





Российская академия наук
Кольский научный центр
Мурманский морской биологический институт

*К 80-летию Мурманского морского
биологического института
Кольского научного центра
Российской академии наук*

МОРСКИЕ
ЭКОСИСТЕМЫ И СООБЩЕСТВА
В УСЛОВИЯХ
СОВРЕМЕННЫХ
КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ

Санкт-Петербург
РЕНОМЕ
2014

УДК 574.5
ББК 28.082
М80

Ответственный редактор
академик РАН Г. Г. Матишов

Редакционная коллегия
доктор географических наук С. Л. Дженюк
доктор биологических наук П. Р. Макаревич
доктор географических наук В. В. Денисов
кандидат географических наук Д. В. Моисеев

Рецензенты
доктор географических наук Л. Г. Павлова
доктор биологических наук Е. В. Шошина

Морские экосистемы и сообщества в условиях современных климатических изменений / [отв. ред. Г. Г. Матишов] ; Мурман. мор. биол. ин-т КНЦ РАН. — СПб. : Реноме, 2014. — 456 с.

ISBN 978-5-91918-488-1

Рассматриваются различные аспекты состояния среды, экосистем и разнообразия биологических сообществ арктических, южных и дальневосточных морей России, прямо или косвенно связанные с климатической динамикой. Исследованы аномальные океанологические процессы последних лет, обусловленные особенностями атмосферной циркуляции. Дана характеристика современного состояния химического радиационного загрязнения морской среды в Арктике. Представлены новые данные о структуре и функционировании планктонных и бентосных сообществ, ихтио- и орнитофауне арктических морей. Рассмотрена популяционная динамика камчатского краба — вида-вселенца в Баренцевом море. Приведены результаты новых разработок в областях аквакультуры южных морей, биомониторинга морских экосистем и численного моделирования океанологических процессов.

Для научных работников — океанологов и гидробиологов, специалистов по морскому природопользованию, студентов и аспирантов.

Ил. — 137, табл. — 59 + 2 (прил.), библиогр. — 742 назв.

УДК 574.5
ББК 28.082

Работа выполнена в рамках проекта 2013-1.2-14-512-0044 «Разработка научно-технических основ оценки биоразнообразия арктических морей России и принципов управления морским природопользованием с учетом современных климатических и антропогенных воздействий» федеральной целевой программы «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технического комплекса России на 2007–2013 годы»

© Федеральное государственное учреждение науки Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, 2014

© Коллектив авторов, 2014

ISBN 978-5-91918-488-1

© Оригинал-макет, ООО «Реноме», 2014



Russian Academy of Sciences
Kola Science Centre
Murmansk Marine Biological Institute

*To the 80th anniversary
of the Murmansk Marine Biological
Institute KSC RAS*

MARINE ECOSYSTEMS
AND COMMUNITIES
IN THE CONDITIONS
OF CURRENT
CLIMATE CHANGES

Saint Petersburg
RENOME
2014

Editor-in-chief

Academician of the RAS G. G. Matishov

Editorial board

Doctor of geographical sciences S. L. Dzhenyuk

Doctor of biological sciences P. R. Makarevich

Doctor of geographical sciences V. V. Denisov

Candidate of science in geography D. V. Moiseev

Reviewers

Doctor of geographical sciences L. G. Pavlova

Doctor of biological sciences E. V. Shoshina

Marine ecosystems and communities in conditions of today's climate changes /
[Editor-in-chief G. G. Matishov] ; MMBI KSC RAS. — St. Petersburg : Renome,
2014. — 456 p.

ISBN 978-5-91918-488-1

Various aspects of environment state, ecosystems and biological diversity of communities in the Arctic, southern and Far East Russian seas, which are directly or indirectly related to climate dynamics are considered. Anomalous oceanographic processes in recent years connected to atmospheric circulation peculiarities were investigated. Current state characteristic of radiation and chemical marine pollution in the Arctic was established. New data on the structure and functioning of the planktonic and benthic communities, ichthyo- and avifauna of the Arctic seas was submitted. Population dynamics of king crab — invasive species in the Barents Sea was observed. New results in the fields of aquaculture in the southern seas, biomonitoring of marine ecosystems and numerical modeling of oceanographic processes are presented.

For scientists — oceanographers and hydrobiologists, marine ecosystem exploitation scientists, undergraduate and graduate students.

III. — 137, tabl. — 59 + 2 (appendices), reference — 742.

UDC 574.5

Work was performed under the project 2013-1.2-14-512-0044 "Development of scientific-technical framework for biodiversity assessment of the Russian Arctic and marine environmental management principles based on current climatic and anthropogenic impacts" of the federal target program "Research and development on priority directions of scientific-technological complex of Russia for 2007–2013"

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	11
Глава 1. КЛИМАТ И СОСТОЯНИЕ МОРСКОЙ СРЕДЫ	
1.1. Современные океанологические процессы в западноарктических и южных морях России (Г. Г. Матишов, С. Л. Дженюк, Д. В. Моисеев, А. П. Жичкин)	13
1.2. Информационное обеспечение исследований климатической динамики морских экосистем (Г. Г. Матишов, С. В. Бердников, А. П. Жичкин, В. В. Кулыгин, Н. А. Яицкая, С. В. Кумпан, И. А. Третьякова, И. В. Швердяев, А. Е. Цыганкова, С. Л. Дженюк, С. Левитус, И. В. Смоляр)	31
1.3. Антропогенные нагрузки и риски химического загрязнения морской среды в Арктике (Г. В. Ильин, Н. И. Голубева)	50
1.4. Современная радиэкологическая нагрузка на морскую среду Западной Арктики (Г. Г. Матишов, Д. Г. Матишов, Г. В. Ильин, Н. Е. Касаткина, И. С. Усягина)	76
Глава 2. СООБЩЕСТВА ПЛАНКТОНА И БЕНТОСА	
2.1. Структура сезонной сукцессии фитопланктона Баренцева и Карского морей: регуляция или саморегуляция? (П. Р. Макаревич, Е. И. Дружкова, В. В. Ларионов)	99
2.2. Биоразнообразие и трофическая структура зоопланктона в Баренцевом море (В. Г. Дворецкий, А. Г. Дворецкий)	121
2.3. Зообентос сублиторали губ Кольского полуострова (О. С. Любина, О. Л. Зимица, Е. А. Фролова, А. А. Фролов, О. Ю. Ахметчина, И. О. Нехаев, Д. Р. Дикаева, Е. А. Гарбуль)	131
2.4. Камчатский краб в прибрежье Мурмана	148
2.4.1. Популяционная динамика (А. Г. Дворецкий, В. Г. Дворецкий)	148
2.4.2. Симбионты (А. Г. Дворецкий, В. Г. Дворецкий)	164
2.4.3. Питание (Л. В. Павлова)	177
2.4.4. Морфофизиология и новые представления о роли камчатского краба в экосистеме Баренцева моря (В. С. Зензеров, А. М. Илющенко, Е. В. Типисова)	198
2.5. Современное состояние фитоценозов Баренцева моря и прибрежных вод Шпицбергена (Г. М. Воскобойников, М. В. Макаров, С. В. Малавнда, И. В. Рыжик)	204

Глава 3. ИХТИОФАУНА И ПРОБЛЕМЫ АКВАКУЛЬТУРЫ

- 3.1. Современные исследования ихтиофауны Баренцева моря и сопредельных вод (*О. В. Карамушко, Н. Г. Журавлева, Л. И. Карамушко, О. Ю. Кудрявцева, Е. В. Расхожева, Е. В. Смирнова*) 223
- 3.2. Состав ихтиофауны и рыболовство в водах Восточной Камчатки и Чукотки (*П. А. Балыкин, А. М. Токранов*) 243
- 3.3. Аквакультура осетровых рыб на юге России 257
- 3.3.1. Перспективы развития аквакультуры и инновационные биотехнологии (*Е. Н. Пономарева, В. А. Григорьев, А. А. Корчунов*) 257
- 3.3.2. Разнообразие фауны паразитов молоди осетровых рыб при выращивании в аквакультуре (*А. В. Казарникова, Е. В. Шестаковская*) 269
- 3.3.3. Адаптационные реакции организма осетровых рыб на моделирование условий окружающей среды (*Г. Ф. Металлов, А. В. Ковалева, М. Н. Сорокина*) 283

Глава 4. МОРСКИЕ ПТИЦЫ И МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

- 4.1. Орнитофауна западного побережья о. Вайгач и прилегающих островов (*Ю. В. Краснов*) 295
- 4.2. Ластогонии: аритмия циклических процессов в поведении и физиологии (*В. Б. Войнов, А. А. Зайцев, А. Л. Михайлюк, М. В. Пахомов*) 312

Глава 5. БИОМОНИТОРИНГ И МОДЕЛИРОВАНИЕ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ

- 5.1. Экологический биомониторинг водных экосистем: на пути к новейшим технологиям (*А. В. Гудимов*) 326
- 5.2. Интегрированная математическая модель большой морской экосистемы Баренцева и Белого морей — инструмент для оценки природных рисков и эффективного использования биологических ресурсов (*С. В. Бердников, В. В. Кулыгин, А. Е. Цыганкова, В. В. Сорокина, И. В. Швердяев, О. Е. Архипова, Ю. М. Лычагина, Н. А. Яицкая*) 345
- 5.3. Модельные эксперименты в анализе сложных гидробиологических явлений (*В. Г. Ильичев*) 365

- Заключение 379
- Приложение I 384
- Приложение II 390
- Литература 418

CONTENTS

Introduction	11
Chapter 1. CLIMATE AND STATE OF ENVIRONMENT	
1.1. Modern oceanographic processes in the western Arctic and the southern seas of Russia (<i>G. G. Matishov, S. L. Dzhenyuk, D. V. Moiseev, A. P. Zhichkin</i>)	13
1.2. Information support of climate dynamics of marine ecosystems researches (<i>G. G. Matishov, S. V. Berdnikov, A. P. Zhichkin, V. V. Kulygin, N. A. Yaitskaya, S. V. Kumpan, I. A. Tretyakova, I. V. Sheverdyayev, A. E. Tsygankova, S. L. Dzhenyuk, S. Levitus, I. V. Smolyar</i>)	31
1.3. Anthropogenic pressures and risks of chemical pollution of the marine environment in the Arctic (<i>G. V. Ilyin, N. I. Golubeva</i>)	50
1.4. Modern radio-ecological pressure on marine environment of the Western Arctic (<i>G. G. Matishov, D. G. Matishov, G. V. Ilyin, N. E. Kasatkina, I. S. Usyagina</i>)	76
Chapter 2. PLANKTON AND BENTHOS COMMUNITIES	
2.1. Structure of phytoplankton seasonal succession in the Barents and Kara Seas: regulation or self-regulation? (<i>P. R. Makarevich, E. I. Druzhkova, V. V. Larionov</i>)	99
2.2. Biodiversity and trophic structure of zooplankton in the Barents Sea (<i>V. G. Dvoretzky, A. G. Dvoretzky</i>)	121
2.3. Sublittoral zoobenthos of the Kola Peninsula bays (<i>O. S. Lyubina, O. L. Zimina, E. A. Frolova, A. A. Frolov, O. Yu. Ahmetchina, I. O. Nehaev, D. R. Dikaeva, E. A. Garbul</i>)	131
2.4. King crab in the Murman coastal zone	148
2.4.1. Population dynamics (<i>A. G. Dvoretzky, V. G. Dvoretzky</i>)	148
2.4.2. Symbionts (<i>A. G. Dvoretzky, V. G. Dvoretzky</i>)	164
2.4.3. Nutrition (<i>L. V. Pavlova</i>)	177
2.4.4. Morpho-physiological research of the king crab and new ideas of its role in the ecosystem of the Barents Sea (<i>V. S. Zenzerov, A. M. Ilyuschenko, E. V. Tipisova</i>)	198
2.5. Modern state of Barents Sea and coastal waters of Svalbard phytocenoses (<i>G. M. Voskoboynikov, M. V. Makarov, S. V. Malavenda, I. V. Ryzhik</i>)	204

Chapter 3. ICHTHYOFAUNA AND PROBLEMS OF AQUACULTURE

- 3.1. Modern research of the Barents Sea and adjacent waters ichthyofauna
(*O. V. Karamushko, N. G. Zhuravleva, L. I. Karamushko, O. Yu. Kudryavtseva, E. V. Raskhozheva, E. V. Smirnova*) 223
- 3.2. Composition of ichthyofauna and fishing in the waters of East Kamchatka
and Chukotka (*P. A. Balykin, A. M. Tokranov*) 243
- 3.3. Sturgeon aquaculture in southern Russia 257
- 3.3.1. Perspectives of aquaculture development and innovative biotechnology
(*E. N. Ponomareva, V. A. Grigorev, A. A. Korchunov*) ... 257
- 3.3.2. Variety of juvenile sturgeon parasite fauna in aquaculture
(*A. V. Kazarnikova, E. V. Shestakovskaya*) 269
- 3.3.3. Adaptive response of the sturgeon organism within simulation
of environmental conditions (*G. F. Metallov, A. V. Kovaleva, M. N. Sorokina*) 283

Chapter 4. SEABIRDS AND MARINE MAMMALS

- 4.1. The avifauna of the western coasts of Vaygach island and adjacent islands
(*Yu. V. Krasnov*) 295
- 4.2. Pinnipeds: arrhythmia of cyclic processes in behavior and physiology
(*V. B. Voynov, A. A. Zaytsev, A. L. Mihaylyuk, M. V. Pahomov*) 312

Chapter 5. BIOMONITORING AND MODELING OF MARINE ECOSYSTEMS

- 5.1. Environmental biomonitoring of aquatic ecosystems: on the way to the
recent technologies (*A. V. Gudimov*) 326
- 5.2. Integrated mathematical model of a large marine ecosystem of the Barents
and White Seas - a tool for assessment of natural risks and the efficient use
of biological resources (*S. V. Berdnikov, V. V. Kulygin, A. E. Tsygankova, V. V. Sorokina, I. V. Sheverdyayev, O. E. Arhipova, Yu. M. Lychagina, N. A. Yaitskaya*) 345
- 5.3. Model experiments in the analysis of complex hydrobiological phenomena
(*V. G. Ilyichev*) 365

Conclusion	379
Annex I	384
Annex II	390
References	418

ВВЕДЕНИЕ

Планомерные биологические исследования арктических и южных морей России были начаты еще в XIX веке. В результате деятельности нескольких поколений ученых создана богатая и непрерывно пополняемая база знаний о видовом разнообразии, экологии и физиологии морских организмов, биологических ресурсах, структуре и динамике морских экосистем. Значительный вклад в нее внесли работы Мурманского морского биологического института (ММБИ) на арктических морях, продолжающиеся уже почти 80 лет, а в последнее десятилетие — работы Азовского филиала ММБИ и образованного на его базе Института аридных зон Южного научного центра (ЮНЦ РАН) на Азовском, Черном и Каспийском морях. Созданы базы данных по вековой изменчивости морской среды и биоты, выявлены закономерности климатической динамики морских экосистем, разработаны сводки биологического разнообразия арктических и южных морей России. Тем не менее, исследования морских экосистем и сообществ остаются по-прежнему актуальными. Необходимо выявить эффекты современных антропогенных воздействий на экосистемы на фоне естественных климатических циклов. Требуют постоянного обновления оценки биоресурсного потенциала с учетом его природной изменчивости и внешних воздействий. Недостаточно изучена современная роль видов-вселенцев в морских экосистемах. Новым актуальным направлением стали исследования экологии и физиологии морских организмов, которые используются в аквакультуре.

В монографии представлены новейшие результаты исследований, выполненных ММБИ и ЮНЦ РАН по академическим и федеральным целевым программам (ФЦП), в том числе по подпрограмме «Исследования природы Мирового океана» ФЦП «Мировой океан» (3-й этап с 2009 по 2013 г.) и ФЦП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технического комплекса России на 2007–2013 годы» (2013 г.).

В главе 1 дан анализ современных климатических процессов и уровней антропогенного загрязнения в морских экосистемах. Для 2012–2013 гг. были характерны ярко выраженные погодные аномалии противоположных знаков на северных и южных морях Европейской России. Установлена связь этих аномалий с крупномасштабными атмосферными процессами. Развитием этого направления стала разработка «Атласа климатических изменений в больших морских экосистемах Северного полушария (1878–2013)», в котором с максимальной полнотой представлены первичные океанографические данные и представлены результаты анализа вековых изменений показателей состояния экосистем.

Современное состояние сообществ планктона и бентоса морей Западной Арктики рассмотрено в главе 2. Изучена сезонная динамика планктонных альгоценозов Баренцева и Карского морей, установлена роль внешних факторов на разных стадиях годового сукцессионного цикла. Получены новые данные о биоразнообразии и трофической структуре зоопланктона пелагиали Баренцева моря, сообществах зообентоса и макрофитов прибрежной зоны. Выполнены комплексные исследования камчатского краба, который после его интродукции в Баренцевом море стал перспективным промысловым видом и оказывает сильное воздействие на зооценозы бентали. Изучены его популяционная динамика, структура питания, морфофизиологические и экологические особенности.

Исследования ихтиофауны морей, представленные в главе 3, направлены как на оценки ресурсного потенциала промысловых видов, так и на решение проблем аквакультуры, особенно актуальных для южных морей России. Выполнены исследования многолетней динамики показателей разнообразия рыб в Баренцевом море и сопредельных водах, возрастных стадий и местообитаний ихтиофауны, продукционных процессов в популяциях арктических видов рыб. Обобщены данные о промысловой ихтиофауне и рыболовства в водах Восточной Камчатки и Чукотки. Дана оценка перспектив развития аквакультуры на южных морях России и приведены результаты исследований по приоритетным проблемам аквакультуры осетровых — зависимости состава паразитофауны и адаптационных реакций от условий выращивания.

Содержание главы 4 дополняет монографии и обобщающие публикации последних лет, посвященные морским птицам и млекопитающим. Проведены детализированные исследования орнитофауны о. Вайгач, расположенного вблизи охраняемых территорий Ненецкого заповедника на путях пролета птиц. Получены новые данные об адаптации ластоногих арктических морей к широкому диапазону условий среды, выражающейся в регуляции биологических ритмов.

В главе 5 приведены результаты новых разработок в области биологических и информационных технологий. Проанализированы современные методы биоиндикации и биомониторинга, основанные на реакциях морских организмов на изменения физических и химических параметров среды, обосновано перспективное направление — оперативный биомониторинг на основе многоуровневой биоиндикации. Представлены результаты разработки интегрированной математической модели большой морской экосистемы Баренцева и Белого морей, предназначенной для использования в разных сферах управления морской деятельностью.

Монография представляет интерес как для широкого круга морских биологов, изучающих арктические, южные и дальневосточные моря России, так и для специалистов-практиков, использующих результаты новых разработок для управления морским промыслом и аквакультурой, экологического сопровождения морской деятельности, организации природоохранных мероприятий. Монография может быть полезна студентам и аспирантам биологических и биотехнологических специальностей.

Глава 1

КЛИМАТ И СОСТОЯНИЕ МОРСКОЙ СРЕДЫ

1.1. СОВРЕМЕННЫЕ ОКЕАНОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ЗАПАДНОАРКТИЧЕСКИХ И ЮЖНЫХ МОРЯХ РОССИИ

Динамика морских экосистем складывается под влиянием совокупности естественных и антропогенных факторов, важнейшими из которых являются прямые и обратные связи в системе атмосфера—океан—морской лед, загрязнение морской среды, преднамеренные воздействия на морскую биоту (промысел, интродукция, разрушение донных и литоральных биоценозов и др.). Для оценки устойчивости экосистем и их ресурсного потенциала необходимо исследовать изменчивость каждого из этих факторов, установить интенсивность и пространственно-временные масштабы их воздействия и проводить комплексный мониторинг экосистем на всех трофических уровнях.

На протяжении геологической истории ведущим фактором эволюции экосистем были климатические изменения. Морские бассейны Северной и Южной Европы сформировались в условиях постгляциальной морской трансгрессии относительно недавно. На современном этапе экосистемы Баренцева, Белого, Черного и Азовского морей испытывают воздействие климатических флуктуаций, которые выражаются в изменениях норм температуры воды и солености, течений и водообмена, ледовитости, сроков наступления ледовых фаз.

В XX — начале XXI столетия наиболее ярко выраженные климатические аномалии наблюдались в арктических морях (потепления 1920–1930-х и 2000-х гг., похолодания в середине и в последние годы XX века). На южных морях климатический фон был более однородным. Вместе с тем следует иметь в виду, что при ограниченном водообмене и малом объеме водной массы экосистема Азовского моря намного более чувствительна ко всем внешним воздействиям.

Для оценки океанологического режима Баренцева, Белого и восточной части Норвежского морей мы располагаем базой данных, насчитывающей более 250 тыс. станций с 1870 по 2012 г. Современные климатические тенденции в Западной Арктике и их воздействие на морские экосистемы были подробно рассмотрены в наших публикациях последних лет (Климатические ..., 2010; Климат ..., 2011; Матишов, Дженюк, 2012; Жичкин, 2012; Climate ..., 2012a,b). В 2006–2010 годах на разрезе «Кольский меридиан» наблюдались в основном положительные аномалии температуры воды. Сравнение с имеющимися данными по аномалиям за прошлые годы (Терещенко, 1997; Matishov et al., 2009a; Климатические ..., 2010) показывает, что наиболее «теплым» за последнее столетие в Баренцевом море был летний период 2006 г. (рис. 1). Вместе с тем, поток тепла в Баренцево море с атлантическими водами, активно возравставший с 2001 по 2006 гг., в летний период 2007–2010 г. устойчиво уменьшался (Matishov et al., 2009a).

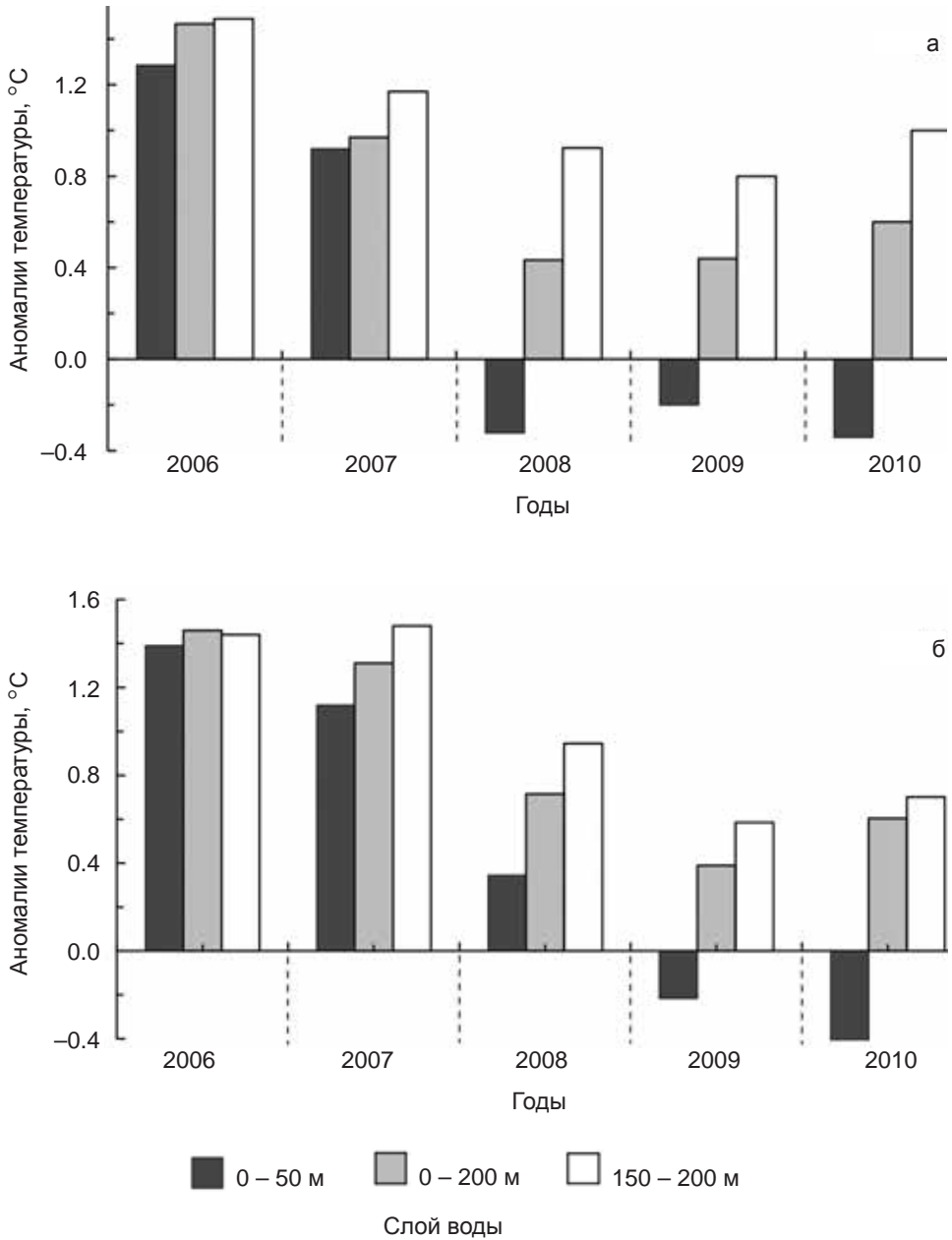


Рис. 1. Аномалии средней температуры воды на разрезе «Кольский меридиан» в летний период 2006–2010 гг.:

а – станции 3–7, Основная ветвь Мурманского течения; б – станции 8–10, Центральная ветвь Нордкапского течения

Наиболее заметно процесс похолодания вод проявился в Основной ветви Мурманского течения. Так, в летний период 2008 г. значения аномалий температуры здесь резко уменьшились по сравнению с 2006–2007 гг. В слое 0–50 м они стали ниже нормы. В 2009–2010 годах аномалии в целом оставались ниже уровня 2007 г. В верхнем 50-метровом слое сохранялись отрицательные значения, достигнувшие -0.34 °С в 2010 г. Поэтому незначительный рост положительных аномалий в глубинном слое 150–200 м в 2010 г. почти не сказался на суммарном понижении температуры во всей толще вод.

Теплая аномалия в Баренцевом и Белом морях, достигшая пика в 2004–2006 гг., сохраняется до настоящего времени (зимний сезон 2012/13 гг.), но по абсолютной величине уступает максимумам, достигнутым в эти годы. Так, по результатам съемки на разрезе «Кольский меридиан», выполненной в сентябре 2011 г., положительные аномалии в этом слое не превышали 1.0 °С, а при усреднении по всей водной толще — 0.5 °С (рис. 2).

Аналогичная тенденция проявляется в изменениях метеорологических параметров за этот же период. В таблице 1 приведены данные по трем береговым метеорологическим станциям на юго-западе и востоке Баренцева моря, характеризующие зимние и летние метеорологические условия 2005–2011 гг. Максимальная средняя в декабре–феврале температура воздуха на гидрометеорологических станциях (ГМС) «Мурманск» (-4.5 °С), «Слетнес маяк» (-1.1 °С) и «Малые Кармакулы» (-7 °С) отмечена зимой 2007/08 гг. и совпала с наибольшей повторяемостью и продолжительностью оттепелей. После 2007/08 гг. на всех трех ГМС выделяется тренд понижения средней зимней температуры воздуха. Наименьшее атмосферное давление зарегистрировано зимой 2006/07 гг. В последующие зимы (до 2009/10 гг.) среднее значение атмосферного давления стабильно росло, и только в 2010/11 гг. немного снизилось. Перечисленные факты свидетельствуют об общем понижении средней зимней температуры воздуха в регионе после зимы 2006/07 гг., вызванном усилением антициклонального характера циркуляции атмосферы.

Наибольшая средняя температура воздуха на ГМС «Мурманск» (11.9 °С) и «Слетнес маяк» (9.2 °С) наблюдалась в июне–августе 2006 г., а на ГМС «Малые Кармакулы» (6.8 °С) — в 2007 г. В последующие годы на всех трех ГМС отмечалась тенденция к понижению средней летней температуры воздуха. При этом атмосферное давление не имело выраженных межгодовых трендов (табл. 1). Можно предположить, что в противоположность зимним месяцам температура воздуха в июне–августе понижалась из-за усиления циклональных процессов в атмосфере в летний период.

Ледовый покров, как более инерционный показатель океанологического режима, реагирует на климатические изменения с запаздыванием. Ледовитость Баренцева моря снижалась до 2006 г., после чего наметился возврат

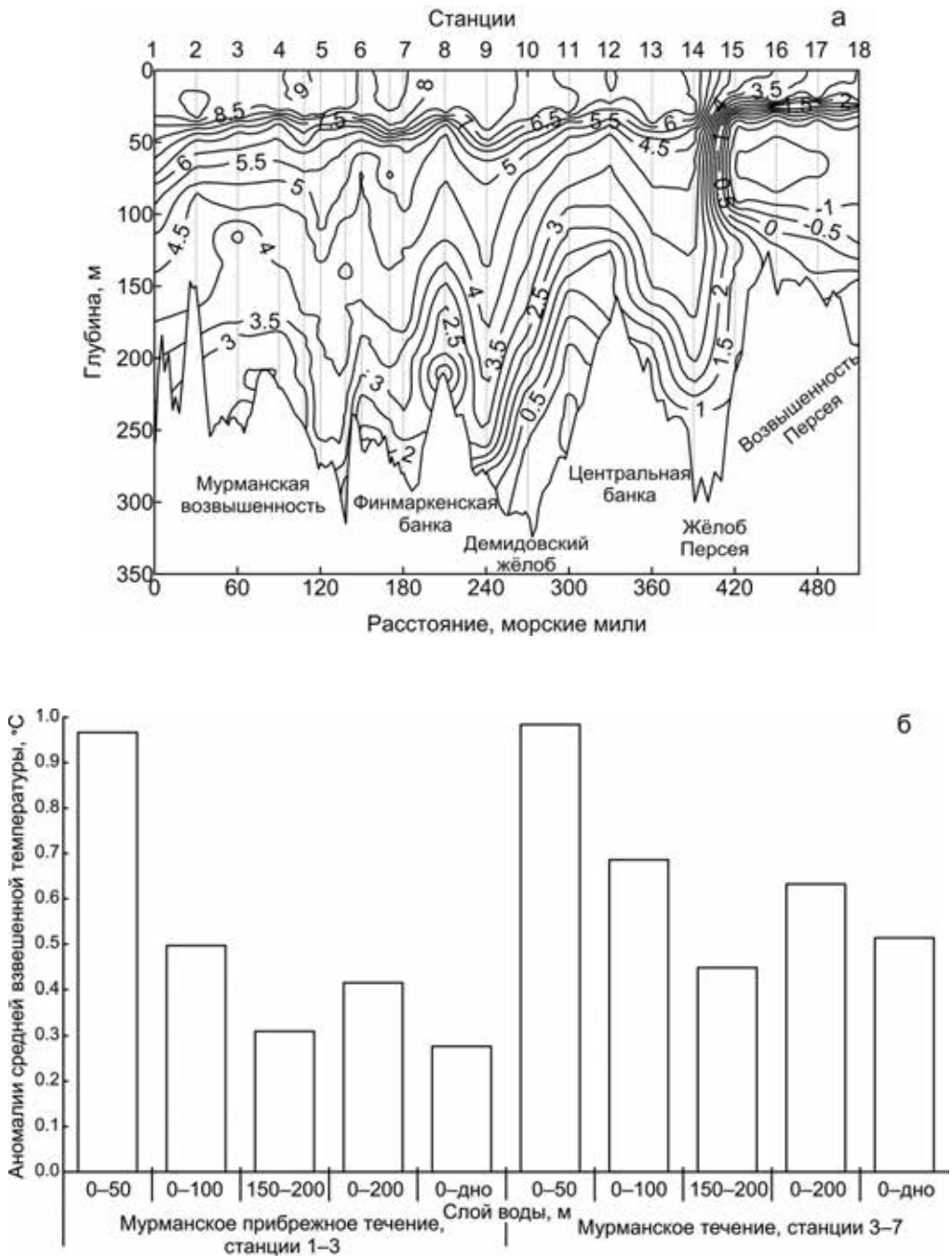


Рис. 2. Гидрологическая ситуация на разрезе «Кольский меридиан» в сентябре 2011 г.:

а — распределение температуры воды; б — осредненные аномалии температуры воды

Т а б л и ц а 1

Статистические метеорологические показатели на побережье Баренцева моря, рассчитанные для календарных зимних и летних месяцев 2005–2011 гг. (Погодно-климатические ..., 2012)

Показатель	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.
ГМС «Мурманск», Россия, Кольский полуостров, 68°58' с. ш. 33°03' в. д.						
Средняя температура воздуха, °С	-8.4 (11.9)	-9.5 (11.3)	-4.5 (10.1)	-7.3 (10.6)	-11.1 (11.3)	-12.4 (-)
Среднее атмосферное давление, гПа	1008.7 (1007.4)	994.3 (1004.2)	999.1 (1004.7)	1003.0 (1007.8)	1010.6 (1005.9)	1005.6 (-)
Продолжительность зимних оттепелей, сут.	5.4	8.5	15.4	9.5	2.6	1.8
Количество переходов температуры выше 0 °С зимой	11	8	13	11	5	5
ГМС «Слетнес маяк» (Sletnes Fug), Норвегия, Финнмарк, 71°05' с. ш. 28°14' в. д.						
Средняя температура воздуха, °С	-2.1 (9.2)	-2.5 (8.7)	-1.1 (7.5)	-2.6 (7.9)	-3.8 (8.2)	-4.3 (-)
Среднее атмосферное давление, гПа	1010.1 (1011.5)	996.4 (1009.1)	1000.6 (1010.4)	1003.7 (1012.8)	1012.2 (1010.1)	1006.5 (-)
Продолжительность зимних оттепелей, сут.	34.5	28.3	34.3	23.0	16.3	11.8
Количество переходов температуры выше 0 °С зимой	25	23	23	19	16	17
ГМС «Малые Кармакулы», Россия, Новая Земля, 72°23' с. ш. 52°44' в. д.						
Средняя температура воздуха, °С	-9.5 (5.0)	-11.6 (6.8)	-7.0 (6.4)	-9.8 (5.4)	-14.1 (4.4)	-12.1 (-)
Среднее атмосферное давление, гПа	1014.8 (1009.5)	999.2 (1008.1)	1001.5 (1008.4)	1006.8 (1010.8)	1018.5 (1005.6)	1010.8 (-)
Продолжительность зимних оттепелей, сут.	0.3	1.5	8.0	4.5	2.0	0.3
Количество переходов температуры выше 0 °С зимой	1	2	8	11	5	1

ПРИМЕЧАНИЕ. Цифры без скобок — показатели для зимних месяцев (включая декабрь предыдущего года); цифры в скобках — для летних месяцев.

к климатической норме (рис. 3). Однако эта тенденция была нарушена в первые месяцы 2012 г., когда произошло резкое уменьшение ледовитости до значений, близких к 2006 г. В Белом море ледовые условия начала 2012 г. также были аномально легкими. В первой пятидневке января лед наблюдался лишь в Кандалакшском, Онежском, Мезенском и Двинском заливах. Только к середине февраля практически вся акватория покрылась льдом, за исключением небольшого участка в Воронке на границе с Баренцевым морем. Полное замерзание произошло к 25 февраля.

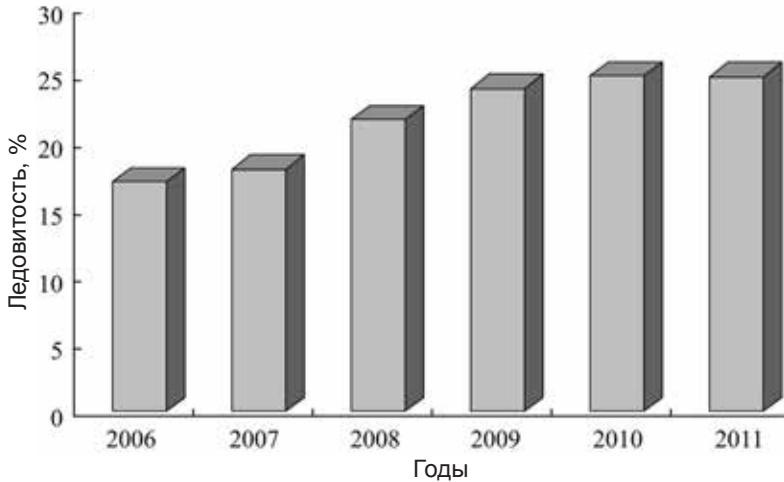


Рис. 3. Среднегодовая ледовитость Баренцева моря в 2006–2011 гг.

В зимне-весенний период 2013 г. ледовая обстановка в Баренцевом море вновь приблизилась к норме. Положение кромки льда при максимальном развитии ледового покрова в апреле почти совпало со средним многолетним (рис. 4). Аналогичные изменения наблюдались и в других арктических морях (рис. 5).

Аномальные гидрометеорологические условия начала 2012 г. в арктических и южных морях России заслуживают более подробного рассмотрения, так как вызвавшая их синоптическая ситуация длительного блокирования западно-восточного переноса в последние годы наблюдалась неоднократно. В летние месяцы она обуславливает аномально жаркую погоду на европейской территории России, как это имело место в июле–августе 2010 г. В зимние месяцы в западноарктических и южных морях возникают сопряженные аномалии противоположного знака.

В Арктике зима 2011/12 гг. была аномально теплой. В начале 2012 г. температура воздуха на Земле Франца-Иосифа несколько раз достигала значений, близких к абсолютным максимумам января–февраля (1–2 °С). На Баренцевом море положение кромки льда было близко к ее климатическому минимуму, с вероятностью примерно 1 %. В Карском море в феврале сохранялись значительные пространства свободные от льда, что по прежним климатическим данным не отмечалось (Изменчивость ..., 2004).

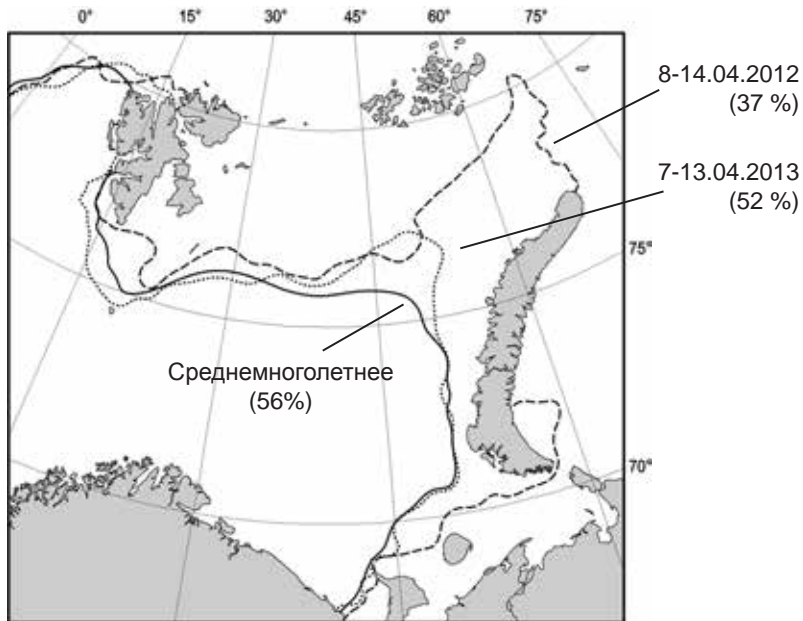


Рис. 4. Положение кромки льда и общая ледовитость в Баренцевом море в апреле (<http://www.natice.noaa.gov>, <http://nsidc.org>, <http://www.aari.ru>)

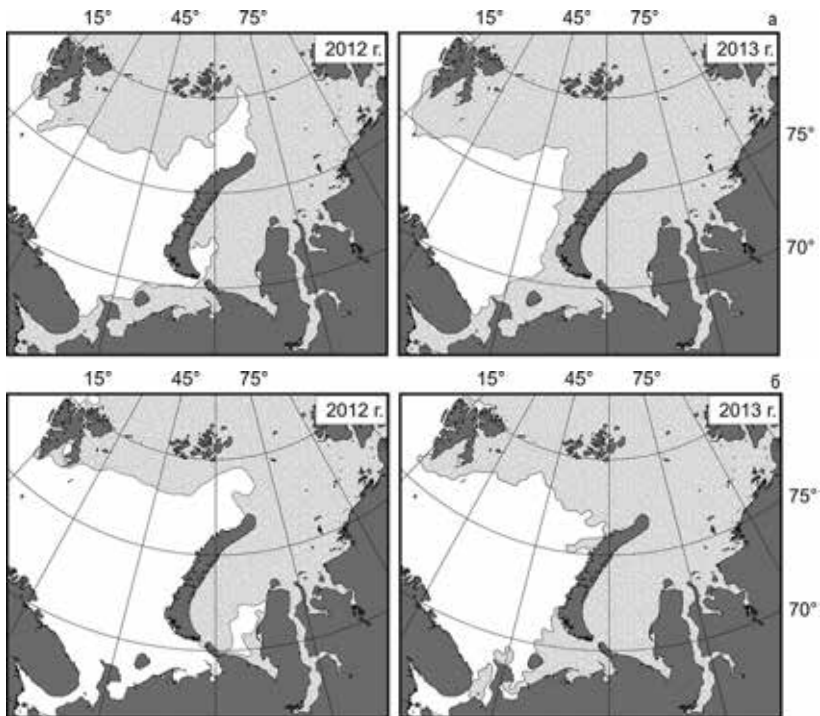


Рис. 5. Ледовые условия Западной Арктики в апреле (а) и мае (б) 2012 и 2013 гг. (<http://www.aari.ru>)

В то же время на территории Центральной и Южной Европы и акваториях прилегающих морей (Азовского, северо-востока Черного, Северного Каспия) с начала XXI века характерным явлением стала аномально холодная погода, которая устанавливается во второй половине зимы (Современные ..., 2011). Особенно ярко выраженными были аномалии в январе–феврале 2006 и 2012 гг. В январе 2006 г. температура воздуха на юге Европейской России в отдельные дни понижалась до $-32...-33$ °С, ее среднемесячные значения были примерно -15 °С, что на $12-15$ ° ниже климатической нормы. Аналогичные условия отмечались в январе–феврале 2012 г. В этот период влияние Сибирского антициклона распространилось вплоть до Ла-Манша и Португалии. Впервые за 30 лет замерзла северная часть Черного моря, за 80 лет — каналы Венеции, покрылись льдом пирсы Женевского озера.

На Азовском и Каспийском морях лед стал причиной, серьезно осложнившей навигацию, которая в нормальных условиях происходит беспрепятственно в течение всего года. Продолжительность ледового периода на Каспии и Азове достигала 50–80 сут. В феврале–марте 2012 г. на акватории и в портах Азовского моря и Керченского пролива застряло во льдах около 100 судов. На Каспийском море дрейфующие льды распространились вдоль западного побережья до Апшеронского полуострова.

В конце XIX века климатолог А. И. Воейков (1884, с. 410), анализируя связь ветра с давлением, пришел к базовым выводам о развитии «большой оси Европейско-Азиатского материка». Сибирский антициклон с отрогом, вытянутым на Европу, стали называть осью Воейкова. Эта климатическая ось возникает как «ветрораздел», отделяющий ветры с южной составляющей (к северу от оси) от ветров с северной составляющей (к югу от оси). В результате зимой происходит аномальная адвекция холода Сибирского антициклона к Пиренеям и тепла Гольфстрима в Арктику в направлении Земли Франца-Иосифа.

В дальнейшем условия атмосферной циркуляции над Северным полушарием были детально изучены Б. Л. Дзержевским с соавторами (1946), Г. Я. Вангенгеймом (1940), А. А. Гирсом (1971). Разработаны несколько типизаций макросиноптических процессов на сходной методической основе (зональные и меридиональные переносы с набором подтипов). Стационарирование блокирующего антициклона приводит к выхолаживанию приземного слоя атмосферы над материком, а восточный перенос препятствует отепляющему воздействию южных морей.

По нашему мнению, именно усиление таких процессов в атмосфере способствует развитию аномалий погоды, гидрологических и ледовых условий, имеющих разные знаки в зависимости от сезона и географической локализации атмосферных переносов. Для оценки аномальной ситуации в январе–марте 2012 г. нами был получен репрезентативный набор метеорологических, ледовых и уникальных океанологических данных.

Поля средней приземной температуры воздуха были построены по метеоданным с интернет-ресурса (Погодно-климатические ..., 2012). Информация о температуре и солёности воды получена в ходе попутных наблюдений ММБИ по трассе Севморпути с борта д/э «Талнах» в марте 2012 г. Выполнены два

разреза в Баренцевом (станции 1–10) и Карском (станции 11–16) морях (рис. 6). Данные о состоянии ледового покрова взяты с сайта www.aari.ru Арктического и антарктического научно-исследовательского института (АНИИ). Для расчетов аномалий ледовитости использована информационная база, созданная в ММБИ. Аномальность ледовых условий Азовского моря оценивалась с использованием данных ЮНЦ РАН, полученных в зимних экспедициях 2005–2012 гг. на НИС «Профессор Панов» и «Денеб», на ледоколе «Капитан Демидов» и других судах.

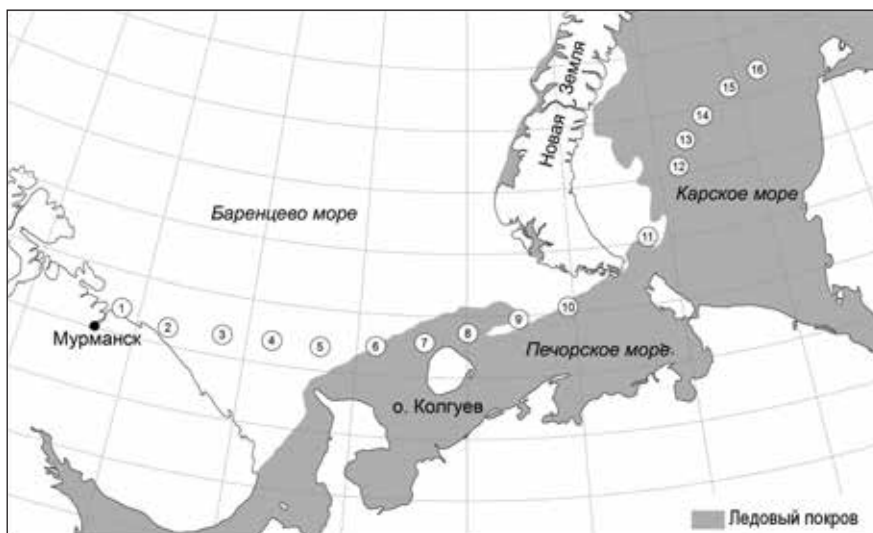


Рис. 6. Расположение гидрологических станций и распространение ледового покрова 11–13 марта 2012 г.

Метеорологические условия. Аномальная ситуация в январе–феврале 2012 г. была обусловлена распространением отрога Сибирского антициклона на Центральную и Южную Европу (вплоть до Ла-Манша и Португалии) и аномальной адвекцией атлантических вод на шельф Баренцева моря (рис. 7). Траектории атлантических циклонов смещались к северу, формируя теплую аномалию в Западной Арктике. Усиление западного атмосферного переноса в высокие широты обусловило рост температуры воздуха и поверхностного слоя моря, замедление процессов льдообразования и смещение кромки дрейфующих льдов к северо-востоку. К югу от оси Воейкова в антициклоническом барическом поле происходил вынос холодных воздушных масс из Сибири и Центральной Азии в Южную Европу и Средиземноморье.

Ситуация блокирования начала складываться в середине января 2012 г. Антициклон с центром над Северным Уралом в конце второй декады января стал распространяться на север европейской части России, а в третьей декаде — на Карелию и Финляндию. Одновременно росло приземное давление в центре антициклонической области, приближаясь к его климатическим рекордам: до 1055 мб 27 января и до 1060 мб с 31 января по 4 февраля. К этому

времени малоградиентная область высокого давления распространилась на всю европейскую территорию России. Стабилизировалось положение антициклонического гребня над Южной и Центральной Европой, траектории циклонов сместились далеко к северу и югу от обычного положения (рис. 7).

