ в диапазоне концентраций 0.1–5.3 мкг/л. Углеводородная “гребенка” на хроматограммах при этом характеризуется монотонным распределением гомологов, что указывает на преимущественно нефтяной источник алканов (Немировская, Зарецкас, 2001). Дополнительно для выявления их генезиса использовались следующие соотношения: C₁₇/C₁₈, пристан/фитан (Pr/Ph), CPI (отношение нечетных к четным гомологам) в области C₁₃–C₂₂, а также показатель биогенности (C₁₅+C₁₇)/2C₁₆ (Немировская, Зарецкас, 2001). Расчетные данные показали низкие значения (< 1) соотношений C₁₇/C₁₈, Pr/Ph и CPI (C₁₃–C₂₂), что в сочетании с невысокой суммарной концентрацией алканов (37 мкг/л) может указывать на постоянный, но мало интенсивный нефтяной источник поступления алканов в экосистему изучаемого региона, вероятнее всего связанный с водным транспортом. Значение показателя (C₁₅+C₁₇)/2C₁₆ составило > 2, что свидетельствует также о присутствии в воде алканов биогенной природы. Что касается самой водоросли, то характер углеводородной “гребенки”, распределение н-алканов в *P. palmata* и значения перечисленных выше расчетных показателей также указывают на преимущественно нефтяное происхождение этих алканов, адсорбированных водорослью из водной среды. Исключение составляет н-гептадекан (C₁₇), который, вероятнее всего, продуцируется самой водорослью (Миронов, 1985; Немировская,

Зарецкас, 2001). Другие алканы также могут быть синтезированы водорослью, однако их содержание относительно *n*-гептадекана невелико. Повышенное содержание *n*-C₁₇ типично для природных сред с автохтонным (морским) биогенным составом углеводов водорослью (Немировская, Зарецкас, 2001).

После внесения в морскую воду дизельного топлива в концентрации 1 мг/л (начало эксперимента) валовое содержание нефтепродуктов составило 1049 мкг/л, а сумма 17 алканов достигла 386 мкг/л. В присутствии *P. palmata* валовое содержание нефтепродуктов и сумма алканов в воде на 21-е сут. эксперимента уменьшились в несколько раз по сравнению с началом эксперимента и составили, соответственно, 226 и 35 мкг/л, что практически соответствует уровню контрольного образца.

Результаты исследования индивидуальных соединений в образцах воды демонстрируют активный процесс трансформации алканов с течением времени. На хроматограммах наблюдается постепенное смещение максимума углеводородного “горба” в сторону более “легких” соединений, а также увеличение относительного содержания разветвленных алканов (рис. 20). Отсутствие в воде и водорослях окисленных структур (альдегидов, кетонов) позволяет предположить, что деструкция внесенных нефтепродуктов идет преимущественно за счет уменьшения длины алкильной цепочки.

В контрольном образце водоросли валовое содержание нефтепродуктов составило 124 мкг/г, а сумма 17 алканов – 30 мкг/г. В течение эксперимента в водоросли максимум валового содержания нефтепродуктов и суммы алканов наблюдались на 14-е сут. – 1586 и 249 мкг/г соответственно. Содержание анализируемых показателей в *P. palmata* на 21-е сут. уже значительно снижается (рисунки 20, 21). Исключение составляет *n*-гептадекан, эндогенное соединение, которое накапливается в тканях водоросли.

В процессе эксперимента помимо изменения концентрации *n*-алканов происходит изменение профиля их распределения (для сравнения на рис. 21 отдельно приведен характерный профиль распределения алканов дизельного топлива). Это может свидетельствовать не только о накоплении нефтепродуктов талломом водоросли, но и об их деструкции.

В условиях умеренного загрязнения нефтепродуктами *P. palmata* проявляет выраженную способность к сорбции и деструкции нефтепродуктов. При этом уменьшение содержания компонентов дизельного топлива в воде идет параллельно с их накоплением в водорослях. По-видимому, деструкция дизельного топлива *P. palmata* происходит, как и у исследованных ранее водорослей (ульварии и фукуса), всем талломом: начинается на поверхности водоросли с помощью эпифитных углеводородокисляющих бактерий, что обеспечивает поглощение и нейтрализацию нефтепродуктов клетками растения. В пользу данного предположения свидетельствует отмеченное для нескольких видов водорослей увеличение численности эпифитных углеводородокисляющих бактерий в условиях загрязнения нефтепродуктами среды обитания.

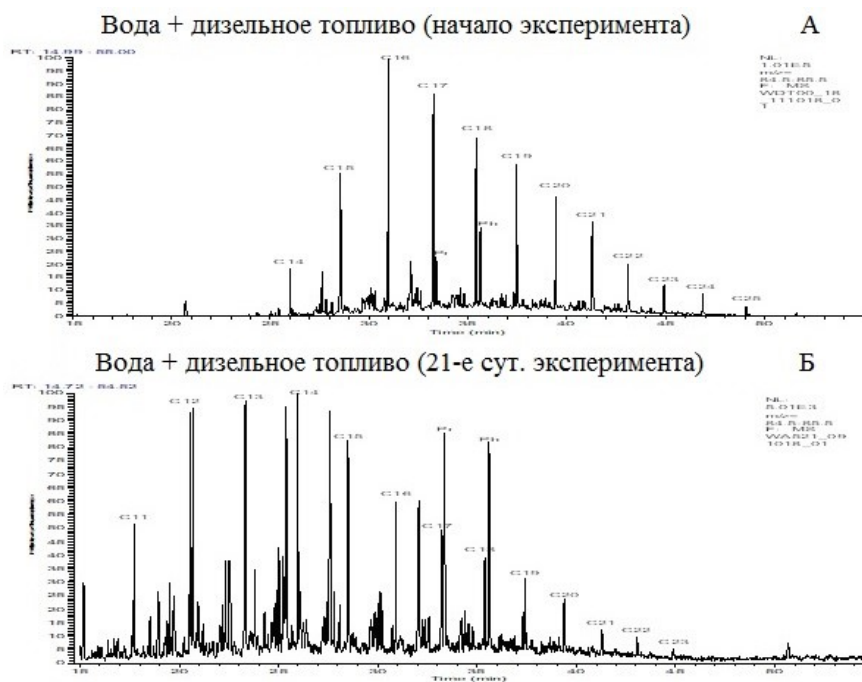


Рис. 20. Масс-хроматограммы проб воды на начальной (А) и конечной (Б) стадиях эксперимента с *P. palmata* в режиме регистрации характерного для алканов иона

Fig. 20. Mass chromatograms of water samples on the initial (A) and final (B) stages of the experiment with *P. palmata* in the recording mode of an ion characteristic of alkanes

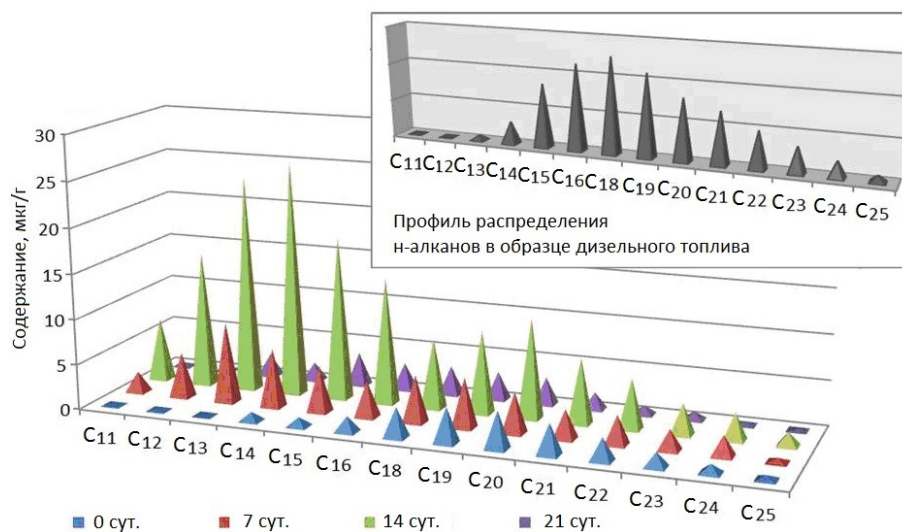


Рис. 21. Содержание индивидуальных алканов в водоросли *P. palmata* на разных стадиях эксперимента (исключены изопреноиды пристан и фитан, а также н-гептадекан C_{17} как эндогенный компонент)

Fig. 21. The content of individual alkanes of algae *P. palmata* on different stages of the experiment (excluded isoprenoids pristan and phytane, as well as n-heptadecane C_{17} as an endogenous component)

Результаты исследования и полученные ранее данные по влиянию нефтепродуктов на водоросли-макрофиты показывают способность большой группы макроводорослей к очистке морской среды от нефтепродуктов независимо от строения и систематической принадлежности. Предполагается, что основным фактором участия макроводорослей в биоремедиации является возможность образовывать симбиотические ассоциации с углеводородокисляющими микроорганизмами.

Эти сведения стали доказательной базой, подтверждающей высказанное ранее предположение, что водоросли могут выполнять не только роль субстрата для углеводородокисляющих бактерий, но и поглощать компоненты нефтепродуктов, осуществлять их деструкцию и включать в свой метаболизм.

Полученные нами данные позволяют не только приблизиться к пониманию роли симбиотических ассоциаций водорослей-макрофитов и эпифитных бактерий в процессах естественного очищения водной среды от нефтяных загрязнений, а и могут способствовать созданию новых и модернизации уже существующих технологий очистки прибрежных зон Мирового океана от нефтяного загрязнения.

Заключение. 85 лет работы Мурманской морской биологической станции (института) на побережье Баренцева моря в Дальних Зеленцах показали положительный эффект от наличия круглогодичной базы на морском побережье для развития альгологических исследований. Особенно востребованным оказалось присутствие оборудованной лаборатории на морском побережье для таких направлений изучения биологии водорослей как механизмы адаптации к факторам внешней среды, обеспечивающие существование водорослей-макрофитов в высоких широтах, репродукция, ранний онтогенез и старение, синтез биологически активных веществ, аквакультура, роль в очистке морской воды от нефтепродуктов. Многие результаты исследований сотрудников лаборатории находят практическое применение. Так сведения о составе биологически активных веществ в водорослях и оптимальных условиях для их синтеза используются при создании новых добавок, данные о диапазоне толерантности к факторам внешней среды и механизмах репродукции – при создании регламентов аквакультуры. Анализ природных симбиотических ассоциаций макроводорослей и углеводородокисляющих бактерий выявил значительную роль фитобентоса в очистке прибрежных акваторий от нефтяного загрязнения, стимулировал развитие нового направления – санитарной аквакультуры. Перечисленный спектр направлений изучения водорослей-макрофитов был бы невозможен без вклада, внесенного в данный процесс коллективами альгологов, работавших долгие годы в лаборатории в Дальних Зеленцах, а также большим количеством специалистов сторонних организаций, внесших лепту в развитие арктической альгологии. Авторы статьи всем им выражают благодарность.

Литература

Брокарева Е.А., Воскобойников Г.М. Репродукция и раннее развитие бурой водоросли *Fucus distichus* Linnaeus, 1767 Баренцева моря в условиях лабораторного культивирования // Наука Юга России. 2018. Т. 14, № 2. С. 66–72.

Виноградова К.Л. Ульвовые водоросли (Chlorophyta) морей СССР. Л.: Наука, 1974. 166 с.

Воскобойников Г.М., Камнев А.Н. Морфофункциональные изменения хлоропластов в онтогенезе водорослей. Л.: Наука, 1991. 96 с.

Евсеева Н.В. Видовой состав морских водорослей прибрежной зоны Мурманского побережья и архипелага Новая Земля // Тр. ВНИРО. 2018. Т. 171. С. 7–25.

Ильинский В.В. Гетеротрофный бактериопланктон: экология и роль в процессах естественного очищения среды от нефтяных загрязнений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000. 53 с.

Климова А.В., Кашутин А.Н. Раннее развитие камчатских представителей *Fucus evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) в условиях лабораторного культивирования // Вестн. Камчатского гос. техн. ун-та. 2016. Т. 37. С. 50–56.

Коронелли Т.В. Принципы и методы интенсификации биологического разрушения углеводов в окружающей среде // Прикладная биохимия и микробиология. 1996. № 6. С. 579–585.

Кузнецов В.В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 322 с.

Кузнецов В.В. Биологические особенности основных представителей беломорской флоры и условия их промыслового использования. // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослей промышленности СССР. Архангельск, 1962. № 1. С. 131–140.

Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В. Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003. 308 с.

Макаров М.В. Влияние гидростатического давления на вертикальную зональность *Laminaria saccharina* (L.) Lamouroux Баренцева моря // Океанология. 2011. Т. 51, № 3. С. 485–493.

Малавенда С.В., Шошина Е.В., Капков В.И. Видовое разнообразие макроводорослей в различных районах Баренцева моря // Вестн. Мурман. гос. техн. ун-та. 2017. Т. 20, № 2. С. 336–351.

Мионов О.Г. Взаимодействие организмов с нефтяными углеводородами. Л.: Гидрометеиздат, 1985. 127 с.

Немировская И.А., Зарецкас С.А. Состав алифатических углеводородов донных осадков Балтийского моря // Химия моря. 2001. Т. 41, № 1. С. 53–60.

Об участии зеленой водоросли *Ulvaria obscura* в биоремедиации морской среды от нефтепродуктов / Г.М. Воскобойников, Г.Г. Матишов, Л.О. Метелькова, З.А. Жаковская, Е.М. Лопушанская // Докл. РАН. 2018. Т. 481, № 1. С. 139–141.

Особенности возрастных морфофункциональных изменений филлоидов бурой водоросли *Sargassum pallidum* / А.Н. Камнев, Е.Ю. Золотухина, Г.М. Воскобойников, К.С. Бурдин // Биология моря. 1989. № 2. С. 48–55.

Петров Ю.Е. Отдел бурые водоросли (Phaeophyta) // Жизнь растений. 1977. Т. 6, № 3. С. 144–192.

Пуговкин Д.В., Ляймер А.В., Йенсен Дж.Б. Эпифитные бактериальные сообщества водорослей *Fucus vesiculosus* в разных по степени загрязнения нефтепродуктами акваториях Баренцева моря // Докл. РАН. 2016. Т. 471, № 3. С. 371–373.

Растения и лишайники Мурманского побережья Баренцева моря (полевой атлас) / Под ред. Е.Ф. Марковской. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2016. 184 с.

Рыжик И.В. Морфофункциональные особенности промысловых водорослей из разных биотопов Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2005. 24 с.

Санитарная водорослевая плантация для очистки прибрежных акваторий от нефтепродуктов: от теории к практике / Г.М. Воскобойников, В.В. Ильинский, Е.М. Лопушанская и др. // Вопросы современной альгологии. 2017. Т. 3, № 15. URL: <http://algology.ru/1184>

Семенов А.М., Федоренко В.Н., Семенова Е.В. Микроорганизмы на поверхности морских макрофитов в северных морях России и их возможное практическое использование // Междисциплинарный научный и прикладной журнал “Биосфера”. 2014. Т. 6, № 1. С. 60–76.

Тараховская Е.Р., Маслов Ю.И. Влияние гидродинамических условий на рост и морфогенез эмбрионов *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyta) // Вестн. Санкт-Петербург. гос. ун-та. 2008. Т. 3, № 4. С. 70–76.

Толстикова Н.Е. Наблюдение за развитием *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* в течение года на литорали Восточного Мурмана. М.: Наука, 1980. С. 329–334.

Fritsch F.E. The structure and reproduction of the algae. Cambridge (UK): Univer. Press, 1948. Vol. 1. 791 p.

Kropf D. Establishment and expression of cellular polarity in fucoid zygotes // Microbiological Rev. 1992. P. 316–339.

Kucera H., Saunders G.W. Assigning morphological variants of *Fucus* (Fucales, Phaeophyceae) in Canadian waters to recognized species using DNA barcoding // Botany. 2008. Vol. 86. P. 1065–1079.

Lüder U.H., Clayton M.N. Induction of phlorotannins in the brown macroalga *Ecklonia radiata* (Laminariales, Phaeophyta) in response to simulated herbivory – the first microscopic study // Planta. 2004. Vol. 218, № 6. P. 928–937.

Mikulski J.S. Biologia wod srodladowych. Warszawa: PWN, 1982. 491 p.

Motomura T. Electron and immunofluorescence microscopy on the fertilization of *Fucus distichus* (Fucales, Phaeophyceae) // Protoplasma. 1994. Vol. 178. P. 97–110.

Pavia H., Toth G. Inducible chemical resistance to herbivory in the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* // Ecology. 2000. Vol. 81. P. 3212–3225.

Ramasamy S., Mathiyalagan P., Chandran P. Characterization and optimization of EPS-producing and diesel oil-degrading *Ochrobactrum anthropi* MP3 isolated from refinery wastewater // Petroleum Sci. 2014. Vol. 11, № 3. P. 439–445.

Wrabel M.L., Peckol P. Effects of bioremediation on toxicity and chemical composition of № 2 fuel oil: growth responses of the brown alga *Fucus vesiculosus* // Mar. Poll. Bull. 2000. Vol. 40, № 2. P. 135–139.

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4.008
УДК 615.017:616.079; 615.2/.3.001.37

Е.Д. Облучинская

Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

ФИТОХИМИЧЕСКИЕ И ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Аннотация

В работе представлены результаты исследования фитохимических и технологических аспектов создания биопрепаратов из водорослей Баренцева моря, проводимых в ММБИ РАН с 2015 по 2019 гг. Рассмотрены особенности изучения качественных и количественных характеристик биологически активных веществ (БАВ) водорослей Баренцева моря, технологии переработки водорослевого сырья, биофармацевтические и фармакологические исследования. Разработанные технологии переработки возобновляемого водорослевого сырья с получением БАВ являются основой создания полезных продуктов лекарственного, лечебно-профилактического, пищевого и сельскохозяйственного назначения. Представлены данные о фитохимическом составе и количественных характеристиках БАВ водорослей Арктического региона, связанных с особенностями произрастания в высоких широтах, а также исследования стабильности БАВ водорослей в процессе заготовки и хранения.

Ключевые слова: полифенолы, полисахариды, пигменты, аминокислоты, стерины, зеленые технологии, экстракция, водоросли, флоротанины, Баренцево море.

E.D. Obluchinskaya

Murmansk Marine Biological Institute RAS, Murmansk, Russia

PHYTOCHEMICALS AND TECHNOLOGICAL STUDY OF THE BARENTS SEA ALGAE

Abstract

The paper presents the results of a study of the phytochemical and technological aspects of the creation of biological products from algae of the Barents Sea, conducted at MMBI RAS in the period from 2015 to 2019. The features of studying the qualitative and quantitative characteristics of biologically active substances (BAS) of algae of the Barents Sea, the technology of processing algae raw materials, biopharmaceutical and pharmacological studies are considered. The developed technologies for processing renewable algal raw materials to produce biologically active substances are the basis for the creation of useful products of medicinal, therapeutic, food and agricultural purposes. Data are presented on the phytochemical composition and quantitative characteristics of biologically active substances of algae in the Arctic region associated with

the characteristics of growth in high latitudes, as well as studies of the stability of biological substances in algae during harvesting and storage.

Keywords: polyphenols, polysaccharides, pigments, amino acids, sterols, green technologies, extraction, algae, phlorotannins, Barents Sea.

Введение. Несмотря на длительную историю исследований биологически активных веществ (БАВ) бурых водорослей (Mouritsen, 2013), создание лекарственных, лечебно-профилактических препаратов и функциональных продуктов питания на их основе до сих пор остается актуальным. При рациональной переработке водорослей с целью использования их в медицине необходимо получить фармакологически активные субстанции, обладающие высокой биодоступностью, проявляющие необходимый лечебный и/или профилактический эффект, который превосходит существующие аналоги, и при этом лишены свойственных им недостатков. Эффективность создаваемых технологий должна быть сопряжена с их экологичностью, а также с вовлечением в производство малоиспользуемых возобновляемых биоресурсов, которыми и являются бурые водоросли, произрастающие в прибрежной зоне морей, омывающих Кольский полуостров. Необходимо применять комплексный подход к созданию таких препаратов, который кроме технологических приемов будет совмещать валидацию методик анализа стандартизованных субстанций и препаратов, изучение их фармакологической активности, определение уровня токсичности.

Уникальный видовой и химический состав водорослей Баренцева и Белого морей подтвержден многочисленными исследованиями, в том числе и проводимыми в последние годы в ММБИ (Облучинская, 2011; Клиндух, Облучинская, 2013, 2015а, 2018; Ткач, Облучинская, 2017; Полифенолы ..., 2019; Obluchinskaya, 2020). Морские бурые водоросли имеют широкое распространение и большие запасы в пределах литоральных зон Баренцева и Белого морей, при этом их добыча не превышает 5–7 % от разрешенного объема добычи, а переработка в промышленных масштабах осуществляется только некоторыми предприятиями по технологиям 1970-х гг. Энергозатратными и неэкологичными способами перерабатывают два вида ламинариевых водорослей с получением только двух активных субстанций фармацевтического назначения (маннит и альгинат натрия). Вместе с тем насыщенность рынка в направлении спроса на препараты водорослевого происхождения в нашей стране, по данным финансовых аналитиков, составляет не более 1 % (Маркетинговое ..., 2018).

Целью исследований, проводимых в последние 5 лет научно-исследовательской группой биохимии и технологии гидробионтов ММБИ, является решение теоретических и практических аспектов экологически чистых технологий переработки водорослей с получением инновационных

фитопрепаратов лекарственного, лечебно-профилактического действия, а также компонентов функциональных продуктов питания.

Объектами исследований служат водоросли-макрофиты, произрастающие в прибрежной зоне Баренцева моря Кольского полуострова, их БАВ, а также субстанции и комплексные препараты, получаемые из водорослевого сырья по оригинальным технологиям.

Для достижения поставленных целей использовали современные приемы и оборудование, оптимизировав процессы экстракции БАВ водорослей. При изучении фитохимических характеристик сырья применяли спектрофотометрию, высокоэффективную жидкостную хроматографию, эксклюзионную хроматографию, вискозиметрию. Совместно с организациями фармацевтического и медицинского профиля исследовали биодоступность и фармакологические свойства получаемых активных субстанций.

Фитохимические исследования водорослей сосредоточены на выявлении параметров, влияющих на содержание БАВ: факторов среды, стадий онтогенеза, способов хранения.

Морские водоросли являются источниками ценных соединений, многие из которых не встречаются у наземных организмов. У бурых водорослей это полисахариды (фукоидан, ламинаран, альгинаты), липиды (полиненасыщенные жирные кислоты), полифенолы (флоротанины), пигменты (фукоксантин), стерины (фукостерин). Известно, что изменчивость фитохимического состава водорослей под влиянием факторов среды и онтогенеза может быть значительной, поэтому препараты из водорослей часто не имеют строгих норм качества (Облучинская, 2011; Фукоиданы ..., 2014). Получение новых знаний о факторах, влияющих на стабильность физико-химических характеристик водорослей и продуктов из них, является актуальным направлением фундаментальных научных исследований в области биотехнологии и фармации.

Для выявления числовых норм водорослевого сырья проведено сравнительное исследование фитохимических показателей у представителей бурых и красных водорослей, собранных в прибрежных районах Баренцева моря, обладающих хорошей инфраструктурой и транспортной доступностью. Водоросли-макрофиты проанализированы на содержание БАВ (полисахаридов, углеводов, полифенолов, аминокислот, белков, йода). Объектами исследования являлись 5 видов бурых водорослей (*Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus*, *Ascophyllum nodosum*, *Laminaria saccharina*) и 3 вида красных водорослей (*Palmaria palmata*, *Phycodrys rubens*, *Odonthalia dentata*).

Установлено, что фукусовые водоросли содержат значительные количества полисахаридов фукоидана (12–16 %) и альгинатов (12–24 %), маннита (7–12.75 %), полифенолов (4.7–7.3), свободных аминокислот (общая сумма не менее 1.5 мг/г), йода (0.12–0.17 % у отдельных представителей) и минеральных веществ (20–25 %). Состав свободных аминокислот фукоидов Баренцева моря характеризуется преобладанием

аланина и глутаминовой кислоты, а также аспарагиновой кислоты у некоторых представителей. Ламинария сахаристая отличается наибольшим содержанием альгинатов, маннита и йода, при этом фукоидана содержит в 2 раза меньше, чем фукусовые водоросли, а фенольных соединений меньше в 3–4 раза. Красные водоросли Мурмана характеризуются высоким содержанием белка, в составе свободных аминокислот преобладают аланин, глутаминовая и аспарагиновая кислоты. По содержанию свободных аминокислот и незаменимых аминокислот красные водоросли превосходят бурые в 2.5–3 раза.

В ходе сравнительного анализа установлено, что по целому ряду количественных показателей водоросли Баренцева моря не уступают представителям тех же семейств дальневосточной флоры и являются перспективными видами для получения БАВ. Средние значения исследуемых показателей представлены в табл. 1.

Продолжение исследований было сосредоточено на изучении содержания полифенолов у четырех видов фукоидов Баренцева моря, наиболее богатых этими компонентами, и произрастающих в разных биотопах Мурманского побережья Баренцева моря. Водоросли были собраны в разные сезоны года. Методы исследования ранее описаны (Ткач, Облучинская, 2017). Установлено, что содержание фенольных соединений характеризуется видоспецифичностью и подвержено изменениям под влиянием комплекса факторов внешней среды, определяющих место сбора водорослей. Наибольшие числовые значения выявлены для водорослей из акваторий Восточного Мурмана (рис. 1).

Среди исследуемых видов Баренцева моря минимальное содержание полифенолов характерно для слоевищ *A. nodosum*, а у *F. vesiculosus* и *F. serratus* обнаружены более высокие концентрации, которые в среднем выше в 1.7–2.0 раза. Результаты исследования подтвердили, что фукусовые водоросли могут быть ценным сырьем для получения полифенолов – перспективных антиоксидантов (Клиндух, Облучинская, 2015б). При изучении сезонных изменений содержания полифенолов всех четырех видов фукусовых водорослей (рис. 2) не выявлено единой тенденции. Водоросли из района бухты Белокаменная (Кольский залив) *F. vesiculosus* и *F. distichus* накапливали полифенолы в весенний период, у *F. serratus* максимум полифенолов обнаружен в феврале, у *A. nodosum* – осенью. Для *F. vesiculosus* и *A. nodosum* из бухты Корабельная (Восточный Мурман) максимальный уровень полифенолов отмечен в октябре, для *F. distichus* – в апреле, для *F. distichus* – в октябре. У водорослей из губы Ура (Западный Мурман) максимальный уровень полифенолов зарегистрирован у *F. vesiculosus* в апреле, у *F. distichus* – в октябре. Таким образом, результаты позволяют утверждать, что для каждого вида водорослей, обитающего в условиях конкретной локации, необходимо исследовать влияние как абиотических, так и биотических факторов.

**Фитохимический состав бурых и красных водорослей
Баренцева моря, % абс. сухой массы**

**Phytochemical composition of brown and red algae
of the Barents Sea, % abs. dry mass**

Состав	<i>Fucus vesiculosus</i>	<i>Fucus serratus</i>	<i>Fucus distichus</i>	<i>Ascophyllum nodosum</i>
Альгиновая кислота	20.2±2.7	18.6±3.1	23.6±1.9	12.8±2.8
Фукоидан	15.4±2.3	13.0±1.4	14.6±3.0	11.3±2.3
Ламинаран	0.6±0.1	3.7±0.7	2.1±1.0	0.5±0.3
Маннит	10.8±1.4	9.6±1.6	12.7±2.0	6.8±1.6
Сумма углеводов	–	–	–	–
Сумма полифенолов	5.4±1.1	5.2±0.7	7.2±1.3	4.7±1.2
Йод	0.12±0.05	0.17±0.09	0.06±0.02	0.09±0.01
Белок	1.02±0.03	2.00±0.04	2.77±0.06	1.23±0.06
Минеральные вещества	23.8±3.7	24.5±4.1	25.3±2.4	20.4±3.0

Окончание табл. 1

Состав	<i>Laminaria saccharina</i>	<i>Palmaria palmata</i>	<i>Odonthalia dentata</i>	<i>Phycodrys rubens</i>
Альгиновая кислота	34.5±4.6	–	–	–
Фукоидан	8.8±1.7	–	–	–
Ламинаран	11.6±2.5	–	–	–
Маннит	15.0±2.2	–	–	–
Сумма углеводов	–	11.5±2.4	8.8±1.4	8.8±1.9
Сумма полифенолов	1.8±0.5	0.2±0.1	0.5±0.1	0.4±0.2
Йод	0.24±0.07	0.04±0.01	0.05±0.01	0.03±0.1
Белок	4.88±0.05	7.80±1.31	5.62±1.00	5.0±1.36
Минеральные вещества	28.4±2.7	21.2±1.9	20.5±0.9	23.1±2.2

Для выявления характера изменений в содержании полифенолов в фукусовых водорослях Мурмана был проведен 3-факторный дисперсионный анализ MANOVA (табл. 2) (Ткач, Облучинская, 2017), который показал, что наибольшее влияние среди выбранных факторов оказала соленость, степень влияния которого имела наибольшее значение – 11.25 %. Меньшее, но все же достоверное влияние, оказал фактор местообитания водорослей (6.09 %), который представляет собой комплекс индивидуальных абиотических характеристик конкретной локации. Фактор сезон оказался незначимым в нашем исследовании. Наиболее значимое влияние на содержание полифенолов водорослей Мурмана оказало совместное взаимодействие факторов местообитание, соленость, сезон – 38.75 %. По критерию Фишера статистическая модель достоверна ($p < 0.05$).

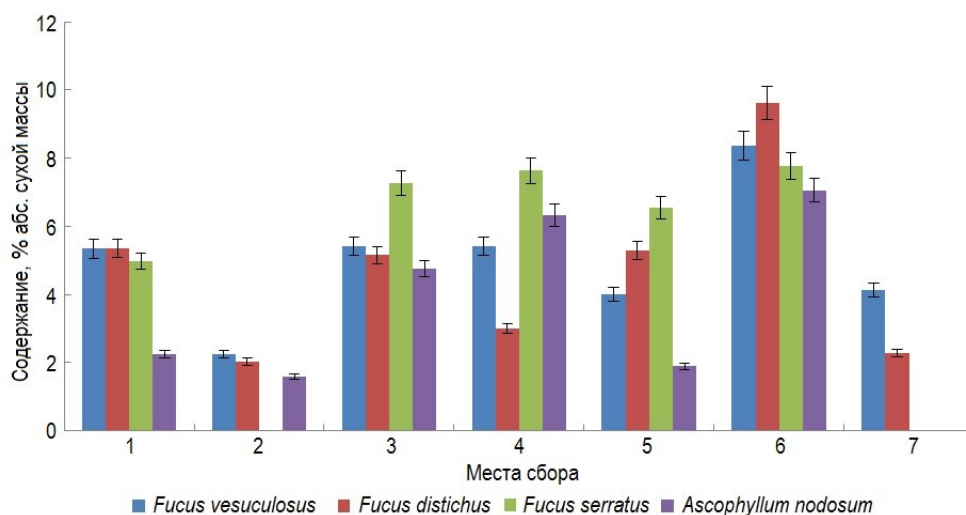


Рис. 1. Содержание фенольных соединений в фукусовых водорослях Баренцева моря из разных биотопов:

1 – бухта Белокаменная (Кольский залив); 2 – Абрам-мыс (Кольский залив); 3 – бухта Оскара (губа Зеленецкая); 4 – бухта Девкина заводь (губа Печенга); 5 – бухта Корабельная (губа Териберская); 6 – губа Лодейная; 7 – губа Ура

Fig. 1. The content of phenolic compounds in fucus algae of the Barents Sea from different biotopes:

1 – Belokamennaya Bay (Kola Bay); 2 – Cape Abram-cape (Kola Bay); 3 – Oscar Bay (Zelenetskaya Bay); 4 – Devkina zavod' Bay (Pechenga Bay); 5 – Korabelnaya Bay (Teriberskaya Bay); 6 – Bay Lodeynaya; 7 – Ura Bay

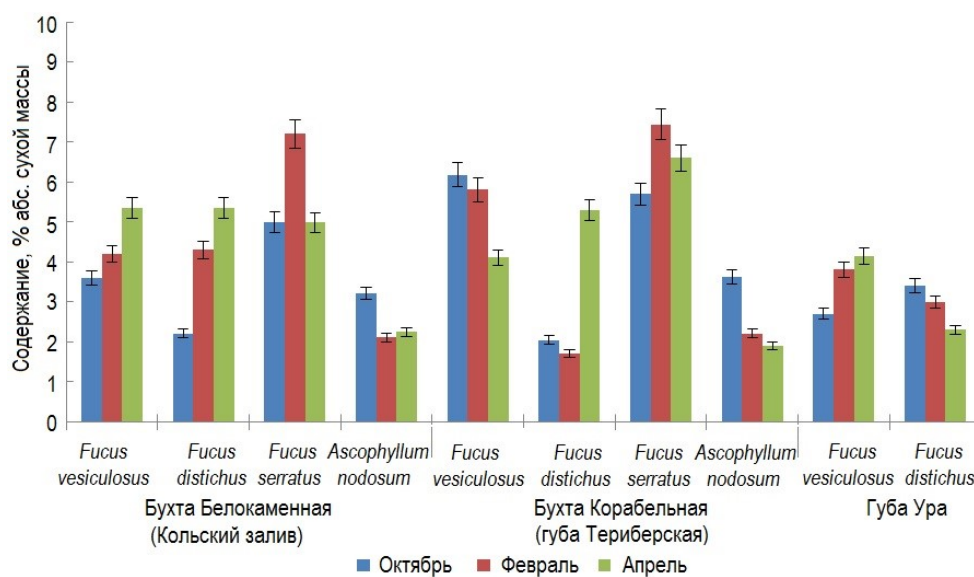


Рис. 2. Сезонные изменения содержания полифенолов у водорослей Баренцева моря

Fig. 2. Seasonal changes in the polyphenol content of the algae of the Murmansk coast of the Barents Sea

**Результаты 3-факторного дисперсионного анализа
содержания общих полифенолов на примере *F. vesiculosus***

Table 2

**The results of a 3-factor analysis of variance of the content
of total polyphenols on the example of *F. vesiculosus***

Фактор	df	F-test	Fst P (< 0.05)	η^2 , %
Местообитание	2	1330.89	3.26	6.09
Соленость	1	4917.34	4.11	11.25
Сезон	2	190.48	3.26	0.87
Местообитание–соленость	2	636.94	3.26	2.92
Местообитание–сезон	4	3216.80	2.63	29.44
Соленость–сезон	2	2314.10	3.26	10.60
Местообитание–соленость–сезон	4	4234.63	2.63	38.75

ПРИМЕЧАНИЕ. Полужирным выделены статистические наиболее значимые факторы.

Бурые водоросли содержат также специфические стеринны, как, например, фукостерин, который локализуется только в мембранах водорослей и отсутствует у высших растений (Algal ..., 2013). Стеринны играют важную роль в обеспечении морфологических и функциональных свойств клетки, являясь биологическим фактором интеграции, сохранившим свою роль в процессе сложной и длительной эволюции у морских организмов. Так, например, фукостерин – стероловый метаболит бурых водорослей, регулирующий гены, включенные в гомеостаз холестерина (Anti-adipogenic ..., 2014). Водорослевые стеринны обладают положительными для здоровья эффектами, такими как гиперхолестеринемические, антиоксидантные, противоопухолевые, антидиабетические, антигипертензивные, противовоспалительные реакции. Проведенный нами сравнительный анализ содержания стериннов фукоидов Баренцева моря показал, что *F. vesiculosus* является наиболее богатым по количеству фукостерина, а также по сумме экстрактивных и липофильных веществ (Ткач, Облучинская, 2017). Установлено, что водоросли, произрастающие в губе Ярнышная (Восточный Мурман) содержат в 2 раза больше фукостерина, чем те, что обитают в бухте Белокаменная, в 13 раз больше по сравнению с водорослями Абрам-мыса. Результаты исследований 2016 г. подтверждают тот факт, что *F. vesiculosus* является одним из наиболее богатых по количественному составу БАВ видом бурых водорослей Баренцева моря (Ткач, Облучинская, 2017). В нем содержится наибольшее количество экстрактивных веществ липофильной природы, включая фитостеринны, чем в *F. distichus* и *A. nodosum*. Причем, данная закономерность справедлива для всех исследованных локаций, где были собраны разные виды бурых водорослей. Так, например, *A. nodosum*, содержащий

наименьшее количество экстрактивных веществ, уступает фукусу пузырчатому по количеству фукостерина в среднем в 5.4 раза, *F. serratus* и *F. distichus* – в 1.7–2.0 раза (рис. 3).

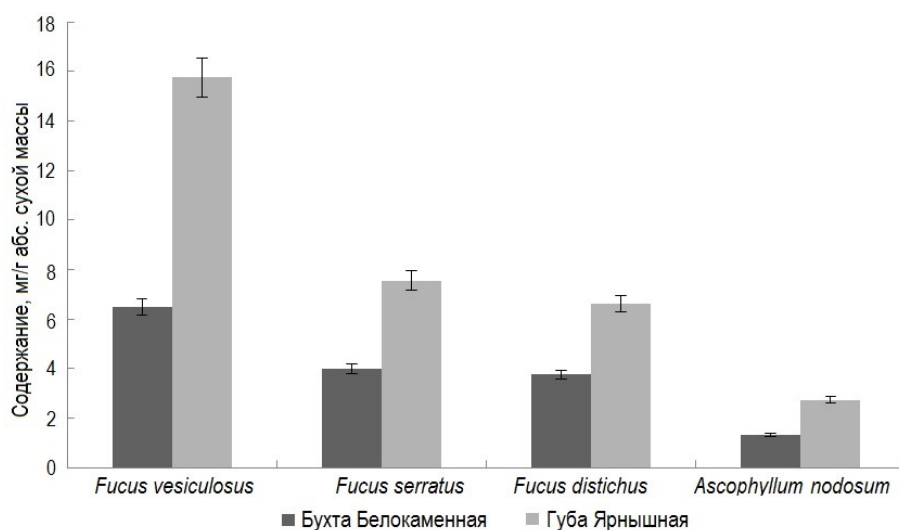


Рис. 3. Содержание фукостерина у бурых водорослей Баренцева моря
Fig. 3. The content of fucosterol in brown algae of the Barents Sea

Как было отмечено ранее, макрофиты реагируют на колебания факторов внешней среды изменением содержания различных веществ, в первую очередь первичных метаболитов, в том числе свободных аминокислот (САК). Некоторые аминокислоты водоросли могут использовать для защиты от негативных воздействий среды, в том числе при изменении солености, температуры во время приливоотливных циклов. Наиболее сильному воздействию подвергаются литоральные водоросли, к которым относится фукус пузырчатый побережья Баренцева моря. Нами проведено изучение состава и содержания свободных аминокислот у бурой водоросли *F. vesiculosus* в зависимости от места произрастания, солености морской воды, участка таллома и возраста. Был исследован характер распределения свободных аминокислот в апексах, средней части таллома и рецептакулах бурых водорослей и в ювенильных растениях *F. vesiculosus* (Клиндух, Облучинская, 2018). Установлено, что распределение свободных аминокислот по таллому водоросли неравномерное и зависит от места произрастания. Выявлена корреляционная связь содержания отдельных аминокислот в талломах и молодых водорослях с соленостью морской воды. Исследование является этапом фитохимического анализа водорослевого сырья и позволяет установить наиболее богатые по содержанию аминокислот части растений, а также выявить перспективные для заготовки районы.

Водоросли были собраны в апреле 2014 г. в губах и заливах Кольского полуострова. Установлено, что для *F. vesiculosus*, произрастающего в бухтах и губах Западного и Центрального Мурмана, характерно более

высокое содержание САК (как суммарное, так и отдельных аминокислот) в апексах по сравнению со средней частью таллома. У водорослей, собранных в губах и бухтах Восточного Мурмана, содержание САК (как суммарное, так и отдельных аминокислот) выше в средней части таллома, чем в апексах (рис. 4).

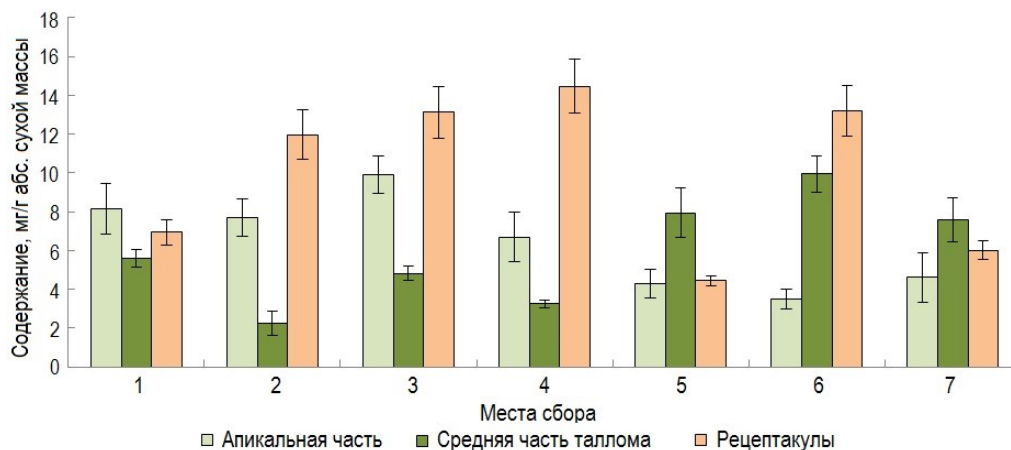


Рис. 4. Суммарное содержание свободных аминокислот в разных частях таллома *F. vesiculosus* Мурманского побережья Баренцева моря:

1 – бухта Белокаменная (Кольский залив); 2 – Абрам-мыс (Кольский залив); 3 – бухта Оскара (губа Зеленецкая); 4 – бухта Девкина заводь (губа Печенга); 5 – бухта Корабельная (губа Териберская); 6 – губа Лодейная; 7 – губа Ура

Fig. 4. The total content of free aminoacids in different parts of the thallus of the alga *F. vesiculosus* from various biotopes of the Murmansk coast of the Barents Sea:

1 – Belokamennaya Bay (Kola Bay); 2 – Cape Abram-cape (Kola Bay); 3 – Oscar Bay (Zelenetskaya Bay); 4 – Devkina zavod' Bay (Pechenga Bay); 5 – Korabelnaya Bay (Teriberskaya Bay); 6 – Bay Lodeynaya; 7 – Ura Bay

По содержанию САК рецептакулы *F. vesiculosus* не уступают апикальным частям растения, а в водорослях из некоторых биотопов даже содержат наибольшее количество, по сравнению со всеми остальными исследованными частями растения. Данная часть водоросли также может использоваться в качестве источника САК.

Установлено также, что распределение свободных аминокислот по таллосу водоросли неравномерное и зависит от места произрастания. Наиболее сильное влияние на содержание свободных аминокислот в весенний период по данным 3-факторного дисперсионного анализа MANOVA оказывает выбор участка таллома водоросли и место произрастания. Выявлена корреляционная связь содержания отдельных аминокислот в разных участках таллома *F. vesiculosus* и молодых водорослях с соленостью морской воды. Это может свидетельствовать об участии этих аминокислот в процессах осморегуляции бурых водорослей.

Проведено также исследование сезонных изменений в содержании САК в талломах бурой водоросли *F. vesiculosus* в условиях Мурманского побережья Баренцева моря. Согласно ранее полученным данным, максимальное содержание азотистых веществ у фукусовых водорослей Баренцева моря Кольского полуострова наблюдается весной, в апреле–мае, с последующим снижением к сентябрю–октябрю. С мая–июня у всех фукусовых водорослей происходит постепенное снижение содержания общего азота. При изучении сезонных изменений в содержании некоторых САК у фукуса пузырчатого, обитающего в бухте Белокаменная, отмечено повышение содержания аланина и глутаминовой кислоты во всех участках таллома в весенний период, при этом содержание валина, фенилаланина, лейцина и изолейцина в течение исследуемых четырех сезонов года изменялось незначительно (Клиндух, 2012). Изучение сезонной динамики изменения содержания всех 20 свободных аминокислот, входящих в состав клетки водорослей, является актуальной задачей как для понимания биохимических процессов, так и для определения сроков заготовки водорослей.

Объектом исследования стали бурые водоросли *F. vesiculosus*. Сбор водорослей осуществляли ежемесячно на литорали в районе Абрам-мыса (Кольский залив) с декабря 2015 г. по декабрь 2016 г. В талломе *F. vesiculosus* определено содержание 20 САК, которые присутствовали в составе в течение всего года. Характер изменения содержания суммы САК в течение года совпадает с тенденцией изменения содержания глутаминовой кислоты, количество которой в пуле САК у *F. vesiculosus* наибольшее (рис. 5). Схожие тенденции изменения содержания в течение года наблюдались у аргинина и гистидина, валина и серина; треанина, глицина и цистина с цистеином; тирозина и фенилаланина; изолейцина и лейцина; триптофана и лизина. Для глутаминовой кислоты наименьшее количество в течение года наблюдалось в январе – 0.66 мг/г сухой массы. В феврале и марте содержание глутаминовой кислоты постепенно увеличивалось до 5.47 мг/г, что превышает таковое в январе в 8.2 раза. В апреле произошло резкое уменьшение содержания глутаминовой кислоты, но в мае и июне опять увеличилось и составило 5.89–6.26 мг/г. Именно в июне содержание глутаминовой кислоты оказалось наибольшим за весь год исследований. С июня по сентябрь содержание глутаминовой кислоты постепенно снижалось до 1.11 мг/г сухой массы, а в октябре, ноябре и декабре – оставалось практически неизменным.