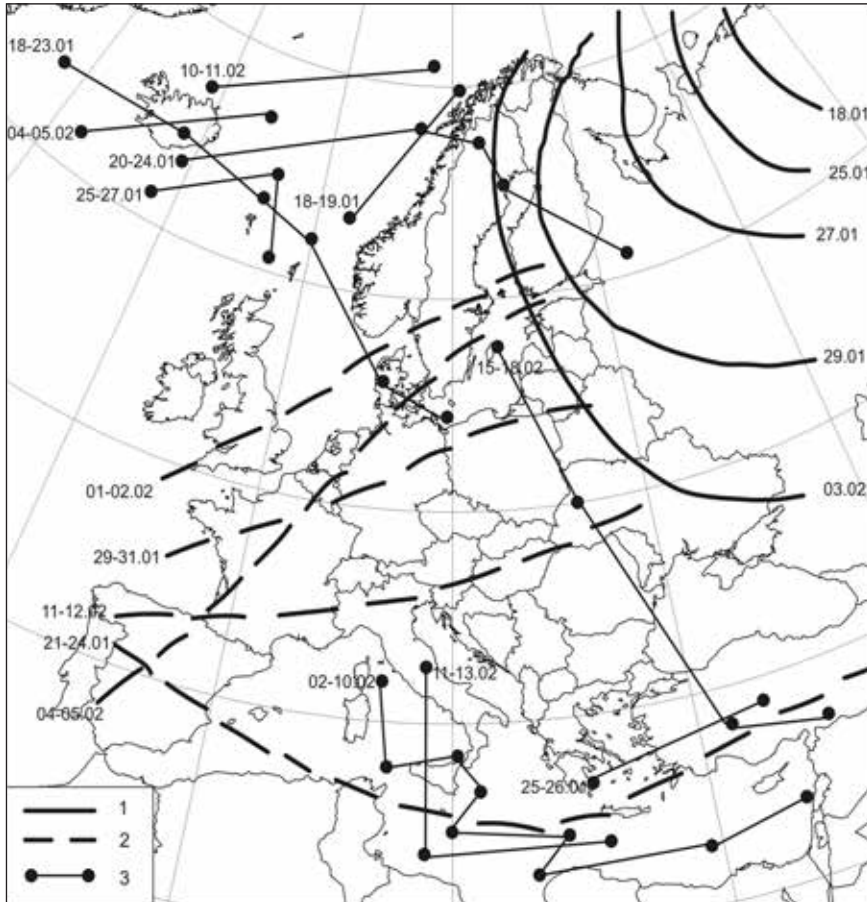


Рис. 7. Карта-схема приземных атмосферных процессов 18.01–18.02.2012 г.:

1 — положение западной границы антициклона; 2 — положение оси барического гребня; 3 — траектории циклонов

Однородность области высокого давления, начиная с 5 февраля, была нарушена барической ложбиной, распространившейся из Центральной Европы к Белому морю. При этом над Скандинавией и Британскими островами до 12 февраля сохранялся гребень высокого давления. 13–14 февраля он сместился в Центральную Европу, а с 15 февраля вторжение глубокого циклона с севера полностью разрушило ситуацию блокирования. Таким образом, продолжительность этого процесса составила примерно 30 сут.

На юге Европы в первые дни гребень высокого давления от стационарного антициклона распространялся вдоль Средиземного моря. Над Центральной

Европой сохранялся западный перенос. После прохождения неглубокого циклона от Исландии на юг Балтийского моря и его заполнения 23 января отрог антициклона установился над Восточной и Центральной Европой. Циклоническая деятельность во всем этом регионе возобновилась только 15 февраля. Именно в этом промежутке времени были отмечены крупные отрицательные аномалии температуры воздуха: в третьей декаде января на юге России, где суточные минимумы превышали -20° , а в первой половине дня на всей территории Западной Европы вплоть до Британских островов. Температурные рекорды не были превышены, но по продолжительности и устойчивости аномальные морозы не имели аналогов за последние два десятилетия, которые в целом характеризовались трендом на потепление.

По типизации Б.Л. Дзерзеевского (Дзерзеевский и др., 1946), рассмотренная ситуация соответствует зимнему подтипу меридиональной южной циркуляции. Повторяемость этого типа значительно возросла в период 1986–1997 гг., после чего стала уменьшаться (Мацковский, Кононова, 2011). Тем не менее, в последнее десятилетие она остается значительно выше нормы, рассчитанной за весь период, обеспеченный синоптической информацией (с 1899 г. по настоящее время).

Гидрологическая ситуация. В замерзающих арктических морях период с января по март при нормальных условиях отличается стабильностью гидрологической ситуации. На малых глубинах Печорского моря температура воды выравнивается от поверхности до дна в результате осенне-зимней конвекции и близка к температуре замерзания поверхностного слоя. Льдообразование в зависимости от солености начинается при температуре от 0°C (непосредственно в устьевой области Печоры) до -1.9°C на границе прибрежных и баренцевоморских водных масс. При максимуме летнего опреснения в открытых районах Печорского моря (на широте 70°) соленость понижается до 32–33 ‰, тогда как в январе–марте, при резком снижении речного стока, возрастает до 34.0–34.5 ‰, — значений близких к типичным для собственно баренцевоморских вод (Гидрометеорология ..., 1990).

Карское море отличается значительно большей изменчивостью солености, так как при ограниченном водообмене с Баренцевым морем подвергается воздействию речного стока, на порядок превышающего баренцевоморский. Летом соленость поверхностных вод изменяется от значений близких к 10 ‰ непосредственно на выходе из эстуариев Оби и Енисея до 32–33 ‰ в открытых районах моря (Изменчивость ..., 2004). В осенние и зимние месяцы сток этих рек остается значительным, так как формируется на обширных пространствах нескольких ландшафтных зон. Однако данные непосредственных измерений гидрофизических параметров в зимний период крайне малочисленны, так как при сплошном ледовом покрове традиционные гидрологические съемки невозможны.

Анализ данных гидрологического зондирования, полученных в рейсе на судне ледового класса, позволяет выявить особенности аномальных процессов, сложившихся зимой 2012 г. в Баренцевом и Карском морях. Распределение температуры и солености на исследуемой акватории определяется географическим положением, топографией дна, присутствием ледового покрова и другими факторами (рис. 8).

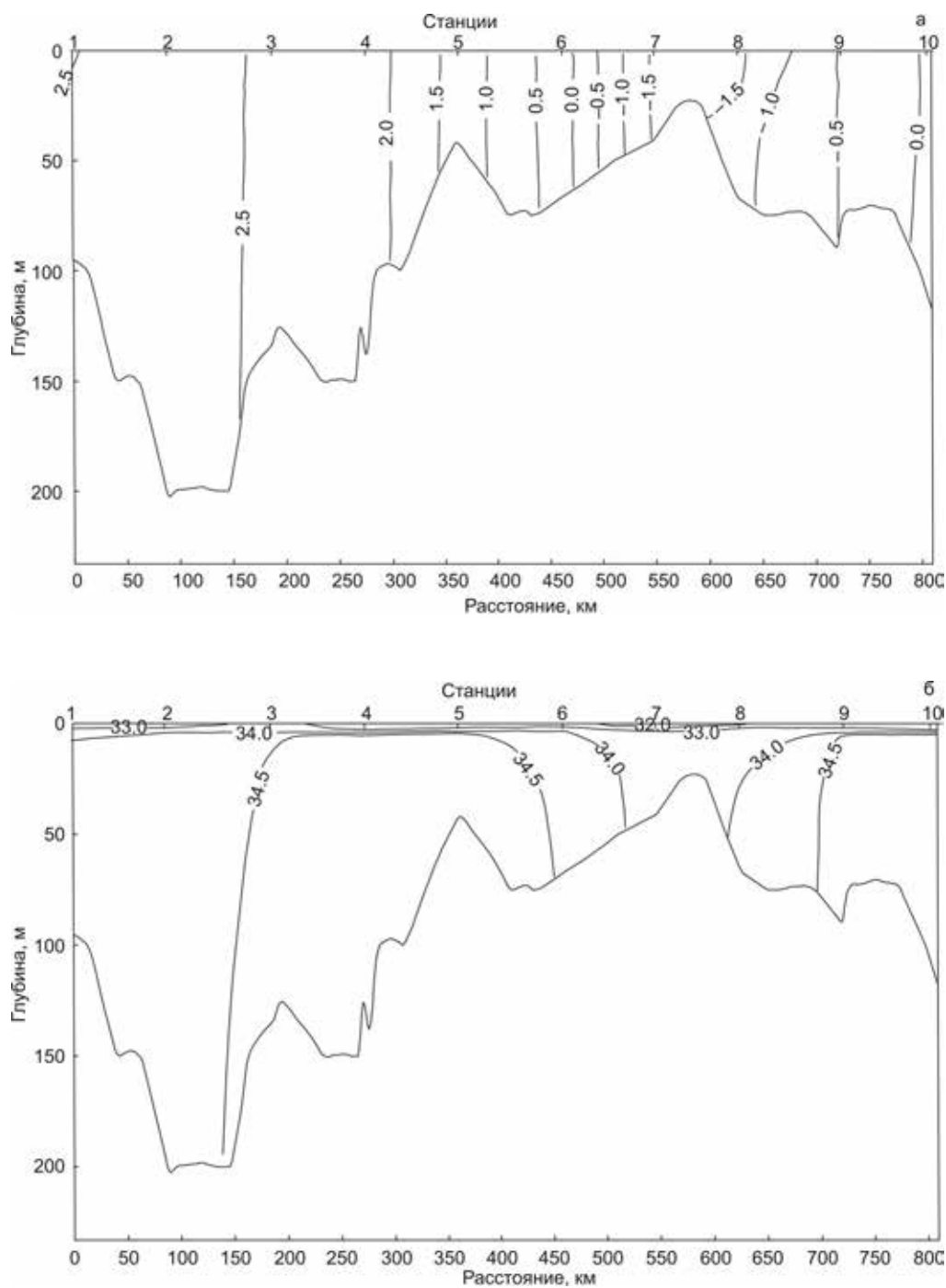


Рис. 8. Распределение температуры (а, в) и солёности (б, г) на разрезах в Баренцевом (11–12 марта) и Карском (13 марта) морях. Положение станций см. рис. 2

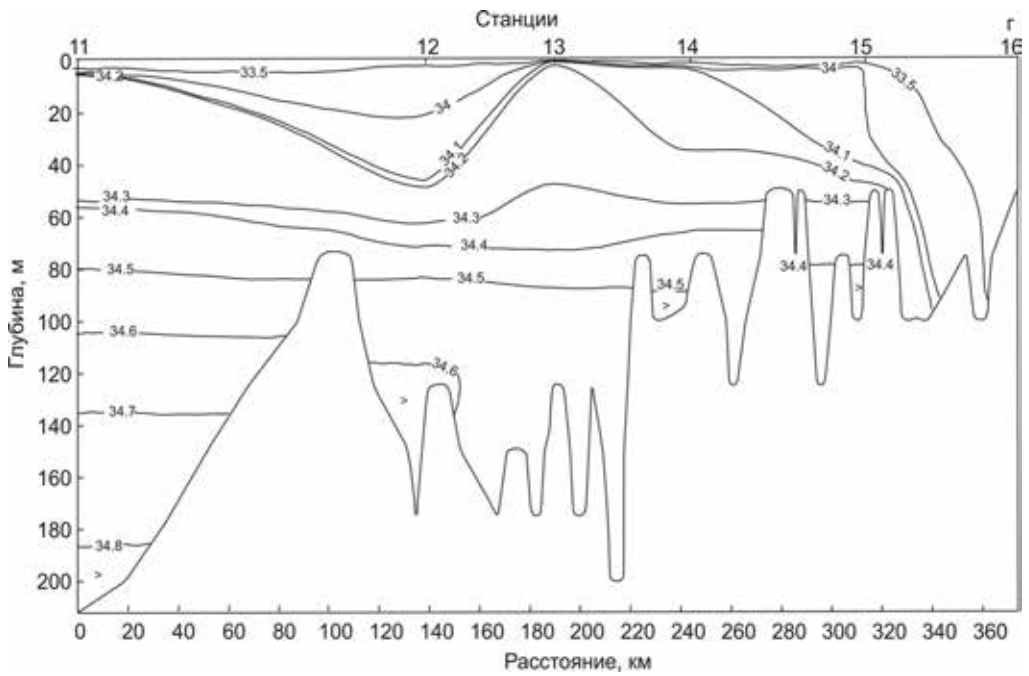
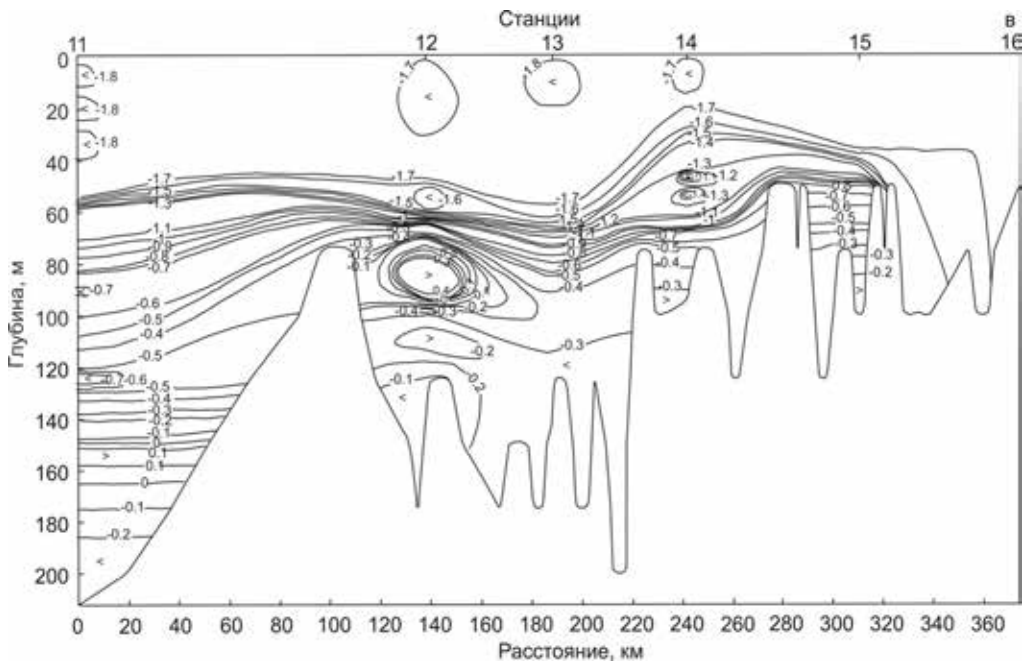


Рис. 8. Окончание

На всем протяжении разреза, кроме участка к северу от о. Колгуев, наблюдалось квазиоднородное вертикальное распределение температуры воды. На юго-западе Баренцева моря температуры были положительными. В направлении с запада на восток температура водной толщи уменьшалась от 2.5–2.9 °С в прибрежной ветви Мурманского течения до отрицательных значений в прикромочных районах. Наименьшая температура воды (–1.61 °С) на участке съемки в Баренцевом море зарегистрирована на мелководье (41 м) к северу от о. Колгуев. Восточнее, к югу от Новой Земли, под влиянием адвекции теплых вод температура стала положительной, достигнув 0.14 °С (рис. 8а).

Соленость воды на разрезе в Баренцевом море изменялась от 31.55 до 34.81 ‰. На всех станциях наблюдался верхний распресненный слой толщиной примерно 5 м. Ниже этого слоя до дна вертикальное распределение солености носило квазиоднородный характер. В глубоких желобах более соленые воды атлантического происхождения оконтуриваются изохалиной 34.5 ‰ (рис. 8б). Максимальные значения солености (более 34.70 ‰) наблюдались под распресненным слоем на ст. 10.

Температура воды на разрезе между Новой Землей и Ямалом почти повсеместно была отрицательной. Только в районе впадины (ст. 12) в слое 80–100 м зарегистрированы положительные температуры от 0 до 0.48 °С. В разных слоях, особенно на шельфе с пересеченным рельефом, присутствуют линзы холодных вод (рис. 8в).

Отмечается характерный для Карского моря распресненный поверхностный слой, который на севере разреза переходит в толщу с горизонтальным градиентом солености. В целом соленость воды на разрезе в Карском море изменялась от 31.79 до 34.82 ‰. Самые высокие значения солености наблюдались в поверхностном и придонном слоях Новоземельского желоба (рис. 8г).

Степень аномальности гидрофизических параметров поддается оценке лишь в грубом приближении, так как все ранее выполненные расчеты климатических средних основываются на очень небольшом количестве данных, неравномерно распределенных в пространстве и времени. Кроме того, не исключено завышение норм температуры воды из-за того, что преобладали наблюдения в годы с более мягкими ледовыми условиями. Наиболее достоверны рассчитанные средние температуры воды в южной части Баренцева моря к западу от 45° в.д. Опубликованные многолетние данные по этому району (Гидрометеорология ..., 1990; Изменчивость ..., 2004; Climatic ..., 2004) хорошо согласуются между собой. В марте средняя многолетняя температура поверхностного слоя на участке разреза от Кольского залива до п-ова Канин составляет 1.0–1.5 °С. По наблюдениям 2012 г., она достигала 2.5 °С, что при низких показателях изменчивости в зимние месяцы (для среднемесячных значений $\sigma \approx 0.5$ °С) следует признать значительной положительной аномалией.

Независимым показателем гидрометеорологической ситуации служат ледовые условия, хорошо представленные данными дистанционного зондирования с конца 1970-х гг.

Ледовые условия. Отмеченные выше особенности атмосферной циркуляции, положительные аномалии температуры воздуха и водных масс препятствовали

процессу льдообразования и нарастания льда в европейском секторе Арктики в зимний период 2012 г. Кромка плавучих льдов в Гренландском и Баренцевом морях располагалась намного севернее и восточнее ее среднемноголетнего положения (рис. 9). Практически везде в прибрежных водах архипелагов Шпицберген и Новая Земля льда не было. В Карском море впервые за последние 30 лет в зимние месяцы наблюдались обширные пространства чистой воды. При этом в феврале почти вся юго-западная часть моря была свободна от льда (рис. 9а). Значительных размеров полынья сохранялась здесь и в марте, который по среднемноголетним данным является наиболее ледовитым месяцем в Арктике (рис. 9б).

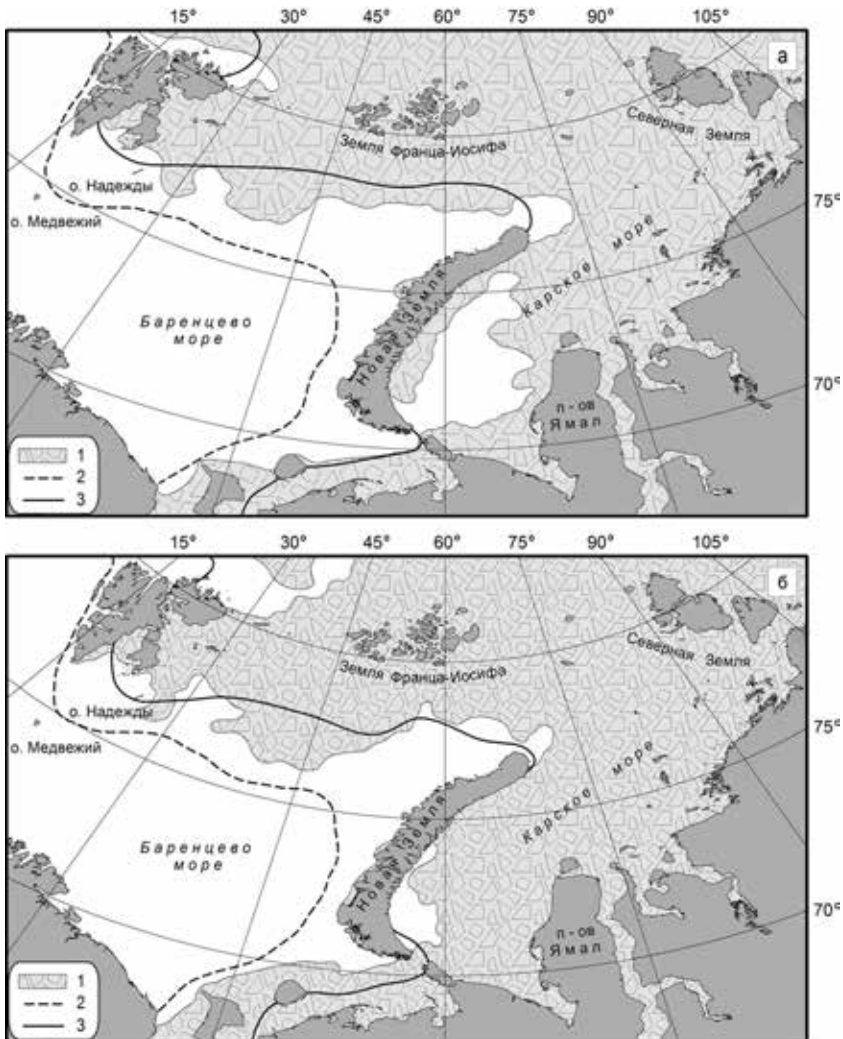


Рис. 9. Ледовая обстановка в морях Европейской Арктики в феврале (а) и марте (б) 2012 г.:

1 – распространение ледового покрова; 2 – среднее многолетнее положение кромки льда; 3 – минимальное многолетнее положение кромки льда

Для Баренцева моря характерна большая межгодовая и сезонная изменчивость ледового режима (Зубакин, 1987; Vinje, 2001). Анализ аномалий ледовитости Баренцева моря в зимний период (январь–март) показал, что с начала 2000-х гг. этот показатель снижался и достиг минимума в 2008 г. После этого в течение трех лет наблюдалось увеличение ледовитости, и в зимний период 2011 г. площадь ледового покрова приблизилась к среднемноголетним значениям. Зимой 2012 года (как и в 2008 г.) произошло резкое уменьшение ледовитости до минимальных значений, но уже на следующий год она приблизилась к норме, хотя в Баренцевом море знак аномалии сохраняется (рис. 10).

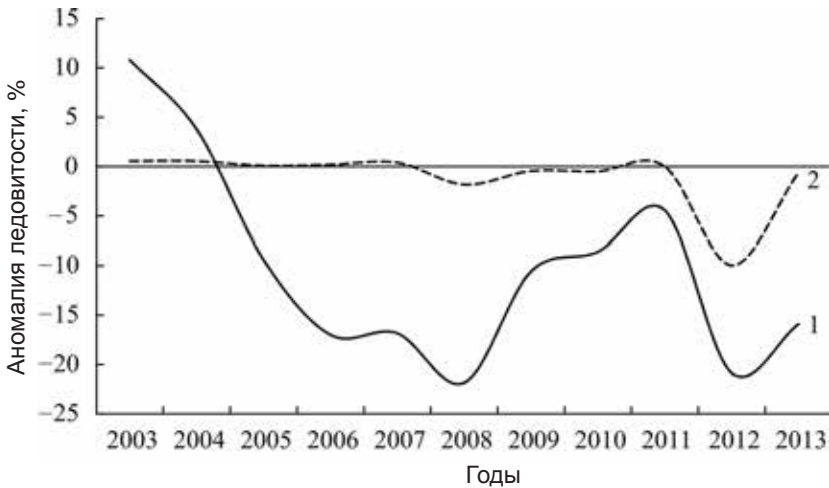


Рис. 10. Средние аномалии ледовитости в Баренцевом (1) и Карском (2) морях в зимний период (январь–март) 2003–2013 гг.

Ледовитость Карского моря в зимние месяцы на протяжении последних 10 лет отличалась стабильностью, аномалии обоих знаков были незначительны. Среди зимних месяцев 2012 г. выделяется февраль, когда отрицательная аномалия ледовитости резко возросла до 20 %. В январе–марте 2013 г. ледовые условия были близки к норме, что подтверждает исключительность гидрометеорологической ситуации начала 2012 г. (рис. 11).

В то же время в южных морях ледовые условия были аномально тяжелыми. Так, в открытой части Азовского моря, по данным ледокольных наблюдений, сложилась тяжелая ледовая обстановка (8–10 баллов). Льды были труднопроходимыми, с ярко выраженными процессами подвижек, сжатия, торошения. В прибрежной зоне образовался припай толщиной от 20 см в районе Керчи до 50–70 см в Таганрогском заливе. В феврале–марте в пределах Азово-Донского канала наблюдалось наслоение льда до 50–80 см, в торосах — до 4 м. Показательно увеличение продолжительности ледового периода и его смещение на февраль–март, ярко выраженное в последние годы (рис. 12).

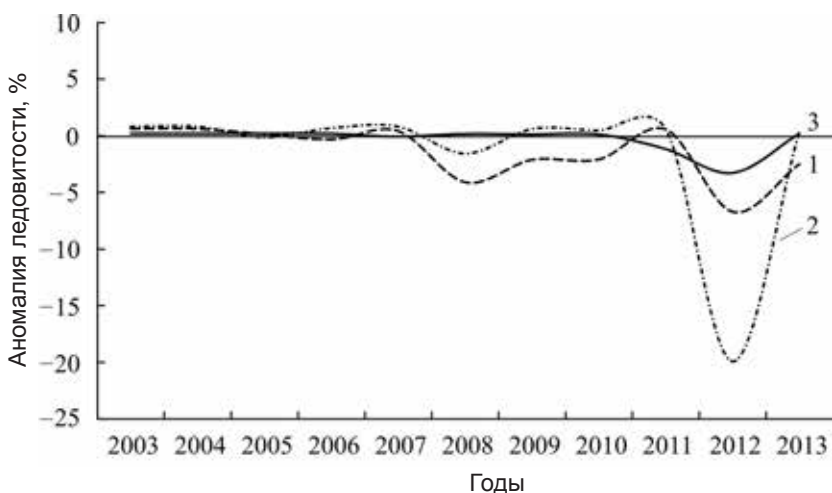


Рис. 11. Аномалии ледовитости в Карском море в январе (1), феврале (2) и марте (3) 2012 г.

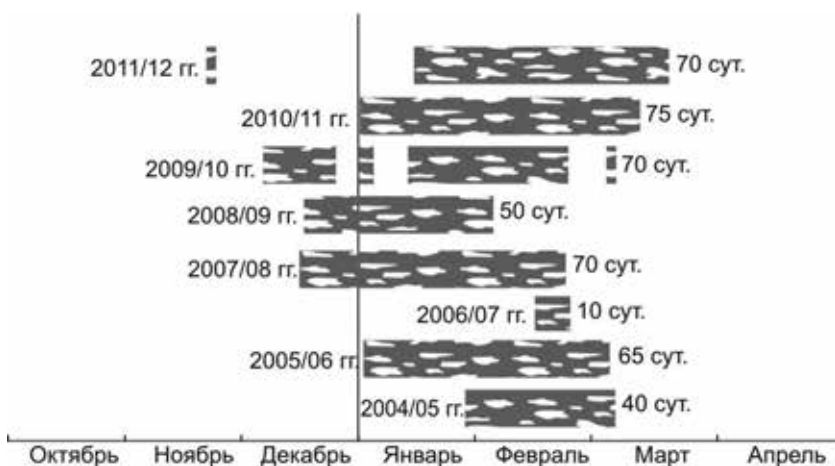


Рис. 12. Продолжительность ледового периода в Таганрогском заливе Азовского моря в зимние сезоны 2004–2012 гг.

Как свидетельствуют приведенные выше данные, крупномасштабная температурная аномалия, охватившая в первые месяцы 2012 г. Европу и прилегающие к ней полярные и южные моря, сложилась на фоне неоднозначных климатических тенденций. Продолжительная теплая аномалия, которая сохраняется в Западной Арктике с начала XXI века, сопоставима по интенсивности с «потеплением Арктики», наблюдавшимся в первой половине прошлого столетия (Современные ..., 2011). Это согласуется с представлениями специалистов ААНИИ (Изменения ..., 2010а) о наличии 60-летнего цикла колебаний ледовитости арктических морей, а также 200-летней цикличности, связанной с изменениями поступающей

к земной поверхности солнечной радиации. Наложение этих циклов дает основание полагать, что к 2030–2040 гг. более вероятно не развитие потепления, предсказываемое некоторыми результатами модельных расчетов (Катцов, Порфирьев, 2011), а понижение температуры и увеличение ледовитости. Очевидно, что без учета внутривековой цикличности нельзя анализировать климат и состояние больших морских экосистем Северной Атлантики и Арктики.

Опыт арктического мореплавания подтверждает существование 60-летнего цикла и обусловленных им теплых аномалий в период, не освещенный регулярными наблюдениями. Как известно, в 1878–1879 гг. экспедиция на судне «Вега» под руководством Н. А. Норденшельда прошла практически всю трассу Севморпути и встретила непроходимые льды только на подходе к Берингову проливу. В наши дни возможность свободного прохода судов ледового класса по Севморпути в период летней навигации воспринимается как признак необратимого глобального потепления.

Наряду с этим во многих работах, посвященных изменчивости климата, выделяются циклы меньшей продолжительности, в том числе самый известный из них — 11-летний, обусловленный изменениями солнечной активности. В качестве одного из индикаторов цикличности процессов в арктических морях может рассматриваться замерзание Кольского залива, все случаи которого хорошо документированы за период более 100 лет. В XX веке оно происходило с интервалами, близкими к 30 годам, т. е. утроенному циклу солнечной активности (Современные ..., 2011). Эти ситуации обусловлены совокупностью метеорологических и гидрологических факторов, среди которых важную роль играет местное выхолаживание при стационаровании устойчивого антициклона над Скандинавией.

Но, разумеется, цикличность климата в разных районах Мирового океана работает не как часовой механизм. Так, примером ее нарушения была ситуация на шельфе Берингова моря, где в 2012 г. лед продержался рекордно долго — более 100 сут. За историю наблюдений со спутников (с 1979 г.) это отмечено всего второй раз.

Роль макросиноптических процессов в формировании аномалий климата Европы, а также гидрологического и ледового режимов арктических морей требует дальнейшего исследования. Потепление 1990–2000-х гг. имело место в условиях интенсивного западно-восточного переноса в средних широтах. В последние годы увеличилась повторяемость и, особенно, продолжительность ситуаций антициклонического блокирования над Евразией, способствующих усилению континентальности климата (Кононова, 2009, 2012). При этом траектории североатлантических циклонов смещаются в высокие широты, что способствует положительным аномалиям температуры воды и уменьшению ледовитости арктических морей как в теплый, так и в холодный периоды года. В Центральной и Южной Европе, а также на Черном, Азовском и Каспийском морях такие ситуации летом приводят к сильным положительным аномалиям температуры воздуха и воды, а зимой — к резким похолоданиям и образованию мощного ледового покрова.

Как отмечают специалисты по среднесрочным и долгосрочным прогнозам (Шакина, Иванова, 2010), в настоящее время успешно прогнозируется

только развитие блокирующей ситуации, когда она уже наблюдается фактически. При современном уровне знаний нет возможности предсказать факт возникновения такой ситуации и, тем более, ее продолжительность. Поэтому необходимы вероятностные оценки таких аномалий как с позиций синоптической метеорологии (частота и продолжительность блокирующих ситуаций, интенсивность и локализация приземных и высотных барических полей), так и с применением климатологических критериев.

1.2. ИНФОРМАЦИОННОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ КЛИМАТИЧЕСКОЙ ДИНАМИКИ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ

Конец XX – начало XXI веков характеризуются как эпоха глобальных климатических изменений, которые затрагивают различные аспекты человеческой деятельности. В этих условиях тенденции изменения климата важны и с научной, и с практической точек зрения.

Прогнозы изменения климата являются важным элементом планирования развития хозяйственной инфраструктуры многих стран. Особенно велика значимость этих прогнозов для стран, имеющих выход к морю, так как прибрежные районы отличаются наиболее развитой хозяйственной инфраструктурой и наиболее чувствительны к изменению морского климата, а также к различным экстремальным погодным и климатическим явлениям.

Изучение климата предполагает высокую степень международного сотрудничества в плане как сбора информации о состоянии окружающей среды, так и ее анализа с целью раскрытия механизмов климатических изменений и их прогнозирования в различных пространственно-временных масштабах.

В современной международной практике приоритетным объектом комплексных исследований признаны большие морские экосистемы (БМЭ) — районы Мирового океана, характеризующиеся общностью батиметрии, гидрографии, биологической продуктивности и трофическими взаимодействиями (Комплексные ..., 2011). Климатические изменения прямо или опосредованно воздействуют на все компоненты БМЭ и внешние условия их существования: океанологический и ледовый режимы, сообщества морской биоты на всех трофических уровнях, рыбный промысел и другие виды антропогенных воздействий, организацию управления морским природопользованием.

В 1992–2000 годах Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН и Лаборатория климата океана Национальной администрации по океану и атмосфере США (Ocean Climate Laboratory NODC NOAA — NOAA) в рамках проектов «Спасение и архивация глобальных океанографических данных» (GODAR) и «База данных Мирового океана», поддержанных Межправительственной океанографической комиссией ЮНЕСКО (ИОС), создали первую общедоступную и относительно полную по составу, истории и географии наблюдений базу океанологических и биологических данных морей Западной Арктики (Climatic ..., 1998; Biological ..., 2000), включающую более 74 тыс. морских станций.

К 2004 году была сформирована и опубликована база данных по океанографии и биологии морей Арктики, которая содержала уже почти 259 тыс. станций, из них более 219 тыс. станций приходится на Баренцево море (Climatic ..., 2004).

В 2004–2008 годах НОАА, ММБИ и Южный научный центр РАН выполнили аналогичную работу для акватории Азовского моря и Керченского пролива: 14 тыс. станций (Climatic ..., 2006); 35 тыс. станций (Climatic ..., 2008).

Для продолжения этих работ в 2012–2013 гг. было решено сформировать сводный «Атлас климатических изменений в больших морских экосистемах северных и южных морей России (1878–2011)» (далее — Атлас), который охватывает большие морские экосистемы Баренцева (включая Белое), Карского, Лаптевых, Восточно-Сибирского, Чукотского, Берингова, Азовского, Черного и Каспийского морей.

В базе данных НОАА, ММБИ и ЮНЦ РАН представлена первичная информация по 615 694 морским станциям с 1827 по 2013 г. (табл. 2).

Таблица 2

Распределение станций по большим морским экосистемам

Большие морские экосистемы	Количество станций	Годы
Баренцево и Белое моря	238 286	1870–2013
Карское море	38 445	1870–2013
Море Лаптевых	6 570	1878–2009
Восточно-Сибирское море	3 459	1878–2008
Чукотское море	50 858	1849–2012
Берингово море	81 298	1827–2012
Черное море	86 836	1884–2012
Азовское море	66 609	1891–2012
Каспийское море	43 333	1897–2011

Наиболее полная информационная база по Баренцеву морю сформирована за последние два десятилетия ММБИ на основе собственных экспедиционных исследований и материалов других мореведческих учреждений. Институтом ежегодно выполняются комплексные гидрологические и гидробиологические съемки Баренцева моря и сопредельных вод, включая наблюдения на вековом разрезе «Кольский меридиан», по результатам которых получены современные оценки климатической изменчивости в Западной Арктике (Климат ..., 2011).

Качественно новым этапом исследований труднодоступных морей Арктики стали работы ММБИ на трассе Северного морского пути с использованием атомного ледокольного флота (Матишов, Дженюк, 2007). Первая экспедиция ММБИ по трассе Севморпути была проведена в феврале–марте 1996 г. на атомных ледоколах «Таймыр» и «Вайгач». Ее основной задачей была оценка возможности использования попутных рейсов для научных исследований.

Результаты экспедиции подтвердили, что в условиях ледокольного плавания можно собирать уникальный научный материал. Поэтому такие рейсы практически сразу стали постоянной составляющей экспедиционной деятельности Института. Ежегодно проводится 2–4 экспедиции. Всего в 1996–2013 гг. сотрудники приняли участие в 61-м рейсе ледоколов, в ходе которых собран научный материал на 2379 станциях (рис. 13).

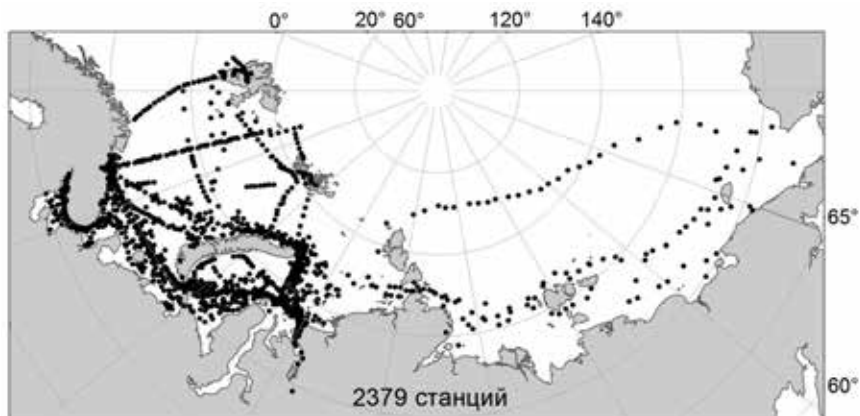


Рис. 13. Станции отбора проб в экспедициях ММБИ в 1996–2013 гг., в том числе по трассе Северного морского пути на атомных ледоколах Мурманского морского пароходства

С 1997 года ММБИ начал проводить экспедиционные исследования в Азовском море. В 1999 году были организованы Азовский филиал института и научно-исследовательская база, оснащенная судами и современным научным оборудованием. В 2002 году в Ростове-на-Дону был образован Южный научный центр Российской академии наук, с созданием которого океанологические исследования приобрели более регулярный характер и охватили Черное и Каспийское моря.

С 1997 по 2012 год был выполнен 281 рейс в Азовское, Черное и Каспийское моря, первичные данные 8302 станций представлены в Атласе (рис. 14).

В результате сотрудничества специалистов ЮНЦ РАН и Украинского научно-исследовательского гидрометеорологического института (г. Севастополь) была существенно расширена база данных по Азовскому морю. По сравнению с климатическим атласом Азовского моря 2008 г. (Climatic ..., 2008) в базу данных включено дополнительно 31 192 станции, что позволило заполнить имеющиеся пробелы в данных для 1960–1970 и 1980–1990 гг. и довести общее количество станций до 66.6 тыс. (табл. 2).

База данных по планктону Баренцева моря дополнена 863 станциями, впервые в Атлас включены материалы по планктону Азовского моря (1411 станций).

Атлас содержит первичные океанографические данные и результаты их обработки для выявления климатической изменчивости гидрологических процессов в морях российской Арктики и в южном регионе.

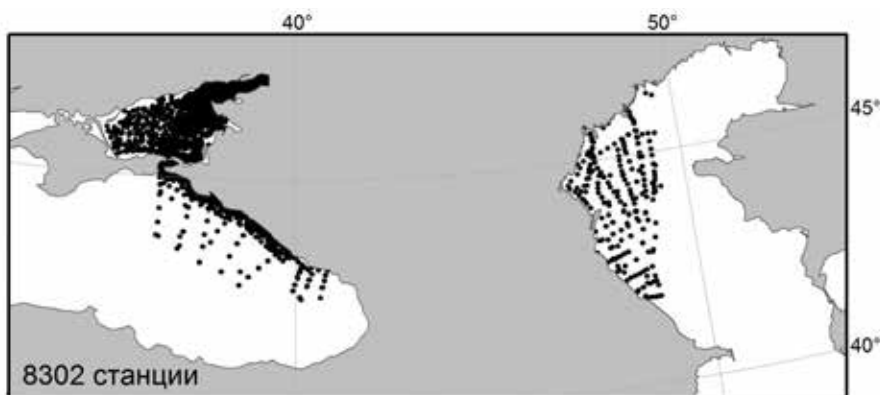


Рис. 14. Экспедиции ЮНЦ РАН в Азовском, Черном и Каспийском морях в 1997–2011 гг.

Для ключевых гидрологических разрезов Баренцева, Азовского и Каспийского морей построены вертикальные среднеклиматические распределения солености, температуры вод и их аномалии для каждого месяца конкретного года, обеспеченного данными, а также для наиболее показательных периодов.

В Атласе впервые представлены многолетние данные о ледовом режиме Баренцева моря и карты рыбного промысла, сведения о многолетней изменчивости ледового режима Азовского и Каспийского морей.

Атлас состоит из трех глав и приложения на DVD-диске. Первая глава содержит общую характеристику океанографической базы данных, ссылки на источники получения информации, обсуждение форматов хранения и процедур контроля качества исторических и современных экспедиционных данных, алгоритмов построения временных серий температуры и солености вод, ледового режима и промысла. Во второй и третьей главах дано описание баз данных для арктических и южных морей соответственно.

Источниками данных, представленных в Атласе, являются:

- климатические атласы, опубликованные NOAA (Biological ..., 2000; Climatic ..., 2004, 2008, 2009);
- база данных Мирового центра данных по океанографии, Silver Spring, NOAA, США (http://www.nodc.noaa.gov/OC5/WOD/pr_wod.html);
- база данных Единой (российской) государственной системы информации об обстановке в Мировом океане (ЕСИМО) (<http://data.oceaninfo.ru>).

Исторические данные о ледовом режиме Азовского и Каспийского морей были предоставлены департаментом Росгидромета по Южному и Северо-Кавказскому федеральным округам (г. Ростов-на-Дону). Используются также данные наблюдений в дельте Дона за последние годы, выполненных специалистами ЮНЦ РАН.

Источниками сведений по ледовому режиму Баренцева моря являются ледовые карты Национального центра данных по исследованию снега и льда США (National Snow and Ice Data Center; <http://nsidc.org>) за 1977–1996 гг. и обзорные

ледовые карты Северного Ледовитого океана Арктического и антарктического научно-исследовательского института за 1997–2010 гг. (<http://www.aari.ru>).

Сведения о рыбном промысле в Баренцевом море с 1985 по 2010 г. представлены сотрудниками научно-производственной компании «Морская информатика» (г. Мурманск).

Для представления первичных данных в электронном виде использовался принятый в НОАА «WODselect csv format» (http://www.nodc.noaa.gov/OC5/SELECT/dbsearch/csv_info.html). Чтение данных в этом формате не требует специального программного обеспечения.

Контроль качества данных проводили в соответствии со схемой, принятой в лаборатории морского климата (Ingleby, Huddleston, 2007; World ..., 2009). При подготовке климатических атласов Азовского моря в 2006 и 2008 гг. и в рамках данного проекта были разработаны общие подходы к контролю качества данных, которые использовались при формировании баз данных (Новые ..., 2005; Методология ..., 2009; Matishov et al., 2009b, 2010; Океанографическая ..., 2012; Moiseev et al., 2012).

При контроле качества данных применялись разработанные для этих целей компьютерные программы (объективный анализ), а также субъективные оценки.

Первая группа программ проверки, наряду с анализом соответствия информации установленному формату данных контролирует принадлежность даты станции периоду продолжительности рейса, последовательность выполнения станций и т. д. Осуществляется контроль наличия необходимых сведений о станции и(или) рейсе для сохранения в базе данных.

Во вторую группу программ входят процедуры проверки соответствия координат станции, даты и времени выполнения измерений:

- соответствие временного интервала между двумя последовательно выполненными станциями допустимой скорости хода судна;
- соответствие координат станций акватории водоема;
- проверка глубины станции в соответствии с рельефом дна;
- контроль курса судна в течение рейса на предмет определения резко меняющихся направлений движения (зигзагов).

Эти процедуры реализованы в геоинформационной системе, разработанной с помощью ArcGIS Desktop 10.*, где все станции наносятся на карту для выполнения визуального контроля их пространственного расположения.

В третью группу программ входят следующие виды проверок:

- исключение дублирования горизонтов и наличия отрицательных значений;
- последовательность горизонтов (упорядочивание по глубине);
- соответствие горизонтов и глубины станции;
- контроль на допустимые градиенты гидрологических и гидрохимических параметров.

В четвертую группу входит контроль параметров на их соответствие допустимым диапазонам изменений (по акватории, времени года, времени суток).

Для совместных измерений температуры и солёности воды предусмотрены проверки на инверсию плотности и температуру замерзания. При наличии информации об измерительном приборе и его погрешности осуществляется проверка количества значащих цифр для измеренных значений.

В эту группу также входит проверка, основанная на сравнении методик определения некоторых параметров (например, расчет значений солёности воды на основе результатов измерения значений хлорности).

Помимо проверки корректности данных необходимо исключить дублирование информации. При большом числе источников информации вероятность получения одних и тех же данных многократно возрастает. Поэтому поиск и исключение дубликатов является актуальной задачей. Трудности ее решения обусловлены тем, что часть данных представлена не в первоначальном виде, а после некоторой обработки, особенности которой могут быть не указаны.

После выполнения этих этапов осуществляется автоматическая установка флагов качества для анализируемых данных.

Процедура контроля качества данных имеет итеративный характер, так как после исправления найденных ошибок при повторной автоматической проверке могут быть обнаружены новые.

С помощью разработанных программ (Бердников и др., 2009) осуществляется импорт данных в базу. Это заключительный этап обработки данных. Все океанологические данные, используемые для подготовки атласов (в рамках международной серии, издаваемой НОАА), доступны без ограничений через интернет портал, поддерживаемый НОАА (<http://www.nodc.noaa.gov/OC5/SELECT/dbsearch/dbsearch.html>).

Методы обработки данных, используемые в рамках данного проекта, включают инвентаризацию данных, выявление и исключение «выбросов», построение распределений станций по квадратам, районам и разрезам, усреднение данных для определения климатической нормы, построение вертикального распределения температуры и солёности вод на разрезах, расчет аномалий.

Для выявления «выбросов» данных выполнялся их статистический анализ, рассчитывались кривые годового климатического цикла температуры и солёности с целью определения пределов допустимых значений этих параметров на различных горизонтах. Если измерение выходило за эти пределы, то оно помечалось специальным кодом (флагом) и не использовалось при построении климатических полей и временных серий температуры и солёности.

Океанографическая база данных БМЭ российской Арктики и временные ряды температуры и солёности вод. Климатические изменения в арктических морях выражены более ярко, чем в других частях Мирового океана и ведут к серьёзным последствиям для экосистем и морской хозяйственной деятельности. Природная среда сформировалась, по существу, в послеледниковый период, который длится уже более 10 тыс. лет. Только по отношению к этому периоду можно обсуждать природные аномалии как отклонения от статистически достоверной нормы. В современной истории климата самым теплым был период атлантического оптимума — около 6.8 тыс. лет назад (Матишов, Павлова, 1990). За последние столетия отмечались циклические изменения климата

и состояния ледового покрова, заведомо не связанные с антропогенными воздействиями. Среди них выделяется «малый ледниковый период» в середине минувшего тысячелетия, который был отмечен похолоданием в Европе, ухудшением ледовых условий в морях Западной Арктики, гибелью поселений европейцев в Гренландии.

До начала 1990-х годов климатические условия в Арктике были относительно стабильными, с чередованием умеренных аномалий разного знака. В течение последних 20 лет в северной полярной области наблюдается ярко выраженное потепление, которое заметно сказалось на состоянии атмосферы, океана, морских и наземных льдов (Научные ..., 1997; Levitus et al., 2005; Varents ..., 2009; Изменения ..., 2010б; Климат ..., 2011; Матишов, Дженюк, 2012).

Существует множество точек зрения относительно природы климатических изменений — от безоговорочного принятия гипотезы глобального антропогенного потепления до полного ее отрицания. Глобальные изменения климата могут развиваться в морской Арктике по следующим сценариям:

а) продолжение потепления в соответствии с тенденцией двух последних десятилетий;

б) стабилизация на уровне, достигнутом к середине последнего десятилетия;

в) возврат к норме, за которую можно принять условия второй половины XX века;

г) смена знака аномалии в сторону понижения температуры и ухудшения ледовых условий.

Представленная в Атласе база данных наблюдений за морской средой и некоторые результаты обработки этой информации в графическом виде на DVD-диске дают основу для построения более надежных прогнозов возможных климатических тенденций.

В истории исследований Баренцева моря преимущественное внимание уделялось температурному режиму. Сведения о температуре воды имеют первостепенное значение в промысловой океанологии. Гидрофизические и акустические процессы в водной толще зависят, прежде всего, от температуры воды, так как изменчивость солёности в пелагиали Баренцева моря относительно невелика. Данные термохалинных съёмок постоянно используются для расчетов циркуляции вод и водообмена динамическим методом. Именно поэтому такое большое значение придается регулярности выполнения съёмок на вековых и стандартных разрезах и формированию баз океанологических данных.

На Баренцевом море система глубоководных съёмок ориентирована на сетку стандартных и «вековых» океанологических разрезов, среди которых особое место занимает «вековой» разрез «Кольский меридиан». На нем выдерживается регулярность и обеспечена наибольшая плотность наблюдений во все месяцы года. Поэтому выводы об изменчивости океанологических процессов обычно делаются на основе данных по этому разрезу (Matishov et al., 2009b; Varents ..., 2009), так как процессы в атлантической водной массе, которую он пересекает, определяют тенденции изменения климатической системы этой части Арктики и Северной Европы.

Для описания структуры трансформированных баренцевоморских вод наиболее показательны широтные разрезы в центральной части моря. С учетом этого для характеристик Баренцева моря в Атласе рассматриваются два океанологических разреза:

1) «вековой» VI («Кольский меридиан»), идущий по 33°30' в. д. от Кольского залива на север, включая его продолжение до 80° с. ш. (рис. 15);

2) Медвежинский, идущий вдоль параллели 74°30' с. ш. от о. Медвежий до Новой Земли и объединяющий XXIX и XVIII океанологические разрезы (рис. 16).