В результате проведенных исследований определены максимальные и минимальные значения для каждой исследуемой аминокислоты, а также динамика изменения ее содержания в течение года. Установлено, что сумма, а также максимальное количество большинства САК содержалось в период активного роста фукоидов (март–июнь). В период размножения с июня по август–сентябрь происходило постепенное снижение содержания большинства САК. После сброса рецептакул (сентябрь) содержание САК

резко снизилось до минимальных значений, сопоставимых с их содержанием в зимний период (полярная ночь). Полученные данные имеют значение для определения сроков заготовки фукусовых водорослей.

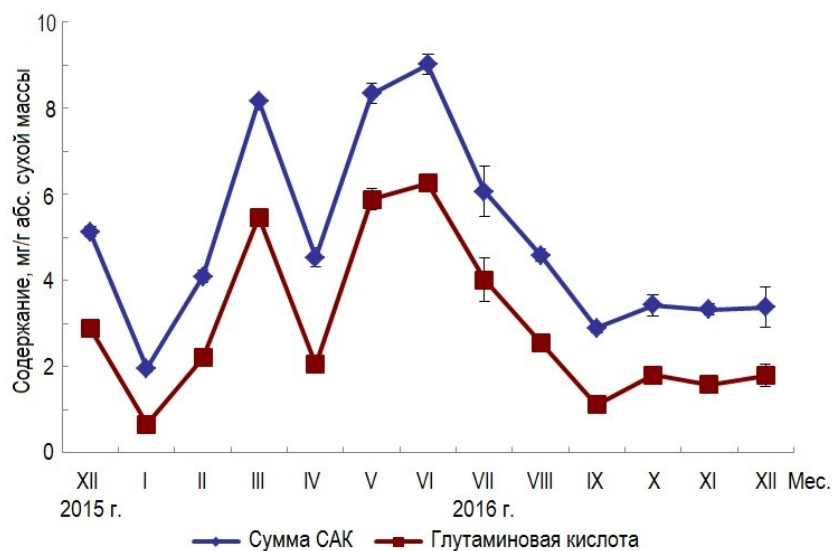


Рис. 5. Сезонные изменения содержания суммы свободных аминокислот и глутаминовой кислоты в *F. vesiculosus*

Fig. 5. Seasonal changes in the content of the sum of free amino acids and glutamic acid in brown alga *F. vesiculosus*

Особенность использования макроводорослей заключается в том, что их сбор обычно носит сезонный характер, и существует необходимость в сохранении и хранении морских водорослей для обеспечения круглогодичных производственных процессов. Предприятиям важно, чтобы сбор сырья был проведен в период максимального накопления БАВ растениями, а процедура консервирования и хранения была экономически выгодна. Обычно распространена практика сбора водорослей в течение 2–3 мес., затем их планомерная переработка в течение года (Duran-Frontera ..., 2017). В связи с этим актуальна информация о способах консервирования и условиях хранения водорослевого сырья, их влияние на стабильность и уровень содержания БАВ. Свежие бурые водоросли содержат большое количество влаги, которое приводит к быстрой микробной порче и деструкции БАВ. У водорослей порядка *Fucales* влажность достигает 75 %, у ламинариевых – более 80 %. Для удаления воды чаще всего используют сушку на воздухе, солнце, нагреванием, замораживанием и лиофилизацией.

Метод консервации и продолжительность хранения оказывают влияние на уровень БАВ и фитонутриентов в водорослях. Однако влияние срока хранения на качество и биохимические характеристики бурых водорослей остается не выясненным. Наибольший срок хранения, который был установлен, не превышает 3–6 мес. (Olmo et al., 2019).

Высушивание и замораживание – эффективный метод сохранения водорослей, так как не только не снижает, а иногда даже увеличивает уровень содержания БАВ водорослей.

Нами проведено исследование консервирования замораживанием и естественной воздушной сушкой, а также времени хранения на уровень содержания фукоидана, альгината, полифенолов и тотальных аминокислот свежих и законсервированных талломов бурых водорослей Баренцева моря. Объектами стали свежие водоросли *F. vesiculosus*, *F. distichus* и *A. nodosum*, которые были собраны в октябре 2017 г. на литорали Кольского залива во время отлива. Впервые изучено влияние способов консервирования на качество и фитохимический состав бурых водорослей Баренцева моря при хранении в течение 365 сут. Содержание общих полифенолов и полисахаридов (фукоидана и альгината) на 365-е сут. в замороженных образцах было выше, чем в высушенных на воздухе. Наибольшие различия между свежими и высушенными образцами выявлены по уровню содержания полифенолов (рис. 6). Влияние консервирования и хранения на содержание общих аминокислот показано на примере *F. vesiculosus*. Суммарное содержание общих аминокислот в высушенных на воздухе образцах увеличилось за время хранения, на 365-е сут. составило 99 % от исходного содержания в свежих водорослях. В то время как в замороженных образцах за этот же период оно уменьшилось до 82 %. Отношение суммы незаменимых к сумме общих аминокислот при хранении в сухих и замороженных образцах увеличилось по сравнению со свежими водорослями с 0.43 до 0.51 спустя 365 сут. хранения (рис. 7).

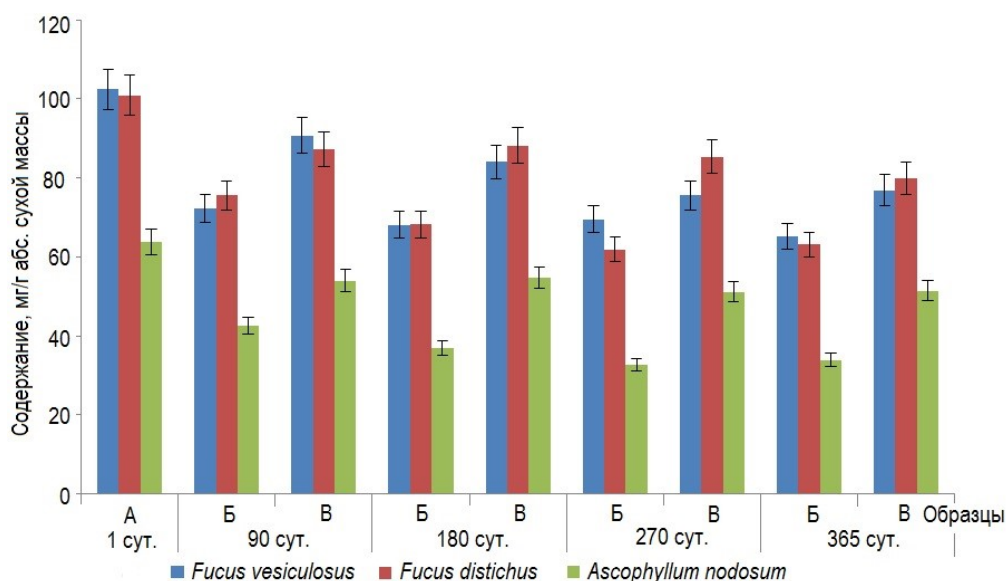


Рис. 6. Содержание общих полифенолов в свежих (А), высушенных (Б) и замороженных (В) образцах бурых водорослей Баренцева моря

Fig. 6. The content of total polyphenols in fresh (A), dried (B) and frozen (B) samples of brown algae of the Barents Sea

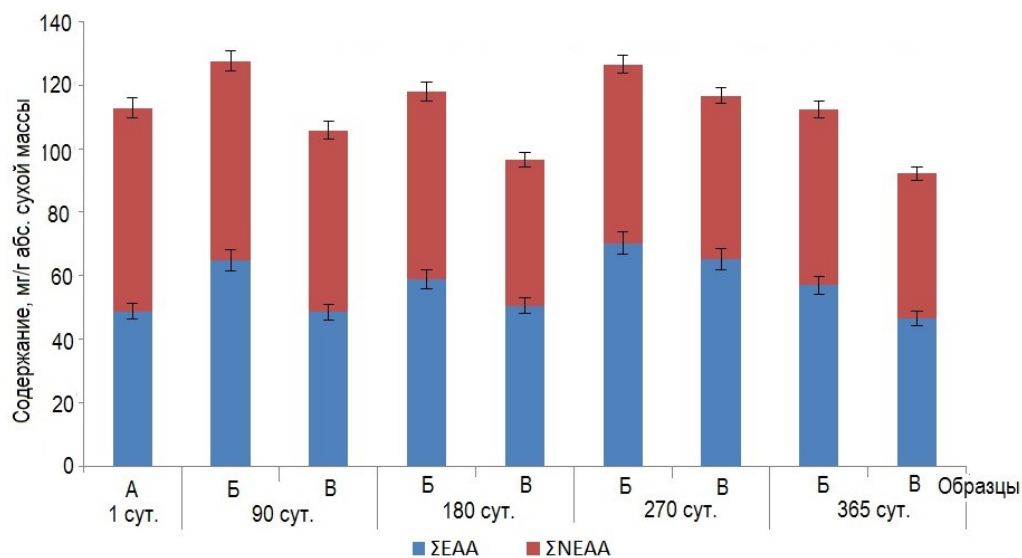


Рис. 7. Содержание тотальных аминокислот в свежих (А), высушенных (Б) и замороженных (В) образцах *F. vesiculosus* Баренцева моря:

ΣEAA – сумма эссенциальных аминокислот, ΣNEAA – сумма неэссенциальных аминокислот

Fig. 7. The content of total amino acids in fresh (A), dried (B) and frozen (B) samples of *F. vesiculosus* of the Barents Sea:

ΣEAA – essential amino acid, ΣNEAA – non-essential amino acid

Понимание изменений характеристик биоматериала из морских водорослей – ключ к разработке стратегий переработки, который позволит максимально повысить качество продуктов для использования как пищевых ингредиентов и сырья для получения БАВ.

Технологические и биофармацевтические исследования водорослей.

Морские водоросли – источник получения уникальных биологически активных соединений, и практически все продукты, получаемые из них, обладают биологической активностью. В связи со сложным многокомпонентным химическим составом водорослей необходимо тщательно подходить к вопросу экстрагирования веществ из них. Глубина переработки водорослевой биомассы с получением одного-двух целевых компонентов не превышает 50–60 %, при решении задач по разработке новых технологий в ММБИ РАН поставлена цель достичь не менее 90–95 %. Это позволит выделить 5–7 целевых биологически активных компонентов в едином технологическом цикле. Исследования основаны на современных технологических приемах (ферментативная обработка, автогидролиз, ультразвуковая обработка, оптимизация технологического режима). Также решается задача создания на основе водорослей функциональных продуктов питания (ФПП) и препаратов превентивной медицины биотехнологическими методами. Разрабатываются технологии, позволяющие сохранить максимальный комплекс БАВ водорослей в их природном соотношении в сырье с одновременным

повышением биодоступности, стабильности и биологической активности новых пищевых продуктов и биопрепаратов. Кроме этого ведется поиск и оценка новых экстрагентов при получении БАВ из водорослей Баренцева моря. Нами изучается извлекающая способность и селективность ионных жидкостей – экологически чистых биоразлагаемых растворителей, в отношении БАВ водорослей, что позволит перейти на новый, принципиально иной уровень в переработке водорослевого сырья. Создаются “зеленые” биотехнологии ФПП из водорослей, а также лечебно-профилактических средств, биостимуляторов роста растений. Для замещения традиционных химических производств при получении БАВ и продуктов на их основе из водорослей разрабатываются научно-обоснованные методы и принципы “зеленых” технологий.

Впервые природные глубокие эвтектические растворители (ПГЭР) применены нами для экстракции флоротанинов из бурых водорослей. Такие растворители являются перспективными для экстракции БАВ из растительного сырья. Нами ПГЭР были использованы для извлечения флоротанинов из бурых водорослей *F. vesiculosus* и *A. nodosum* (Природные ..., 2019). В экспериментах использованы вещества для синтеза ПГЭР, совместимые с пищевыми, фармацевтическими и косметическими препаратами, включая молочную и яблочную кислоты, глицерин, бетаин, холина хлорид и глюкозу. Все эти составляющие являются натуральными веществами с доказанной безопасностью. Природные глубокие эвтектические растворители с различными молярными соотношениями были применены для оценки эффективности экстракции флоротанинов. На основании серии предварительных экспериментов и анализа содержания флоротанинов в полученных экстрактах были выбраны концентрации водных растворов ПГЭР, обладающие наилучшей извлекающей способностью (рис. 8). Установлено, что даже при однократном настаивании (мацерации) водорослевого сырья с применением водного раствора ПГЭР на основе холина хлорида и молочной кислоты может быть извлечено 70–72 % флоротанинов, содержащихся в сырье. Показана возможность замены органических экстрагентов, таких как этанол и ацетон, при экстрагировании флоротанинов водорослей на ПГЭР.

Традиционные методы экстракции, используемые для извлечения полисахаридов, включают использование одного или нескольких растворителей в сочетании с высокими температурами. В настоящее время изучаются инновационные технологии для разработки новых способов получения БАВ и более экологически чистых процессов с меньшим потреблением энергии, временем и стоимостью извлечения. Ультразвуковая экстракция (УЗЭ) является одной из наиболее перспективных инновационных технологий, используемых на сегодняшний день. Однако УЗЭ может привести не только к положительным эффектам, но и к деградации извлекаемого вещества, с изменением структуры, химического состава и биологических свойств. В наших исследованиях показано усиление антикоагулянтных свойств фукоидансодержащих экстрактов, полученных с помощью ультразвуковой обработки по

сравнению с традиционными способами (Сухой ..., 2014; Влияние ..., 2015). Впервые показано, что обработка ультразвуком при экстрагировании водорослей рода *Fucus* позволяет получить новый фукоидансодержащий экстракт, обладающий высокой антикоагулянтной активностью. Способ получения фукоидана запатентован (Фармацевтическая ..., 2018). На его основе разработан оригинальный препарат в виде мази, который прошел комплекс доклинических исследований и рекомендован к продолжению клинических исследований. Изучена фармакокинетика при нанесении мази на основе фукоидана на трех уровнях доз, доказана линейность фармакокинетики для этих доз препарата, рассчитаны основные фармакокинетические параметры (The pharmacokinetics ..., 2019). Установлено, что фармакокинетические параметры C_{max} и AUC_{0-48} , статистически значимо возрастают с увеличением дозы вводимого препарата. Абсолютная биодоступность фукоидана из исследуемого препарата составила 12.6 %. После кожного нанесения фукоидан интенсивно распределяется в органы и ткани. Наиболее интенсивное поступление фукоидана наблюдается в плазму и органы (почки, селезенку, печень), а более низкое – в мышцы. Из места нанесения (кожа) фукоидан быстро всасывается, значение тканевой доступности для кожи наименьшее.

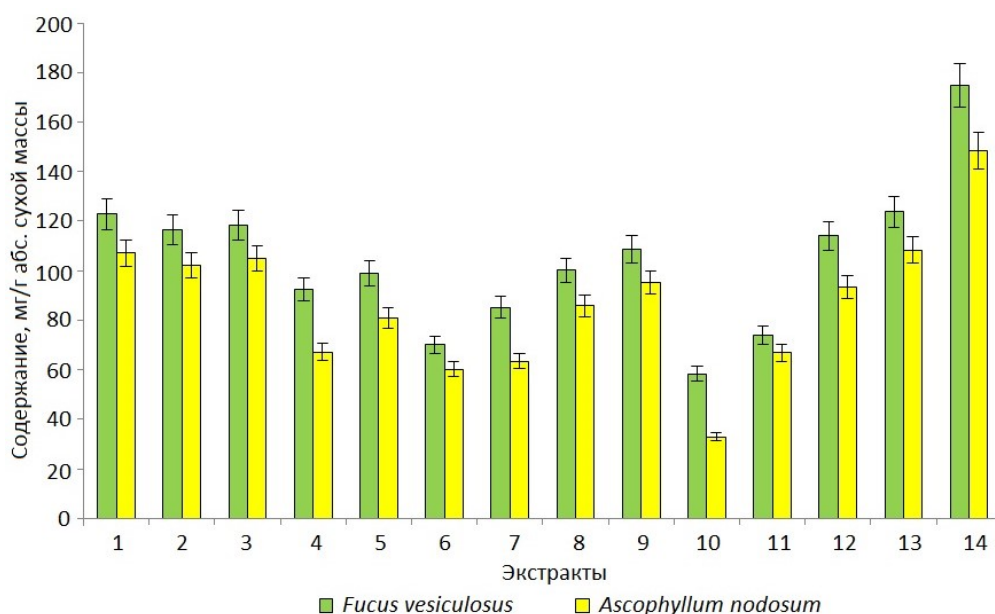


Рис. 8. Содержание флоротанинов в экстрактах на основе водных растворов ПГЭР из *F. vesiculosus* и *A. nodosum*: 1 – 60 %-й ПГЭР 1, 2 – 70 %-й ПГЭР 2, 3 – 70 %-й ПГЭР 3, 4 – 70 %-й ПГЭР 4, 5 – 70 %-й ПГЭР 5, 6 – 60 %-й ПГЭР 6, 7 – 50 %-й ПГЭР 7, 8 – 50 %-й ПГЭР 8, 9 – 50 %-й ПГЭР 9, 10 – вода, 11 – 40 %-й этанол, 12 – 96 %-й этанол, 13 – ацетон, 14 – 70 %-й ацетон

Fig. 8. The content of phlorotannins in extracts based on aqueous solutions of NADES from *F. vesiculosus* and *A. nodosum*: 1 – 60 % NADES 1, 2 – 70 % NADES 2, 3 – 70 % NADES 3, 4 – 70 % NADES 4, 5 – 70 % NADES 5, 6 – 60 % NADES 6, 7 – 50 % NADES 7, 8 – 50 % NADES 8, 9 – 50 % NADES 9, 10 – water, 11 – 40 % ethanol, 12 – 96 % ethanol, 13 – acetone, 14 – 70 % acetone

Также разработан состав и технология таблетированной лекарственной формы на основе фукоидана из водоросли *F. vesiculosus* для лечения тромбоза и тромбофлебита вен нижних конечностей. В основе пероральной композиции – фармацевтическая субстанция фукоидан, полученная по оригинальной технологии ММБИ РАН (Фармацевтическая ..., 2018). За счет применения комплекса вспомогательных веществ создан фитопрепарат, обладающий высокой биодоступностью и фармакологической активностью (Pharmacokinetic ..., 2018). Установлено, что созданные таблетки на основе субстанции фукоидан оказывают выраженное антикоагулянтное действие, особенно в отношении Ха-фактора свертываемости крови, при пероральном введении крысам. Проведена оценка фармакокинетики фукоидана из *F. vesiculosus* и его распределение в органах и тканях у крыс при однократном пероральном введении. Установлено, что распределение фукоидана в органах и тканях после внутрижелудочного введения крысам характеризовалось значительной гетерогенностью. Фукоидан предпочтительно накапливается в почках ($AUC_{0-t} = 10.74$ мкг·ч/г, $C_{max} = 1.23$ мкг/г через 5 ч), в селезенке ($AUC_{0-t} = 6.89$ мкг·ч/г, $C_{max} = 0.78$ мкг/г через 3 ч) и печени ($AUC_{0-t} = 3.26$ мкг·ч/г, $C_{max} = 0.53$ мкг/г через 2 ч) и показывает относительно длительное время абсорбции и расширенную циркуляцию в плазме со средним временем полувыведения (MRT) = 6.79 ч.

Для современной фармакологии характерна тенденция использования наиболее безопасных активных веществ и содержащих их лекарственных форм. Лекарственные средства на основе растительного сырья, в том числе водорослей, отвечают в первую очередь требованию максимальной безопасности. Проведенные исследования показали, что субстанции на основе БАВ водорослей обладают низкой токсичностью (Фукоиданы ..., 2014; Имбс и др., 2015). Изучение таких проявлений токсичности субстанции фукоидан как мутагенные свойства показало отсутствие индукции разных типов мутации в клетках экспериментальных животных и микроорганизмов (Мутагенные ..., 2018). Еще один важный аспект наших исследований заключается в том, что разработанная технология позволяет создавать стандартизованные субстанции и препараты на основе баренцевоморских водорослей. Этому посвящено исследование по разработке и валидации методик стандартизации фармацевтической субстанции фукоидан и препаратов на ее основе (Валидация ..., 2016; Сквозная ..., 2017).

В последнее десятилетие проявляется интерес к определению антиоксидантной активности (АОА) биологически активных веществ и их комплексов. Получение новых фитокомплексов с высокой антиоксидантной активностью из водорослей, как и других растительных продуктов, является активно развивающимся направлением. Экстракты из фукусовых водорослей перспективны как антиоксидантные биопрепараты в связи с высоким содержанием полифенолов и фукоидана, АОА которых показана исследователями, а также возможной ролью

других БАВ водорослей, например аскорбиновой кислоты, свободных аминокислот и др. (Antioxidative ..., 2003). В рамках проводимых в ММБИ исследований запатентована технология сухого экстракта из фукусовых водорослей, обладающего антиоксидантным действием (Облучинская, 2018; Сухой ..., 2018). Разработана оригинальная технология получения антиоксидантных комплексных экстрактов из фукусовых водорослей Баренцева моря. Изучен химический состав и антиоксидантная активность новых фитокомплексов. Показано высокое значение основных антиоксидантов: фукоидана, полифенолов, свободных аминокислот и аскорбиновой кислоты. Применение нового способа позволило достичь наиболее полной извлекаемости из водорослевого сырья полифенолов и аскорбиновой кислоты (более 90 %) с одновременным увеличением процентной доли этих веществ в экстрактах фукусовых водорослей (для полифенолов 25–30 %). Содержание фукоидана в 50–60 % также выгодно отличает полученные по разработанному способу сухие экстракты от описанных в литературе. Проведены испытания антиоксидантной активности новых фитопрепаратов. В результате исследования установлена высокая антирадикальная активность всех исследуемых экстрактов. Впервые для экстрагирования водорослевого сырья применена ферментативная обработка протеазами совместно с ультразвуковым и микроволновым воздействием. Сухой экстракт фукуса (СЭФ), обладающий антиоксидантным действием, полученный указанным способом, представляет собой легко растворимый в воде комплекс БАВ в определенном соотношении. По результатам экспериментальных исследований установлена высокая антирадикальная активность всех исследуемых биопрепаратов по отношению к DPPH-радикалу, сравнимая с антирадикальной активностью вещества сравнения – кверцетина (рис. 9).

В липидной фракции водорослей содержатся такие вещества как полифенолы и фитостерины. Нами изучено влияние различных экстрагентов на извлечение фитостеринов и полифенолов фукусовых водорослей Баренцева моря. Установлено, что для извлечения фитостеринов эффективен 40 %-й этанол, а для полифенольных соединений – 70 %-й ацетон (Ткач, Облучинская, 2017). Наименее эффективным растворителем оказался 80 %-й раствор спирта этилового. Наиболее высокий выход исследуемых веществ дает экстракция 40 %-м этанолом, показатели в среднем в 2.6 раза выше, чем у 80 %-го этанола. Также проведено сравнительное исследование липидных экстрактов из фукусовых водорослей (Сравнительное ..., 2016). Показано, что липидные экстракты из *F. vesiculosus* Баренцева моря и *A. nodosum* Белого и Баренцева морей практически идентичны по качественному и количественному содержанию фосфолипидов, основных групп нейтральных липидов, жирных кислот и пигментов. Экстракты из *F. vesiculosus* Белого моря и Балтийского моря по данному набору характеристик имеют наибольшие различия.

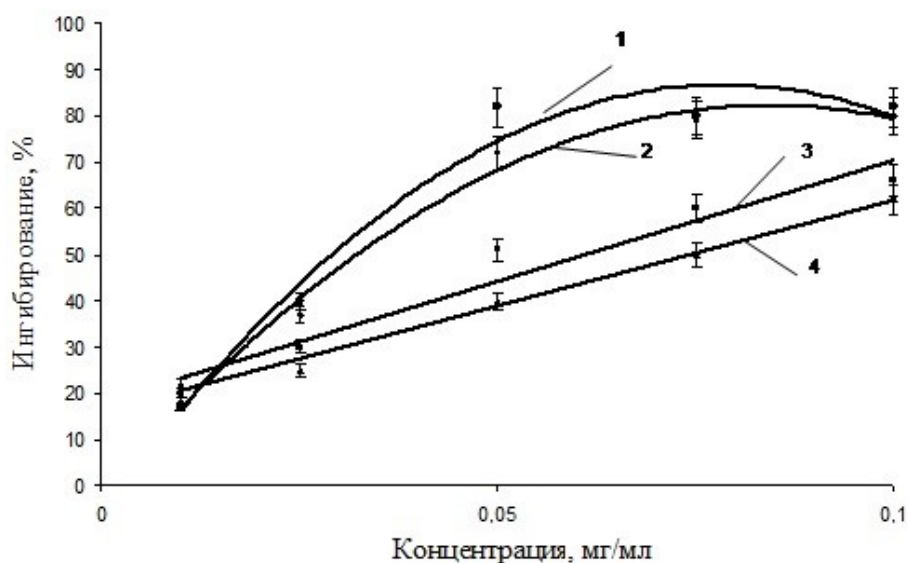


Рис. 9. График зависимости ингибирования образования DPPH-радикала (антирадикальной активности) от концентрации исследуемых веществ:

1 – кверцетин, 2 – СЭФ-1, 3 – СЭФ-4, 4 – СЭФ-3

Fig. 9. Graph of the inhibition of the formation of DPPH radical (antiradical activity) on the concentration of the studied substances:

1 – quercetin, 2 – dry Fucus extract SEF-1, 3 – dry Fucus extract SEF-4, 4 – dry Fucus extract SEF-3

Основные результаты наших исследований – теоретические и практические аспекты, направленные на выявление зависимости фитохимических характеристик БАВ водорослей Баренцева моря, технологии их получения с биологической активностью создаваемых фитопрепаратов и ФПП. Это технология переработки возобновляемого водорослевого сырья с получением БАВ – основы полезных продуктов лекарственного, лечебно-профилактического, сельскохозяйственного и пищевого назначения. Это новые данные о стабильности БАВ водорослей в процессе заготовки и хранения, а также о фитохимическом составе и количественных характеристиках БАВ водорослей Арктического региона, связанных с особенностями произрастания в высоких широтах.

Литература

Валидация методики количественного определения фукоидана из фукуса пузырчатого / Е.Д. Облучинская, В.М. Косман, О.Н. Пожарицкая, А.Н. Шиков // Фармация. 2016. Т. 65, № 4. С. 26–29.

Влияние ультразвуковой обработки на химический состав и антикоагулянтные свойства сухого экстракта фукуса / Е.Д. Облучинская, М.Н. Макарова, О.Н. Пожарицкая, А.Н. Шиков // Хим.-фарм. журн. 2015. Т. 49, № 3. С. 35–38.

Имбс Т.И., Звягинцева Т.Н., Ермакова С.П. “Фуколам” – первая в России биологически активная добавка на основе фукоидана // Вестн. Дальневост. отд. РАН. 2015. № 6(184). С. 145–149.

Клиндух М.П. Содержание некоторых САК в бурой водоросли *Fucus vesiculosus* бухты Белокаменная Кольского залива Баренцева моря // Материалы XXX юбилейной конференции молодых ученых ММБИ, посвященной 150-летию со дня рождения Н.М. Книповича, “Проблемы океанографии, биологии и освоения биоресурсов морей российской Арктики”, Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2012. С. 90–97.

Клиндух М.П., Облучинская Е.Д. Сравнительное исследование химического состава бурых водорослей *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* // Вестн. Мурман. гос. техн. ун-та. 2013. Т. 16, № 3. С. 466–471.

Клиндух М.П., Облучинская Е.Д. Содержание свободных аминокислот в разных частях таллома и в онтогенезе бурой водоросли *Fucus vesiculosus* // Современные эколого-биологические и химические исследования, техника и технология производств: Матер. Междунар. науч.-практ. конф. (Мурманск, 7 апреля 2015 г.). Мурманск, 2015а. Ч. 1. С. 222–226.

Клиндух М.П., Облучинская Е.Д. Химический состав и антиоксидантная активность настоек фукусовых водорослей // Фармация. 2015б. № 3. С. 8–11.

Клиндух М.П., Облучинская Е.Д. Сравнительное изучение свободных аминокислот бурой водоросли *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 литорали Мурманского берега Баренцева моря // Биология моря. 2018. Т. 44, № 3. С. 200–206.

Маркетинговое исследование рынка морских водорослей в России 2013–2017 гг., прогноз до 2022 г. М.: Изд-во РБК, 2018. 40 с.

Мутагенные свойства субстанции фукоидана / А.Х. Шараф, Е.Д. Бондарева, К.Л. Крышень, О.Н. Пожарицкая, Е.Д. Облучинская, М.Н. Макарова // Фармация. 2018. Т. 67, № 3. С. 46–51.

Облучинская Е.Д. Влияние факторов внешней среды на содержание полисахаридов фукуса пузырчатого *Fucus vesiculosus* L. // Химия растительного сырья. 2011. № 3. С. 47–51.

Облучинская Е.Д. Антиоксидантные комплексные экстракты из фукусовых водорослей Баренцева моря // Вестн. Мурман. гос. техн. ун-та. 2018. Т. 21, № 3. С. 395–401.

Полифенолы арктических бурых водорослей: выделение, полимолекулярный состав / К.Г. Боголицын, А.С. Дружинина, А.С. Овчинников, А.Э. Паршина, Е.В. Шульгина, П.Н. Турова, А.Н. Ставрианиди // Химия растительного сырья. 2019. № 4. С. 65–75.

Природные глубокие эвтектические растворители как альтернативные экстрагенты для извлечения флоротанинов бурых водорослей / Е.Д. Облучинская, А.В. Даурцева, О.Н. Пожарицкая, Е.В. Флисюк, А.Н. Шиков // Хим.-фарм. журн. 2019. Т. 53, № 3. С. 45–49.

Сквозная стандартизация субстанции фукоидана из фукуса пузырчатого *Fucus vesiculosus* L. и препаратов на ее основе / В.М. Косман, Е.Д. Облучинская, О.Н. Пожарицкая, М.Н. Макарова, А.Н. Шиков // Фармация. 2017. Т. 66, № 6. С. 20–24.

Сравнительное исследование липидных экстрактов водорослей / Е.Д. Облучинская, С.А. Иванова, О.Н. Пожарицкая, А.Н. Шиков // Фармация. 2016. Т. 65, №2. С. 29–32.

Сухой экстракт фукуса, способ его получения и антикоагулянтная мазь на его основе: Пат. 2506089 Российская Федерация / Е.Д. Облучинская. № 2012130594; заявл. 17.07.2012; опубл. 10.02.2014. Бюл. № 4. 2014.

Сухой экстракт из фукусовых водорослей, обладающий антиоксидантным действием, и способ его получения: Пат. 2650808 Российская Федерация / Е.Д. Облучинская. № 2016148563; заявл. 09.12.2016; опубл. 17.04.2018. Бюл. № 11. 2018.

Ткач А.В., Облучинская Е.Д. Стерины и полифенолы фукоидов Мурманского побережья Баренцева моря // Вестн. Мурман. гос. техн. ун-та. 2017. Т. 20, № 2. С. 326–335.

Фармацевтическая композиция на основе фукоидана для перорального применения и способ ее получения: Пат. 2657615 Российская Федерация / Е.Д. Облучинская, М.В. Карлина, О.Н. Пожарицкая, Д.В. Демченко, А.Н. Шиков, М.Н. Макарова, В.Г. Макаров, Ю.С. Фомичев. № 2017115540; заявл. 02.05.2017; опубл. 14.06.2018. Бюл. № 17. 2018.

Фукоиданы – сульфатированные полисахариды бурых водорослей. Структура, ферментативная трансформация и биологические свойства / Отв. ред. Н.Н. Беседнова, Т.Н. Звягинцева. Владивосток: Дальнаука, 2014. 379 с.

Algal lipids, fatty acids and sterols / P. Kumari, M. Kumar, C.R.K. Reddy, B. Jha // Functional ingredients from algae for foods and nutraceuticals. 2013. Doi: 10.1533/9780857098689.1.87

Antioxidative properties of brown algae polyphenolics and their perspectives as chemopreventive agents against vascular risk factors / K. Kang, Y. Park, H.J. Hwang, S.H. Kim // Arch. Pharm. Res. 2003. Vol. 26, iss. 4. P. 286–293.

Anti-adipogenic activity of the edible brown alga *Ecklonia stolonifera* and its constituent fucosterol in 3T3-L1 adipocytes / H.A. Jung, H.J. Jung, H.Y. Jeong, H.J. Kwon, M.S. Kim, J.S. Choi // Arch. Pharm. Res. 2014. Vol. 37. P. 713–720.

Duran-Frontera E. Development of a process approach for retaining seaweed sugar kelp (*Saccharina latissima*) nutrients // Honors College. 2017. 86 p. URL: <https://digitalcommons.library.umaine.edu/honors/297>

Mouritsen O.G. The Science of Seaweeds // Amer. Sci. 2013. Vol. 101, № 6. P. 458–465.

Obluchinskaya E.D. Effect of different post-harvest treatments on free amino acid content in *Fucus vesiculosus* // KnE Life Sci. 2020. С. 386–395.

Olmo A., Picon A., Nuñez M. High pressure processing for the extension of *Laminaria ochroleuca* (kombu) shelf-life: A comparative study with seaweed salting and freezing // Innov. Food Sci. Emerg. Technol. 2019. Vol. 52. P. 420–428.

Pharmacokinetic and tissue disposition of fucoidan from *Fucus vesiculosus* after oral administration to rats / O.N. Pozharitskaya, A.N. Shikov, N.M. Faustova, E.D. Obluchinskaya, V.M. Kosman, V.G. Makarov // Mar. Drugs. 2018. Vol. 16, № 4. P. 132.

The pharmacokinetics of fucoidan after topical application to rats / O.N. Pozharitskaya, A.N. Shikov, E.D. Obluchinskaya, H. Vuorela // Mar. Drugs. 2019. Vol. 17, № 12. С. 687.

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4.009
УДК 599.745.3:591.111.1

Н.Н. Кавцевич, И.А. Ерохина, В.Н. Светочев, О.Н. Светочева, Т.В. Минзюк
Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЛАСТОНОГИХ БАРЕНЦЕВА, БЕЛОГО И КАРСКОГО МОРЕЙ В 2015–2019 гг.

Аннотация

Представлен краткий обзор наиболее значимых экологических и эколого-физиологических исследований трех видов настоящих тюленей, обитающих в арктических морях. Результаты получены на основании анализа материалов экспедиций лаборатории морских млекопитающих ММБИ в Баренцево, Белое и Карское моря в 2015–2019 гг. Особое внимание уделено применению спутниковой телеметрии, а также гематологических, биохимических, цитохимических методов в изучении гренландского тюленя, кольчатой нерпы, морского зайца.

Ключевые слова: настоящие тюлени, арктические моря, спутниковое мечение, гематология, биохимия.

N.N. Kavtsevich, I.A. Erokhina, V.N. Svetochev, O.N. Svetocheva, T.V. Minzyuk
Murmansk Marine Biological Institute RAS, Murmansk, Russia

ECOLOGICAL AND ENVIRONMENTAL-PHYSIOLOGICAL RESEARCHES OF PINNIPEDS OF BARENTS, WHITE AND KARA SEAS IN 2015–2019

Abstract

A brief review of the most significant ecological and environmental-physiological studies of three species of true seals living in the arctic seas is presented. The results were obtained on the basis of the analysis of materials from the expeditions of Marine Mammals Laboratory in the Barents, White and Kara seas in 2015–2019. Special attention is paid to the application of satellite telemetry as well as hematological, biochemical, cytochemical methods in the study of harp seal, ringed seal, bearded seal.

Keywords: true seals, arctic seas, satellite tagging, hematology, biochemistry.

Арктические моря – сложная и динамичная система, одним из важных компонентов которой являются морские млекопитающие. Мониторинг состояния арктических экосистем возможен с использованием биоиндикаторов их устойчивого состояния, в перечень которых входят морские млекопитающие, в том числе пагетодные (льдолюбивые) формы ластоногих. Вид-индикатор должен быть широко распространен, достаточно многочислен, миграционно активен, экологически тесно связан

с окружающей средой обитания, доступен для изучения. Видами-индикаторами состояния экосистем арктических морей определены нерпа, атлантический морж, а также белуха среди китообразных и белый медведь среди хищных (Распоряжение ..., 2015). Нерпа эврибионтна и пластична в выборе объектов питания, однако доля донных гидробионтов в ее питании незначительна, а морж в качестве индикатора представляет интерес, в первую очередь, при освоении углеводородных месторождений в Баренцевом море, поскольку этот вид немногочислен и занесен в Красную книгу РФ и Списки МСОП.

Перспективными видами для мониторинга морских арктических экосистем среди настоящих тюленей являются гренландский тюлень и морской заяц (лахтак). Гренландский тюлень имеет высокую численность и ярко выраженные массовые сезонные миграции. Его ареал обитания включает моря Баренцево, Белое, Карское и Лаптевых. Длительное время вид имел большое хозяйственное значение, что способствовало его изучению, в результате была наработана обширная исследовательская база – данные об основных биологических параметрах беломорской популяции, биохимии, физиологии, питания, а методом спутниковой телеметрии получена информация о путях сезонных миграций. Морской заяц, как и нерпа, циркумполярен, обычен в экосистемах арктических морей, однако имеет свои особенности биологии и экологии, например, в питании, в отличие от нерпы, предпочитает донных и донно-пелагических гидробионтов, значительная доля которых представлена беспозвоночными, обитает среди дрейфующего льда и на краю паковых льдов.

Гренландский тюлень *Phoca (Pagophilus) groenlandica*. Сезонное распространение зависит от ряда условий: наличия однолетних льдов в Белом море в период размножения и развития детенышей, дрейфа ледовых полей в определенные сроки в Баренцево море, расположения кромки паковых льдов в этом водоеме и освобождения от льда района мыса Желания и пролива Югорский Шар для прохода тюленей в Карское море.

Основной район размножения и спаривания гренландского тюленя беломорской популяции – это однолетние дрейфующие льды Белого моря, район линьки более обширен – включает также льды в юго-восточной части Баренцева моря. В Белом море гидрометеорологические условия, складывающиеся в репродуктивный период, определяют расположение ценных залежек и выживаемость приплода. Ледовые условия, направление и скорость дрейфа льдов под влиянием течений и господствующих ветров, температура воздуха и другие факторы остаются изменчивыми из года в год и при резких колебаниях решающими для существования популяции (Svetochev et al., 2016).

Самка на открытом однолетнем льду Белого моря рождает детеныша, покрытого длинной шерстью желтоватой окраски с зеленоватым отливом, размеры тела которого 80–90 см при массе 8–11 кг. В апреле–мае молодые тюлени начинают свою первую самостоятельную миграцию на

льдах в Баренцево море. В нагульный период тюлени могут длительное время находиться на плаву, перемещаясь и ныряя в поисках кормовых объектов. Глубина ныряния зависит от сезона и доступности корма, максимальная глубина – 300 м, продолжительность ныряния – до 30 мин (Joint ..., 2016).

После периода размножения и лактации в Белом море в апреле тюлени пассивно, на дрейфующих льдах, мигрируют в южную часть Баренцева моря, где начинают кормиться мойвой и сельдью. Нагульный период, который занимает значительную часть годового цикла, основная часть популяции проводит в водах вдоль ледовой кромки морей Северного Ледовитого океана (Норвежское, Баренцево и Карское моря). Летом гренландских тюленей можно встретить во всех районах Баренцева моря, включая Печорское, но численность тюленей в этом районе летом низкая, так как большая часть стада уходит на север моря. Осенью в ноябре, когда начинается быстрое продвижение на юг паковых льдов, тюлени снова массово перемещаются на юго-восток Баренцева моря, где продолжают кормиться и могут оставаться до февраля (Потелов, 1998). Кроме взрослых тюленей, в юго-восточную часть моря осенью подходят и молодые тюлени (перелинявшие детеныши), совершающие первую в жизни сезонную миграцию. На юго-востоке Баренцева моря гренландский тюлень встречается в больших количествах, в январе–феврале причиной этому постепенное перемещение взрослых тюленей в Белое море для размножения.

В монографии “Гренландский тюлень: биология, экология, промысел” обобщены данные о современном состоянии и исследованиях беломорской популяции гренландского тюленя (Светочев, Светочева, 2018). Биологии и экологии гренландских тюленей первого года жизни, критического для тюленей различных видов, посвящена диссертация В.Н. Светочева (2013).

Спутниковая телеметрия является важным современным методом исследования экологии животных в труднодоступных районах. Благодаря широкому распространению нерпы, морского зайца и белухи в Белом, Баренцевом и Карском морях, методом спутниковой телеметрии можно получать океанографическую информацию из недоступных районов, покрытых паковыми льдами. Совершенствование методов отлова и крепления датчиков спутниковой телеметрии успешно проводятся в течение более 10 лет. Для исследования современного направления и путей миграций гренландских тюленей беломорской популяции датчики спутниковой телеметрии были установлены на щенков-сеголетков (Svetochev et al., 2016). Получены новые данные о перемещениях молодых гренландских тюленей из Белого в Баренцево море (рис. 1).

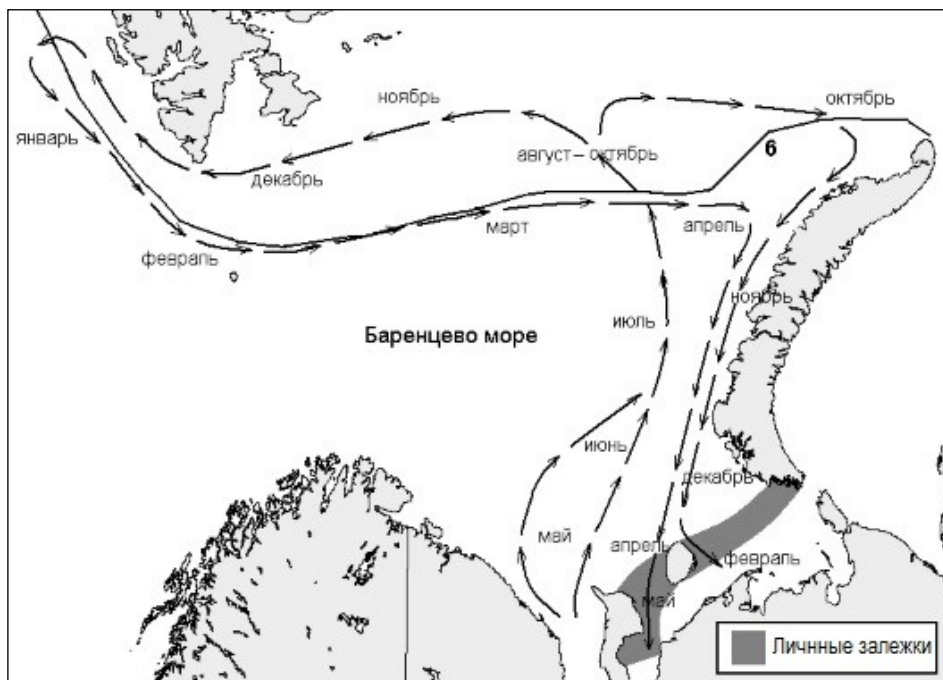


Рис. 1. Миграции гренландских тюленей (молодых особей текущего года рождения) в Баренцевом море по данным спутникового мечения (по: Svetochev et al., 2016)

Fig. 1. Migrations of harp seals (young individuals of the current year of birth) in the Barents Sea according to satellite tagging (by: Svetochev et al., 2016)

Тюлени, совершая ежегодную сезонную миграцию к местам нагула, заходят и в Карское море через проливы Югорский Шар и Карские Ворота, а также огибая Новую Землю с севера. Наиболее обычны гренландские тюлени в западной части Карского моря. Небольшие группы и единичные тюлени осенью могут проникать и в восточные районы моря (Чапский, 1937; Клепиковский, 2010). О численности гренландских тюленей в Карском море данных нет.

Неспецифическая резистентность играет важную роль в обеспечении выживания щенков тюленей, поскольку система специфического иммунитета у млекопитающих после рождения еще только формируется. Для оценки эффективности неспецифического иммунитета гренландских тюленей определяли фагоцитарные (рис. 2) и цитохимические показатели лейкоцитов периферической крови взрослых животных и щенков 1.5-месячного возраста (“нормальных” – массой 30–35 кг и “заморышей” – массой 10–15 кг) (Кавцевич и др., 2018).

Различий между возрастными группами тюленей по средним значениям фагоцитарной активности (среднее число поглощенных частиц латекса на один лейкоцит) не обнаружено. Однако индивидуальные колебания значительны, в особенности, у щенков-заморышей. При

корреляционном анализе у взрослых тюленей выявлена существенная связь фагоцитарной активности и содержания гликогена ($r = 0.89$), у нормальных щенков – индекса стимуляции фагоцитарных реакций продигозаном и содержания гликогена ($r = 0.68$), в отличие от заморышей ($r = 0.26$). Таким образом, у истощенных и, вероятно, у длительно голодающих щенков тюленей высокий уровень гликогена не является предпосылкой эффективного фагоцитоза. Запасы гликогена у них – резерв, расходуемый в последнюю очередь, а для обеспечения жизненно важных функций используется энергия, получаемая из жира и белков. Содержание катионного бактерицидного белка (КБ) в лейкоцитах взрослых животных в 10–12 раз выше, чем у щенков. Корреляция КБ и числа эозинофилов у взрослых высока ($r = 0.88$). У них значительно больше эозинофилов, чем у щенков (19.3 ± 2.6 % против 1.6 ± 0.6 % и 2.0 ± 0.4 % соответственно). Отмеченные особенности могут обеспечить более высокую эффективность фагоцитоза и уничтожения фагоцитированных бактерий, чем система фагоцитов щенков тюленей, завершивших молочное питание и ювенильную линьку, несмотря на высокий уровень показателей первой, поглотительной фазы фагоцитоза у последних.