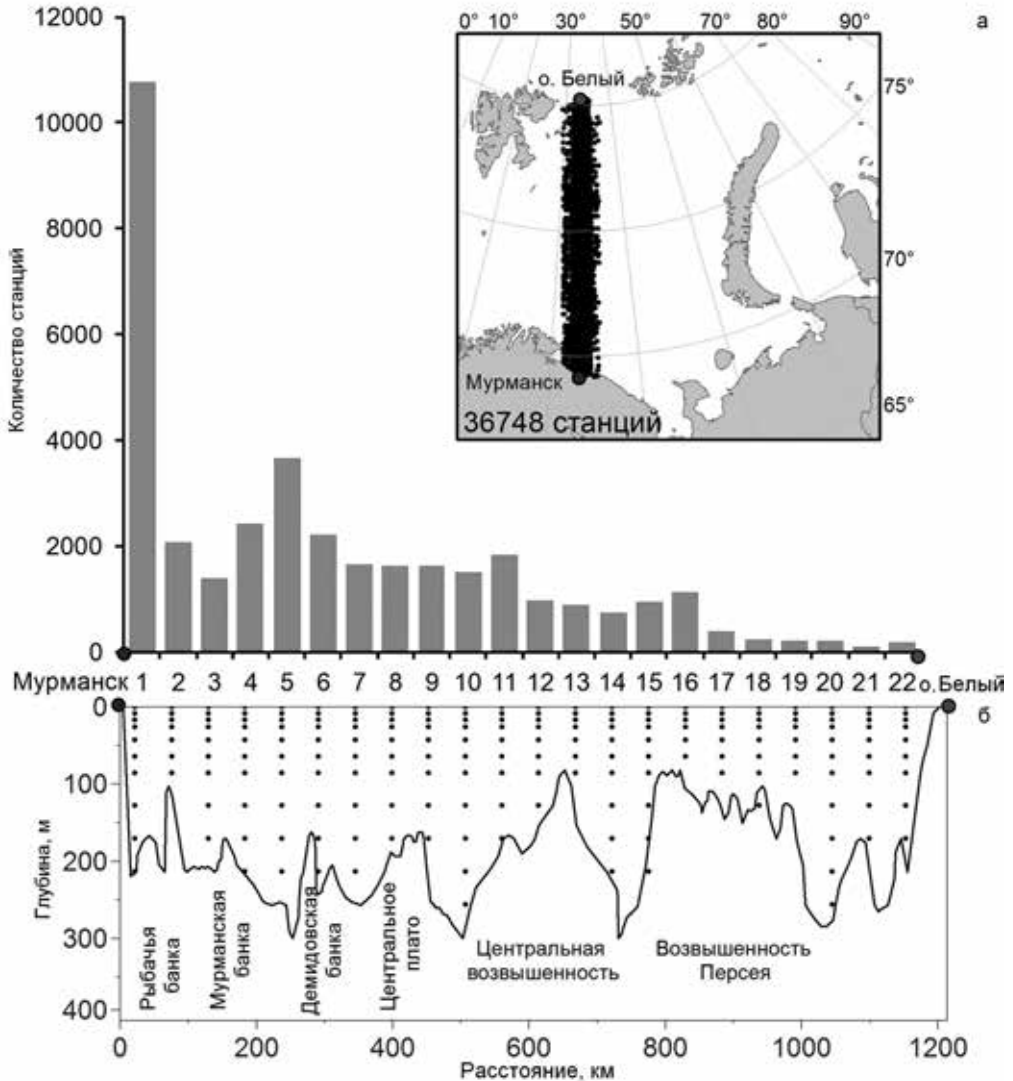


Рис. 15. Распределение станций (а) и рельеф дна (б) вдоль разреза «Кольский меридиан». Здесь и на рис. 16 по оси абсцисс — номера станций

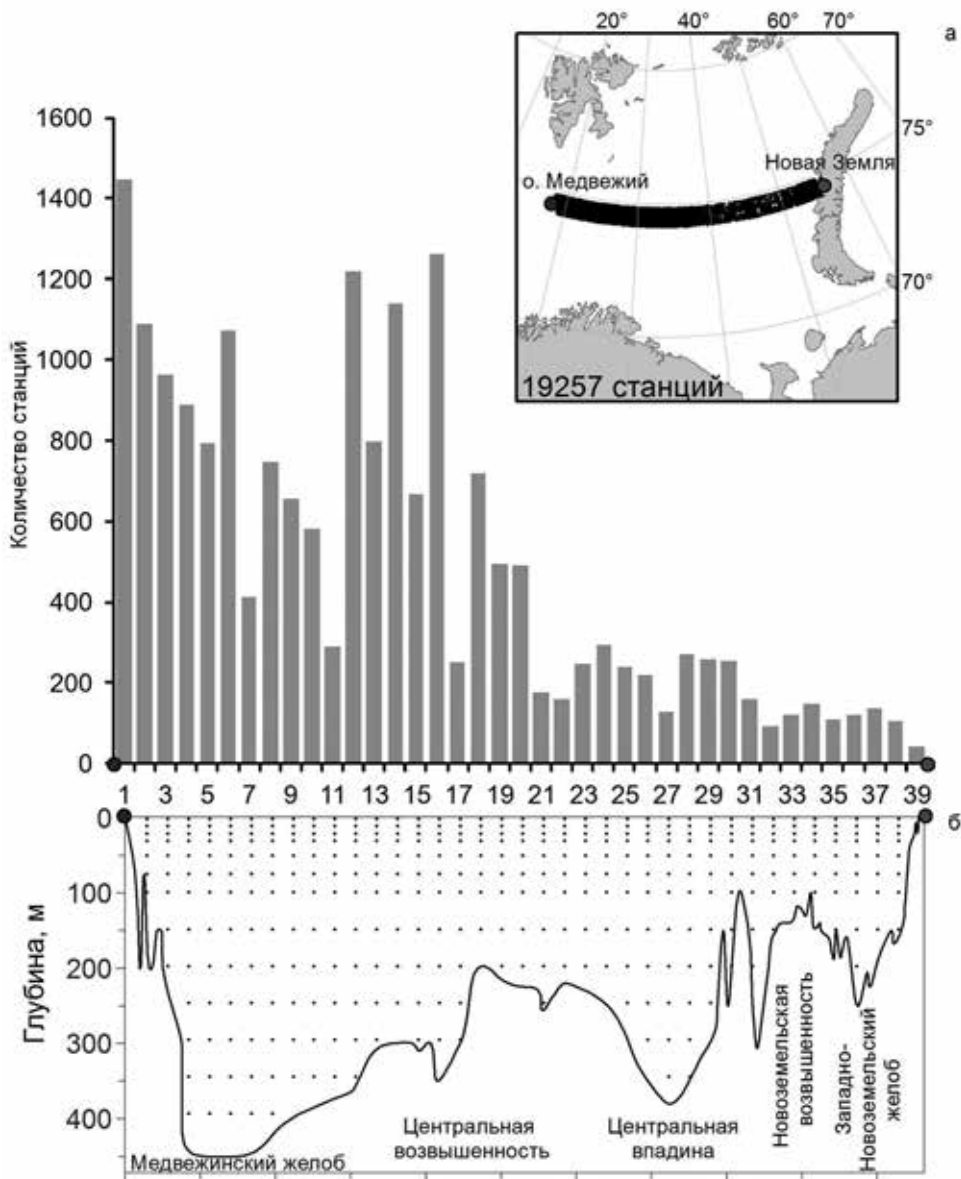


Рис. 16. Распределение станций (а) и рельеф дна (б) вдоль Медвежинского разреза

Для построения климатических норм и аномалий были учтены станции, находящиеся в полосе шириной 40 км с каждой стороны от линии рассматриваемого разреза. Климатические нормы температуры и солёности рассчитывались за период 1870–2012 гг. в узлах регулярной сетки. По вертикали положение узлов соответствовало стандартным горизонтам 0, 10, 20, 30, 50, 75, 100, 150, 200, 250 и 300 м. Для разреза «Кольский меридиан» по долготе был задан равномерный шаг 55.5 км (0.5 град), для Медвежинского — шаг по широте в 2 раза меньше — 27.75 км.

В качестве примера приведены представленные в Атласе карты с климатической нормой температуры воды в сентябре (рис. 17) и температурной аномалией в сентябре 2003 г. (рис. 18) на разрезе «Кольский меридиан». Для построения временных серий аномалий температуры и солености воды были рассчитаны среднеквадратичные отклонения (σ) от средних значений, и величины аномалий задавались в долях от σ .

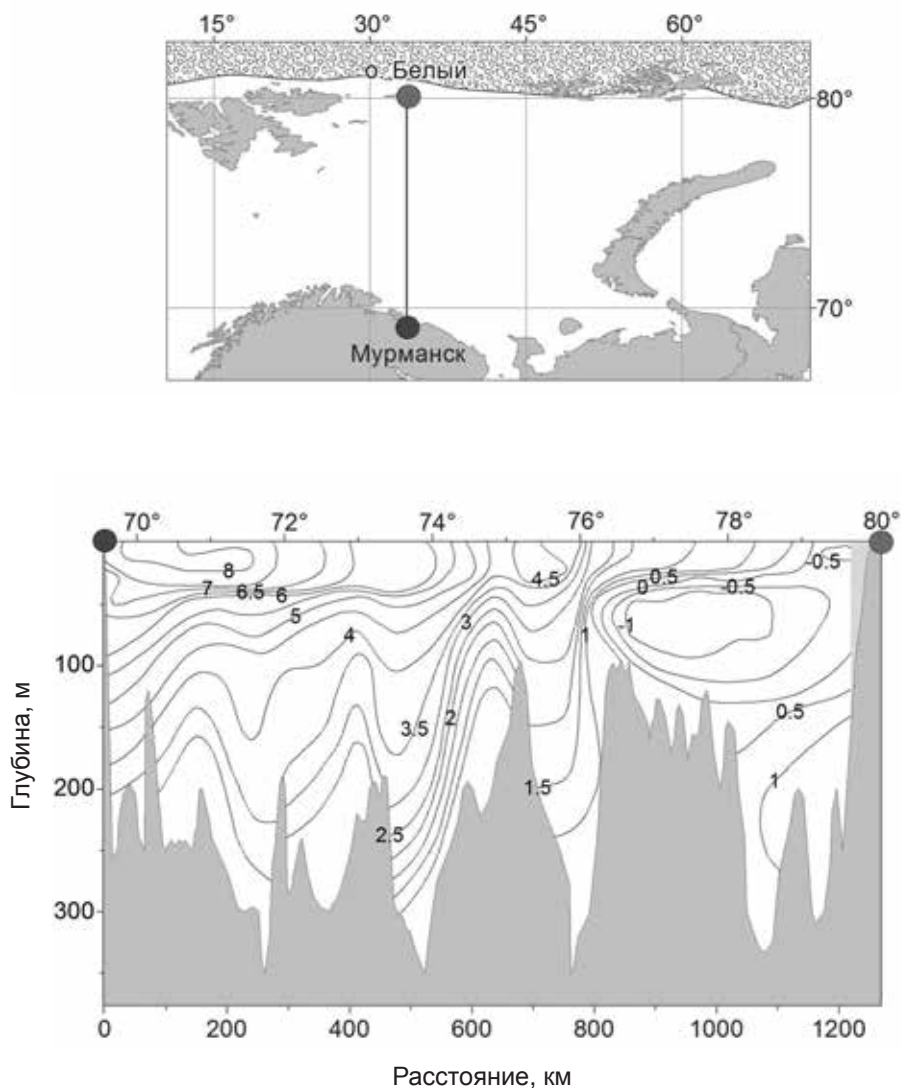


Рис. 17. Пример построения среднемноголетнего вертикального распределения температуры воды в сентябре 1870–2012 гг. для разреза «Кольский меридиан». Вверху приведено положение разреза и среднемноголетней кромки льда, внизу — изотермы через 0.5 °С

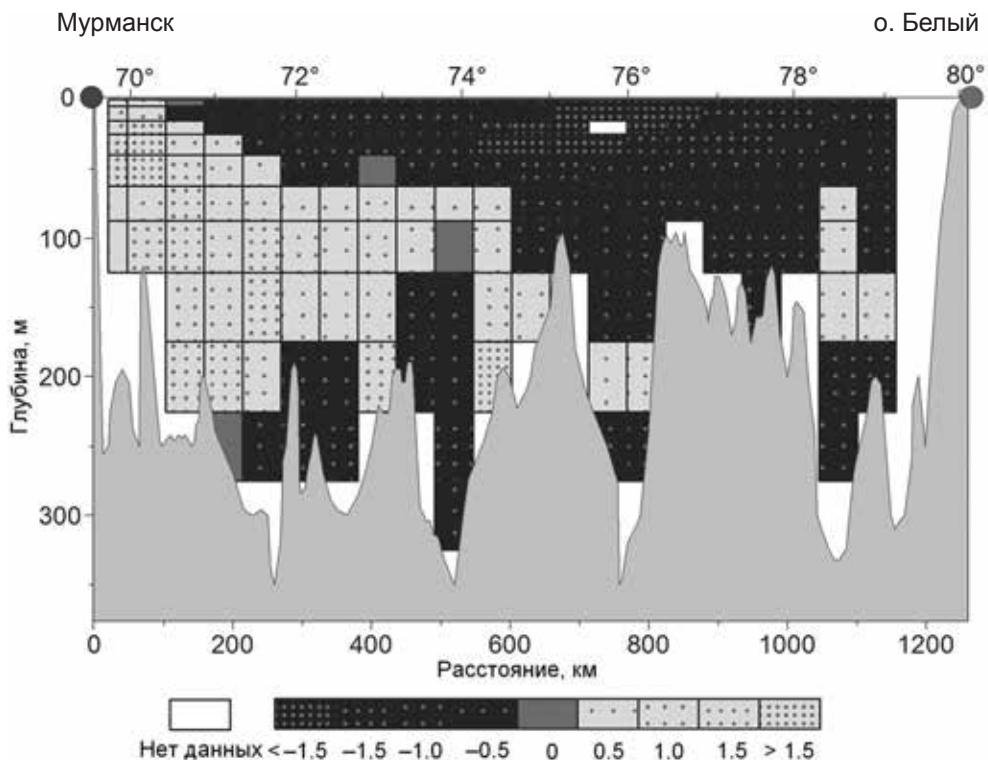


Рис. 18. Пример рассчитанной аномалии температуры воды на разрезе «Кольский меридиан» в сентябре 2003 г. в долях величины среднеквадратичного отклонения σ от значений климатической нормы

Баренцево море относится к числу ледовитых морей с преобладанием плавучих льдов, но оно никогда не замерзает полностью из-за притока теплых атлантических вод (Гидрометеорология ..., 1990; Миронов, 2004). В Мурманском морском биологическом институте создана база данных по ледовому режиму Баренцева моря, которая содержит временные ряды ежемесячных значений площади льда за 1960–1976 гг.¹ и 408 ежемесячных карт за 1977–2010 гг.²

На основе этой базы данных и работы В. Е. Привальского (1985) для 1900–2010 гг. построен ряд ледовитости Баренцева моря (рис. 19).

В течение первых трех десятилетий прошлого столетия за исключением нескольких лет (1904, 1907 и 1922–1925 гг.) ледовитость превышала норму. В последующее 30 лет (1930–1961) в Баренцевом море наблюдалось уменьшение

¹ По материалам отчета ММБИ и Университета штата Аляска (США) — «Климатические аномалии Баренцева моря» / Рук. Г. Г. Матишов (2000).

² Результат оцифровки карт Национального ледового центра США за 1977–1996 гг. и обзорных ледовых карт Северного Ледовитого океана ледового центра АНИИ за 1997–2011 гг.

площади морских льдов с минимальными значениями в 1954–1956 гг. Только в отдельные годы (1932, 1941, 1942 и 1958) отмечалась повышенная ледовитость. Период с повышенной ледовитостью наблюдался также с 1962 по 1982 г. Однако средняя ледовитость в эти годы была меньше, чем в 1899–1929 гг.

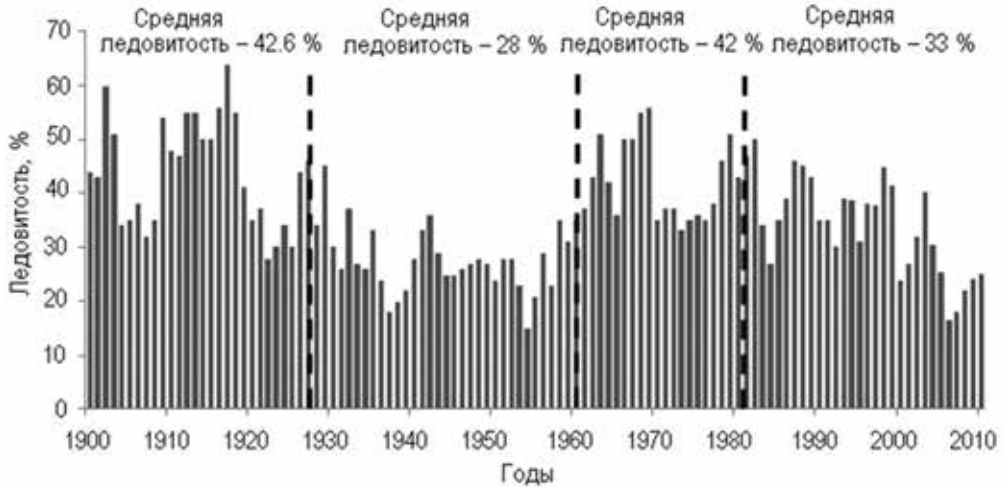


Рис. 19. Динамика ледовитости Баренцева моря в 1900–2010 гг.

Результаты наблюдений свидетельствуют о значительных флуктуациях ледовитости Баренцева моря за последние 50 лет. В целом можно выделить два больших периода: до начала 1990-х гг. — холодный (повышенная ледовитость), а после этого и до наших дней — теплый (преобладание легких ледовых условий). В первую декаду XXI в. экосистема Баренцева моря характеризуется высоким теплосодержанием вод и низкой ледовитостью. При этом на протяжении рассматриваемого промежутка времени происходило постепенное уменьшение площади льда до минимальных значений в 2006 г. (Матишов и др., 2007). Указанные обстоятельства обусловили в эти годы относительно легкие условия для судоходства и более протяженные нагульные миграции промысловых видов рыб (Жичкин, 2009; Климат ..., 2011). С 2007 года наметилась тенденция к увеличению площади льда.

В качестве наглядного индикатора состояния морских экосистем используются временные ряды показателей рыболовства. Ихтиофауна Баренцева моря насчитывает более 180 видов и подвидов рыб (Карамушко, 2008). Основными промысловыми видами являются донные рыбы — треска, пикша и пелагические — мойва и сайка.

В Мурманском морском биологическом институте сформирована база данных и построены карты ежемесячного промысла трески, пикша, мойвы и сайки российскими судами в Баренцевом море за 1977–2010 гг. (Матишов, Жичкин, 2008, 2013). В качестве исходного материала для картирования использовались данные суточных донесений промысловых судов, количество которых в Баренцевом море в течение года колебалось от 40 до 80 в месяц,

а в отдельные годы (особенно в летние месяцы) превышало 100. Также использовались ежедневные сведения, поступавшие с научно-поисковых судов промысловой разведки (от 2 до 5 ежемесячно в течение года на поиске промысловых скопления донных видов рыб). В базе данных содержится информация о промысловом квадрате, количестве и типе судов, объеме выловленной рыбы.

Карты распределения промысловых судов дают наглядное представление о географии промысла, промысловых скоплениях рыб, а также влиянии климатических флуктуаций на миграцию ихтиофауны Баренцева моря (Матишов и др., 2010; Матишов, Жичкин, 2013).

Океанографическая база данных БМЭ Черного, Азовского и Каспийского морей и временные ряды температуры и солености вод используются для расчетов климатических норм и аномалий. Если в последние годы летнее и осеннее уменьшение площади ледового покрова в Арктическом бассейне вызывает изменение крупномасштабной атмосферной циркуляции (Overland, Wang, 2010), которое приводит к увеличению блокирующих ситуаций и осадков в Европе зимой (Impact ..., 2012), то на территории Центральной и Южной Европы и акваториях прилегающих морей (Азовского, северо-востока Черного, Северного Каспия) с начала XXI в. характерным явлением стала аномально холодная погода, которая устанавливается во второй половине зимы (Матишов и др., 2012; Moore, Renfrew, 2012; Tourpali, Zanis, 2013).

Для анализа многолетней изменчивости гидрологических характеристик Азовского моря рассматривались два океанологических разреза:

- 1) Керченский пролив—дельта Дона (рис. 20);
- 2) пос. Игоревка—дельта Кубани (рис. 21).

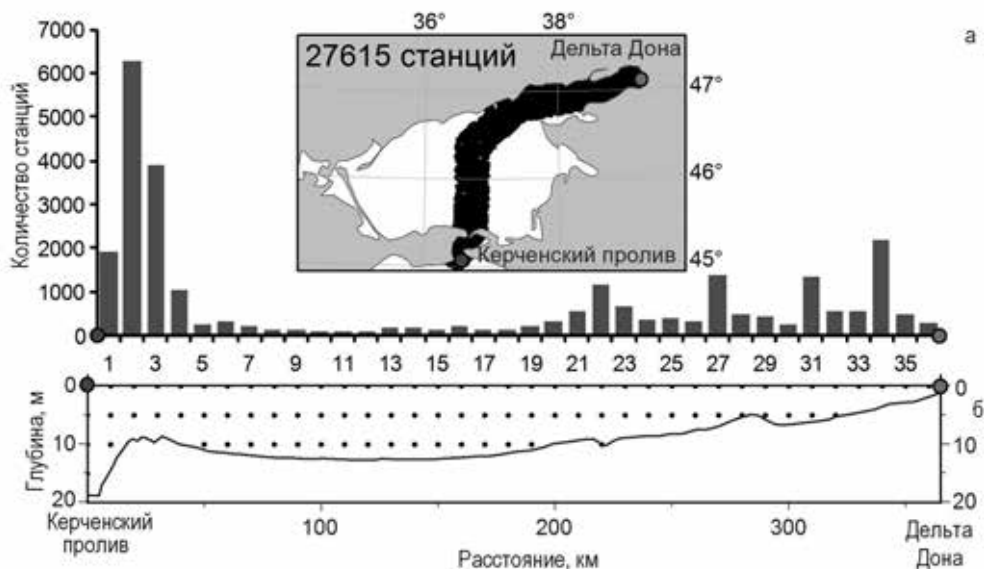


Рис. 20. Распределение станций (а) и рельеф дна (б) вдоль разреза Керченский пролив—дельта Дона

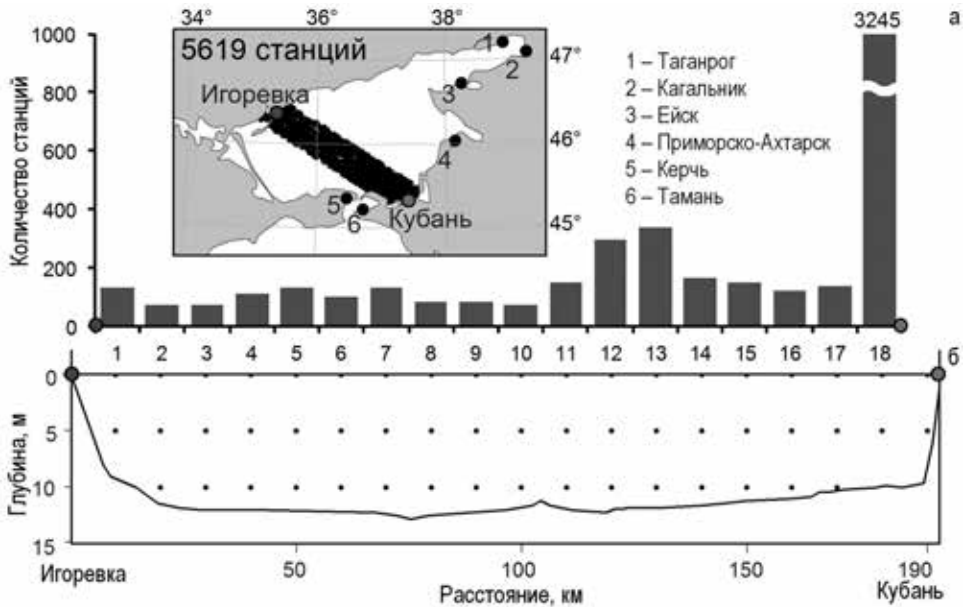


Рис. 21. Распределение станций (а) и рельеф дна (б) вдоль разреза пос. Игоревка–дельта Кубани

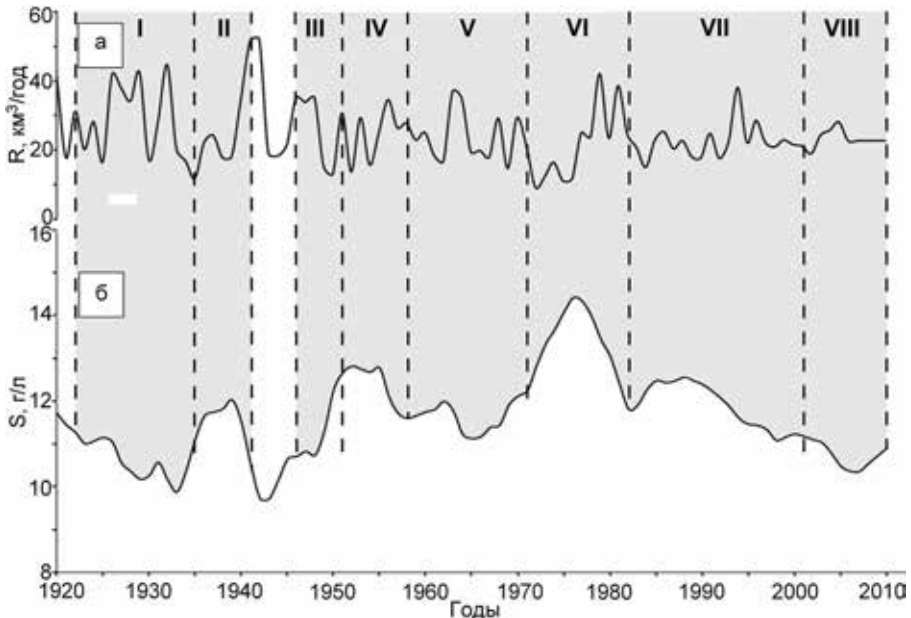


Рис. 22. Межгодовая изменчивость речного стока R (а) и средней солёности S (б) в Азовском море в 1922–2010 гг. Выделены временные интервалы, для которых рассчитывались аномалии температуры и солёности вод относительно климатических норм:

I – 1922–1934; II – 1935–1941; III – 1946–1949; IV – 1950–1957; V – 1958–1970; VI – 1971–1981; VII – 1982–2000; VIII – 2001–2010 гг.

Климатические нормы температуры и солёности рассчитывались за 1891–2010 гг. в узлах регулярной сетки. По вертикали положение узлов соответствовало стандартным горизонтам 0, 5 и 10 м, а вдоль разреза узлы располагались на расстоянии 10 км друг от друга.

Для расчета аномалий рассматривался период 1922–2010 гг. как наиболее обеспеченный данными. Исходя из графика межгодовой изменчивости средней солёности Азовского моря (рис. 22), рассчитанной с применением балансовой математической модели (Закономерности ..., 2006), период 1922–2010 гг. был разделен на восемь временных интервалов (1922–1934, 1935–1941, 1946–1949, 1950–1957, 1958–1970, 1971–1981, 1982–2000, 2001–2010 гг.), в пределах которых и рассчитывались аномалии температуры и солёности для Азовского моря (рис. 23).

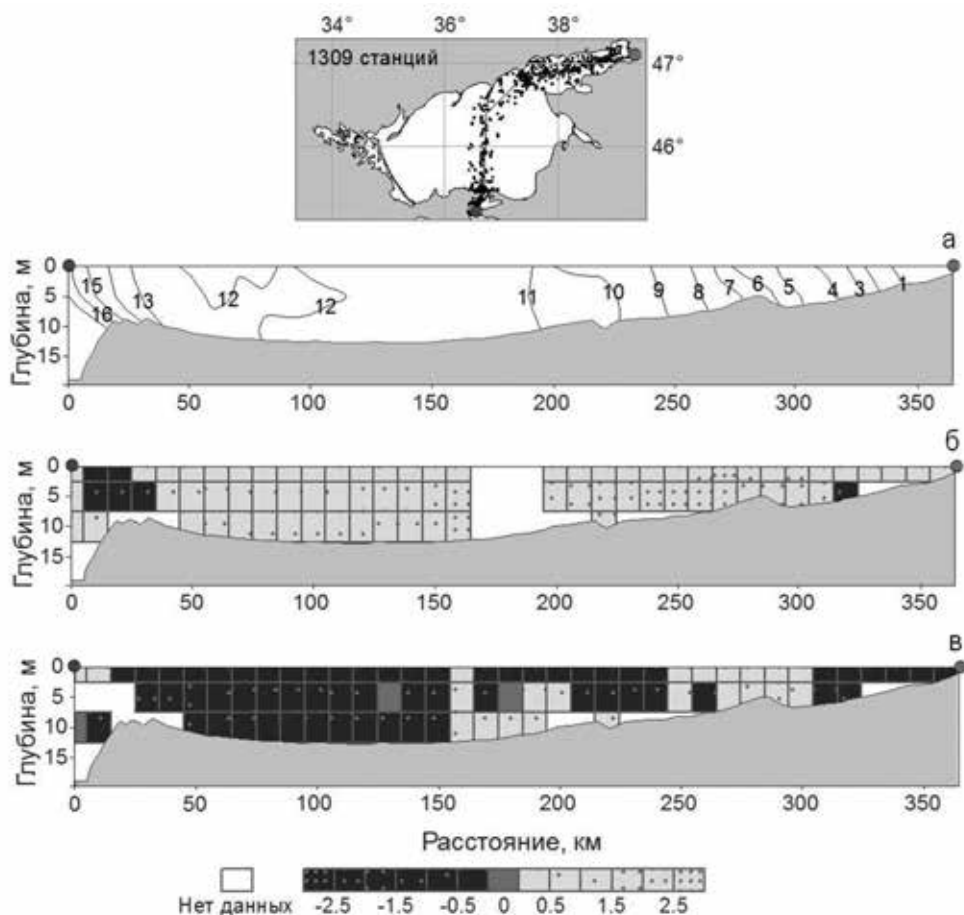


Рис. 23. Среднегодовое вертикальное распределение солёности для разреза Керченский пролив–дельта Дона в августе 1922–2010 гг. (а) и аномалий солёности в августе 1971–1981 гг. (б) и 1982–2000 гг. (в)

В Каспийском море большинство измерений выполняется в пределах восьми вековых океанологических разрезов (рис. 24). Для них были построены вертикальные распределения температуры и солёности, осредненные за 1897–2011 гг. (климатические нормы). Для построения климатических норм и аномалий были учтены станции, находящиеся в полосе шириной 20 км с каждой стороны от линии разреза. Для разрезов Северного Каспия шаг сетки по вертикали выбран через 1 м, для глубоководных разрезов Среднего и Южного Каспия — стандартные горизонты.

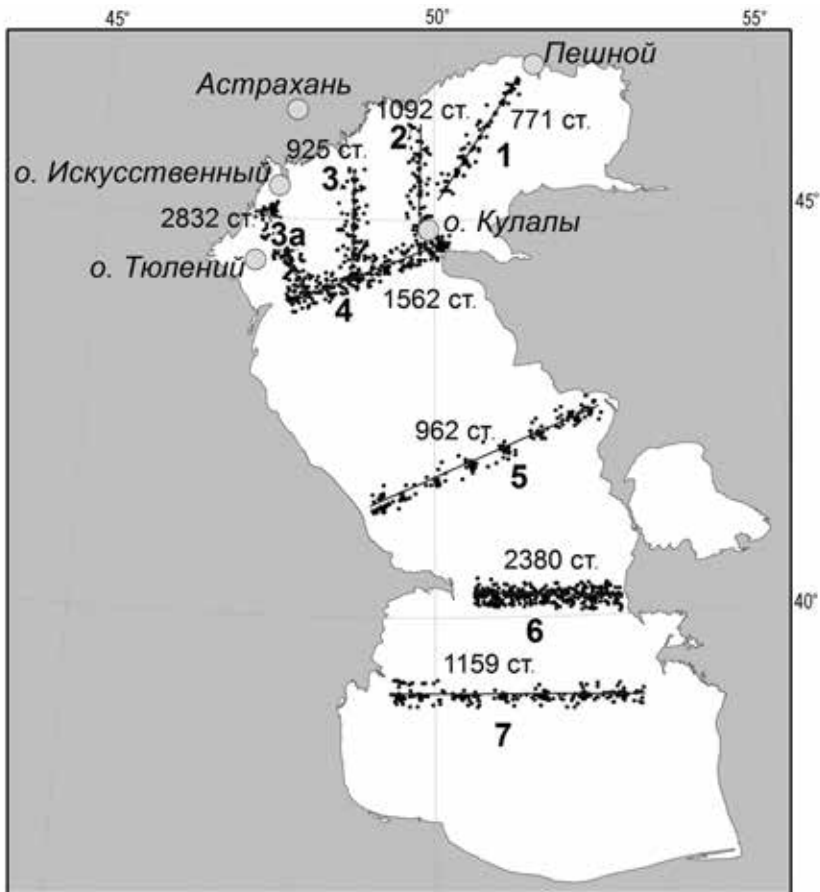


Рис. 24. Положение вековых океанологических разрезов (1–7) в Каспийском море. Показано распределение станций в полосе шириной 40 км вдоль каждого разреза и береговые гидрометеорологические посты, для которых сформирована база данных по ледовому режиму

Для построения временных серий аномалий температуры и солёности воды были рассчитаны абсолютные разности значений в узлах сетки для каждого разреза по периодам: 1914–1934, 1961–1967, 1972–1979, 1984–1991, 2004–2010 гг. (Бердников и др., 2010; Матишов и др., 2012). Эти периоды были выделены на основе многолетней динамики уровня в Каспийском море и стока Волги (рис. 25).

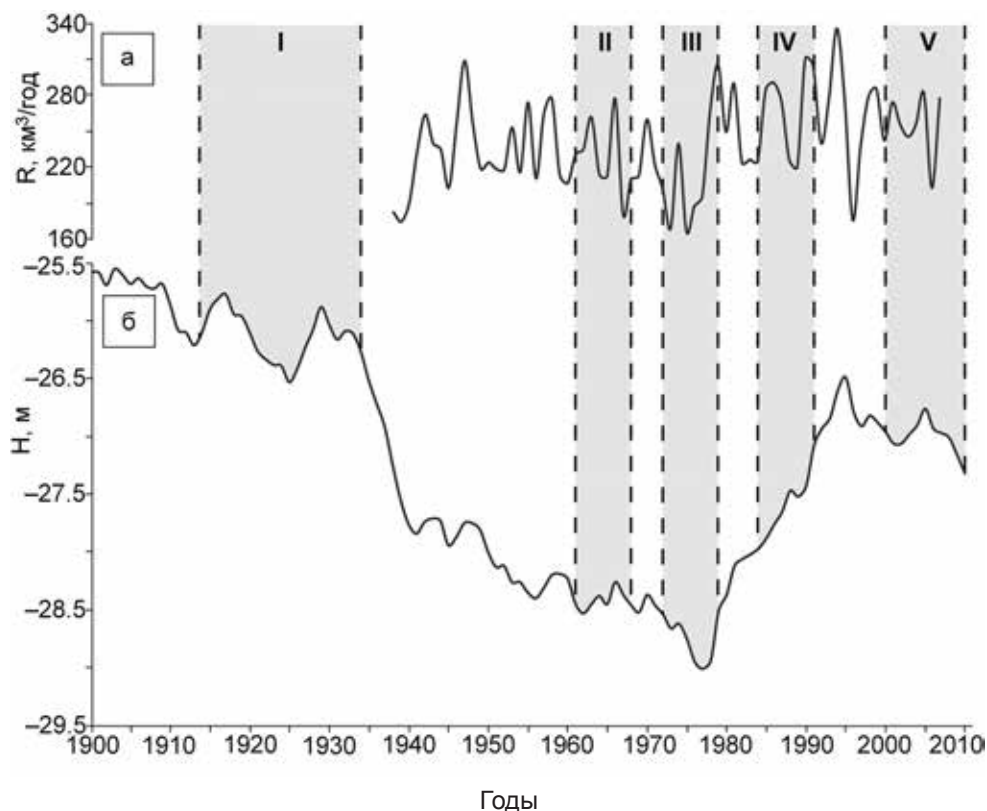


Рис. 25. Изменение речного стока R (а) и уровня H Каспийского моря (б) в 1900–2010 гг. Выделены временные интервалы, для которых рассчитывались аномалии температуры и солёности вод относительно климатических норм:

I — 1914–1934; II — 1961–1967; III — 1972–1979; IV — 1984–1991; V — 2004–2010 гг.

Для разреза б приведены примеры карт с климатической нормой температуры воды в феврале и температурной аномалии в феврале 1961–1967 гг. (рис. 26).

Временные ряды ледового режима южных морей во многом несходны. Азовское море относится к водоемам, где ледовый покров образуется ежегодно. В зимний период судоходство невозможно без участия ледоколов. В Каспийском море ледовый покров ежегодно формируется только в его северной части, в российском секторе Черного моря практически отсутствует.

В Атласе для характеристики ледового режима собраны данные наблюдений на береговых гидрометеорологических постах: для Азовского моря — «Таганрог», «Ейск», «Приморско-Ахтарск», «Керчь», «Тамань», «Кагальник» (рис. 21); для Каспийского моря — «Астрахань», «Пешной», на островах Искусственный, Тюлений и Кулалы (рис. 26) по дате первого появления льда в прибрежной зоне и дате, когда акватория полностью освобождается от льда.

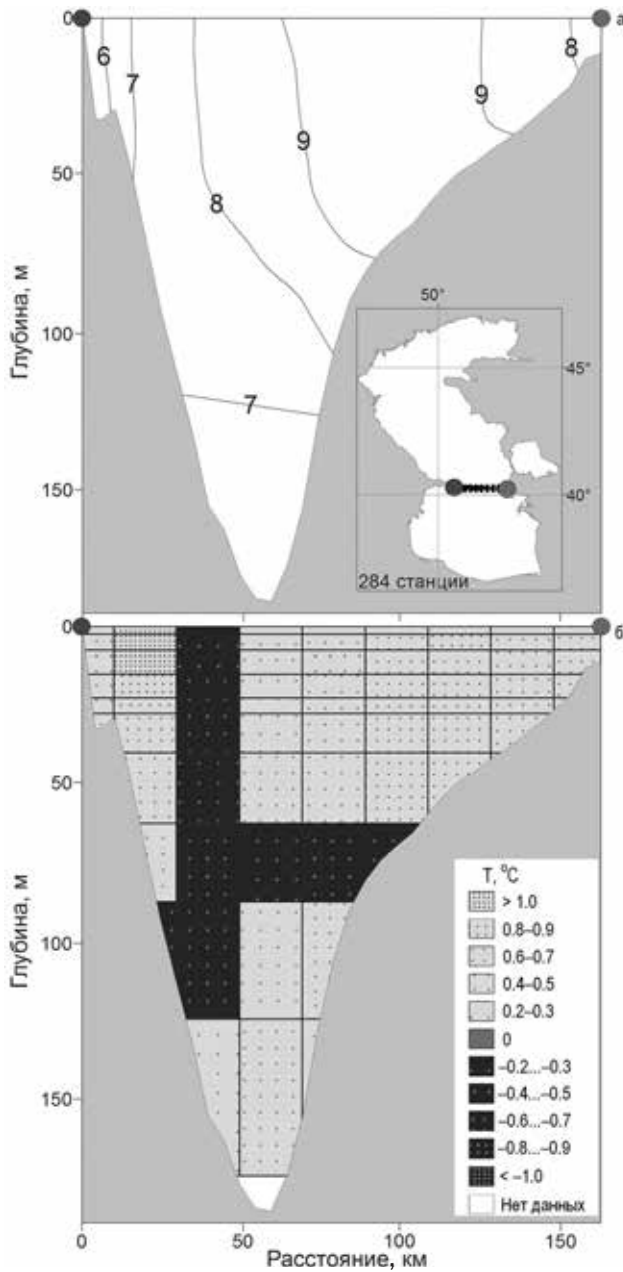


Рис. 26. Среднегодовое вертикальное распределение температуры воды (а) и аномалии температуры воды (б) в феврале 1961–1967 гг. для разреза 6 в Каспийском море

Эти данные обобщены и представлены в виде графиков, иллюстрирующих климатическую динамику ледового режима Азовского и Каспийского морей. На рисунке 27 приведен пример для пункта Таганрог.

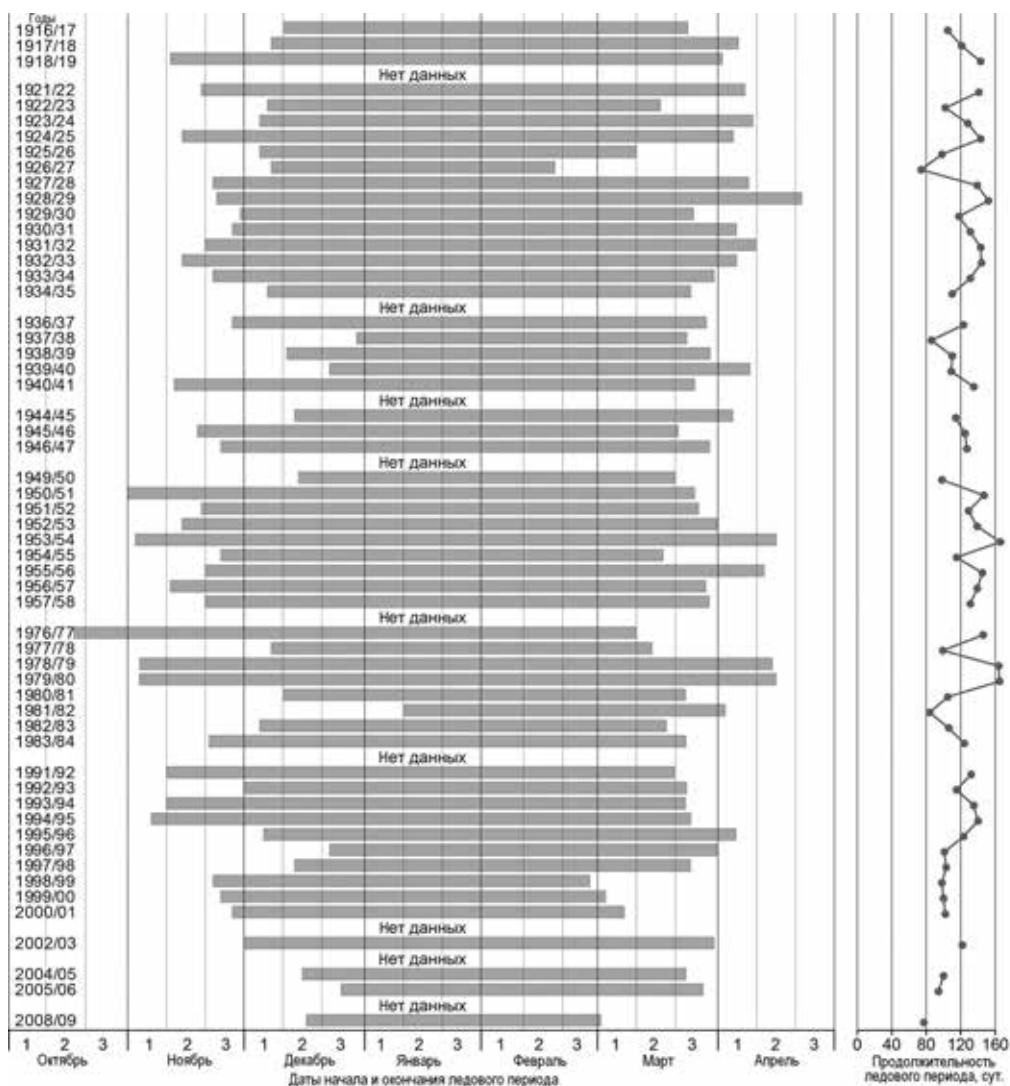


Рис. 27. Многолетняя динамика продолжительности ледового периода по данным наблюдений в Таганроге

Таким образом, создание атласов больших морских экосистем и мегабаз данных способствует не только сохранению знаний, накопленных многими поколениями исследователей, но и позволяет анализировать массив исторических данных за период инструментальных наблюдений (Флуктуация ..., 2009; Внутривековые ..., 2008; Climate ..., 2012b). Только в этом случае можно выявить значимые изменения океанологических параметров экосистем на фоне климатических флуктуаций и антропогенных воздействий для выработки практических рекомендаций, направленных на повышение экологической безопасности населения и устойчивое развитие экономики прибрежной зоны.

1.3. АНТРОПОГЕННЫЕ НАГРУЗКИ И РИСКИ ХИМИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ МОРСКОЙ СРЕДЫ В АРКТИКЕ

Химическое загрязнение в морях Арктики в настоящее время определяется переносом загрязняющих веществ трансграничными течениями, речным стоком и интенсивностью хозяйственной деятельности непосредственно в морских бассейнах. Пути переноса загрязнителей различны для каждого из морей и зависят от географического положения водоемов.

Поступление загрязнителей от глобальных источников можно рассматривать как сложившуюся и мало меняющуюся составляющую адвекционного потока, которая формирует так называемый «фоновый» уровень загрязнения.

Импактное загрязнение арктических морей и связанные с этим экологические риски формируются региональными и локальными источниками. Как правило, эмитентом регионального и локального масштабов является хозяйственная деятельность на акватории морей и на прилегающей суше в области водосборного бассейна. Климатические (гидрологические) условия, наличие биологических и ископаемых ресурсов в первую очередь определяют спектр видов хозяйственного использования акваторий и плотность транспортных потоков в арктических морях.

По сравнению с окраинными морями Западной Европы и Дальнего Востока хозяйственная деятельность в российских арктических морях невелика, благодаря чему сохраняется низкий уровень антропогенного загрязнения их вод и донных осадков. В этих условиях основными источниками техногенных поллютантов являются пресноводный сток с территории водосбора и трансграничный перенос загрязняющих веществ морскими течениями и воздушными потоками.

Баренцево море является наиболее освоенным среди арктических морей в хозяйственном отношении, особенно в своей южной, незамерзающей части. Хозяйственная активность значительно снижается в направлении Баренцево-Беломорский бассейн—Карское море—море Лаптевых. Для Баренцево-Карского бассейна в перспективе рассматривается рост промышленного освоения шельфа и водосборной территории. Как правило, рост судоходства и освоения нефтегазовых месторождений сопровождаются увеличением экологического риска.

Активная хозяйственная деятельность на акваториях Баренцева и Белого морей связана, прежде всего, с рыбным промыслом, транспортным и военным судоходством, нефте- и газоразведочными работами.

Судоходство. В качестве показателя интенсивности рыболовного судоходства с определенными допущениями можно рассматривать количество судов, находящихся на промысле. В Баренцевом море, по данным научно-производственной компании «Морская информатика» (г. Мурманск), на рыбном промысле ежедневно находится 50–80 судов. Численность работающего промыслового флота максимальна в летне-осенний период. В зимний период (декабрь—февраль) количество работающих судов сокращается до 40–50.

Расположение рыболовного флота на промысле определяет географию участков потенциального риска локальных импактов при аварийных ситуациях и при несанкционированном загрязнении морской среды с судов (рис. 28).