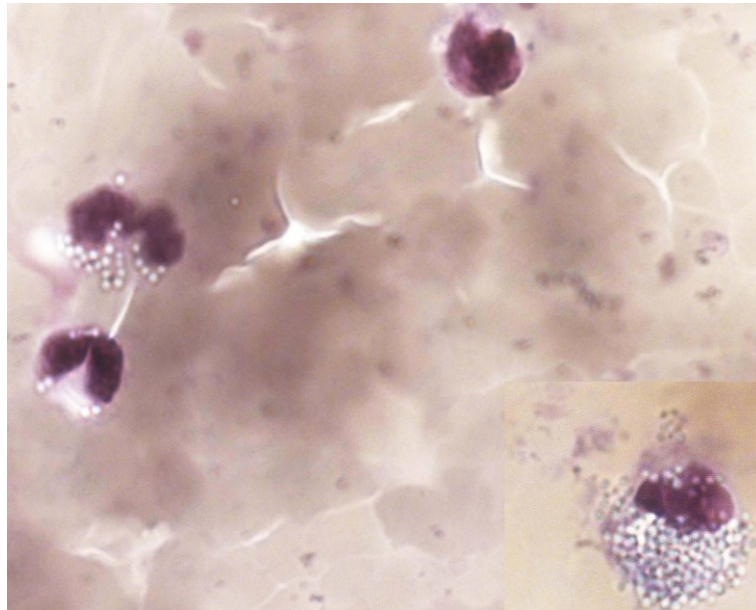


Рис. 2. Лейкоциты гренландских тюленей с фагоцитированными частицами латекса

Fig. 2. Harp seals leukocytes with phagocytized latex particles

Кольчатая нерпа *Pusa hispida*. В российских водах обитают 4 подвида этого тюленя: в Ладожском озере, в Балтийском и Охотском морях, в Северном Ледовитом океане и всех арктических морях, включая Белое море (Бурдин и др., 2009).

С 11 сентября по 6 октября 2016 г. на мысе Яренгский Рог (Двинский залив, Белое море) были выполнены полевые работы по отлову и мечению нерпы. Нерпа имеет кругополярное распространение, встречается во всех арктических морях, обитает среди ледовых полей, это самый мелкий представитель настоящих тюленей, обитающих на Севере. Считается, что тюлень ведет прибрежный образ жизни. Поэтому представлялось важным получить сведения о миграционных возможностях нерпы.

Местом для отлова была выбрана каменистая гряда на мысе Яренгский Рог, где нерпа встречается с мая по декабрь в количестве от 5–10 до 50–70 особей. С помощью сетных плавающих ловушек были пойманы 3 нерпы, на которых были установлены датчики спутниковой телеметрии (ДСТ) (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

**Характеристики спутниковых меток, установленных
в сентябре 2016 г. на нерпу в Белом море**

**Characteristics of satellite tags installed on a seal
in the White Sea, September 2016**

T a b l e 1

Номер датчика	Пол	Возраст, годы	Координаты точки выпуска	Начало работы датчика
151208	Самка	1–2	64°50.595 с. ш. 38°22.526 в. д.	26.09.2016 г.
151210	Самец	10+	64°50.595 с. ш. 38°22.526 в. д.	26.09.2016 г.
152004	Самец	0–1	64°50.595 с. ш. 38°22.526 в. д.	28.09.2016 г.

Выпуск в воду проводили сразу после успешной установки датчика (рис. 3). С момента активации ДСТ получение информации о передвижениях и гидрологических данных в местах наблюдения производится через спутниковую сеть Argos (рис. 4).



Рис. 3. Нерпа перед выпуском в море
Fig. 3. Ringed seal before release to the sea

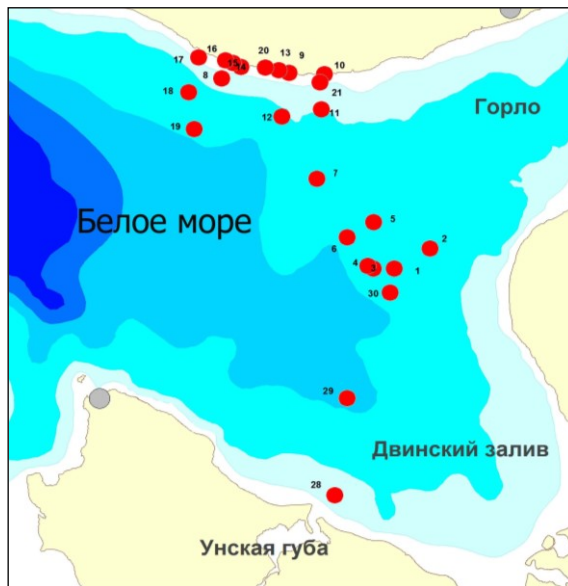


Рис. 4. Местоположение нерпы с меткой № 152004 в сентябре–октябре 2016 г.

Fig. 4. Location of the seal with the tag number 152004 in September–October 2016

Данные датчиков в октябре 2016 г. показали, что тюлени активно перемещаются во внутренних районах Белого моря, длительное время остаются в пелагических, открытых районах, перемещаются из Двинского залива к побережью Кольского полуострова и обратно.

Проведены исследования нерпы в ледовых условиях в зимний период. В феврале и апреле 2018 г. отработана методика поиска “продухов” (отверстий во льду, поддерживаемых нерпами для дыхания) и лунок на припайном льду, установки ловушек, изъятия из нее нерпы, доставки тюленя к месту передержки (расстояние до 4–5 км от места отлова), передержки, обследования тюленя и доставки его обратно к месту выпуска на льду (рисунки 5, 6). Были установлены 5 подледных ловушек. Количество тюленей на льду у лунок было постоянно очень низким (не более 6 особей), на льду отмечали до 14 нерп (рис. 7). Нерпа в ловушку была поймана 18 апреля, когда в районе отлова находились не более 2–3 тюленей (Светочев и др., 2018а).

Впервые проведено детальное морфологическое и морфометрическое исследование крови кольчатой нерпы – одного из видов-индикаторов состояния морских арктических экосистем.

Морфологические параметры клеток крови кольчатой нерпы свидетельствуют о высоком уровне их зрелости (рис. 8). В частности, не встречаются метамиелоциты (“юные” клеточные формы), ядерные предшественники эритроцитов, содержащие ядро; сегментоядерные же нейтрофилы содержат высокое число сегментов (3–7) в ядре (рис. 8д). Так же, как и у многих настоящих тюленей (серого, гренландского, морского зайца), у нерпы встречаются нейтрофилы с ядрами необычной формы: нити хроматина соединяют сегменты ядра не последовательно, а сходятся в одной точке (рис. 9а,б). Отмечено высокое содержание эозинофилов у данного животного (13 %), эозинофильные гранулы среднего размера, ядро состоит из 1–4 сегментов (рис. 8е).



Рис. 5. Установка ловушки в лунку на трещине в Онежском заливе (Белое море) в 4.2 км от берега, апрель 2018 г.

Fig. 5. Installation of a trap in a hole on a crack, 4.2 km from the shore. White Sea, Onega Bay, April 2018



Рис. 6. Доставка нерпы для выпуска в лунку в Онежском заливе (Белое море), апрель 2018 г.

Fig. 6. Seal delivered to the ice and released into the hole. White Sea, Onega Bay, April 2018

Базофилы, как и у большинства морских млекопитающих, обнаруживаются в небольшом количестве – 0.5 % (рис. 8ж). Моноциты по размеру крупнее, чем лимфоциты и гранулоциты. Ядро моноцита у тюленя подковообразное, почковидное или неправильной формы с одной или несколькими лопастями (рис. 8г). Лимфоидные клетки в крови нерпы представлены в основном малыми лимфоцитами с узким ободком базофильной и светлой цитоплазмы (рис. 8а,б), большие гранулярные лимфоциты не выявлены.

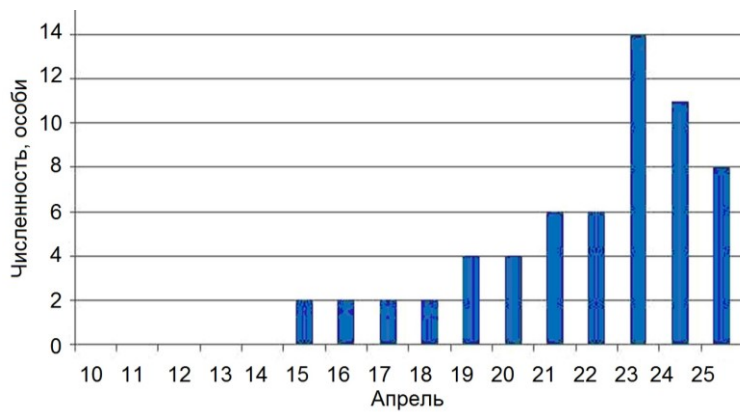


Рис. 7. Динамика численности нерп на припайном льду у мыса Кяндский (Онежский залив), апрель 2018 г.

Fig. 7. Dynamics of the number of seals on landfast ice near Cape Kyandsky, Onega Bay, April 2018

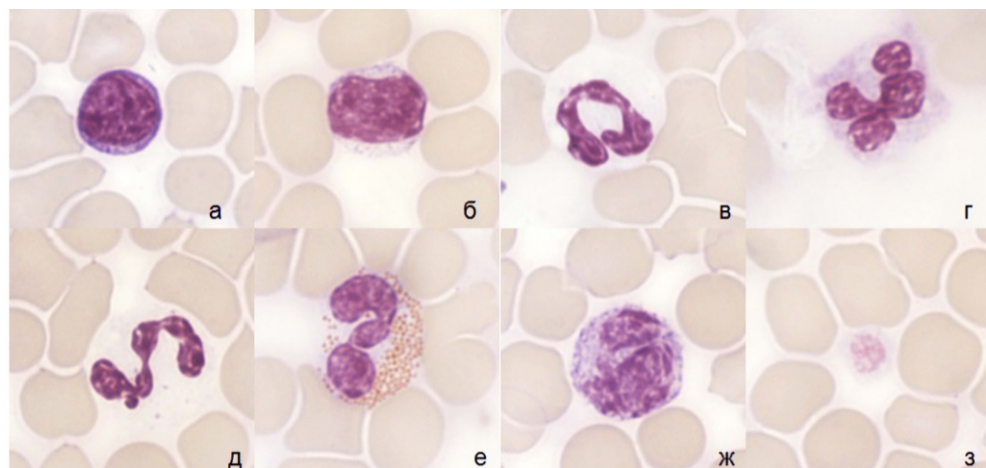


Рис. 8. Клетки крови кольчатой нерпы: а, б – лимфоциты, в – палочкоядерный нейтрофил, г – моноцит, д – сегментоядерный нейтрофил, е – эозинофил, ж – базофил, з – тромбоцит

Fig. 8. Blood cells of the ringed seal: а, б – lymphocytes, в – stab neutrophil, г – monocyte, д – segmented neutrophil, е – eosinophil, ж – basophil, з – platelet

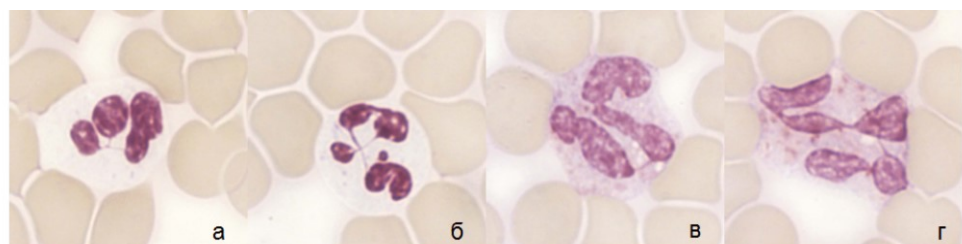


Рис. 9. Лейкоциты кольчатой нерпы: а, б – сегментоядерные нейтрофилы с ядрами необычной формы, в, г – гетерофилы

Fig. 9. Leukocytes of ringed seal: а, б – segmented neutrophils with nuclei of an unusual shape, в, г – heterophiles

В периферической крови кольчатой нерпы встречаются необычные клетки: с сегментированным ядром и розовыми цитоплазматическими гранулами неправильной формы с размытыми границами, иногда они содержат вакуоли (рис. 9в,г). Их число у кольчатой нерпы может составлять до 2.5 % от всех гранулоцитов. Такой тип клеток (“гетерофилы”) выявлен нами ранее у серых тюленей и морского зайца. Следует заметить, что кровь наземных представителей отряда хищных – собак – также содержит гетерофилы (Риган и др., 2000).

С 9 июля по 13 августа 2016 г. выполнялись работы по отлову и спутниковому мечению морских млекопитающих в Карском море (кордон Гыданского природного заповедника на о. Шокальского, р. Переправа). Нерпа обитает во всех районах моря, летом ведет преимущественно прибрежный образ жизни, миграции не изучены, предполагается, что тюлень может совершать сезонные кочевки. Для отлова тюленей использовали обметный невод, 19 июля были отловлены три нерпы, но, к сожалению, они находились в стадии интенсивной линьки, что делало невозможным установку датчика. Только 8 августа была отловлена нерпа (самка, 1 год), имевшая новый, уже достаточно зрелый волосяной покров, на спину животного и был установлен ДСТ № 151209.

Данные работы датчика с августа по октябрь 2016 г. показали, что молодой тюлень совершает продолжительные перемещения вдали от прибрежных районов моря. В течение августа нерпа ушла из западной части Карского моря на северо-восток моря Лаптевых, к Северной Земле, к кромке паковых льдов, где оставалась в течение сентября. В конце сентября тюлень вновь ушел южнее, вернувшись в Карское море (рис. 10).

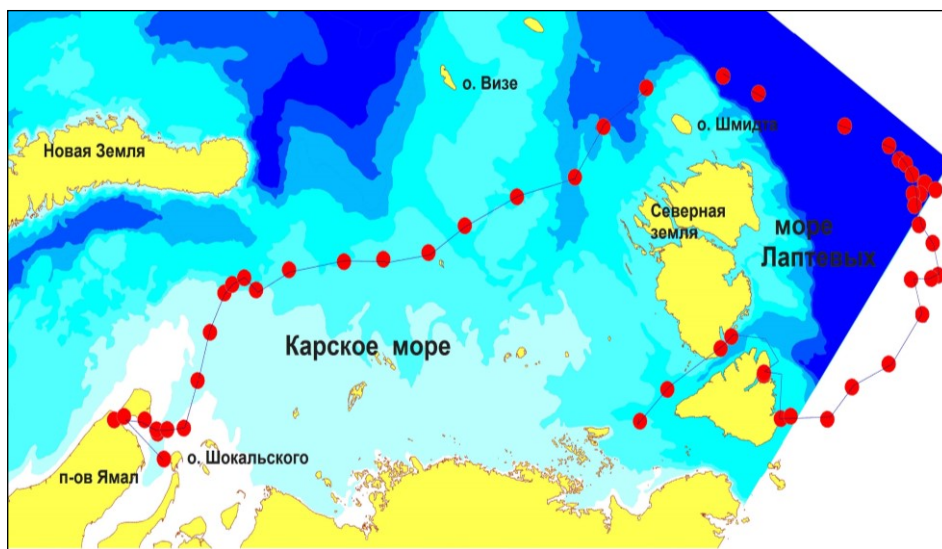


Рис. 10. Перемещения нерпы с меткой № 151209 с августа по сентябрь 2016 г.

Fig. 10. Movements of the seal with the tag № 151209 from August to September

2016

Морской заяц (лахтак) *Erignathus barbatus*. Распределение морского зайца зависит от ледовой обстановки в Белом и Баренцевом морях – в период с осени до весны, особенно важно наличие битого дрейфующего льда в Белом море весной в период деторождения, а в Карском море лед важен для тюленя в течение всего годового цикла.

Морской заяц предпочитает районы с однолетним или дрейфующим льдом, когда лед отсутствует – мелководные участки, песчаные отмели, лахтаки отдыхают рядом с нерпой. Молодые тюлени мигрируют в широких пределах, направление миграции взрослых тюленей определяется кормовой базой. Основные нагульные районы летом и осенью находятся вдоль западного побережья Новой Земли, в Печорском море и в высоких широтах (Бурдин и др., 2009).

Численность морского зайца в Белом море достигает 6000 животных, в Баренцевом море, по экспертным оценкам, 10 тыс. особей (Joint ..., 2016). Численность в Карском море оценивают в 10–15 тыс. животных (Труднодоступная ..., 2005).

Размножение морского зайца в Баренцевом море приурочено к определенным районам, среди которых наиболее важными являются юго-восточная часть (Печорское море), акватория у островов Вайгач и Колгуев. Самка в марте–апреле рождает на дрейфующем льду одного детеныша, уже покрытого постоянным серо-голубым мехом, для морского зайца характерна внутриутробная линька. Щенки крупные, средняя длина колеблется от 1.1 до 1.3 м при средней массе 33 кг. После окончания выкармливания щенки могут достигать 100 кг (Потелов, 1998).

В Белом море морской заяц встречается повсеместно в течение года, зимой предпочитает дрейфующие льды или край припайного льда. В Баренцевом море тюлень предпочитает мелководные прибрежные участки вдоль материка на юге, воды вдоль западного побережья арх. Новая Земля. На севере обитает в мелководных водах у архипелагов Земля Франца-Иосифа и Шпицберген и далее на север вдоль кромки паковых льдов. Неоднократно тюлени отмечались на Северном полюсе, которого они достигали по большим разводьям. В Карском море морской заяц встречается повсеместно круглый год, однако более многочислен на мелководьях и в шельфовой зоне глубиной до 100 м (Труднодоступная ..., 2005). В хорошо исследованной западной части моря наибольшей плотности морской заяц достигает на мелководьях, прилегающих с севера к устьям Оби и Енисея (0.6 экз/км²), а также вблизи западного побережья Ямала.

В 2015 году для изучения миграций морских зайцев были установлены датчики спутниковой телеметрии (Светочев и др., 2018б). Датчики “Пульсар” ЗАО “ЭС-ПАС” отечественного производства, адаптированные для работы в международной системе ARGOS, крепили на тюленя двухкомпонентным клеем (Контакт и Rohipol), которые обладают достаточной прочностью и высокой скоростью застывания. Такая методика используется при мечении гренландского тюленя, нерпы и хохлача и соответствует мировому уровню подобных исследований.

Местом работы была выбрана каменистая отмель в 6 км от мыса Кяндский, на которой наблюдали сезонные залежки морских зайцев, и где научная группа проводила экспериментальные отловы для отработки методики в 2013–2014 гг.

Для установки ДСТ на малой воде (во время отлива, когда отмели открываются) был выполнен отлов четырех морских зайцев разного возраста и пола. У животных были определены возраст и пол, взяты биоматериалы для генетических исследований, определения уровня загрязнения тканей и физиологического состояния. Выпуск в воду проводили сразу после успешной установки датчика на спину тюленя. Были помечены все отловленные звери. С момента активации датчика получение информации о передвижениях и гидрологических данных в местах наблюдений осуществляли через сеть Argos (рис. 11).

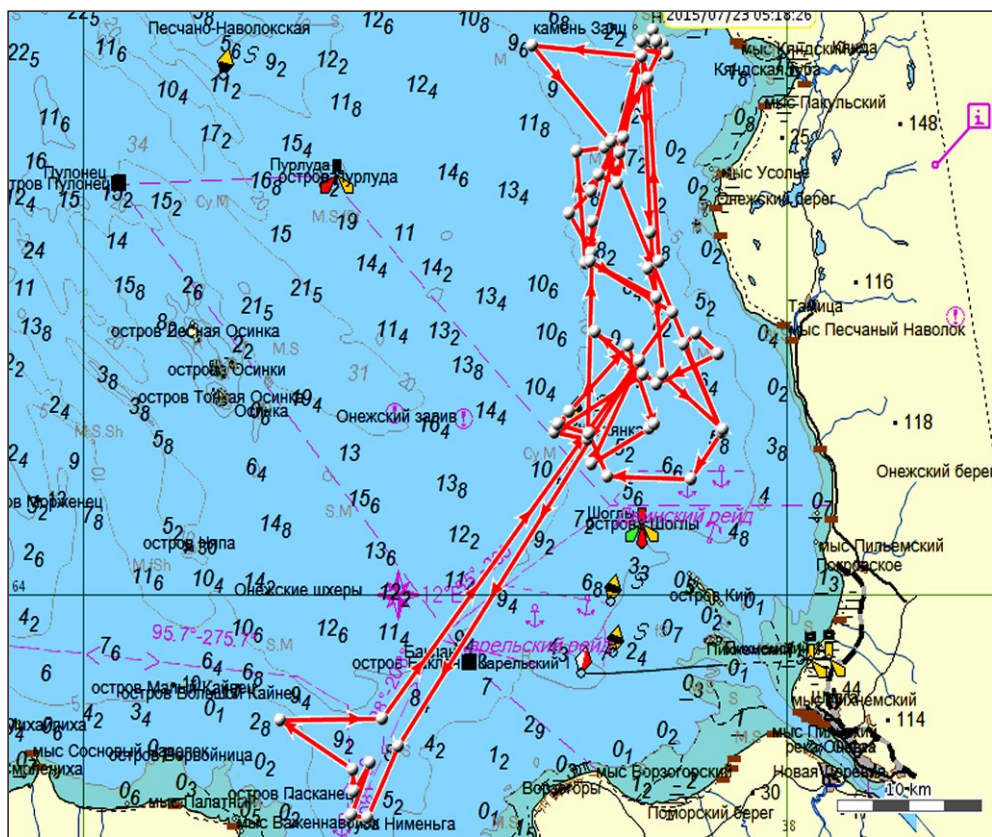


Рис. 11. Перемещения тюленя с меткой № 151206 в Онежском заливе (Белое море) (по: Светочев и др., 2018)

Fig. 11. Movements of the seal with the tag number № 151206. The White Sea, Onega Bay (by: Svetochev et al., 2018)

Выполнены полевые исследования в безледный период, впервые получены данные о суточной активности морского зайца в естественной среде обитания в условиях полярного дня. Данные о суточной активности

и суточном бюджете времени необходимы для оценки энергетических потребностей тюленей. Определена динамика суточных колебаний активности и подходов тюленей на места отдыха (рис. 12). Исследования проводили с использованием фотоловушек (Светочева и др., 2017).

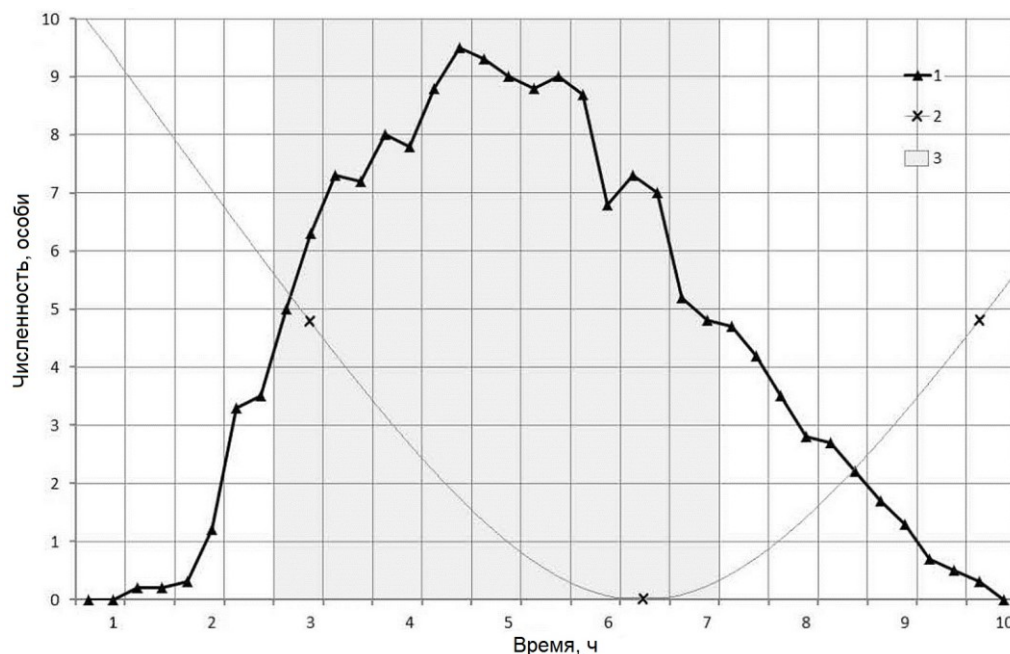


Рис. 12. Динамика суточной активности морского зайца в июне–июле 2015 г. (Белое море): 1 – среднее количество тюленей в сутки, 2 – кривая прилив–отлив (x – точки отлива и полуводы), 3 – период времени, когда на отмели находится больше половины тюленей

Fig. 12. Dynamics of the daily activity of bearded seal, White Sea, June–July 2015: 1 – average number of seals per day, 2 – tide curve (x – tide and half-water), 3 – period of time when more than half of the seals are found on the shallows

Материалы, полученные во время экспедиций, позволили получить новые данные об эколого-физиологических особенностях морских зайцев (Минзюк и др., 2015). Так, впервые определены показатели лейкоцитарной формулы крови и компонента бактерицидной системы в лейкоцитах беломорских морских зайцев разного возраста. У половозрелых особей отмечено явление “физиологического перекреста”, уравнивания количества нейтрофилов и лимфоцитов (рис. 13). Особое внимание уделялось показателям функциональной бактерицидной активности – содержанию в гранулоцитах миелопероксидазы. Этот фермент участвует в противомикробной неспецифической защите организма животных, а также является ферментом антиоксидантной системы и принимает участие в регуляции уровня свободнорадикального окисления, обеспечивая защиту организма от окислительного стресса. Данные цитохимических исследований свидетельствуют о высоком уровне

миелопероксидазной активности в гранулоцитах морских зайцев в различные возрастные периоды жизни (рис. 14).

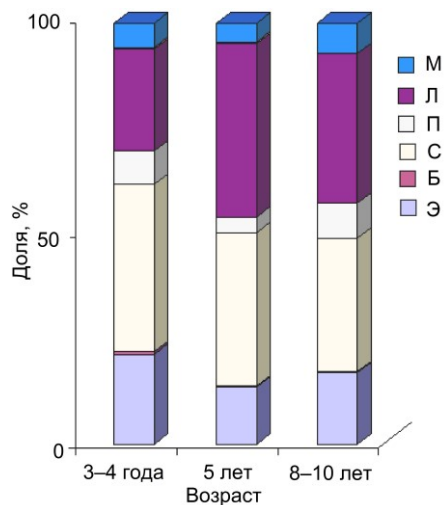


Рис. 13. Лейкоцитарная формула крови морских зайцев: М – моноциты, Л – лимфоциты, П – палочкоядерные нейтрофилы, С – сегментоядерные нейтрофилы, Б – базофилы, Э – эозинофилы

Fig. 13. Leukocyte blood count of bearded seals: М – monocytes, Л – lymphocytes, П – stab neutrophils, С – segmented neutrophils, Б – basophils, Э – eosinophils

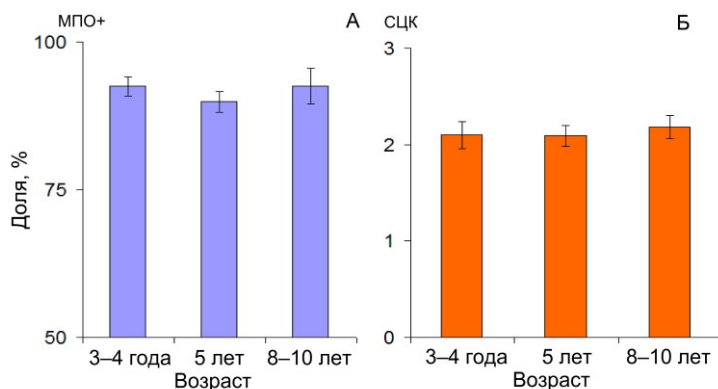


Рис. 14. Содержание миелопероксидазы в гранулоцитах морских зайцев: А – доля клеток с положительной реакцией на миелопероксидазу; Б – средний цитохимический коэффициент

Fig. 14. The content of myeloperoxidase in granulocytes of bearded seals: А – % of cells with a positive reaction to myeloperoxidase, Б – average cytochemical coefficient

Получены новые данные о метаболических характеристиках крови морского зайца как представителя малоизученных видов арктических ластоногих. Установлены возрастные изменения биохимических показателей крови, наиболее выраженные в активности ключевых ферментов обмена веществ и уровне энергетических субстратов (Erokhina, Kavtsevich, 2019).

Для характеристики метаболизма у беломорских морских зайцев в возрасте 3, 5 и 10 лет использовались 27 биохимических показателей плазмы крови: общий белок, альбумин, α -, β -, γ -глобулины, мочевины, креатинин, мочевиная кислота, глюкоза, молочная кислота, общие липиды, триглицериды, холестерин, кальций, фосфор, натрий, калий, магний, железо, медь, хлориды, аспартатаминотрансфераза, аланинаминотрансфераза, γ -глутамилтрансфераза, креатинкиназа, щелочная фосфатаза, лактатдегидрогеназа (рис. 15, 1–27 соответственно).

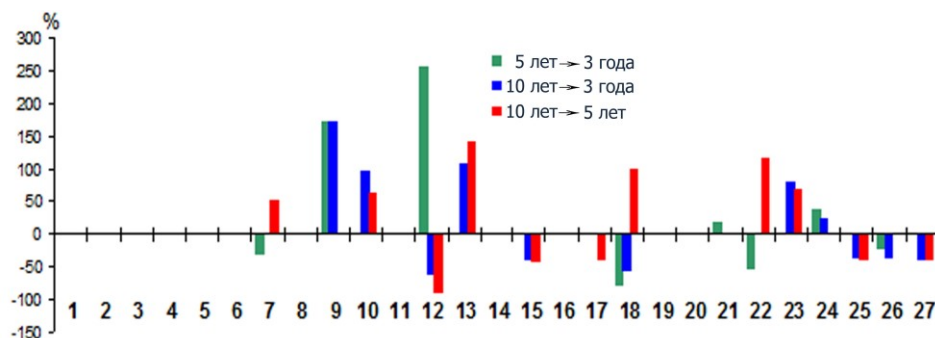


Рис. 15. Изменения показателей обмена веществ в крови морских зайцев различного возраста. Статистически значимые различия выражены в процентах по отношению к показателям группы сравнения, принятым за 100 % (по: Erokhina, Kavtsevich, 2019)

Fig. 15. Changes in metabolic parameters in bearded seals blood of various ages. Statistically significant differences are expressed as a percentage in relation to the indicators of the comparison group, taken as 100% (by: Erokhina, Kavtsevich, 2019)

Значения изученных параметров сходны с опубликованными данными для популяций морских зайцев в других арктических регионах (Comparative ..., 2019), а также с показателями различных видов ластоногих того же возраста (Clinical ..., 2001). Содержание в плазме общего белка, альбумина, α -, β -, γ -глобулинов, мочевины, мочевиной кислоты, общих липидов, кальция, магния, натрия и хлоридов неизменны у животных изученных возрастных групп. Как и у других ластоногих и наземных млекопитающих, возрастные изменения характеристик обмена веществ в исследуемых группах животных наиболее выражены в уровне активности ключевых ферментов метаболизма. К 10-летнему возрасту в крови морских зайцев активность аспартатаминотрансферазы, аланинаминотрансферазы и γ -глутамилтрансферазы увеличивается, активность щелочной фосфатазы, креатинкиназы и лактатдегидрогеназы снижается по сравнению с более молодыми животными. Изменения биохимических показателей крови морских зайцев указывают на катаболическую направленность метаболизма на всех изученных стадиях развития. Полученные физиолого-биохимические параметры могут быть приняты в качестве референтных и в дальнейшем использоваться в системе оценки состояния животных и уровня нагрузки на них различных природных и антропогенных факторов.

Литература

Бурдин А.М., Филатова О.А., Хойт Э. Морские млекопитающие России. Киров: ОАО “Кировская обл. тип.”, 2009. 208 с.

Кавцевич Н.Н., Ерохина И.А., Минзюк Т.В. Фагоцитарная активность и морфофункциональные особенности лейкоцитов гренландских тюленей *Pagophilus groenlandicus* // X Междунар. конф. “Морские млекопитающие Голарктики”: Тез. докл. 2018. С. 52.

Клепиковский Р.Н. Результаты наблюдений морских млекопитающих в северо-восточной части Карского моря в 2009 г. // Морские млекопитающие Голарктики: Сб. научн. тр. по матер. VI междунар. конф. Калининград, 2010. С. 266–268.

Минзюк Т.Н., Кавцевич Н.Н., Светочев В.Н. Новые данные о клеточном составе крови морского зайца // Докл. РАН. 2015. Т. 462, № 6. С. 727–729.

Потелов В.А. Ластоногие. Китообразные // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. 2. Ч. 2. 1998. С. 205–219.

Распоряжение Минприроды России от 22.09.2015 N 25-р “Об утверждении перечня видов флоры и фауны, являющихся индикаторами устойчивого состояния морских экосистем Арктической зоны Российской Федерации”.

Риган В.Д., Сандерс Т.Г., Деникола Д.Б. Атлас ветеринарной гематологии. М.: Аквариум ЛТД, 2000. 135 с.

Светочев В.Н. Биология и экология гренландского тюленя (*Phoca groenlandica* Erxleben, 1777) беломорской популяции на первом году жизни: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск 2013. 24 с.

Светочев В.Н., Светочева О.Н., Кавцевич Н.Н. Экспериментальный отлов нерпы в ледовый сезон в Белом море // Дельты рек России: закономерности формирования, биоресурсный потенциал, рациональное хозяйствование и прогнозы развития. Матер. междунар. молодежной науч. конф. Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2018а. С. 190–194.

Светочев В.Н., Кавцевич Н.Н., Светочева О.Н. Результаты спутникового мечения морского зайца (*Erignathus barbatus*) летом 2015 г. в Онежском заливе Белого моря // Морские млекопитающие Голарктики. Сб. науч. тр. в 2-х т. М., 2018б. Т. 2. С. 143–149.

Светочев В.Н., Светочева О.Н. Гренландский тюлень: биология, экология, промысел. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2018. 174 с.

Светочева О.Н., Светочев В.Н., Кавцевич Н.Н. Суточная активность и бюджет энергии морского зайца (*Erignathus barbatus*) в Белом море // Евразийское научное объединение. 2017. Т. 1, № 3(25). С. 53–56.

Труднодоступная Арктика. 10 лет биоокеанологических исследований на атомных ледоколах / Г.Г. Матишов, П.Р. Макаревич, Ю.И. Горяев и др. Мурманск: ООО “Мурм. печат. двор”, 2005. 148 с.

Чапский К.К. Исследование беломорского стада гренландского тюленя в 1937 году // Проблемы Арктики. 1937. № 2. С. 36–42.

Clinical pathology / G.D. Bossart, T.H. Reidarson, L.A. Dierauf et al. // CRC Handbook of marine mammal medicine (2nd edn). Boca Ration: CRC Press, 2001. P. 383–436.

Comparative health assessments of Alaskan ice seals / C.E.C. Goertz, C. Reichmuth, N.M. Thometz et al. // Frontiers in Veterinary Science. 2019. Vol. 6. Article 4. <https://doi.org/10.3389/fvets.2019.00004>

Erokhina I.A., Kavtsevich N.N. Blood plasma chemistry in White Sea bearded seals across different age groups // Arctic Environmental Research. 2019. Vol. 19, № 4. P. 159–165.

Joint Norwegian-Russian environmental status 2013. Report on the Barents Sea ecosystem / A. Aanes, J. Aars, G. Alekseev et al. Bergen: IMR, 2016. Part II: Complete report. 359 p.

Svetochev V.N., Kavtsevich N.N., Svetocheva O.N. Satellite tagging and seasonal distribution of harp seal (juveniles) of the White Sea-Barents Sea stock // Czech Polar Reports. 2016. Vol. 6. № 1. P. 31–42.

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4.010
УДК 57.045

А.А. Зайцев, А.П. Яковлев, М.В. Пахомов

Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫХ ПОЛЕЙ И ОПТИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК СРЕДЫ НА ПОВЕДЕНИЕ НАСТОЯЩИХ ТЮЛЕНЕЙ

Аннотация

Представлены обобщенные результаты экспериментальных исследований по изучению влияния электромагнитных полей и оптических характеристик среды на поведение настоящих тюленей, проводимых лабораторией биотехнических систем ММБИ РАН.

Ключевые слова: настоящие тюлени, электромагнитное поле, поведение, воздействие, оптические характеристики среды, цветовосприятие.

A.A. Zaitsev, A.P. Yakovlev, M.V. Pakhomov

Murmansk Marine Biological Institute RAS, Murmansk, Russia

RESEARCH OF THE INFLUENCE OF ELECTROMAGNETIC FIELDS AND OPTICAL CHARACTERISTICS OF THE ENVIRONMENT ON THE BEHAVIOR OF THESE SEALS

Abstract

This paper presents the generalized results of experimental studies on the influence of electromagnetic fields and optical characteristics of the medium on the behavior of real seals conducted by the biotechnological systems laboratory of the MMBI RAS as part of the state task.

Keywords: real seals, electromagnetic field, behavior, impact, optical characteristics of the environment, color perception.

Введение. Одним из интереснейших аспектов жизнедеятельности морских млекопитающих, является их ориентация в пространстве. Ластоногие, и в частности настоящие тюлени – это вторичноводные млекопитающие, приспособившиеся к жизни в воде и сохранившие тесную связь с сушей. Исследования, посвященные сенсорным системам ластоногих, позволяют раскрыть их возможности при миграциях на длительные расстояния и ориентации под водой.

Электромагнитные поля (ЭМП) естественного фона чрезвычайно малы по сравнению с полями техногенного происхождения. Этот факт дает основание предположить, что их силы может быть недостаточно для воздействия на биохимические процессы в живых системах. Тем не менее, проблема возможного действия слабого магнитного поля достаточно актуальна (Бреус и др., 2016). Электромагнитные поля, находящиеся в интервале 0.01–60 Гц, совпадают с ритмами функционирования различных систем организма, что свидетельствует об их эффективности как источников воздействия (Хабаров, 2002). В настоящее время не вызывает сомнений тот факт, что геомагнитное поле как фактор окружающей среды влияет на различные таксономические группы (Биогенный ..., 1989). Установлено, что ориентация многих видов животных во время сезонных миграций обусловлена воздействием геомагнитного поля на магнитосомы (Walker et al., 2002). Наиболее вероятным из внешних источников синхронизации со средой обитания для гидробионтов является электромагнитное поле резонатора Земля–ионосфера, преимущественно в области частот 6–8 Гц (Сопоставление ..., 1998). Стоит отметить, что в открытых источниках практически не встречаются сведения, посвященные магниторецепции у морских млекопитающих. Вопрос о способе ориентации этих животных во время сезонных миграциях остается открытым. Логично предположить, что тюлени, совершая миграции на большие расстояния в открытом море, при отсутствии визуальных ориентиров могут получать информацию о пространственном позиционировании из направления векторов геомагнитного поля; такой феномен называется чувством магнитной карты. Однако труднодоступность их мест обитания и образ жизни не позволяют проводить исследования в естественной среде. Для исследований сотрудниками ММБИ РАН совместно со специалистами Полярного геофизического института (г. Мурманск) был создан экспериментальный стенд изучения влияния низкочастотных электромагнитных полей (нчЭМП) на поведение настоящих тюленей.

Установлено, что ахроматическая чувствительность некоторых представителей ластоногих велика и в целом идентична сумеречному зрению человека (Levenson et al., 2006). Использование психофизических методов позволило выявить способность к распознаванию цветов у различных видов ластоногих (Wartzok, McCormisk, 1978; Scholtyssek, Dehnhardt, 2013). Некоторые ученые считают, что у тюленей возможен

мезопийный тип цветового зрения, когда в процессе идентификации цвета воспринимаемого объекта одновременно задействованы как колбочки, так и палочки, которые берут на себя функции коротковолнового (“синечувствительного”) фотопигмента (Reichl et al., 2001).

В условиях аквакомплекса ММБИ проводились работы по изучению способности настоящих тюленей распознавать цвет объектов. Была продемонстрирована возможность выработки у данных животных двигательного дифференцировочного условного рефлекса на определенный хроматический цвет, а также дифференцировать его от других хроматических цветов и аналогичным им по светлоте ахроматических цветов. Экспериментальные работы с тюленями проводились на суше при высокой естественной освещенности (свыше 900 лк), поэтому результаты работ не могли продемонстрировать влияние изменений оптических характеристик среды и источников освещения на способность этих животных дифференцировать цвет объекта. Наиболее современная трактовка цветового зрения постулирует, что цветовосприятие – это способность фотоактивного излучения с определенным набором длин волн вызывать схожие реакции фотофиксирующих устройств, для биологических объектов с развитой нервной системой – ощущений (Исаев, Теплых, 2011). Это означает, что если цвет объекта является для тюленя детектируемым стимулом, то тюлень будет способен запомнить данный стимул, дифференцировать его от другого одноmodalного стимула и ассоциировать со стимулом другой модальности, например, со звуком.

Материал и методы. Экспериментальные исследования влияния ЭМП на настоящих тюленей проводились с 2015 по 2016 гг. на биофизическом исследовательском комплексе ММБИ–ПГИ. Используемое в данном эксперименте оборудование (Устройство ..., 2016) позволяло генерировать искусственное электромагнитное поле синусоидальной формы напряженностью 45–50 А/м, что превышало напряженность геомагнитного поля земли (30–35 А/м). Объектами изучения выступали две половозрелые самки серого тюленя *Halichoerus grypus* Fabricius, 1791. Животные с 2005 г. содержались в условиях открытого вольерного аквакомплекса ММБИ в Кольском заливе.

В качестве регистрируемых параметров ответной реакции тюленя на изменение ЭМП было решено использовать количественные показатели поведения. Поскольку в данных условиях наиболее целесообразным и простым в использовании неинвазивным методом изучения реакции организма животного в ответ на изменения условий среды является метод наблюдения. Основным критерием оценки изменения поведения животного был выбран показатель частоты всплытий в минуту, отражающий активность животного в данный промежуток времени как наиболее стабильный и легко регистрируемый поведенческий акт. Всплытие–погружение физиологически закреплено в общей картине поведения ластоногих, поскольку продиктовано необходимостью дыхания животных.

Работы по изучению влияния физических параметров источника освещения и оптических факторов среды на способность серых тюленей дифференцировать объекты по признаку цветности, проводились в условиях совместного биофизического комплекса ММБИ–ПГИ в помещении Полярного геофизического института и на аквакомплексе ММБИ в г. Полярный. Подопытными животными в разное время являлись серые тюлени *Halichoerus grypus* Fabricius, 1791, гренландские тюлени *Pagophilus groenlandicus* Erxleben, 1777 и кольчатые нерпы *Pusa hispida* Schreber, 1775.

В исследованиях по оценке влияния физических параметров источника освещения на способность серых тюленей дифференцировать объекты по признаку цветности, участвовали 4 половозрелые самки серого тюленя, разделенные на две группы: экспериментальная (особи 1 и 2) – обучение дифференцировке при искусственном освещении, контрольная (особи 3 и 4) – при естественном освещении. Тюленей учили выбирать и отмечать касанием табличку черного цвета при демонстрации ее в паре с табличками красного и синего цвета. При этом использовали метод инструментального обучения с фиксированным положительным пищевым подкреплением. В помещении биофизического комплекса освещение обеспечивалось потолочными светильниками с люминесцентными лампами ЛД 80 при общей освещенности 168 лк. В условиях аквакомплекса экспериментальные исследования проводились при естественном освещении в период начала сумерек, при этом уровень общей освещенности соответствовал 150–200 лк.

Для изучения влияния оптических факторов среды на способность тюленей дифференцировать объекты по признаку цветности была изготовлена экспериментальная установка, представляющая из себя штатив с закрепленными на нем табличками двух цветов (синего и красного). Расположение табличек меняли в псевдослучайном порядке, используя правило не более двух повторений одинаковой позиции подряд. Концепция эксперимента заключалась в обучении тюленей выбору и отметке касанием таблички синего цвета при одновременной демонстрации ее в паре с табличкой красного цвета. С тюленями проводили серию опытов, размещая таблички на глубине 2 м под водой при разных показателях освещенности, прозрачности и цветности воды, по 20 предъявлений в каждом опыте.

Эксперимент по изучению способности тюленей дифференцировать и обобщать объекты по признаку цветности, ассоциируя цвет со звуковым стимулом, проводился на аквакомплексе ММБИ. Были использованы цветные таблички и группы демонстрационных объектов с простой (кегля, цилиндр, куб, параллелепипед, шар) и сложной геометрией (макеты утюга и утенка). В качестве звуковых стимулов применяли голосовые команды “рэд” – для красного цвета, “грин” – для зеленого цвета и “блю” – для синего цвета. Работы проводили в светлое время суток при естественной дневной освещенности.

Результаты и обсуждение. Результаты экспериментальных исследований влияния ЭМП на настоящих тюленей. Данные, отражающие усредненное количество всплытий в минуту за каждый из трех временных отрезков, представлены на рис. 1.