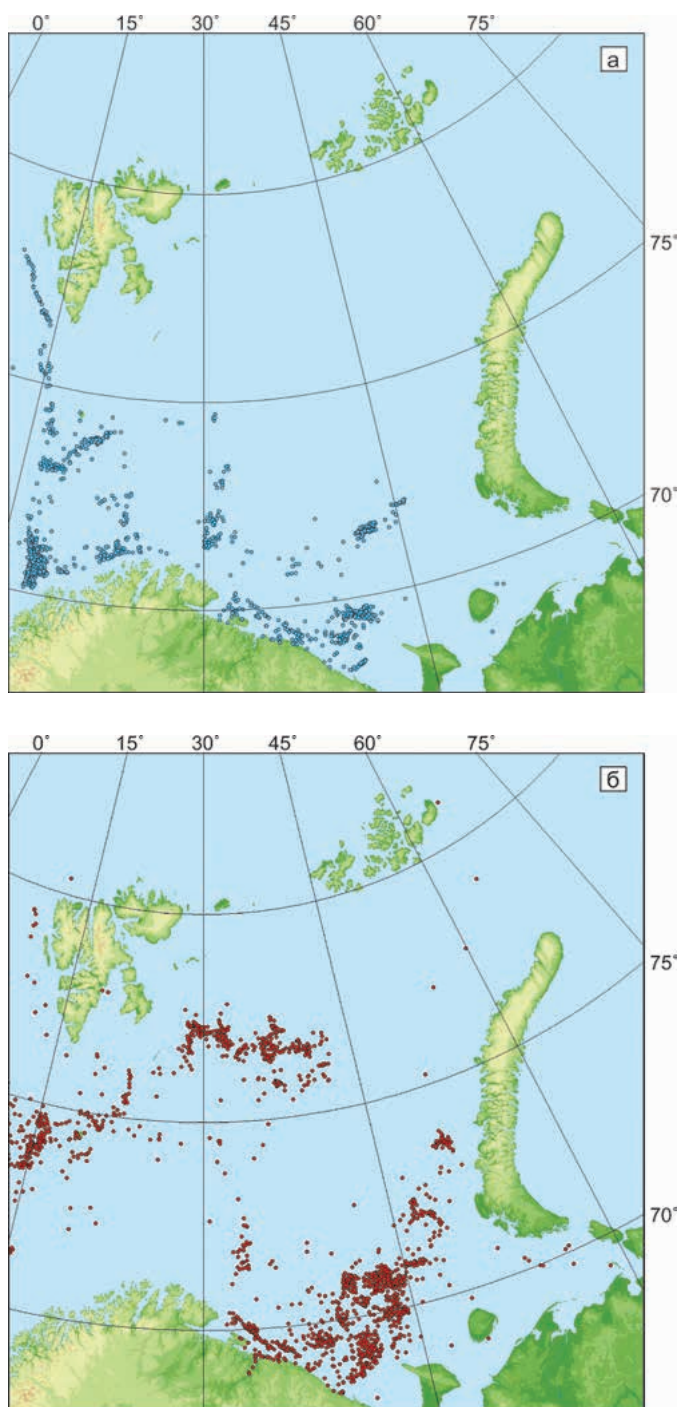


Рис. 28. Интегральная схема активности рыболовного флота в январе (а) и августе 2008 г. (б) в Баренцевом море. Точками показана ежесуточная позиция промысловых судов в течение месяца (по данным НПК «Моринфо»)

Рыболовство, скорее всего, следует считать основным фактором формирования транспортных потоков в южной, юго-западной, центральной частях Баренцева моря. Активность рыболовного флота проявляется в районах промысла и на транспортных линиях, связывающих их с главными портами (Мурманском, Киркенесом, Вардё, Берливоком и др.).

Фактором сезонных пространственных ограничений судоходства на промысле является плавучий ледовый покров. Зимой промысловая активность ограничивается на востоке моря пределами Мурманского мелководья. Летом активность наблюдается на востоке и юго-востоке Баренцева моря (до мыса Канин Нос и склонов Гусиной банки) (Некоторые ..., 2001; Жичкин, 2009).

Многолетние флуктуации климатических условий в бассейне и изменения теплового состояния моря также влияют на транспортную активность, связанную с промысловой обстановкой. В период похолоданий (1977–1988 гг.) рыболовный флот круглогодично концентрировался в южной и юго-западной частях моря. В теплый период (1990-е гг.—настоящее время) ареал рыболовной и транспортной активности расширился в северном и восточном направлениях до возвышенности Персея и побережья Новой Земли. В аномально теплые 2004–2006 годы расширение ареала рыбопромысловой активности было максимальным (Жичкин, 2008, 2009).

В других арктических морях рыбный промысел отсутствует, следовательно, и отсутствует такой источник загрязнения и экологического риска. Промышленная деятельность и хозяйственное использование акваторий имеют очаговый характер и тяготеют к немногочисленным портам на Арктическом побережье.

Таким образом, рыболовство составляет значительную часть хозяйственной активности в Баренцевом море на протяжении всего года. Максимальное сосредоточение промысловых судов наблюдается в южном и юго-западном секторах моря, что увеличивает риск для судоходства на оживленных маршрутах нефтеперевозок и, как следствие, аварийных разливов нефти и нефтепродуктов. Ежедневная интенсивность судоходства на акватории моря — 50–100 промысловых и вспомогательных судов.

Формирование транспортных потоков до настоящего времени обусловлено необходимостью перевозки по трассам Северного морского пути генеральных грузов, сырой нефти и нефтепродуктов, а также геолого-разведочными работами. Общая схема транспортных потоков представлена на рис. 29.

Северный морской путь, историческое название которого Северо-Восточный проход, представляет собой комплекс судоходных трасс, проходящих через Баренцево, Белое, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, Чукотское моря, объединенных условиями плавания в арктических льдах. Разнообразие маршрутов проводки судов по Севморпути представлено на рис. 30. Выбор вариантов маршрута проводки судов осуществляется на основе анализа текущей и прогнозируемой синоптической и ледовой обстановки с учетом технических возможностей флота и обеспечения наибольшей безопасности и эффективности плавания.

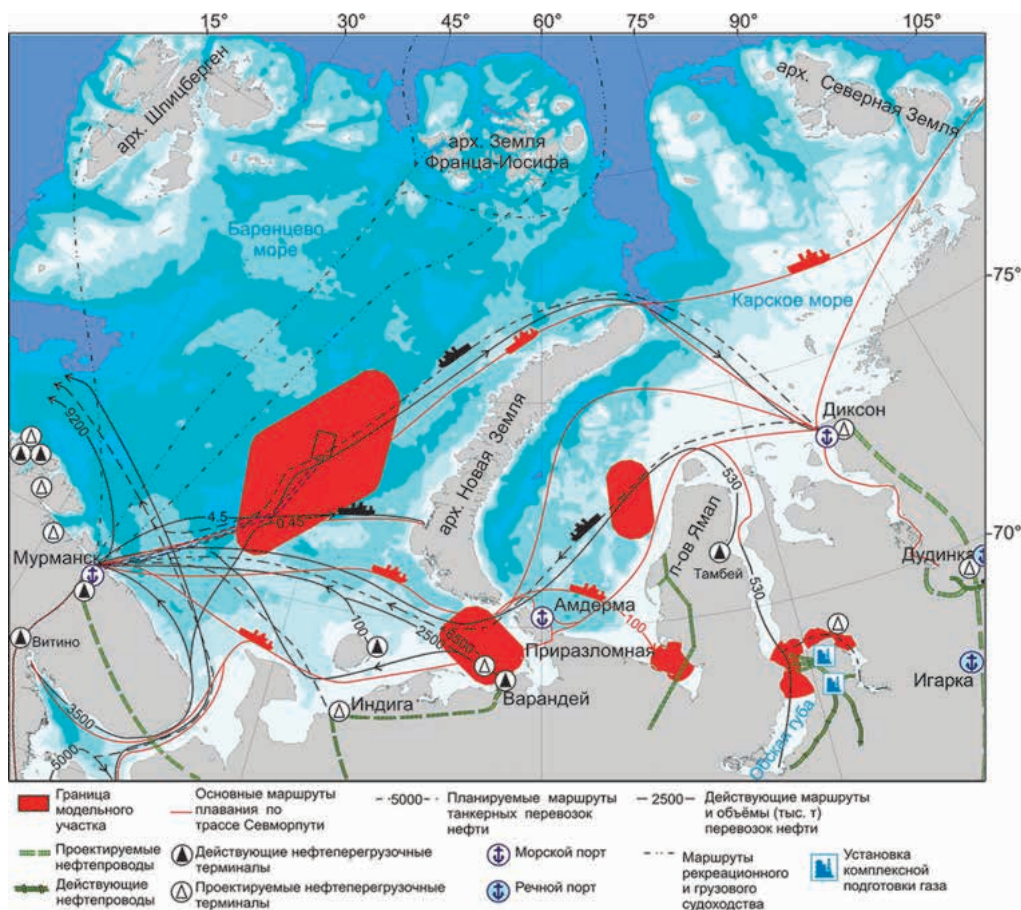


Рис. 29. Общая схема транспортных потоков и площадок нефте- и газоразведочных работ в Баренцево-Карском морском регионе

Максимальная интенсивность судоходства в Арктике приходится на летний гидрологический сезон — сентябрь—ноябрь.

Навигация в настоящее время наиболее интенсивна на западном участке (западном плече) Северного морского пути по маршруту Мурманск—Диксон—Дудинка и осуществляется в круглогодичном режиме. Главными особенностями Севморпути являются суровые климатические условия и наличие льда на акватории морей. На отдельных участках судоходные трассы достигают 81° с. ш. Наибольшее количество грузов поступает с Запада. Операторами грузоперевозок по Севморпути являются Мурманское морское пароходство, Северное морское пароходство, судоходная компания «Лукойл-Арктик-Танкер» (Концепция ..., 2006). Максимальное количество грузов было перевезено в 1987 г. — 6578.8 тыс. т. Современная сеть портов западного участка Севморпути сложилась к началу 1960-х гг. Были построены морские порты в Амдерме, Диксоне и речные — в Дудинке, Игарке. Базовые порты в Мурманске, Архангельске, Кандалаксе в своем развитии лишь частично зависели от Севморпути.

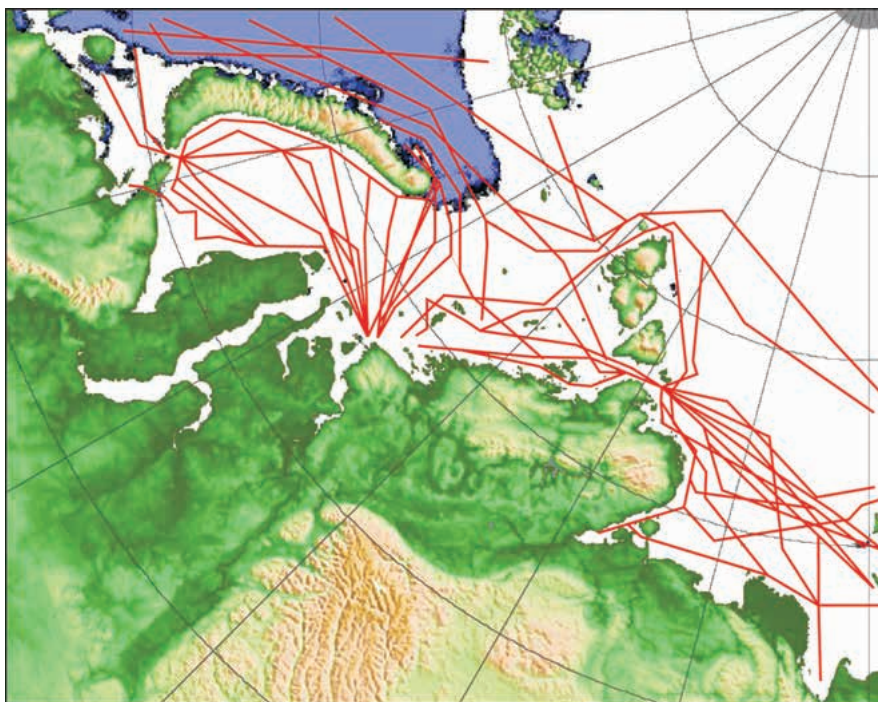


Рис. 30. Традиционные трассы проводки судов по Северному морскому пути в западном районе российской Арктики (Атомный ..., 2011)

В транспортной схеме судоходства можно выделить дудинское и игарское направления, а также транзитное плавание.

В дудинское и игарское направления вовлечено примерно 80 % всего грузопотока в Арктике, что связано с работой Норильского горно-металлургического комбината.

На дудинском направлении следует выделить несколько самостоятельных направлений по конечным портам и роду перевозимых грузов (Куликов, 2001).

Арктические порты представляют собой импактные зоны в морях и, за исключением Дудинки, являются одним из самых слабых звеньев Севморпути. Модернизация в портах, включая навигационное обеспечение и средства ликвидации аварийных разливов нефти (ЛАРН), после 1990 г. не проводилась (Куликов, 2001; Проблемы ..., 2006; Концепция ..., 2006; Nord-News ..., 2012).

Порт в Амдерме (Югорский полуостров) функционирует только в летний период навигации — с начала июня до конца ноября. В порт могут входить суда (в основном буксиры) с осадкой не более 2–3 м. Перевалка грузов на баржи и понтоны осуществляется на рейде. Порт переваливает каменный уголь, горюче-смазочные материалы в бочках, минерально-строительные материалы, рефрижераторные грузы.

Порт в Диксоне расположен у входа в Енисейский залив. Основу грузооборота составляют генеральные грузы, в том числе в крупнотоннажных контейнерах, круглый лес, уголь, песок, гравий. Порт может принимать суда с осадкой

10–11 м. Он располагает двумя причалами для переработки генеральных грузов и снабжения судов и двумя причалами для слива нефтепродуктов и бункеровки судов. В порту также есть несколько причалов для отстоя и ремонта судов. Порт не связан с железнодорожной сетью страны. Речным сообщением по Енисею Диксон связан с Дудинкой. Возможна круглогодичная навигация.

Речной порт в Дудинке расположен в 230 милях от устья р. Енисей. Он может принимать крупнотоннажные, в том числе наливные морские суда. Навигация в порту круглогодичная. Производственные мощности позволяют перерабатывать до 10 млн т грузов в год, в основном это грузы, обеспечивающие потребности Норильского горно-металлургического комбината. Железнодорожной ветвью порт сообщается с Норильском.

Речной порт в Игарке в транспортно-технологической схеме Севморпути специализируется на вывозе леса в порты Западной Европы. Перевозки осуществляются судами-лесовозами Северного морского пароходства. Навигационный период длится с начала июля до конца октября.

Строительство нового морского порта Сабетта начато в 2012 г. на восточном побережье п-ова Ямал в устьевой части Обской губы. Порт предназначен для обеспечения перевалки углеводородного сырья Южно-Тамбейского газоконденсатного месторождения и экспортных поставок сжиженного газа, нефти и газоконденсата морским транспортом по Севморпути в круглогодичном режиме. Окончание строительства ожидается в 2017 г.

В восточной части Севморпути интенсивность судоходства и грузопотока не так велика. Опорными базовыми портами служат Тикси, Певек, Провиденция и Анадырь.

После резкого спада активности судоходства в 1990-х гг. (до 1.5 тыс. т) отмечается тенденция роста арктических перевозок с конца 2000-х гг. В 2010 году было перевезено 220 тыс. т, в 2011 г. — около 1 млн т, в 2012 г. судами компании было выполнено 54 рейса и перевезено 1.03 млн т грузов.

Транзитное плавание по трассе Севморпути обеспечивает связь между западными и восточными районами России, Западной Европой и Восточной Азией. Наибольший объем транзитных перевозок приходится на 1993 г. (208.6 тыс. т). С 2010 года Севморпуть активно используется как международный транзитный маршрут. Так в 2012 г. из Западной Европы в Азию и обратно транзитом по Севморпути проследовало 38 судов. Из них 20 судов перевозили наливные грузы — горюче-смазочные материалы (Атомный ..., 2011; На арктическом ..., 2011; Nord-News ..., 2012).

Новым подходом к перевозкам по Севморпути является слияние традиционных (генеральных) грузопотоков по обеспечению хозяйственной деятельности северных территорий с танкерными перевозками нефти от сибирских месторождений на экспорт в Европу. Прогнозируется увеличение грузопотоков в связи с освоением Тимано-Печорской нефтегазоносной провинции, газоконденсатных месторождений Ямало-Ненецкого автономного округа, группы месторождений в бассейнах Оби, Енисея и Лены. К 2020 году прогнозируется увеличение интенсивности судоходства и рост грузоперевозок до 15 млн т за счет перевозки нефтепродуктов.

В настоящее время потенциал пропускной способности Северного морского пути, при наличии 6 ледоколов, используется примерно на 30 %.

Таким образом, транспортная активность на трассах Севморпути составляет примерно 300 рейсов в год. В проводках участвует около 150 судов различного назначения (танкеры, сухогрузы, балкеры, контейнеровозы, лесовозы и др.). В портовых акваториях интенсивность судоходства в целом увеличивается за счет вспомогательных судов.

Транспортировка нефти и нефтепродуктов. В формировании антропогенных нагрузок и экологических рисков в Баренцево-Беломорско-Карском регионе в последнее десятилетие все более возрастает роль нефтегазовой отрасли. На рисунке 29 показаны площадки морского шельфа, наиболее перспективные для разработки нефтегазовых месторождений. На этих площадках с разной степенью интенсивности проводятся разведочные и подготовительные морские инженерные работы. Источниками риска становятся как сами месторождения, так и связанные с ними транспортные коммуникации. Разработка шельфовых месторождений представляет собой пока гипотетическую угрозу. Но возрастающая морская перевозка и перевалка экспортируемых углеводородов создает реальные риски нефтяного загрязнения акваторий и морского побережья.

В Баренцево-Карском регионе транспортные потоки по морской перевозке и перевалке сырой нефти, газоконденсата формируются у основных месторождений в Западной Сибири, в Тимано-Печорской нефтяной провинции (Варандей, о. Колгуев) и в крупных транспортных узлах морской инфраструктуры. В первую очередь, эти потоки связаны с экспортом нефти в Европу. Часть потоков составляют внутренние региональные перевозки готовых нефтепродуктов, обеспечивающие снабжение горюче-смазочными материалами северных территорий, включая поселения на Новой Земле, Земле Франца-Иосифа, Шпицбергене.

Резкий рост объема перевозок нефти и нефтепродуктов через порты Баренцева, Белого и Карского морей (рис. 29) вследствие включения северных морских маршрутов в схему экспортных поставок российской нефти на Запад произошел в 2002 г. К настоящему времени объем перевозимой нефти остается на уровне 9,5–12 млн т. Максимум перевозок был отмечен в 2010 г. — 14,8 млн т, но уже в 2011 г. произошло некоторое снижение. По данным норвежского Центра мониторинга судоходства (VTS, г. Вардё), за 11 месяцев 2011 г. транзитом у побережья Норвегии прошло всего 280 танкеров, которые перевезли в общей сложности лишь около 12 млн т нефти.

Причина снижения интенсивности перевозок связана с уменьшением добычи на Варандейском кусте нефтяных месторождений. Введенный в 2008 г. в строй в Печорском море новый морской перегрузочный терминал «Варандей» снизил объемы отгрузок с 7,44 (2010 г.) до 3,1 млн т (2011–2012 гг.).

Однако с введением в эксплуатацию новых месторождений и межпромыслового нефтепровода «Харьяга–Южное Хьльчюю» ожидается увеличение потока российской нефти с этого терминала на западные рынки до 12 млн т (Транспорт ..., 2012; Арктика-Инфо ..., 2012).

Каботажные грузоперевозки нефти и готовых нефтепродуктов (светлых и темных) — внутренние перевалки между терминалами и перевозки для снабжения горюче-смазочными материалами северных территорий Российской Федерации составляют примерно 2,5 млн т. Около 5 млн т сжиженного газа будет перевозиться от введенного в эксплуатацию в 2008 г. норвежского газового месторождения «Snohvit» в порты Норвегии. Транспорт углеводородного сырья у берегов Норвегии таит потенциальную опасность загрязнения восточных районов Баренцева моря посредством трансграничного переноса.

Сырая и очищенная нефть, нефтепродукты и газоконденсат для морской транспортировки поступают на береговые и морские терминалы от месторождений Тимано-Печорской, Волго-Вятской, Западно-Сибирской нефтегазовых провинций, от нефтеперегонных заводов по трубопроводам, по железной дороге и речным маршрутам. Современные и предполагаемые объемы экспортных перевозок нефти и нефтепродуктов, исходя из статистических сводок, планов добывающих и транспортирующих компаний, приведены в табл. 3 (Ильин, Шавыкин, 2007; Vambulyak, Frantzen, 2009; Шавыкин, Ильин, 2010).

Структура транспортируемых российских нефтепродуктов приблизительно отображается следующими величинами, %: сырая нефть — 42, газоконденсат — 21, мазут — 5, бензин — 32. Береговые перегрузочные терминалы специализируются в основном на перегрузке светлых и темных нефтепродуктов, а морские — на перевалке сырой нефти и газоконденсата (Шавыкин, Ильин, 2010).

Таблица 3

Объемы нефтеперевозок и нефтегрузовых операций в портах западноарктических морей, тыс. т/год

Терминал	Характеристика операций	2008 г.	2010 г.	2015 г.
Мурманск (сеть терминалов)	Перевалка нефти по схемам: железная дорога—накопитель—морской танкер; танкер—челнок—накопитель—морской танкер	4431.7	13000	35000
Варандей	Погрузка нефти на танкеры через морские нефтепроводы	1900	7440	12500
О. Колгуев	Погрузка нефти на танкеры через морские трубопроводы	50	50	70
Обская губа	Перевалка нефти по схемам: речной транспорт—накопитель—танкер—челнок	240	350	3000
Архангельск (Талаги)	Перевалка нефтепродуктов с железнодорожного транспорта на морские танкеры	2100	4500	12000
Витино	Перевалка нефти и газоконденсата с железнодорожного транспорта на морские танкеры	4400	6000	12000
Приразломное	Погрузка нефти на танкеры с добывающей платформы	—	—	4500

Интенсивность морских транспортных потоков формируется в первую очередь береговой инфраструктурой — перегрузочными терминалами на Баренцевом, Белом и Карском морях. Схема расположения планируемых и действующих терминалов показана на рисунках 29 и 31.



Рис. 31. Расположение действующих и проектируемых терминалов, обеспечивающих транспортировку нефти и нефтепродуктов через Баренцево море:

1 — терминал «Варандей»; 2 — терминал «Приразломное»; 3 — терминал «Колгуев»; 4 — терминал «Индига»; 5 — терминал «Талаги» (Архангельск); 6 — терминал «Северодвинск»; 7 — терминал в Онежской губе; 8 — порт Териберка; 9 — порт Витино; 10 — терминалы в Кольском заливе; 11 — терминал «Бекфьорд» (г. Киркенес); 12 — порт Вадсё; 13 — терминал Сарнесфьорд (мыс Нордкап); 14 — терминалы Квалсуд, Мелкейя и Серайя (г. Хаммерфест); 15 — терминал месторождения «Goliat»

Стационарные перегрузочные комплексы включают в себя накопители сырья и элементы портовой инфраструктуры, в том числе наземные железнодорожные и трубопроводные магистрали.

Рейдовые, плавучие перегрузочные комплексы (РПК) предназначены для аккумуляции нефти, хранения и отгрузки нефти и нефтепродуктов в танкеры большого дедвейта на экспорт. В настоящее время наиболее значимым, действующим в постоянном режиме, рейдовым перегрузочным комплексом является РПК 3 «Белокаменка», базирующийся в Кольском заливе (рис. 32).



Рис. 32. Рейдовый перегрузочный комплекс «Белокаменка» (http://www.itv.ru/company/press_centre/part-ner_news/18167/)

Комплекс предназначен для перевалки нефти из танкеров-челноков дедевейтом 20–80 тыс. т на танкеры-транспортровщики дедевейтом 100–250 тыс. т через танкер-накопитель. Этот ключевой терминал экспорта нефти в Баренцевом море действует с марта 2004 г. Накопителем является самый крупный в России танкер «Белокаменка» дедевейтом 360 тыс. т.

Рейдовый комплекс РПК 3 переваливает нефть, доставляемую с месторождений Тимано-Печорской провинции, Западной и Восточной Сибири, с терминалов Витино и Архангельска. В 2009 году РПК 3 экспортировал около 13 млн т сырой нефти, половину объема составила нефть куста месторождений Варандей (Vambulyak, Frantzen, 2009).

Восточный участок баренцевоморских экспортных маршрутов перевозки углеводородов Талаканского и куста Ванкорских месторождений (порты отгрузки — Тикси, Дудинка и Диксон) с 2006–2008 гг. не функционирует, так как нефтепоток переориентированы на трубопроводные поставки к Тихоокеанскому побережью. Однако, после развития береговой инфраструктуры и увеличения объемов добычи на месторождении Ванкор, начавшейся в 2009 г., морская транспортировка в западном направлении может быть возобновлена (Donskoy, 2009).

Транспортные потоки нефти и нефтепродуктов Западно-Сибирских месторождений в настоящее время формируются в устье Обской губы (рис. 29). Формирование транспортного потока начинается с перевалки нефти из

танкера-накопителя на морские танкеры-челноки. Танкерами-челноками дедеветом 20 тыс. т нефть транспортируется по Севморпути к рейдовому перегрузочному комплексу «Белокаменка» в Кольском заливе. В 2007 и 2008 годах компанией РИТЭК при поддержке Мурманского морского пароходства перевозилось по 240 тыс. т ежегодно. С месторождений полуостровов Ямал и Гыданский на экспорт ежегодно вывозится газоконденсат в объеме примерно 35 тыс. т.

Обеспечить рост объема перевозок и снижение экологических рисков при перегрузке должен строящийся порт Сабетта.

Таким образом, годовая интенсивность нефтетранспортных потоков в Карском море составляет примерно 40–50 проходов танкеров в направлении Баренцева моря и обратно. В Баренцевом море интенсивность судоходства на участке Варандей–Мурманск составляет около 700 проходов туда и обратно в год, включая потоки из Белого моря (Витино, Талаги). Транспортная активность (исключая перевозки в пределах Кольского залива) может быть оценена движением 300 судов в год в направлении Мурманск–Западная Европа и обратно.

К другим факторам формирования транспортных потоков в Баренцево-Карском регионе следует отнести движение судов обеспечения строительных работ в Байдарацкой губе, экскурсионных судов к архипелагу Земля Франца-Иосифа, транспорт угля по маршруту Баренцбург (архипелаг Шпицберген)–Мурманск, движение исследовательских судов. Однако эти транспортные потоки вносят очень небольшой вклад в общую интенсивность судоходства в Баренцево-Карском регионе и не учитываются статистически.

В целом транспортные потоки на акватории Баренцева и Карского морей можно оценить в 750–800 проходов сухогрузов и нефтеналивных судов. Транспортные потоки рыболовного флота выражаются в ежедневном перемещении 50–80 рыболовных судов в районах рыбного промысла и между портами Мурмана и Норвегии.

Из объемов нефтеперевозок и мировых статистических сведений по авариям танкеров (Журавель и др., 2005; Экологическая ..., 2005) очевидно, что разномасштабные аварийные разливы нефти на объектах и маршрутах нефте-транспортной системы в Баренцевом море оцениваются как вероятные события (табл. 4).

Несмотря на обновление танкерного флота и технологий перевалки сырья, риск чрезвычайных экологических ситуаций возрастает адекватно росту объемов перевозок и добычи.

Техногенная основа рисков (в рамках аварийных разливов) связывается с самим процессом производства и с отказами технических средств, занятых в производстве. Чаще всего отказы технических средств вызваны несоблюдением технологической дисциплины, т. е. «человеческим фактором».

Российскими нормами установлен условный объем разливов нефти при аварии танкеров, равный объему двух танков и принимаемый как директивный показатель для планирования и оценки достаточности сил и средств системы ликвидации аварийных разливов нефти (более 12 тыс. т при использовании танкеров дедеветом 70 тыс. т). Необходимо отметить, что такие высокие требования

не являются чем-то исключительным. Например, в США аналогичный норматив наиболее опасного разлива (worst case discharge) принимается равным полному объему перевозимой нефти (Vambulyak, Frantzen, 2009).

Т а б л и ц а 4

**Оценки риска аварийных разливов в Баренцевом море
(Журавель и др., 2005)**

Характеристика разливов	Частота случаев	
	2005 г.	2010 г.
Оценка по грузообороту транспортной системы		
Разливы объемом 7 т и выше	$1.0540 \cdot 10^{-2}$	$3.124 \cdot 10^{-2}$
Разливы объемом 700 т и выше	$2.2140 \cdot 10^{-3}$	$6.5540 \cdot 10^{-3}$
Оценка по объему вывоза нефти с учетом перевалки		
Разливы объемом более 153 м ³	$5.8740 \cdot 10^{-2}$	$1.7140 \cdot 10^{-1}$
Разливы в портах и на терминалах объемом более 153 м ³	$3.8740 \cdot 10^{-2}$	$1.1340 \cdot 10^{-1}$
Оценка по числу отгрузок в портах и на терминалах		
Разливы в портах и на терминалах объемом более 1 т	$9.4040 \cdot 10^{-2}$	$2.2840 \cdot 10^{-1}$
Разливы в портах и на терминалах объемом более 10 т	$1.8840 \cdot 10^{-2}$	$4.5640 \cdot 10^{-2}$
Разливы в портах и на терминалах объемом более 100 т	$3.5840 \cdot 10^{-3}$	$8.6840 \cdot 10^{-3}$

Ориентировочные объемы разливов нефти при авариях танкеров можно определить по Марпол 73/78 (Правила 22 и 23; Приложение I). Так, по усредненным типовым данным для планируемых к использованию в составе группы танкеров, расчет приводит к следующим результатам (табл. 5) (A Guide..., 2000; Журавель и др., 2005).

Т а б л и ц а 5

**Ориентировочные объемы разлива нефти при аварии танкера
(по: Правила Марпол 73/78), м³**

Характеристика танкера	Повреждение днища	Повреждение борта
Танкер дедвейтом 20 тыс. т (16 танков)	93	1769
Танкер дедвейтом 70 тыс. т (20 танков)	122	3697

Использование двухкорпусных танкеров позволяет снизить как частоту возможных разливов, так и их объем. Установлены следующие характеристики утечек нефти при авариях двухкорпусных танкеров с центральной перегородкой дедейтмом до 100 тыс. т (Журавель и др., 2005):

- столкновения и посадки танкеров приводят к аварийным разливам нефти не более чем в 20 % случаев;
- средняя величина разлива составляет не более 2 % от объема груза;
- максимальная величина разлива не превышает 20 % от объема груза.

Реальные ситуации, связанные с аварийными разливами, отличаются большим разнообразием и могут быть рассчитаны только по реальным данным. При крупных разливах нефти дрейфующее пятно может проследиваться неделями (Зуев, Ильин, 1996; Zuev, Pyin, 2001).

Согласно проведенным оценкам экологического риска разливов нефти на основных маршрутах транспортировки и перегрузки нефти, в разных районах моря опасности загрязнения подвергается акватория площадью до 100 тыс. км². Риску загрязнения могут быть подвержены побережья Скандинавского и Кольского полуостровов, Белого моря, Большеземельской тундры и Новой Земли общей протяженностью более 4000 км (Журавель и др., 2005; Bambulyak, Frantzen, 2009).

В соответствии с напряженностью судоходства и сложностью навигационной обстановки на акватории Баренцева моря выделено несколько районов повышенного риска, связанных с разливом нефти (рис. 33). Эти районы включены в план ЛАРН Мурманского морского бассейнового аварийно-спасательного управления (ММБАСУ).

Риск аварийных разливов нефти на объектах нефтетранспортной системы и маршрутах транспортировки в Баренцевом море пока невысок, но вполне реален, а инциденты с разномасштабными разливами в период развития морских перевозок нефти в регионе с 2000 по 2008 г. имели место (Bambulyak, Frantzen, 2009). Наибольшая вероятность таких событий свойственна для перегрузочных операций на терминалах и РПК. Основными факторами, вызывающими аварии судов и разливов нефти являются природно-климатические условия (включая сложность навигации во фьордах) и «человеческий фактор». Оценка риска масштабных или мелких разливов нефти в целом лишь весьма приближенно соответствует экологической опасности инцидента, так как даже малый разлив нефти в насыщенном биоресурсами участке акватории в определенное время может иметь ощутимые последствия для экосистемы.

Приведенные оценки должны уточняться на последующих этапах развития нефтетранспортной системы, в том числе с учетом особенностей мореплавания в районе и элементов, обеспечивающих экологическую безопасность системы.

Трансграничный перенос загрязняющих веществ с речным стоком, стоки с береговых предприятий. Ряд общих для морей Западной Арктики закономерностей распространения загрязнений определены их соседством, взаимным водообменом и влиянием системы течений атлантических вод. Однако роль этих составляющих трансграничного переноса загрязнителей для каждого из морей различна.

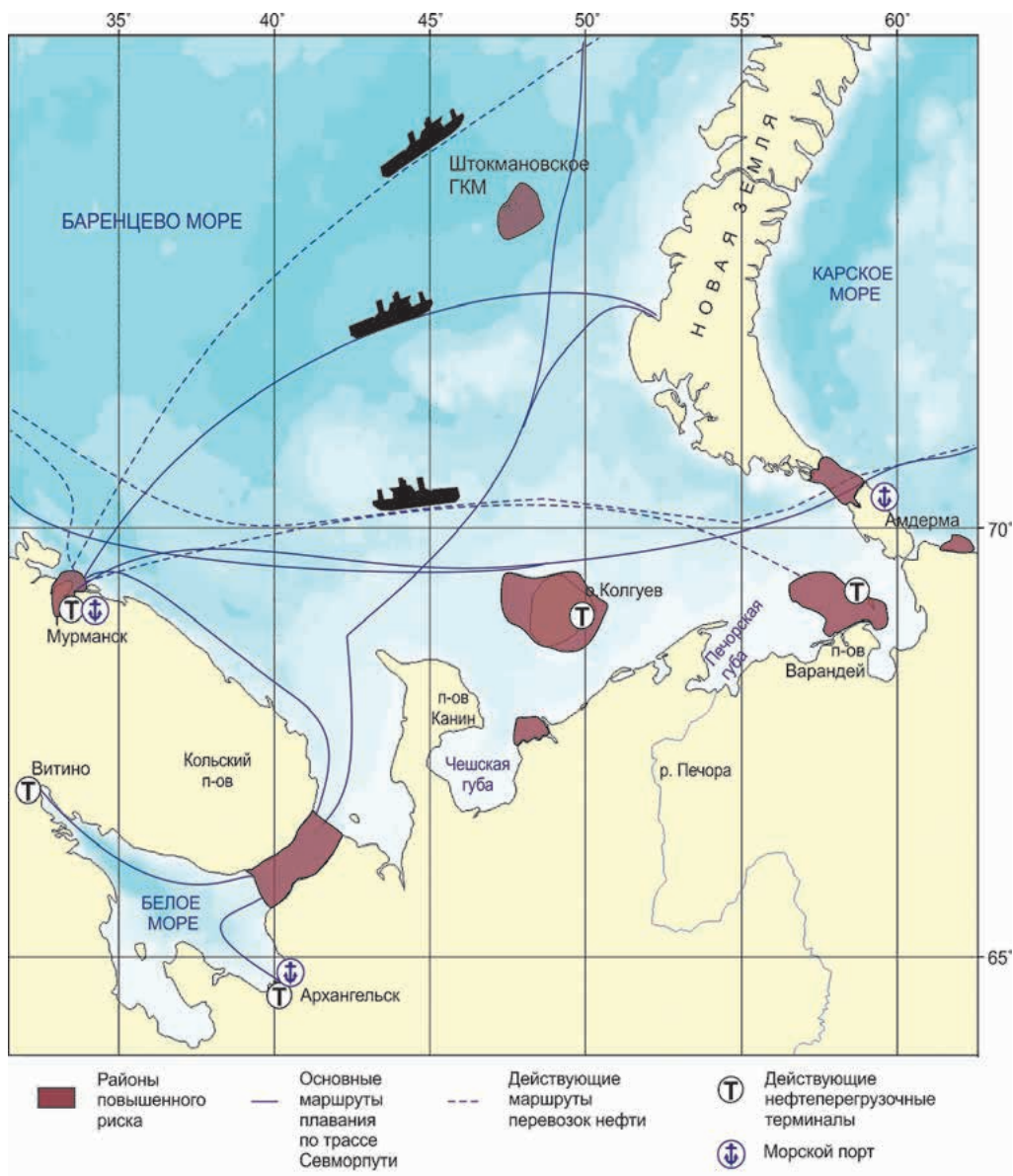


Рис. 33. Схема районов повышенного риска аварийных разливов нефти в Баренцевом море, согласно действующему плану ЛАРН ММБАСУ (http://www.0_1.ru, 07.12.2006)

Роль материкового стока как пути поступления поллютантов в арктические моря изучена более полно. Загрязняющее влияние стока отчетливо прослеживается в прибрежной зоне. Оно соответствует уровню промышленно-социального развития расположенных в береговой зоне хозяйственных центров (рис. 34).

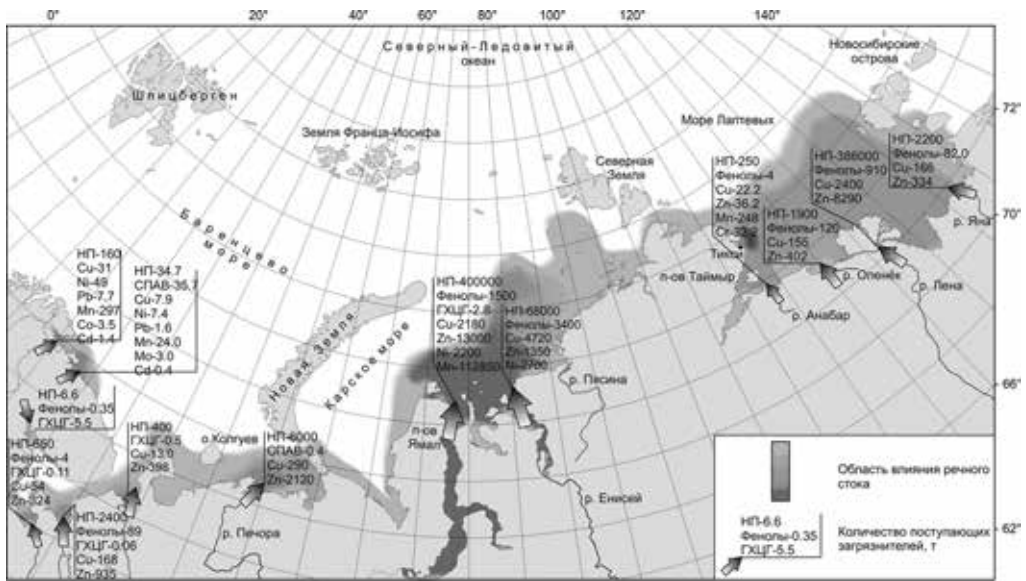


Рис. 34. Объемы выноса загрязняющих веществ с речным стоком и их распространение в прибрежной зоне арктических морей (Ежегодник ..., 1997)

Объемы речного стока и степень загрязнения речных вод в арктических морях значительно различаются. Ежегодные сбросы неочищенных и плохо очищенных вод в бассейнах рек Баренцево-Беломорского региона оценивается в 800 млн м³, тогда как в бассейнах Оби и Енисея сбрасывается сточных вод на порядок больше (3300 и 2000 млн м³ соответственно). Наиболее типичными загрязнителями оказываются нефтепродукты, фенолы, тяжелые металлы и хлорорганические пестициды. Локальными аккумуляторами антропогенных загрязнений в Арктике становятся бухты и заливы, в которых размещена портовая инфраструктура.

Роль трансокеанических течений в перераспределении поллютантов в российских западноарктических морях определяется потоком атлантических вод. Более существенна и изучена роль атлантических течений в южной части Баренцева моря. В отношении морей Карского и Лаптевых можно констатировать ослабление роли атлантических вод как механизма переноса загрязняющих веществ. Отчасти такое представление может быть вызвано недостаточной изученностью этих бассейнов, в том числе по спектру приносимых в водоемы загрязняющих веществ.

Баренцево море имеет свободный водообмен с Норвежским и Гренландским морями. Воды системы теплых атлантических течений формируют гидрофизическую и экологическую ситуацию в южной части моря. Трансграничный перенос поллютантов океаническими течениями и близость североамериканских промышленных центров определяет более высокое по сравнению с другими морями значение этого источника загрязнений для баренцевоморской экосистемы. С североатлантическими водами в бассейн поступают микроэлементы и тяжелые

металлы, персистентные хлорорганические соединения (ХОС), техногенные радионуклиды. Особенно велика роль теплых атлантических течений в переносе мышьяка и ХОС (Биотестирование ..., 2003).

Речной сток в Баренцево море невелик по сравнению с другими арктическими морями. Его влияние в большей степени проявляется в юго-восточной части бассейна — Печорском море.

К числу характерных особенностей пресноводного стока с Кольского полуострова следует отнести естественную насыщенность вод ионами некоторых металлов. На территории водосбора (Баренцевоморский гидрографический район) располагаются многочисленные месторождения железных, медно-никелевых, редкоземельных руд, вследствие чего в пресноводном стоке повышен природный фон содержания меди, марганца, никеля, железа, алюминия (Даувальтер, 1997, 1998). Закисление атмосферных осадков выбросами промышленных предприятий дополнительно приводит к интенсивному выщелачиванию металлов из рудных тел и росту их концентрации в поверхностных водах, особенно в бассейнах рек Печенга, Кола, Патсойоки. В устьевых участках этих рек концентрация Fe, Mn, Zn, Cu в 60 % наблюдений превышают 2–6 предельно допустимых концентраций (ПДК) для воды рыбохозяйственных водоемов (Обзор ..., 2001; Состояние ..., 2001; Доклад ..., 2011).

В прибрежных районах Западного Мурмана ощутима роль сброса поллютантов со стоками Мурманского промышленного узла через Кольский, Мотовский заливы и губу Печенга (Качество ..., 2005; Доклад ..., 2011, 2012). Локальными источниками этих сбросов являются портово-промышленный и коммунальный комплексы Кольского залива (нефтяные углеводороды, тяжелые металлы, ПХБ, СПАВ и др.). В Баренцево море ежегодно сбрасывается около 83.6 млн м³ сточных вод. В разные годы в Кольский залив поступает от 50 до 70 млн м³. Без очистки сбрасывается 80 % этого объема. В залив попадает от 20 до 28 т нефтепродуктов, от 25 до 38 т металлов и других загрязняющих веществ.

В Мотовский залив от объектов инфраструктуры попадает примерно 3.5 млн м³ сточных вод, которые содержат около 0.6 т нефтепродуктов.

В Варангер-фьорде и губе Печенга локальное действие на качество морской среды оказывают сток р. Печенга, сбросы портово-хозяйственной инфраструктуры городов Печенга и Лиинахамари.

Отличие от западной части Мурманского берега восточные районы побережья Кольского полуострова мало заселены, промышленной инфраструктуры нет. Однако и на этом участке в прибрежье воды характеризуются высоким содержанием цинка (до 3.5 ПДК), меди (1–7 ПДК) и железа (2–8 ПДК).

В зависимости от объема речного стока в устьевых районах формируются локальные ареалы относительно повышенной концентрации металлов в воде и осадках, иногда превышающей ПДК.

В юго-восточной части Баренцева моря источниками техногенного загрязнения являются р. Печора и портово-хозяйственный комплекс пос. Варандей. Река Печора ежегодно выносит в море около 6000 т нефтяных углеводородов, 0.4 т детергентов. Вода реки загрязнена соединениями цинка, меди, железа и фенолов. В ней отмечены метаболиты ДДТ (0.009 мкг/л) (Качество ..., 2004).

Речной сток является наиболее значимым источником загрязнения Белого моря (рис. 34). С речным стоком поступают загрязняющие вещества от предприятий целлюлозно-бумажной промышленности, энергетики, жилищно-коммунального хозяйства, речного флота. Через устьевые участки рек в прибрежную зону моря сбрасывается примерно 250.5 млн м³ сточных вод. Со стоками предприятий в Двинский и Онежский заливы попадает до 6.18 т нефти и нефтепродуктов, до 0.354 т фенолов.

С речным стоком Северной Двины и Онеги в море попадает нефти и нефтепродуктов примерно 3840 т; фенолов — около 167 т. Более 90 % объема сбросов принимает Двинский залив.

В Кандалакшский залив поступают сточные воды девяти предприятий, наиболее крупные из которых ОАО «Кандалакшский алюминиевый завод САУЛ», ЗАО «Беломорская нефтебаза», ГУП «Кандалакшаводоканал», участок ГУП «Апатитыводоканал». В залив сбрасывается примерно 7.7 млн м³ неочищенных вод. В целом от объектов инфраструктуры в воды залива поступает в год до 125 т взвешенных веществ, 6.6–4.5 т нефти, примерно 2 т растворенного железа, а также фенолы и детергенты (Качество ..., 2005; Доклад ..., 2005, 2011). Поступление с поверхностными и коммунальными стоками тяжелых металлов формирует в заливе устойчиво повышенный уровень содержания железа и молибдена (до 2 ПДК), эпизодически — меди.

Загрязняющие вещества в Карское море поступают с обильным стоком Оби и Енисея (примерно 1300 км³ в год), обладающими обширными хозяйственно освоенными водосборными бассейнами. Речные воды участвуют в формировании устойчивой системы ветровых и плотностных течений в морском бассейне. Они образуют ветви Обь-Енисейского и Западно-Таймырского течений. Благодаря системе течений воды поверхностного стока летом проникают далеко в море (рис. 34). Дать количественную оценку роли речного стока возможно лишь по наблюдениям 1995–2002 гг. Реками Обь, Надым, Таз, Енисей переносится в Карское море от 470 до 535 тыс. т нефти и нефтепродуктов, от 3 до 83.5 т ГХЦГ (α - и γ -изомеры), примерно 9.5 т ДДТ и ДДЕ, а также соли тяжелых металлов и фенолы (Ежегодник ..., 1997; Качество ..., 2004).

Водообмен с Баренцевым морем является источником загрязняющих веществ в локальных участках проникновения этих вод в Карское море.

Источником поллютантов служит также поток атлантических вод, проникающих в бассейн с северо-запада в промежуточном слое по глубоководным желобам Святой Анны и Воронина. Современной количественной характеристики стока загрязняющих веществ в Карское море с баренцевоморскими и атлантическими водами нет, однако, в районе их распространения отмечены повышенные концентрации нефтяных углеводородов и ПАУ (Ильин, 2009).

Источники загрязнения моря Лаптевых изучены мало. Основным из них следует считать, по-видимому, сток р. Лены. Значимыми источниками загрязняющих веществ являются также реки Анабар, Оленек, Яна. Относительно крупный промышленный источник поллютантов в бассейне — порт в Тикси, который расположен к востоку от дельты Лены. Характерные загрязняющие вещества — нефтепродукты, фенолы, соединения железа, меди и свинца.

Среднегодовая концентрация большинства загрязняющих веществ в реках не превышает 1–3 ПДК. Наиболее высокая повторяемость превышений ПДК отмечается по нефтепродуктам и фенолам. Вынос нефтепродуктов в прибрежье отдельными реками варьирует, а в целом может достигать 390 тыс. т. Более 98 % этого объема попадает в море с водами р. Лены (рис. 34) (Ежегодник ..., 1997; Качество ..., 2004).

Сток хлорорганических пестицидов с речными водами не отмечен. Однако сток хлорорганических соединений и ПХБ с поверхностными водами, по-видимому, существует, но имеет сезонный характер и связан с периодом таяния снега и высвобождения аэрозольных выпадений. Загрязнение моря Лаптевых этими соединениями в большей степени связано с трансграничным переносом морскими течениями и воздушными потоками. К примеру, загрязняющая роль атлантических вод, проникающих из Карского моря в промежуточном слое, хорошо проявляется в распространении ПАУ в море Лаптевых (Puin et al., 1998).

Воздушный трансграничный перенос загрязнителей. Вклад воздушного переноса как источника антропогенных нагрузок в Арктике изучен мало.

Фоновое загрязнение воздушных масс формируется в промышленных районах Европы и Южной Сибири. В то же время в приморских регионах усиление «эффекта загрязнения» техногенными аэрозолями происходит за счет местных источников атмосферного загрязнения (Содержание ..., 1998; Шевченко, 2006). Об относительной роли атмосферных выпадений в формировании уровня загрязнения арктических морей можно судить по данным табл. 6.

Таблица 6

**Потоки водонерастворимой фракции аэрозолей (крупнее 1 мкм)
на поверхность арктических морей за счет сухого осаждения
(по: Шевченко, 2006)**

Район	Содержание аэрозолей, мкг/м ³	Площадь акваторий, тыс. км ²	Поток на поверхность моря, тыс. т/ год
Баренцево море,	0.23	1424	224
в т. ч.: северная часть	0.34	356	54
западная граница	0.17	356	64
восточная часть	0.29	356	65
южная часть	0.19	356	40
Белое море	0.37	90	2.1
Карское море	0.18	883	108
Море Лаптевых	0.15	662	96

Экологическое состояние и механизмы загрязнения воздушного бассейна Европейской Арктики над Баренцевым, Белым и Карским морями исследовано на примере распространения аэрозолей тяжелых металлов. Полевые исследования состояния воздушной среды приземного слоя атмосферы в арктических морях немногочисленны, а таковые в западной части Баренцева моря и сопредельных районах Норвежского моря проведены в 2010 г. впервые. Этими работами было показано, что концентрация Pb, Cd, Cu, Zn, Ni, Co и Cr в атмосферном воздухе морских бассейнов сохраняется на уровне существенно ниже ПДК. Крупнейшие в Европейской Арктике региональные источники аэрозолей тяжелых металлов в зимний период оказывают главное влияние на качество воздушной среды в Белом и южной части Баренцева морей. В западных районах Баренцево-Норвежского бассейна концентрации загрязняющих аэрозолей на порядок ниже.