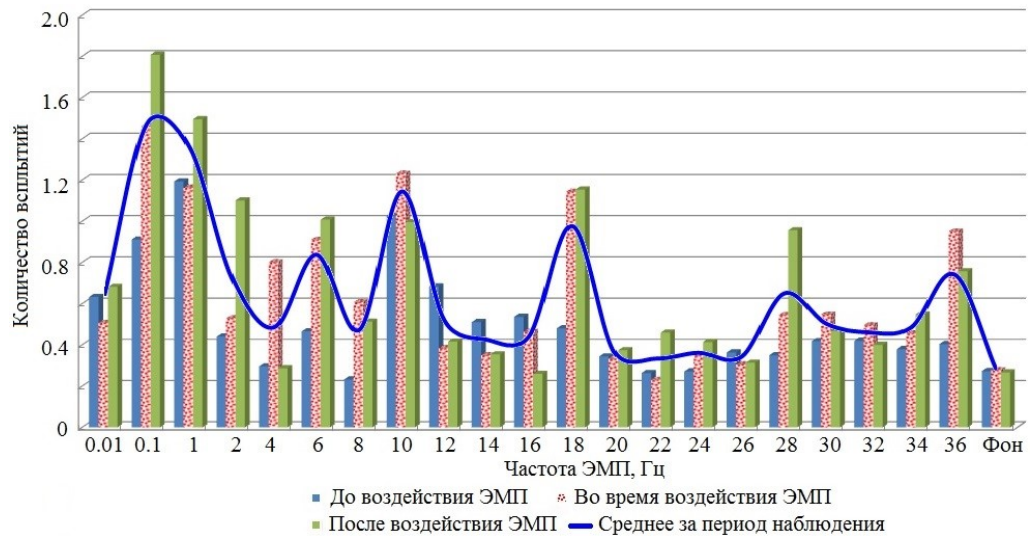


Рис. 1. Усредненные значения всплытий, совершаемых тюленем за 1 мин
Fig. 1. The average number of seal's ascents per minute

До воздействия ЭМП параметр частоты всплытий тюленя в 1 мин варьировал от 1.19 до 0.26 актов. Во время воздействия низкочастотного ЭМП количество всплытий также значительно колебалось от эксперимента к эксперименту (рис. 1). Максимальные значения наблюдались при частотах 0.1, 10 и 18 Гц (1.46, 1.23 и 1.14 акта/мин соответственно). Минимальное количество всплытий было зафиксировано при генерации частот ЭМП в 22–26 Гц (0.23–0.35 акта/мин), а также при фоновых наблюдениях (0.28 акта/мин). Период наблюдений после воздействия характеризовался различными изменениями в поведении тюленя. Количество актов всплытий за 1 мин возрастало до уровня как и при воздействии низкочастотных ЭМП. Частота всплытий увеличивалась в 1.5–2.5 раза по сравнению с таковым при воздействии 0.01–2, 18, 28 Гц и снижалось в 0.5–1.5 раза по сравнению с периодом при воздействии ЭМП 4, 8, 16, 36 Гц. Во время фоновых наблюдений данный показатель находился практически на одном уровне до, во время и после воздействия ЭМП.

Важно отметить, что именно в течение периода воздействия на подопытное животное электромагнитных полей с частотами 4–12, 16–18 и 32–36 Гц отмечались нехарактерные поведенческие акты, а именно: тюлень, опираясь на хвост, вытягивал голову над водой; животное топорщило вибрисы и совершало движения челюстями, напоминающими укус. При отсутствии генерации искусственного ЭМП подобных

поведенческих актов не зарегистрировано. Наблюдение неспецифического поведения и данные о количестве актов всплываний за 1 мин позволили выделить ряд частот (2–8, 16–20, 34–36 Гц), при воздействии которых наблюдались значительные отклонения рассчитанных показателей от их фоновых значений.

Воздействие на серого тюленя магнитного поля частотой 2 Гц в течение 1–4 ч вызывало рост двигательной активности, до и после воздействия ЭМП количество актов всплываний значительно снижалось. При повышении частоты до 18 Гц эффект зависел от длительности его воздействия на тюленя: экспозиция в течение 1–2 ч вызывала рост двигательной активности во время воздействия и при его прекращении; при более длительной экспозиции (3–4 ч) наблюдались снижение двигательной активности в период воздействия ЭМП и резкое увеличение количества актов всплываний после прекращения генерации ЭМП. Повышение частоты до 36 Гц выявило зависимость от сроков экспозиции: экспозиция в течение 1 ч вызывала снижение двигательной активности во время и после воздействия ЭМП; при более длительной экспозиции (2–4 ч) наблюдался рост количества актов всплываний как во время генерации ЭМП, так и после прекращения его воздействия (рис. 2).

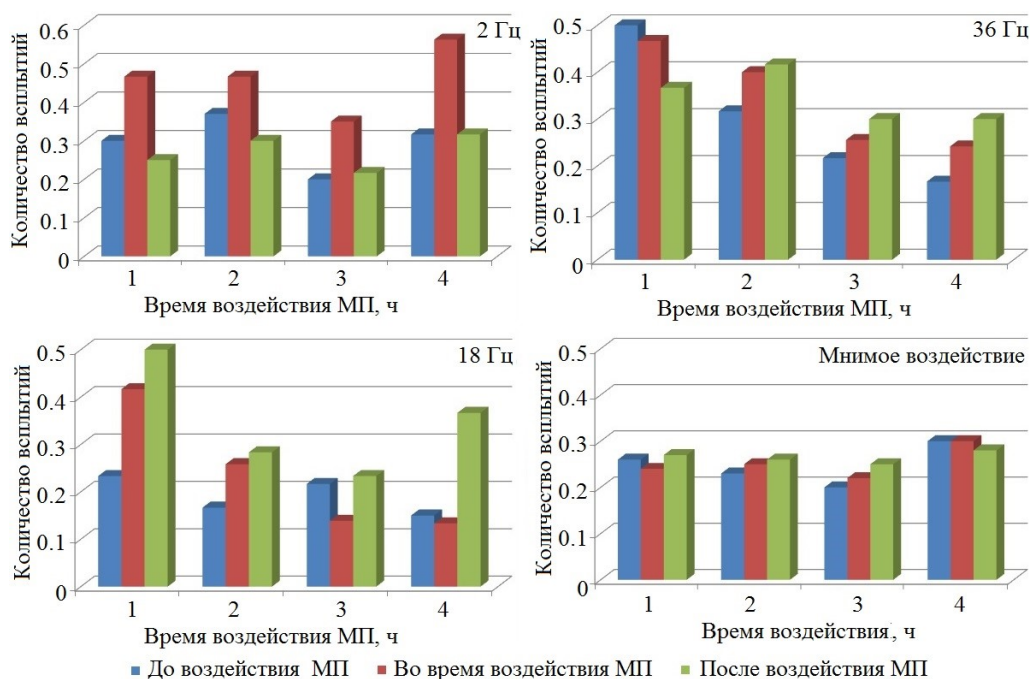


Рис. 2. Усредненное количество всплываний за 1 мин в экспериментах с генерируемым ЭМП частотой 2, 18, 36 Гц и “мнимым воздействием”

Fig. 2. The average number of ascents per minute in experiments with an EMF generated by a frequency of 2, 18, 36 Hz, as well as in experiments with “sham exposure”

Для следующего этапа экспериментов в качестве количественной оценки двигательной активности животного использовался “индекс активности”, а также количественные показатели – среднее число кругов под водой и среднее время, затраченное тюленем на совершение 1 круга.

Проведена серия из 5 экспериментов по воздействию ЭМП с частотой 8 Гц на серого тюленя продолжительностью 7 ч каждый. Фоновые наблюдения и эксперимент с мнимым воздействием продолжались по 4 ч в трехкратной повторности. Для количественной оценки двигательной активности тюленя проводились наблюдения непосредственно до воздействия ЭМП и сразу же после воздействия.

Была определена доля времени, проведенного тюленем под водой, на поверхности и на помосте в общем бюджете времени наблюдений для каждой серии экспериментов. Оказалось, что при фоновых наблюдениях и в экспериментах с “мнимым воздействием”, тюлень довольно часто выходит на помост, при этом время, проведенное им на помосте, составляет 2.12 % от общего времени наблюдения в эксперименте с “мнимым воздействием” и 2.34 % при фоновых наблюдениях. Напротив, при экспозиции животного в ЭМП с частотой 8 Гц общее время, проведенное им на помосте, составило 0.17 % от общего времени наблюдений.

Для более полного представления о количественных характеристиках уровня двигательной активности тюленей было использовано понятие “индекс активности” – отношение проявления активности к ее отсутствию. Для количественной оценки двигательной активности был проведен учет частоты выполнения определенных движений за фиксированный промежуток времени (движение по круговым траекториям) и времени зависания на поверхности и в толще воды.

В экспериментах с воздействием на тюленя электромагнитного поля с частотой 8 Гц были проведены наблюдения непосредственно перед экспозицией, во время и после нее, что позволило проследить динамику изменения индекса активности и количественных параметров двигательной активности, а также сравнить полученные результаты с данными фоновых наблюдений и экспериментов с плацебо-контролем. До воздействия электромагнитного поля индекс активности и среднее число кругов, совершаемых тюленем за 1 мин, имели достаточно низкие значения. Во время экспозиции тюленя в электромагнитном поле с частотой 8 Гц индекс активности вырос более чем в 3 раза, среднее число кругов за 1 мин возросло практически в 2 раза. Рост индекса активности и увеличение числа кругов при сокращении времени на их совершение свидетельствует о резком повышении двигательной активности, что, по-видимому, можно связать с возникшим на фоне воздействия электромагнитного поля беспокойством.

В период после воздействия электромагнитного поля наблюдалось резкое снижение индекса активности практически до первоначального уровня, также уменьшилось среднее количество кругов, совершаемых

тюленем за 1 мин, и увеличилось время, затрачиваемое на их выполнение. Такая динамика индекса активности и количественных параметров двигательной активности свидетельствует о достаточно интенсивном характере влияния экспозиции в электромагнитном поле с частотой 8 Гц на серого тюленя. При этом изменения в поведении наблюдаются именно во время экспозиции, резко угасая после прекращения воздействия электромагнитного поля.

В экспериментах с плацебо-контролем и при фоновых наблюдениях индекс активности находился на низком уровне и составил 1.6 и 1.2 соответственно, что сопоставимо с индексом активности животного во время наблюдений в период до воздействия электромагнитного поля. Среднее число кругов за 1 мин и время, затрачиваемое на их совершение, также находятся в сопоставимых диапазонах, исключая период воздействия электромагнитного поля и период после воздействия.

Результаты экспериментальных исследований влияния оптических характеристик среды на поведение настоящих тюленей.

В эксперименте по оценке влияния физических параметров источника освещения на способность серых тюленей дифференцировать объекты по признаку цветности были получены следующие данные. Тюлени контрольной группы отличали табличку черного цвета от красной в 94.5 ± 0.5 % испытаний и в 98.0 ± 1.0 % – от синей, животные экспериментальной группы, соответственно, в 79.5 ± 2.5 % и 84.0 ± 3.0 %. Когда тюлени экспериментальной группы были помещены в условия естественного освещения доля верных ответов возросла и стала сопоставима с результатами контрольной группы: 95.0 ± 0.5 % для пары табличек черная–красная и 97.5 ± 0.5 % для пары табличек черная–синяя. Динамика обучения и результаты контрольных испытаний при естественном освещении фактически аналогичны предыдущим исследованиям, в которых участвовали те же тюлени. Результаты экспериментальной группы при естественном освещении также схожи с ранее полученными (Ишкулов и др., 2013). В ходе эксперимента было показано, что при дифференцировке объектов по признаку цветности для серых тюленей важную роль играет источник освещения и в первую очередь его спектральный состав.

В исследованиях влияния оптических факторов среды на способность тюленей дифференцировать объекты по признаку цветности минимальная освещенность, при которой доля верных ответов у подопытных тюленей соответствовала средним показателям (при дневном освещении), составила 50 лк. При снижении освещенности снижалась и доля верных ответов. Освещенность, при которой тюлени переставали выделять таблички, составила для серых тюленей – 15 лк, для кольчатых нерп – 25 лк, для гренландских тюленей – 20 лк.

При освещенности в диапазоне 40–50 лк доля ошибок в сравнении с контрольными испытаниями незначительно возрастала только при

значениях прозрачности менее 10 см (очень мутная). Цветность воды в диапазоне 12–73 град. достоверного влияния на долю верных ответов не оказывала.

Результаты экспериментальных работ показали, что под водой на цветовосприятие ластоногих в первую очередь влияет уровень освещенности, в то время как такие показатели как прозрачность и цветность воды непосредственно на зрение тюленей влияют незначительно. На основе полученных данных выдвинуто предположение о том, что при распознавании цвета как в воздушной, так и в водной среде тюлени используют единый механизм цветового зрения, степень работы которого зависит от уровня освещенности.

Эксперимент по изучению способности тюленей дифференцировать и обобщать объекты по признаку цветности и ассоциировать цвет со звуковым стимулом показал, что гренландские тюлени могут распознавать только красный цвет: доля верных ответов при предъявлении демонстрационного объекта и голосовой команды составила в среднем $83.5 \pm 1.75\%$, только демонстрационного объекта – $84.75 \pm 2.25\%$, голосовой команды – $85 \pm 5.5\%$. При этом ошибки распознавания разделились относительно равномерно между синим и зеленым цветом (45 и 55 % соответственно). При демонстрации синего и зеленого цвета доля верных ответов во всех сериях не превышала 49.25 % – для зеленого цвета и 47 % – для синего. В 94 % неверных ответов гренландские тюлени путали синий и зеленый цвета между собой и только в 4 % случаев – с красным (рис. 3).

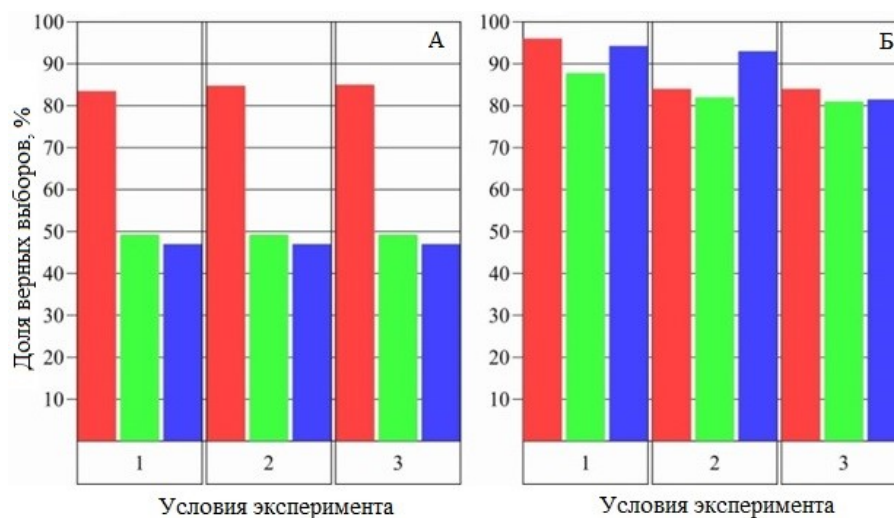


Рис. 3. Результаты экспериментальных работ с гренландскими (А) и серыми (Б) тюленями при предъявлении и демонстрации им объекта и голосовой команды (1), только объекта (2) и лишь голосовой команды (3)

Fig. 4. The results of experimental work harp seals (А) and gray seals (Б) a demonstration object and voice command were presented (1); only a demonstration object was presented (2); only a voice command was presented (3)

Серые тюлени в первой серии тестовых тренировок, когда предъявлялись демонстрационный объект и голосовая команда, верно распознали красный цвет в 96 ± 1 % испытаний, зеленый – в 87.75 ± 0.75 % и синий – в 94.25 ± 0.75 %. Во второй серии тренировок, при демонстрации тюленю только объекта, доля верных ответов снизилась: красный – 84 ± 0.5 %, зеленый – 82 ± 0.5 %, синий – 93 ± 1.5 %. В третьей серии тюленю подавалась только голосовая команда, при этом доля верных ответов относительно первой серии изменилась незначительно: красный – 84 ± 1 %, зеленый – 81 ± 0.5 %, синий – 81.5 ± 1 %. Ошибки распознавания распределились равномерно между всеми цветами.

Рядом исследований показано отсутствие у ластиногих синечувствительных пигментов (Peichl et al., 2001) и неспособность некоторых представителей дифференцировать цвет несмотря на наличие колбочек в сетчатке (Scholtyssek et al., 2015), что согласуется с результатами работ по гренландским тюленям, которых традиционно относят к монохроматам (Peichl et al., 2001; Scholtyssek et al., 2015). Способность подопытных особей серого тюленя дифференцировать объекты разных цветов и ассоциировать несколько цветов со звуковыми стимулами показывает наличие у этих животных развитого аппарата цветового зрения. Таким образом, по результатам исследований было установлено, что при распознавании объектов по признаку цветности для тюленей значимыми факторами являются общий уровень освещенности и тип источника освещения, в первую очередь – его спектральные характеристики. Под водой на цветовосприятие ластиногих влияет уровень освещенности, в то время такие показатели как прозрачность и цветность воды непосредственно на цветовое зрение тюленей влияют мало. Для серых тюленей цвет объекта является полноценным ощущением, так как они способны сравнивать цвет разных объектов и ассоциировать цвет со стимулом иной модальности – звуком.

Заключение. Изучено влияния низкочастотных электромагнитных полей на поведение и двигательную активность серых тюленей. Определены частотные характеристики ЭМП, при воздействии которых изменения в поведении животных наиболее отклоняются от фоновых показателей. Установлено, что в зависимости от частоты генерируемого магнитного поля и длительности экспозиции в нем животного, двигательная активность может как угнетаться, так и значительно возрастать. Выявлены биологические магнитные эффекты, возникающие в ответ на экспозицию серого тюленя в искусственном электромагнитном поле с частотой 8 Гц – рост двигательной активности животного и избегание выходов на сушу.

В ходе экспериментальных исследований было показано, что при дифференцировке объектов по признаку цветности для серых тюленей важную роль играет тип источника освещения и его спектральный состав.

Определен фактор, лимитирующий возможность цветовосприятия у настоящих тюленей как в воздушной, так и водной среде – это освещенность. Предел освещенности, при котором тюлени способны дифференцировать цвета, имеет видоспецифический характер.

Показана способность серых и гренландских тюленей при естественной освещенности, характерной для мест обитания исследуемых видов, дифференцировать объекты разной геометрической формы по признаку цветности и ассоциировать определенный цвет со звуком.

Полученные данные о влиянии искусственных электромагнитных полей и оптических характеристик среды на изменения в структуре поведения арктических тюленей, позволят оптимизировать существующие и разработать новые методики подготовки тюленей для биотехнических систем двойного назначения, предназначенных для решения широкого круга задач, в том числе направленных на добычу полезных ископаемых и поддержание обороноспособности страны в условиях Арктики.

Литература

Биогенный магнетит и магниторецепция. Новое о биомagnetизме / Под ред. Дж. Киршвинка, Д. Джонса, Б. Мак-Фаддена: В 2-х т. Пер. с англ. под ред. В.А. Троицкой, Ю.А. Холодова. М.: Мир, 1989. Т. 1. 353 с.; Т. 2. 525 с.

Бреус Т.К., Бинги В.Н., Петрукович А.А. Магнитный фактор солнечно-земных связей и его влияние на человека: физические проблемы и перспективы // Успехи физических наук. 2016. Т. 186, № 5. С. 568–576.

Ишкуллов Д.Г., Михайлюк А.Л., Пахомов М.В. Особенности цветовосприятия у серых тюленей // Вестн. Кольского науч. центра РАН. 2013. № 4. С. 88–94.

Исаев А.А., Теплых Д.А. Философия Цвета. Феномен цвета в мышлении и творчестве. 2-е изд. М.: Флинта, 2011. 180 с.

Устройство для исследования влияния искусственного электромагнитного поля на водные биологические объекты: Патент на полезную модель № 166414 Российская Федерация, МПК51 G 01 R 1/00 (2006/01) / Е.Д. Терещенко, В.Ф. Григорьев – № 2016125093; заявл. 22.06.2016; опубл. 27.11.2016, Бюл. № 33.

Хабарова О.В. Биоэффективные частоты и их связь с собственными частотами живых организмов // Биомедицинские технологии и радиоэлектроника. 2002. № 5. С. 56–66.

Сопоставление магнитных вариаций в экваториальной зоне и полярной шапке для магнитной бури 13 марта 1989 г / Ю.П. Цветков, А.Н. Зайцев, В.И. Одинцов, Ч.К. Хао, Н.Т.К. Тхоа // Геомагнетизм и аэрономия. 1998. Т. 38, № 2. С. 74–84.

Levenson D.H., Ponganis P.J., Crognale M.A. Visual pigments of marine carnivores: pinnipeds, polar bear, and sea otter // J. Comparative Physiology. 2006. Vol. 192, № 8. Part A. P. 833–843.

Reichl L., Behrmann G., Kroger R.H.H. For whales and seals the ocean is not blue: a visual pigment loss in marine mammals // European J. Neuroscience. 2001. Vol. 13. P. 1520–1528.

Scholtyssek C., Dehnhardt G. Brightness discrimination in a South African fur seal (*Arctocephallus pusillus*) // *Vision Res.* 2013. Vol. 84. P. 26–32.

Scholtyssek C., Kelber A., Dehnhardt G. Why do seals have cones? Behavioural evidence for colourblindness in harbour seals // *Animal cognition.* 2015. Vol. 18, iss. 2. P. 551–560.

Walker M.M., Dennis T.E., Kirschvink J.L. The magnetic sense and its use in long-distance navigation by animals // *Current Opinion in Neurobiology.* 2002. № 12. P. 735–744.

Wartzok D., McCormick M.G. Color discrimination by a Bering Sea spotted seal, *Phoca largha* // *Vision Res.* 1978. Vol. 18. P. 781–784.

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4.011

УДК 598.2 (268.45)

Ю.В. Краснов, А.В. Ежов

Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, Россия

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ МОРСКИХ ПТИЦ И ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ИХ РАЗВИТИЕ В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

Аннотация

В 2013–2019 годах осуществлены наблюдения на арктических архипелагах Новая Земля и Земля Франца-Иосифа. Продолжена серия многолетних наблюдений за состоянием колоний морских птиц на побережье Мурмана. Установлено, что крупномасштабные негативные явления в популяциях морских птиц происходят в зоне действия атлантических водных масс в юго-западной части Баренцева моря. На побережье и островах Мурмана отмечены масштабные колебания численности моевок и кайр на общем фоне сокращения птиц в колониях. В зоне действия арктических водных масс на Новой Земле и Земле Франца-Иосифа состояние колоний морских птиц вполне благополучное. Применение логгеров позволило установить районы зимовки и предгнездовых концентраций моевок и кайр в Баренцевом море. Деграция колоний птиц вызвана изменением океанографических условий в южной части Баренцева моря и воздействием на их популяции комплекса факторов, включающих наличие и доступность запасов мойвы и температурный режим водных масс, определяющий характер ее распределения в прибрежных водах.

Ключевые слова: моевка, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра, численность, мойва, Баренцево море, побережье Мурмана, Новая Земля, Земля Франца-Иосифа.

Yu.V. Krasnov, A.V. Ezhov

Murmansk Marine Biological Institute RAS, Murmansk, Russia

THE STATUS OF SEA BIRD POPULATIONS AND FACTORS DETERMINING THEIR DEVELOPMENT IN THE BARENTS SEA

Abstract

In 2013–2019, observations on Arctic archipelagoes Novaya Zemlya and Franz-Josef Land were made. A series of multiannual monitoring of seabird colonies on the Murman coast (Kola Peninsula) were continued. The results show that large-scale negative effects on seabird populations mostly occur in areas of Atlantic water masses in the southwestern Barents Sea. On the coasts and islands of Murman, considerable fluctuations of the number of kittiwakes and guillemots imposed on the general decreasing trend were noted. Within the Arctic water masses at Franz-Josef Land and Novaya Zemlya, the conditions of the colonies were more favorable. Geolocation data loggers helped to establish wintering and pre-breeding areas of kittiwakes and guillemots in the Barents Sea. Degradation of the seabird colonies is explained by oceanographic changes in the southern Barents Sea, along with the influence of integrative drivers such as food stock, i. e., presence and availability of capelin, and thermal conditions of the water masses determining its distribution in coastal waters.

Keyword: kittiwake, guillemots, number, capelin, Barents Sea, Murman coast, Novaya Zemlya, Franz-Josef Land.

Морские птицы – прекрасные индикаторы естественных и антропогенных изменений в экосистемах морей (Furness, Camphuysen, 1997). Наличие и доступность ключевых кормовых объектов определяет численность размножающихся птиц в колониях и их пространственное размещение в пред- и постгнездовой периоды на акваториях морей (Морские ..., 1995; Краснов, Черноок, 1996; Multicolony ..., 2012).

Крупные гнездовые поселения морских птиц в Баренцевом море тесно связаны с атлантическими и арктическими водными массами. Птичьи базары у побережий Мурмана и Финнмарка, в зоне действия атлантических водных масс, относятся к бореально-атлантическому типу (Успенский, 1959). Их важной составляющей является наличие гнездовых группировок тонкоклювых *Uria aalge* и толстоклювых *U. lomvia* кайр, с подавляющим преимуществом первого вида. На Новой Земле и Земле Франца-Иосифа колонии морских птиц относятся к арктическому типу и характеризуются доминированием толстоклювых кайр. Моевка *Rissa tridactyla* является важным элементом орнитофауны Баренцева моря и размножается в значительных количествах на птичьих базарах как бореально-атлантического, так и арктического типов.

В атлантических водах как кормовые объекты особое значение для морских птиц имеют мойва *Mallotus villosus* (в позднелетний и весенний периоды), сельдь *Clupea harengus* и песчанка *Ammodytes tobianus*

(в летний период) (Белопольский, 1971; Морские ..., 1995), в смешанных и арктических водах – массовые формы зоопланктона и сайка *Boreogadus saida* (Белопольский, 1971; Морские ..., 1995; Краснов, 1995).

Многолетние наблюдения на побережьях Мурмана и Финнмарка ранее продемонстрировали, что запасы массовых видов пелагических рыб в немалой степени влияют на развитие популяций колониальных птиц в юго-западной части Баренцева моря (Krasnov, Barrett, 1995). В последние десятилетия здесь наблюдаются регулярные положительные аномалии водных масс (Жичкин, 2011; Гидробиологические ..., 2011), способные значительно изменить условия существования морских птиц. В силу этого контроль состояния крупных колоний морских птиц Мурмана не только не теряет своей актуальности, но и становится еще более насущным. В то же время в Баренцевом море состояние таких колоний на Новой Земле и Земле Франца-Иосифа, в зоне действия арктических водных масс, до настоящего времени было не ясным. Для решения этой задачи нами выполнены исследования в 2013–2018 гг. на Земле Франца-Иосифа и в 2016–2019 гг. на Новой Земле.

Ранее было установлено, что критически важным для начала размножения моевок и кайр является обеспеченность их кормами в зимне-весенний период, до начала выхода птиц в гнездовые колонии (Морские ..., 1995). Однако исследовать характер и особенности размещения птиц в этот период традиционными способами весьма затруднительно. С этой целью нами использован метод дистанционных наблюдений с применением логгеров (геолокаторов), позволивший получить информацию о пространственном и сезонном размещении меченых ими птиц на акватории моря.

Полученный комплекс информации позволяет объективно оценить состояние популяций наиболее массовых видов морских птиц Баренцева моря, локализовать районы их зимовки и предгнездового откорма.

Материал и методы. При определении численности гнездящихся птиц в колониях Мурмана, Новой Земли и Земли Франца-Иосифа мы применяли стандартные методы, разработанные и использовавшиеся ранее при мониторинге морских птиц в Кандалакшском государственном заповеднике (Морские ..., 1995), в методическом плане унифицированные с учетом численности, выполненными норвежскими специалистами на побережье Финнмарка (Краснов, Барретт, 2000). В ходе визуальных обследований проводили прямой учет обитаемых гнезд моевки, подсчет особей тонкоклювых и толстоклювых кайр, находившихся в этот период в колонии. Для уточнения результатов визуальных учетов в ряде случаев использовали фотографии плотно заселенных участков колоний. При обработке данных по численности птиц коэффициенты пересчета не использовали.

В 2013–2019 годах нами продолжены регулярные наблюдения (с 2000 г.) в трех колониях морских птиц, расположенных вдоль побережья Мурмана: на Городецких птичьих базарах (Западный Мурман, п-ов Рыбачий), на мысе Крутик (Восточный Мурман) и губе Дворовая

(Восточный Мурман) (Краснов, Ежов, 2013). В 2013, 2018, 2019 годах выполнены количественные учеты на о. Харлов (архипелаг Семь островов, Восточный Мурман). Учеты морских птиц в одной из колоний юга Новой Земли (район Карских Ворот) проводили ежегодно в 2016–2019 гг., на севере архипелага – в трех колониях (острова Большие Оранские; о. Богатый в заливе Русская Гавань). На Земле Франца-Иосифа учетные работы выполнены на скале Рубини о. Гукера в 2013, 2015, 2018 гг. и на мысе Флора о. Кучиева (бывший о. Нортбрук) в 2013 и 2017 гг. (рис. 1).



Рис. 1. Карта-схема расположения районов работ: 1 – Городецкие птичьи базары, 2 – колония мыса Крутик, 3 – о. Харлов, 4 – колония губы Дворовая, 5 – колония района Карских Ворот, 6 – о. Богатый, 7 – Оранские острова, 8 – скала Рубини, 9 – мыс Флора

Fig. 1. Map of the location of work areas: 1 – Gorodetskie pitch'i bazary, 2 – colony of Cape Krutik, 3 – o. Kharlov (arch. Seven Islands), 4 – colony of Dvorovaya Bay, 5 – colony of the Kara Gate area (arch. Novaya Zemlya), 6 – Bogatyy island (Russka'a Gavan, arch. Novaya Zemlya), 7 – Oranskie Islands (arch. Novaya Zemlya), 8 – Rubini rock (Gukker Island, arch. Franz Josef Land), 9 – cape Flora (Kuchieva Island, arch. Franz Josef Land)

Пространственное размещение птиц на акватории моря во внегнездовой период изучали с применением логгеров (геолокаторов) моделей Mk4083, Mk3006 (Biotrack) и C250 (Migrate Technology). Данные регистраторов были подвергнуты дополнительной обработке, которая включала оценку

надежности каждого записанного трека и преобразование их в географические положения с использованием программного пакета BASTrak software v19 и IntigeoIF v1.7.0 (Fox, 2010). Более подробная информация о деталях обработки данных регистраторов изложена в публикации (Multicolony ..., 2012).

Полученные координаты при помощи GIS-программ наносились на карты, что позволяло выделить пути кочевков и районы пребывания каждой конкретной птицы в отдельные периоды годового цикла.

На птичьих базарах мыса Городецкий в 2014–2019 гг. были отловлены и снабжены логгерами 91 тонкоклювая и 53 толстоклювых кайры. При повторных отловах получено 22 логгера с тонкоклювых и 24 логгера с толстоклювых кайр и считана информация, соответственно, о 17 и 35 районах зимовки конкретных особей. В колонии мыса Крутик логгеры устанавливали на моевок в два этапа: в 2009–2010 и 2014–2019 гг. Всего было отловлено 70 моевок, использовано 170 логгеров и при повторных отловах возвращено 119 геолокаторов. При этом за все годы исследований собрана информация о 114 зимовках моевок.

В районе Карских Ворот в 2015–2019 гг. были отловлены и снабжены геолокаторами 63 особи моевки. За все годы на этих птицах использовано 107 логгеров, из которых в последующем было возвращено 38. При обработке удалось получить информацию о 47 индивидуальных районах зимовок. На 89 толстоклювых кайр в этом районе было использовано 190 логгеров, возвращено при повторных отловах 106 с информацией о 98 районах зимовки 89 особей. В колониях о. Большой Оранский было отловлено 106 толстоклювых кайр, использовано 144 логгера. При последующих отловах меченых ими птиц информация снята с 33 регистраторов и получены данные о 26 районах зимовки толстоклювых кайр.

На архипелаге Земля Франца-Иосифа в 2013, 2014, 2015, 2017 гг. было проведено мечением моевок и толстоклювых кайр в двух районах: на скале Рубини о. Гукера и мысе Флора о. Кучиева. Всего за период исследований на 117 моевок было установлено 208 логгеров, при повторных отловах снято 96 регистраторов и получена информация о 104 районах зимовки. В обоих районах архипелага было отловлено 266 толстоклювых кайр, использовано 268 логгеров. При повторных отловах снято 6 регистраторов и получена информация 5 районах зимовки толстоклювых кайр.

Результаты. Учет численности морских птиц на птичьих базарах Баренцева моря представлен на рисунках 2–15. Из них следует, что наиболее значимые изменения в колониях моевок, тонкоклювых и толстоклювых кайр происходили в юго-западной части Баренцева моря на островах и побережье Мурмана. Так в самых западных колониях побережья Мурмана – Городецких птичьих базарах – численность гнездящихся моевок снизилась на 36.0 %, тонкоклювых кайр – на 76.3 %, толстоклювых кайр – на 93.3 %. Далее на восток, в колонии мыса Крутик,

у меевки отмечено снижение на 40.6 %. Существовавшие здесь небольшие группы тонкоклювой и толстоклювой кайры в 2019 г. полностью исчезли. На о. Харлов, одной из крупнейших колоний Мурмана, на фоне масштабных колебаний количество меевок за последние 20 лет сократилось на 28.3 %, тонкоклювых кайр – на 76.9 %, толстоклювых кайр – 81.3 %. В губе Дворовая в 2003–2013 гг. численность меевок крупномасштабных колебаний не испытывала, к 2013 г. количество гнезд меевки сократилось всего на 2 %. Изменения численности кайр обоих видов в этом районе демонстрировали разнонаправленные тенденции. Количество тонкоклювых кайр снизилось на 42.7 %, а толстоклювых, напротив, увеличилось на 88.1 %.

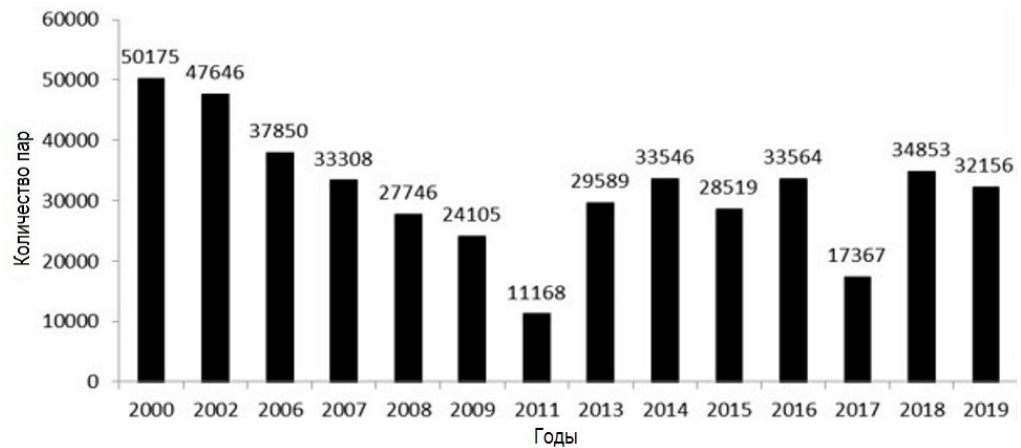


Рис. 2. Динамика численности меевок в колонии “Городецкие птичьи базары”

Fig. 2. The dynamics of the number of kittiwakes in the colony “Gorodetskie ptich`i bazary”

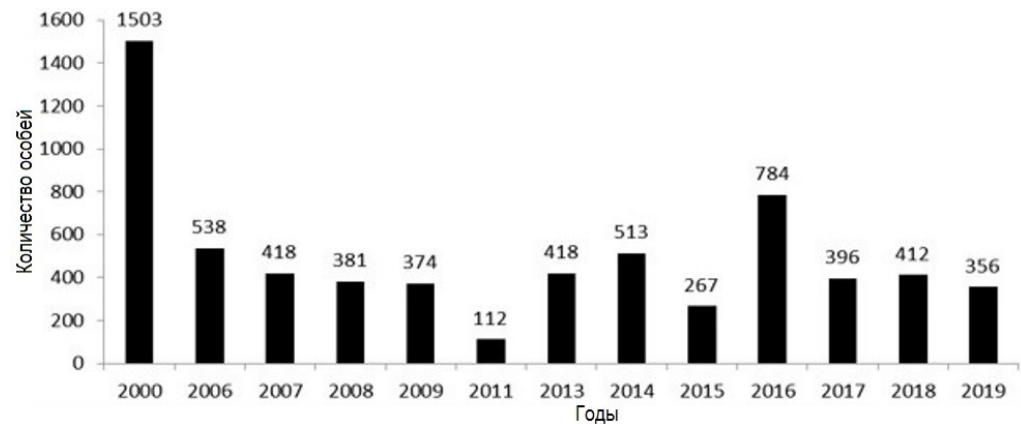


Рис. 3. Динамика численности тонкоклювой кайры в колонии “Городецкие птичьи базары”

Fig. 3. The dynamics of the number of common guillemots in the colony “Gorodetskie ptich`i bazary”

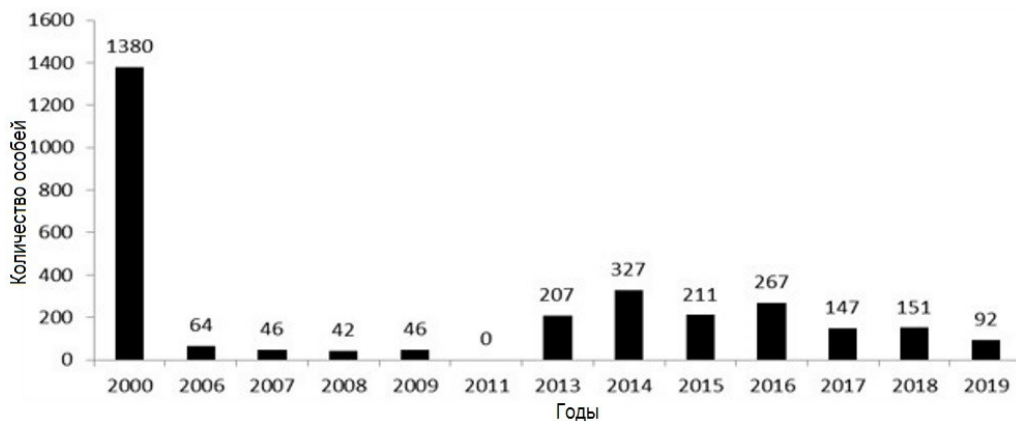


Рис. 4. Динамика численности толстоклювой кайры в колонии “Городецкие птичьи базары”

Fig. 4. The dynamics of the number of Brunnich's guillemots in the colony “Gorodetskie pitch`i bazary”

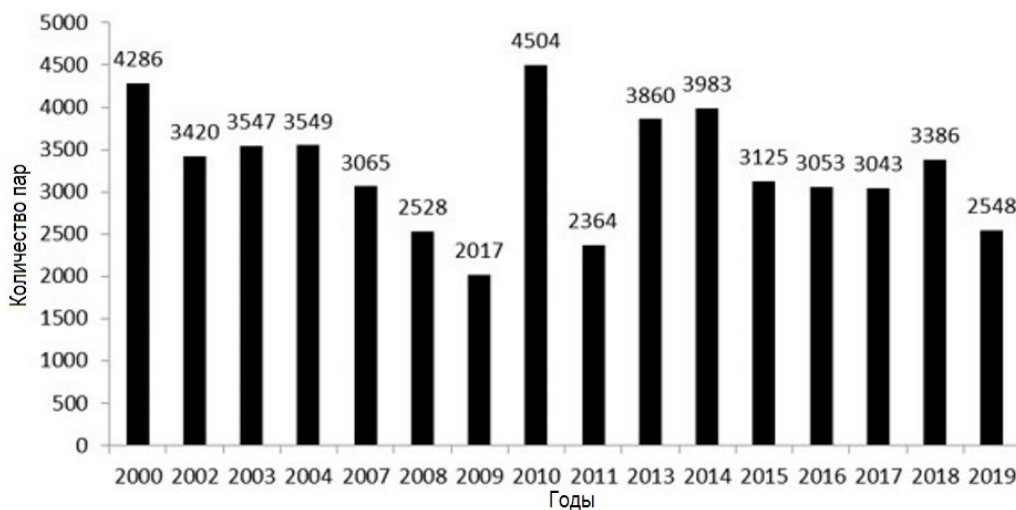


Рис. 5. Динамика численности моевок в колонии мыса Крутик

Fig. 5. The dynamics of the number of kittiwakes in the colony Cape Krutik

Таким образом, масштабы деградации локальных популяций моевки и кайр снижались в направлении с запада на восток. Наиболее отчетливо негативные явления выражены в западных районах побережья Мурмана. Самыми благополучными оказались поселения птиц на востоке Кольского полуострова – в губе Дворовая. По сравнению с моевкой более специализированные ихтиофаги кайры в целом пострадали значительно сильнее.

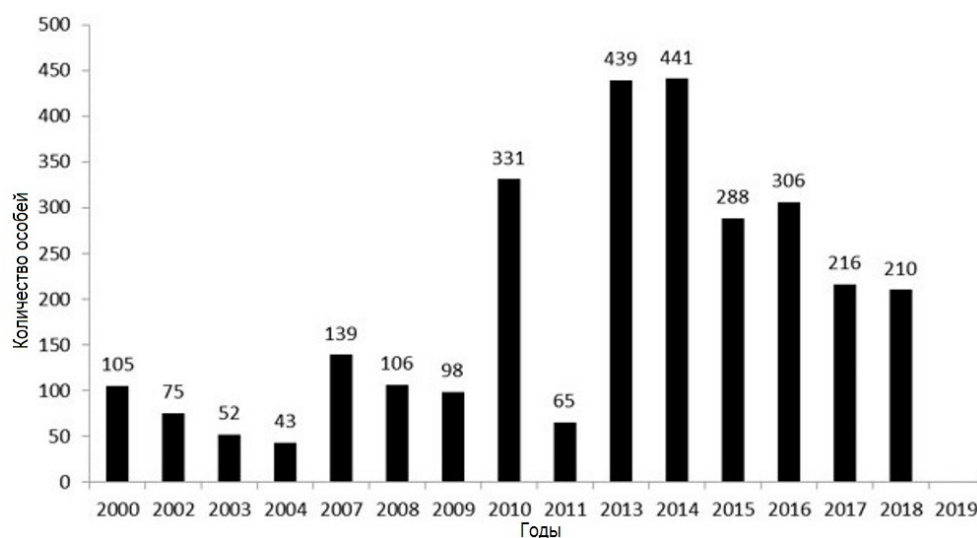


Рис. 6. Динамика численности тонкоклювых кайр в колонии мыса Крутик
 Fig. 6. The dynamics of the number of common guillemots in the colony Cape Krutik

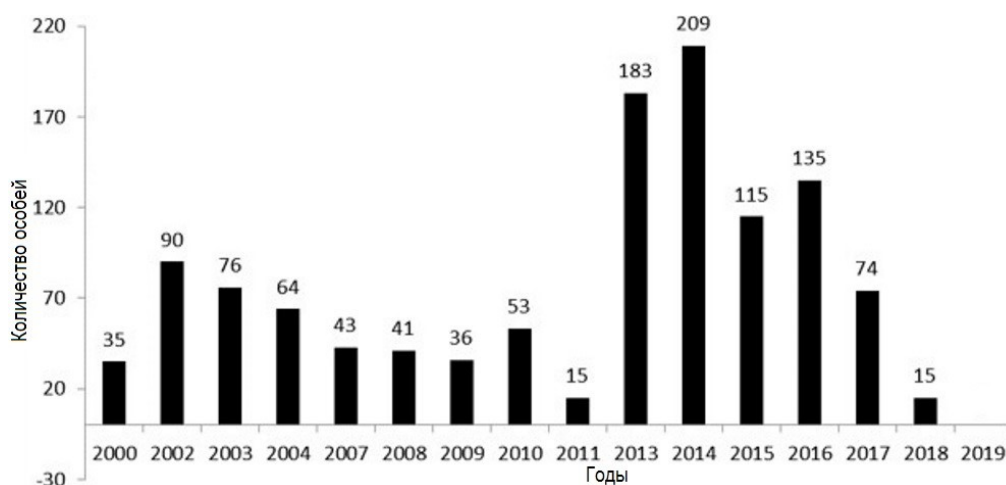


Рис. 7. Динамика численности толстоклювых кайр в колонии мыса Крутик
 Fig. 7. The dynamics of the number of Brünnich's guillemots in the colony Cape Krutik

В колонии в районе Карских Ворот в 2016–2019 гг. (на юге архипелага Новая Земля) численность моевки менялась незначительно (рис. 11). К 2019 году снижение составило 3 %, что вполне сопоставимо с точностью учетных работ. Несколько более высокое сокращение отмечено у толстоклювых кайр – 8.4 %. На севере архипелага в рассматриваемых колониях в 2017–2019 гг. численность моевок увеличилась на 2 %. Количество толстоклювых кайр в данных колониях сократилось на 2.3 % (рисунки 12, 13). В целом гнездовые группировки обоих видов здесь остаются стабильными в течение нашего периода наблюдений.

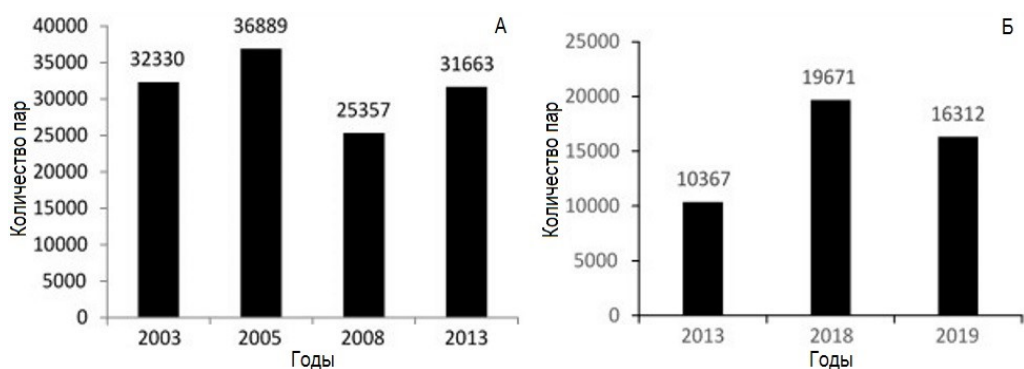


Рис. 8. Динамика численности моевок в колониях губы Дворовая (А) и о. Харлов (Б)

Fig. 8. The dynamics of the number of kittiwakes in the colony Dvorovaya Bay (A) and Kharlov isl. (Б)

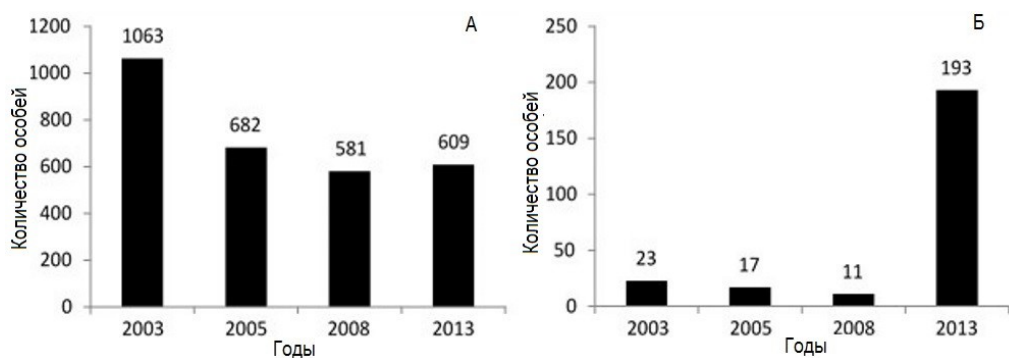


Рис. 9. Динамика численности тонкоклювых (А) и толстоклювых (Б) кайр в колонии губы Дворовая

Fig. 9. The dynamics of the number of common guillemots (A) and Brünnich's guillemots (Б) in the colony Dvorovaya Bay

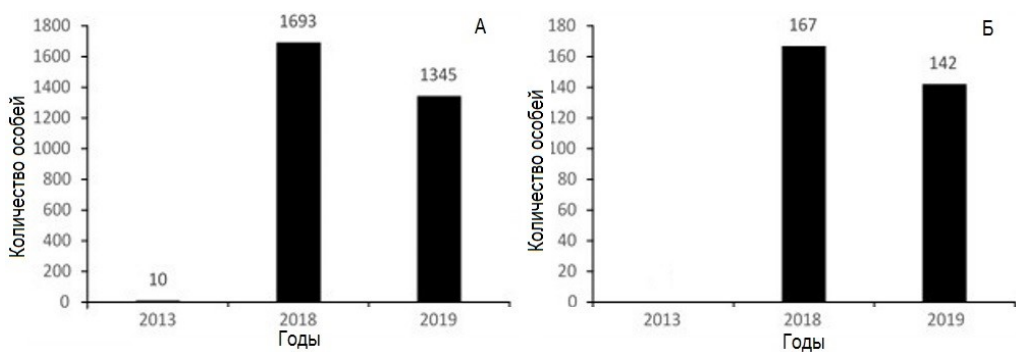


Рис. 10. Динамика численности тонкоклювых (А) и толстоклювых (Б) кайр в колонии о. Харлов

Fig. 10. The dynamics of the number of common guillemots (A) and Brünnich's guillemots (Б) in the colony Kharlov isl.

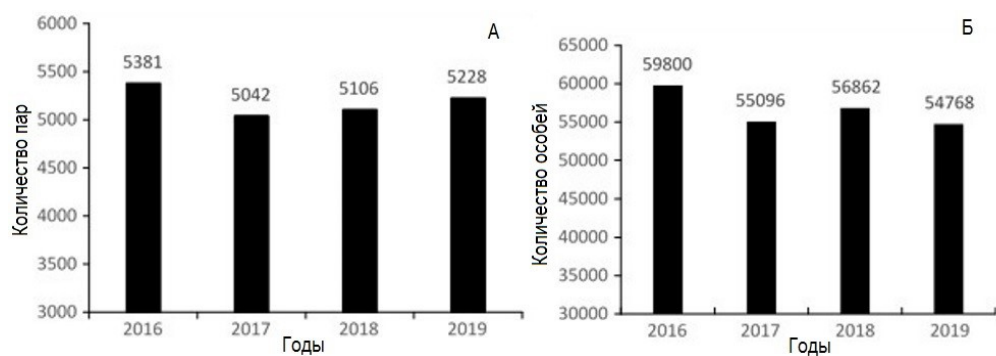


Рис. 11. Динамика численности моевок (А) и толстоклювых кайр (Б) в колонии в районе Карских Ворот

Fig. 11. The dynamics of the number of kittiwakes (A) and Brännich's guillemots (Б) in the colony Kara Gate

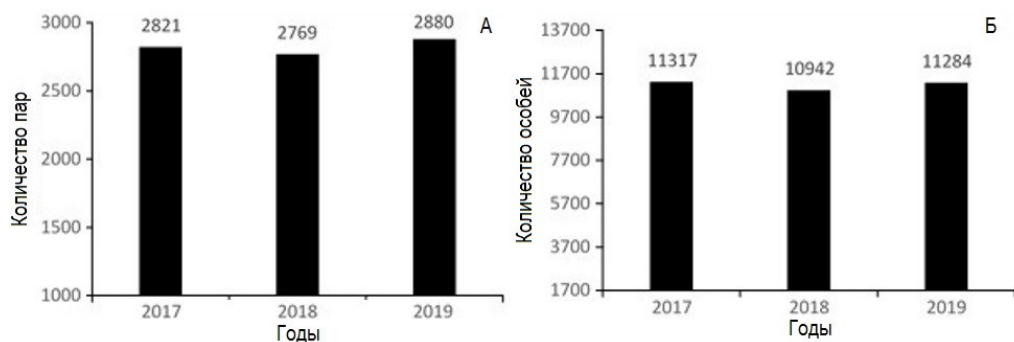


Рис. 12. Динамика численности моевок (А) и толстоклювых кайр (Б) в колонии о. Богатый

Fig. 12. The dynamics of the number of kittiwakes (A) and Brännich's guillemots (Б) in the colony Bogaty Isl.

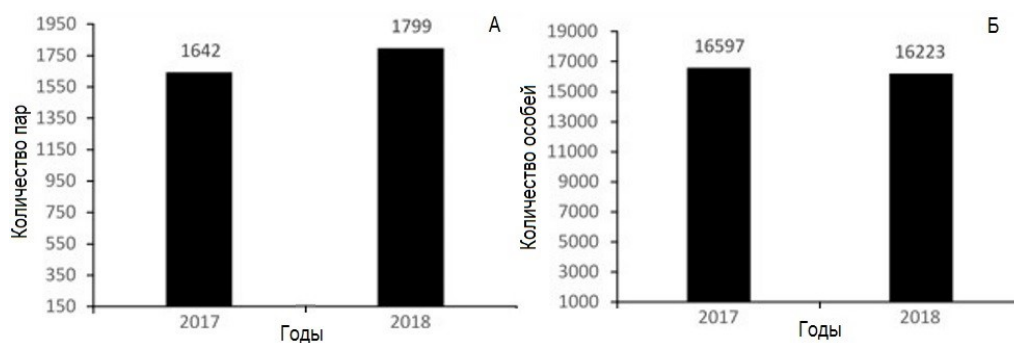


Рис. 13. Динамика численности моевок (А) и толстоклювых кайр (Б) в колониях Оранских островов

Fig. 13. The dynamics of the number of kittiwakes (A) and Brännich's guillemots (Б) in the colony Oranskiye isls.

На птичьем базаре мыса Флора (о. Кучиева) в течение наших наблюдений численность гнездящихся птиц колебалась незначительно (рис. 14). Численность моевок в 2017 г., по сравнению с 2013 г., увеличилась на 16.3 %, количество толстоклювых кайр, напротив, сократилось на 9 %. В колониях скалы Рубини на о. Гукера отмечен последовательный рост количества гнездящихся толстоклювых кайр. По сравнению с 2013 г. их количество в 2018 г. возросло более чем в 4 раза, а по сравнению с 1993 г. (Краснов, 2014) – в 10 раз. В эти же годы количество гнездящихся моевок заметно колебалось на общем фоне роста численности (рис. 15) – в 2018 г. (по сравнению с 2013 г.) на 38.7 %. По сравнению с 1993 г. (Краснов, 2014), местная гнездовая группировка моевки выросла более чем в 5 раз.

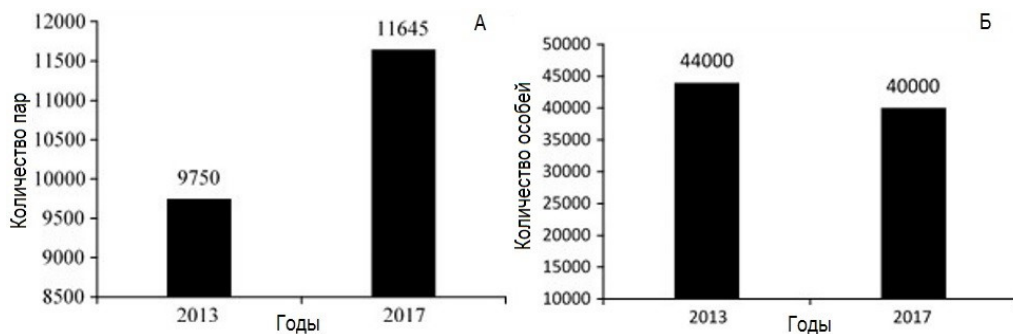


Рис. 14. Динамика численности моевок (А) и толстоклювых кайр (Б) в колонии мыса Флора

Fig. 14. The dynamics of the number of kittiwakes (A) and Brünnich's guillemots (Б) in the colony cape Flora

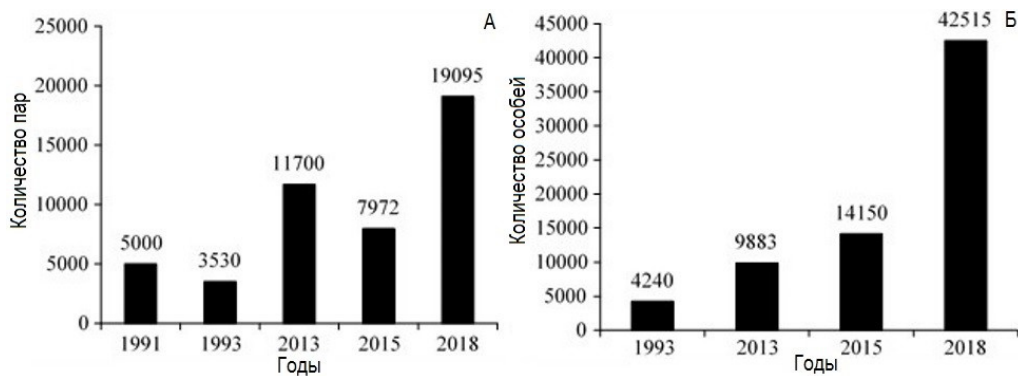


Рис. 15. Динамика численности моевок (А) и толстоклювых кайр (Б) в колонии скалы Рубини

Fig. 15. The dynamics of the number of kittiwakes (A) and Brünnich's guillemots (Б) in the colony Rubini rock

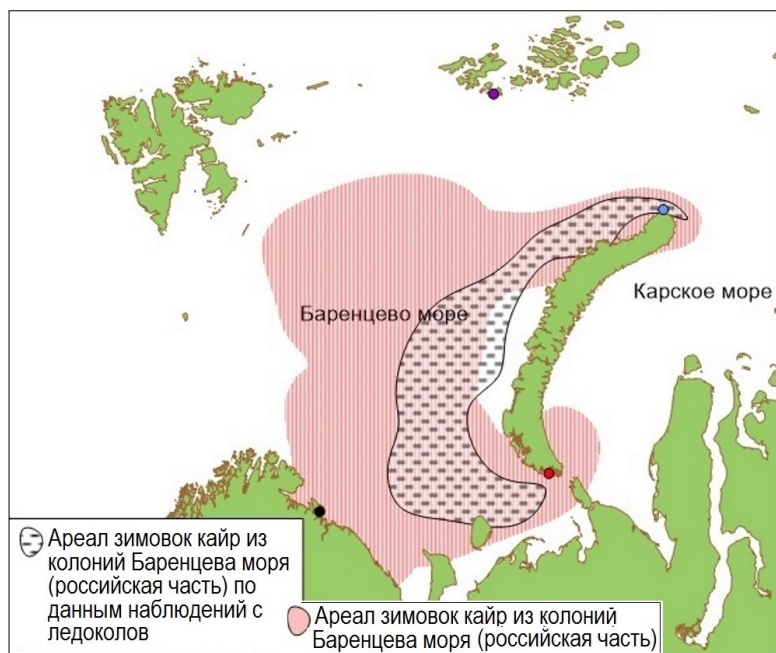


Рис. 16. Районы зимовок толсто- и тонкоклювых кайр в Баренцевом море
 Fig. 16. Wintering areas of the brünnich's and common guillemots in the Barents Sea



Рис. 17. Районы весеннего размещения тонкоклювых кайр из колонии Мурман (п-ов Рыбачий)
 Fig. 17. Areas of spring distribution of common guillemots from the Murman colony (Rybachy Peninsula)

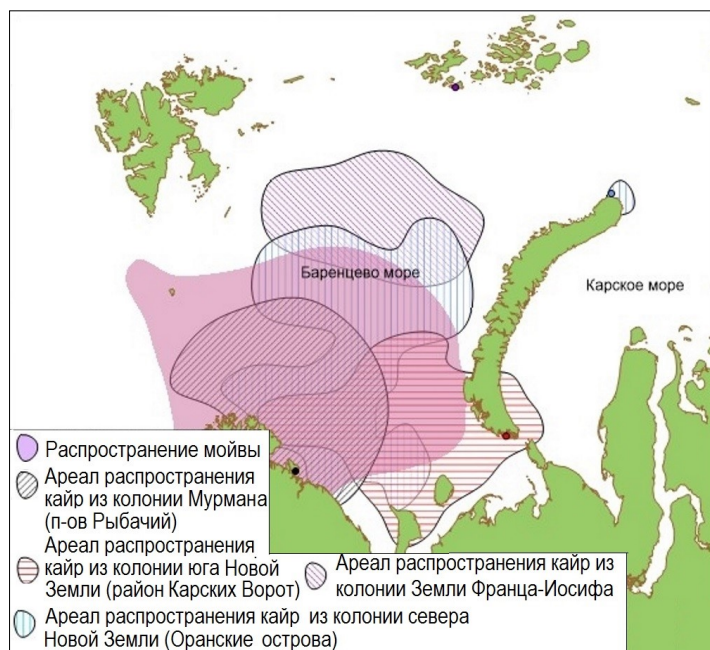


Рис. 18. Районы весеннего размещения толстоклювых кайр из российских колоний и распространение мойвы (апрель–июнь) в Баренцевом море
 Fig. 18. Areas of spring deployment of Brunnich's guillemots from Russian colonies and the distribution of capelin (April–June) in the Barents Sea

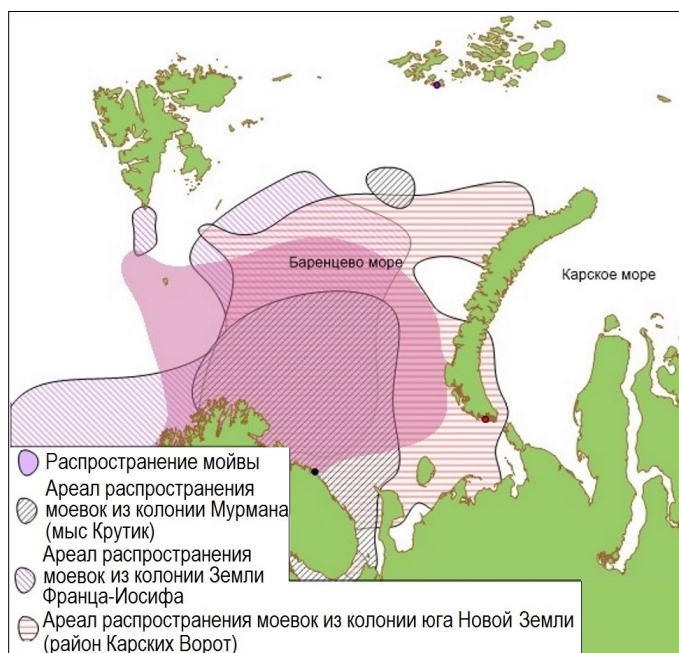


Рис. 19. Районы весеннего размещения моевок из российских колоний и распространение мойвы (апрель–июнь) в Баренцевом море
 Fig. 19. Areas of spring deployment of kittiwakes from Russian colonies and the distribution of capelin (April–June) in the Barents Sea

На основе анализа информации с логгеров был определен ареал зимовки тонкоклювых и толстоклювых кайр в Баренцевом море. Из рисунка 16 следует, что он охватывает также центральные и южные районы, а не только восточную часть моря как это представлялось ранее исходя из результатов визуальных наблюдений с борта ледокола (Краснов и др., 2013). Из полученных данных о пространственном распределении тонкоклювых кайр очевидно, что их весенний ареал ограничен юго-западной частью бассейна (рис. 17) и в значительной степени перекрывается с зимним ареалом мойвы. На рисунке 18 представлены районы весеннего размещения толстоклювых кайр из разных колоний Баренцева моря и ареал распределения мойвы (апрель–июнь). Из него следует, что хотя районы размещения птиц из разных колоний частично перекрываются, все-таки каждая локальная популяция толстоклювых кайр в весенний период придерживается своего определенного района. Из него также очевидна сильная пространственная связь между размещением мойвы и толстоклювых кайр Мурмана и менее выраженная – птиц из колоний юга и севера Новой Земли. При этом пространственная связь между скоплениями мойвы и толстоклювыми кайрами Земли Франца-Иосифа в апреле–июне практически отсутствует.

На рисунке 19 представлены районы размещения локальных популяций моевок в Баренцевом море в весенний период. Показано, что районы кочевок охватывают обширные акватории на большей части Баренцева моря, при этом птицы посещают прилегающие воды Норвежского (моевки Земли Франца-Иосифа) и Белого (моевки Мурмана и юга Новой Земли) морей. Установлено, что районы весеннего размещения локальных популяций моевок перекрываются между собой в значительно большей степени, чем у толстоклювых кайр. При этом пространственные связи между размещением мойвы (апрель–июнь) и моевками очевидны для птиц всех локальных популяций. Но особенно явно эта связь выражена у моевок мурманской популяции.

Обсуждение. Результаты наших исследований показывают, что в Баренцевом море серьезные негативные явления на протяжении многих лет происходят, главным образом, на птичьих базарах бореально-атлантического типа, т. е. в зоне действия атлантических водных масс. Кризисные явления в колониях морских птиц, в зоне влияния атлантических вод, описаны на западе и юге архипелага Шпицберген, где продемонстрировано неуклонное сокращение численности кайр в последние годы (Descamps et al., 2013). Основной причиной этого явления авторы называют изменения океанографических условий в Северной Атлантике, где эти птицы зимуют. В случае сохранения процесса деградации колоний они допускают полный коллапс популяции толстоклювых кайр Шпицбергена (Descamps et al., 2013).

Ранее было установлено, что в колониях Мурмана численность моевок, тонко- и толстоклювых кайр в значительной степени зависит от наличия и величины подходов нерестовой мойвы в зимне-весенний период. Ранней весной она является единственным массовым пищевым ресурсом в этом районе, способным обеспечить птиц необходимой энергией для начального этапа размножения (Морские ..., 1995; Krasnov, Barrett, 1995). По-видимому, некоторым исключением являются колонии морских птиц на самом востоке Мурмана в губе Дворовая, куда нерестовые скопления мойвы, за исключением теплых лет, не доходят, и птицы в большей степени ориентированы на другие корма (Краснов, Ежов, 2013). Во время депрессии популяции мойвы (зима 1986/87 г.), вследствие чрезмерного ее промысла, колонии кайр на юго-западном побережье Баренцева моря стремительно деградировали (Морские ..., 1995; Krasnov, Barrett, 1995). Причем в большей степени пострадали тонкоклювые кайры, численность которых снизилась на 90 %, тогда как у толстоклювых кайр – только на 50 %. Эти различия объясняли, во-первых, разной локализацией районов зимовки данных видов и, во-вторых, более тесными трофическими связями с мойвой у тонкоклювых кайр в зимний период (Морские ..., 1995). Но даже столь масштабное изменение трофической ситуации, по крайней мере внешне, не привело к катастрофическим последствиям у моевок. Количество моевок на птичьих базарах хотя и сократилось, но не критически. Однако реакция на хронический дефицит кормов проявилась у моевок в регулярном явлении “негнездования” и, в конечном итоге, низким успехом размножения мурманской популяции (Морские ..., 1995; Краснов, Николаева, 1998). В условиях регулярного перепромысла мойвы в Баренцевом море и следовавшего за этим моратория на ее добычу, в последующие 12 лет после кризиса 1986–1987 гг., кайры восстановили свои колонии лишь до уровня середины 1970-х гг. (Krasnov et al., 2007). Принципиально ситуация не изменилась и в последующие десятилетия. Но, в отличие от кризиса тех лет, в настоящее время в сходных масштабах сокращается численность обоих видов кайр, что свидетельствует в пользу предположения о критической нехватке корма именно у берегов Мурмана в предгнездовой период. Если по поводу неблагоприятных условий зимовки в Северной Атлантике С. Дескампе с соавторами (Descamps et al., 2013) правы, то по возвращении толстоклювых кайр в Баренцево море ее негативные последствия должны были усугубляться отсутствием массовых кормов в прибрежных акваториях Мурмана. Возникает закономерный вопрос, почему же на востоке Мурмана, на птичьих базарах губы Дворовая, наблюдали резкий рост численности толстоклювых кайр и одновременно, пусть не критическое, но заметное снижение количества тонкоклювых кайр?

Известно, что тонкоклювые кайры Мурмана и Финнмарка относятся к одной популяции и между их колониями существует постоянный обмен птицами (Nikolaeva et al., 1996; неопубл. данные А.В. Ежова). Восточнее Мурмана тонкоклювая кайра в очень небольших количествах встречается только на западном побережье Новой Земли. На этом архипелаге и в губе Дворовая они существуют на восточной границе гнездового ареала тонкоклювой кайры в Северо-Атлантическом регионе. В силу этого негативные процессы в сравнительно компактном ареале зимовки данной популяции тонкоклювых кайр (рис. 15), должны неблагоприятно отражаться на ее численности. При этом не следует упускать из виду, что районы нереста и нагула мойвы, их ключевого кормового объекта, не остаются постоянными и меняются год от года в зависимости от теплового состояния водных масс Баренцева моря (Жичкин, 2011; Состояние ..., 2017). В холодные годы основные скопления мойвы распределяются в северо-западных и северных районах, а в теплые – в восточных районах моря (Жичкин, 2011; Состояние ..., 2017). Отрицательные аномалии температуры воды обуславливают подходы нерестовой мойвы в западные районы побережья и к берегам Норвегии. В такие годы благоприятные условия для размножения птиц могут возникать в самых западных колониях российского побережья, например, на Городецких птичьих базарах. Положительные аномалии температуры водных масс способствуют более мощным подходам мойвы и резкому повышению ее численности в южных районах Баренцева моря и у берегов Кольского полуострова. В эти годы благоприятные условия для морских птиц в предгнездовой период могут существовать и в восточных районах Мурмана – в прибрежных акваториях губы Дворовая. В теплые годы нагульные скопления мойвы способны продвинуться до Новоземельской банки (Жичкин, 2011). В этом случае они могут сформировать благоприятные трофические условия для птиц из колоний Южного острова (Новая Земля). Летом 1992 г. один из авторов (Ю.В. Краснов) наблюдал активную кормежку моевок на косяке мойвы непосредственно под птичьими базарами губы Безымянная на Южном острове. Отрывки многих пойманных тогда моевок полностью состояли из рыбы данного вида.

За период наших наблюдений сравнительно большой общий запас мойвы существовал в Баренцевом море в 1999–2001 и 2008–2014 гг., минимальный – в 2003–2006 и 2015–2017 гг. (Состояние ..., 2017). Таким образом, высокую численность кайр мы наблюдали в периоды большого общего запаса мойвы. Однако на о. Харлов, где до конца 1990-х гг. существовала одна из самых крупных колоний, летом 2013 г. кайры вообще не смогли приступить к гнездованию, хотя и присутствовали на акватории в районе острова. То есть было зарегистрировано явление “негнездования”, характерное для “голодных” лет (Морские ..., 1996).

Обращает на себя внимание тот факт, что в 2013 г., по сравнению с ситуацией на о. Харлов, сокращение численности тонкоклювых кайр в крайней восточной колонии Мурмана – губе Дворовая было значительно меньшим и “негнездование” было менее выраженным (рис. 9). Толстоклювые кайры и вовсе продемонстрировали резкий рост количества птиц в колонии. Этот парадокс может быть объяснен неравномерным распределением скоплений мойвы в границах ее обширного распространения. Подобное явление было описано в литературе ранее (Состояние ..., 2017). При положительных температурных аномалиях водных масс кормовые условия в районе губы Дворовая могли оказаться более благоприятными и частично нейтрализовать деградацию колонии тонкоклювых кайр, обеспечить резкое увеличение численности толстоклювых кайр вследствие притока птиц из распадающихся западных колоний Мурмана. Это предположение хорошо подтверждают ареалы распространения птиц обоих видов из колоний Городецких птичьих базаров. В весенний период тонко- и толстоклювые кайры из этой колонии посещают район губы Дворовая (рис. 14) и вполне могут выбрать гнездовые участки в более благоприятных условиях. Птицам из колоний архипелага Семь островов сделать это было бы еще проще. Аналогичный приток кайр обоих видов в колонии Семи островов из норвежских колоний Финнмарка был отмечен в начале 1990-х гг. (Nikolaeva et al., 1996).

Моевка более динамичный и в трофическом плане более пластичный вид, чем кайры. Большинство моевок мурманской популяции в зимний период кочует в Северной Атлантике (Multicolony ... 2012), появляясь в Баренцевом море только в конце зимы. Сталкиваясь у берегов Мурмана с дефицитом ключевых видов корма, они способны замещать его массовыми формами зоопланктона. Его поиск моевки ведут на обширных акваториях Баренцева и даже Белого моря (рис. 19). Тем не менее, замещающие мойву корма в предгнездовой период не являются полноценной заменой, и в эти годы у моевок наблюдают явление “негнездования” разной степени выраженности. В таких случаях численность птиц может снижаться незначительно, так как многие взрослые особи, присутствуя в колонии, к откладке яиц так и не приступают (Морские ..., 1995; Краснов, Николаева, 1998; Краснов, Ежов, 2013).

Наши наблюдения на архипелаге Земля Франца-Иосифа, в зоне действия арктических водных масс, показали, что с 1990-х гг. местные популяции толстоклювых кайр и моевок постоянно растут и, в целом, их состояние вполне благополучно (Краснов, 2014; Краснов, Гаврило, 2018). Районы весенних кочевок моевок Земли Франца-Иосифа охватывают обширные акватории, и эта локальная популяция имеет пространственные связи как с мойвой, так и с сайкой. Районы зимовок и весенних кочевок толстоклювых кайр данного архипелага ограничены центральными районами Баренцева моря и, по всей видимости, основным их кормом

является сайка и криофильные беспозвоночные животные. В период гнездования кайры архипелага выкармливали своих птенцов в подавляющем большинстве сайкой. Летом 2015 г. отмечен единственный случай добычи толстоклювой кайрой с мыса Флора (о. Кучиева) некрупного экземпляра мойвы. В период наших наблюдений на архипелаге особое внимание привлек феномен резкого роста численности моевок и толстоклювых кайр на скале Рубини (о. Гукера) (рис. 15). Реальность подобного увеличения численности перепроверялась и была подтверждена фотосъемками колонии. Понятно, что такой “взрывной” рост колонии мог состояться лишь при очень благоприятных трофических условиях за счет притока птиц из других крупных колоний или гнездования значительной части популяционного резерва. Нам представляется более реалистичным второе предположение. Известно, что взрослые особи морских птиц, включая моевку и кайр, размножаются далеко не каждый год, нередко пропуская очередной сезон размножения (Краснов, Николаева, 1998). В нашем случае при ежегодном тотальном кольцевании обоих видов в отдельных субколониях была совершенно очевидной значительная смена населявших их птиц. В 2013–2018 годах возврат окольцованных моевок составил 46 %, а толстоклювых кайр – 2,3 %. Например, у мурманских моевок он равен 100 %, у толсто- и тонкоклювых кайр, соответственно, 45 и 24 %. Моевка и толстоклювая кайра – долгоживущие виды и наличие подобного резерва половозрелых особей должно обеспечивать выживание популяции в неблагоприятные периоды.

Как было показано нами ранее, в годы наших наблюдений состояние колоний моевок и толстоклювых кайр на севере и юге Новой Земли в целом сравнительно стабильное и благополучное (рисунки 11–13). Материалы по зимне-весеннему размещению новоземельских моевок получены нами только для южной колонии архипелага. Из рисунка 19 следует, что ареал весенних кочевков этой локальной популяции охватывает не только западное и восточное побережья Южного острова (Новая Земля), но значительную часть западного побережья Северного острова. В такой ситуации вполне возможен обмен птицами между южными и северными колониями. Зимовочные ареалы и районы весенних кочевков южной и северной локальных популяций толстоклювых кайр большей частью обособлены друг от друга. Районы размещения кайр северной локальной популяции Новой Земли и кайр Земли Франца-Иосифа перекрываются между собой в значительно большей степени. В этом случае можно предположить наличие обмена птицами в период зимовок и весенних кочевков и допустить существование единой популяции, включающей толстоклювых кайр Земли Франца-Иосифа и севера Новой Земли.

Из приведенных выше материалов следует, что в настоящее время в Баренцевом море в зоне действия атлантических водных масс происходит процесс деградации колоний морских птиц. В предгнездовой период в юго-западной части бассейна на состояние популяций моевки,

тонко- и толстоклювых кайр воздействует комплекс факторов, среди которых основными являются наличие и доступность запасов мойвы, и температурный режим водных масс, определяющий характер ее распределения в прибрежных водах. В зоне действия арктических водных масс на архипелагах Новая Земля и Земля Франца-Иосифа состояние популяций толстоклювых кайр и моевок вполне благополучно.

Авторы выражают свою признательность Ю.И. Горяеву, М.В. Гаврило за неоценимую помощь в полевых исследованиях и выражают искреннюю благодарность администрациям Кандалакшского государственного природного заповедника и Национального парка “Русская Арктика” за помощь в работе.

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ 01201366845) и международного сотрудничества по программе SeaTrack.

Литература

Белопольский Л.О. Состав кормов морских птиц Баренцева моря // Зоологические исследования северо-западных районов СССР. Калининград: Изд-во Калининград. ун-та, 1971. С. 41–67 (Уч. зап. Калининград. ун-та. Вып. 6).

Гидробиологические индикаторы циклических изменений климата Западной Арктики в XX–XXI вв. / Г.Г. Матишов, Д.В. Моисеев, О.С. Любина, А.П. Жичкин, С.Л. Дженюк, П.Р. Макаревич, Е.А. Фролова // Вестн. Южного науч. центра РАН. 2011. Т. 7, № 2. С. 54–68.

Жичкин А.П. Динамика климатических колебаний и миграции промысловых скоплений рыб в Баренцевом море // Глобальные климатические процессы и их влияние на экосистемы арктических и субарктических регионов: Тез. докл. Междунар. науч. конф., 9–11 ноября 2011 г., г. Мурманск. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2011. С. 63–65.

Краснов Ю.В. Морские птицы (ретроспективный анализ развития популяций) // Среда обитания и экосистемы Новой Земли. Архипелаг и шельф. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1995. С. 138–147.

Краснов Ю.В. Орнитологические наблюдения на острове Гукера (Земля Франца-Иосифа) и его окрестностях в августе 1993 г. // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2014. Т. 4(23). Сер. Океанология. Вып. 2. С. 252–263.

Краснов Ю.В., Барретт Р.Т. Мониторинг морских птиц в Баренцевом море. Программное предложение // Рус. орнитол. журн. Экспресс-выпуск. 2000. № 113. С. 3–22.

Краснов Ю.В., Гаврило М.В. Современное состояние популяции толстоклювых кайр (*Uria lomvia*) на Земле Франца-Иосифа // Биологические проблемы Севера: Матер. Междунар. науч. конф., посвященной памяти В.Л. Контримавичуса (Магадан, 18–22 сентября 2018 г.). Магадан: Изд. Ин-та биол. проблем Севера, 2018. С. 332–333.

Краснов Ю.В., Ежов А.В. Современное состояние популяций моевок (*Rissa tridactyla*) и кайр (*Uria aalge* и *U. lomvia*) на Мурмане // Птицы северных и южных морей России: фауна, экология. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2013. С. 102–117.

Краснов Ю.В., Николаева Н.Г. Экология и морфология морских и серебристых чаек Баренцева моря // Биология и океанография Карского и Баренцева морей (по трассе Севморпути). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1998. С. 260–325.

Краснов Ю.В., Черноок В.И. Морские птицы как индикатор биологически продуктивных зон при проведении осенней авиасъемки в открытых районах Баренцева моря // Инструментальные методы рыбохозяйственных исследований. Мурманск: Изд. ПИПРО, 1996. С. 95–106.

Краснов Ю.В., Горяев Ю.И., Ежов А.В. Морские и водоплавающие птицы Белого моря: сезонная динамика и характер распределения // Птицы северных и южных морей России: фауна, экология. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2013. С. 124–158.

Морские колониальные птицы Мурмана / Ю.В. Краснов, Г.Г. Матишов, К.В. Галактионов, Т.Н. Савинова. СПб.: Наука, 1995. 226 с.

Состояние сырьевых биологических ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2017 г. / Ред. Е.А. Шамрай. Мурманск: Изд. ПИПРО, 2017. 117 с.

Успенский С.М. Морские колониально гнездящиеся птицы северных и дальневосточных морей СССР, их размещение, численность и роль как потребителей планктона и бентоса // Бюл. МОИП. Отдел биол. 1959. Т. 64, вып. 2. С. 39–52.

Descamps S., Strøm H., Steen H. Decline of an arctic top predator: synchrony in colony size fluctuations, risk of extinction and the subpolar gyre // *Oecologia*. 2013. Vol. 173, № 4. P. 1271–1282. Doi: 10.1007/s00442-013-2701-0

Fox J.W. Geolocator Manual V.8 (March 2010) // British Antarctic Survey, Cambridge, 2010. URL: http://www.antarctica.ac.uk/engineering/geo_downual_v8.pdf

Furness R.W., Camphuysen C.J. Seabirds as monitors of the marine environment // *ICES. J. Marine Sci.* 1997. Vol. 54. P. 726–737.

Krasnov J.V., Barrett R.T. Large-scale interaction among seabirds, their prey and humans in the southern Barents Sea // *Ecology of fjords and coastal waters*. Amsterdam: Elsevier, 1995. P. 443–456.

Krasnov Y.V., Barrett R.T., Nikolaeva N.G. Status of black-legged kittiwakes (*Rissa tridactyla*), common guillemots (*Uria aalge*) and Brünnich's guillemots (*U. lomvia*) in Murman, north-west Russia, and Varanger, north-east Norway // *Polar Res.* 2007. Vol. 26. P. 113–117.

Multicolony tracking reveals the winter distribution of a pelagic seabird on an ocean basin scale / M. Frederiksen, B. Moe, F. Daunt, R.A. Phillips, R.T. Barrett, M.I. Bogdanova, T. Boulinier, J.W. Chardine, O. Chastel, L.S. Chivers, S. Christensen-Dalsgaard, C. Clément-Chastel, K. Colhoun, R. Freeman, A.J. Gaston, J. González-Solís, A. Goutte, D. Grémillet, T. Guilford, G.H. Jensen, Y. Krasnov, S.-H. Lorentsen, M.L. Mallory, M. Newell, B. Olsen, D. Shaw, H. Steen, H. Strøm, G.H. Systad, T.L. Thórarinnsson, T. Anker-Nilssen // *Diversity and Distributions*. 2012. № 18(6). P. 530–542. Doi: 10.1111/j.1472-4642.2011.00864.x

Nikolaeva N.G., Krasnov Yu.V., Barrett R.T. Movements of Common *Uria aalge* and Brünnich's guillemots *U. lomvia* breeding in the southern Barents Sea // *Fauna Norv.* 1996. Ser. C, cinclus 19. P. 9–20.

Seasonal interactions in the blacklegged kittiwake, *Rissa tridactyla*: links between breeding performance and winter distribution / M.I. Bogdanova, F. Daunt, M. Newell, R.A. Phillips, M.P. Harris, S. Wanless // *Proceedings of the Royal Society B: Biol. Sci.* 2011. Vol. 278. P. 2412–2418.

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4.012
УДК 598.2:576.895.1 + 591.111.1

В.В. Куклин, М.М. Куклина

Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

ИТОГИ ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ММБИ В 2015–2019 гг.

Аннотация

Представлены важнейшие результаты исследований по паразитологии морских птиц, проведенных в Мурманском морском биологическом институте в 2015–2019 гг. Определены причинно-следственные связи между распределением животных-хозяев и распространением гельминтов, установлены сходства и различия паразитарных систем в разных географических районах, получено более полное представление о паразито-хозяйинных взаимоотношениях морских птиц и их гельминтов. Описаны прямые и косвенные последствия влияния гельминтов на хозяев на физиологическом и биохимическом уровнях.

Ключевые слова: гельминты, морские птицы, индикаторные свойства паразитофауны, биохимические параметры, физиология питания.

V.V. Kuklin, M.M. Kuklina

Murmansk Marine Biological Institute RAS, Murmansk, Russia

RESULTS OF PARASITOLOGICAL RESEARCHES OF MMBI IN 2015–2019

Abstracts

The most important results of research on seabirds parasitology conducted at the Murmansk Marine Biological Institute in 2015–2019 are presented. Causal relationships between the distribution of hosts and the spread of helminths are determined. Similarities and differences of parasitic systems in different geographical areas are established. A more complete understanding of the parasitic-host relationship between seabirds and their helminths is obtained. Direct and indirect impact of helminths on hosts at the physiological and biochemical levels are described.

Keywords: helminths, seabirds, indicator properties of helminthfauna, biochemical parameters, nutrition physiology.

Введение. Северные моря в силу особенностей экологических условий и структуры природных сообществ представляют собой уникальный полигон для проведения паразитологических исследований. Видовое и экологическое многообразие потенциальных промежуточных

и окончательных хозяев обуславливают широкое распространение в биоценозах морей российского Севера большого количества паразитов со сложными жизненными циклами. На сегодняшний день только у высших звеньев пищевых цепей в Баренцевом и Карском морях уже обнаружено более 200 видов паразитов, и эти данные регулярно дополняются. Кроме того, паразиты играют огромную роль в потоке вещества и энергии, причем часто между организмами, не имеющими прямых экологических связей. Поэтому вклад паразитов в функционирование и устойчивость морских экосистем весьма заметен и, скорее всего, еще не оценен полностью.

Ввиду многочисленности и высокой подвижности особую роль и в циркуляции паразитов, и в транспорте инвазий играют морские птицы. Несмотря на длительную историю изучения экологии и систематики гельминтов в северных морях и накопленные обширные знания о разнообразии паразитофауны морских птиц, все эти данные далеки от объединения в целостную и всеобъемлющую картину. Соответственно, все отчетливее проявляется необходимость понимания общих закономерностей в географическом распределении паразито-хозяинных комплексов и систем, их эволюционной истории и динамики в различных временных масштабах.

Еще меньше известно о влиянии гельминтов на физиологическое состояние морских птиц, которым в Арктике для поддержания нормального физиологического состояния необходимо расходовать больше внутренних ресурсов, чем в более низких широтах. За исключением экстремальных случаев, когда воздействие паразитов вызывает массовую смертность хозяев (например, в результате птичьей холеры) (Handling ..., 2011; Avian ..., 2012), в научной литературе очень немного описаний изменений здоровья морских птиц, их репродуктивного успеха и, в конечном счете, жизнеспособности и эволюционного развития в результате влияния паразитов. Принято считать, что негативные для хозяев последствия наблюдаются только в случаях высокой интенсивности инвазии, но детальных исследований, подтверждающих или опровергающих это утверждение, крайне мало.

Кроме того, морские птицы являются “долгожителями” и обычно размножаются в постоянных, больших и плотных колониях, и это часто способствует поддержанию очагов инвазии многими гельминтами на протяжении длительного времени (The role ..., 2016). Некоторые виды морских птиц (например, чайки) часто контактируют с людьми в “антропогенных ландшафтах” и могут быть источником зоонозных заболеваний.

В связи с этим среди основных целей паразитологических исследований ММБИ следует выделить оценку разнообразия паразитов в северных морских биоценозах и их роли в качестве индикаторов состояния популяций хозяев и основных параметров экосистем,

определение роли и значимости различных видов животных-хозяев в циркуляции паразитов в прибрежных и пелагических экосистемах морей Севера, выявление особенностей функционирования пищеварительных систем у животных, зараженных гельминтами и свободных от инвазии (и, как следствие, оценку влияния паразитов на физиологическое состояние, поведение, встречаемость и распределение хозяев), комплексный анализ взаимных адаптаций в системе паразит–хозяин, обеспечивающих существование паразитов как биологических видов, на физиологическом и биохимическом уровнях.

Паразитологические исследования. По итогам анализа фауны гельминтов птиц Баренцева моря и изучения взаимоотношений между паразитами и хозяевами, проведенных в 2015–2019 гг., выявлен ряд важных особенностей экологии, биогеографии и физиологии гельминтов, позволяющих оценить роль паразитических червей в морских экосистемах и степень их влияния на окончательных хозяев на уровне отдельных особей и популяций.

Описаны состав и структура фауны гельминтов с пресноводными жизненными циклами, паразитирующих у морских птиц на Баренцевом море и в западной части Карского моря. По результатам обследования 17 видов птиц в нескольких районах Баренцева моря (Мурманское побережье, Новая Земля, Шпицберген, открытая акватория, Печорское море) и в западной части Карского моря (восточная часть пролива Карские Ворота, Байдарацкая губа) зарегистрировано 30 видов паразитов (10 видов трематод, 14 – цестод, 5 – нематод, 1 – скребней), циркулирующих в пресноводных биоценозах (Куклин, 2018). По итогам статистической обработки и кластерного анализа материала установлено, что фауна гельминтов с пресноводными жизненными циклами во многом специализирована в зависимости от таксономического статуса и особенностей экологии хозяев. У птиц, гнездящихся вдали от побережья (западносибирская чайка, морской песочник, гага-гребенушка), преобладают паразиты, у которых роль промежуточных хозяев играют пресноводные беспозвоночные. Для большинства видов чаек (серебристой, морской, моевки, бургомистра), использующих в сезон размножения в качестве кормовых биотопов и море, и пресные водоемы, более характерно наличие в гельминтофауне видов, в циркуляции которых участвуют рыбы. В птицах, не имеющих в гнездовой период трофических связей с пресноводными биоценозами (чистиковые, глупыш, обыкновенная гага), чаще всего встречаются паразиты, демонстрирующие широкую специфичность к различным типам хозяев и высокую толерантность к колебаниям солености и температуры. Заражение птиц этой группы происходит либо при длительном пребывании на распресненных участках морской акватории, либо при использовании в пищу проходных рыб после их выхода в море. Гельминты, с равным успехом использующие в качестве промежуточных и паратенических

хозяев пресноводных и морских гидробионтов (например, нематоды *Paracuaria adunca* и *Streptocara crassicauda*), имеют наиболее широкое распространение и способны успешно завершать жизненные циклы в окончательных хозяевах, заметно отличающихся друг от друга в плане кормовой пластичности и не имеющих близких филогенетических связей. Наибольшее количество видов пресноводных паразитов характерно для моевок и морских чаек (по 9), морских песочников (10) и серебристых чаек (11). Люрики, гагарки, тупики, полярные крачки и сибирские гаги свободны от инвазии этими гельминтами. Максимальное количество видов паразитов с пресноводными жизненными циклами найдено у морских птиц на Мурманском побережье, хотя вообще такие гельминты отмечены практически во всех районах, включая высокоширотные архипелаги и открытую акваторию Баренцева моря.

Установлено, что, несмотря на неоднородность экологических условий и распределения потенциальных хозяев в различных районах Баренцева моря, 8 видов гельминтов, завершающих развитие в морских птицах, имеют повсеместное распространение в регионе. В состав этой группы входят представители всех основных таксонов паразитических червей (1 вид трематод, 5 – цестод, 1 – нематод, 1 – скребней). Данные о паразитах и их окончательных хозяевах в различных районах представлены в табл. 1.

Для большинства видов гельминтов характерны индивидуальные особенности путей трансмиссии (разное количество промежуточных хозяев, приуроченность к прибрежным или пелагическим биоценозам, степень специфичности). Сведения о жизненном цикле нематод *Stegophorus stellaepolaris* в научной литературе отсутствуют. Биология и экология остальных гельминтов имеет ряд особенностей. Для 5 видов характерен двуххозяинный жизненный цикл (один промежуточный + окончательный хозяин), а циркуляция цестод р. *Tetrabothrius* происходит при участии двух промежуточных хозяев. Реализация жизненного цикла *Microphallus pseudopygmaeus*, *Microsomacanthus microsoma* и *Polymorphus phippii* приурочена к прибрежным экосистемам, а цестод родов *Alcataenia* и *Tetrabothrius* – к биоценозам пелагиали. Для *Tetrabothrius minor* характерна узкая специфичность – половозрелые стадии этих цестод найдены только в глупышах. Количество окончательных хозяев у остальных гельминтов варьировало от 3 до 10 видов. При этом некоторые паразиты проявляли широкую специфичность по отношению и к промежуточным хозяевам. В частности, скребни *P. phippii* на Мурмане в этом качестве используют амфипод *Gammarus oceanicus*, а в высоких широтах – вид *G. setosus*. У трематод *M. pseudopygmaeus* в южных районах моря роль промежуточных хозяев играют главным образом моллюски р. *Littorina*, на Земле Франца-Иосифа и в северной части Новой Земли эту функцию выполняют уже представители р. *Margarites*. Сведения о промежуточных хозяевах обнаруженных гельминтов и источники обобщены в табл. 2.