В бассейнах Баренцева, Белого и восточной части Норвежского морей крупнейшим источником аэрозолей является промышленная агломерация, размещенная на Кольском полуострове. В 2010 году здесь отмечена тенденция роста выбросов твердых загрязняющих веществ от стационарных и передвижных источников на 2.5 и 18.5 % соответственно по сравнению с прошедшими годами (Доклад ..., 2011). В составе аэрозольных выбросов агломерации наиболее массовой оказывается эмиссия оксидов меди, никеля, кобальта. В 2010 году суммарные выбросы только по Кольскому полуострову составили примерно 31 тыс. т.

Материалы, характеризующие закономерности распространения загрязняющих веществ над морской акваторией были получены в экспедициях 2009 и 2010 гг. на ледоколе «Россия» и НТС «Помор» (рис. 35).

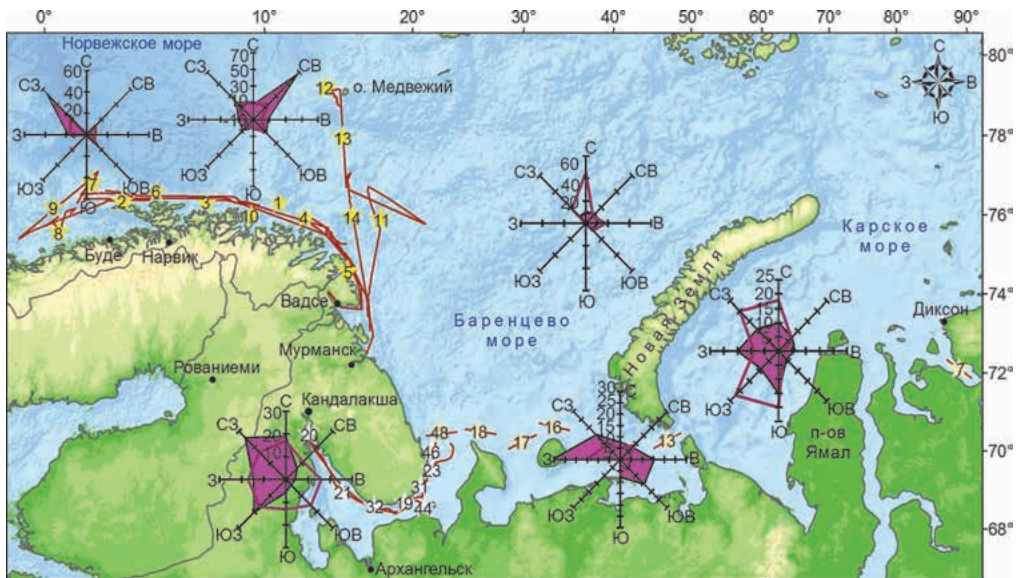


Рис. 35. Поле ветров и трансекты отбора проб аэрозолей в Баренцевом и Белом морях, 2009–2010 гг.

Обширный Норвежско-Баренцево-Беломорский морской регион дифференцирован по географическому положению и чертам гидрометеорологического режима отдельных его частей.

Норвежское море — это открытый обмен с Атлантикой и материковой Европой водоем. Участки его акватории подвергаются загрязнению выбросами промышленных предприятий Кольского и Скандинавского полуостровов через эпизоды воздушного переноса ветрами южных румбов.

Баренцево и Белое моря испытывают непосредственное влияние промышленных предприятий Кольского полуострова на морской воздушный бассейн и на водную поверхность. Особенно это ощутимо для Белого моря при господствующих юго-западных ветрах зимой.

По классификации климатов Б. П. Алисова (1956), акватория региона относится к атлантико-арктической зоне. Поле ветров весьма переменчиво по скорости и направлениям, но для холодного периода года (октябрь—апрель) характерно преобладание воздушных масс арктического и атлантического происхождения, а также усиление циклонических процессов.

Гидрометеорологические условия в период проводимых нами исследований в целом соответствовали климатическим характеристикам региона.

Над Белым морем зимой господствовали воздушные массы, пришедшие со стороны Кольского полуострова и с материковой территории, прилегающей с юга и востока. Преобладали ветры северной четверти (55 %). Повторяемость ветров восточной и южной четверти составляла по 20 %. Скорость ветра изменялась от 3 до 17 м/с. Температурному режиму характерно плавное повышение от $-12\text{ }^{\circ}\text{C}$ в марте до $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ в апреле.

В Норвежском море в этот период господствовали ветры северной четверти, изменявшиеся от северо-западного к северо-восточному направлению. Скорость ветра над акваторией была переменна и варьировала в пределах 10—22 м/с. В целом, в период отбора проб в юго-западной части Баренцева моря и прилегающей части Норвежского моря происходил перенос океанических воздушных масс с северных арктических областей.

В это время в восточной части Баренцева моря преобладал слабый ветер восточных румбов (повторяемость 55 %). Его максимальная скорость составляла примерно 9 м/с.

Распределение аэрозолей тяжелых металлов, сложившееся в этих условиях циклонической циркуляции воздушных масс, показано на рис. 36.

Средние концентрации и границы интервалов изменчивости представлены в табл. 7, где для сравнения приведены концентрации, измеренные в Баренцевом и Белом морях в 2001 г., и данные фоновой станции мониторинга на северной границе Финляндии (Juntto et al., 1997).

Наблюдаемая в воздушной среде над Белым морем концентрация всех металлов (кроме меди) в несколько раз выше, чем в Норвежском море. К тому же в зимний период содержание аэрозолей над Белым морем оказываются заметно выше, чем в летний период. В целом, следует отметить, что наблюдаемые в 2009—2010 гг. концентрации Pb, Cd, Cu, Ni и Cr в районе Белого моря оказались выше значений, измеренных в 2001 г. над Баренцевым морем и на фоновой станции в Северной Финляндии в 1994 г.

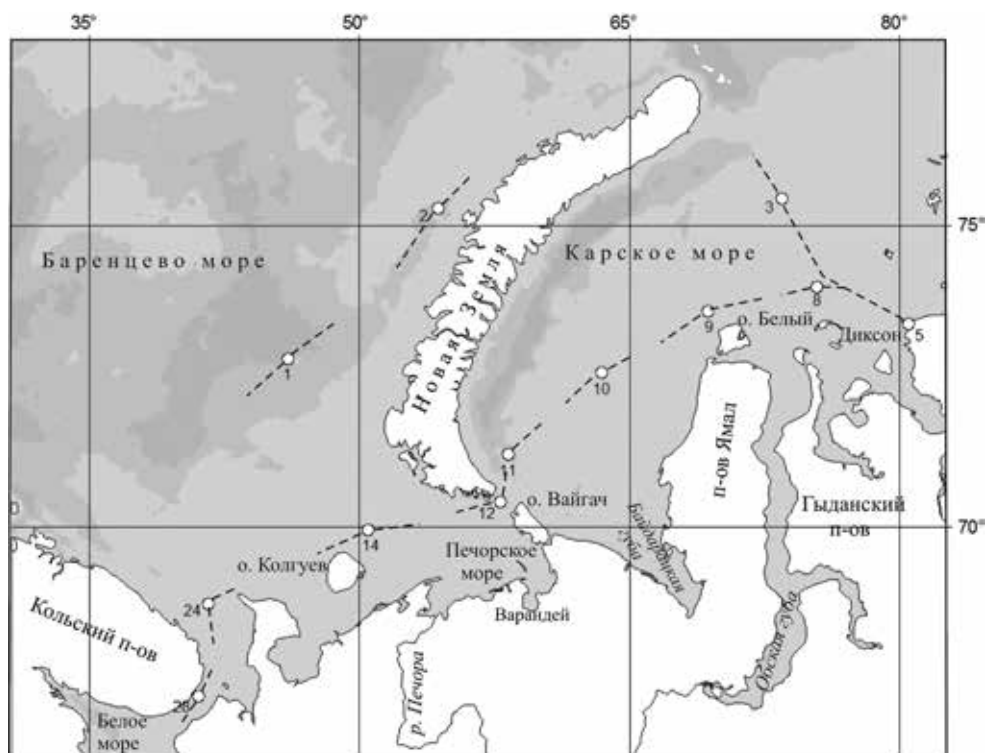


Рис. 36. Трансекты отбора проб аэрозолей по трассам Севморпути (атомный ледокол «Россия», март 2009 г.)

Таблица 7

Концентрации тяжелых металлов в атмосферном воздухе арктических морей, нг/м³

Металл	Минимум	Максимум	Среднее	Вариабельность
Белое море, июль 2001 г. (Голубева и др., 2002)				
Pb	0.10	0.16	0.12	1.6
Cd	0.006	0.04	0.02	6.6
Cu	5.6	9.0	7.6	1.2
Zn	1.2	6.3	4.0	5.2
Ni	0.057	0.87	0.4	15.0
Co	0.057	0.073	0.063	1.3
Cr	0.11	0.49	0.31	4.4
Белое море, март–апрель 2009 г.				
Pb	60.0	117.0	74.0	1.9
Cd	0.9	6.4	1.6	7.0

Т а б л и ц а 7 (окончание)

Металл	Минимум	Максимум	Среднее	Вариабельность
Cu	9.0	120.0	48.0	13.0
Zn	28.0	1300.0	219.0	46.0
Ni	20.0	63.0	35.0	3.0
Co	0.1	1.0	0.6	10.0
Cr	54.0	127.0	73.0	2.3
Баренцево море, июль 2001 г. (Голубева и др., 2002)				
Pb	0.06	0.27	0.13	4.5
Cd	0.01	0.032	0.024	3.2
Cu	0.34	5.2	3.8	15.3
Zn	12.0	47.0	24.0	3.9
Ni	0.12	0.85	0.12	8.5
Co	0.064	0.36	0.19	6.0
Cr	0.14	0.45	0.31	3.2
Баренцево-Норвежский бассейн, февраль–апрель 2010 г.				
Pb	2.2	8.8	3.8	4.0
Cd	0.1	0.75	0.2	7.5
Cu	8.3	147.0	32.0	18.0
Zn	2.0	39.0	8.4	19.0
Ni	1.6	8.3	4.7	5.1
Co	0.02	0.14	0.05	7.0
Cr	3.5	14.0	5.9	4.0
Финляндия (Juntto et al., 1997)				
Pb	–	–	0.93 (300)	–
Cd	–	–	0.032 (300)	–
Cu	–	–	0.56 (2000)	–
Zn	–	–	1.5 (50000)	–
Ni	–	–	0.51 (1000)	–
Co	–	–	0.024 (1000)	–
Cr	–	–	0.11 (1500)	–

ПРИМЕЧАНИЕ. Цифры в скобках — предельно допустимая концентрация.

Особое место в ряду загрязняющих атмосферу металлов занимает медь, которая присутствует в выбросах предприятий «Североникель» и «Печенганикель». Концентрации меди в воздухе Белого и Норвежского морей оказались практически одного уровня, что, возможно, обусловлено ведущей ролью глобального фона этого элемента в атмосфере морской Арктики.

Впрочем, даже наиболее высокие концентрации металлов в воздушной среде над бассейнами Норвежского, Баренцева и Белого морей оказываются намного ниже значений ПДК.

Выраженная пространственная неоднородность концентраций аэрозолей в Полярном регионе сопровождается и временной неоднородностью. При повторных измерениях, выполненных с интервалом в 1 мес. на некоторых трансектах в Баренцево-Норвежском районе в 2010 г. и в Белом море в 2009 г., отмечен широкий диапазон варируемости концентраций во времени (табл. 8). Концентрация по разным элементам варьировала во времени от 3 до 13 раз в Белом море и от 5 до 18 раз в Норвежском. В надводном слое атмосферы как в Белом, так и в Норвежском морях концентрации микроэлементов в большей мере изменяются во времени, чем в пространстве.

Таблица 8

**Средняя концентрация тяжелых металлов на отдельных маршрутах
в Белом и Норвежском морях в 2009–2010 гг., нг/м³**

Восточная долгота	Pb	Cd	Cu	Zn	Ni	Co	Cr
Баренцево-Беломорский район							
39–42°	72 (1.7)	1.4 (7.0)	48 (13)	262 (46)	35 (3.0)	0.4 (10)	74 (2.2)
Баренцево-Норвежский район							
11–14°	3.6 (2.5)	0.15 (4.0)	31 (9.6)	8.4 (14.0)	4.9 (3.1)	0.05 (5.0)	6.1 (2.4)
11–20°	3.7 (1.3)	0.2 (5.0)	36 (18.0)	6.4 (2.7)	4.9 (1.3)	0.04 (1.6)	5.6 (2.6)
17–29°	3.5 (3.7)	0.15 (8.0)	27 (12.0)	7.3 (8.0)	3.3 (3.6)	0.04 (7.0)	6.6 (3.2)
24–32°	4.4 (3.0)	0.24 (7.0)	36 (4.6)	12 (5.9)	5.6 (3.3)	0.07 (2.2)	5.4 (1.9)
Вариабельность в пространстве	1.25	1.6	1.3	1.9	1.7	1.75	1.2

ПРИМЕЧАНИЕ. Цифры в скобках — вариабельность во времени.

Северные океанические воздушные массы, поступающие в Баренцево-Норвежский район (юго-западную часть Баренцева моря), более чистые, чем воздушные массы, поступающие в Баренцево-Беломорский район с Кольского полуострова. Повышение концентрации аэрозолей, отмеченное в Белом море в 2009 г. (табл. 7), указывает на существование в годовом цикле значительных флуктуаций загрязненности воздушной среды.

Измерения, выполненные в Норвежском море, дали информацию о степени загрязнения тяжелыми металлами надводного слоя атмосферного воздуха при господстве океанических воздушных масс. Зимой воздушные потоки северных румбов, очевидно, содержат терригенные примеси горных пород арктических архипелагов.

В качестве регионального эмитента аэрозолей тяжелых металлов в воздушную среду над Карским морем можно рассматривать не только Норильский горно-промышленный комплекс, но также и промышленные предприятия Кольского полуострова.

По разным оценкам, содержание аэрозолей в надводном слое воздуха над Карским морем (0.18 мкг/м^3) в 2 раза ниже, чем над морями европейской части Арктики — Баренцевым и Белым (табл. 6). В то же время в спектре загрязнителей присутствуют Pb, Ni, Cu, Cr, Hg, Cd, Co, Mn, хлорорганические пестициды — ГХЦГ и ДДТ. Некоторые поллютанты содержатся в аэрозолях в большей концентрации, чем в Печорском море. В частности, это пестициды, хром, кадмий, кобальт, марганец (Содержание ..., 1998; Шевченко, 2006).

Проведенные в 2009 г. исследования показали, что в зимний период перенос аэрозолей с воздушными массами обеспечивается системой ветров, общей для всего Баренцево-Карского региона (рис. 35). Если над Баренцевым морем в холодный период преобладает ветер северных румбов, над Белым морем — ветер западных румбов, то в Карском море преобладают юго-западный (повторяемость 22 %) и южный (повторяемость 20 %) ветры, включенные в общее кольцо циклонической циркуляции над регионом. Максимальная скорость 15 м/с наблюдалась у западных ветров.

В этих условиях в загрязнении атмосферы Карского моря и прилегающих акваторий восточной части Баренцева моря преобладает терригенный фактор. Это легко устанавливается по высокому содержанию железа в аэрозолях. В то же время в воздушной среде не соблюдается кларковое соотношение элементов, что вызвано антропогенным изменением состава природных аэрозолей.

Пространственные вариации распределения атмосферных аэрозолей металлов показаны на рис. 37. Очевидно подавляющее превосходство аэрозолей железа над другими элементами. Его содержание ($0.7\text{--}0.8 \text{ мкг/м}^3$) на один-два порядка выше.

Распределение аэрозолей над акваторией весьма неравномерно. В удаленных центральных районах Карского моря концентрация железа и меди выше, чем в прибрежных районах. Такая неравномерность обусловлена различием источников эмиссии и направленности местных преобладающих ветров. Источником железа и меди в восточной и северной перифериях региона является комбинат «Норильский никель», выбрасывающий в атмосферу около 1000 т меди в год, и южный ветер. От промышленных предприятий Кольского полуострова с западным и юго-западным ветрами до Карского моря доходит уже незначительное количество меди и других элементов.

Норильский горно-металлургический комбинат определяет присутствие в аэрозолях меди, цинка, свинца и отчасти хрома. При циклонической направленности ветровых потоков относительно высокие концентрации металлов

наблюдаются в восточной и северной частях региона на трансекте Диксон–северная оконечность Новой Земли. А в южной периферии моря, в прибрежье, отмечено их относительно низкое содержание.

Локальное, но ощутимое влияние на обогащение аэрозолей терригенным материалом оказывает архипелаг Новая Земля даже в зимний период. На северо-востоке Баренцева моря вблизи архипелага при ветрах восточных румбов происходит значительный рост концентраций железа (1.4 мг/м^3) и меди (0.3 мкг/м^3), очевидно, за счет выветривания горных пород.

В отличие от меди, цинка, хрома, содержание которых в разных частях Карского моря обусловлено атмосферными выбросами горно-металлургических комбинатов, для аэрозолей свинца характерны иные закономерности распределения. Над акваторией Карского моря этот микроэлемент содержится в высоких для арктических районов концентрациях.

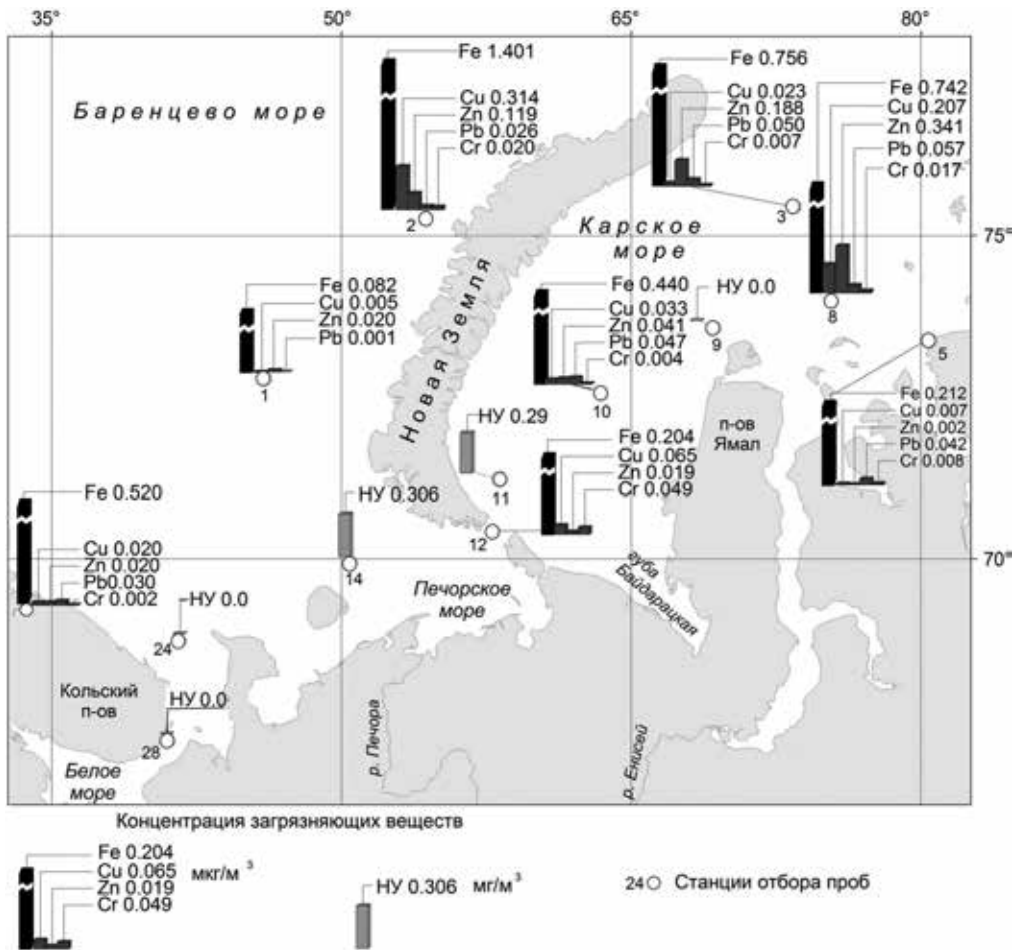


Рис. 37. Содержание аэрозолей тяжелых металлов и нефтепродуктов в надводном слое атмосферы

Металлургические комбинаты также выбрасывают в атмосферу свинец, однако соотношение меди и свинца в выбросах комбинатов на порядок меньше, чем это наблюдается в воздухе. По-видимому, в распределении свинца ведущую роль играет дальний воздушный перенос этого элемента из материковых районов Сибири, обладающих развитым авиационным и автомобильным транспортом. Аэрозоли свинца переносятся в высоких слоях атмосферы и вымываются оттуда нисходящими потоками воздуха в зоне атмосферного фронта и осадками.

Исследования воздушной среды над Белым и Карским морями, выполненные в 2009 г., позволяют оценить возможную нагрузку и риски загрязнения морской воздушной среды арктических морей от развивающихся нефтегазовых транспортных и добывающих комплексов. Содержание нефтепродуктов в атмосферных аэрозолях было прослежено по трансекте Белое море—о. Колгуев—Карские Ворота—о. Белый (рис. 37). Как уже было показано, порты Белого моря Витино и Талаги являются крупным узлом перевалки нефти и нефтепродуктов. Терминалы этих портов обеспечивают перевалку на морской транспорт и перевозку около 7 млн т нефти, нефтепродуктов и газоконденсата в течение года.

Остров Колгуев является пока единственным центром добычи нефти в Баренцевом море.

Вся исследованная нами акватория используется для танкерной перевозки нефти в круглогодичном режиме.

Результаты исследований показывают, что транспортный комплекс, по-видимому, оказывает небольшое влияние на загрязненность атмосферы нефтепродуктами. В воздушной среде над Белым морем нефтепродукты в аэрозолях не обнаружены. Возможно, атмосферное распространение нефтепродуктов от транспорта в зимний период сдерживается низкой температурой воздуха.

В то же время установлено влияние на загрязненность воздуха добычи нефти на о. Колгуев и распространение шлейфа атмосферных выбросов от этого комплекса. При господстве западных и юго-западных ветров локальный шлейф нефтепродуктов может распространяться в воздухе от о. Колгуев до о. Белый в Карском море. Концентрация нефтепродуктов в аэрозолях снижается в направлении от о. Колгуев. Основным источником и фактором эмиссии служит, по-видимому, факельное сжигание попутных углеводородов при нефтедобыче. Полученные данные дают возможность оценить реальность дополнительных нагрузок и экологических угроз экосистемам евроарктических морей при разворачивании широкомасштабной добычи углеводородов на шельфе с существующей технологией утилизации попутных газов.

Таким образом, современный уровень исследований не позволяет с достоверностью дифференцированно оценить с балансовой точностью роль трансграничного переноса и местных источников загрязняющих веществ в окраинных бассейнах российской Арктики. Можно лишь отметить снижение объемов загрязняющих веществ, поступающих по глобальной системе морских течений в направлении с запада на восток. Местные источники загрязнений, сосредоточенные на побережьях морей и в водосборных бассейнах, оказывают в основном локальное воздействие в пределах ареалов распространения поверхностных вод в прибрежной зоне.

Роль речного стока как источника поллютантов и экологического риска более выражена в морях восточного сектора российской Арктики вследствие обширности водосборных территорий и объема годового стока по сравнению со стоком рек западного сектора Арктического побережья (Баренцево море). Одним из факторов риска становится расширение добычи углеводородов в бассейне Оби (Обь-Газовский куст месторождений). Однако слабое развитие промышленно-хозяйственных комплексов северных территорий определяет в целом низкий уровень антропогенного загрязнения российского сектора Арктики.

Роль речного стока наиболее значима в морях Карском и Лаптевых, тогда как в Баренцевом и Белом морях весьма существенна роль морских течений в транспорте загрязнителей извне. В Баренцево море попадает больше техногенных загрязняющих веществ, чем в окраинные моря восточного сектора российской Арктики. Ареалами концентрации антропогенных загрязнителей становятся участки фронтальных зон, включая локальные прибрежные и эстуарные гидрофронты, пониженные формы донного рельефа, заливы и хозяйственно используемые губы, аккумулирующие материковый и коммунальный стоки.

Для всех российских арктических морей очевидна важная роль атмосферных выпадений как источника тяжелых металлов, стойких хлорорганических соединений. Максимальное поступление поллютантов в воздушную среду над акваториями морей от региональных эмитентов, по-видимому, происходит в зимний период. Кольский промышленный узел оказывает максимальное влияние на качество воздуха над Белым и над юго-восточной частью Баренцева моря. Норильский горно-металлургический комбинат воздействует на воздушную среду Карского моря вплоть до высокоширотных районов. Благодаря преобладанию северных ветров, устанавливаемому в зимний период, юго-западная часть Баренцева моря, так же как и прилегающие районы Норвежского моря, не испытывает техногенной нагрузки североевропейских промышленных центров.

Однако основным источником рисков техногенного загрязнения является существующая хозяйственная деятельность, складывающаяся в морях Западной Арктики, в частности перевозка углеводородов, грузов и разработка нефтегазовых месторождений на шельфе.

Развитие хозяйственной деятельности в водосборных бассейнах и на акваториях морей диктует необходимость расширения и углубления исследований изучения экологического статуса арктических морей и мониторинга антропогенных и природных воздействий, закономерностей развития экосистем в изменяющихся климатических условиях.

1.4. СОВРЕМЕННАЯ РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НАГРУЗКА НА МОРСКУЮ СРЕДУ ЗАПАДНОЙ АРКТИКИ

При изучении антропогенного воздействия на экосистемы Арктического шельфа основной задачей является адекватная оценка глобального и локального загрязнения морской среды искусственными радионуклидами, а также идентификация источников и механизмов переноса радиоактивных веществ.

В морских экосистемах Западной Арктики техногенная радиоактивность проявляется с середины 1940-х годов. Однако большинство радиоэкологических наблюдений в Баренцевом море выполнено в 1990-х годах (Матишов, Матишов, 2001).

В настоящее время количество исследований сократилось, однако, с усовершенствованием приборной базы и накоплением информации происходит сближение оценок разных авторов по радиоэкологическому состоянию баренцевоморской экосистемы. Это позволяет выявить современные тенденции и закономерности изменения содержания радионуклидов в водоеме путем сравнения данных, поступающих из различных источников.

Многолетние исследования свидетельствуют, что после прекращения испытаний ядерного оружия и сбросов искусственных радионуклидов во внешнюю среду уровень загрязнения морских вод среднеживущими изотопами ^{137}Cs и ^{90}Sr уменьшился на порядок.

В 1950–1960-х и 1986 годах существенную роль в загрязнении моря сыграли атмосферные выпадения, в том числе выпадения аварийных выбросов Чернобыльской АЭС. С 1960-х годов по настоящее время в приходной части годового баланса радионуклидов в Баренцевом море преобладает поступление ^{137}Cs и ^{90}Sr по системе течений из Норвежского моря.

Период максимального загрязнения наблюдался с конца 1970-х до середины 1980-х гг. Он был обусловлен выбросами западноевропейских радиохимических заводов. С тех лет интенсивность загрязнения евроарктических морей резко снизилась. В морской среде стали преобладать процессы самоочищения. В период от пика нагрузки (1979 г.) до настоящего времени многолетние изменения активности ^{137}Cs и ^{90}Sr в водах Баренцева моря (рис. 38) описываются соответственно экспоненциальными кривыми:

$$y = 49.823e^{-0.115x}, R^2 = 0.9362;$$

$$y = 12.758e^{-0.0578x}, R^2 = 0.7832,$$

где x — количество лет, прошедших после максимума загрязнения; y — активность в долях от пиковой.

Время, за которое происходит уменьшение концентраций ^{137}Cs в Баренцевом море в 2 раза, составляет 6 лет, а ^{90}Sr — 12 лет (Глобальное ..., 1977; Среда ..., 2001).

Изотопный состав и удельная активность техногенных радионуклидов в донных отложениях Баренцева моря стали предметом изучения в 1980–1990 гг. Изменение концентраций ^{137}Cs в осадках удовлетворительно описывается экспоненциальной кривой:

$$y = 8.1211e^{-0.078x}, R^2 = 0.575.$$

Особенности накопления и миграции ^{137}Cs определяются минералогическим составом осадков.

Наблюдения удельной активности ^{90}Sr в донных осадках ограничены 2006–2009 гг. Количество накопленных данных позволяет лишь констатировать стабилизацию концентрации этого радионуклида на одном уровне.

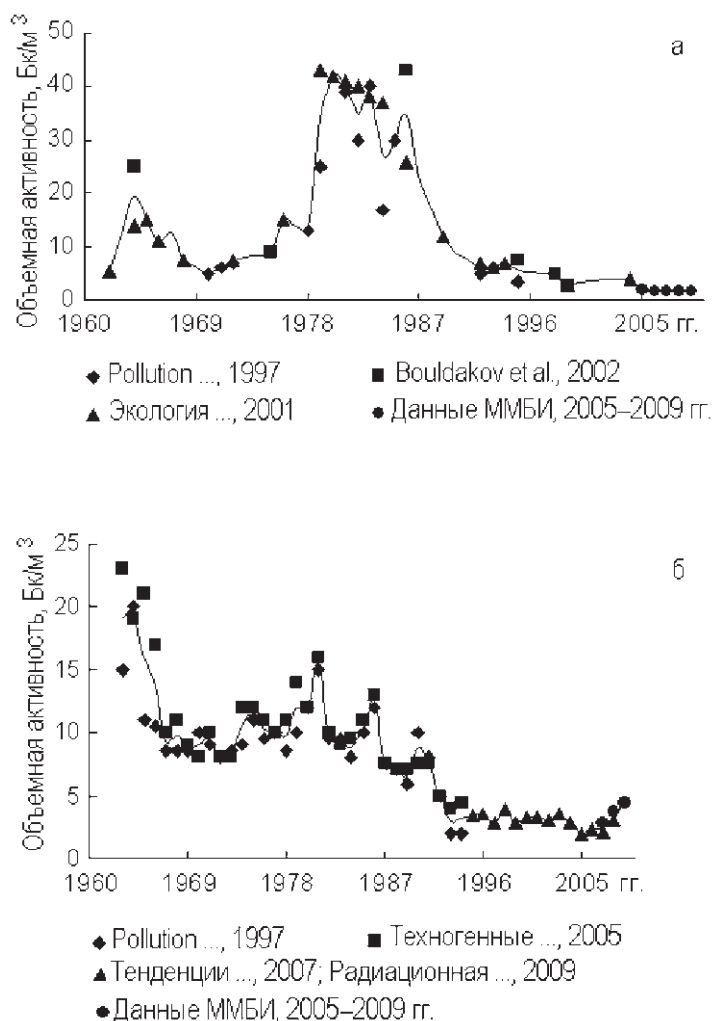


Рис. 38. Многолетняя динамика среднегодовых концентраций ^{137}Cs (а) и ^{90}Sr (б) в водах Баренцева моря

Источники радиоэкологической нагрузки и формирования фона техногенных радионуклидов. Особенности формирования современного уровня концентрации техногенных радионуклидов в пелагиали и донных отложениях определяются спецификой их поступления от источников и факторов перераспределения в бассейне. Не всегда ясны основные характеристики источника, частота сброса, спектр примесей, но их можно разделить на глобальные, региональные и локальные.

Глобальными источниками являются трансокеанические течения и дальний атмосферный перенос, перераспределяющие радионуклиды в планетарном пространстве.

К региональным источникам относятся стоки рек и точечные источники большой интенсивности, способные изменить фон в пределах значительной части региона. В годы агрессивной ядерной политики и накопления ядерных боезарядов это были ядерные испытания, проводимые ведущими странами мира. В настоящее время, в период ядерной «трезвости», такими источниками становятся аварии на ядерных объектах.

Локальными могут считаться точечные источники небольшой мощности, расположенные на акватории Баренцева и Карского морей и в водосборной зоне — хранилища отходов, захоронения отходов, сливы жидких радиоактивных отходов (ЖРО).

Адвекцию радионуклидов с океаническими течениями, воздушным и речным переносами удобнее всего проследить по распространению изотопов ^{90}Sr , ^{137}Cs , $^{239,240}\text{Pu}$. Эти изотопы существуют в морской воде практически полностью в растворенном состоянии. Они имеют высокий выход при делении ядерного топлива и сравнительно большой период полураспада, что определяет надежность их обнаружения в компонентах среды на значительном удалении от места эмиссии.

Изучение комплекса факторов, определяющих поступление продуктов ядерного деления в море и их последующее распределение в компонентах экосистемы, позволяет выявить особенности формирования фона техногенных радионуклидов в Баренцево-Карском регионе.

Факторами, определяющими современный радиоэкологический фон и поступление радионуклидов в бассейн, являются:

- атмосферные выпадения продуктов испытаний ядерного оружия;
- перенос радиоактивных отходов от западноевропейских заводов;
- вынос искусственных радионуклидов в моря с речным стоком;
- сливы жидких радиоактивных отходов и захоронения в морских бассейнах;
- аварийные ситуации, возникающие при эксплуатации судов и кораблей с ядерными энергетическими установками.

Атмосферные выпадения радионуклидов. Источниками атмосферных выпадений техногенных радионуклидов являются взрывы при испытаниях ядерного оружия, атмосферные выбросы при авариях на ядерных объектах, в том числе на атомных электростанциях.

После прекращения испытаний ядерного оружия аварии на АЭС являются основным источником поступления радионуклидов в атмосферу, определяющим не только региональный уровень атмосферного загрязнения, но и глобальную циркуляцию техногенных радиоизотопов. Наиболее известными катастрофами стали аварии на Чернобыльской АЭС в 1986 г. и на АЭС «Фукусима-1» в марте 2011 г.

Прямые наблюдения за поступлением радионуклидов с атмосферными выпадениями в воды северных морей в период ядерных испытаний отсутствуют. Однако приближенная оценка их может быть дана на основе данных о накоплении ^{137}Cs в почве соответствующих широтных поясов. Для этого можно

использовать известное соотношение радионуклидов в глобальных выпадениях продуктов ядерных испытаний — $^{137}\text{Cs}:^{90}\text{Sr} = 1.5$ (Источники ..., 1992; Радиационная ..., 1995).

По этим оценкам на региональном уровне вклад выпадений от ядерных испытаний на Новой Земле оказывается незначительным по сравнению с потоком выпадений, вызванных глобальным загрязнением атмосферы. Величина радиоактивных выпадений в районе Новой Земли практически не отличается от таковой в других районах Северной Европы. Так, в 1964–1969 гг. величина накопления ^{137}Cs в почве на Новой Земле составила 1.5–2.6 ГБк/км², в Швеции — 2.2–2.6 ГБк/км², в Финляндии — примерно 2.2 ГБк/км² (IAEA ..., 2011). Количественная оценка выпадений радионуклидов на акватории Баренцево-Карского региона приведена в табл. 9.

Таблица 9

Оценка поступления ^{137}Cs и ^{90}Sr на акватории северных морей с атмосферными выпадениями в 1945–2000 гг. (Техногенные ..., 2005)

Море	Площадь моря, млн км ²	^{137}Cs , ПБк	^{90}Sr , ПБк
Белое	0.1	0.2	0.2
Баренцево	1.4	1.5	1.0
Карское	1.0	1.0	0.7

Максимальные выпадения искусственных радионуклидов на поверхность Баренцева моря наблюдались в 1960-е и 1986 годы, что было следствием испытаний ядерного оружия и аварии на Чернобыльской АЭС соответственно. В 1963 году выпадения ^{137}Cs с атмосферными осадками составили 1050 ТБк/год, ^{90}Sr — 630 ТБк/год, в 1986 г. зафиксированы значительные выпадения ^{137}Cs — 1010 ТБк/год (Activity ..., 2007).

Соответственно источнику атмосферных выбросов менялся количественный состав радионуклидов в выпадениях и в морской среде. В 1950–1985 годах отношение $^{90}\text{Sr}:^{137}\text{Cs}$ в атмосферных осадках, выпавших на акваторию Баренцева моря, было характерно для продуктов ядерных испытаний — 0.4–0.6. После чернобыльской аварии в 1986 г. отношение $^{90}\text{Sr}:^{137}\text{Cs}$ уменьшилось до 0.014 (Activity ..., 2007).

Выпадения после аварии на Чернобыльской АЭС на архипелагах Земля Франца-Иосифа и Новая Земля (мыс Желания) были относительно невелики по сравнению с европейской частью России (Техногенные ..., 2005). Однако для акваторий Баренцева и Белого морей «чернобыльские» выпадения оказались, по экстраполяционным расчетам, сопоставимы с активностью глобальных выпадений. Вклад чернобыльской аварии по отношению к глобальному уровню радиоактивных выпадений за 40 лет (с 1945 по 1985 г.) составил в Мурманске 46 %, в Архангельске 8 %, на севере азиатской территории России 1.7 %.

В арктические моря с атмосферными выпадениями поступило 1.1 ПБк ^{137}Cs (АМАП ..., 1998; Матишов, Матишов, 2001; Техногенные ..., 2005). С 1987 года атмосферный поток радионуклидов постоянно снижается.

Изучение современного уровня загрязненности аэрозолей над морской поверхностью в Баренцево-Карском регионе были выполнены в экспедициях 2009–2011 гг. на атомных ледоколах «Россия», «Ямал», дизель-электроходе «Норильский никель». Пробы аэрозолей отобраны путем фильтрации больших объемов воздуха в надводном слое атмосферы с помощью аспиратора АВА-3-240-01С. Фильтры подвергались γ -спектрометрическому анализу в береговой стационарной лаборатории. Полученные результаты свидетельствуют, что в зимний период над морской акваторией концентрация радионуклидов ничтожно мала. Их активность была ниже предельно детектируемого уровня.

Оценка современного поступления искусственных радионуклидов в Баренцево море с атмосферными осадками была выполнена весной 2009 г. Для этого в прибрежной зоне моря (район Кольского залива вблизи пос. Мишуково, район губы Печенга у пос. Лиинахамари) отобраны репрезентативные пробы снега. Объемная активность ^{137}Cs и ^{90}Sr в пробах снега составила в среднем 0.2 и 0.8 Бк/м³ соответственно. При среднем количестве атмосферных осадков на территории региона в 450 мм/год плотность атмосферных выпадений оценена как 0.1 Бк/м² в год для ^{137}Cs и 0.4 Бк/м² в год для ^{90}Sr (рис. 39). Потоки ^{137}Cs и ^{90}Sr на акваторию Баренцева моря составили 0.1 и 0.5 ТБк/год соответственно.

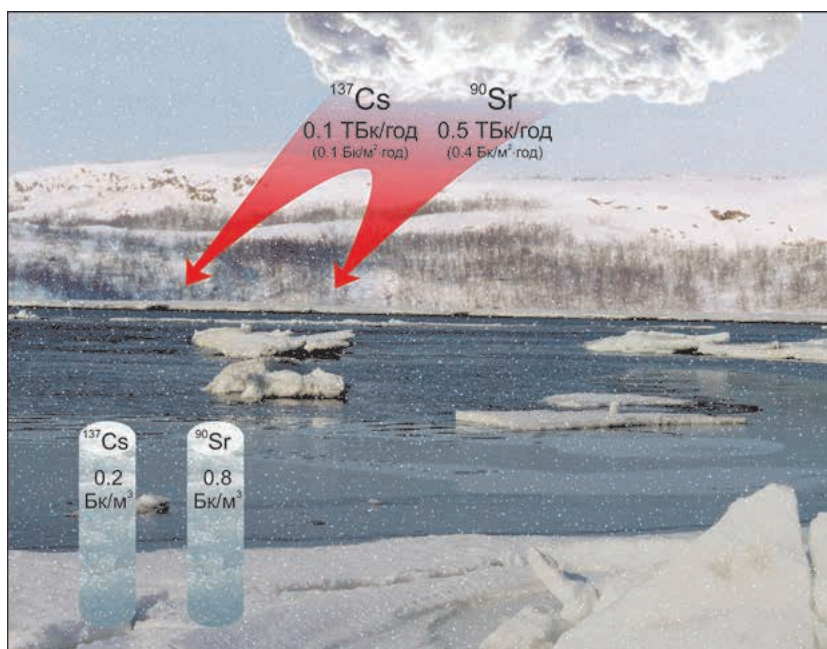


Рис. 39. Объемная активность искусственных радионуклидов ^{137}Cs и ^{90}Sr в атмосферных выпадениях и потоки радионуклидов на поверхность Баренцева моря

К числу современных вызовов человечеству относится инцидент на АЭС «Фукусима-1». Влияние этой аварии на глобальный фон загрязнения связано с длительным выбросом значительного количества радионуклидов в воздушную и морскую среду. Большой объем эмиссии и динамичность водной и воздушной сред определяют быстрое перераспределение радионуклидов посредством трансграничного переноса.

Оценки тяжести инцидента изменялись в процессе аварии. Агентство по ядерной и промышленной безопасности Японии (NISA) после оценки выбросов радионуклидов ^{131}I и ^{137}Cs квалифицировало тяжесть аварии 7-балльным уровнем по шкале INES (IAEA ..., 2011). Инцидент, соответствующий критериям этого уровня, квалифицируется как «крупная авария» и имел место на Чернобыльской АЭС. Сравнение объемов радиоактивных выбросов ^{131}I и ^{137}Cs в атмосферу в результате аварий на «Фукусима-1» и Чернобыльской АЭС приведено в табл. 10.

Таблица 10

Объемы аварийных выбросов ^{131}I и ^{137}Cs в атмосферу, Бк

Радионуклид	Чернобыльская АЭС (Chernobyl ..., 2002)	АЭС «Фукусима-1» (NERH ..., 2011)
^{131}I	$1.76 \cdot 10^{18}$	$1.6 \cdot 10^{17}$
^{137}Cs	$8.5 \cdot 10^{16}$	$1.5 \cdot 10^{16}$

Расчет трансграничного воздушного переноса радионуклидов в Северную Европу и Баренцево-Карский регион был осуществлен с помощью математической модели, разработанной Норвежским метеорологическим институтом, с использованием специальной программы SNAP (Bartnicki et al., 2003; Bartnicki, Saltbones, 2008). Модель была протестирована по данным о последствиях аварии Чернобыльской АЭС. В основу модели заложены законы движения частиц Лагранжа. При моделировании учитываются процессы адвекции, диффузии, сухого и влажного осаждения. Входными параметрами для модели служат характеристики выброса: состав, время начала, продолжительность, скорость и др.

Согласно этим расчетам в регион попадают лишь следовые количества радиоактивной взвеси. Ее основная часть вымывается из атмосферы над территориями Тихого океана и Северной Америки. Тем не менее, по данным станций глобальной сети мониторинга, расположенных в регионе, в марте и апреле в атмосферном воздухе были отмечены следы эмиссии. Происхождение этих радионуклидов связывается с последствиями атмосферных выбросов аварийными блоками АЭС «Фукусима-1».

По наблюдениям станции «Цеппелин» (Западный Шпицберген, Нью-Олесунн), в конце марта—первой декаде апреля 2011 г. отмечен значительный кратковременный рост общей β -активности аэрозолей (рис. 40). На фоне пика общей активности выделяется пик активности короткоживущего ^{131}I . Продолжительность регистрации пика составила около 7 сут., после чего фон

β -активности пришел в норму. Регистрация частиц ^{131}I продолжалась примерно три недели. Пик концентрации этих частиц совпадает с пиком общей β -активности, но не определяет его.

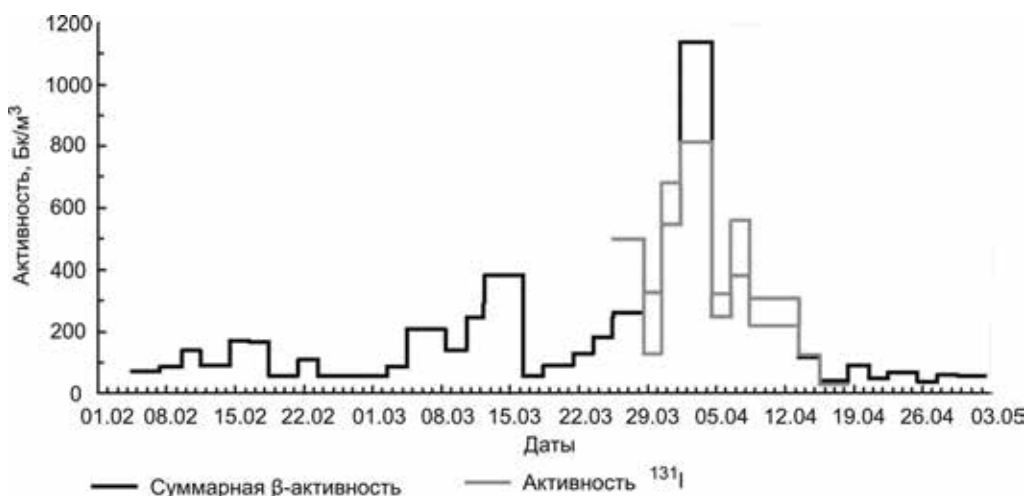


Рис. 40. Общая β -активность и активность частиц ^{131}I воздуха на станции «Цепелин», Шпицберген, февраль–май 2011 г.

У южного побережья Баренцева моря следы выбросов АЭС «Фукусима-1» были отмечены в аэрозолях наблюдениями станции Центра мониторинга Мурманского управления гидрометеослужбы (МУГМС). С конца марта до двадцатых чисел апреля 2011 г. в атмосферном воздухе над Мурманском отмечено присутствие изотопов ^{131}I . Максимальные концентрации ^{131}I зарегистрированы в конце марта–начале апреля — $(14\text{--}22)\cdot 10^{-5}$ Бк/м³, затем активность резко снизилась и стала ниже погрешности детектирования.

Параллельно с ^{131}I в спектре радионуклидов обнаружены частицы ^{134}Cs , ^{137}Cs , ^{132}Te . Однако активность этих радионуклидов была очень низкой и отмечалась эпизодически.

Поступающие с аэрозолями частицы ^{134}Cs , ^{137}Cs , ^{132}Te не оказали значимого влияния на общую мощность экспозиционной дозы γ -излучения (МЭД), динамика уровня которых в г. Мурманске приведена на рис. 41. В контролируемый период мощность излучения не имела тенденций к росту и варьировала в пределах среднесноголетней нормы.

Потенциальный риск загрязнения от атмосферных выпадений радионуклидов, поступающих в результате трансграничного переноса от места аварии, был возможен прежде всего в прибрежной зоне моря, где происходит аккумуляция поверхностного стока с территории водосбора.

Трансокеанический перенос радиоактивных отходов. Поступление радиоактивных отходов западноевропейских радиохимических заводов (в основном Селлафилда, Англия) до настоящего времени оказывает заметное влияние на радиоактивное загрязнение Баренцева и Карского морей. Максимальные объемы

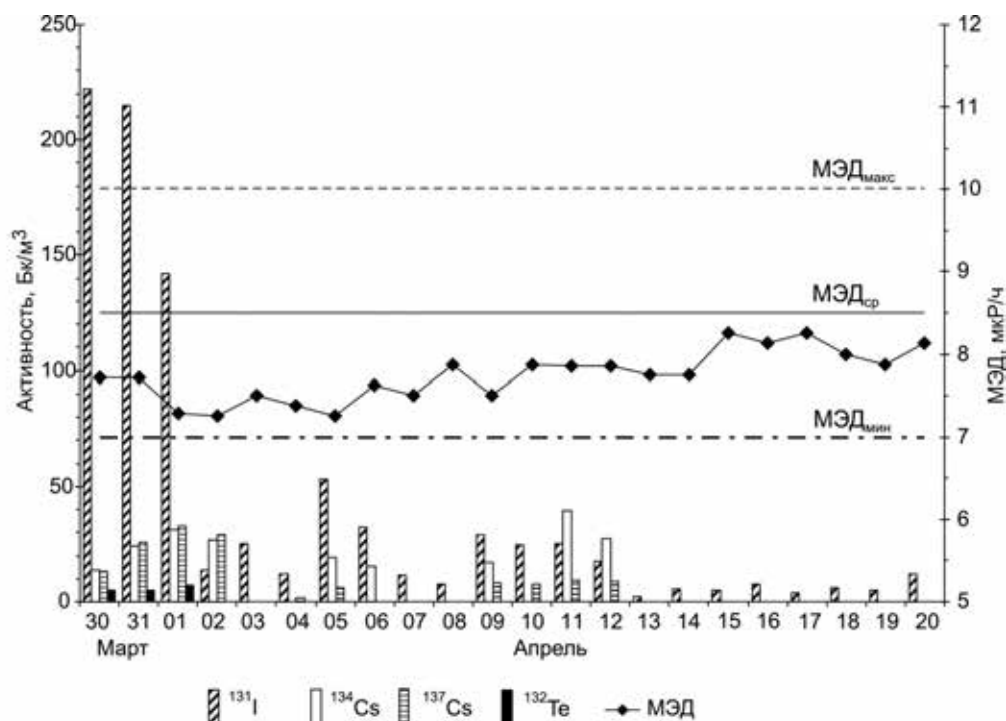


Рис. 41. Динамика активности искусственных радионуклидов в атмосферных аэрозолях и мощности экспозиционной дозы γ -излучения (МЭД) по данным МУГМС, март–апрель 2011 г.