Таблица 1

**Гельминты птиц, имеющие повсеместное распространение
в Баренцевоморском регионе, и их хозяева**

Table 1

Helminths of seabirds that are ubiquitous in the Barents Sea region

Вид гельминта	Мурманское побережье	Шпицберген	Земля Франца- Иосифа	Новая Земля	Печорское море
Trematoda					
<i>Microphallus pseudopygmaeus</i>	1	1, 4	1	1	1, 2
Cestoda					
<i>Alcataenia armillaris</i>	5, 6, 7	6	6	6, 8	6
<i>Alcataenia larina</i>	7, 8, 10, 11, 12, 13	7	7	7	13, 14
<i>Microsomacanthus microsoma</i>	1, 3	1, 4 13, 14	1	1, 2, 13, 15	1, 2
<i>Tetrabothrius erostris</i>	7, 10, 11, 13	7, 13	7, 13	6, 7	9, 13
<i>Tetrabothrius minor</i>	14	14	14	14	14
Nematoda					
<i>Stegophorus stellaepolaris</i>	5, 6, 7, 8, 10, 11, 13, 14	6, 13, 14	14	6, 7	1, 2, 13, 14
Acanthocephala					
<i>Polymorphus phippi</i>	1, 3, 7, 8	1, 13, 16	1	1, 4, 16	1, 2, 13

ПРИМЕЧАНИЕ. 1 – обыкновенная гага, 2 – гага-гребенушка, 3 – Стеллерова гага, 4 – морской песочник, 5 – тонкоклювая кайра, 6 – толстоклювая кайра, 7 – моевка, 8 – атлантический чистик, 9 – западносибирская чайка, 10 – серебристая чайка, 11 – морская чайка, 12 – тупик, 13 – бургомистр, 14 – глупыш, 15 – морянка, 16 – полярная крачка.

Единственной общей особенностью, характерной для путей трансмиссии всех вышеуказанных видов паразитов, оказалась автономность их жизненного цикла, в котором отсутствуют свободноживущие стадии. В этих случаях у гельминтов во внешнюю среду попадают лишь содержащие личинок яйца с плотной оболочкой, а передача инвазионного начала от одного хозяина другому происходит исключительно по трофическим сетям. Автономный жизненный цикл имеет равные шансы на успешную реализацию и в арктических, и в субарктических экосистемах. Влияние абиотических факторов при такой схеме циркуляции сведено к минимуму, и необходимым условием становится только наличие потенциальных хозяев.

Промежуточные хозяева гельминтов птиц, имеющих повсеместное распространение в Баренцевоморском регионе

Intermediate hosts of seabirds helminths that are ubiquitous in the Barents Sea region

Вид гельминта	I промежуточный хозяин	II промежуточный хозяин	Литературный источник
Trematoda			
<i>Microphallus pseudopygmaeus</i>	Моллюски – гастроподы родов <i>Littorina</i> , <i>Margarites</i> , <i>Solariella</i> , <i>Cryptonatica</i>	–	Галактионов, 2009
Cestoda			
Представители р. <i>Alcataenia</i>	Планктонные ракообразные р. <i>Thysanoessa</i>	–	Shimazu, 1975
Представители р. <i>Tetrabothrius</i>	Планктонные ракообразные	Пелагические рыбы, головоногие моллюски	Темирова, Скрыбин, 1978
<i>Microsomacanthus microsoma</i>	Прибрежные ракообразные родов <i>Amphitoe</i> , <i>Gammarus</i>	–	Успенская, 1963; Марасаева, 1990
Nematoda			
<i>Stegophorus stellaepolaris</i>	?	?	–
Acanthocephala			
<i>Polymorphus phippi</i>	Прибрежные ракообразные сем. Gammaridae	–	Успенская, 1963; Хохлова, 1986

Для трактовки полученных результатов значение могут иметь эволюционный и биогеографический аспекты. Наличие автономного жизненного цикла представляет собой результат эволюции паразитов в экстремальных условиях среды. По этой причине в Баренцевоморском регионе широко распространены виды, имеющие тихоокеанское происхождение (в Северной Пацифике экосистемы в течение долгого времени развивались в условиях холодноводного режима) – например, цестоды р. *Alcataenia*. Повсеместно встречаются также цестоды р. *Tetrabothrius*, становление жизненного цикла которых происходило в океанической пелагиали при низкой плотности распределения потенциальных хозяев и необходимости преодоления больших расстояний. Среди наиболее распространенных в Баренцевоморском регионе гельминтов морских птиц нет эндемиков Северной Атлантики, где развитие биоты вплоть до раннего плиоцена протекало в условиях субтропического климата.

Обследование ряда видов птиц (бургомистров *Larus hyperboreus*, западносибирских чаек *Larus heuglini*, моевок *Rissa tridactyla*, атлантических глупышей *Fulmarus glacialis*, обыкновенных гаг *Somateria mollissima*, гаг-гребенушек *Somateria spectabilis*) у западного побережья о. Вайгач, в восточной части пролива Карские Ворота и в северной части Байдарацкой губы Карского моря показало, что их гельминтофауна имеет очень сложный состав. Наряду с видами, циркулирующими в морских экосистемах и имеющими повсеместное или циркумполярное распространение (цестоды родов *Alcataenia*, *Microsomacanthus*, *Tetrabothrius*, скребни родов *Polymorphus* и *Corynosoma*), а также гельминтами, жизненные циклы которых реализуются в пресных водоемах (трематоды родов *Diplostomum* и *Plagiorchis*, цестоды родов *Diphyllobothrium* и *Paricterotaenia*), в каждом районе обнаружены и свои “эндемики”, и паразиты, не характерные для местной фауны. Из представителей бореального комплекса у птиц в Карском море обнаружены трематоды *Gymnophallus somateriae*, *M. pseudopygmaeus*, *Cryptocotyle concavum*, цестоды *Wardium cirrosa*. В баренцевоморской части исследуемой акватории у чаек обнаружены характерные для сибирской гельминтофауны ленточные черви *Laricanthus lateralis*. Таким образом, установлено, что район, охватывающий восточную часть Печорского моря и юго-западную часть Карского моря, представляет собой область взаимопроникновения бореальной и сибирской фаун гельминтов. Видимо, имеется несколько причин этого феномена:

1. Рассеивание инвазионного начала (яиц гельминтов) кочующими видами птиц (бургомистр, глупыш, моевка, западносибирская чайка и др.) при перемещении из юго-восточной части Баренцева моря в юго-западные районы Карского моря и в обратном направлении;

2. Взаимный перенос зоопланктона (потенциальных промежуточных хозяев, зараженных личинками гельминтов) между Баренцевым и Карским морями с помощью течений;

3. Автономность жизненного цикла (отсутствие свободноживущих стадий) и широкая специфичность к хозяевам, характерны для многих обнаруженных гельминтов;

4. Массовый перенос инвазионного начала водоплавающими птицами (прежде всего морскими утками из западносибирских популяций), мигрирующими по Восточно-Атлантическому пролетному пути; ключевыми районами их остановок для откорма служат прибрежные зоны островов Вайгач, Долгий и Колгуев в Печорском море.

По результатам комплексного анализа экологии и состава гельминтофауны морских птиц разработаны критерии для определения видов-индикаторов паразитологической обстановки в Баренцевом море. Как правило, детальную оценку можно получить только в результате комплексного обследования максимально возможного числа промежуточных и окончательных хозяев паразитов. На практике проведение таких работ

часто затруднено, а порой и невозможно из-за методических сложностей. Поэтому с целью получения общего представления о состоянии и функционировании паразитарных систем в ряде случаев удобна для использования информация, полученная с помощью индикаторных методов оценки.

Для оценки фоновой паразитологической обстановки при выборе вида-индикатора первостепенное значение среди критериев, необходимых для его определения, имеют следующие:

а) широкий спектр питания (шансы на попадание в окончательного хозяина имеет максимально возможное число видов паразитов);

б) повсеместное распространение на территории района, в котором проводятся исследования (минимизируются риски “случайного пропуска” локальных очагов инвазии);

в) высокая численность (позволяет получить статистически достоверные данные);

г) достаточно низкая физиологическая резистентность (паразиты имеют возможность полноценного развития в неспецифичном окончательном хозяине).

Из представителей баренцевоморской орнитофауны основным требованиям для использования в этом качестве соответствует полярная чайка – бургомистр *L. hyperboreus*. Анализ результатов наших исследований и литературных сведений показал, что из общего числа паразитов всех баренцевоморских птиц, циркулирующих в морских экосистемах и определенных с точностью до вида, у бургомистров обнаружено 55.7 % гельминтов (34 вида из 61) (Куклин, 2017). В этих птицах не были найдены лишь сравнительно редкие “эндемики” Мурманского побережья, а также несколько видов, жизненные циклы которых реализуются в условиях пелагиали на открытой акватории моря. Необходимо также отметить, что ни один из видов гельминтов, обнаруженных у бургомистров, не был специфичным паразитом этих чаек – у каждого в качестве окончательного хозяина на Баренцевом море отмечен, как минимум, еще один вид птиц.

В свою очередь, анализ зараженности паразитами атлантических глупышей (*F. glacialis*) в различных районах показал, что их гельминтофауна обладает многими свойствами для использования в качестве индикатора состояния и возможных изменений в пелагических экосистемах Баренцева моря (Куклин и др., 2018). Известно, что для морских экосистем Арктики характерны и единовременные, и циклические изменения, обусловленные влиянием природных и антропогенных факторов. При этом пелагические сообщества представляют собой “звенья быстрого реагирования” как на краткосрочные, так и на долговременные флуктуации среды (Макаревич, Ишкулов, 2010; Климатические ..., 2010). В Баренцевоморском регионе надежным индикатором изменений в пелагиали может служить именно

гельминтофауна глупышей ввиду их стабильно высокой численности практически на всех участках открытой акватории. Благодаря полифагии и незначительному разнообразию “фоновых” видов паразитов любые вариации в составе рациона вследствие изменения условий среды незамедлительно отражаются на зараженности птиц. В открытом море потребление глупышами отходов промысла приводит к увеличению их инвазии гельминтами, циркулирующими в придонных биоценозах, а в прибрежных районах следствием питания птиц животными литорально-сублиторального комплекса является появление в их паразитофауне видов, распространение которых ограничено узкой зоной побережья. Соответственно, при наличии необходимой информации о путях циркуляции гельминтов по составу и динамике фауны паразитических червей глупышей можно отслеживать возможные изменения в экосистемах пелагиали Баренцева моря (обилие и распределение планктонных организмов, пути миграций пелагических рыб, появление видов-вселенцев) и определять их вероятные причины (климатические флуктуации, изменение гидрологических условий, чрезмерное изъятие биоресурсов, направленная интродукция).

Биохимические исследования. В результате экспериментальных исследований впервые диагностировано, что гомогенат ленточных червей, паразитирующих в кишечнике морских птиц, ингибирует активность ключевого фермента белкового обмена окончательных хозяев – трипсина. Известно, что гельминты, паразитирующие в желудочно-кишечном тракте позвоночных животных, вынуждены противостоять воздействию высоко активных пищеварительных ферментов хозяина, главным образом протеазам, гидролизующим белки. Основными объектами для большинства ранее проведенных исследований служили круглые черви – нематоды, для которых характерно наличие многослойной защитной оболочки (кутикулы). Работ, посвященных ингибиторам протеаз у цестод – гельминтов, лишенных защитного покрова и поэтому особенно уязвимых для воздействия ферментов белкового обмена – немного. При этом главным образом исследовали особенности ингибирования протеолитических ферментов промежуточных хозяев личинками ленточных червей (Matskasi, Juhasz, 1977; Taylor, Hoole, 1994). Попытки обнаружить ингибиторную активность или выделить ингибиторы протеаз у половозрелых червей в окончательных хозяевах были редкими и представляли собой в основном исследования лабораторных объектов, искусственно инвазированных лентецами. Поэтому изучение инактивации цестодами протеаз позвоночных животных из природных популяций представляет особый интерес. Необходимо отметить актуальность таких исследований для птиц в связи с высокой интенсивностью метаболизма этих животных.

На примере цестоды *T. minor* (сем. Tetrabothriidae) из кишечника атлантического глупыша показано, что гомогенат червей снижает

активность сериновых протеаз (прежде всего трипсина) на 28.3–45.3 % в зависимости от концентрации фермента (Куклина, 2015). Продемонстрировано, что в отделах кишечника с более высокой интенсивностью инвазии *T. minor* (как правило, в передних) снижается доля сериновых протеаз в слизистой оболочке кишки хозяина. Механизм ингибирования пока остается невыясненным. Предположительно, цестоды выделяют особые “связывающие” белковые соединения, блокирующие гидролитическую активность протеаз.

По результатам изучения физиологии питания цестод установлено, что основное значение для эффективности пищеварения гельминтов имеют кормовой рацион и возраст хозяина. Наиболее активное поглощение питательных веществ ленточными червями происходит при паразитировании в организме молодых животных, в кормовом спектре которых преобладают белковые компоненты. В качестве объектов изучения были выбраны цестоды *T. erostris* (сем. Tetrabothriidae), широкая специфичность которых позволяет им успешно развиваться в нескольких видах баренцево-морских птиц – морских и серебристых чайках, бургомистрах, моевках, короткохвостых поморниках (Куклин, Куклина, 2005).

Исследованы ленточные черви *T. erostris* из тонкого кишечника моевки *R. tridactyla* и серебристой чайки *Larus argentatus*. Тетработриид извлекали из тонкой кишки птиц. С помощью метода последовательной десорбции (Кузьмина, 1976) изучена прочность фиксации пищеварительных ферментов на поверхности тегумента *T. erostris*. Измеряли общую гликолитическую и протеолитическую активности (Anson, 1938; Алексеенко, 1968; Уголев, Иезуитова, 1969). Для характеристики особенностей пищеварения червей рассчитывали ряд коэффициентов. Рассматривали отношение активности ферментов, участвующих в мембранном пищеварении к активности ферментов, участвующих в полостном пищеварении (М/П), а также соотношение активностей ферментов в десорбированных фракциях к активности ферментов гомогената (Д/Г). Результаты измерений представлены на рис. 1.

Согласно полученным данным, активности пищеварительных ферментов тетработриид, паразитирующих в тонкой кишке взрослых серебристых чаек и их птенцов, не имеют значительных отличий. В то же время при использовании моевки в качестве окончательного хозяина возраст птицы для *T. erostris* имеет большое значение. Активности и гликозидаз, и протеаз тетработриид из кишечника птенцов превышают аналогичные показатели *T. erostris* из тонкой кишки взрослых птиц более чем в 2 раза.

При исследовании кинетики десорбции ферментов с пищеварительно-транспортной поверхности тегумента тетработриид также выявлены важные особенности. Показатели активности ферментов гидролиза углеводов у *T. erostris* из тонкой кишки моевки по сравнению с *T. erostris* серебристой чайки имели ряд отличий. Во-первых, значения активности

гликозидаз в гомогенате червей из моевок намного были выше, особенно в гомогенате гельминтов из кишечника птенцов. Во-вторых, процессы полостного и мембранного пищеварения на поверхности стробилы *T. erostris* в моевках идут интенсивнее, о чем свидетельствуют рассчитанные коэффициенты. Так, значения Д/Г у серебристых чаек составили 0.45 для птенцов и 0.27 для взрослых особей, а у моевок – 2.71 для птенцов и 1.02 для взрослых особей. Таким образом, есть все основания полагать, что транспорт питательных веществ через тегумент цестод, паразитирующих в птенцах моевок, идет наиболее интенсивно.

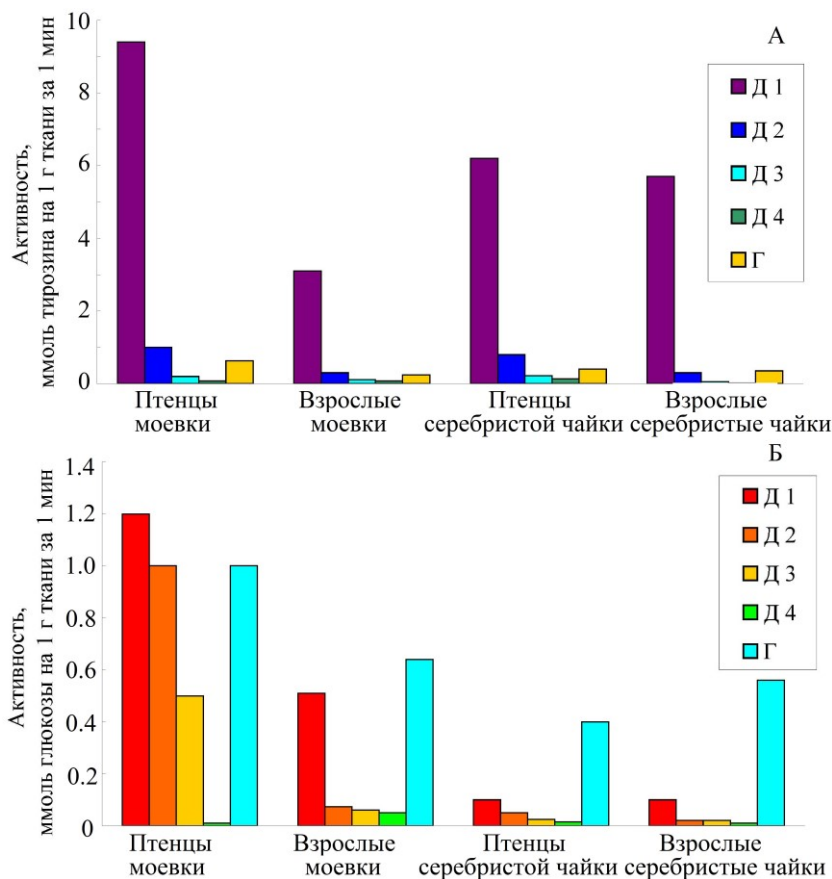


Рис. 1. Активность протеаз (А) и гликозидаз (Б), десорбированных с поверхности *T. erostris* из тонкого кишечника моевки и серебристой чайки:

Д₁ – фракция, содержащая ферменты, локализованные в межворсиночном пространстве и участвующие в полостном пищеварении; Д₂, Д₃ и Д₄ – фракции, содержащие ферменты, адсорбированные на пищеварительно-транспортной поверхности червей и участвующие в мембранном пищеварении; Г – фракция, ферменты которой прочно связаны с покровами паразитов и их внутренних органов

Fig. 1. Activity of proteases (А) and glycosidases (Б) desorbed from the surface of tapeworm *T. erostris* from the small intestine of the kittiwake and herring gull:

Д₁ – fraction containing enzymes localized in the interstitial space and involved in cavitary digestion; Д₂, Д₃ and Д₄ – fractions containing enzymes adsorbed on the digestive transport surface of tapeworm and involved in membrane digestion; Г – fraction whose enzymes are strongly associated with the tegument and internal organs of *T. erostris*

На основании анализа полученных результатов можно предположить, что выявленные закономерности объясняются особенностями питания как самих паразитов, так и их хозяев. Основу рациона моевок составляет рыба, а *T. erostris* – довольно крупные черви, которым для нормального развития требуется большое количество именно белкового “строительного материала” (спектр кормов серебристой чайки обладает большим разнообразием, и значительную долю в нем могут составлять углеводные и липидные компоненты – в частности, пищевые отбросы и растительные корма). К тому же птенцы большую часть пищи получают от родителей в полупереваренном состоянии, и это очень облегчает ее окончательную обработку и усваивание паразитами. Также у птенцов еще недостаточно развита система защитных реакций, и гельминты чувствуют себя в них гораздо комфортнее, чем во взрослых птицах.

Определена клиническая картина и основные причины усиления негативного влияния гельминтов на организм морских птиц при совместной инвазии несколькими видами паразитов. Установлено, что определяющее значение имеет отсутствие межвидовой конкуренции между гельминтами по причине их локализации в разных участках пищеварительной системы птиц.

Как правило, в природных условиях у большинства морских птиц моноинвазии встречаются редко. В частности, у моевок Баренцева моря в каждой особи обычно паразитируют представители 2–3 видов гельминтов, а у чаек р. *Larus* и обыкновенных гаг может быть 7–8 видов. При этом влияние гельминтов на обмен веществ хозяев и их общее негативное воздействие различаются в зависимости от таксономической принадлежности паразитов и интенсивности инвазии.

На примере моевок было установлено, что наибольшее количество статистически достоверных отклонений гематологических и биохимических показателей от контрольных значений наблюдается при одновременной инвазии птиц тремя видами гельминтов – цестодами *Alcataenia larina* и *T. erostris* и нематодами *P. adunca*. Некоторые показатели (в частности, соотношение числа гетерофилов к числу лимфоцитов – Г/Л) достоверно отличались от нормы только в этом случае.

Синергетическое воздействие гельминтов (или кумулятивный негативный эффект) на организм хозяина при таком варианте инвазии, видимо, обусловлен тем, что разные виды паразитов локализуются в разных отделах желудочно-кишечного тракта птиц, и между ними отсутствует конкуренция за пространство и пищевые ресурсы. Нематоды *P. adunca* обычно поселяются под кутикулой мускульного отдела желудка птиц, цестоды *A. larina* – в проксимальных отделах тонкого кишечника, а *T. erostris* – в его средней части. Такое разделение позволяет паразитировать в одной птице большому количеству особей гельминтов, что вызывает у хозяев “иммунное утомление” и общее ослабление защитных реакций.

Впервые установлено, что для прижизненной диагностики инвазии морских птиц ленточными червями (цестодами) важным показателем

является индекс ИСЭЛ (соотношение числа эозинофилов и лимфоцитов в крови). У зараженных птиц наблюдается его двукратное увеличение по сравнению с контрольными значениями; при иных формах патологий аналогичных изменений не отмечено.

Прижизненная диагностика физиологического состояния птиц и здоровья их популяций в природных условиях – одна из важнейших задач экосистемных исследований. К числу факторов, часто вызывающих клинические отклонения от нормы, безусловно, относятся и паразитарные инвазии. Однако надежных маркеров, свидетельствующих о патологических изменениях в организме птиц, зараженных гельминтами, к настоящему времени очень немного, а для получения этих показателей необходимы комплексные биохимические анализы внутренних органов и тканей.

По результатам изучения формулы крови нескольких видов птиц Баренцева моря установлено, что при общей разнонаправленной динамике большинства количественных параметров значение ИСЭЛ у особей, зараженных цестодами, стабильно и превышает контрольные значения примерно в 2 раза. В частности, у моевок, инвазированных ленточными червями *A. larina* (количество зараженных особей – 11 при средней интенсивности инвазии 26.0 ± 5.7 экз., количество контрольных особей – 10), ИСЭЛ увеличен в 2.1 раза; у серебристых чаек при инвазии лентецами *Diphyllobothrium dendriticum* (количество зараженных особей – 5 при средней интенсивности инвазии 1.6 ± 0.2 экз., количество контрольных особей – 7) отмечено возрастание этого индекса в 1.8 раза; у морских чаек (*Larus marinus*) при заражении *T. erostris* (количество зараженных особей – 7 при средней интенсивности инвазии 10.3 ± 4.4 экз., количество контрольных особей – 7) ИСЭЛ возрастает в 1.75 раза (рис. 2).

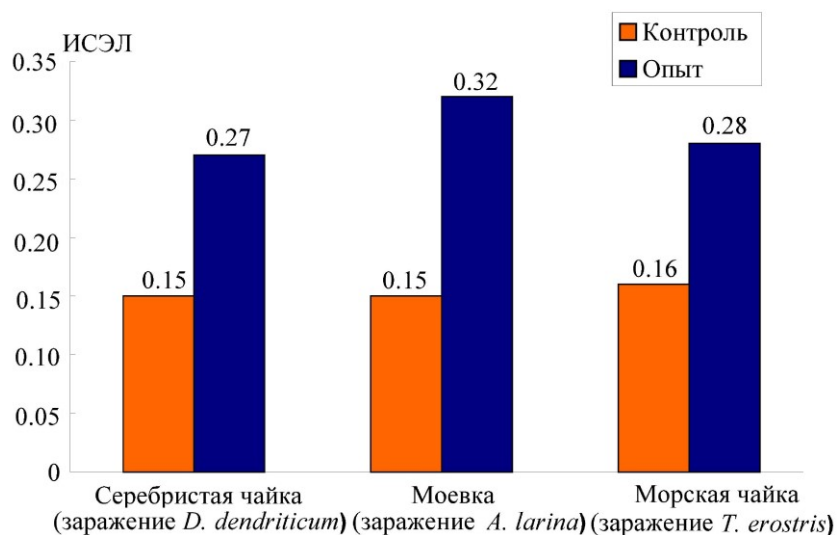


Рис. 2. Значения индекса соотношения эозинофилов и лимфоцитов в крови морских птиц при инвазии цестодами

Fig. 2. The values of the index ratio eosinophils/lymphocytes in the blood of seabirds infested by cestodes

Изменение величины индекса ИСЭЛ происходит за счет увеличения количества эозинофилов при одновременном снижении числа лимфоцитов. По всей вероятности, это обусловлено сложными физиологическими последствиями, вызванными паразитированием цестод. Возрастание количества эозинофилов свидетельствует об общей аллергической реакции организма птиц в ответ на раздражающее воздействие крупных гельминтов на слизистую поверхность кишечника и выделение ими большого количества токсичных метаболитов. Уменьшение количества лимфоцитов, видимо, связано с появлением очагов воспаления в зонах контактов прикрепительных аппаратов цестод (сколексов и микротрихий тегумента) со стенкой кишки хозяина.

Заключение. Полученные данные вносят существенный вклад в оценку состояния и динамики паразитологической ситуации в северных морях (включая Баренцево) и определения влияния паразитов на физиологическое состояние, поведение, встречаемость и распределение хозяев. Установлено, что современная фауна паразитов баренцевоморских птиц имеет сложное происхождение, а ее структура и особенности географического и межвидового распределения связаны с относительным эволюционным возрастом паразито-хозяинных систем, экологией хозяев и специфичностью паразитов. При анализе данных было принято во внимание, что Баренцево море освободилось от ледникового покрова лишь около 9 тыс. лет назад, и поэтому в настоящее время здесь вряд ли имеются эндемичные паразито-хозяинные комплексы, появившиеся в результате самостоятельной эволюции в этом регионе. В своем подавляющем большинстве они представляют собой следствие экспансии из Северной Атлантики в постледниковый период. Экологическая обстановка в Баренцевом море, как и во многих “новообразованных” районах, очень динамична. Каждый новый этап исследований заставляет вносить коррективы в имеющийся материал, поскольку экспансия биоты из Атлантики и сибирских морей разными темпами продолжается. Но уже достаточно очевидно, что в биоценозах Баренцева и Карского морей гельминты стремятся прежде всего осуществить сам процесс трансмиссии и циркуляции в целом, а не сохранять специфичные связи с определенной группой хозяев.

Паразитарная инвазия нередко вызывает ряд серьезных нарушений в пищеварении и обмене веществ у многих видов морских птиц, а также угнетение функций внутренних органов. В ряде случаев негативный эффект паразитарного пресса усиливается – прежде всего при инвазии птиц несколькими видами гельминтов. Синергетическое воздействие гельминтов при заражении птиц несколькими видами особенно ярко проявляется в тех случаях, когда разные виды паразитов локализируются в различных отделах желудочно-кишечного тракта, поскольку между ними отсутствует конкуренция за пространство и пищевые ресурсы.

Обнаруженные у птиц Баренцева моря гельминты в своем большинстве не оказывают летального, патогенного влияния на организм окончательных хозяев. Но эколого-физиологические исследования,

проведенные на Восточном Мурмане, позволили установить, что многие птицы в период размножения находятся в состоянии стресса. В качестве одной из важнейших причин этого следует рассматривать негативное воздействие на физиологическое состояние птиц гельминтов, паразитирующих в кишечнике. Количественные показатели инвазии некоторых видов птиц (прежде всего крупных чаек и морских уток) часто имеют очень высокие значения, следствием чего было заметное изменение активности ферментов белкового и углеводного обменов. Установленные изменения лейкоцитарной формулы и гематологических индексов у птиц, зараженных гельминтами, доказывают необходимость учета фактора инвазии гельминтами (особенно в случаях “неспецифического паразитирования”) при оценке физиологического состояния арктических птиц.

Литература

Алексеевко Л.Н. Определение активности протеиназ по расщеплению белковых субстратов // Современные методы в биохимии. М.: Медицина, 1968. Т. 2. 112 с.

Галактионов К.В. Описание марит и определение статуса вида *Microphallus pseudopygmaeus* sp. nov. (Trematoda: Microphallidae) // Паразитология. 2009. Т. 43, № 4. С. 289–299.

Климатические изменения морских экосистем европейской Арктики / Г.Г. Матишов, С.Л. Дженюк, Д.В. Моисеев, А.П. Жичкин // Проблемы Арктики и Антарктики. 2010. № 3(86). С. 7–21.

Кузьмина В.В. Применение метода последовательной десорбции α -амилазы с отрезка кишки при изучении мембранного пищеварения у рыб // Вопросы ихтиологии. 1976. Т. 16, № 5. С. 944–946.

Куклина М.М. Взаимоотношения в системе “атлантический глупыш *Fulmarus glacialis*–цестода *Tetrabothrius minor* (Cestoda: Tetrabothriidae)”: физиологические аспекты // Паразитология. 2015. Т. 49, № 6. С. 433–443.

Куклин В.В. Бургомистр (*Larus hyperboreus* Gunnerus, 1767) Баренцева моря: обзор гельминтофауны и возможность использования в качестве индикатора паразитологической ситуации // Рос. паразитол. журн. 2017. Т. 41, № 3. С. 226–235.

Куклин В.В. Состав и экологические особенности фауны гельминтов с пресноводными жизненными циклами у птиц Баренцева моря // Рос. паразитол. журн. 2018. Т. 12, № 4. С. 24–40.

Куклин В.В., Куклина М.М. Гельминты птиц Баренцева моря: фауна, экология, влияние на хозяев. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2005. 289 с.

Куклин В.В., Куклина М.М., Ежов А.В. Гельминты атлантического глупыша *Fulmarus glacialis* (Procellariiformes: Procellariidae) Баренцева моря: состав, влияние на хозяев, индикаторные свойства // Зоол. журн. 2018. Т. 97, № 9. С. 1089–1099.

Макаревич П.Р., Ишкулов Д.Г. Структура и видовое разнообразие пелагических и донных биоценозов Баренцева моря в условиях меняющегося климата // Вестн. Мурманского государственного технического университета. 2010. Т. 13, № 4/1. С. 633–640.

Марасаева Е.Ф. Экологический анализ паразитофауны бокоплава *Gammarus oceanicus* на литорали Восточного Мурмана // Морфология и экология паразитов морских животных. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1990. С. 76–88.

Темирова С.И., Скрябин А.С. Основы цестодологии. Тетробротриаты и мезоцистоидаты. М.: Наука, 1978. 186 с.

Уголев А.М., Иезуитова Н.Н. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз // Исследование пищеварительного аппарата у человека (обзор современных методов). Л.: Наука, 1969. С. 187–192.

Успенская А.В. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 128 с.

Хохлова И.Г. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. М.: Наука, 1986. 277 с.

Anson M. The estimation of pepsin, tripsin, papain and cathepsin with hemoglobin // J. General Physiology. 1938. Vol. 22, № 1. P. 79–89.

Avian cholera, a threat to the viability of an Arctic seabird colony? / S. Descamps, S. Jenouvrier, H.G. Gilchrist, M.R. Forbes // PLoS ONE. 2012. Vol. 7, № 2 (e29659). P. 1–8.

Handling stress affects survival and reproduction of breeding female Common Eiders during an avian cholera outbreak / I. Butler, H.G. Gilchrist, S. Descamps, M. Forbes, C. Soos // J. Wildlife Management. 2011. Vol. 75, № 2. P. 283–288.

Matskasi I., Juhasz S. *Ligula intestinalis* (L., 1758): investigation on plerocercoid and adults for protease and protease inhibitor activities // Parasitologica Hungarica. 1977. Vol. 10. P. 51–60.

Shimazu T. Some cestodes and acanthocephalan larvae from euphasiid crustaceans collected in northern North Pacific Ocean // Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. 1975. Vol. 41, № 8. P. 813–821.

Taylor M., Hoole D. Modulation of fish lymphocyte proliferation by extracts and isolated proteinase inhibitors of *Ligula intestinalis* (Cestoda) // Fish and Shellfish Immunology. 1994. № 4. P. 221–230.

The role of seabirds of the Iles Eparses as reservoirs and disseminators of parasites and pathogens / K.D. McCoy, M. Dietrich, A. Jaeger, D. Wilkinson, M. Bastien, E. Lagadec, T. Boulinier, H. Pascalis, P. Tortosa, M. LeCorre, K. Dellagi, C. Lebarbenchon // Acta Oecologica. 2016. Vol. 72. P. 98–109.

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4.013

УДК 546.36 (268.45)

Г.В. Ильин, И.С. Усягина, Н.Е. Касаткина, Д.А. Валуйская
Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ СРЕДЫ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ АРКТИКИ В УСЛОВИЯХ СОВРЕМЕННОГО ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ

Аннотация

Проведен анализ радиоэкологической обстановки в водах арктических морей, востребованных в целях современного инновационного промышленного и социального развития российской Арктики. Проанализированы процессы, определяющие формирование современного радиоэкологического фона. Показано, что объемная активность

техногенных радионуклидов в водной среде арктических морей в последнее десятилетие стабильно находится на низком уровне. Это обусловлено общим влиянием глобальных источников радиоактивного загрязнения. Из них наиболее значимы атмосферные выпадения и трансокеанический перенос. Выявлено достоверное отличие концентрации ^{137}Cs в воде Баренцева и Карского морей от таковой в морях Лаптевых и Восточно-Сибирском. Это отличие определяется значительным влиянием загрязненных атлантических вод на моря Баренцево и Карское и слабым их воздействием на восточноарктические моря. Выявлены региональные и локальные закономерности распределения радионуклидов в среде полярных морей, наиболее важные для изучения и развития логистической сети в российской Арктике в условиях перспективного освоения их транспортных и промышленных ресурсов.

Ключевые слова: радионуклиды, объемная активность изотопов, ^{137}Cs , Арктика, морская вода, течения, фронтальная зона.

G.V. Ilyin, I.S. Usyagina, N.E. Kasatkina, D.A. Valuyskaya
Murmansk Marine Biological Institute RAS, Murmansk, Russia

RADIOECOLOGICAL STATUS OF ARCTIC MARINE ECOSYSTEMS AND CURRENT OCEAN AND COASTAL MANAGEMENT

Abstract

We examined the radioecological status of seawater from arctic seas currently used for coastal and offshore innovative industrial and socio-economic projects. We analyzed processes that affect the formation of the current radioecological background. We showed that the volumetric activity of man-made radionuclides in seawater has been steadily low over the past decade. We believe that this is caused by the general influence of global sources of radioactive contamination. Among them, atmospheric deposition and transoceanic transport are most significant. We determined a substantial difference between the concentration of ^{137}Cs in seawater of the Barents and Kara seas and that in the Laptev and East Siberian seas. This difference is determined by the significant influence of polluted Atlantic water on the Barents and Kara seas and its far weaker impact on the Laptev and East Siberian seas. We found out regional and local patterns of the distribution of radionuclides in the environment of arctic seas, which are the most important for the study and development of the logistics network in the Russian Arctic in the light of the prospective development of the transport and resources of those seas.

Keyword: radionuclides, specific activities isotopes, ^{137}Cs , Arctic, seawater, current, frontal area.

Введение. Арктика морская и прибрежная в настоящее время переживает новый этап промышленного освоения, гораздо более

масштабный и технологичный по сравнению с предшествующими этапами советского периода. Следует отметить, что освоение Арктики проходит в условиях так называемой “постядерной” эпохи. Применяемые технологические инновации предусматривают в первую очередь использование атомных энергетических установок на трассах Северного морского пути, в том числе, работающих в стационарном режиме. К инновационным видам природопользования следует отнести захоронения радиоизлучающих отходов и береговую инфраструктуру гражданского и военного атомного флота, в которой обращаются ядерные энергетические источники (РИТЭГ) и радиоактивные отходы (РАО).

В настоящее время в основе инновационной деятельности в Арктике лежит освоение нефтегазовых ресурсов: поиск, добыча, переработка и перевозка (рис. 1).

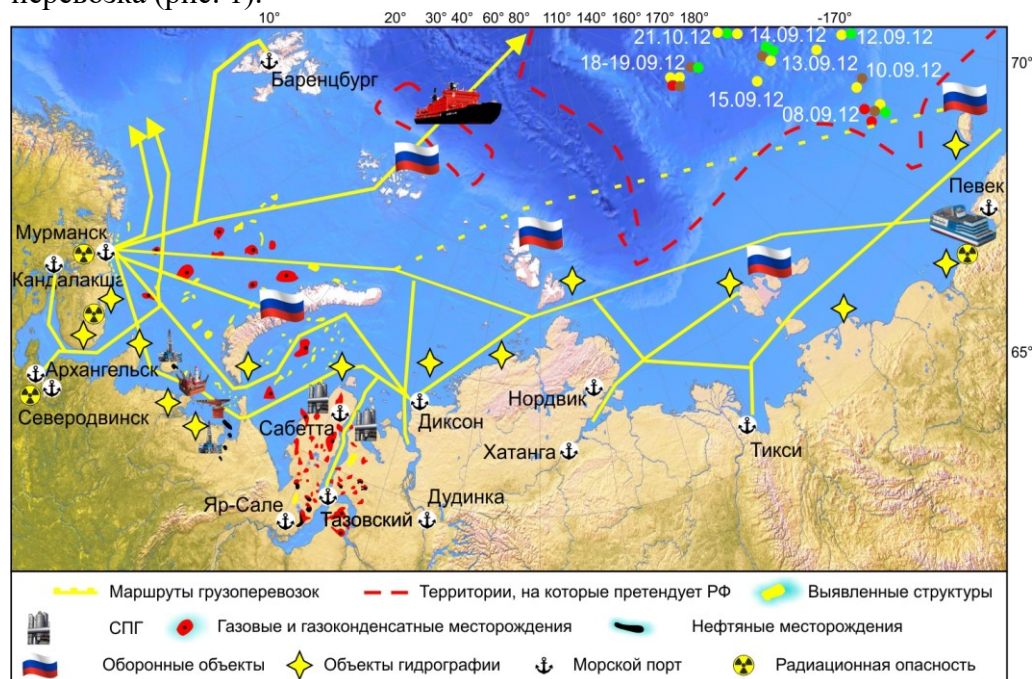


Рис. 1. Направления инновационного освоения морской Арктики
Fig. 1. Trends in innovative development of the marine Arctic

Важным направлением можно считать развитие международных морских транспортных путей. К этому относится модернизация и строительство портов, транспортных узлов, навигационной инфраструктуры и навигационного обслуживания ледокольным флотом.

За этим следует атомная энергетика, включая атомные энергетические установки действующих и проектируемых ледоколов, транспортных судов, плавучие энергетические блоки атомных тепловых электростанций (ПАТЭС). Первый из них – “Академик Ломоносов”, установлен в порту Певек в 2019 г.

Развивающейся отраслью морского арктического природопользования становится туризм.

Современное освоение Арктики сопровождается развитием системы обеспечения национальной безопасности и фундаментальными научными изысканиями, в том числе по обоснованию принадлежности России новых участков Арктического шельфа.

Радиоэкологическое загрязнение морей Арктики стало объективной реальностью с 1955 г. – после первого испытания атомного устройства на архипелаге Новая Земля. Радиоэкологическое загрязнение морей Арктики стало объективной реальностью с 1955 г. – после первого испытания атомного устройства на архипелаге Новая Земля. С тех радиационное загрязнение (малое или несколько повышенное) свойственно всем арктическим акваториям. При глобальном распространении техногенных радионуклидов на состояние отдельно взятых участков влияет в основном транзит загрязнителей и вторичные источники радиации. Риски радиационного загрязнения при любых эпизодических инцидентах с использованием источников ядерной энергии и обращением с радиоактивными отходами требуют постоянного изучения. Примерами реальности таких рисков служат крупнейшие аварии на Чернобыльской АЭС и АЭС “Фукусима Дайичи”, гибель подводных лодок “Комсомолец” и “Курск”, авария в хранилище радиоактивных отходов в губе Андреева, затонувшая у входа в Кольский залив подводная лодка К-159, захоронения РАО вблизи Новой Земли и др.

Однако современное радиоэкологическое загрязнение морей ассоциировалось в первую очередь с переносом радиоактивных загрязнителей течениями из Северной Атлантики и атмосферными выпадениями. Поступающие в Баренцево море и Арктический бассейн воды ветвей Северо-Атлантического течения на своем пути загрязнялись сбросами отходов западноевропейских радиохимических предприятий. В основном это сбросы в Ирландское море стоков комбината “Селлафилд” (Вакуловский и др., 1988; Матишов, Матишов, 2001).

В 1990-е годы взрывы на Новоземельском полигоне были закончены, а сбросы североευропейскими радиохимическими предприятиями были во много раз снижены. Однако поток атлантических вод остается в числе основных факторов радиационного загрязнения (Оценка ..., 2011; Ильин и др., 2015).

Результаты и обсуждение. Баренцево море. Формирование современного радиационного фона более всего изучено в Баренцевом море. Динамика радиационного состояния моря прослеживается с конца 1950-х гг. (начало радиоэкологических исследований). Западная часть его акватории вдоль линии от мыса Нордкап до о. Медвежий и далее до мыса Зюйдкап (о. Западный Шпицберген) всегда отмечалась как район максимального радиоактивного загрязнения воды. Однако уже к началу 2000-х гг. содержание радиоактивного ^{137}Cs в атлантических водах теплых течений заметно снизилось – от 26–30 до 2–3 Бк/м³, а к концу первого десятилетия нового века – до 1.2–2 Бк/м³.

В начале 2000-х гг. стал очевиден недостаток знаний о загрязнении вод западной части моря, через которую поступают техногенные радионуклиды с трансокеаническим потоком. Для устранения этого пробела в 2017–2019 гг. были проведены экспедиционные исследования вдоль западной географической границы Баренцева моря и в западной части моря в целом до 33°30' в. д. (разрез “Кольский меридиан”) (рис. 2). С целью получения более точной оценки загрязненности вод и выяснения вертикальной радиационной структуры вод было выполнено послойное взятие проб. Это позволило построить вертикальные разрезы распределения ^{137}Cs в водных массах и сопоставить полученные результаты с гидрологическими данными, в частности с данными по температуре и солености, которые наиболее адекватно характеризуют типологию водных масс в Баренцевом море. Дополнительно исследовалась область Полярной фронтальной зоны (ПФЗ), в том числе на микромасштабном полигоне в районе Западного желоба – на важнейших индикаторных участках транзита радиоактивных загрязнителей и наиболее выраженном участке ПФЗ (табл. 1).

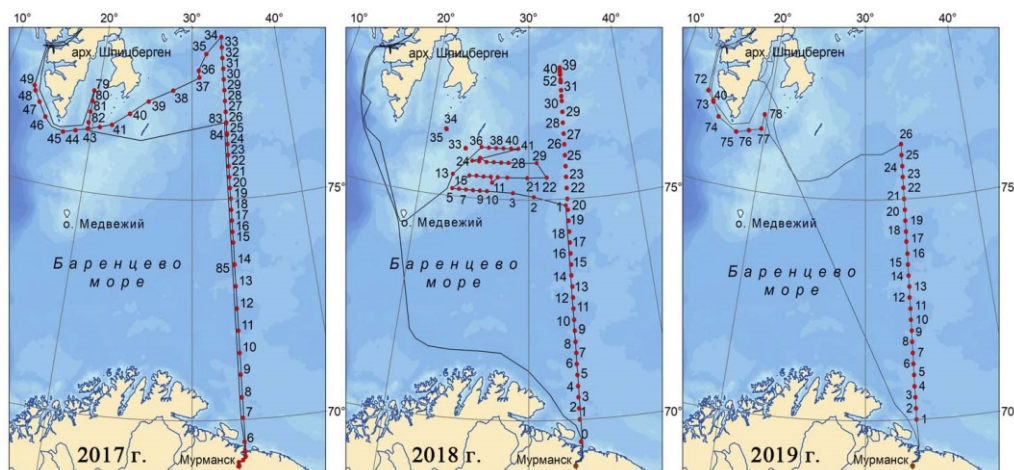


Рис. 2. Схема исследований зоны Полярного фронта в 2017–2019 гг.

Fig. 2. Study oceanographic and radioactivity properties of the Polar front area, 2017–2019

Время переноса загрязненных вод к границам Баренцева моря составляет 5–7 лет. На рисунке 3, на примере ^{137}Cs , показано как происходит перенос и перераспределение радионуклидов, поступающих из Атлантики. Основной поток цезия вместе с атлантическими водами поступает в Баренцево море через границу по линии Нордкап–Медвежий. Максимальная концентрация этого изотопа отмечается в верхних слоях воды во всех ветвях Нордкапского течения. В ядре потока атлантических вод в слое 150–350 м концентрация цезия заметно ниже, а ко дну снижается еще больше (рис. 4).

Таблица 1

Объем проанализированного материала, полученного
в зоне исследований Полярного фронта в Баренцевом море в 2017–2019 гг.