сбросов отходов в Селлафилде имели место в 1974–1978 гг. С учетом времени переноса загрязненных радиоактивными отходами водных масс до границы региона (5–6 лет) максимальное загрязнение арктических морей радиоактивными сбросами отмечено в начале 1980-х гг. В этот период концентрация ^{137}Cs в южной части Баренцева моря достигала 30 Бк/м^3 , что в 5–6 раз выше уровня, обусловленного глобальными атмосферными выпадениями. Радиоактивные отходы Селлафилда, транспортируемые системой теплых течений, были зарегистрированы также в водах Белого моря и Северного Ледовитого океана. В Баренцево море поступает примерно 20 % сбрасываемого в Селлафилде ^{137}Cs и около 30 % ^{90}Sr . Таким образом, в водоем поступило около $7.4 \text{ ПБк } ^{137}\text{Cs}$ и $1.7 \text{ ПБк } ^{90}\text{Sr}$ (Вакуловский и др., 1988; Радиоактивное ..., 1991; Матишов, Матишов, 2001).

В Карское море через проливы Карские Ворота и Югорский Шар попадает примерно 2 % радионуклидов от поступающих в Баренцево море с водами Нордкапского течения. Объем поступлений в Карское море составил примерно $150 \text{ ТБк } ^{137}\text{Cs}$ и $33 \text{ ТБк } ^{90}\text{Sr}$. Отношение $^{90}\text{Sr} : ^{137}\text{Cs}$ в сбросах Селлафилда равнялась примерно 0.15 (Preston et al., 1978; Kautsky, Murray, 1981; Техногенные ... 2005). С 1990-х годов выбросы техногенных радионуклидов заводом в Селлафилде значительно сократились (Arctic ..., 2009).

По оценкам ММБИ, основанным на наблюдениях 2000–2011 гг., у западной границы Баренцева моря (разрезы мыс Нордкап–о. Медвежий;

о. Медвежий—мыс Зюйдкап; «Кольский меридиан») поступление ^{137}Cs примерно оценивается в 65–100 ТБк/год, а ^{90}Sr — 270 ТБк/год, т. е. стронция стало поступать больше, чем цезия.

Интегральная оценка поступления радионуклидов в западноарктические моря с речными водами в период ядерных испытаний и аварии на Чернобыльской АЭС приведена в табл. 11. Поступление ^{90}Sr рассчитано на основе регулярного мониторинга, проводимого Росгидрометом в устьевых створах рек с 1961 г. Количество ^{137}Cs , поступающего с водами рек, оценивалось по отношению средних концентраций ^{137}Cs : ^{90}Sr , равному 0.1 (О содержании ..., 1983).

Таблица 11

**Поступление ^{137}Cs и ^{90}Sr с речными водами в северные моря в 1961–1993 гг., ТБк
(Техногенные ..., 2005)**

Моря	Реки	^{137}Cs	^{90}Sr
Белое и Баренцево	Онега, Северная Двина, Мезень, Печора	40	400
Карское	Обь, Енисей	150	1500

В настоящее время средние концентрации радионуклидов в реках, впадающих в Баренцево море, снизились. Средняя активность ^{90}Sr составляет лишь около 8 Бк/м³, ^{137}Cs — примерно 0.6 Бк/м³, что в несколько раз ниже по сравнению с наблюдаемыми в 1960-е гг. величинами (38 и 17 Бк/м³ соответственно). Совокупный вклад речного стока в приходную часть водного баланса Баренцева моря не превышает 0.4 %. Учитывая небольшой объем пресноводного стока с Кольского полуострова, поступление радионуклидов в Баренцево море оценивается как незначительное, ТБк/год: ^{137}Cs — примерно 0.1, ^{90}Sr — примерно 1.

Поступление ^{137}Cs и ^{90}Sr в Карское море с материковым стоком, благодаря большому объему вод и взвеси из устьев рек Оби и Енисея, превышает вынос этих изотопов в Баренцево море более, чем в 3 раза.

В Баренцевом море до начала 1990-х гг. осуществлялись захоронения радиоактивных отходов, полученных в процессе эксплуатации судов атомного военного и ледокольного флотов, в районах дампинга (Матишов, Матишов, 2001). Кроме того, в результате аварийных ситуаций в морскую среду вне выделенных районов были сброшены жидкие радиоактивные отходы общей активностью примерно 435 ТБк, из них 310 ТБк пришлось на Карское море. По последним оценкам, с 1959 по 1992 гг. сброшено примерно 650 ТБк жидких отходов. На общем фоне поступления техногенных радионуклидов в Баренцево море из других источников вклад санкционированных сбросов жидких радиоактивных отходов в общее радиационное загрязнение водоема мал (Техногенные ..., 2005). В настоящее время сброс отходов в морскую среду не осуществляется.

Основным местом захоронения твердых радиоактивных отходов стало восточное побережье Новой Земли. На восьми выделенных для этой цели

площадках на глубине от 12 до 380 м затоплены радиоактивные отходы, по суммарной активности составляющие 70 % от объема морских захоронений СССР (Матишов, Матишов, 2001). Большую часть (2400 кКи) составляют высокоактивные отходы (6 реакторов атомных подводных лодок, содержащие отработавшее ядерное топливо, и экранная сборка атомного ледокола «Ленин»). Наиболее крупные по суммарной активности захоронения радиоактивных отходов находятся в Новоземельской впадине, заливах Абросимова и Степового, где суммарная активность затопленных объектов на момент захоронения составляет 213–811, 663–2300 и 187–191 кКи соответственно.

Выход радионуклидов из реакторных отсеков, прошедших перед захоронением специальную подготовку (заполнение твердеющей смесью на основе фурфурола), представляется специалистам маловероятным. Однако коррозия, истирание и трансформация созданных защитных барьеров в натуральных условиях не исследовались.

Комплексные геоэкологические исследования состояния среды Новоземельского шельфа со стороны Баренцева и Карского морей, выполненные в 1991–1993 и 2002 гг., показали низкие фоновые значения активности радионуклидов (Assessment ..., 1993; Sedimentation ..., 1993; Иванов и др., 1997, 1999; Матишов, Матишов, 2001; Сыч, 2012).

При проведении системных радиоэкологических исследований обобщить большой объем накопленной информации о пространственно-временном распределении радионуклидов в водоеме позволяет построение балансовых математических моделей.

Реконструкция поступления и миграции ^{137}Cs и ^{90}Sr в экосистеме Баренцева моря в 1960–2000-х гг. Основу оценки баланса радионуклидов в Баренцевом море, как и в любом морском водоеме, составляет схема, отражающая основные процессы поступления, переноса и выведения радионуклидов: приток радионуклидов из разных источников; вынос радионуклидов за пределы моря; перенос растворенных и взвешенных форм радионуклидов водными массами; седиментация взвешенных частиц вместе с сорбированными на них радионуклидами; радиоактивный распад.

Основные элементы годового баланса радионуклидов рассчитывались как произведение средних арифметических значений концентраций ^{137}Cs и ^{90}Sr в районе границ Баренцева моря с сопредельными районами на величины результирующего водообмена через эту границу.

В оценках водного баланса Баренцева моря до настоящего времени существует большая неопределенность. Определения водообмена через границы Баренцева моря, выполненные с помощью динамического метода в разные годы и приведенные в литературных источниках, существенно различаются (Новицкий, 1961). Наиболее полная информация о водообмене Баренцева моря с сопредельными акваториями представлена В.А. Потаниным с соавторами (Водообмен ..., 1983), где примерный водный баланс рассчитан по скоростям течений на пограничных и внутренних разрезах моря с использованием многолетних данных океанологических наблюдений.

Из-за большой изменчивости расходов воды на пограничных разрезах и несинхронности учитываемых в балансовых расчетах периодов наблюдений добиться абсолютной сбалансированности бюджета «вход» и «выход» из бассейна не представляется возможным. Разницу между суммой прихода и расхода объема воды, составляющую 1.9 % от общего поступления вод в Баренцево море, следует признать весьма строгой оценкой, пригодной для оценки баланса радионуклидов.

Уравнение баланса ^{137}Cs и ^{90}Sr в Баренцевом море может быть записано следующим образом:

$$\Delta q = q_{\text{атм}} + q_{\text{реки}} + q_{\text{Норв}} + q_{\text{Бел}} + q_{\text{ЖРО}} - q_{\text{прол}} - q_{\text{Шп-ЗФИ}} - q_{\text{ЗФИ-НЗ}} - q_{\text{расп}},$$

где Δq — изменение запаса радионуклидов в море; $q_{\text{атм}}$ — количество радионуклидов, поступающих с атмосферными осадками; $q_{\text{реки}}$ — количество радионуклидов, поступающих с речными водами (р. Печора, реки Кольского полуострова и Норвегии); $q_{\text{Норв}}$, $q_{\text{Бел}}$ — количество радионуклидов, поступающих из смежных Норвежского (граница мыс Нордкап—мыс Зюйдкап) и Белого морей (граница мыс Святой Нос—мыс Канин Нос) соответственно; $q_{\text{ЖРО}}$ — количество радионуклидов, поступающих при сливе жидких радиоактивных отходов; $q_{\text{прол}}$, $q_{\text{Шп-ЗФИ}}$, $q_{\text{ЗФИ-НЗ}}$ — количество радионуклидов, вытекающих в смежные водоемы через проливы Карские Ворота, Югорский Шар, Маточкин Шар, через водные границы Шпицберген—Земля Франца-Иосифа и Земля Франца-Иосифа—Новая Земля; $q_{\text{расп}}$ — количество радионуклидов, подвергшихся радиоактивному распаду.

В наших расчетах в качестве доминирующего процесса переноса радионуклидов рассматривается только перенос водными массами.

Для решения уравнения радиоизотопного баланса необходимы ежегодные данные о составляющих водного баланса Баренцева моря с 1950 г. и значения средних концентраций ^{137}Cs и ^{90}Sr . Недостаточная обеспеченность данными не позволяет рассчитать баланс за каждый год, поэтому рассчитывали годовой баланс по данным, осредненным за десятилетний период. Отдельно рассчитан годовой баланс для 1986 г.

Водообмен Баренцева моря с сопредельными районами принят постоянным, км³/год: поступление через границу мыс Нордкап—архипелаг Шпицберген — 53 131, через границу мыс Святой Нос—мыс Канин Нос — 231, речной сток — 189, сток через проливы Карские Ворота, Югорский Шар, Маточкин Шар — 22 205, через границу Шпицберген—Земля Франца-Иосифа — 13 218 и Земля Франца-Иосифа—Новая Земля — 17 130 (Водообмен ..., 1983).

Показатели средних концентраций ^{137}Cs и ^{90}Sr на границах Баренцева моря в 1960–2009 гг. получены на основе обобщения и осреднения данных литературных источников («Meteor» ..., 1997; Матишов, Матишов, 2001; Техногенные ..., 2005; Natural ..., 2007), а также результатов радиоэкологических исследований ММБИ (2000–2009 гг.). Используемые в расчетах концентрации ^{137}Cs и ^{90}Sr в водных массах Баренцева моря представлены на рис. 42, динамика поступления радионуклидов из атмосферы — в табл. 12.

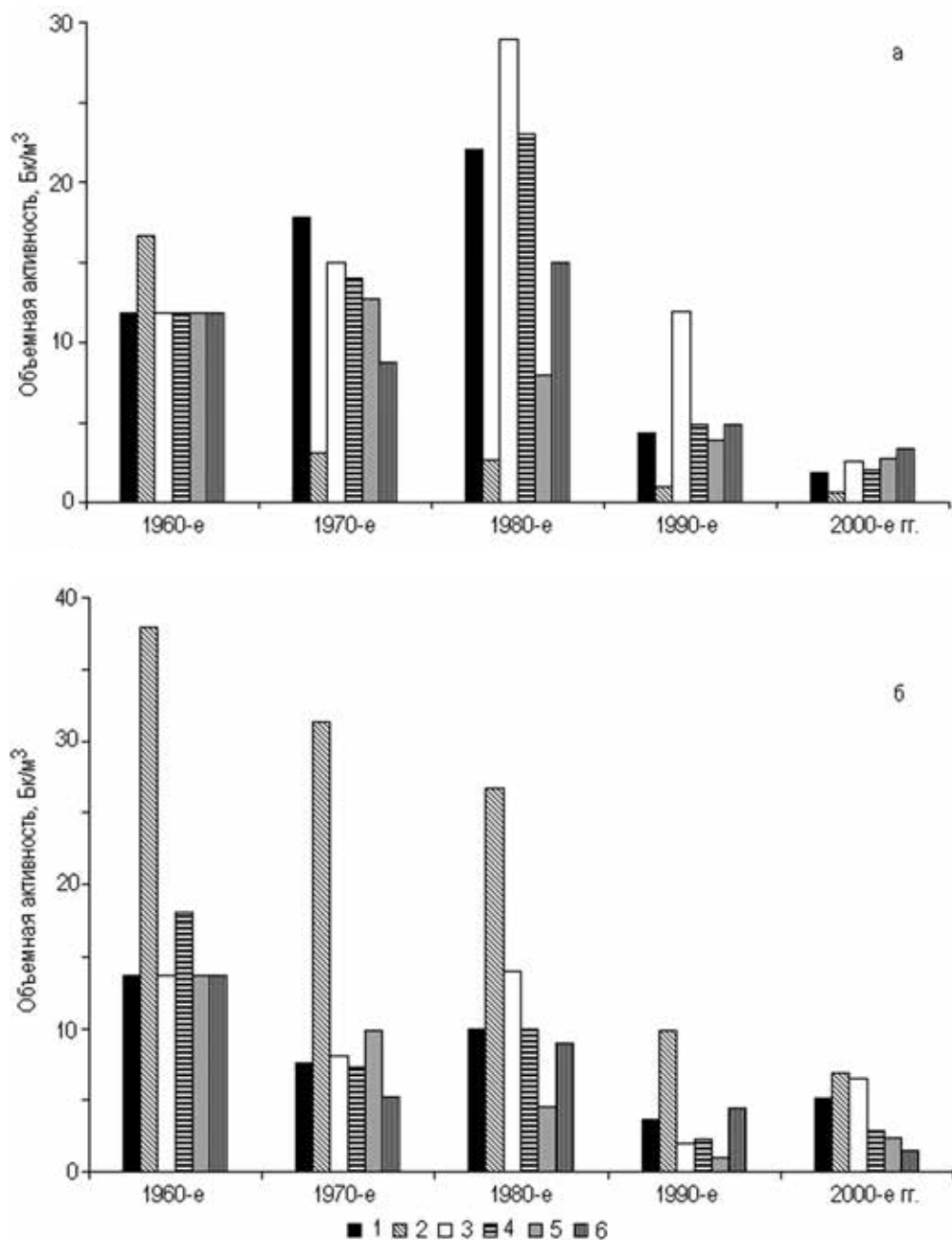


Рис. 42. Средние годовые концентрации ^{137}Cs (а) и ^{90}Sr (б) в воде Баренцева моря в 1960–2000 гг.:

1 — мыс Нордкап–архипелаг Шпицберген; 2 — мыс Святой Нос–мыс Канин Нос; 3 — побережье, материковый сток; 4 — новоземельские проливы; 5 — Шпицберген–Земля Франца-Иосифа; 6 — Земля Франца-Иосифа–Новая Земля

Таблица 12

**Динамика среднего годового поступления ^{137}Cs и ^{90}Sr
на поверхность Баренцева моря из атмосферы, Бк/м²**

Годы	^{137}Cs	^{90}Sr
1950–1959	111.5	68.1
1960–1969	207.3	124.1
1970–1979	28.1	12.4
1980–1989	3.8	3.6
1986	702.3	9.6
1990–1999	1.0	0.3
2000–2009	0.1	0.1

ПРИМЕЧАНИЕ. Данные для 1980–1989 гг. рассчитаны без учета 1986 г.

Оценка поступления ^{137}Cs и ^{90}Sr в Баренцево море с речными водами основана на имеющихся данных о концентрациях радионуклидов в реках европейской территории России (Радиационная ..., 1995, 2009; Bakunov, Makeyev, 2002). При отсутствии в литературе значений ^{137}Cs в реках его концентрацию рассчитывали исходя из известного для речных вод отношения ^{90}Sr к ^{137}Cs , равного 10 (О содержании ..., 1983).

Потоки искусственных радионуклидов из атмосферы рассчитывали как произведение годового количества осадков, выпавших на площадь зеркала Баренцева моря — 1438.4 тыс. км² (Добровольский, Залогин, 1982), на плотность выпадений ^{137}Cs и ^{90}Sr (Simulating ..., 2004; Техногенные ..., 2005; Радиационная ..., 2009) с учетом того, что количество выпадающих осадков уменьшается по мере удаления от материка.

Оценки поступления ^{137}Cs и ^{90}Sr из жидких радиоактивных отходов выполнены на основе данных о ежегодных (1959–1992 гг.) сбросах отходов в Баренцево море. При этом считали, что на момент затопления активность отходов соответствует «типовой» смеси радионуклидов, %: ^{60}Co — 50, ^{90}Sr — 25, ^{137}Cs — 25 (Оценка ..., 2001; Техногенные ..., 2005).

Результаты расчетов годового баланса ^{137}Cs и ^{90}Sr в Баренцевом море приведены в табл. 13. Выполнить достоверную оценку баланса радионуклидов в 1950-е гг. не представляется возможным из-за недостатка данных.

Как уже было указано, максимумы выпадений искусственных радионуклидов на акваторию Баренцева моря наблюдались в 1960-е и 1986 гг. (табл. 13).

В 1963 году выпадения с атмосферными осадками ^{137}Cs составили 1050 ТБк, ^{90}Sr — 630 ТБк. В 1986 году зафиксированы значительные выпадения ^{137}Cs — 1010 ТБк. В 1950–1985 годах отношение ^{90}Sr : ^{137}Cs в осадках, выпавших на акваторию Баренцева моря, составляло 0.4–0.6, что характерно для выпадений, обусловленных ядерными испытаниями (Activity ..., 2007), в 1986 г. — 0.014.

С 1987 года атмосферный поток радионуклидов постоянно снижается. К 1990-м годам отношение ^{90}Sr : ^{137}Cs в осадках повысилось — 0.3; в 2000-е гг. поступление ^{90}Sr выше в 2 раза, чем ^{137}Cs .

Средние концентрации ^{90}Sr в северных реках европейской части России снизились с 38 (1960-е гг.) до 8 Бк/м³ (настоящее время), а ^{137}Cs — с 17 до 0.6 Бк/м³ соответственно. В 1960–2000 годах вклад речного стока в общее поступление ^{137}Cs и ^{90}Sr в Баренцево море был незначительным и варьировал в диапазоне 0.01–0.3 и 0.5–1.3 % соответственно. В 2000–2009 годах этот показатель составлял 0.1 % для ^{137}Cs и 0.5 % для ^{90}Sr .

Таблица 13

**Среднегодовой баланс ^{137}Cs и ^{90}Sr в процессе водного обмена
в Баренцевом море, ТБк/год**

Годы	Приход					Расход				Δq
	$q_{\text{атм}}$	$q_{\text{Норв}}$	$q_{\text{Бел}}$	$q_{\text{реки}}$	$q_{\text{ЖРО}}$	$q_{\text{прол}}$	$q_{\text{Шп-зфи}}$	$q_{\text{зфи-нз}}$	$q_{\text{расп}}$	
^{137}Cs										
1950–1959	160.4	—	—	—	—	—	—	—	3.6	156.8
1960–1969	298.2	630.9	2.7	3.1	2.0	263.7	157.0	203.4	21.3	291.7
1970–1979	40.4	944.6	3.5	0.6	12.0	311.2	168.5	150.7	22.7	347.7
1980–1989	5.5	1171.2	6.7	0.5	10.8	510.7	105.7	257.0	27.1	293.1
1986	1010.1	1370.8	6.7	0.5	1.1	510.7	105.7	257.0	54.3	1461.5
1990–1999	1.5	229.8	2.8	0.2	0.3	107.3	51.2	83.1	5.3	–12.3
2000–2009	0.1	98.3	0.6	0.1	—	44.4	36.1	57.7	2.3	–41.4
^{90}Sr										
1950–1959	98.0	—	—	—	—	—	—	—	2.3	95.7
1960–1969	178.5	728.7	3.2	7.2	2.0	399.7	181.3	234.9	21.7	81.9
1970–1979	17.9	400.6	1.9	5.9	12.0	161.1	130.5	89.1	10.3	47.1
1980–1989	5.1	531.3	3.2	5.0	10.8	222.1	60.3	154.2	13.1	105.9
1986	13.7	531.3	3.2	5.2	1.1	222.1	60.3	154.2	13.1	104.9
1990–1999	0.4	193.9	0.5	1.9	0.3	50.0	13.2	76.3	4.7	52.9
2000–2009	0.2	271.0	1.5	1.3	—	64.4	31.7	25.7	6.5	145.7

ПРИМЕЧАНИЕ. Данные для 1980–1989 гг. рассчитаны без учета 1986 г.

Несмотря на множество ядерных испытаний, проведенных в 1950–1960-х гг. разными странами, объемная активность вод Баренцева моря была невысокой. Повышение активности ^{137}Cs и ^{90}Sr происходило в 1975 и 1980 гг., что было обусловлено сбросами западноевропейских заводов по переработке ядерных материалов. Часть радионуклидов, сброшенных в Ирландское море заводом в Селлафилде (например, в 1970 г. — примерно 1200 ТБк; в 1975 г. — 5230 ТБк), переносилась Нордкапским течением в Баренцево море через 4–5 лет (Kershaw, Baxter, 1995).

Несмотря на то, что в настоящее время выбросы радионуклидов заводом значительно сократились (Arctic ..., 2009), Нордкапское течение по-прежнему остается основным каналом поступления искусственных радионуклидов в Баренцево море (табл. 13).

Во второй половине XX в. в Баренцево море было сброшено жидких малоактивных отходов около 650 ТБк (Техногенные ..., 2005). Жидкие радиоактивные отходы сбрасывались с различной интенсивностью, но в целом вклад этого источника в общий баланс загрязнения Баренцевоморского бассейна незначителен по сравнению с поступлением из Норвежского моря (табл. 13).

Основные исходящие потоки радионуклидов направлены из Баренцева моря в Карское. В разные периоды через проливы Маточкин Шар, Югорский Шар и Карские Ворота вместе с водными массами в Карское море поступало 44.4–510.7 ТБк/год ^{137}Cs и 50.0–399.7 ТБк/год ^{90}Sr .

До 1990-х годов приход ^{137}Cs в Баренцево море в годовом балансе превышал расход, происходило его накопление в элементах экосистемы. Затем процесс приобрел обратный характер, который выражается в «вымывании» этого радионуклида из экосистемы Баренцева моря.

В балансе ^{90}Sr с 1960-х гг. по настоящее время приход превышает расход. В последнее десятилетие при очень низких концентрациях в воде его годовой приход превышает расход примерно вдвое. Можно предположить, что емкость баренцевоморской экосистемы не насыщена и экосистема продолжает удерживать ^{90}Sr в своих компонентах, главным образом, в донных осадках и во взвешенном веществе.

В построении балансовой модели переноса ^{137}Cs и ^{90}Sr на водных границах Баренцева моря очень важен поток взвешенного вещества как один из важнейших элементов очищения водоема от искусственных радионуклидов. В пределах водных границ Баренцева моря отток радионуклидов ^{137}Cs и ^{90}Sr , адсорбированных на взвеси, был рассчитан с учетом концентраций взвеси (Айбулатов, 2000), объемов водообмена (Водообмен ..., 1983), удельной активности ^{137}Cs и ^{90}Sr в поверхностных водах и коэффициентов их распределения K_d на взвеси (табл. 14).

Коэффициент распределения K_d ^{137}Cs между взвесью и морской водой был рассчитан по удельной активности ^{137}Cs во взвеси, отобранной из ловушки, установленной в прибрежной зоне Баренцева моря (губа Дальнезеленецкая) с октября 2007 г. по июль 2008 г. В морской воде K_d ^{137}Cs составляет $4 \cdot 10^3$ при активности ^{137}Cs во взвеси — 4 Бк/кг и в морской воде — 1 Бк/м³, для пресной воды он равен $2 \cdot 10^4$ при активности ^{137}Cs — 0.02 Бк/м³. Полученные результаты согласуются с данными работы (Sediment ..., 2004).

Таблица 14

Поступление взвеси с водными массами через границы Баренцева моря

Элементы годовых балансов	Объем поступающей воды, тыс. км ³ /год	Концентрация взвеси, мг/л	Рассчитанное поступление взвеси, млн т/год
Поступление через границу мыс Нордкап—о. Шпицберген	53.0	0.5*	26.6
Речной сток	0.19	1.0**	0.2
Поступление через границу мыс Святой Нос—мыс Канин Нос	0.23	0.6*	0.1
Сток через проливы Маточкин Шар, Карские Ворота, Югорский Шар	22.0	0.4*	—8.9
Сток через границу Шпицберген—Земля Франца-Иосифа	13.0	0.1*	—1.3
Сток через границу Земля Франца-Иосифа—Новая Земля	17.0	0.1*	—1.7

* По: Айбулатов, 2000.

** По: Герасимова, 2004.

Коэффициент K_d ⁹⁰Sr между взвесью и морской водой получен экспериментальным путем. Он составил 4 для морской воды (34 ‰) и 348 — для пресной, что также согласуется с литературными данными (Sediment ..., 2004). С помощью K_d и содержания изотопов в воде (рис. 42) были оценены концентрации ¹³⁷Cs и ⁹⁰Sr в минеральной взвеси на границах Баренцева моря. Потоки рассчитывали как произведение концентраций изотопов на количество взвеси на границах моря (табл. 15).

Годовой баланс радионуклидов, адсорбированных на минеральной взвеси, положителен для бассейна Баренцева моря, однако он мало влияет на изменение общего запаса радионуклидов в море по сравнению с влиянием водного обмена.

Расчет депонирования ¹³⁷Cs и ⁹⁰Sr в поверхностном слое донных отложений на площади Баренцева моря производился на основе известной скорости осадконакопления — $0.4 \cdot 10^{-3}$ м/год (Жизнь ..., 1985), средней плотности осадков — 1500 кг/м³ (Матишов, 1986), концентрации радионуклидов в осадках. В 1960—2009 годах в донных отложениях накопилось приблизительно 447.2 ТБк ¹³⁷Cs и 75.1 ТБк ⁹⁰Sr.

Таким образом, модельные расчеты потоков ¹³⁷Cs и ⁹⁰Sr на основе материалов многолетних наблюдений дают возможность восстановить закономерности миграции этих изотопов в элементах экосистемы Баренцева моря. Доминирующими потоками, определяющими поступление изотопов в водоем, были атмосферный перенос (в 1950—1960 и 1986 гг.) и адвекция с течениями через западные границы моря (1970—2011 гг.). В современном балансе (2000—2009 гг.)

трансграничный перенос из Норвежского моря составляет примерно 99 % от общего поступления. Большая часть радионуклидов выводится на северной и северо-восточной границах Баренцева моря.

Таблица 15

Годовые балансы радионуклидов, адсорбированных на минеральной взвеси в Баренцевом море, ТБк/год

Годы	$q_{\text{Норв}}$	$q_{\text{Бел}}$	$q_{\text{реки}}$	$q_{\text{прол}}$	$q_{\text{Шп-ЗФИ}}$	$q_{\text{ЗФИ-НЗ}}$	Δq
^{137}Cs							
1960–1969	1.3	0.1	0.01	0.4	0.1	0.1	0.8
1970–1979	1.9	0.01	0.01	0.5	0.1	0.1	1.3
1980–1989	2.3	0.01	0.02	0.8	0.04	0.1	1.4
1990–1999	0.5	0.004	0.01	0.2	0.02	0.03	0.2
2000–2009	0.2	0.002	0.001	0.1	0.01	0.02	0.1
^{90}Sr							
1960–1969	0.4	$2.3 \cdot 10^{-3}$	$7.6 \cdot 10^{-6}$	$6.4 \cdot 10^{-4}$	$7.2 \cdot 10^{-5}$	$9.4 \cdot 10^{-5}$	0.4
1970–1979	0.2	$1.9 \cdot 10^{-3}$	$4.5 \cdot 10^{-6}$	$2.6 \cdot 10^{-4}$	$5.2 \cdot 10^{-5}$	$3.6 \cdot 10^{-5}$	0.2
1980–1989	0.3	$1.6 \cdot 10^{-3}$	$7.8 \cdot 10^{-6}$	$3.6 \cdot 10^{-4}$	$2.4 \cdot 10^{-5}$	$6.2 \cdot 10^{-5}$	0.3
1990–1999	0.1	$5.9 \cdot 10^{-4}$	$1.1 \cdot 10^{-6}$	$8.0 \cdot 10^{-5}$	$5.3 \cdot 10^{-6}$	$3.1 \cdot 10^{-5}$	0.1
2000–2009	0.1	$3.4 \cdot 10^{-4}$	$3.6 \cdot 10^{-6}$	$1.0 \cdot 10^{-4}$	$1.3 \cdot 10^{-5}$	$1.0 \cdot 10^{-5}$	0.1

На протяжении всей истории радиоактивного загрязнения Баренцева моря аккумуляция ^{137}Cs и ^{90}Sr в биотической компоненте экосистемы была незначительной по сравнению с запасом этих элементов в воде и донных отложениях — не более 0.02 % от общего содержания изотопов. Активность ^{137}Cs и ^{90}Sr распределена преимущественно в абиотической части между водой — 95.8 и 98.4 %, взвесью — 0.3 и 0.2 % и донными отложениями — 3.9 и 1.4 % соответственно.

Современное радиэкологическое состояние экосистем Баренцева и Карского морей. Интегральным результатом динамичного сочетания процессов загрязнения и самоочищения морских бассейнов Западной Арктики, взаимодействия источников и стоков техногенных радионуклидов является современное радиэкологическое состояние экосистем Баренцева и Карского морей. Материалы для исследования современной обстановки радиэкологического состояния морей получены в экспедициях, выполненных в 2010–2013 гг., в том числе в зимнее время в условиях ледового покрова.

В спектре техногенных и искусственных радионуклидов, которые можно обнаружить в морской среде Баренцево-Карского региона присутствуют ^{90}Sr , ^{134}Cs , ^{137}Cs , ^{60}Co , ^{152}Eu , ^{125}Sb , ^{241}Am , ^{238}Pu , $^{239,240}\text{Pu}$.

Однако, и в воде, и в донных отложениях спектр техногенных радионуклидов намного более узок и представлен, в основном, изотопами ^{137}Cs и ^{90}Sr . Остальные из перечисленных техногенных радионуклидов в различных сочетаниях встречаются в отдельных пробах или присутствуют в следовых количествах на локальных участках вблизи источников загрязнения (например, губа Черная, Кольский залив в районе РТП «Атомфлот» и др.).

Распределение ^{137}Cs в водах Баренцево-Карского бассейна представлено на рис. 43.

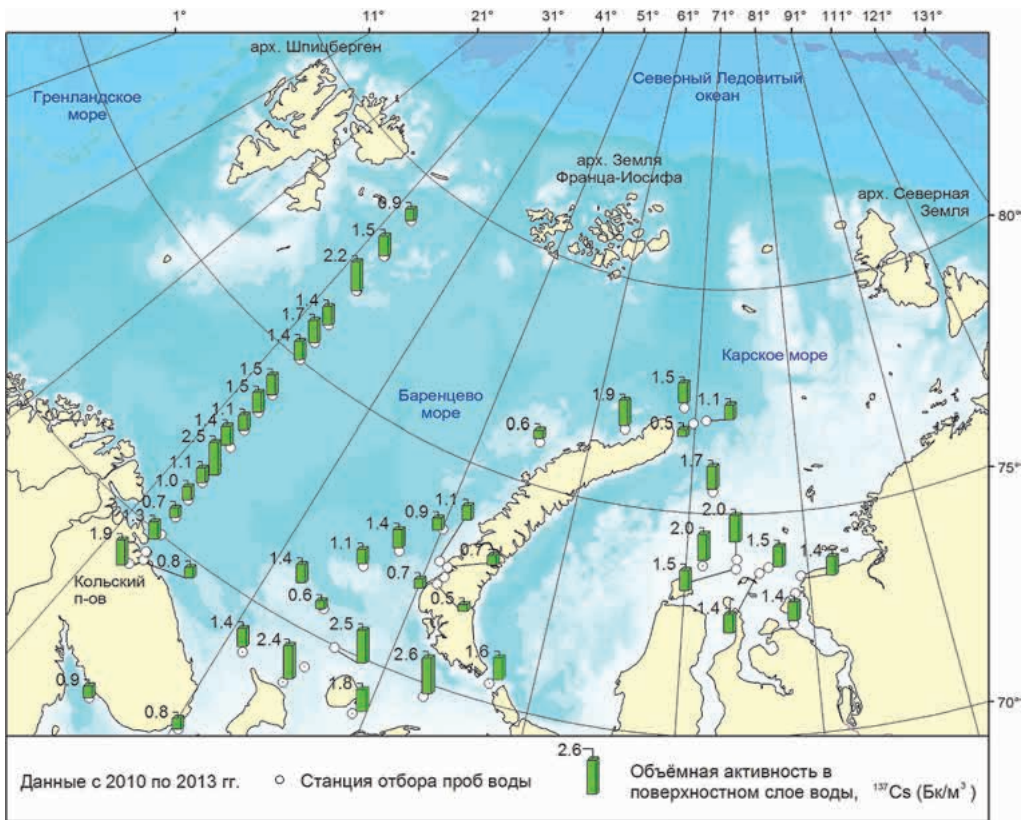


Рис. 43. Объёмная активность ^{137}Cs в поверхностном слое вод Баренцева и Карского морей в 2010–2013 гг.

В Баренцевом море различия активности на участках акватории малы. Вдоль разреза «Кольский меридиан», на котором проводится многолетний мониторинг морской среды, в поверхностных водах обнаружены незначительные концентрации ^{137}Cs — от 0.7 до 2.5 Бк/м³. В юго-восточной части бассейна объёмная активность этого радионуклида не превышает 2.6 Бк/м³. Вдоль западного берега Новой Земли содержание ^{137}Cs в воде варьирует в диапазоне 0.5–1.9 Бк/м³. Прослеживается незначительное повышение активности цезия в атлантических водах основных ветвей теплых течений в западной и центральной частях моря.

В открытой части Карского моря по трассе Севморпути активность ^{137}Cs не превышает 2.0 Бк/м^3 . Незначительное повышение концентраций происходит в устьевых зонах рек Обь и Енисей.

Сложность анализа активности ^{90}Sr определяет малое количество данных по этому элементу для морских бассейнов. Но и по имеющимся данным можно констатировать относительную однородность распределения объемной активности ^{90}Sr на акватории Баренцева моря, нарушаемую в немногочисленных локальных участках повышением активности (рис. 44). Один из таких участков — залив Моллера (архипелаг Новая Земля). Очевидно, более высокая активность ^{90}Sr в поверхностном слое воды ($9\text{--}13 \text{ Бк/м}^3$) обусловлена локальным влиянием пресноводного стока с побережья Южного острова архипелага. Ветви теплых течений в западном секторе моря выделяются незначительным повышением активности ^{90}Sr по отношению к местным водным массам. Интервал вариаций активности стронция ограничен в пределах $3.4\text{--}6.3 \text{ Бк/м}^3$.

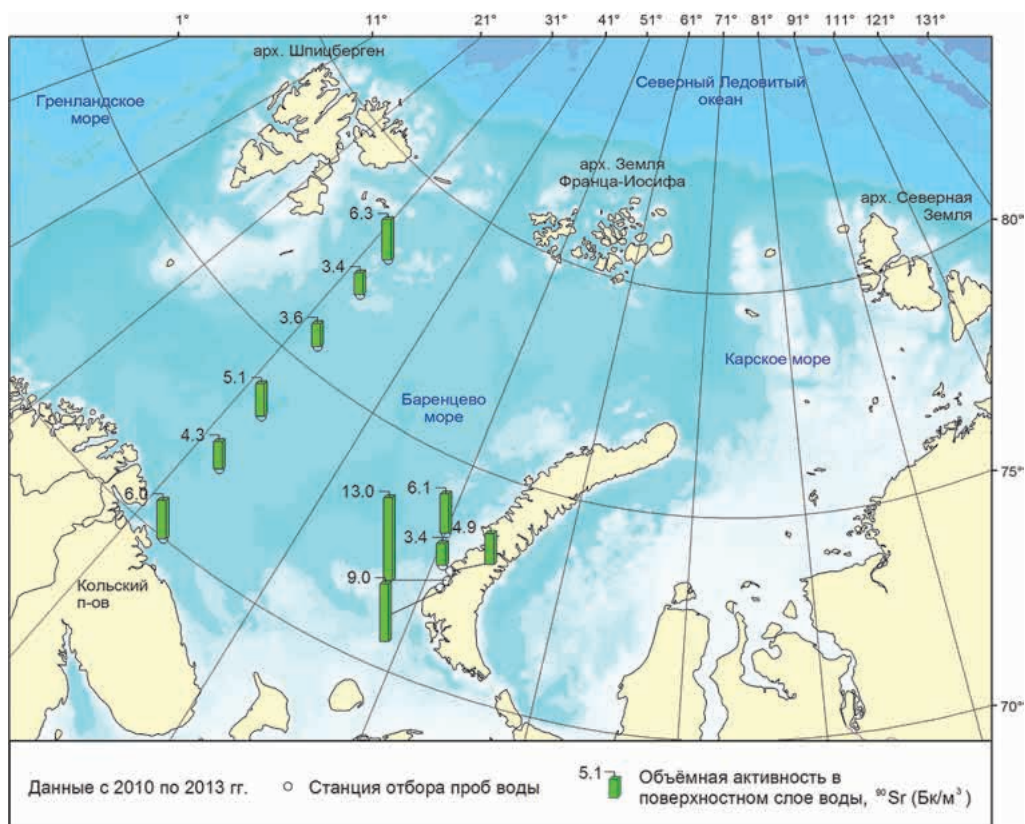


Рис. 44. Объемная активность ^{90}Sr в поверхностном слое вод Баренцева и Карского морей в 2010–2013 гг.

Изотопный анализ донных отложений на содержание техногенных радионуклидов был выполнен в образцах, отобранных в Баренцевом море вдоль разреза «Кольский меридиан» (рис. 45). В осадках открытой части моря удельная

активность ^{137}Cs в настоящее время варьирует от 1.4 до 2.9 Бк/кг сухой массы осадка. В прибрежных губах, не связанных с локальными источниками техногенных радионуклидов, активность цезия опускается еще ниже — до 0.4 Бк/кг сухой массы осадка. Более высокая активность ^{137}Cs характерна для осадков зоны атлантических течений.

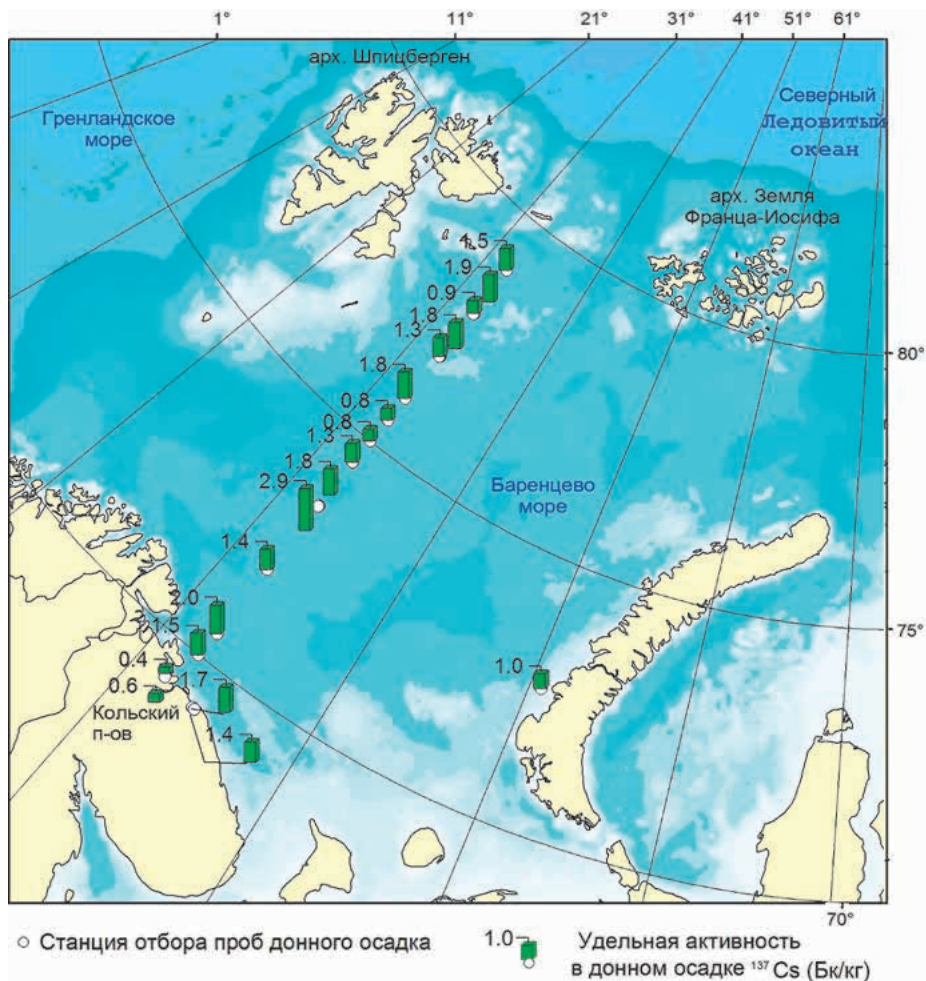


Рис. 45. Удельная активность ^{137}Cs в донных отложениях Баренцева и Карского морей в 2010–2013 гг.

Активность ^{90}Sr в осадках западной части Баренцева моря очень низка, не более 0.7 Бк/кг сухого осадка. В направлении юг–северная граница моря активность равномерна — 0.4–0.7 Бк/кг сухой массы осадка.

Исследования 2000-х гг. показали, что в донных отложениях распространение ^{137}Cs и ^{90}Sr зависит от гранулометрического состава осадков,

топографии дна и гидродинамического режима. В целом по акватории моря неравномерность распределения этих изотопов определяется неравномерностью рельефа и состава осадков. В районах возвышенностей (Центральной и Мурманской) и банок (Гусиной и Рыбачьей) активность ^{137}Cs всегда понижена — 0.2–2 Бк/кг. В осадках желобов и впадин концентрация радионуклидов повышена — 6–9 Бк/кг. Например, в глинистых отложениях, покрывающих дно Центральной впадины на глубине 300–380 м, активность радиоцезия составляет 6–9 Бк/кг, а стронция — 0.8–1 Бк/кг сухой массы осадка.

Полученные в последние годы данные об активности техногенных радионуклидов в различных районах Баренцева и Карского морей очень близки к таковым прошедшего десятилетия, что свидетельствует о стабильности современной радиоэкологической ситуации в морях Западной Арктики.

Динамика накопления изотопов в рыбах отражает историю поступления радиоактивных веществ в водную среду. Промысловые виды рыб, выловленные в районе Мурманского мелководья в 2000–2001 гг. содержали ^{137}Cs до 0.2 и ^{90}Sr до 2.5 Бк/кг сырой массы. В 2006–2010 годах уровень загрязнения мышечной ткани промысловых рыб ^{137}Cs снизился до 0.1 Бк/кг, а костной ткани — ^{90}Sr — до 0.9 Бк/кг сырой массы. Эти величины значительно ниже предельно допустимых концентраций, принятых в Российской Федерации для морских рыб, Бк/кг: ^{137}Cs — 130, ^{90}Sr — 100 (СанПиН 2.3.2.1078-01). Полученные данные сопоставимы с результатами работ зарубежных исследователей, которые обнаружили менее 1 Бк/кг ^{137}Cs в рыбах из Норвежского и Баренцева (западная часть) морей (Norway's ..., 2006).

Содержание ^{137}Cs в мышечной ткани рыб снижается в последовательности: морской окунь > камбала-ерш > зубатка полосатая > пикша > треска, что, видимо, связано с экологической принадлежностью видов и занимаемыми ими биотопами. Виды рыб, жизнедеятельность которых связана с морским дном, имеют более высокую концентрацию радиоактивного цезия.

Последовательность изменения концентраций ^{90}Sr в костной ткани рыб такова: треска > пикша > камбала-ерш > морской окунь > зубатка полосатая. Всеядные виды накапливают больше радионуклида по сравнению с остальными.

Данные об аккумуляции техногенных радиоизотопов из морской среды макроводорослями собраны для побережья Баренцева моря лишь в 2000–2010 гг. Удельная активность ^{137}Cs в водорослях сем. *Fucaceae* варьирует в диапазоне 0.04–0.84, а ^{90}Sr — 0.01–0.4 Бк/кг сухой массы. Водоросли сем. *Laminariaceae* накапливают изотопы в более высоких концентрациях, Бк/кг сухой массы: ^{137}Cs — 0.3–2.3, ^{90}Sr — 0.4–1.5.

Исследование радиоактивного загрязнения моллюска *Mytilus edulis*, одного из массовых видов бентической фауны побережья, показало, что удельная активность ^{137}Cs в мягких тканях и раковинах мидий из разных районов Мурманского берега (Кольский залив, губы Печенга, Дальнезеленецкая и Ура) независимо от размеров, а соответственно и возраста особей, была ниже минимально детектируемой активности. Удельная активность ^{90}Sr в раковинах также была низкой (0.3–1.9 Бк/кг сухой массы). Сезонных изменений содержания ^{137}Cs в мягких тканях и раковинах и ^{90}Sr в раковинах мидий не обнаружено.

Таким образом, современное радиоэкологическое загрязнение бассейнов Баренцева и Карского морей определяется активностью двух техногенных радионуклидов — ^{137}Cs и ^{90}Sr . Другие искусственные радионуклиды в морской среде присутствуют локально и в незначительном количестве.

Исследования многолетней изменчивости активности искусственных радионуклидов в экосистеме Баренцева моря указывают на тенденцию самоочищения Баренцева моря от радионуклидного загрязнения. Процесс самоочищения идентифицируется как неуклонное снижение концентраций ^{137}Cs и ^{90}Sr в воде и донных отложениях, которые удовлетворительно описываются экспоненциальными кривыми.

Доминирующими потоками, определяющими поступление изотопов в водоем, были атмосферный перенос (1950–1960 и 1986 гг.) и адвекция с течениями через западные границы моря (1970–2011 гг.). В современном балансе (2000–2009 гг.) техногенных радионуклидов их трансграничный перенос из Норвежского моря сохраняет ведущее значение и составляет примерно 99 % от общего поступления. Основная часть радионуклидов выносится на северной и северо-восточной границах Баренцева моря.

Биотическая компонента в Баренцевом море аккумулирует не более 0.02 % техногенных изотопов от их общего содержания в экосистеме. Донные отложения аккумулируют 3.9 % общей активности ^{137}Cs и 1.4 % общей активности ^{90}Sr . Взвесь в среднем содержит 0.3 % общей активности ^{137}Cs и 0.2 % активности ^{90}Sr . Основной запас ^{137}Cs и ^{90}Sr содержится в водной среде — 95.8 и 98.4 % соответственно.

Радиоэкологическая загрязненность экосистем западноарктических морей сохраняется стабильно низкой.

Глава 2

СООБЩЕСТВА ПЛАНКТОНА И БЕНТОСА

2.1. СТРУКТУРА СЕЗОННОЙ СУКЦЕССИИ ФИТОПЛАНКТОНА БАРЕНЦЕВА И КАРСКОГО МОРЕЙ: РЕГУЛЯЦИЯ ИЛИ САМОРЕГУЛЯЦИЯ?

Годовой цикл развития пелагических альгоценозов в морских экосистемах различных типов. С точки зрения океанографии Баренцево и Карское моря являются уникальными природными водоемами со сложной геоморфологией дна, а их пелагиаль представляет собой совокупность различных водных масс, в каждой из которых формируется свой специфический тип пелагической экосистемы. Баренцево море находится на границе бассейнов Северного Ледовитого и Атлантического океанов, вследствие чего содержит арктические и атлантические водные массы. Их взаимодействие формирует общую антициклональную систему макроциркуляции Баренцева моря, при которой воды арктического типа преобладают на севере, а атлантические — на юге. Зона контакта двух водных масс (полярный фронт) составляет естественную структурную границу, разделяющую не только два типа вод и режимов перемешивания, но и два базовых типа пелагических сообществ (арктический и субарктический) и два класса их годовых продукционных циклов. Бассейн же Карского моря практически полностью заполняют арктические водные массы, к соответствующему типу относятся и сформировавшиеся в нем пелагические экосистемы.