Table 1

The number of analyzed material obtained in inner
of the Polar front area in the Barents Sea, 2017–2019

Слой воды	Количество проб					
	для определения ^{137}Cs			для определения ^{90}Sr		
	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.
Поверхностный	55	22	8	31	14	6
Глубинный	14	—	5	10	7	4
Придонный	15	8	5	11	7	4
Всего станций	55	22	10	31	14	8

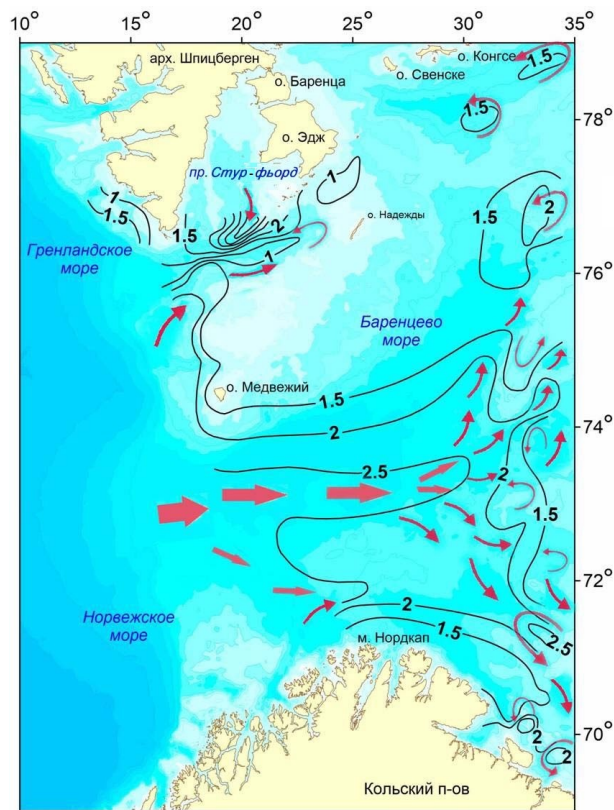


Рис. 3. Объемная активность ^{137}Cs и направления переноса радионуклидов с атлантическими водами в верхнем слое Баренцева моря в 2017 г., Бк/м³

Fig. 3. ^{137}Cs content in the surface layer of water of the Barents Sea and directions of radionuclide transport with Atlantic waters (based on 2017 data), Bq/m³

Причины такой дифференциации, по-видимому, объясняются особенностями гидродинамики вод и сброса загрязненных вод в Селлафилде. Стоки из Ирландского моря попадают в верхние слои

Северо-Атлантического течения, вертикальное перемешивание в котором тормозится высокосолеными водами атлантического ядра.

Далее в Баренцевом море радиоактивные вещества распространяются струями течений и смешиваются с местными водами, создавая радиационный фон. При этом образующиеся гидрофронты, по своей физической сущности разделяющие воды разного происхождения, играют очень важную роль в перемешивании вод, в диссипации и перераспределении поступающих в море радиоактивных загрязнителей, генерации неоднородностей. В этом отношении климатический Полярный гидрофронт представляет собой наиболее важный механизм взаимодействия различных вод.

Более подробно характеристики Полярной фронтальной зоны были изучены на участке Западного желоба. Микрополигон, заложенный на этом участке, состоял из четырех разрезов. Расстояние между станциями на полигоне составляло 10 морских миль по широте и 20 морских миль по долготе (рис. 2).

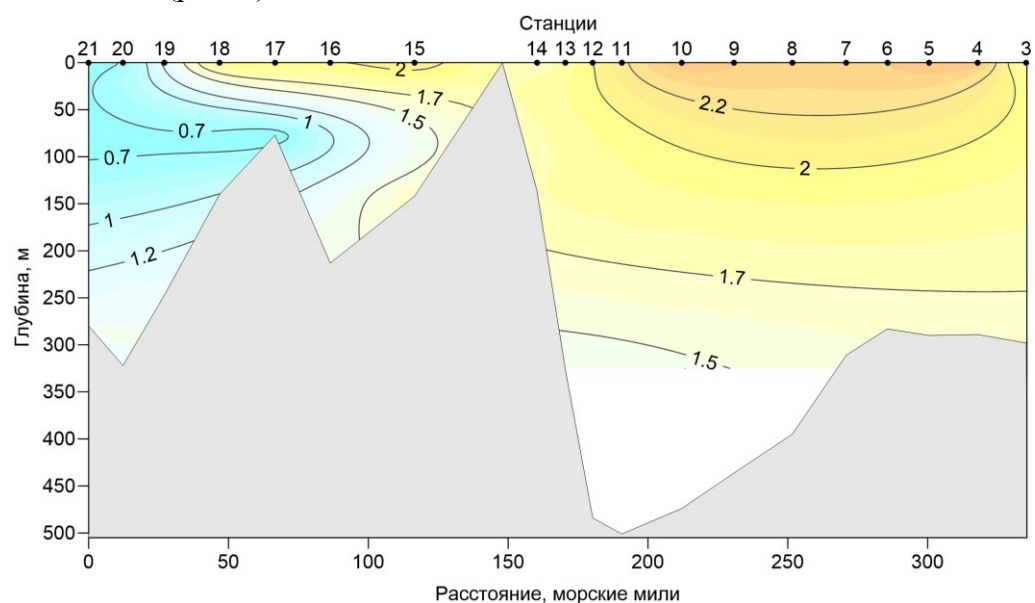


Рис. 4. Распределение удельной активности ^{137}Cs в вертикальном сечении водных масс по разрезам мыс Зюйдкап–о. Медвежий–мыс Нордкап 11–14 ноября 2017 г. (НИС “Дальние Зеленцы”), Bq/m^3

Fig. 4. Profile of the ^{137}Cs distribution in water masses along the sections m. Southcup–Bear island–m. North Cape, R/V “Dalnie Zelentsy”, 11–14 November 2017, Bq/m^3

Полярный фронт образован противотечением атлантических и полярных вод. Выраженное волновое взаимодействие фронтообразующих потоков проявляется в первую очередь в волновой конфигурации изотерм и изогалин (рис. 5). Таким образом энерго- и массообмен через фронт проходит не только за счет диффузии, а в основном за счет вихревых интрузий. Интрузионный процесс генерирует в свою очередь высокую

мелко- и среднемасштабную неоднородность радиоэкологических условий в пределах фронтальной зоны.

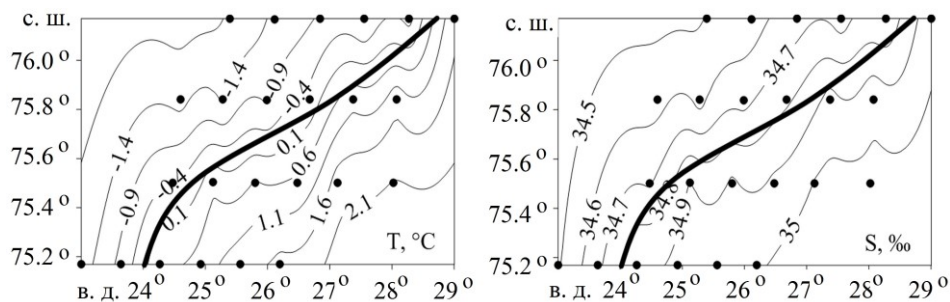


Рис. 5. Термохалинная структура поверхностного слоя вод Полярной фронтальной зоны в апреле 2018 г.

Fig. 5. Thermohaline structure of the surface water layer of the Polar frontal zone, April 2018

Полученные в результате измерений данные подтверждают известный по предшествующим исследованиям низкий уровень техногенного радионуклидного загрязнения вод фронтальной зоны и Баренцева моря в целом. Но даже при низких концентрациях ^{137}Cs хорошо прослеживается высокая неоднородность его распределения в поверхностных водах ПФЗ.

Совместный анализ радиоэкологических и гидрологических данных показал, что на разных участках фронтальной зоны (теплом, холодном и смешанном), существуют устойчивые различия объемной активности ^{137}Cs (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

Статистические характеристики радиоактивности верхнего слоя (^{137}Cs) вод ПФЗ в апреле 2018 г. (НИС “Дальние Зеленцы”)

T a b l e 2

Radiochemical analysis (^{137}Cs) of the content in the water of the Polar front area, R/V “Dalnie Zelentsy”, April 2018

Водная масса	Диапазон концентраций, Бк/м ³	Средняя концентрация, Бк/м ³	Коэффициент вариации, %
Полярные воды течения Персея	1.2–1.3	1.2	30
Атлантические воды северной ветви Норкапского течения	1.1–1.9	1.6	30
Смешанные воды фронтальной зоны	0.7–1.7	1.3	59

Поступающая из северных районов холодная полярная вода течения Персея образована в результате сильной переработки атлантических вод при смешении с тальми водами ледового покрова и атмосферными осадками. Концентрация ^{137}Cs в этих водах минимальна.

Теплые атлантические воды затухающей северной ветви Нордкапского течения характеризуются наиболее высокими концентрациями ^{137}Cs .

Мелкомасштабная неоднородность концентраций цезия, которая формируется в результате фронтальных интрузий, показана на рис. 6. Как было отмечено, генерация разномасштабных вихрей и вихревых интрузий изотопа радиоцезия через фронт является отображением волновых гидродинамических процессов в масштабах микрополигона.

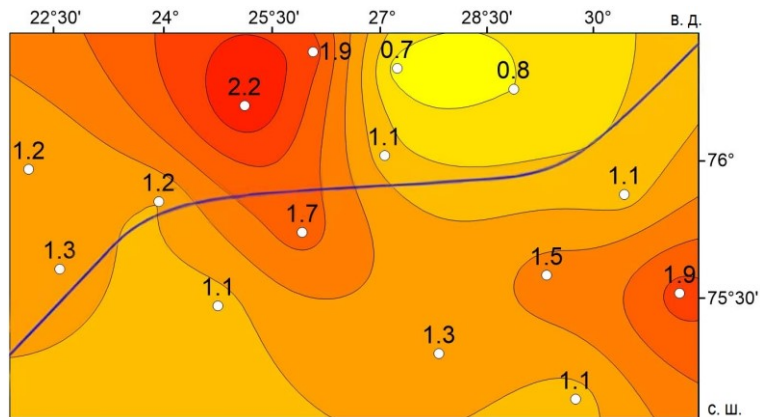


Рис. 6. Мелкомасштабная структура распределения ^{137}Cs на полигоне вдоль линии Полярного фронта в апреле 2018 г., Бк/м³

Fig. 6. Micro-scale structure of the ^{137}Cs distribution along the Polar front line, April 2018, Bq/m³

Исходя из анализа наблюдений (рис. 3) очевидно, что вблизи Шпицбергена могут иметь место пятна повышенной концентрации цезия в полярных водах. Их появление может быть вызвано отрывом мезомасштабного вихря, ушедшим за пределы фронтальной зоны, или она является следствием таяния ледников на архипелаге Шпицберген и сошедших в море айсбергов. Тогда эти явления имеют сезонный характер и относятся к признакам вторичного загрязнения.

Процессы трансформации потока радионуклидов в глубинных слоях фронтального раздела наглядно отображены на участке ПФЗ вдоль разреза “Кольский меридиан”. В соответствии с океанографическим расположением разреза на нем выделяется несколько фронтальных зон разного генезиса. Однако основной интерес в плане гидрологической и экологической значимости представляет собой Полярный фронт над склоном возвышенности Персея (рис. 7). Здесь прослеживается погружение относительно обогащенных техногенным цезием вод в глубинные горизонты на теплой стороне Полярного фронта.

На менее развитых гидрофронтах, образованных между другими ветвями теплых течений – Центральной ветвью и Мурманским течением, такого явления не наблюдается. Динамическое перемешивание затухает в слое пикноклина на глубине 50–75 м, и далее перемешивание приобретает характер диффузионного обмена.

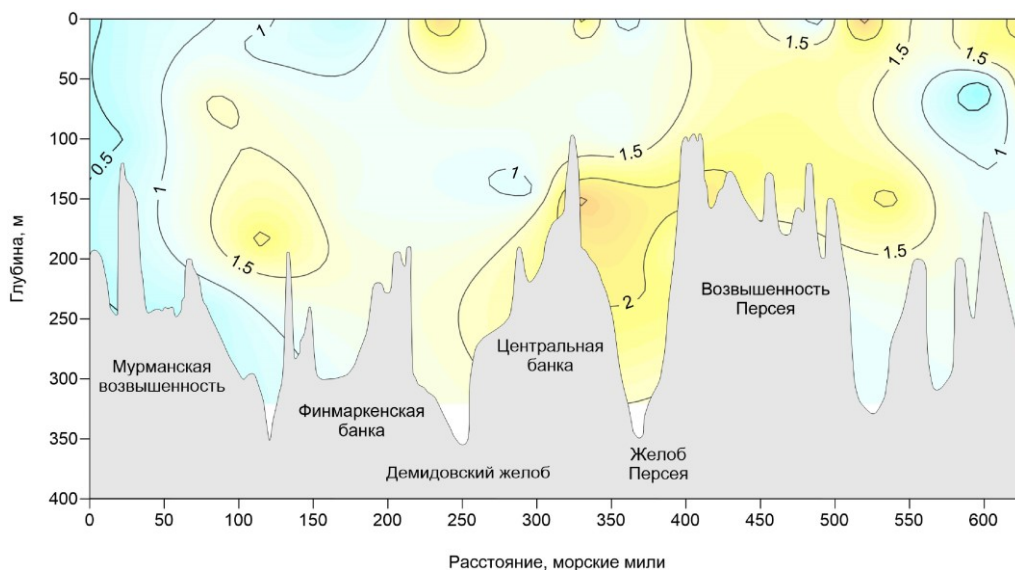


Рис. 7. Вертикальная радиационная структура вод (объемная активность ^{137}Cs) на разрезе “Кольский меридиан”, Bq/m^3
 Fig. 7. Profile of the ^{137}Cs distribution in water masses along on the transect “Kola Section”, Bq/m^3

Западная часть Баренцева моря в исследованиях отмечалась как район максимального загрязнения воды. Здесь при разветвлении Нордкапского течения происходит перераспределение по акватории поступающих в море с запада радиоизотопов ^{137}Cs и ^{90}Sr . Восточнее разреза “Кольский меридиан”, ближе к центральным частям моря, наблюдается размывание входящего потока радионуклидов при смешении атлантических вод с баренцевоморской водной массой. Концентрация радиоцезия заметно снижается – с 2.5–3 до 1–1.5 Bq/m^3 . Относительно повышенные концентрации ^{137}Cs (2–2.5 Bq/m^3) и ^{90}Sr (3–5.5 Bq/m^3) регистрируются в верхнем слое как локальные участки в Мурманском, Центральном и Северном течениях и в районе Новоземельского испытательного полигона вблизи губы Черная (рис. 8).

У дна повышенное содержание ^{137}Cs (1.5–2 Bq/m^3) отмечается в местах погружения верхних водных слоев при зимней конвекции и при фронтальном взаимодействии – это, как правило, глубоководные желоба с ослабленной гидродинамикой в котловинах.

Карское море сохраняет связь с системой атлантических течений и вместе с тем подвержено воздействию стока сибирских рек, на берегах которых расположены объекты атомной промышленности России. Почти 40 % его площади находится под влиянием стоков Оби, Енисея и других рек. Карское море ранее использовали для захоронений радиоактивных отходов. Однако в последнее время в его водах не обнаружено короткоживущих техногенных гамма-изотопов, которые могли бы свидетельствовать о недавних эмиссиях радионуклидов. Объемная активность ^{137}Cs не высока – < 0.21–4 Bq/m^3 .

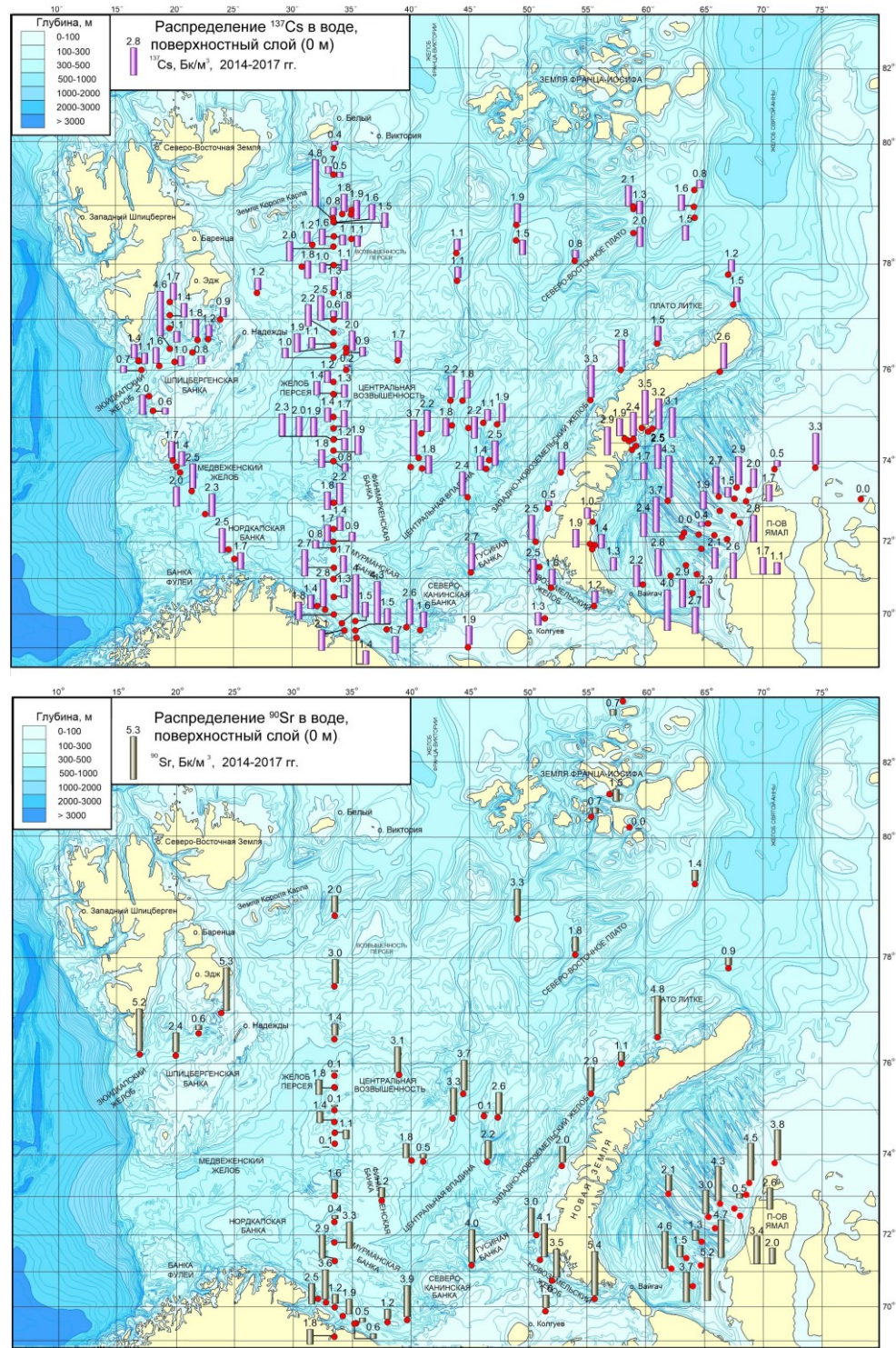


Рис. 8. Распределение удельной активности ^{137}Cs и ^{90}Sr в водных массах Баренцева и Карского морей в 2014–2017 гг., Бк/м³
 Fig. 8. ^{137}Cs and ^{90}Sr content in the surface layer of water of the Barents and Kara seas (based on 2014–2017 data), Bq/m³

Распределение ^{137}Cs и ^{90}Sr имеет “пятнистый” характер. Относительный рост концентрации отмечен в прибрежных бухтах Новой Земли и на склонах Восточно-Новоземельского желоба (до 4 Бк/м³). Повышение вызвано, скорее всего, пресноводным стоком с побережья Новой Земли и притоком баренцевоморских вод через проливы (рисунки 8, 9) (Радиоэкологические ..., 2017; Monitoring ..., 2017).

В центре замкнутой западной циркуляционной системы течений концентрация ^{137}Cs понижена до 1–1.5 Бк/м³. Лишь следовые величины отмечены в южных участках моря – в зоне Обь-Енисейского мелководья. Объемная активность ^{90}Sr в основном составляет 1.5–3.5 Бк/м³. Однако отмечено эпизодическое увеличение этого показателя до 5 Бк/м³ в юго-восточной и центральной частях моря. На характер распределения радионуклида ^{137}Cs в этом районе моря существенно влияет динамика речного стока (Изменения ..., 2018).

Море Лаптевых. На акватории моря Лаптевых, как и Восточно-Сибирского, на водосборных территориях этих морей отсутствуют прямые источники техногенных радионуклидов. Главными факторами радионуклидного загрязнения морей являются процессы планетарного перераспределения радиоизотопов посредством атмосферных выпадений, речного стока и морских течений.

В море Лаптевых техногенные радионуклиды поступают с морскими течениями из Карского моря через пролив Вилькицкого и вдоль северо-восточной окраины архипелага Северная Земля. В зимний период искусственные радиоизотопы заносятся в море с севера, из океанического бассейна с дрейфующим льдом. Поступление радионуклидов с речным стоком может иметь значение для южной мелководной части моря Лаптевых.

Распределение ^{137}Cs на большей, шельфовой части акватории моря неравномерно. В верхнем слое воды выделяются участки с низкой объемной активностью ^{137}Cs (< 0.2 Бк/м³) и относительно повышенной активностью (> 2 Бк/м³), что обусловлено гидродинамическими процессами. Так в прибрежной зоне между устьями рек Хатанга и Лена выделяется зона минимальных (до 1.4 Бк/м³) и не детектируемых концентраций (< 0.2 Бк/м³).

Максимальные концентрации ^{137}Cs тяготеют к северному и западному периферийным участкам моря, куда поступают воды из Карского моря и Северного Ледовитого океана. У архипелага Северная Земля и в проливе Вилькицкого отмечены устойчивые зоны повышенной концентрации ^{137}Cs – в среднем около 2 Бк/м³, в отдельных случаях – до 2.5 Бк/м³.

В море Лаптевых нет единой устойчивой циркуляции вод. Поэтому в совокупной системе течений, распадающейся на несколько крупных циклонических круговоротов, образуются обширные линзы вод разной степени смешения морской и опресненной воды крупных рек и с разной концентрацией ^{137}Cs . Вертикальное распределение объемной активности

^{137}Cs имеет разнонаправленные тенденции, связанные с плотностной неоднородностью вод летом. Однако диапазон концентраций ^{137}Cs в промежуточном и придонном слое воды не отличается от такового в поверхностном слое.

Короткоживущий радиоизотоп ^{134}Cs как следствие выбросов на АЭС “Фукусима-1” в море Лаптевых не обнаружен.

Содержание ^{90}Sr в водных массах моря изменяется от 0.8 до 5 Бк/м³, но в отдельных случаях возрастает до 10 Бк/м³. Однако выраженной закономерности в пространственном распределении ^{90}Sr при анализе современной базы данных не прослеживается. Среднее содержание ^{90}Sr для всей акватории составляет 4.7 Бк/м³.

Восточно-Сибирское море. Фон техногенных радионуклидов и динамика их концентраций в водной среде Восточно-Сибирского моря в настоящее время изучены недостаточно.

В исследованной шельфовой зоне моря концентрацию радиоизотопов ^{137}Cs и ^{90}Sr определяет поток вод из моря Лаптевых и нерегулярный подход атлантических вод со стороны материкового склона.

Фон концентраций ^{137}Cs на акватории моря характеризуется как неравномерный, низкоактивный. Средняя объемная активность ниже, чем в море Лаптевых – 0.9 Бк/м³. Максимальная концентрация ^{137}Cs (> 2 Бк/м³) отмечена в северной части шельфа, где возможен эпизодический заход атлантических вод по желобам, выработанным мутьевыми потоками в материковом склоне. У побережья архипелага Новосибирские острова концентрация этого радиоизотопа не превышает 1 Бк/м³, что, очевидно, обусловлено смешением морских вод с береговым стоком.

Средняя объемная активность ^{90}Sr в водах равна 5.1 Бк/м³.

Высокая вариабельность концентраций ^{137}Cs и ^{90}Sr , близкая к 100 %, указывает на неоднородность водной массы и активную динамику вод. Акватория фрагментирована на участки различной загрязненности. Более высокое содержание радионуклидов обусловлено влиянием рельефа дна и связанных с ним потоков воды извне – стоковыми течениями из моря Лаптевых и адвекцией глубинных вод из Северного Ледовитого океана.

Концептуальная вариативность радиоэкологического фона в водной среде. Объемная активность ^{137}Cs в водах арктических морей в последнее десятилетие стабильно находится на низком уровне, что обусловлено общностью глобальных источников радиоактивного загрязнения, действующих в Арктике. Из них наиболее значимы атмосферные выпадения и трансокеанический перенос. Средние для разных морей значения объемной активности ^{137}Cs показывает, что более высокое содержание радионуклида наблюдается в Баренцевом (1.6 Бк/м³) и Карском (1.7 Бк/м³) морях. В морях Лаптевых (1.2 Бк/м³) и Восточно-Сибирском (0.7 Бк/м³), которые мало подвержены влиянию Атлантики, отмечается пониженный уровень радиоактивного загрязнения.

Имеющиеся данные были подвергнуты статистической обработке с помощью критериев, позволяющими парное сравнение независимых

выборок. Использование непараметрического критерия Краскела-Уоллиса (H) дало возможность показать наличие статистически значимых различий в содержании ^{137}Cs в водах исследованных морей ($H = 47.673$, $df = 3$, $p < 0.001$) и отсутствие таковых в содержании ^{90}Sr ($H = 3.500$, $df = 3$, $p = 0.321$).

Детализация установленных различий была проведена посредством парных сравнений величин объемной активности ^{137}Cs с помощью критерия Манна-Уитни (U). Всего для четырех морей выполнено 6 парных сравнений [$n = 0.5 \cdot N \cdot (N-1)$, где N – количество сравниваемых морей]. Для интерпретации результатов парных сравнений принят критический уровень значимости $p^* = 0.0085$ ($p^* = 1 - 0.95^{1/n}$, где n – количество проводимых сравнений).

Результаты сравнений показали, что средние величины объемной активности ^{137}Cs в Баренцевом и Карском морях не различаются между собой, но они значимо отличаются от таковых в море Лаптевых или Восточно-Сибирском. Статистически значимых различий между содержанием этого радионуклида в воде моря Лаптевых и Восточно-Сибирского не выявлено.

Таким образом, по статистическим критериям российские арктические моря можно разделить на две группы с минимальными статистическими признаками различий внутри каждой из них: 1) моря Западной Арктики – Баренцево и Карское, 2) восточно-арктические моря – Лаптевых и Восточно-Сибирское.

Выделенные при анализе признаки сходства внутри каждой группы определяются, по-видимому, сходством особенностей глобального атмосферного переноса и атмосферных выпадений техногенных радионуклидов.

Основным фактором, формирующим различия между группами в уровнях радиационной загрязненности, является глобальный трансокеанический перенос атлантических вод, содержащих радионуклиды. Влияние данного фактора более всего выражено в Баренцевом и Карском морях, за пределами этих морей его влияние ослабевает.

По данным гидрологических исследований атлантические воды в море Лаптевых распространяются лишь в глубоководной части как глубинные и очень слабо воздействуют на шельфовую часть моря (Puin et al., 1998a,b). В Восточно-Сибирском море их прямое проникновение очень ограничено. Вывод подтверждается также результатами статистического анализа распределения природных радионуклидов в этих морях.

Заключение. Показаны и проанализированы концептуальные процессы, определяющие формирование современного радиоэкологического облика российских арктических морей – области инновационного развития.

Установлено, что объемная активность техногенных радионуклидов в водной среде в последнее десятилетие стабильно находится на низком

уровне. Это обусловлено влиянием на моря общих для Арктики глобальных источников радиоактивного загрязнения. Из них наиболее значимы атмосферные выпадения и трансокеанический перенос.

Концентрации ^{137}Cs в воде Баренцева и Карского морей достоверно отличаются от таковых в морях Лаптевых и Восточно-Сибирском. Это отличие определяется значительным поступлением атлантических вод в моря западного сектора Арктики и их слабым притоком в восточноарктические моря.

Показаны региональные и локальные закономерности распределения радионуклидов в среде полярных морей в условиях перспективного освоения их ресурсов и развития транспортной инфраструктуры.

Работа выполнена по теме “Радиоактивное загрязнение и вторичные источники антропогенных изотопов в морях Северного Ледовитого океана на рубеже XX–XXI веков” (№ госрегистрации АААА-А18-118030690062-0) в рамках государственного задания (№ 18-05-60249), а также при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

Литература

Вакуловский С.М., Никитин А.И., Чумичев В.Б. Загрязнение Белого моря радиоактивными отходами западноевропейских стран // Атомная энергия. 1988. Т. 65, вып. 1. С. 66–67.

Изменения состояния донных отложений Енисейского залива / А.Ю. Мирошников, М.В. Флинт, Е.О. Дубинина, Э.Э. Асадулин, С.А. Щука, А.А. Усачева // Докл. РАН. 2018. Т. 483, № 6. С. 671–674.

Ильин Г.В., Усягина И.С., Касаткина Н.Е. Геоэкологическое состояние среды морей российского сектора Арктики в условиях современных техногенных нагрузок // Вестн. Кольского науч. центра РАН. 2015. № 2. С. 82–93.

Матишов Д.Г., Матишов Г.Г. Радиационная экологическая океанология. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2001. 418 с.

Оценка потоков ^{137}Cs и ^{90}Sr в Баренцевом море / Г.Г. Матишов, Д.Г. Матишов, И.С. Усягина, Н.Е. Касаткина, Е.В. Павельская // Докл. РАН. 2011. Т. 439, № 6. С. 822–827.

Радиоэкологические исследования на севере архипелага Новая Земля / А.Ю. Мирошников, Н.П. Лаверов, Р.А. Чернов, А.В. Кудиков, А.А. Усачева, И.Н. Семенов, Р.А. Алиев, Э.Э. Асадулин, М.В. Гаврило // Океанология. 2017. Т. 57, № 1. С. 227–237.

Ilyin G.V., Luchta A., Ponitz P. Comparative description of the oxygen regimes in the waters of the continental slopes in the Barents Sea and the Laptev Sea // Berichte zur Polarforschung. 1998a. № 287. P. 19–30.

Ilyin G.V., Schekaturina T.L., Petrov V.S. Oil hydrocarbons in the Laptev Sea bottom sediments // Berichte zur Polarforschung. 1998b. № 287. P. 30–40.

Monitoring the environmental contamination of Kara Sea and shallow bays of Novaya Zemlya / A.V. Travkina, T.A. Goryachenkova, A.P. Borisov, G.Y. Solovieva, A.N. Ligaev, A.P. Novikov // J. Radioanal Nucl Chem. 2017. Vol. 311. P. 1673–1680. Doi: 10.1007/s10967-016-5163-0

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4.014
УДК 574

А.А. Шавыкин, А.Н. Карнатов

Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

РАЗРАБОТКА И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КАРТ УЯЗВИМОСТИ ПРИБРЕЖНО-МОРСКИХ ЗОН ОТ НЕФТИ: ПРОБЛЕМЫ, РЕШЕНИЯ, ПЕРСПЕКТИВЫ

Аннотация

Карты уязвимости прибрежно-морских зон от нефти, включенные в планы ликвидации разливов, позволяют минимизировать ущерб от самих разливов и операций по их ликвидации. Существующие российские и зарубежные методы построения карт не совсем корректны, поскольку основаны на расчетах с использованием порядковых величин, что недопустимо. При отказе от рангов возникают некоторые проблемы: выбор единых единиц измерения плотности распределения биоты; оценка коэффициентов уязвимости биоты, обитающей в толще воды или на ее поверхности. Даны возможные решения этих и других проблем. Обсуждается принятие единой российской методики построения карт уязвимости.

Ключевые слова: ликвидация разливов нефти, карты уязвимости, методика построения карт уязвимости, Кольский залив.

A.A. Shavykin, A.N. Karnatov

Murmansk Marine Biological Institute RAS, Murmansk, Russia

DEVELOPMENT AND USE OF VULNERABILITY MAPS FOR SEA COASTAL ZONES FROM OIL: PROBLEMS, SOLUTIONS, PROSPECTS

Abstract

Sea-coastal vulnerability maps to oil included in oil spill response plans minimize damage from spills and response operations themselves. Russian and foreign existing methods for constructing maps are not completely correct, since they are based on calculations using ordinal values, which is unacceptable. There are some problems in case of refusal from ranks: selection of uniform units for measuring density of biota distribution; assessment of vulnerability coefficients for biota living in the water column or on its surface. Possible solutions of these and other problems are given. The adoption of a unified Russian method of vulnerability mapping is discussed.

Keywords: oil spill response, vulnerability maps, vulnerability mapping method, Kola Bay.

Необходимость карт уязвимости. Карты уязвимости прибрежно-морских зон от различных антропогенных воздействий показывают наиболее и наименее уязвимые участки картографируемого района и играют важную роль в обеспечении экологической безопасности морской среды. В первую очередь – это карты уязвимости от нефти и нефтепродуктов как наиболее опасных ингредиентов, связанных с различными шельфовыми проектами и морской транспортировкой этих веществ. Подобные карты, включенные в планы ликвидации разливов нефти (ЛРН), позволяют в ходе таких операций минимизировать ущерб от разлива и от самих операций (ИМО ..., 1994; ИРЕСА ..., 2012). Карты уязвимости от нефти и других антропогенных воздействий могут служить основой природоохранной политики государственных органов и частных компаний, использоваться для комплексного управления морским природопользованием и других целей.

Такие карты необходимы также для оценки воздействия на окружающую среду (ОВОС) и должны составляться в ходе инженерно-экологических изысканий (ИЭИ) на шельфе. Но существует *нормативно-правовая проблема* в отношении таких карт. В Своде Правил “Инженерные изыскания для строительства. Основные положения” – СП 47.13330.2012 (2012) напрямую говорилось, что в состав картографического материала ИЭИ включают тематические картосхемы, содержащие информацию о распределении и уязвимости к основным видам антропогенных воздействий практически всех групп морской биоты (от бактериопланктона до морских млекопитающих и птиц). “В итоге составляют комплексную карту уязвимости природных комплексов (экосистем) к основным ожидаемым видам антропогенного воздействия, содержащую сведения о границах и характере выявленных природоохранных ограничений природопользования...” (СП 47.13330.2012, п. 8.4.12). Соответственно, требуется методика построения таких карт. Эта методика вполне может быть единой как для планов ЛРН (уязвимость от нефти), так и для ИЭИ (уязвимость от гидроакустического воздействия или воздействия минеральной взвеси), с тем лишь отличием, что для каждого вида воздействия необходимы свои коэффициенты уязвимости наиболее важных компонентов экосистемы картографируемого района (Shavykin, Karnatov, 2019b). Однако положение о необходимости подготовки таких карт в ходе ИЭИ в новой редакции СП (2016 г.) исключено. В подготовленном в 2019 г. проекте СП ****.1325800.2019* “Инженерно-экологические изыскания для строительства. Общие правила производства работ” также не планируется что-либо изменять в отношении разработки и использования карт уязвимости для зоны воздействия шельфовых проектов. Отметим, что ни в одном Федеральном законе, Постановлении Правительства РФ или нормативном документе Минприроды, МЧС, в той или иной мере относящихся к подготовке планов ЛРН, ничего не говорится о картах уязвимости, их разработке и использовании в таких планах.

Помимо всего прочего существуют и *методические проблемы* разработки указанных карт. Карты уязвимости от нефти широко применяются в зарубежных странах, хотя и готовятся по разным методикам. Однако для построения карт уязвимости как в России, так и за рубежом часто используются (в ходе выполнения необходимых арифметических операций) порядковые (ранговые) величины, что недопустимо с математической точки зрения. Такой подход приводит к некорректным результатам – к некорректным картам уязвимости. Использование в расчетах ранговых величин возможно после их предварительной арифметизации. Обзор по этому вопросу и ссылки на публикации см. в (Шавыкин, 2018).

В статье дан краткий обзор результатов исследований (за последние несколько лет) специалистов лаборатории инженерной экологии ММБИ РАН по разработке методики построения карт уязвимости прибрежно-морских зон от нефти. На основе анализа ряда методик делается вывод о некорректности многих подходов, так как они основаны на расчетах с использованием порядковых величин. Предлагаются возможные решения проблем, связанных с отказом от использования рангов. В заключении сформулированы предложения по организационным решениям обсуждения и по принятию единой российской методики построения карт уязвимости прибрежно-морских зон от нефти.

1. Краткий обзор методов построения карт уязвимости. В разных странах карты уязвимости от нефти строятся на основе разных подходов. Остановимся на основных методиках. Более подробное описание методик и их анализ представлен в (Шавыкин и др., 2018).

Международными организациями ИМО, ИРЕСА, IOGP подготовлены доклады (ИМО ..., 1994; ИРЕСА ..., 2012) по составлению карт экологически уязвимых зон при ликвидации разливов нефти.

Карты уязвимости – ключевая ступень подготовки к ЛРН и критически важный инструмент для ликвидаторов разливов. Рассмотрим работу от 2012 г. (ИРЕСА ..., 2012). Такие карты готовятся рабочей группой в ходе подготовки планов ЛРН. Различают три уровня разливов (от 1-го – небольшого до 3-го – крупномасштабного) и соответствующие им масштабы карт (1:10 000–1:25 000 – объектные, 1:25 000–1:100 000 – тактические и 1:200 000–1:1 000 000 – стратегические). На разных этапах ЛРН применяется один или несколько наборов карт в зависимости от уровня разлива; от масштаба зависит детализация и объем необходимых исходных данных.

Тактические карты разрабатываются первыми и являются основными для руководителей операциями и координаторов на местах. На них показываются: 1) тип береговой линии по индексу ESI; 2) чувствительные экосистемы, места обитания, биологические виды и ключевые природные ресурсы; могут наноситься данные об их концентрации, выраженные упрощенно (наличие/отсутствие или в виде

рангов/баллов от 1 – нет информации до 5 – высокое обилие видов); 3) социально-экономические объекты: порты, аквакультура и др.; 4) логистические и другие важные для ЛРН ресурсы; 5) потенциальные источники разливов нефти.

На основе тактических готовятся *стратегические* карты для руководства штаба ЛРН. На них представляются: 1) наиболее чувствительные типы береговой линии, например, только индекс ESI 8 как высокий и индексы ESI 9–10 как очень высокие, остальные (низкая чувствительность) могут не показываться; 2) ранжированная чувствительность экосистем и природных ресурсов (в 5-балльной шкале от очень низкой до очень высокой); 3) аналогично с предыдущим ранжированная чувствительность социально-экономических ресурсов. Для определения ранговой чувствительности участка рекомендована матрица (рис. 1). Аналогичная схема может быть использована для ранжирования социально-экономических объектов и природоохранных территорий.

чувствительность видов или охраняемой области (самая высокая)	очень высокая	очень высокая	очень высокая	очень высокая	очень высокая
	высокая	высокая	высокая	высокая	очень высокая
	средняя	средняя	средняя	высокая	высокая
	низкая	низкая	средняя	средняя	средняя
	очень низкая	низкая	низкая	низкая	средняя
	очень низкая	низкая	средняя	высокая	очень высокая
	разнообразие чувствительных видов (в одном и том же районе)				

Рис. 1. Матрица для ранжирования чувствительности участка, где присутствует широкий спектр биологических видов и других объектов

Fig. 1. Matrix for an area sensitivity ranking where a diverse range of biological species and another objects is present

Этот подход основан на порядковых величинах, и хотя здесь не предполагается выполнение арифметических операций со значениями чувствительности и разнообразия видов, но каждая из двух шкал матрицы не является метрической шкалой отношений.

На наш взгляд, самое важное здесь, что при таком подходе никак не учитывается обилие (биомасса или численность) отдельных групп/подгрупп/видов биоты. Оно во многом определяет последствия воздействия нефти на участок. Так, чем больше обилие биоты на участке, тем больше, при прочих равных условиях, могут быть для него негативные последствия воздействия нефти (например, возможный ущерб), и тем больше должна быть приоритетность защиты такого участка при ЛРН. Представленная матрица и в целом описанный в докладе подход не позволяют учесть это. Например, можно сравнить

два участка. При “средней чувствительности” одного-двух массовых видов (“очень низкое” разнообразие видов) чувствительность первого участка будет “средняя” (рис. 1). Также при “средней” чувствительности видов, но их “высоком” разнообразии и с низким общим обилием чувствительность второго участка будет “высокой”. При этом уязвимость (общие негативные последствия) первого участка может быть больше, чем уязвимость второго, как раз из-за большего обилия видов. К тому же не учитывается скорость восстанавливаемости тех или иных видов – при прочих равных условиях уязвимость участка тем больше, чем медленнее восстанавливаются на нем виды после воздействия.

Оперативные – это факультативные карты (для ликвидаторов и координаторов на местах), которые разрабатывают для наиболее чувствительных районов и участков высокого риска. На этих картах показывают подробную информацию о логистических и операционных ресурсах для ЛРН, данные о защите конкретных уязвимых ресурсов и участков, а также информацию о системе защиты конкретного объекта и подробные сведения о планируемых операциях по ЛРН.

В Норвегии принята единая методика построения карт для ЛРН. Государственным управлением по контролю загрязнения окружающей среды Норвегии (Statens forurensningstilsyn) издан документ “Обеспечение готовности на случай аварийного загрязнения окружающей среды. Модель классификации приоритетности природных ресурсов к нефтяному загрязнению в прибрежной зоне” (SFT ..., 2004). В администрациях приморских губерний разработаны и подготовлены карты для координации действий в операциях по ЛРН. В основе методики лежит классификация природных ресурсов (биологических, географических, физико-химических) и объектов деятельности человека по четырем факторам: естественность, возместимость, ценность и чувствительность, которые оцениваются по балльной шкале. Для каждого объекта в результате перемножения всех факторов получают одну из пяти категорий приоритетности защиты. Эти категории вместе с границами распределения или расположения соответствующих объектов наносят на карты. Масштабы карт – 1:100 000–1:200 000.

Карты учитывают все наиболее важные биологические, социально-экономические ресурсы и чувствительность береговой линии. Отметим, что две или более категории приоритетности, присвоенные различным участкам, не меняют приоритетность защиты области, где они могут перекрываться. Кроме того, карты строятся для всего года (в исключительных случаях рекомендуется строить для отдельных сезонов). При расчетах категории приоритетности отдельных объектов использование порядковых величин также некорректно.

Методика построения карт экологической уязвимости экономической зоны Нидерландов (Offringa, Låhr, 2007) разработана Национальным институтом по управлению прибрежными и морскими

ресурсами (RIKZ, Гаага). Подготовлены сезонные карты уязвимости исключительной экономической зоны Нидерландов от различных поллютантов, в том числе от нефти. Основа для построения – сезонное обилие видов биоты и ее уязвимость от токсикантов. Компоненты экосистемы должны представлять основные группы биоты (бентические и пелагические беспозвоночные, рыбы, птицы, млекопитающие) и соответствующие среды обитания. Учитываются:

1) виды биоты и их местообитания, представляющие все вертикальные зоны: у морского дна (зообентос), свободно перемещающиеся в толще воды (пелагические виды), встречающиеся около поверхности моря (птицы) и у берега (фитобентос);

2) поведение этих видов биоты (полет, плавание, ныряние, охота) и особенности типичных местообитаний (морское дно, толща воды, морская поверхность, берег) для оценки потенциального воздействия на них загрязнителя.

Уязвимость определяется тремя величинами: потенциальным воздействием (E) поллютанта на компонент экосистемы, чувствительностью (S) компонента к действующему фактору и его восстанавливаемостью (R) компонента после прекращения воздействия. Значения E , S , R рассчитываются по ряду параметров, и далее вычисляется итоговая уязвимость (V) по формуле

$$V = E \cdot S / R.$$

Все параметры для расчета этих трех величин оцениваются экспертно на основе баллов, в основном в целочисленном диапазоне 0–10. Учитывается сезонность. Для построения карт распределения биоты исходное обилие (экз/км², кг/м²) нормируют и приводят к безразмерным величинам. Масштаб карт – 1:100 000.

Все параметры, используемые для расчетов и построения карт, оцениваются как порядковые величины. Карты дают ориентиры, скорее всего, как стратегические, мелкомасштабные, так как все объекты возможной защиты от разлива нефти и других поллютантов, попадающие на участок площадью 25 км² (5x5 км), представляются на карте одним элементом. При построении карт учитывается как биота и ее места обитания, так и различные социально-экономические объекты. Но не сказано, каким образом проводится “сложение” этих двух компонентов при расчете итоговой уязвимости участка. В практической реализации эта методика оказалась сложной и в настоящее время не используется. Подход к расчету уязвимости биологических объектов, предлагаемый в этой работе, на наш взгляд, можно использовать в любой методике построения карт уязвимости.

Методика расчета экологической уязвимости от разливов нефти и других химических веществ для Балтийского моря (проект BRISK). Балтийские страны в 2009–2012 гг. выполнили проект

“Субрегиональный риск разливов нефти и опасных химических веществ в Балтийском море” (BRISK ..., 2012). Построение карт уязвимости – небольшая часть проекта. Карты служат базовой основой для расчета возможного экологического ущерба при различных сценариях разливов загрязнителей.

Методика построения карт уязвимости кратко сводится к следующему. Учтены 17 различных объектов (природных ресурсов и социально-экономических объектов), для которых экспертно с учетом имеющейся информации построены карты положения (без количественных данных биоты для природных ресурсов). Для всех картографируемых объектов экспертно на порядковой шкале оценена экологическая сезонная уязвимость в целочисленном диапазоне 0–4. Для каждого календарного сезона все 17 карт далее интегрируются в одну карту сложением распределения соответствующих объектов, умноженные на коэффициенты их уязвимости. Значения уязвимости на интегральных картах изменяются уже в диапазоне примерно 0–40. Этот диапазон для удобства восприятия разделен на 5 поддиапазонов от низкой до высокой уязвимости. Масштаб карт – 1:500 000.

Ранжирование уязвимости основано на знании физических и биологических характеристик различных экосистем, организмов и социально-экономических ресурсов по отношению к нефти. Учитывается ее поведение и потенциальное воздействие на места обитания биоты и абиотические компоненты. Принимается во внимание также восстанавливаемость соответствующих компонентов после воздействия. С учетом того, что расчет уязвимости основан на арифметических действиях с порядковыми величинами, оценки риска ущерба от разлива загрязняющих веществ, сделанные по этим картам, также не корректны.

Методики построения карт интегральной экологической уязвимости ЗАО “Экопроект” и Всемирного фонда дикой природы (WWF России). Основной автор разработки ЗАО “Экопроект” – д.б.н. В.Б. Погребов (2010). Методика Всемирного фонда дикой природы – итог работы группы специалистов под руководством его российского отделения (Методические ..., 2012), и она полностью основана на подходе ЗАО “Экопроект”, развивает и совершенствует его, но принципиально не изменяет.