При этом, однако, два указанных типа ни в коей мере не являются однородными образованиями. Географическое положение обоих водоемов определяет сложную гидродинамическую структуру и систему постоянных течений, формирующих циркуляции меньшего масштаба (хотя некоторые из них могут охватывать обширные по площади бассейны: например, юго-восточная область Баренцева моря — так называемое Печорское море — или юго-западная часть Карского). И совершенно особая ситуация складывается в прибрежных районах, где на малых участках акватории формируются специфические абиотические условия и, как следствие, относительно самостоятельные сообщества различных групп первичных продуцентов. Поэтому по батиметрическому признаку все пелагические экосистемы распадаются также на два основных ряда: 1) экосистемы открытого шельфа; 2) прибрежные экосистемы, коренным образом отличающиеся по особенностям хода развития населяющих их планктонных альгоценозов и общим закономерностям протекания процессов первичного продуцирования органического вещества. Основными факторами, определяющими специфику прибрежных пелагических экосистем, являются относительная изолированность вследствие мелководности и наличие плотностных барьеров — прибрежных фронтальных зон, отделяющих их от открытых частей акватории; интенсивное перемешивание вод (по той же причине, а также в результате приливотливных

явлений); постоянное воздействие пресного стока (речного или ледникового), обогащенного органическим веществом и биогенными элементами. Все это обуславливает более высокую скорость биогеохимических циклов, удлинение периода активной вегетации микроводорослей и, в конечном итоге, повышенную продуктивность экосистемы в целом. Но при всей своей специфичности каждый прибрежный пелагический альгоценоз обязательно обладает признаками одного из двух вышеуказанных типов — арктического либо субарктического.

Отдельное положение занимают сообщества фитопланктона эстуарных зон, в которых влияние континентального стока настолько велико, что обуславливает постоянную плотностную стратификацию и круглогодичное поступление в экосистему биогенных элементов и растворенной органики. В результате в этих районах формируется совершенно особый гидрологический режим и тип водных масс, который по своим характеристикам не может быть отнесен ни к одному из двух основных независимо от географической локализации.

Необходимо отметить, что сложный рельеф дна Баренцева и Карского морей включает в себя и такие формы, как глубоководные желоба (в северной части акваторий). Однако в данном контексте эти образования могут не рассматриваться, поскольку они не являются отдельными биотопами для фитопланктонных сообществ, так как составляющие их организмы почти полностью сосредоточены в верхнем 50-метровом слое воды, а ниже 100 м встречаются лишь единичные особи.

Перечисленные черты геоморфологии и динамики вод Баренцева и Карского морей не оказывают прямого воздействия на пелагические альгоценозы, но являются определяющими для тех факторов, которые непосредственно влияют на их структуру и функционирование. Традиционно таковыми считаются: 1) тепловой режим; 2) тесно связанная с ним степень ледовитости; 3) уровень инсоляции, напрямую от нее зависящий; 4) концентрация биогенных элементов. Главным из них, согласно классическим представлениям, выступает первый. Годовой цикл развития фитопланктонных сообществ обычно привязывается к гидрологическому и строится по тому же принципу: разделяется на фазы, характеризующиеся в данном случае конкретными биологическими показателями. В разных типах пелагических экосистем набор и последовательность сукцессионных стадий большей частью сходны (хотя имеет место «выпадение» отдельных фаз), но сроки наступления и продолжительность каждой значительно различаются (табл. 16).

В качестве «базового» принят цикл, протекающий в субарктических экосистемах открытого шельфа. По площади они занимают большую часть акватории Баренцева моря — область южнее полярного фронта (приблизительно 75° с. ш.), исключая бассейн Печорского моря. Фактически все это пространство занято водами атлантического происхождения, что определяет однородность таксономической и временной структур фитопланктонных сообществ. Хронология фаз гидрологического цикла здесь (как и во всех участках водоема, не покрывающихся сезонным льдом) определяется режимом прогрева поверхности моря; сезонная стратификация водного столба также имеет термическую природу.

Таблица 16

Годовой цикл развития фитопланктона в экосистемах Баренцева и Карского морей

Экосистемы	Фазы гидрологического цикла						Осенне-зимний ПП
	Зима	Зимне-весенний ПП	Весна	Весенне-летний ПП	Лето	Летне-осенний ПП	
Открытого шельфа субарктические	Фаза покоя	Весенний СЦ	Фаза сбалансированного развития	Осенний СЦ*	Фаза деградации фитоплена	Осенне-зимний ПП	
арктические	Фаза покоя; цветение криофлоры	Ранне-весенний СЦ	Поздне-весенний СЦ	Фаза сбалансированного развития	Фаза деградации фитоплена	Фаза деградации фитоплена; цветение криофлоры	
Прибрежные субарктические	Фаза покоя	Ранне-весенний СЦ	Поздне-весенний СЦ	Ранне-летний СЦ*	Фаза сбалансированного развития	Фаза деградации фитоплена	
арктические	Фаза покоя; цветение криофлоры	Весенний СЦ	сбалансированного развития	Фаза сбалансированного развития	Фаза деградации фитоплена	Фаза деградации фитоплена; цветение криофлоры	
Эстуарные	Фаза покоя; цветение криофлоры	Ранне-весенний СЦ	Поздне-весенний СЦ*	Фаза сбалансированного развития	Фаза деградации фитоплена	Фаза деградации фитоплена; цветение криофлоры	

* Факультативная фаза цикла.

ПРИМЕЧАНИЕ. ПП — переходный период; СЦ — сукцессионный цикл.

Общая продолжительность периода активной вегетации пелагических микроводорослей на субарктическом шельфе составляет примерно 8 мес. Биологическая весна начинается в марте, когда происходит стабильное нарастание количественных характеристик альгоценоза в основном за счет интенсивного развития диатомового комплекса. Представители последнего в мае формируют первый весенний максимум цветения микрофитопланктона, во время которого количественные показатели его развития достигают максимальных годовых значений: более 1 млн кл/л по численности и более 1 мг/л по биомассе (рис. 46). Этот период по продолжительности занимает не более 2–3 недель. На субарктическом шельфе практически весь фитопланктон в этот период представлен арктобореальными неритическими формами. В его составе доминируют колониальные диатомеи из родов *Thalassiosira* и *Chaetoceros*, а также золотистая водоросль *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerh.

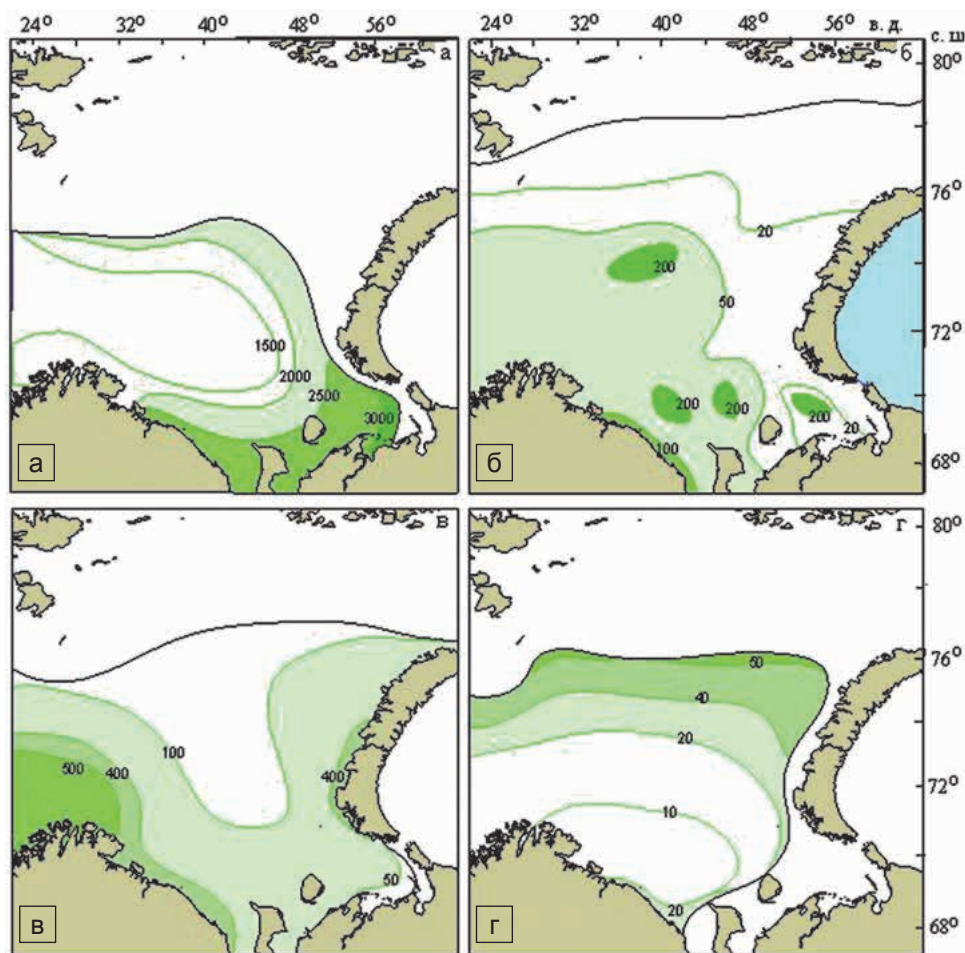


Рис. 46. Распределение биомассы микрофитопланктона на субарктическом шельфе акватории Баренцева моря весной (а), летом (б), осенью (в) и зимой (г), мкг/л

В конце мая—начале июня происходит быстрое падение первично-продукционной активности пелагических водорослей и перераспределение биомассы фитопланктона по вертикали. В поверхностных горизонтах в составе фитопланктонного сообщества ведущее положение занимают группы жгутиковых (в основном Cryptophyceae, Prymnesiophyceae, Chrysophyta и Dinophyta, иногда Prasinophyceae и Raphidophyceae), диатомовые водоросли опускаются на пикноклин, образуя в конце весеннего периода подповерхностный максимум фитопланктона. Быстрое истощение запасов биогенных элементов в поверхностном слое и трофическая активность зоопланктона приводит к спаду количественных показателей и формированию летней фазы сбалансированного развития (рис. 46). В составе микроводорослевых популяций доминирующая роль переходит к автотрофным жгутиковым разнообразного систематического положения (Dinophyta, Chrysophyta и Prymnesiophyceae). В этом структурном состоянии пелагическая экосистема открытого шельфа Баренцева моря пребывает до периода предосенья (август). В сентябре в юго-западной части Баренцева моря формируется хорошо выраженный осенний максимум биомассы фитопланктона (в первую очередь за счет влияния усиливающегося притока с запада более теплых и обогащенных биогенами атлантических вод), представленный крупными океаническими формами динофлагеллят (рис. 46).

Далее численность и биомасса микрофитопланктонного сообщества постепенно снижаются, достигая к началу ноября минимальных зимних значений. Переход к зимнему периоду завершается в шельфовой пелагиали во второй декаде ноября—первой декаде декабря. Зимняя стадия покоя продолжается с ноября по февраль. Ее определяющей чертой является максимальная дезинтегрированность фитопланктонного сообщества. Для этого этапа свойственны низкие значения как количественных показателей (рис. 46), так и видового разнообразия пелагического альгоценоза, фоновыми формами которого являются в основном перидинеи.

Годовой сукцессионный цикл фитопланктона в арктических экосистемах открытого шельфа отличается от «базового» несколькими важными чертами. Так, весна в покрытой льдом арктической пелагиали начинается с формирования прикромочных зон цветения. В составе формирующего их комплекса микроводорослей доминирующее положение занимают ранневесенние неритические диатомовые и некоторые колониальные жгутиковые, такие как *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerh. и *Dinobryon balticum* (Schütt) Lemm. (Post-bloom ..., 1990). Стратифицированное состояние водной толщи, являющееся в данной области акватории результатом не прогрева, а распределения поверхностного слоя в результате таяния льда, сохраняется в арктической пелагиали в период открытой воды до начала активного осенне-зимнего вертикального перемешивания. В итоге в летний период, после окончания весеннего цветения, происходит перераспределение биомассы микроводорослей в столбе воды, и в зоне пикноклина формируется ее подповерхностный максимум, в основном за счет *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerh. и *Thalassiosira* spp.

Кроме того, весь рассматриваемый Арктический шельф в пространственном отношении можно подразделить на три основные зоны: 1) зона глубоководного шельфа — северная часть Баренцева моря, расположенная за полярным фронтом; 2) зона мелководного шельфа — Канино-Колгуевское мелководье и Печорское море; 3) юго-западная часть Карского моря. В каждом из этих бассейнов сукцессионный цикл фитопланктона имеет свои особенности. По мере продвижения в высокие широты осенний пик постепенно выпадает из структуры годового цикла альгоценоза, и сезонная кривая развития приобретает одновершинный характер.

Главной характерной чертой юго-восточного сектора Арктического шельфа Баренцева моря является его мелководность, ввиду чего вся водная толща в холодный период года представляет собой зимний перемешанный слой от поверхности до дна. Весенний период начинается с активного таяния припайных льдов и отступления их кромки по направлению к береговой линии; однако, в силу высокой гидродинамической активности на мелководье этот процесс не приводит к стабильной плотностной стратификации и формированию мигрирующей вслед за отступающим к берегу краем льда типичной прикромочной зоны. На освобожденном пространстве создается благоприятный для развития микроводорослей световой режим и формируется цветение фитопланктона не в виде «классических» прикромочных зон, а во всей толще воды. Начальная его стадия приходится на март и на отдельных участках характеризуется бурным развитием популяций ранневесенних форм центрических диатомовых. Количественные показатели быстро достигают максимальных значений: 100–1000 тыс. кл/л воды по численности и 500–2800 мкг/л по биомассе, нарастание которой осуществляется преимущественно за счет представителей рода *Thalassiosira*. Далее, в течение весеннего периода, их постепенно сменяют более мелкие *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl., *Leptocylindrus danicus* Cl., *Thalassionema nitzschioides* (Grun.) Mereschk. и виды рода *Chaetoceros*. Летний сезон в западной области Печорского моря начинается в конце июня, когда в пелагиали формируется стабильный пикноклин на глубине 5–20 м. Величины численности и биомассы микроводорослей снижаются в несколько раз, при этом почти полностью меняется таксономический состав сообщества: в нем преобладают динофитовые. Доминирующими формами среди них являются *Protoperdinium pellucidum* Bergh, *P. bulla* (Meunier) Balech, *Gyrodinium lachryma* (Meunier) Kof. et Sw., *G. fusiforme* Kof. et Sw., *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Loeblich III; значительную долю по численности составляет мелкая золотистая водоросль *Dinobryon balticum* (Schütt) Lemm., а по биомассе — крупная диатомовая *Rhizosolenia setigera* Bright. (Макаревич, 1996). В начале октября, с разрушением скачка плотности и установлением гомотермии и гомогалинности, наступает осенняя фаза сукцессионного цикла, характеризующаяся неуклонным спадом всех количественных показателей развития альгоценоза. В целом в сообществе преобладают динофлагелляты, однако лидирующее положение по биомассе занимает какой-то один вид на каждом участке акватории. Такая ситуация свидетельствует о том, что фитоценоз находится на стадии деградации. Осенний сукцессионный максимум в Печорском море также не формируется. В ноябре

на акватории водоема начинается процесс льдообразования, и сообщество микроводорослей вступает в зимнюю фазу покоя, сменяющуюся в ранневесенний сезон стадией подледного цветения.

В пелагиали юго-западной части Карского моря вегетационный период фитопланктона значительно короче — около 4 мес., включая время развития криофлоры (Усачев, 1968). Годовой цикл развития пелагических альгоценозов поэтому значительно «редуцирован» и состоит всего из трех стадий: цветение ледовых микроводорослей; ранневесеннее (прикромочное) цветение; поздне-весенняя фаза развития, фактически «вобравшая в себя» и летнюю в качестве завершающего этапа сукцессии (Дружков, Макаревич, 1996). Первая стадия начинается в июне и, в зависимости от географической локализации области акватории (и, соответственно, протяженности наличия ледового покрова), может продолжаться до середины августа. Дать достоверное описание качественных и количественных характеристик сообщества этого периода не представляется возможным, поскольку вопрос об экологическом значении криофлоры, включая специфичность ее состава и величины потоков биомассы между льдом и пелагиалью, остается открытым для экосистем всего Арктического бассейна. Вторая фаза развития, по сути представляющая собой первый сукцессионный цикл, длится с начала июня до конца августа (продвигаясь вслед за отступающей ледовой кромкой) и на ее протяжении комплекс ранневесенних пеннатных диатомовых — *Achnanthes taeniata* Grun., виды родов *Navicula* и *Nitzschia* — сменяется крупными центрическими формами: *Melosira arctica* (Ehr.) Dickie, *Thalassiosira gravis* Cl., *T. hyalina* (Grun.) Gran и др. Численность фитопланктона в этот сезон варьирует от 10 до 250 тыс. кл/л, биомасса — от 10 до 200 мкг/л. Второй сукцессионный цикл продолжается в течение августа–сентября в период открытой воды, когда альгоценоз достигает наибольших количественных показателей: до 1 млн кл/л по численности и до 800 мкг/л по биомассе. В разное время и(или) в различных частях акватории преимущественное участие в их создании могут принимать диатомовые *Thalassiosira gravis* Cl., *T. decipiens* (Grun.) Jörg., *Eucampia zodiacus* Ehr., *Nitzschia delicatissima* Cl., крупные *Chaetoceros* spp., динофлагелляты родов *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Protoperidinium* и золотистая водоросль *Dinobryon balticum* (Schütt) Lemm. Наблюдаемый смешанный состав сообщества позволяет убедительно характеризовать эту стадию сукцессии как поздневесенне-летнюю единую фазу годового цикла (Дружков, Макаревич, 1996). Таким образом, в юго-западной области Карского моря, в отличие от Баренцева, отсутствуют не только осенний, но и выраженный летний, максимумы развития фитопланктона.

Годовой цикл пелагических альгоценозов прибрежных зон в целом подвергается значительному усложнению по сравнению с таковым открытого шельфа. В субарктических прибрежных экосистемах в конце зимы и весной проходят два пика развития микроводорослей — ранне- и поздневесенний. Кроме того, летняя фаза сбалансированного развития, наступающая после установления сезонной стратификации, также начинается раннелетним и завершается осенним максимумами. По мере продвижения на северо-восток последние принимают факультативный характер и формируются лишь в отдельные годы (Дружков,

1997; Сезонные ..., 1997). В начале весенней активности (вторая декада марта) пелагический альгоценоз представлен популяциями ранневесенних форм диатомовых: *Thalassiosira hyalina* (Grun.) Gran, *T. cf. gravida* Cl., *Navicula pelagica* Cl., *N. septentrionalis* (Grun.) Gran, *Nitzschia grunowii* Hasle. Первый весенний максимум развития (наиболее универсальное экологическое событие в прибрежной зоне) приходится на середину апреля и осуществляется за счет неритических арктобореальных диатомовых родов *Thalassiosira*, *Chaetoceros*, *Navicula*, *Nitzschia*. Количественные показатели фитопланктона достигают максимального уровня, который сохраняется в течение нескольких дней: численность колеблется от нескольких сотен тысяч до 2 млн кл/л, а биомасса — от 1 до 3 мг/л. Основное ядро сообщества в этот период сконцентрировано в верхнем 10-метровом слое. Второй весенний максимум (конец мая—начало июня) связан со стоком пресной воды с континента и варьирует в разные годы по времени наступления, по количественным характеристикам и по качественному составу в зависимости от сроков наступления максимума континентального стока. В большинстве случаев он является повторением первого, но с редуцированным набором доминант.

В летний период (с конца июня до конца августа) отмечается повышение в фитопланктонном сообществе роли динофитовых микроводорослей. Кроме того, наблюдается замещение арктобореальных форм космополитными, а неритических — панталассными и океаническими. Необходимо отметить, что летняя фаза сбалансированного развития наиболее вариабельна. Весь набор возможных экологических сценариев можно разделить на два основных типа: 1) летний минимум развития сообщества, представленного мелкими пеннатными диатомовыми и голыми динофлагеллятами; 2) формирование одного сукцессионного цикла в конце июля с последующим спадом активности до конца летнего сезона. В этом случае раннелетний максимум, как правило, практически моноспецифичен и формируется за счет массового развития одного вида планктонных водорослей — *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl., который формирует в этот период более 80 % биомассы микрофитопланктона. Осенний сукцессионный цикл (с середины сентября до начала октября) носит факультативный характер, в этот период в пелагиали доминируют диатомовые рода *Chaetoceros* и динофитовые родов *Ceratium*, *Dinophysis*, *Protoperidinium*. Численность не превышает 2 тыс. кл/л, биомасса — менее 5 мкг/л. Весь зимний период (середина ноября—середина марта) фитопланктонное сообщество находится в стадии покоя и представлено в основном крупными океаническими динофитовыми водорослями космополитного и арктобореального происхождения. Концентрация колеблется от единиц до нескольких десятков клеток в 1 л воды. Основу доминирующего комплекса составляют *Ceratium longipes* (Bail.) Gran, *C. tripos* (O. Müll.) Nitzsch, *Dinophysis norvegica* Clap. et Lachm., *Protoperidinium depressum* (Bail.) Balech.

Основной особенностью арктических прибрежных экосистем является наличие ледового покрова припайного типа. Годовая динамика развития фитопланктонных сообществ здесь фактически полностью определяется ходом его сезонной изменчивости. Так, в прибрежье Печорского моря гидрологический год начинается в конце февраля с активизации популяций неритических диатомовых, а ранневесенний цикл, как и на шельфе, трансформируется

в прикромочное цветение, но у кромки не паковых, а припайных льдов. В марте прибрежный пелагический альгоценоз Печорского моря вступает в начальные стадии весеннего цветения и на отдельных участках характеризуется интенсивным ростом популяций колониальных форм центрических диатомовых. К апрелю уровни численности и биомассы микроводорослей достигают своих максимальных годовых значений, составляя более 500 тыс. кл/л и свыше 2 мг/л соответственно. Доминантами по-прежнему являются диатомовые водоросли родов *Thalassiosira*, *Chaetoceros*, *Navicula*, *Pleurosigma*. Поздневесеннее цветение в данном водоеме формируется несколько позднее (в июне), в период максимума континентального стока (Grönlund et al., 1997), а раннелетний и осенний сукцессионные циклы из структуры годового хода развития сообщества выпадают полностью (Druzhkov et al., 1997).

Еще менее продолжителен (меньше 3 мес.) период активной вегетации фитопланктона в прибрежных зонах арктических архипелагов; в ходе сукцессии фактически отсутствуют ранне- и поздневесенняя, а также осенняя фазы.

Исследования у берегов архипелага Земля Франца-Иосифа позволяют предположить, что прикромочное цветение здесь не формируется вовсе. Интенсивное таяние льда на протяжении апреля–июня сопровождается одновременным поступлением пресной талой воды с ледников и снежников и ветро-волновым перемешиванием, и эти процессы, по-видимому, оказывают негативное воздействие на популяции пелагических микроводорослей. Весенняя стадия развития альгоценоза (июль–август) плавно перетекает в летнюю (август–сентябрь), после чего наступает деградация. Таксономический состав сообщества в августе, по материалам наблюдений, не отличается разнообразием: основная доля в нем принадлежит диатомовым рода *Chaetoceros* и динофлагеллятам рода *Protoperidinium*. При этом, однако, максимум численности создается золотистой водорослью *Dinobryon balticum* (Schütt) Lemm., а вот основную биомассу образуют крупные формы — *C. decipiens* Cl. и *P. ovatum* Pouchet. В целом уровни данных характеристик относительно низки и изменяются в пределах 3.5–89.7 тыс. кл/л и 28.0–40.2 мкг/л соответственно.

В прибрежной пелагиали выводных ледников архипелага Новая Земля имеет место наиболее простой тип сезонного развития арктического прибрежного фитопланктона; в состав годового цикла входит единственный максимум — весенний (прикромочное цветение).

Таким образом, в сообществах в течение вегетационного сезона представлены всего три фазы — цветения флоры припайных льдов, весенний максимум и сбалансированного развития. Сходная ситуация, по-видимому, характерна и прибрежным зонам архипелага Шпицберген (Seasonality ..., 1988; Weslawski et al., 1991). В водах высокой Арктики возможен также экстремальный вариант годового цикла пелагических альгоценозов, ограничивающийся развитием ледовых водорослей.

В Карском море прибрежная экосистема занимает всю акваторию Обь-Енисейского мелководья. В конце февраля в его пелагиали наступает ранневесенняя фаза развития фитоценоза — цветение криофлоры: начинают активно развиваться пелагические пеннатные диатомовые, в основном *Amphiprora hyperborea*

Grun., *Nitzschia frigida* Grun., *Thalassionema nitzschioides* (Grun.) Mereschk., а также представители центрических диатомовых — *Paralia sulcata* (Ehr.) Cl. и виды рода *Thalassiosira*. Биомасса, по многолетним данным, колеблется в пределах 35–103 мкг/л при численности 4–40 тыс. кл/л. В ранневесенний период можно выделить два основных структурных тренда: постепенное нарастание видового разнообразия, численности и биомассы диатомового комплекса и плавный переход доминирующей роли в сообществе от пеннатных форм к центрическим (эта смена в доминировании осуществляется на уровне биомассы 50–100 мкг/л). Выход сообщества на весеннюю фазу экспоненциального роста (начало массового цветения фитопланктона) начинается в апреле (рис. 47). Для этого сезона характерны наибольшие уровни концентраций биогенных элементов и начало разрушения ледового покрова, приводящего к увеличению инсоляции и достижению светового оптимума. Максимум развития пелагического альгоценоза (с уровнем биомассы свыше 1.5 мг/л и высоким таксономическим разнообразием на отдельных точках — до 50 видов) формируется во второй половине мая. Динамика количественных показателей имеет вид остроконечной кривой — резкий взлет сменяется столь же резким спадом значений. Биомасса сообщества нарастает преимущественно за счет водорослей из родов *Thalassiosira* и *Chaetoceros*, помимо них в планктоне присутствуют представители отделов Dinophyta, Chrysophyta и Chlorophyta, но их видовое разнообразие и количественные характеристики не достигают высоких величин. В составе сообщества наблюдается весь спектр экологических форм — океанические, неритические и пресноводные виды, а также формы морского и эстуарного микрофитобентоса.

В июле уровни количественных характеристик фитопланктона достигают своего максимума вегетации (рис. 47): численность — 1000 тыс. кл/л, биомасса — 5000 мкг/л. Основу структуры сообщества в исследуемый период составляют комплексы арктобореальных и космополитных представителей диатомовых и динофитовых микроводорослей: *Melosira varians* Ag., *Aulacosira granulata* (Ehr.) Simonsen, *Thalassiosira antarctica* Comber, *T. gravida* Cl., *Peridiniella catenata* (Lev.) Balech, *Protoperidinium granii* (Ostf.) Balech.

В конце сентября—начале октября на фоне быстрого остывания водной массы начинаются процессы дезинтеграции флористической структуры и постепенного спада количественных показателей развития микроводорослей (рис. 47). К концу сезона численность микроводорослей снижается до 8 тыс. кл/л, биомасса — до 50 мкг/л. На этом этапе вегетации в альгоценозе представлены как виды пресноводного генезиса (преимущественно родов *Aulacosira* и *Melosira*), так и морской фитопланктон (представители диатомовых и динофитовых водорослей); на его протяжении пелагический альгоценоз находится в фазе смешанного синтеза: в пелагиали наблюдаются заметный спад фотосинтетической активности и одновременное усиление роли гетеротрофной компоненты (на начальном этапе описываемой фазы диатомеи составляют 90 % общей массы, т. е. в сообществе сохраняется доминирование облигатных автотрофов, а в конце — примерно 50 %, что происходит в основном за счет увеличения доли миксо- и гетеротрофных динофитовых водорослей). Окончание этой стадии соответствует завершению сезона вегетации и наступлению зимней фазы покоя.

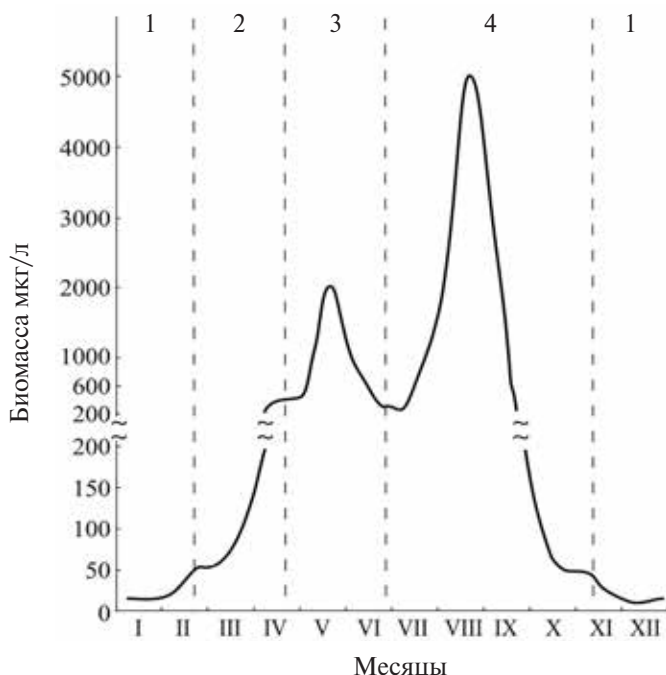


Рис. 47. Схема годовой динамики биомассы пелагических микроводорослей в прибрежной области Карского моря:

1 — зимняя; 2 — ранневесенняя; 3 — весенняя; 4 — летне-осенняя фазы сукцессионного цикла

В эстуарных экосистемах, как уже было отмечено, поступление биогенных элементов с потоком эвтрофированных континентальных вод утрачивает циклический характер. Вследствие этого в годовом сукцессионном цикле пелагических альгоценозов весь теплый период года заполняется одним обширным весенне-летне-осенним «максимумом» с невыраженной структурой отдельных пиков. Так, в Кольском заливе (типичном эстуарном водоеме в бассейне Баренцева моря) активность первичных продуцентов может поддерживаться на высоком уровне даже в течение всего периода полярной ночи. Весеннее развитие фитопланктона в Кольском заливе начинается в марте и характеризуется абсолютным доминированием в сообществе диатомовых водорослей. Пик цветения наступает во второй половине апреля, когда численность организмов достигает до 1 млн кл/л, а биомасса — до 1,5 мг/л; обычно он создается в основном тремя видами диатомей (*Thalassiosira gravida* Cl., *T. nordenskiöldii* Cl., *Chaetoceros socialis* Laud.). В течение мая происходит снижение количественных показателей (до 100–200 тыс. кл/л и 300–400 мкг/л соответственно), и одновременно наблюдается качественная перестройка структуры альгоценоза, в составе которого появляются новые виды (преимущественно динофитовые водоросли), и сообщество достигает наибольшего видового разнообразия. Этот переходный период завершается к июлю, когда пелагический фитоценоз вступает в летнюю фазу

сукцессионного развития: численность организмов составляет 3–4 тыс. кл/л, биомасса — 30–40 мкг/л (Макаревич, 2007). В сообществе в равной степени присутствуют и диатомовые (в основном виды рода *Chaetoceros*), и динофлагелляты, значительно беднее представлены золотистые, зеленые и эвгленовые водоросли. В сентябре наступает осенняя стадия развития альгоценоза, когда в пелагиали начинают преобладать таксоны с миксотрофным и гетеротрофным типами питания, в фитопланктоне наблюдается хорошо выраженное доминирование океанических форм — в основном из отдела динофитовых.

В целом смена весенней фазы сукцессии летней и затем осенней происходит посредством приноса в залив с морскими прибрежными водами комплекса микроводорослей атлантического происхождения; зимняя стадия сукцессии характеризуется угасанием активности альгоценоза — количественные показатели падают до минимальных значений за весь годовой цикл развития (Макаревич, 2007).

Похожая, но несколько отличающаяся картина наблюдается в Печорской губе, значительную часть года покрытой льдом. Здесь, как и в Печорском море, цветение фитопланктона не формируется по мере таяния льда в виде оформленных прикромочных пятен, а развивается во всей толще воды на участках, освобождающихся от ледового покрова по мере его вскрытия и выноса льда в открытую область моря. Выявленного весеннего максимума на акватории Печорской губы, скорее всего, не формируется, и непосредственно вслед за весенним цветением эстуарная экосистема переходит в состояние сбалансированного развития. Начало интенсивного развития микроводорослей в устьевой части губы приходится на конец апреля—первую декаду мая. В сообществе полностью доминируют центрические диатомовые из родов *Thalassiosira* и *Chaetoceros*, а также пеннатная *Nitzschia grunowii* Hasle и золотистая водоросль *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerh. Летний сезон в данном районе начинается в июне, когда в пелагическом альгоценозе по-прежнему преобладают диатомовые: *Aulacosira granulata* (Ehr.) Simonsen, *Asterionella formosa* Hass., *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl., *Chaetoceros wighamii* Bright., *C. constrictus* Gran. В июле состав сообщества несколько меняется: появляются диатомовые *Chaetoceros compressus* Laud., *Paralia sulcata* Ehr., *Rhizosolenia setigera* Bright., и значительную роль начинают играть динофлагелляты рода *Protoperdinium* и золотистая водоросль *Dinobryon balticum* (Schütt) Lemm. В целом в течение лета уровни численности и биомассы фитопланктона колеблются в достаточно широких пределах: от 120 до 850 тыс. кл/л и от 200 до 1100 мкг/л соответственно (Макаревич, 2007). В конце августа пелагический альгоценоз Печорской губы вступает в осеннюю фазу развития, когда количественные показатели снижаются до величин порядка десятков тысяч клеток и десятков микрограммов на 1 л, а видовое разнообразие характеризуется, как и на открытом шельфе, доминированием в сообществе какого-либо одного вида микроводорослей, причем в разных участках водоема эти доминанты различны. Среди последних отмечены диатомовые *Paralia sulcata* Ehr., *Asterionella formosa* Hass., *A. kariana* Grun., *Nitzschia seriata* Cl. При этом на всей акватории, особенно у выхода из губы, более значительную долю по численности в сообществе составляют представители динофитовых водорослей.

В эстуарных областях Карского моря — Обской и Тазовской губах и Енисейском заливе — период свободной воды продолжается не более 3 мес. Тем не менее, в годовом цикле развития пелагических альгоценозов этих зон также можно выделить стандартные сезонные стадии, только характеристики их будут иными, нежели у баренцевоморских. Дело в том, что сообщества фитопланктона в эстуариях двух морей значительно различаются как по количественным, так и по качественным показателям. На большей части акватории Обской губы и Енисейского залива по биомассе абсолютно доминируют эстуарные и пресноводные виды: диатомовые *Aulacosira granulata* (Ehr.) Simonsen, *Asterionella formosa* Hass., *Melosira varians* Ag., *Fragilaria* spp., зеленые нитчатые водоросли родов *Rhizoclonium* и *Ulotrix*, сине-зеленые *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Microcystis aeruginosa* (Ktz.) Elenkin, *Anabaena* spp., *Nostoc* spp. и другие, морские формы встречаются лишь единично (Макаревич, Ларионов, 2001; Ларионов, Макаревич, 2001). При этом сами уровни биомассы достигают экстремально высоких значений для арктических морей: на весеннем пике цветения (июль—начало августа) — до 12 мг/л в южной части Обской губы и до 1.5 мг/л в Енисейском заливе, при численностях 3.2 и 1.5 млн кл/л соответственно (Phytoplankton ..., 2003; Макаревич, 2007). Переход к летнему сезону (август—середина сентября) знаменуется резким спадом показателей обилия одновременно с возрастанием таксономического разнообразия: в сообществе увеличивается количество форм и доля в общей биомассе типично пресноводного комплекса микроводорослей из отделов Chlorophyta и Cyanophyta (весной ими были полностью сформированы фитоценозы в куту Обской губы и устье р. Енисей). К началу октября наступает осенняя сукцессионная стадия, которая характеризуется дальнейшим снижением количественных показателей: численности до 65 тыс. кл/л, биомассы до 500 мкг/л; видовое разнообразие также падает, но при этом почти на всех участках акватории эстуариев регистрируются представители морского фитопланктона: динофитовые рода *Ceratium* и диатомеи рода *Chaetoceros*. Такая структура годового хода развития, по-видимому, объясняется влиянием сильного пресноводного стока и целиком зависит от его сезонной динамики. Благодаря этому, осуществляется мощный выброс энергии, запасенной в речных экосистемах в виде живого и мертвого органического вещества и биогенных элементов; в результате в течение продолжительного периода в водоемах сохраняется активная вегетация микроводорослей (Роль ..., 2003). Именно этим, кстати, может объясняться более высокая продуктивность вод Обской губы по сравнению с Енисейским заливом. Губа длиннее и содержит больший объем воды, а по своим гидродинамическим характеристикам представляет собой скорее озеро, нежели эстуарий, и потому оказывается гигантским резервуаром с оптимальными условиями для развития альгоценозов (Ларионов, Макаревич, 2003). В высоких скоростях экологического метаболизма на протяжении длительного отрезка времени важное значение, по-видимому, имеет также тепловой сток северных рек (Потанин, 1981).

Таким образом, описав разнообразие годовых сукцессионных циклов фитопланктона Баренцева и Карского морей в пелагических экосистемах различного

типа, мы видим, что на разных их стадиях в роли системного регулятора может выступать один из трех факторов среды: тепло, свет, концентрация биогенных элементов. Рассмотрим каждый фактор в отдельности и попытаемся определить их роль.

Температура как возможный фактор регуляции развития фитопланктонных сообществ. Температура воды, безусловно, является важнейшей абиотической характеристикой морских пелагических биотопов, поскольку служит оценкой баланса поступающей в них солнечной энергии. Объем и скорость поступления тепла и его отдачи различны на акватории Арктического бассейна. В частности, незамерзающая область Баренцева моря является таковой именно вследствие компенсации потерь тепла с поверхности за счет преобладания адвективного его притока с атлантическими водами (Кудло, 1970). Однако, временной ход последовательных изменений гидрологических параметров водной толщи, обусловленный в первую очередь таковыми температуры воды, сходен для всех частей водоемов и состоит из серии сменяющих друг друга в течение года периодов, именуемых гидрологическими сезонами. Гидрологическая весна начинается с началом формирования термоклина и совпадает по времени с наступлением положительного теплообмена между морем и атмосферой (апрель—май), длится она обычно около 1.5 мес. Лето характеризуется четко выраженной стратификацией (июнь—июль), его продолжительность составляет 2.5—3.5 мес. Начало осени (сентябрь) в противоположность весне знаменуется возникновением отрицательного бюджета тепла и одновременным разрушением температурной стратификации, длительность этого сезона — 1.5—3 мес. Гидрологическая зима характеризуется полной гомогенностью вод и однородностью вертикального распределения основных гидрологических и гидрохимических характеристик. Это самый длинный сезон в морях Арктического бассейна, он тянется от 5 до 6.5 мес.

В прибрежных экосистемах тепловой режим также является одним из основных факторов, обуславливающих особую структуру сезонной сукцессии пелагических альгоценозов, равно как и общую высокую продуктивность последних (повышенная температура воды в течение всего года вызывает более высокую скорость биохимических реакций — образования и разложения органического вещества). Однако, как уже было отмечено, не менее существенное значение здесь имеют и другие факторы: малая глубина, ограничивающая объем водной толщи, что опять-таки приводит к интенсификации обменных процессов; приливоотливные явления и ветровое перемешивание, способствующие тому же; влияние пресного стока, обеспечивающее постоянное «снабжение» первичных продуцентов биогенными элементами. Также неоднократно выдвигались гипотезы, в которых температуре отводилась первостепенная роль в «пусковом» механизме весеннего цветения фитопланктона в прибрежье. Еще полвека назад М. И. Роухияйнен (1960, 1967) указывала, что в пелагиали Центрального Мурмана его начало всегда стабильно предваряет снижение температуры воды до минимальных годовых значений.

Комплексный биологический мониторинг, проводимый сотрудниками ММБИ в губе Дальнезеленецкая в течение нескольких лет (с интервалом

отбора проб 1–2 сут.), показал, что в этой точке минимум величины этого параметра неизменно приходится на первую декаду марта (по данным Дальнеземецкой гидрометеостанции), и именно в этот момент наступает равновесие в потоках тепла, поступающего с солнечной радиацией ($R_C = 80–90$ кал/см² в сутки) и выделяющегося с поверхности воды (Комплексный ..., 1989). После чего меняется тренд хода значений температуры, и она начинает неуклонно повышаться. Наблюдаемый «перелом» и предвещает непосредственно возрастание количественных показателей развития альгоценоза, причем резкий их подъем начинается лишь спустя примерно 10 сут., характеризующихся некоторым постоянным уровнем (Комплексный ..., 1989). Однако убедительного объяснения данному факту до настоящего времени нет. Есть только косвенное подтверждение, что ключевую роль может играть именно «перелом», а не сами величины температуры (давно известно, по материалам нескольких лет исследований, что в южном баренцевоморском побережье низкие зимние абсолютные ее значения отличаются значительно большей изменчивостью, нежели высокие летние; Гидрологические ..., 1961). Таким образом, вопрос остается открытым: насколько же важна температура в регуляции сезонного развития сообществ пелагических микроводорослей?

В этом плане особый интерес представляют результаты исследований фитопланктона в районе архипелага Земля Франца-Иосифа, проводившихся в 1993–1998 и 2006–2008 гг. в различные гидрологические сезоны. Они позволили четко выделить области с аномально высокими концентрациями клеток, локализованными во внутренних водах архипелага и ближнем побережье. Среднегодовалая биомасса в июле–сентябре составляла здесь примерно 1 мг/л, тогда как в открытой части близлежащей акватории — менее 5 мкг/л. Ко времени формирования ледового покрова (в период гидрологической осени) общее обилие несколько снижалось, однако и в этот период биомасса фитопланктона в прибрежной зоне островов превосходила соответствующее среднее значение для открытых вод на один-два порядка.

Анализ качественного состава пелагической альгофлоры (соотношение долей крупных таксономических групп в общей биомассе сообщества) на различных участках исследованной акватории выявил следующую картину (рис. 48). В проливах между островами и внешних, непосредственно омывающих их, водах в фитоценозе преобладали диатомовые водоросли, значительно превосходя по биомассе все остальные группы. На некотором расстоянии от архипелага постепенно повышалась доля динофлагеллят, которые в отдельных точках занимали лидирующее положение.

Распределение микроводорослей, относящихся к другим таксонам (отделы Chrysophyta и Chlorophyta, классы Cryptophyceae, Prasinophyceae, Euglenophyceae, Nannophyceae), иногда носило мозаичный характер. При этом абсолютные значения биомассы всех этих организмов (в случае их присутствия в сообществе) были невелики во всем исследованном районе, тогда как относительные, по мере продвижения от островов к открытой части бассейна, незначительно возрастали, что явилось следствием снижения доли в альгоценозе диатомовых и динофитовых водорослей.

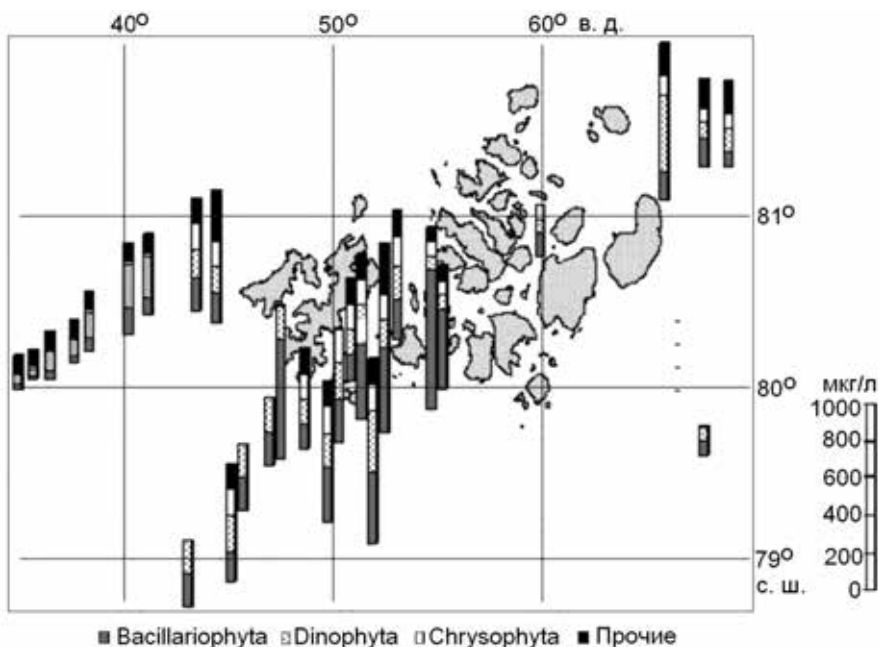


Рис. 48. Пространственное распределение биомассы основных таксономических групп фитопланктона на арктической акватории в районе архипелага Земля Франца-Иосифа (по материалам исследований 1993–1998 и 2006–2008 гг.)

Важно отметить, что остальные перечисленные отделы состояли из представителей, характеризующихся очень малыми размерами клеток, тогда как в составе диатомового и динофитового комплексов, наоборот, преобладали наиболее крупные формы: *Chaetoceros borealis* Bail., *C. decipiens* Cl., *C. diadema* (Ehr.) Gran, *C. teres* Cl.; *Thalassiosira bioculata* (Grun.) Ostf., *T. gravida* Cl., *T. nordenskiöldii* Cl.; *Protoperidinium islandicum* (Pauls.) Balech, *Dinophysis acuminata* Clap. et Lachm., *D. norvegica* Clap. et Lachm., *Ceratium arcticum* (Ehr.) Cl., *C. longipes* (Bail.) Gran, *Gyrodinium nasutum* (Wulff) Schill. и др. Увеличение их концентрации в сообществе приводит к резкому повышению общей биомассы. На всех участках с наибольшими ее значениями именно диатомеи составляют в ней основную долю (рис. 48). Высокая же биомасса водорослей прочих групп может достигаться лишь благодаря бурному росту их численности, что мы и наблюдаем в отдельных, мозаично располагающихся участках внешней акватории. Причиной последнего явления, очевидно, служат в первую очередь гидродинамические факторы, в то время как значительный уровень обилия диатомовых и динофитовых водорослей, составляющих основу альгоценоза, свидетельствует именно о стабильно высокой активности первично-продукционных процессов во внутренней области архипелага.

Следовательно, сообщество микроводорослей высокоширотных вод, омывающих архипелаг Земля Франца-Иосифа, характеризует экосистему данного

участка акватории как типичную прибрежную арктическую (и по таксономическому составу, и по уровням обилия доминирующих видов, групп и фитоценоза в целом), а также демонстрирует сходство количественных показателей развития с таковыми южных высокопродуктивных прибрежных зон Баренцева моря.

Возвращаясь к описанным выше годовым циклам фитопланктонных сообществ прибрежных зон в районе Земли Франца-Иосифа и других арктических архипелагов, мы вынуждены заключить, что их «редуцированность» и выпадение нескольких стадий не могут быть вызваны низкими значениями температуры воды, так как последние сохраняются в течение всего года, а в их изменчивости не обнаруживаются различные тренды и «переломы»; кроме того, они никак не влияют на качественные и количественные характеристики пелагических альгоценозов. При этом выявленное одновременное существование высоко- и низкопродуктивных районов, вероятнее всего, является исключительно следствием разной скорости сукцессионного развития сообществ микроводорослей, которая, в свою очередь, обусловливается местными особенностями гидрологического и гидрохимического режимов водной толщи. Так, узкая прибрежная область и внутренняя акватория архипелага характеризуются активными гидродинамическими процессами и взаимодействием фронтальных зон различного генезиса, приводящими к интенсификации обмена вод и обогащению их биогенными элементами. Последний фактор и обеспечивает пролонгирование периода вегетации фитопланктона и быстрое нарастание его биомассы. Этим можно объяснить и тот факт, что в более поздние сезоны максимум ее концентрации обнаруживался не в поверхностном горизонте, где он находился весной, а глубже, в слое над скачком плотности, в котором к этому времени и были сосредоточены максимальные концентрации биогенов.

Таким образом, температура воды не может рассматриваться как универсальный регулятор хода сукцессии пелагических альгоценозов в арктических морях, определяющий сроки и последовательность наступления отдельных стадий годового цикла. При этом, однако, мы ни в коей мере не можем отрицать вообще какое-либо влияние температуры воды на структуру и функционирование фитопланктонных сообществ и происходящие в них изменения.