Согласно подходу, на котором основана *методика ЗАО “Экопроект”*, экологическая уязвимость участка акватории в конкретный сезон определяется обилием групп организмов, которые обитают на этом участке и их уязвимостью к воздействию нефти (Погребов, 2010). Алгоритм методики следующий. Выбираются границы сезонов, определяются учитываемые объекты (все экологические группы от фитопланктона до птиц), для них составляются карты распределения обилия (на основе баллов). Экспертно в баллах в целочисленном диапазоне 1–5 оцениваются коэффициенты уязвимости биоты по ее

чувствительности и восстанавливаемости (потенциальное воздействие нефти не учитывается, но коэффициенты уязвимости принимаются отдельно для диспергированной нефти и нефтяной пленки). В методике учитываются зоны особой значимости: водоохранная зона, уязвимые местообитания и т. п., но в отдельную группу они не выделяются и коэффициенты уязвимости для них не приводятся. Исходные картосхемы представляют в виде слоев в ГИС на основе регулярной сетки, размер ячеей которой определяется исходя из минимальных размеров контуров на картосхемах.

Для расчета карт уязвимости проводится пространственное “суммирование” всех исходных карт ранжированного обилия экологических групп с учетом их коэффициентов уязвимости. Получают сезонные карты уязвимости от нефти. Интегральная уязвимость на картах делится на 5 диапазонов от низкой уязвимости (1) до высокой (5), но алгоритм деления на поддиапазоны не описан. Карты строятся в одном масштабе. Такие карты используются во многих российских планах ЛРН и в материалах шельфовых проектов. Использование ячеек, а не полигонов для представления данных искажает распределение биоты и положение объектов и может затруднить ориентацию ликвидаторов при ЛРН.

В методике *WWF России* (Методические ..., 2012) предлагается использовать уже полигональное распределение чувствительных объектов, но также на основе балльной оценки обилия видов. Отдельно рассматриваются две группы объектов: важные экосистемные компоненты и уязвимые социально-экономические объекты. Масштаб карт зависит от целей использования и уровня нефтяного разлива (от 1:10 000 до 1:1 000 000). Для коэффициентов уязвимости предложено использовать более подробную таблицу, чем в (Погребов, 2010), но диапазон баллов также 1–5. При расчетах используются полигоны, но все примеры карт уязвимости представлены с учетом деления расчетной области на отдельные ячейки, как в (Погребов, 2010).

Учитывая, что эти методики основаны на использовании порядковых величин, можно говорить о некорректности карт, построенных по ним.

Разработки Мурманского морского биологического института по методике построения карт уязвимости. Первоначально методика, разрабатывавшаяся в ММБИ (Шавыкин, Ильин, 2010; Шавыкин, 2015), основывалась на работах (Погребов, 2010; Методические ..., 2012), но в отдельных аспектах принципиально отличалась от них. Во-первых, выполнялся расчет карт относительной и абсолютной интегральной уязвимости (Шавыкин, Ильин, 2010). Относительная интегральная уязвимость картографируемого района представляется в виде 3–5 поддиапазонов общего диапазона интегральной уязвимости района за конкретный сезон. Этот диапазон для каждого сезона свой. Абсолютная интегральная уязвимость в конкретный сезон представляется в виде 3–5 поддиапазонов общего диапазона интегральной уязвимости района за

весь год и для разных сезонов диапазон уязвимости один. *Во-вторых*, выбор сезонов делается на основе границ периодов года, когда плотности распределения учитываемых групп/подгрупп биоты примерно постоянны (Шавыкин, 2015), поэтому количество сезонов может отличаться от календарных. *В-третьих*, использование в последующих отдельных расчетах не ранговых, а метрических безразмерных единиц обилия биоты (плотности распределения групп/подгрупп) путем нормировки исходных распределений на среднегодовое обилие групп в картографируемом районе (Шавыкин, 2015; Способ ..., 2017). Но даже частичное использование ранговых величин (коэффициентов относительной уязвимости) делает методику также некорректной.

Таким образом, все рассмотренные методики не вполне корректны, так как в их основе на различных этапах расчетов используются порядковые величины, что недопустимо и ведет к неверным картам уязвимости. Необходимо полностью отказаться от использования порядковых величин при расчетах карт уязвимости.

Предлагаемый нами сейчас новый, более корректный подход к построению карт уязвимости, полностью основанный на метрических величинах и предполагающий разный подход к оценке удельной уязвимости групп биоты по-разному взаимодействующих с водой, представлен в (Шавыкин и др., 2017; Способ ..., 2018; Шавыкин, Карнатов, 2018б).

2. Основные проблемы при разработке карт уязвимости.

Для корректного построения карт уязвимости акваторий морей следует учитывать объекты с их удельной (относительной) уязвимостью. Для правильной оценки уязвимости прибрежно-морских участков от нефти необходимо иметь следующую информацию: 1) количественные характеристики сезонного пространственного распределения обилия учитываемых экологических групп (подгрупп, видов) биоты на отдельных участках картографируемого района; 2) удельную уязвимость от нефти этих групп (подгрупп, видов) биоты; 3) положение учитываемых абиотических объектов (социально-экономических, природоохранных) в картографируемом районе; 4) степень их значимости для человека. Фактически, последний параметр – оценка коэффициентов значимости абиотических объектов, что является аналогом удельной уязвимости биоты. Все перечисленные величины должны быть заданы на метрической шкале отношений.

Перечислим основные проблемы разработки карт уязвимости прибрежно-морских зон от нефти, учитывая, в первую очередь, отказ от использования рангов и баллов, а также ряд проблем, не решенных в предлагаемых ранее методиках. Укажем также предварительные возможные варианты их решения.

Выбор масштаба представления карт уязвимости. Руководству операций по ЛРН на разном уровне (для стратегического, тактического

и оперативного планирования) необходимы карты разных масштабов, но каких – пока окончательно не ясно. Не решено, что представлять на каждой из этих карт, что общего и в чем принципиальное различие карт уязвимости с разным масштабом. В любом случае предложения и рекомендации по масштабам карт и информации представляемой на них, изложенные в докладе (ПРЕСА ..., 2012), необходимо детально обсуждать.

Перечень учитываемых объектов. Это часто дискуссионный вопрос, особенно если в разработке карт участвуют специалисты разного профиля. Важно включать в этот перечень не все или почти все группы биоты, обитающие в картографируемом районе, а только наиболее массовые, ключевые и краснокнижные виды. Необходимо также учитывать социально-экономические объекты и природоохранные территории. На данном этапе в этом вопросе до окончательного решения можно руководствоваться рекомендациями, приведенными в докладе международных организаций (ПРЕСА ..., 2012).

Определение границ сезонов. Важный вопрос – строить ли карты для всего года, по месяцам или для отдельных сезонов (климатических, календарных и т. д.)? Как показано в (Шавыкин, Ильин, 2010), для больших районов, например, для всей восточной (российской) части Баренцева моря, может быть предложено несколько вариантов таких периодов, основанных на различных критериях. Но наиболее важным для выбора сезонов, как мы полагаем, является критерий постоянства плотности распределения учитываемых уязвимых объектов, в первую очередь, биологических. При подготовке исходных данных необходимо, вероятно, исходить из периодов года, в пределах которых исходное распределение (обилие) учитываемой биоты и положение абиотических объектов остается относительно постоянным. С учетом этого и следует выбирать границы сезонов построения карт (Шавыкин, 2015; Шавыкин, Карнатов, 2018б).

Единицы измерения обилия биоты различны (экз/км², кг/м², г/м³ и др.). При построении интегральных карт уязвимости алгоритмы расчета могут предусматривать суммирование уязвимости отдельных групп биоты (обилие групп/подгрупп/видов, умноженное на соответствующую ему удельную уязвимость). С разными единицами измерений для количественного распределения биоты это сделать невозможно. Поэтому обилие биоты необходимо представлять в одинаковых единицах, что уже было предложено в (Offringa, Låhr, 2007) при расчетах карт исключительной экономической зоны Нидерландов. Возможный вариант – переход к безразмерным единицам путем нормировки обилия групп (подгрупп, видов) на среднегодовое обилие соответствующей группы в картографируемом районе (Способ ..., 2017; Шавыкин и др., 2017; Способ ..., 2018).

Коэффициенты (удельной) уязвимости биоты. Для компонентов биоты относительно несложно экспертно сразу принять в целочисленных

баллах или рангах коэффициенты уязвимости (SFT ..., 2004; Погребов, 2010; Методические ..., 2012) или параметры – чувствительность, восстанавливаемость, потенциальное воздействие нефти, необходимые для расчета таких коэффициентов удельной уязвимости от воздействия нефти (Offringa, Låhr, 2007; Шавыкин, 2015). Отказ же от порядковых величин приводит к новой проблеме. Указанные параметры достаточно сложно количественно оценивать как для самых массовых экологических групп, так и для хорошо изученных отдельных видов. Представляется, что коэффициенты уязвимости (V) можно рассчитать в упрощенном виде как описано в (Offringa, Låhr, 2007; Шавыкин, 2015):

$$V = S \cdot E / R,$$

где S – чувствительность и R – восстанавливаемость биоты, E – потенциальное воздействие на нее нефти, но используя только метрические величины на шкале отношений.

С учетом большого числа исследований по оценке *чувствительности* биоты к нефти [оценки значений LC_{50} и/или LL_{50} , выполненных как в конце прошлого века (Effects ..., 1984; A critical ..., 1995 и др.), так и в последние годы на новых методологических подходах (French-McCaу, 2002; The acute ..., 2013; Environmental ..., 2014; Dupuis et al., 2015 и др.)] можно реально оценить значения величины S для основных групп/подгрупп/видов биоты, для остальных – выбирать значения S на основе экспертных оценок, но также обязательно на метрической шкале отношений. При этом для S существует дополнительная проблема, не позволяющая группам/подгруппам/видам биоты иметь одни и те же единицы измерения (см. далее). С коэффициентами *потенциального воздействия* (E , %) и *восстанавливаемости* (R , годы), вероятно, проще, так как по ним также много доступной информации, но меньше методологических проблем. Коэффициенты приоритетной защиты для абиотических компонентов, как и все остальные исходные данные для расчетов карт уязвимости, должны представляться как метрические величины с учетом значимости этих компонентов. В этом случае можно использовать экспертный метод парных сравнений (Саати, 1993).

Для выбора той или иной шкалы измерения для чувствительности биоты (S) можно выделить следующие среды обитания: пелагическая (рыбы, планктон ...), донная (рыбы, бентос), литоральная (зообентос, макрофитобентос, птицы ...) и поверхность моря (птицы ...). Птицы, в основном контактируя с поверхностью воды, подвергаются воздействию пленки нефти (в том числе на литорали), а не растворенной и диспергированной в воде нефти. На рыб и планктон воздействует именно растворенная и диспергированная нефть в толще воды. Поэтому чувствительность к нефти рыб, планктона и птиц лежит на разных шкалах

и в определенной мере несравнима между собой. Возможное решение этой проблемы также кратко описано нами в (Шавыкин и др., 2017; Шавыкин, Карнатов, 2018б; Способ ..., 2018).

Суммирование уязвимости объектов разной природы. При построении карт уязвимости необходимо учесть и уязвимость биоты, и уязвимость (значимость) абиотических компонентов. Такое суммирование неизбежно в независимости от того, перекрываются или нет области распределения биоты и области расположения социально-экономических объектов и природоохранных территорий. Здесь также напрямую нельзя суммировать.

Представление итоговой уязвимости акватории (проблема классификации). На картах уязвимости следует показывать участки наибольшей и наименьшей уязвимости для планирования операций по ЛРН или по очистке акватории и берегов. Представление этих участков на картах, как результат расчета уязвимости (с использованием ГИС-программ), зависит, в том числе и от выбора метода классификации итогового диапазона интегральной уязвимости на поддиапазоны (метод равных интервалов, естественных границ и т. д.) (Карнатов, Шавыкин, 2018; Шавыкин, Карнатов, 2018а). От этого выбора зависит и итоговая картина уязвимости участков на картах. Требуются дальнейшие исследования в этом направлении. Кроме того, карты уязвимости для каждого сезона оптимально строить для двух разных диапазонов: относительной уязвимости – для каждого сезона свой диапазон уязвимости (min–max за конкретный сезон), абсолютной уязвимости – для всех сезонов года один общий диапазон уязвимости (min–max за год).

Существуют и другие проблемы картографирования уязвимости прибрежно-морских зон от нефти – строить ли для нефти разной плотности отдельные карты уязвимости; как учитывать гидрологическую ситуацию в районе (например, слой скачка плотности), ледовую обстановку и т. д.

3. Возможные решения некоторых проблем построения карт уязвимости на основе метрического подхода. Общие положения методики, которые, на наш взгляд, должны лежать в основе разработки карт уязвимости прибрежно-морских зон от нефти, и могут быть применены также для разработки карт уязвимости от других антропогенных воздействий, сводятся к следующему (Шавыкин, Карнатов, 2018б; Shavykin, Karnatov, 2019b):

методика должна быть достаточно простой и допускать при необходимости учет трофических и топических связей между компонентами экосистемы района путем введения соответствующих коэффициентов;

порядковые (ранговые) величины на всех этапах расчета интегральной уязвимости не используются; все расчеты выполняются с использованием только метрических величин на шкале отношений;

карты разрабатываются трех масштабов: стратегические мелкомасштабные (при необходимости) – для всего моря или какого-либо крупного морского региона; тактические среднего масштаба – для всего побережья выбранного района; объектные крупномасштабные – для наиболее важных участков побережья (PIECA ..., 2012; Шавыкин, Карнатов, 2018б);

учитываются три группы компонентов экосистемы: а) важные компоненты биоты (ВКБ) – группы (подгруппы, виды) биоты, обитающие в картографируемом районе; б) особо значимые объекты (ОЗО) – экологические, социально-культурные и объекты хозяйственной деятельности; в) природоохранные территории (ПОТ) – участки акватории, отнесенные к особо охраняемым природным территориям;

принимается простая модель поведения нефти при ее разливе, зависящая от плотности и вязкости нефти, гидрометеорологических условий района, структуры литоральной и сублиторальной зон;

коэффициенты уязвимости биоты рассчитываются на основе потенциального воздействия антропогенного фактора на биоту, ее чувствительности к воздействию и восстанавливаемости после воздействия (Шавыкин, Карнатов, 2018б; Shavykin, Karnatov, 2018);

уязвимость ВКБ зависит от обилия (плотности биомассы или численности) компонентов биоты и их коэффициентов уязвимости. Приоритетность защиты ОЗО и ПОТ определяется важностью для экосистемы и человека соответствующего участка;

интегральная уязвимость участка акватории определяется суммой уязвимости ВКБ и приоритетности защиты ОЗО и ПОТ;

все карты строятся с использованием ГИС-программ.

Величины обилия биоты измеряются в разных единицах (численность – экз/км²; биомасса – г/м², кг/м², г/м³; улов на 1 ч траления – т/ч), и при отказе от использования порядковых величин при построении карт уязвимости возникают некоторые проблемы. Одна из них обусловлена тем, что для оценки интегральной уязвимости участка необходимо суммировать плотности распределения отдельных групп (подгрупп, видов) биоты, умноженные на соответствующие коэффициенты уязвимости. Поэтому, как уже отмечалось выше, значения обилия биоты на единицу площади должны иметь одинаковые единицы измерения. Возможное решение может быть следующим (Шавыкин, Карнатов, 2018б; Shavykin, Karnatov, 2018, 2019а). Исходные карты распределения обилия каждого компонента биоты B^{sg} (s – индекс сезона; g – индекс группы/подгруппы/вида) представляются в принятых для них единицах измерения. Эти величины нормируют на среднегодовое значение количества биоты соответствующей группы P^{yg} (индекс “у” указывает, что учитываемый период – год) в картографируемом районе:

$$B^{(y)sg} = B^{sg}/P^{yg},$$

где B^{sg} – значение исходной численности или биомассы каждого g -го компонента биоты на отдельных полигонах в исходных единицах измерения ($г/м^2$, экз/км², экз/м³, т/ч траления и т. д.) для s -го сезона; P^{yg} – суммарное среднегодовое обилие (среднегодовая общая численность или биомасса) соответствующей g -й экологической группы в картографируемом районе; $B^{(y)sg}$ – доля обилия g -го компонента биоты (для сезона s) от среднегодового обилия группы биоты в картографируемом районе, приходящаяся на единицу площади в пределах полигонов этого района.

Отношение B^{sg} (например, $г/м^2$ или экз/км²) к суммарному среднегодовому обилию группы в картографируемом районе (P^{yg} , г или экз.) дает для полигона долю от среднегодового обилия этой группы на единицу площади в конкретный сезон s .

Разная чувствительность биоты, обитающей в водной толще, и биологических объектов, связанных главным образом с поверхностью моря, – еще одна упоминавшаяся проблема, возникающая при отказе от ранговых величин. Коэффициенты уязвимости биоты предлагается (Шавыкин, Карнатов, 2018б; Shavykin, Karnatov, 2018, 2019a) рассчитывать по формуле

$$V^g = (E^g \cdot R^g)/S^g,$$

где E^g – потенциальное воздействие разлившейся нефти на учитываемые экологические компоненты биоты – вероятность контакта организмов с нефтью (%); R^g – восстанавливаемость биоты – способность групп/подгрупп/видов организмов восстанавливаться после оказанного на них воздействия (годы); S^g – чувствительность учитываемых экологических компонентов биоты (для объектов обитающих и в водной толще, и на поверхности воды должны быть одинаковые единицы).

Если на обитателей водной толщи (ихтиопланктон, рыб, макрофиты, личинки бентоса, частично морских млекопитающих и др.) действует нефть, растворенная и диспергированная в воде, что характеризуется величинами LC₅₀ или LL₅₀ (соответственно летальная концентрация или летальная нагрузка, приводящие к 50 % гибели организмов), то для птиц действующим летальным фактором является пленка нефти на водной поверхности или литорали. Указанные величины для водной толщи (LC₅₀ и LL₅₀) не подходят для оценки чувствительности орнитофауны к нефти. Поэтому для птиц предлагается использовать другой параметр – толщину пленки нефти, вызывающую 50 %-ю гибель птиц (LT₅₀). Основываясь на ряде публикаций (см.: Шавыкин, Карнатов, 2018б), принимаем, что пленка толщиной 25 мкм оказывает 50 %-е летальное воздействие на птиц. Показатель LT₅₀ для птиц – аналог LC₅₀ для организмов в водной толще.

Однако использовать для совместных расчетов значения LC_{50} (мг/л) для водных организмов и LT_{50} (мкм) для птиц нельзя [для расчета коэффициента уязвимости $V^g = (E^g \cdot R^g) / S^g$, и последующего его умножения на относительное обилие соответствующих групп/подгрупп/видов биоты], так как они выражены в разных единицах и в разных единицах будут выражены величины V^g . Поэтому предлагается в качестве величины S^g для организмов водной толщи использовать отношение $LC_{50}/ПДК$ (ПДК – предельно допустимая концентрация нефти в воде – 0.05 мг/л), а для организмов, взаимодействующих с поверхностью воды – $LT_{50}/ПДТ$ (ПДТ – предельно допустимая толщина пленки нефти, не влияющая на жизнедеятельность птиц – 0.04 мкм – обоснование дано в (Шавыкин, Карнатов, 2018б)). Тогда S^g представляется в одинаковых единицах измерения – в безразмерных значениях летальной характеристики загрязняющего вещества.

Предлагаемая методика расчета карт уязвимости основана на метрических величинах на шкале отношений и представлена на примере Кольского залива (Шавыкин, Карнатов, 2018б). Основные этапы ее алгоритма следующие.

Определение перечня основных учитываемых объектов, т. е. важных компонентов биоты, особо значимых социально-экономических объектов и природоохранных территорий. Для Кольского залива ВКБ – это следующие экологические группы: макрофитобентос, зообентос (макрозообентос, мегазообентос мобильный, мегазообентос немобильный), птицы (водные, околотовные чайковые, околотовные кулики). Не учитываются ихтиофауна и морские млекопитающие (данные о распределении в заливе отсутствуют). Фито- и зоопланктон не рассматриваются в силу большой скорости их восстановления (РИЕСА ..., 2012). Среди ОЗО выделены портовые сооружения и прилегающие к ним акватории (участки на ширину 150 м от сооружений); устья нерестовых рек для семги; районы размножения крабов и развития их личинок; места гнездования и концентрации выводков обыкновенных гаг. Природоохранные территории в Кольском заливе отсутствуют, поэтому в расчетах не учитывались.

Определение границ сезонов картографируемого района для учитываемых компонентов биоты выполняется по постоянству плотности их распределения, для абиотических объектов – по их сезонному положению. С учетом этого определены границы пяти сезонов (зима – XI–I, ранняя весна – II–III, весна – IV–V, лето – VI–VIII, осень – IX–X; названия могут быть условными) для расчета карт интегральной уязвимости Кольского залива.

Построение сезонных карт распределения обилия ВКБ, расположения ОЗО и ПОТ. На основе информации о сезонном распределении биоты построены исходные карты плотности распределения ВКБ в принятых для соответствующих групп единицах измерения

[фитобентос (кг/м²), зообентос (г/м²), птицы (экз/км²)]. Все исходные данные пронормированы на среднегодовое обилие соответствующих групп биоты в картографируемом районе. Карты расположения ОЗО построены на основе доступных данных.

Расчет коэффициентов уязвимости биоты (V^g) и экспертная оценка коэффициентов приоритетной защиты ОЗО (V^e) и ПОТ (V^t). Коэффициенты V^g рассчитываем по приведенной выше формуле $V^g = (E^g \cdot R^g) / S^g$ (таблица). Значения V^e на данном этапе приняты равными 1 (по нашим оценкам значимость учитываемых ОЗО примерно одинакова). Предварительно принимается модель поведения нефти в воде при разливе в картографируемом районе. От этой модели (через значение величины E^g) зависит оценка коэффициентов уязвимости биоты. Для залива строились карты уязвимости для средней по плотности нефти. Слой скачка плотности морской воды в заливе находится на глубине 5–10 м и препятствует в определенной мере проникновению нефти вглубь, поэтому разлитая нефть в основном будет оставаться и трансформироваться в слое до 5 м, действуя на биоту на поверхности воды, до глубины 5 м в водной толще и сублиторали, а также на литорали.

**Оценки параметров уязвимости (S^g , E^g , R^g) и итоговые коэффициенты уязвимости биоты (V^g) Кольского залива (Шавыкин, Карнатов, 2018б)
Assessment of vulnerability parameters (S^g , E^g , R^g) and total coefficients of biota vulnerability (V^g) in Kola Bay (Шавыкин, Карнатов, 2018б)**

Биота	LC ₅₀ , мг/л	LT ₅₀ , мкм	S^g	E^g , %	R^g , год	V^g
	ПДК = 0.05 мг/л					
Макрофитобентос	550 (100–1000)	–	11000	70	5	3.2
Макрозообентос:	290	–	5800	40	4	2.8
полихеты	(10–100)	–	–	–	–	–
двустворчатые моллюски	(50–500)	–	–	–	–	–
гастроподы	(100–1000)	–	–	–	–	–
Мегазообентос немобильный:	410	–	8200	60	4	2.9
двустворчатые моллюски	(50–500)	–	–	–	–	–
гастроподы	(100–1000)	–	–	–	–	–
Мегазообентос мобильный (ракообразные)	55 (10–100)	–	1100	10	3.5	3.2
	ПДТ = 0.04 мкм					
Водные птицы	–	25	625	90	2	28.8
Околоводные птицы						
чайковые	–	25	625	35	3	16.8
кулики	–	25	625	35	3	16.8

ПРИМЕЧАНИЕ. Цифры без скобок – среднее, цифры в скобках – диапазон значений; $V^g = [(E^g \cdot R^g) / S^g] \cdot 100$.

Построение сезонных карт уязвимости ВКБ, приоритетности защиты ОЗО и ПОТ. Для карт уязвимости биоты по сезонам “суммировали” карты распределения ВКБ (макрофитобентоса, зообентоса и птиц), умноженные на соответствующие коэффициенты уязвимости. Эти карты нормировали на максимальные значения уязвимости за соответствующий сезон и получали сезонные карты относительной уязвимости биоты. При нормировке на максимальное значение уязвимости за год получали сезонные карты абсолютной уязвимости. Аналогично поступали с построением карт приоритетности защиты.

Расчет сезонных карт интегральной уязвимости картографируемого района. Для получения карт относительной интегральной уязвимости акватории выполняли “сложение” карт относительной уязвимости ВКБ и приоритетности защиты ОЗО для каждого сезона, умноженные на коэффициенты относительной значимости компонентов экосистемы (ВКБ и ОЗО). Для залива они экспертно приняты равными 2 и 1 (считая вклад ВКБ в 2 раза больше, чем ОЗО). Диапазон интегральной уязвимости для каждого сезона делили на 5 поддиапазонов. Для карт абсолютной интегральной уязвимости выполняли по сезонам “сложение” карт абсолютной уязвимости ВКБ и приоритетности защиты ОЗО, также умноженные на коэффициенты относительной значимости ВКБ и ОЗО (2:1). Единый диапазон уязвимости для всех сезонов, как и выше, делили на 5 поддиапазонов.

Полученные сезонные тактические (масштаб 1:150 000) карты относительной уязвимости (пример – рис. 2, лето) могут применяться в качестве общего инструмента ЛРН при сравнительно больших разливах. Карты абсолютной интегральной уязвимости предназначены для природоохранных целей и как вспомогательные при ЛРН. Примеры объектных карт (масштаб 1: 25 000) для двух районов залива приведены на рис. 3.

Представление итоговых результатов расчета карт интегральной уязвимости зависит от метода деления общего диапазона интегральной уязвимости на поддиапазоны (от классификации полигонов по уязвимости). В нашем случае выбрана классификация методом “1/9–2/9–6/9”, что соответствует длинам поддиапазонов в 1/9 (ранг 1), 2/9 (ранг 2) и 6/9 (ранг 3) от всей длины диапазона уязвимости (соответствующие врезки на рисунках 2–3). При этом исходили из того, что желательно, чтобы в каждом небольшом районе на картах были участки с минимальными и максимальными рангами. Полученные при такой классификации карты не в полной мере решают эту задачу и требуются дополнительные исследования в этом направлении. Возможно, следует использовать метод равных интервалов (Карнатов, Шавыкин, 2018). Другой вариант классификации итоговой интегральной уязвимости приведен в (Шавыкин, Карнатов, 2018а).

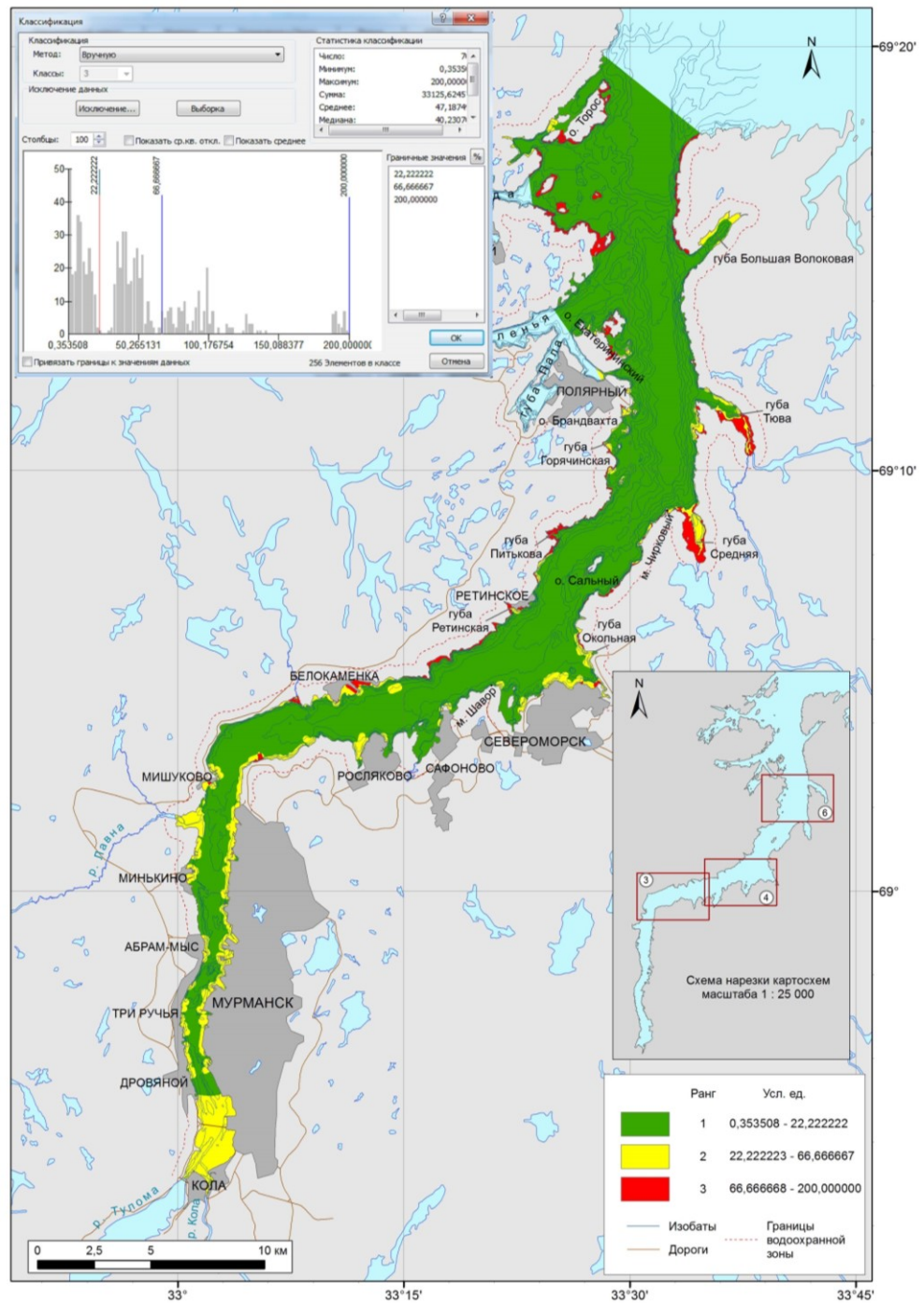


Рис. 2. Тактическая карта относительной интегральной уязвимости акватории Кольского залива от воздействия нефти летом (VI–VIII). В верхнем левом углу – распределение количества полигонов (ось Y) в зависимости от значений их интегральной уязвимости (ось X)

Fig. 2. Tactic map of relative integral vulnerability of Kola Bay water to oil impact in summer (VI–VIII). In left upper corner – distribution of quantity polygons (Y-axis) according to values of their integral vulnerability (X-axis)

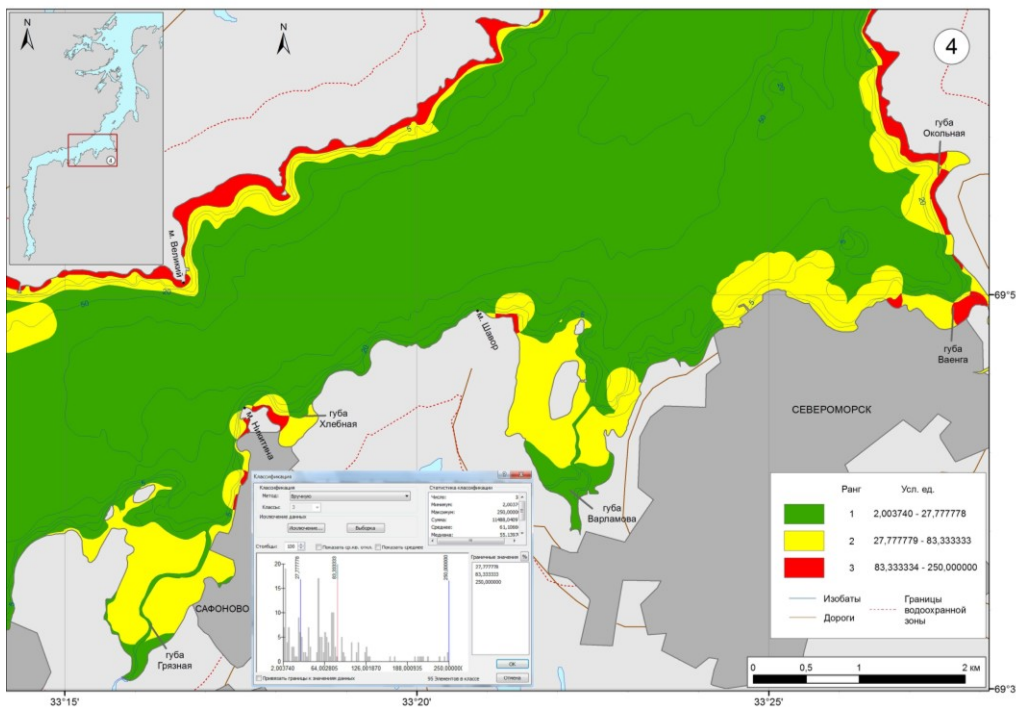
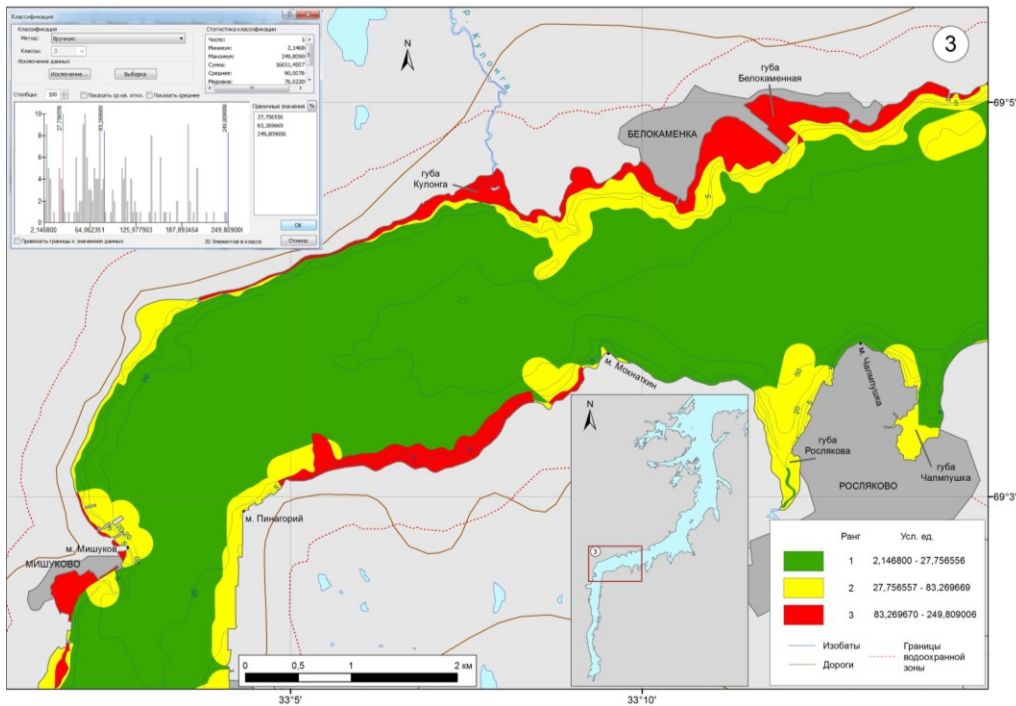


Рис. 3. Объектная карта относительной интегральной уязвимости акватории районов 3 и 4 Кольского залива от воздействия нефти летом (VI–VIII)

Fig. 3. Object map of relative integral vulnerability of water area 3 and 4 of Kola Bay to oil impact in summer (VI–VIII)

Заключение. Показана некорректность существующих методик построения карт уязвимости прибрежно-морских зон от нефти, так как они основаны на использовании порядковых величин при расчетах, что недопустимо. Предложен возможный вариант методики расчета таких карт, основанный на использовании метрических величин на шкале отношений. Описанные проблемы и их решения в большей степени являются методологическими, однако в России существует и проблема принятия (согласования, утверждения) единой методики построения карт уязвимости и ее применения – обязательного включения карт уязвимости в планы ЛРН всех уровней. Этот актуальный вопрос может быть решен на уровне Минприроды РФ с привлечением специалистов МЧС, Минтранса, Госстроя и других федеральных ведомств. На наш взгляд, решить его можно в несколько этапов.

1. Обсудить и проанализировать российские и зарубежные методики на специализированных семинарах под эгидой одного из федеральных министерств (Минприроды, Минтранса, МЧС и др.) или крупной нефтяной компании с привлечением широкого круга специалистов.

2. Выработать рабочей группой, сформированной по итогам семинаров, общепринятый вариант методики подготовки карт уязвимости прибрежно-морских зон от нефти.

3. Разработать для пилотных районов карты уязвимости прибрежно-морских зон и “проверить” их использование в учениях по ЛРН, при проведении ИЭИ и подготовке ОВОС.

4. Доработать методику рабочей группой с учетом замечаний, полученных в ходе учений по ЛРН, а также при проведении ИЭИ и подготовке ОВОС.

5. Утвердить на уровне Минприроды РФ (при согласовании с Минтрансом, МЧС, Госстроем) единую методику составления карт уязвимости прибрежно-морских зон от нефти.

6. Внести в документы, регламентирующие требования к содержанию планов ЛРН любого уровня, положения об обязательном наличии разномасштабных сезонных карт уязвимости прибрежно-морских зон от нефти.

7. Разработать комплексную программу создания карт уязвимости прибрежно-морских зон, а на начальном этапе – прибрежных районов Кольского полуострова или какого-либо прибрежного района добычи нефти.

Работа выполнена по теме “Воздействие климатических факторов, химического и радиационного загрязнения на морские экосистемы Арктики в условиях комплексного природопользования” (№ госрегистрации ААА-А18-118030690062-0) в рамках государственного задания (№ 0228-2019-0029).

Литература

Карнатов А.Н., Шавыкин А.А. Картограммы интегральной уязвимости акватории Кольского залива от нефти // Кольский залив и нефть: биота, карты уязвимости, загрязнение. СПб.: Реноме, 2018. С. 318–364. Doi: <http://doi.org/10.25990/renomespb.w0pj-zq52>

Методические подходы к созданию карт экологически уязвимых зон и районов приоритетной защиты акваторий и берегов Российской Федерации от разливов нефти и нефтепродуктов. Владивосток; М.; Мурманск; СПб.: Изд. Всемирного фонда дикой природы (WWF), 2012. 60 с.

Погребов В.Б. Интегральная оценка экологической чувствительности биоресурсов береговой зоны к антропогенным воздействиям // Основные концепции современного берегопользования. Т. 2. СПб.: Изд-во РГГМУ, 2010. С. 43–85.

Саати Т.Л. Принятие решений. Метод анализа иерархий. Пер. с англ. М.: Радио и связь, 1993. 314 с.

СП 47.13330.2012. Инженерные изыскания для строительства. Основные положения. Актуализированная редакция СНиП 11-02-96. М.: Минрегионразвития РФ, 2012. 117 с.

Способ построения карт уязвимости прибрежно-морских зон от нефти, нефтепродуктов и других химических веществ: Пат. 2613572 Российская Федерация / А.А. Шавыкин, О.П. Калинка, П.С. Ващенко, А.Н. Карнатов. № 2015134164; заявл. 13.08.2015; опубл. 17.03.2017. Бюл. № 8.

Способ построения карт уязвимости прибрежно-морских зон от нефти, нефтепродуктов и других химических веществ на основе расчетов с метрическими величинами: Пат. 2648005 Российская Федерация / А.А. Шавыкин, А.Н. Карнатов. № 2016150007; заявл. 19.12.2016; опубл. 21.03.2018. Бюл. № 9.

Шавыкин А.А. Методика построения карт уязвимости прибрежных и морских зон от нефти. Пример карт для Кольского залива // Вестн. Кольского науч. центра РАН. 2015. Т. 2(21). С. 113–123.

Шавыкин А.А. Основные проблемы использования ранговых величин // Кольский залив и нефть: биота, карты уязвимости, загрязнение. СПб.: Реноме, 2018. С. 463–472. Doi: <http://doi.org/10.25990/renomespb.w0pj-zq52>

Шавыкин А.А., Ильин Г.В. Оценка интегральной уязвимости Баренцева моря от нефтяного загрязнения. Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2010. 110 с.

Шавыкин А.А., Карнатов А.Н. Картограммы интегральной уязвимости акватории залива от нефти (при равноплощадном делении диапазона уязвимости) // Кольский залив и нефть: биота, карты уязвимости, загрязнение. СПб.: Реноме, 2018а. С. 473–494. Doi: <http://doi.org/10.25990/renomespb.w0pj-zq52>

Шавыкин А.А., Карнатов А.Н. Методика построения карт чувствительности/уязвимости прибрежно-морских зон от нефти // Кольский залив и нефть: биота, карты уязвимости, загрязнение. СПб.: Реноме, 2018б. С. 292–317. Doi: <http://doi.org/10.25990/renomespb.w0pj-zq52>

Шавыкин А.А., Калинка О.П., Карнатов А.Н. Обзор методов построения карт чувствительности/уязвимости прибрежно-морских зон от нефти // Кольский залив и нефть: биота, карты уязвимости, загрязнение. СПб.: Реноме, 2018. С. 233–291. Doi: <http://doi.org/10.25990/renomespb.w0pj-zq52>

Шавыкин А.А., Матушов Г.Г., Карнатов. А.Н. Методика построения карт уязвимости прибрежно-морских зон от нефти // Докл. РАН. 2017. Т. 475, № 4. С. 461–464. Doi: <https://doi.org/10.1134/S1028334X17080062>

A critical review of toxicity values and an evaluation of the persistence of petroleum products for use in natural resource damage assessments / R.K. Markarian, J.P. Nicolette, T.R. Barber, L.H. Giese // API Publ. № 4594. Washington. DC. USA: American Petroleum Institute, 1995. 195 p.

BRISK. Sub-regional risk of spill of oil and hazardous substances in the Baltic Sea. Environmental Vulnerability; Doc. № 3.1.3.3, Ver. 1; Admiral Danish Fleet HQ, National Operations. Maritime Environment. Copenhagen. Denmark. 2012. 79 p.

Dupuis A., Ucan-Marin F. A literature review on the aquatic toxicology of petroleum oil: An overview of oil properties and effects to aquatic biota; Canadian Science Advisory Secretariat: Vancouver, BC, USA, 2015. 52 p.

Effects of petroleum hydrocarbons on alaskan aquatic organisms: A comprehensive review of all oil-effects research on alaskan fish and invertebrates conducted by Theauke Bay Laboratory. 1970–81 / S.D. Rice, D.A. Moles, J.F. Karinen, S. Kern, M.G. Carls, C.C. Brodersen, J.A.M.M. Gharrett // NOAA: Silver Spring, MD. USA, 1984. P. 311–427.

Environmental impacts of arctic oil spills and arctic spill response technologies. Literature review and recommendations. December 2014. Arctic oil spill response technology joint industry programme. 2014. 205 p. URL: <http://neba.arcticresponsetechnology.org/assets/files/Environmental%20Impacts%20of%20Arctic%20Oil%20Spills%20-%20report.pdf> (accessed on 18 September 2018).

French-McCay D.P. Development and application of an oil toxicity and exposure model, OILTOXEX // Environ. Toxicol. Chem. 2002. Vol. 21. P. 2080–2094.

IMO (International Maritime Organization); *IPIECA* (International Petroleum Industry Environmental Conservation Association). Sensitivity Mapping for Oil Spill Response. IPIECA. London, UK. 1994. V. 1.

IPIECA (International Petroleum Industry Environmental Conservation Association); *IMO* (International Maritime Organization); *OGP* (International Association of Oil & Gas Producers). Sensitivity Mapping for Oil Spill Response; IPIECA: London, UK, 2012. 26 p.

Offringa H.R., Låhr J. An integrated approach to map ecologically vulnerabilities in marine waters in the Netherlands (V-Maps); RIKZ working document RIKZ 2007-xxx; Ministry of transport, public works and water management, Rijkswaterstaat, National Institute for Marine and Coastal Management: Hague, The Netherlands, 2007. 93 p.

SFT (Statens Forurensningstilsyn). Beredskap mot akutt forurensning – modell for prioritering av miljøressurser ved akutte oljeutslipp langs kysten.; TA-nummer 1765/2000. SFT. Oslo, Norway, 2004/ 16 p. (In Norwegian).

Shavykin A.A., Karnatov A.N. Main development problems of vulnerability mapping of sea-coastal zones to oil spills // J. Mar. Sci. Eng. 2018. № 6(4). P. 115. Doi: <http://doi.org/10.3390/jmse6040115>

Shavykin A.A., Karnatov A.N. Mapping of ecological vulnerability of sea-coastal zones to oil spills: A preliminary method applied to Kola Bay, the Barents Sea // J. Mar. Sci. Eng. 2019a. № 7(7). P. 216. Doi: <http://doi.org/10.3390/jmse7070216>

Shavykin A.A., Karnatov A.N. Maps of sea zones vulnerability to human impact – an important element of sea bioresources management // Influence of ecosystem changes on harvestable resources at high latitudes: Proceedings of the 18th Russian-Norwegian symposium, Murmansk, Russia, 5–7 June 2018 / E. Shamray, G. Huse, A. Trofimov, S. Sundby, A. Dolgov, H.R. Skjoldal, K. Sokolov, L.L. Jørgensen, A. Filin, T. Haug, V. Zabavnikov (Eds.) // IMR/PINRO Joint Report Series, № 1-2019. Murmansk; Bergen; Tromsø: Institute of Marine Res. Bergen, Norway. 2019b. P. 44–52. URL: <https://www.hi.no/resources/Proceedings-of-the-18th-Russian-Norwegian-Symposium-1-.pdf> (accessed on 10 April 2019).

The acute toxicity of chemically and physically dispersed crude oil to key Arctic species under Arctic conditions during the open water season / W.W. Gardiner, J.Q. Word, J.D. Word, R.A. Perkins, K.M. McFarlin, B.W. Hester, L.S. Word, C.M. Ray // *Environ. Toxicol. Chem.* 2013. Vol. 32. P. 2284–2300.