Влияние степени инсоляции и концентрации биогенных элементов на рост и развитие пелагических микроводорослей: классические и современные представления. То, что фитопланктон объединяет группы фотоавтотрофных организмов, а фотосинтез невозможен без достаточного количества света — прописные истины. Именно на них базировались все классические концепции, в которых уровню солнечной радиации отводилась роль «выключателя», определяющего длительность периода активного функционирования микроводорослевых сообществ, и на протяжении долгого времени для экосистем пелагиали арктических морей зимний сезон считался стадией «полного покоя», когда прекращаются все процессы жизнедеятельности популяций фитопланктона. Лишь с 1970-х годов бурный всплеск исследований пелагических одноклеточных организмов

с гетеротрофным типом питания показал несостоятельность ортодоксальных взглядов, ограничивающих процессы реминерализации органического вещества исключительно активностью бактериопланктона. На самом деле зимой в пелагиали функционирует сложная система гетеротрофного метаболизма, в которой в переработке органики, депонированной в течение теплого периода года, принимают участие различные группы миксо- и гетеротрофов, относящиеся к нескольким отделам и классам микроводорослей и гетеротрофных жгутиковых, составляющих основу зимнего альгоценоза.

Нами накоплен значительный массив данных, свидетельствующих, что процесс вегетации фитопланктона в эстуарных и прибрежных областях Баренцева и Карского морей не прекращается и в темное время года. Так, результаты проводимого круглогодичного мониторинга в Кольском заливе дают убедительные доказательства, что, как уже указывалось выше, активность первичных продуцентов поддерживается на высоком уровне в течение полярной ночи. В этот период общий ход изменения концентрации клеток фитопланктона характеризуется выраженным спадом в декабре—начале января, но при этом значения данного показателя достигают 1–10 тыс. кл/л, что на один-два порядка превышает величины, установленные для прибрежных экосистем (Сезонные ..., 1997). Важно отметить, что сообщество в этот момент образовано в основном представителями автотрофных групп организмов — диатомовыми водорослями и хлорофиллсодержащими жгутиковыми. Можно предположить, что наряду с гетеротрофным разложением органического вещества (в большом количестве накопленного в эстуарных зонах, находящихся под непосредственным влиянием пресного стока крупных рек, в теплый период года) в пелагиали протекает и процесс фотосинтеза, для которого оказывается достаточным минимальный уровень освещенности.

Что касается арктических прибрежных районов, то многочисленные публикации посвящены результатам, полученным в серии исследований сотрудниками ММБИ в течение нескольких последних десятилетий в замерзающей области бассейна зимой—в начале весны с борта атомных ледоколов. Они свидетельствуют, что на большом участке баренцевоморской акватории — от Канино-Колгуевского мелководья до южного побережья Печорского моря — и большей части Карского моря активизация продукционных процессов начинается уже в период полярной ночи под сплошным покровом льда. Хотя основные работы были проведены в пределах Печорской полыньи, биологическая активность сообщества в это время не могла полностью определяться наличием открытой пелагиали, так как в тот же период в нестационарной Восточной Новоземельской полынье (характеризующейся сходным световым режимом) не наблюдалось даже малейших признаков весеннего «пробуждения» фитопланктона (Макаревич, Дружкова, 2010).

Анализ таксономической структуры и количественных показателей сообщества выявил, что в первую половину февраля его ядро составляют жгутиковые, включая беспанцирные формы динофлагеллят. При этом состав данной группы был практически однороден на всей акватории, тогда как диатомовый комплекс отличался пестротой, уступая динофитовому по биомассе. В конце

февраля сезонное состояние пелагического фитопланктона в Печорском море может быть охарактеризовано как стадия первичной активизации популяций диатомовых. Наблюдается доминирование в составе сообщества пеннатных форм, причем биомасса на этой фазе развития образована в основном одиночными водорослями. Наиболее характерными элементами флоры являются *Amphiprora kjellmanii* Cl., *Cylindrotheca closterium* (Ehr.) Reimann et Lewin, *Gyrosigma fasciola* Ehr., *Navicula/Plagiotropis* spp. и *Pleurosigma stuxbergii* Cl. Единственным исключением служит *Nitzschia grunowii* Hasle, которая, будучи постоянным компонентом флоры, в количественном отношении играет крайне малую роль. В марте сообщество вступает в начальную стадию весеннего цветения и на отдельных станциях отличается бурным развитием популяций ранневесенних диатомовых водорослей. Как это в целом характерно для арктических пелагических экосистем в начале цветения, нарастание биомассы осуществляется преимущественно за счет видов рода *Thalassiosira*: *T. antarctica* Comber, *T. gravida* Cl., *T. hispida* Syvertsen и *T. hyalina* (Grun.) Gran.

Сходная картина наблюдается в этот период и в пелагиали Карского моря, хотя имеет место несовпадение по срокам. С января по март в его юго-западной части планктонные фитопланктоны находятся в типично зимнем состоянии: отсутствуют центрические диатомовые, а единственным постоянным компонентом проб является *Cylindrotheca closterium* (Ehr.) Reimann et Lewin, не достигающая, однако, значительного количественного развития. На Обь-Енисейском мелководье присутствие диатомовых более заметно (в основном в качественном, а не в количественном аспекте). Регулярно в феврале и марте регистрируются пеннатные формы: *Achnanthes taeniata* Grun., *Gyrosigma* spp., *Nitzschia delicatissima* Cl., *N. grunowii* Hasle, *Pleurosigma stuxbergii* Cl. Описанное зимнее состояние карскоморской акватории сохраняется и в середине марта, за исключением едва ощутимых сдвигов в структуре сообщества (некоторая активизация диатомового комплекса) в юго-западной части, где начинается развитие популяций *Coscinodiscus stellaris* Roper, *Nitzschia arctica* Cl., *N. frigida* Grun., *Thalassionema nitzschioides* Grun. и др. И значительно позже, обычно начиная с середины апреля, в водах Обь-Енисейского мелководья отмечается ситуация, аналогичная мартовской в Печорском море; при этом уровень солнечной радиации уже достаточно высок, однако акватория по-прежнему покрыта льдом.

Описывая годовой цикл развития арктических прибрежных пелагических экосистем, мы сознательно не указывали подледное цветение микроводорослей как его отдельную фазу. На самом деле до сих пор не ясно, является ли она самостоятельной, либо представляет собой начальный этап весеннего сукцессионного цикла. Тем не менее, с учетом этого процесса периодизация начальных фаз сукцессионной системы сообщества фитопланктона арктических прибрежных областей может быть скорректирована следующим образом (Макаревич, Дружкова, 2010):

I. Зимняя стадия (первая—вторая декада февраля) — гетеротрофная переработка органического вещества;

II. Ранневесенняя стадия: 1) активизация ранневесеннего диатомового комплекса (третья декада февраля—первая декада марта) — начало процессов

фотосинтеза, 2) бурное нарастание биомассы ранневесенних диатомовых (вторая—третья декада марта) — выход альгоценоза в режим экспоненциального роста.

Следует отметить, что описанный феномен обнаружен именно в районах побережья, непосредственно примыкающих к эстуарным зонам, и не наблюдается на остальной акватории. Однако, анализ материалов планктонных исследований в восточной части Баренцева моря и в принозовоземельских водах, дает основание предположить, что и здесь имеет место аналогичное явление. Уже в мае у ледовой кромки обнаруживаются альгоценозы на разных стадиях весеннего цветения, а в июне практически вся эта область Баренцевоморского бассейна содержит летний комплекс пелагических микроводорослей, что свидетельствует о быстром прохождении сообществом сукцессионного цикла. При общей непродолжительности вегетационного периода фитопланктона на акватории, лишь на короткое время освобождающейся от льда, данные факты могут быть объяснены только тем, что цветение микроводорослей начинается уже в подледной пелагиали, в условиях практически полного отсутствия инсоляции. А все вышеизложенное в конечном итоге означает, что уровень освещенности не может быть фактором, регулирующим годовой ход сукцессионного развития планктонных альгоценозов в арктических морях.

Что касается содержания различных химических веществ в морской воде, то оно, несомненно, является одним из важнейших факторов, оказывающих влияние на развитие фитопланктона. И в первую очередь это касается неорганических соединений: минеральных форм азота, служащих «строительным материалом» для всех фотосинтетиков, и фосфора, являющихся главным звеном энергетических цепей, а также кремния, необходимого диатомовым водорослям, составляющим основу альгофлоры Баренцева и Карского морей. При этом следует учитывать принципиальное отличие данного параметра среды от рассмотренных выше, которое заключается в том, что последние определяются исключительно динамикой климатических процессов и не зависят от функционирования пелагических экосистем. Режим же биогенных элементов в наибольшей степени обусловлен именно биологическими процессами, и все получаемые нами его статические количественные показатели можно рассматривать лишь как одномоментные характеристики непрерывно протекающих реакций обмена и трансформации этих веществ. С этой точки зрения вполне правомерно утверждение, что концентрация биогенов есть биотический фактор (Кашкин, 1963), или применение таких терминов, как «биогидрохимические факторы» (Бруевич, 1948) и «биогидрохимическая система» (Соловьева, Чурбанова, 1980). Справедливо также мнение некоторых исследователей о важности учета в первую очередь не самих величин концентраций биогенных элементов в воде, а скоростей их оборота (Злобин, 1971; Бардан, 1989). Однако заметим, что определение последних ставит ряд специфических методологических проблем.

Неудивительно, что в классической морской гидробиологии содержанию питательных веществ присваивалась роль регулятора развития фитопланктонных сообществ. Открытым, тем не менее, всегда оставался вопрос о механизме его действия. Фактически он сводился к простой формуле: «нет

биогенов — нет роста и размножения клеток» (так же, как и в предыдущем случае: «нет света — нет фотосинтеза»). Иными словами, уровню концентрации биогенных элементов отводилась функция не «пускового», а лимитирующего фактора. В частности, именно их «выеданием» микроводорослями объясняется резкий спад обилия клеток после весеннего цветения. Однако тщательный анализ фактического материала ставит под сомнение такую ортодоксальную точку зрения.

Во-первых, в большинстве случаев гидрохимии отдают себе отчет в различной физиологической значимости как разных форм того или иного биогенного элемента, так и разных биогенов (например, нитратов и фосфатов). Традиционным является отношение к фосфатам как к веществам, быстро включающимся в оборот и способным за короткий срок регенерировать в пределах трофогенного слоя (Позднякова, Виноградов, 1966). Нитраты же, являясь не энергетическим, а «строительным» материалом, имеют более длинный цикл, сравнимый с таковым самих одноклеточных организмов. Тем не менее, чаще всего мы видим значительное сходство картин распределения обоих компонентов, с той лишь разницей, что если нитраты часто оказываются настолько потребленными, что не улавливаются аналитически, то содержание фосфатов практически никогда не бывает равно нулю вследствие быстрой регенерации. Кстати, описанная особенность фосфатов часто привлекала к ним внимание исследователей. Так В. С. Злобин (1971) и С. И. Бардан (1989) в упомянутых работах именно им отводили роль возможного регулирующего фактора биологических процессов. По нашему мнению, учитывая тесную связь гидрохимических и гидробиологических характеристик фитопланктонных сообществ, следует признать данный показатель наиболее чутко и быстро реагирующим на самые различные изменения в процессах функционирования пелагических экосистем, хотя полностью исключить возможность обратной связи нельзя. Очевидно, что при разных скоростях трансформации и времени регенерации конкретных неорганических веществ их лимитирующее воздействие на альгоценоз, если таковое имеет место, также будет различным.

Во-вторых, выше мы приводили убедительные подтверждения, что в эстуарных и близлежащих прибрежных областях именно мощный приток биогенов с пресными водами и высокая бактериальная активность обеспечивают большую длительность периода активного функционирования и размножения пелагических микроводорослей. Но, как было показано, в годовом цикле развития сообществ в этих зонах присутствуют те же пики и спады численности и биомассы, а также смены видовых комплексов, что и в районах, где альгоценозы на определенных стадиях испытывают нехватку питательных веществ. Следовательно, прямого воздействия, обуславливающего смену фаз сукцессионного цикла, дефицит биогенов не оказывает. Кроме того, при внимательном сравнении графиков сезонной изменчивости их концентраций и количественных характеристик фитопланктона не обнаруживается четкого совпадения ни времени наступления максимумов и минимумов, ни продолжительности устойчивых трендов, ни даже фазовых сдвигов, которые могли бы свидетельствовать о стабильном запаздывании реакции сообщества

на изменение параметров среды (Комплексные ..., 1989, 1990; Бардан и др., 1990). И наконец, детальное изучение популяций массовых форм микроводорослей на пике весеннего цветения показывает в них значительное число спор, а в составе фотосинтетических пигментов — большой процент феофитина (продукта распада хлорофилла). Это означает, что процесс деградации альгоценоза начинается задолго до исчерпания запаса биогенных элементов в фотическом слое.

Таким образом, представленный анализ имеющихся данных приводит нас к единственно возможному выводу: структурные перестройки в пелагических фитоценозах (повышение и снижение численности и биомассы, смена доминирующих видов и видовых комплексов и др.) напрямую не зависят от воздействия абиотических факторов. Следовательно, последовательность стадий сукцессионного развития определяется саморегуляцией, т. е. все качественные и количественные изменения в сообществах микроводорослей пелагиали арктических морей происходят благодаря действию заложенных в них внутренних механизмов. Каких именно — на этот счет пока существуют лишь гипотезы. Для примера рассмотрим событие, вызывающее особенно жаркие дискуссии, — резкое снижение концентрации фитопланктона после весеннего цветения. В качестве причин, его вызывающих, могут быть предложены следующие.

1. Наличие генетической программы, обуславливающей прохождение клеткой определенного количества делений (или определенного срока жизни и размножения). Представляется маловероятным, поскольку не объясняет, каким образом у некоторого числа клеток эта продолжительность оказывается больше. Если это сбой программы, то почему из года в год картина повторяется, ведь у пережившего зимний период потомства такой сбой должен был сохраниться.

2. «Старение» клеток вследствие накопления генетического груза негативных мутаций. Отсутствие у одноклеточных водорослей полового размножения и, соответственно, рекомбинаций оставляет им единственный путь «очищения»: резкое снижение плотности популяции. Возникает ситуация, аналогичная «эффекту бутылочного горлышка», только направленному в данном случае на сохранение особей с наименее измененным генотипом.

3. Ослабление жизнеспособности клеток в результате повышения содержания в цитоплазме вредных продуктов распада, а также заражения бактериями и вирусами. «Иммунитет» микроводорослей обеспечивается исключительно лизосомами, которые с течением времени могут не справляться с чужеродными атаками.

4. Наличие внутри сообщества биохимической саморегуляции. Бурно размножающиеся клетки выделяют в среду большое количество экзометаболитов, часть из которых, перейдя пороговое значение концентрации, может стать ингибиторами дальнейшего размножения фитопланктона.

5. Аналогичный механизм, но на уровне экосистемы в целом. При этом ингибиторами могут служить метаболиты, выделяемые как самими

микроводорослями, так и развивающимися макрофитами, организмами зоопланктона и даже бентоса. В таком случае нельзя исключить и существование активаторов, повышение концентрации которых в начале весны и «запускает» процесс цветения.

Какая ситуация имеет место в реальности, является ли одна из перечисленных причин определяющей (либо несколько, либо какая-то иная!) — задача будущих исследований.

2.2. БИОРАЗНООБРАЗИЕ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОНА В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

Функционирование пелагических систем в значительной степени определяется планктонными сообществами, которые включают в себя три основных компонента — бактерио-, фито- и зоопланктон (Виноградов, Шушкина, 1987). Микробы выполняют в экосистеме роль редуцентов. Зоопланктон представляет собой важный компонент пелагических экосистем, связывающий между собой первичных продуцентов (фитопланктон) с более высокими трофическими уровнями (Фомин, 1985; Raymond, 1983; Тимофеев, 2000). Баренцево море — это один из наиболее продуктивных арктических районов Мирового океана, по первичной продукции уступающий только Чукотскому морю (Зенкевич, 1963; Food ..., 2006).

В Баренцевом море ведется промысел таких ценных видов рыб, как треска, пикша, мойва. В значительной степени от количественного развития зоопланктона зависит промысловый потенциал данного региона (Матишов и др., 2011). К настоящему времени накоплен большой объем данных о составе, пространственном распределении и протекании жизненных циклов массовых видов зоопланктона (Тимофеев, 1997, 2000; Food ..., 2006; Дворецкий, Дворецкий, 2011). Тем не менее, остается ряд вопросов, которые разработаны в недостаточной степени.

Ранее была показана возможность использования различных биотических компонентов как индикаторов климатических изменений (Beaugrand, 2005; Brierley, Kingsford, 2009). Имеются данные, свидетельствующие о том, что численность и биомасса зоопланктона в Баренцевом море существенно варьируют в зависимости от климатического режима (Dalpadado et al., 2003). Основным показателем для оценки колебаний климата является температура, которая оказывает существенное воздействие на состав и структуру планктонных сообществ. Ключевой характеристикой любой экосистемы является соотношение организмов разных трофических групп. Этот параметр во многом отражает эффективность использования энергии внутри пелагического сообщества (Виноградов, Шушкина, 1987; Raymond, 1983). Другим важным функциональным показателем любой биологической системы является ее разнообразие, величину которого можно использовать при оценке сложности и устойчивости пелагической экосистемы (Magurran, 1998).

Для выявления особенностей межгодовых вариаций биоразнообразия и трофической структуры зоопланктонных сообществ в южной и центральной частях Баренцева моря в летний период нами были использованы 92 пробы зоопланктона, отобранные на 66 станциях в июле–августе 2003–2009 гг. в ходе рейсов ММБИ КНЦ РАН (рис. 49). На каждой станции СТД-зондом SEACAT SBE 19plus измеряли температуру и соленость во всей водной толще. Отбор проб проводили сетью Джели в слое 100–0 м в открытом море или от дна до поверхности в прибрежных мелководных районах, обработку материала осуществляли по стандартной методике с использованием камеры Богорова и бинокулярного стереомикроскопа МБС-10 (Богоров, 1947; Руководство ..., 1977; Инструкции ..., 2001). При расчетах использовали общую численность планктонных организмов в пробах. Трофическая принадлежность видов (растительоядные, всеядные и хищные) указана согласно опубликованным источникам (Raymont, 1983; Тимофеев, 2000; Trophic ..., 2007) (табл. 17).

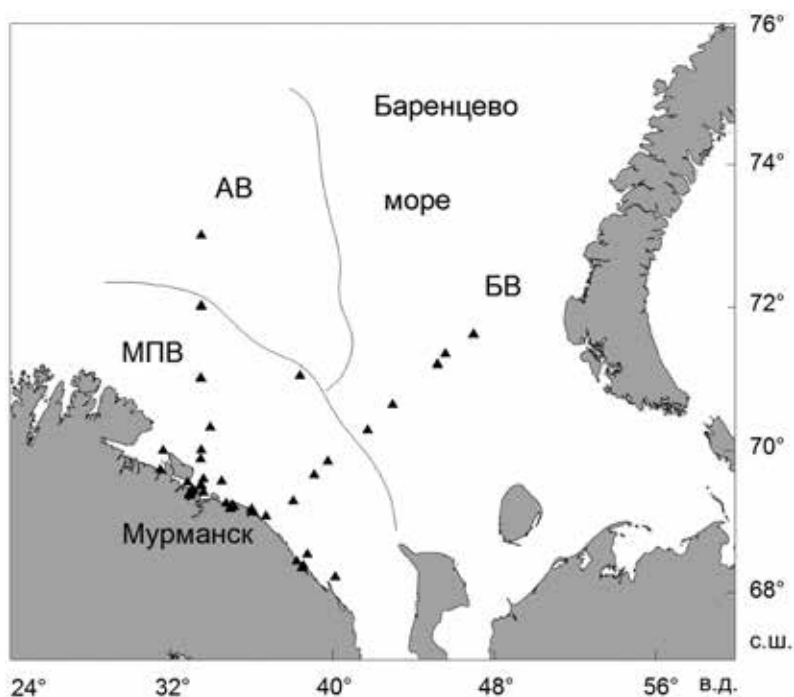


Рис. 49. Расположение станций отбора проб в Баренцевом море в 2003–2009 гг. и границы основных типов водных масс в исследуемом районе (по: Комплексные ..., 2011):

МПВ — мурманская прибрежная; АВ — атлантическая; БВ — баренцевоморская

Основные трофические группы зоопланктона

Трофическая группа	Представители
Растительные	Копеподы родов <i>Calanus</i> , <i>Pseudocalanus</i> , аппендикулярии, птероподы рода <i>Limacina</i> , науплии веслоногих и усонюгих ракообразных
Всеядные	Копеподы родов <i>Acartia</i> , <i>Chiridius</i> , <i>Metridia</i> , <i>Microcalanus</i> , <i>Spinocalanus</i> , <i>Temora</i> , прочие Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida, Poecilostomatoida, Ostracoda, Euphausiacea, Cladocera, Isopoda, Amphipoda, пелагические полихеты рода <i>Tomopteris</i> , личинки донных беспозвоночных
Хищные	Копеподы родов <i>Aetideopsis</i> , <i>Heterorhabdus</i> , <i>Gaetanus</i> , <i>Paraeuchaeta</i> , гребневики, гидромедузы, щетинкочелюстные

Видовое богатство сообществ оценивали на основе общего числа таксонов, идентифицированных в каждом из исследуемых периодов, и среднего количества таксонов в пробе для каждого года. Биологическое разнообразие определяли по индексу Шеннона (1963)

$$H' = -\sum p_i \ln p_i,$$

где p_i — доля особей i -го вида.

Индекс выравненности Пиелу (Pielou, 1966) рассчитывали по формуле

$$E = \frac{H'}{\ln S},$$

где S — количество таксонов в пробе.

Величины концентрации хлорофилла a в поверхностном слое воды и климатического индекса NAO были взяты из источников (www.cpc.noaa.gov; www.oceancolor.gsfc.nasa.gov). В районе исследования присутствуют мурманские прибрежные, атлантические и баренцевоморские воды (Батиметрические ..., 2011). Указанные водные массы представляют собой в той или иной степени модифицированные воды атлантического происхождения (Food ..., 2006), поэтому океанографические и биологические данные были сгруппированы в единые массивы по годам.

Обработку данных проводили средствами описательной статистики. Все средние значения в работе представлены со стандартной ошибкой ($\pm SE$). Перед статистическим анализом данные проверяли на нормальность при помощи теста Куртозиса. Сравнение количественных показателей разных лет проводили при помощи однофакторного дисперсионного анализа в случае нормального распределения данных, в противном случае применяли непараметрический тест Краскела-Уоллиса. Для выявления связей между обилием разных трофических групп и средней температурой воды применяли регрессионный анализ.

Температура воды в слое облова (0–100 м или 0 м–дно) варьировала от 4.9 до 10.0 °С (средняя — 7.1 ± 0.2 °С), максимальная величина была зарегистрирована в августе 2006 г., минимальная — в августе 2009 г., соленость изменялась от 28.59 до 34.77 psu (средняя — 33.87 ± 0.15 psu). Отмечался выраженный тренд повышения средней температуры воды в 2003–2006 гг., после чего следовал спад (рис. 50). Сравнение температуры и солености вод в летние периоды разных лет выявило существенные отличия в Баренцевом море (табл. 18).

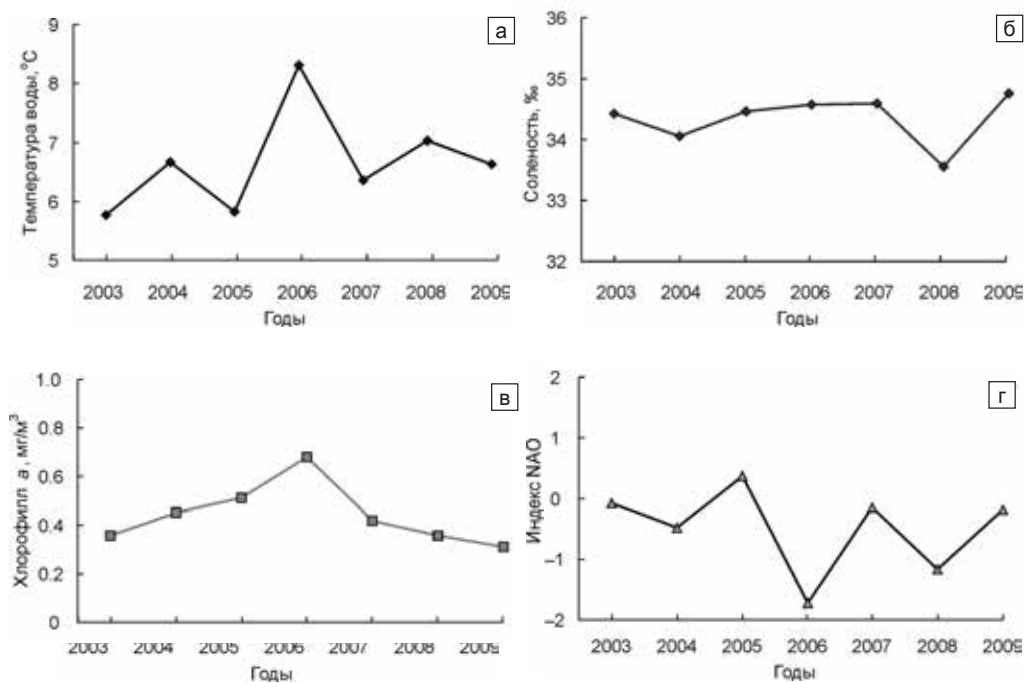


Рис. 50. Вариации средних показателей температуры (а), солености (б), концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое (в) летом 2003–2009 гг. и индекса NAO в августе (г) в Баренцевом море

Наибольшие различия были отмечены в 2006 г. (аномально высокая температура воды). Вариации других факторов (соленость, концентрация хлорофилла *a* в поверхностном слое и индекс NAO) показаны на рис. 50. Между климатическим индексом NAO и средней температурой воды (T , °С) в августе была найдена тесная корреляционная связь:

$$\text{NAO} = -0.785T + 4.737 \quad (R^2 = 0.883, F = 38.042, p < 0.05).$$

Соотношение численности фитофагов, эврифагов и хищных форм сильно колебалось в исследованный период времени. Наибольшая доля растительной фауны была отмечена в 2006 г. (78.0 %), наименьшая — в 2008 г. (5.6 %). Средний вклад данной группы в суммарное обилие зоопланктона составил 21.3 ± 1.8 %. Напротив, самая высокая относительная численность

всеядных планктеров была зарегистрирована в 2008 г. (94.3 %), самая низкая — в 2006 г. (21.7 %), средняя величина — 77.1 ± 1.8 %. Вклад хищных форм изменялся от 0 до 9.1 % (1.6 ± 0.3 %), при этом минимальное значение было отмечено в 2009 г., максимальное — в 2007 г. На рисунке 51 показаны межгодовые вариации средней доли каждой трофической группы в структуре зоопланктонного сообщества.

Таблица 18

Результаты парных сравнений средней температуры (над диагональю) и солёности (под диагональю) воды в южной части Баренцева моря летом 2003–2009 гг.

Год	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009
2003	×	< 0.001	0.699	< 0.001	0.010	< 0.001	0.038
2004	0.038	×	0.083	0.015	1.000	< 0.001	0.900
2005	0.578	0.315	×	0.009	0.108	< 0.001	0.238
2006	0.226	0.015	0.888	×	0.029	0.576	0.017
2007	0.454	0.169	0.203	0.023	×	< 0.001	0.520
2008	< 0.001	< 0.001	0.003	< 0.001	< 0.001	×	< 0.001
2009	0.017	0.004	0.150	0.018	< 0.001	< 0.001	×

ПРИМЕЧАНИЕ. Жирным шрифтом отмечены значимые отличия. Уровень значимости отличий согласно однофакторному дисперсионному анализу или тесту Краскела-Уоллиса.

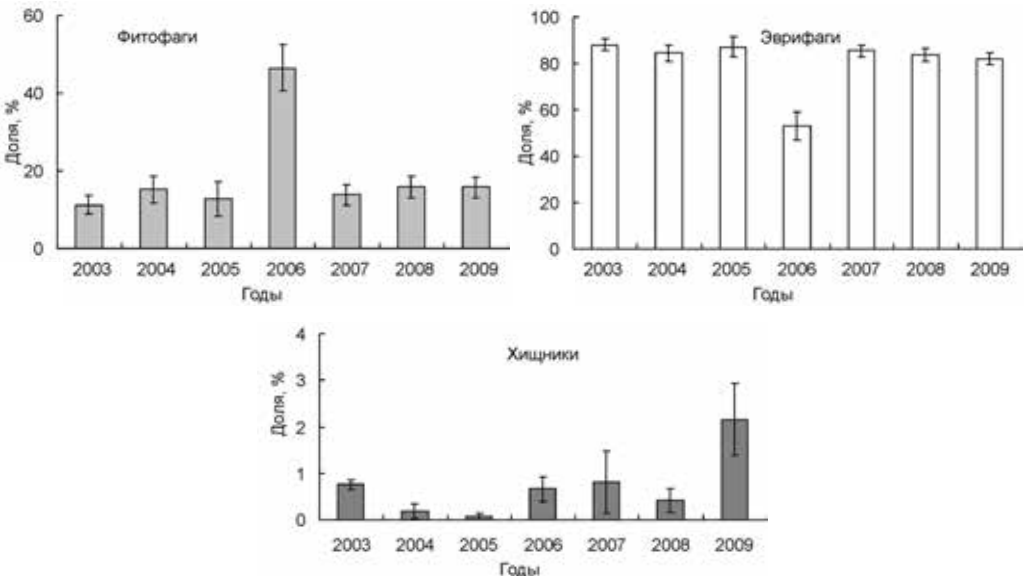


Рис. 51. Вариации средней доли фитофагов, эврифагов и хищных форм зоопланктона в Баренцевом море летом 2003–2009 гг.

Индекс Шеннона для зоопланктонных сообществ был максимальным в 2008 г. (2.72), минимальным в 2006 г. (0.58). В среднем этот показатель составил 1.94 ± 0.06 . Каких-либо трендов в его колебаниях не прослеживалось (рис. 52). Индекс выравненности Пиелу изменялся от 0.50 (в 2006 г.) до 0.73 (в 2004 г.) (рис. 52). Значительная ежегодная вариация была отмечена для общего количества таксонов и среднего числа таксонов в пробе (рис. 52). В обоих случаях максимальные значения отмечали в 2006 г. (41 и 25 соответственно), после этого наблюдалось их плавное снижение.

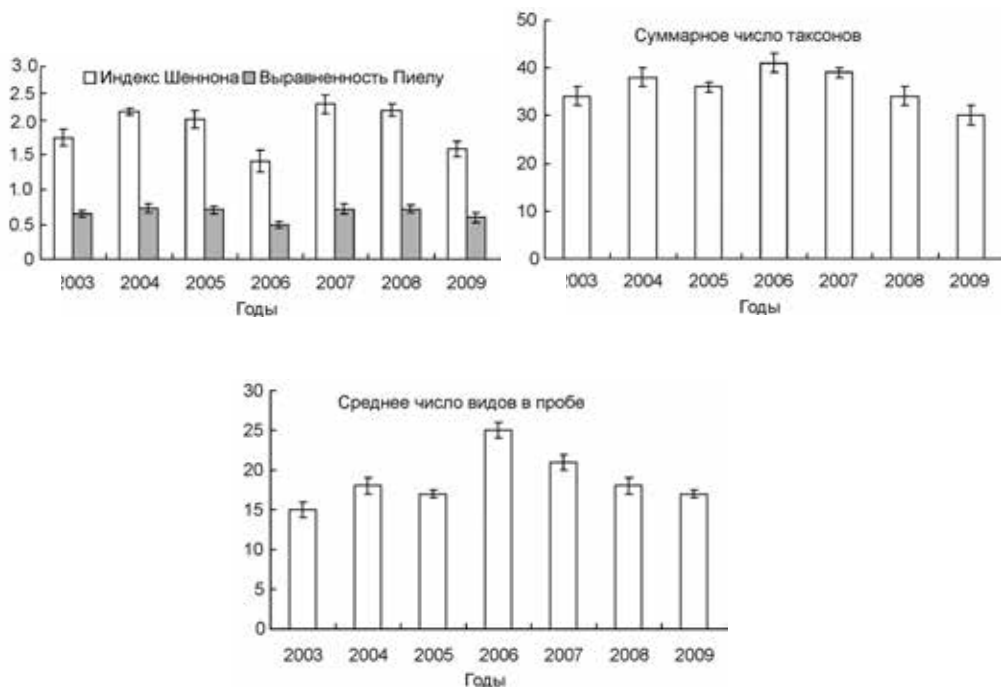


Рис 52. Вариации биоразнообразия, суммарного числа таксонов и среднего числа таксонов зоопланктона в пробе в Баренцевом море летом 2003–2009 гг.

Регрессионный анализ выявил наличие тесной связи относительной численности фитофагов и эврифагов со средней температурой воды. Причем в первом случае отмечалось увеличение обилия с ростом температуры, во втором — его снижение (табл. 19). Соленость воды не оказывала статистически значимого влияния на трофическую структуру зоопланктона южной части Баренцева моря. Доля фитофагов в сообществе положительно коррелирует с концентрацией хлорофилла *a* в поверхностном слое, доля эврифагов — отрицательно (табл. 19). С ростом климатического индекса NAO отмечалось статистически достоверное снижение относительного обилия растительных форм и повышение доли всеядных (табл. 19).

Таблица 19

Зависимость доли фитофагов, эврифагов и хищных форм зоопланктона от гидрологических и климатических факторов в южной части Баренцева моря летом 2003–2009 гг., %

Трофическая группа	<i>a</i>	<i>b</i>	R^2	<i>r</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
$y = aT + b$						
Фитофаги	13.01	−67.82	0.825	0.908	23.507	0.005
Эврифаги	−13.06	167.43	0.828	−0.910	24.137	0.004
Хищные	0.05	0.38	0.004	0.064	0.020	0.892
$y = aS' + b$						
Фитофаги	5.76	−178.94	0.037	0.192	0.192	0.679
Эврифаги	−6.66	309.37	0.049	−0.222	0.260	0.632
Хищные	0.91	−30.44	0.292	0.540	2.061	0.211
$y = aChl + b$						
Фитофаги	81.13	−17.08	0.665	0.816	9.938	0.025
Эврифаги	−78.62	115.25	0.623	−0.789	8.253	0.035
Хищные	−2.51	1.83	0.202	−0.449	1.264	0.312
$y = aNAO_a + b$						
Фитофаги	−13.97	11.95	0.663	−0.814	9.817	0.026
Эврифаги	13.91	87.29	0.655	0.809	9.481	0.027
Хищные	0.06	0.75	0.004	0.062	0.019	0.895

ПРИМЕЧАНИЕ. Здесь и в табл. 20: *a*, *b* — коэффициенты уравнения линейной регрессии; R^2 — коэффициент детерминации; *r* — коэффициент корреляции; *F* — величина критерия Фишера; *P* — уровень значимости; *T* — средняя температура воды; *S'* — средняя соленость в слое облова; *Chl* — средняя концентрация хлорофилла *a* в поверхностном слое (мг/м³); NAO_a — индекс NAO для августа. Жирным шрифтом отмечены значимые отличия.

Общее число таксонов, идентифицированных в каждом из исследуемых периодов, среднее количество таксонов в пробе для каждого года, индекс Шеннона и выравненность Пиелу были слабо связаны с соленостью воды и индексом NAO (табл. 20). С ростом средней температуры и содержания хлорофилла *a* в воде происходило статистически значимое повышение среднего числа таксонов в пробе (табл. 20). Такая же связь была отмечена между общим количеством таксонов в каждом году и концентрацией хлорофилла *a*.

Зависимость биоразнообразия зоопланктона Баренцева моря
от гидрологических факторов среды летом 2003–2009 гг., %

Показатель	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>r</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
$y = aT + b$						
<i>H'</i>	−0.17	3.01	0.215	−0.464	1.371	0.294
<i>E</i>	−0.04	0.96	0.213	−0.462	1.359	0.296
<i>N</i> _t	1.95	23.05	0.206	0.454	1.300	0.306
<i>N</i> _s	3.20	−2.57	0.699	0.836	11.607	0.019
$y = aS' + b$						
<i>H'</i>	−0.41	15.94	0.291	−0.539	2.047	0.212
<i>E</i>	−0.11	4.49	0.281	−0.529	1.952	0.221
<i>N</i> _t	0.27	26.61	0.001	0.031	0.005	0.948
<i>N</i> _s	1.56	−34.95	0.038	0.196	0.199	0.674
$y = aChl + b$						
<i>H'</i>	−0.86	2.27	0.116	−0.341	0.657	0.454
<i>E</i>	−0.34	0.81	0.238	−0.487	1.557	0.267
<i>N</i> _t	24.38	25.24	0.672	0.820	10.245	0.024
<i>N</i> _s	20.64	9.60	0.603	0.777	7.606	0.040
$y = aNAO_a + b$						
<i>H'</i>	−0.01	1.89	0.002	−0.050	0.012	0.916
<i>E</i>	0.06	0.69	0.282	0.529	1.946	0.222
<i>N</i> _t	−2.06	35.00	0.162	−0.402	0.966	0.371
<i>N</i> _s	−3.23	17.14	0.498	−0.705	4.954	0.077

ПРИМЕЧАНИЕ. *N*_t — общее количество таксонов; *N*_s — среднее количество видов в пробе.

Нами проанализированы межгодовые колебания трофической структуры и биоразнообразия зоопланктонных сообществ Баренцева моря. Период наших исследований охватывал начало первого десятилетия XXI в. Следует отметить, что в Арктическом регионе данный временной отрезок характеризуется процессами потепления, связанными с усиленным притоком теплых атлантических вод (Комплексные ..., 2011). Вместе с тем, с 2006 г. отмечается

снижение средней температуры воды в Баренцевом море (Матишов, 2010). Выявленную тенденцию подтверждают колебания средней температуры воды в 2003–2009 гг. (рис. 50).

Ранее было установлено, что в условиях теплых лет существенно возрастают количественные показатели зоопланктона — численность и биомасса (Тимофеев, 2001; Dalpadado et al., 2003; Дворецкий, Дворецкий, 2010а,б). Как показали наши исследования, резкое повышение температуры воды может вести и к существенной перестройке трофической структуры зоопланктонного сообщества. При этом значительно возрастает доля фитофагов (рис. 51). Подобное явление может объясняться увеличением скорости размножения массовых представителей баренцевоморского зоопланктона. Поскольку доминирующими по численности видами являются веслоногие рачки рода *Calanus*, которые являются растительноядными (Raymont, 1983; Тимофеев, 2000), такой сценарий кажется вполне вероятным. Другим подтверждением этого факта является то, что в более теплые годы индекс зрелости *C. finmarchicus* гораздо выше, чем в холодные, и его нерест начинается раньше (Тимофеев, 1997, 2000). Согласно более ранним исследованиям (Тимофеев, 2001), биомасса зоопланктона в прибрежье Баренцева моря напрямую зависит от индекса NAO, который возрастал с ростом температуры. В нашем случае была найдена отрицательная связь между этими двумя показателями, поэтому увеличение относительной численности фитофагов кажется закономерным. Наше предположение во многом согласуется результатами модельного исследования влияния климата на зоопланктон Баренцева моря (Impact ..., 2008).

Однако без избытка пищи увеличение обилия не происходит (Raymont, 1983). Для оценки величины кормовой базы мы использовали концентрацию хлорофилла *a* в поверхностном слое воды. Ранее было отмечено хорошее соответствие между данными спутниковых наблюдений и непосредственно измеряемыми величинами содержания фитопигментов в арктических морях (Оптические ..., 2010), что позволяет использовать их для анализа связей с другими биотическими показателями.

Мы выявили прямую зависимость доли растительноядных форм от содержания хлорофилла *a* (табл. 19). Согласно более ранним исследованиям (Тимофеев, 2000), в прибрежной зоне южной части Баренцева моря температура воды не оказывает влияния на общую биомассу фитопланктона, но определяет время максимального развития микроводорослей. В теплые годы этот период регистрируется раньше, чем в холодные, что и обеспечивает эффективный рост и размножение фитофагов. С другой стороны, мы обнаружили снижение доли эврифагов в ответ на повышение средней температуры воды и концентрации хлорофилла *a*. Это опосредованно связано с увеличением доли фитофагов в сообществе, скорее всего, за счет конкуренции за жизненное пространство в условиях колебаний климата (Brierley, Kingsford, 2009).

Отсутствие корреляции между соленостью и трофической структурой зоопланктонного сообщества объясняется особенностями района исследования. В прибрежье Баренцева моря соленость оказывает наибольшее влияние на

планктон в основном в местах интенсивного речного стока, главным образом в Печорском море (Тимофеев, 2000; Dvoretzky, Dvoretzky, 2009). Доля хищных организмов также не зависит от влияния абиотических факторов. Скорее всего, на них большее влияние оказывает концентрация пищи, нежели гидрологические условия, как указывалось ранее для других районов Мирового океана (Raymont, 1983).

Биологическое разнообразие зоопланктона в ряде случаев используется для оценки влияния климата на морские экосистемы (Biodiversity ..., 1998; Hooff, Peterson, 2006). Долговременные работы по оценке биоразнообразия зоопланктона Баренцева моря отсутствуют. Наши данные охватывают в основном летний период, что препятствует детальному анализу межгодовой изменчивости биологического разнообразия. Возможно, этим и объясняется то, что мы не выявили статистически значимых связей между индексом Шеннона, которым оценивалось биоразнообразие зоопланктонных сообществ, а также средней температурой воды и индексом NAO. Однако необходимо отметить, что в аномально теплый 2006 г. среднее значение индекса Шеннона и выравненность Пиелу были минимальными. Следовательно, сообщество в данный период имело достаточно простую организацию, т. е. основу его численности составляли несколько массовых таксонов, в нашем случае — растительноядные ракообразные *Calanus* и *Pseudocalanus*, на долю которых приходилось более 60 % суммарной численности (Дворецкий, Дворецкий, 2010а), а обилие эврифагов, обеспечивающих видовое разнообразие, резко снизилось.

Вместе с тем, с ростом температуры и концентрации хлорофилла *a* возрастает среднее количество видов в пробе. Основная причина этого, на наш взгляд, влияние течений. В теплые годы возрастает приток теплых атлантических вод в Баренцево море, что может вести к появлению нетипичных для данной акватории бореальных видов (Фомин, 1978; Дворецкий, Дворецкий, 2010б). Таким образом, согласно нашим данным, повышение температуры воды ведет к повышению обилия продуцентов и консументов первого порядка, тогда как на более высоких трофических уровнях зоопланктонного сообщества, подобный эффект не прослеживается. По всей видимости, это связано с особенностями функционирования субарктических морских экосистем. Процесс первичного продуцирования в которых характеризуется выраженной цикличностью. Пик цветения фитопланктона в южной части моря отмечается в апреле–мае (Фомин, 1985; Тимофеев, 1997). Биомасса и продукция зоопланктона, формируемые почти исключительно растительноядными копеподами (Тимофеев, 1997, 2000), максимальны летом, что отмечалось и в нашем исследовании. Хищные формы планктона (сагитты, гребневики, медузы) развиваются в массе в конце лета–начале осени (Зеликман, 1977). Видимо по этой причине мы не зарегистрировали рост обилия вторичных консументов.

Таким образом, мы обнаружили существенную изменчивость трофической структуры сообществ зоопланктона летом в южной части Баренцева моря в условиях изменения климата. Среди внешних факторов наибольшее влияние

на соотношение фитофагов и эврифагов оказывали средняя температура воды, содержание хлорофилла a в воде и величина индекса NAO. Потепление вызвало резкое увеличение относительной численности растительноядных форм. В свою очередь, биоразнообразие, оцененное с помощью индекса Шеннона, слабо зависело от климатических условий. Более подходящим критерием влияния климата на зоопланктонные сообщества следует признать среднее количество видов в пробе.

2.3. ЗООБЕНТОС СУБЛИТОРАЛИ ГУБ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Зообентос, обладая очень высоким видовым разнообразием, значительной биомассой и численностью, является важным компонентом морских экосистем. Это и среда обитания, и кормовая база для многих организмов.

Распределение зообентоса определяется параметрами среды обитания (температурой, соленостью, придонных вод, особенностями биотопов). Межгодовая изменчивость температуры и солености связана с глобальными океанологическими процессами и климатическими колебаниями (Бойцов, 2006; Карсаков, 2009; Matishov et al., 2009a). В глубоководных районах моря сезонные колебания придонных температур считаются незначительными (Бойцов, 2006). В прибрежной зоне моря сезонная и межгодовая вариабельность температуры и солености наиболее высока. Условия среды этой зоны определяются Прибрежным течением, которое проходит вдоль побережья Северной Европы, принимая на себя стоки вод норвежских фьордов (Филатова, 1938; Карсаков, 2009; Introduction ..., 2011).

Донная фауна прибрежных районов Кольского полуострова исследована недостаточно. На данный момент имеются сведения по отдельным разрозненным участкам побережья (Филатова, 1938; Милославская, 1958; Зонтова, 1958; Зацепин, 1962; Донные ..., 1993, Анисимова, Фролова, 1994; Погребов, Филиппов, 1994; Кольский ..., 1997, 2009; Донная ..., 2003; Соколов, Штрик, 2003; Современное ..., 2007; Побережье ..., 2009; Биоразнообразие ..., 2009; Бритаев и др., 2010; Особенности ..., 2012). Однако все эти работы выполнены с применением различных методов исследований, что вызывает определенные трудности при анализе распределения зообентоса вдоль побережья.

Прибрежная зона Баренцева моря в 1950–1990 гг. активно исследовалась сотрудниками Мурманского морского биологического института. Была сформулирована концепция морских краевых водоемов (Семенов, 1990), которая стала теоретической базой комплексных исследований губ и заливов Кольского полуострова.

Береговая линия Кольского полуострова изрезана губами и заливами. Большинство губ на западе побережья фьордового типа, многие из них имеют на входе мелководные подводные пороги, за которыми располагаются более глубоководные желоба. Такой рельеф затрудняет смену вод в придонных слоях желобов. В прибрежье Кольского полуострова наблюдаются сравнительно большие глубины, например, у Западного Мурмана — до 300 м, у Восточного — до 100–150 м.

Субстраты меняются от каменисто-валунного и песчано-ракушечного в мелководной зоне до илистого песка и ила на больших глубинах. В западной части Мурманского побережья преобладают илисто-песчаные грунты, а восточной — пески (Зацепин, 1962).

Особенностью гидрологического режима в побережье является наличие теплой Прибрежной ветви Мурманского течения. Заметнее всего течение оказывает влияние на западный и центральный районы побережья Мурмана (Филатова, 1938; Зацепин, 1962; Introduction ..., 2011). В придонных слоях прибрежной зоны колебания солености воды минимальные. Температура здесь варьирует более значительно. У берегов Восточного Мурмана температура придонной воды обычно на 1–2 °С ниже, чем у берегов западной и центральной частей. Амплитуда колебаний температуры придонного слоя максимальна на мелководьях (до 7–8 °С) и снижается в более глубоководных участках (до 2–3 °С) (Милославская, 1958).

Для изучения зообентоса на побережье Мурмана было выбрано пять губ различного типа в западной и восточной частях побережья с разными условиями среды.

Губа Ура относится к фьордовому типу второго порядка, расположена в западной части Кольского полуострова, открывается в Мотовский залив, характеризуется сложной конфигурацией береговой линии. Длина губы 22.5 км, ширина при входе 8.5 км. Морфологически акваторию губы можно разделить на западный (38 % общей акватории) и восточный (15 %) рукава, на центральную (42 %) и куттовую части (5 %). Максимальная глубина 320 м, минимальная — 6.4 м. Берега в основном скалистые. В губу впадают несколько рек: Малая Ура, Большая Ура и Чан. Глубина у входа в восточный рукав 20–30 м, далее к югу она увеличивается до 125 м, затем опять уменьшается. Грунт у входа в восточный рукав каменистый или песчаный. В губе и вблизи берегов грунты в основном каменистые (Люция ..., 1983).

Губа Долгая — первого порядка, относится к фьордовому типу и расположена восточнее Кольского залива (Восточный Мурман). Она имеет площадь 5.6 км² и открыта на север–северо-восток. Длина губы примерно 6 км, ширина — 0.5–1 км. В устьевой части губа отделена от моря мелководным порогом (11–14 м). В центральной части губы находится котловина глубиной 96–98 м. К куттовой части глубина уменьшается, здесь образуется обширный песчаный пляж. В кут губы впадает небольшая речка Долгая и ручей. Подводный береговой склон губы имеет значительную крутизну. На середине губы, ближе к восточному берегу, расположена мелководная банка с глубиной 10–20 м. Грунты в центральной глубоководной части представлены илистыми песками с примесью камней и ракуши. В прибрежной зоне характерны выходы скальных пород и россыпи валунов. Донные осадки в районе мелководного порога на выходе из губы представлены крупнозернистыми песками. На банке в центральной части губы песок с галькой и литотамниевыми обломками (Анисимова, Фролова, 1994).

Губа Териберская — открытая, короткая губа первого порядка. Она впадает в берег между мысами Долгий и Териберский. Ширина на входе 5.7 км,

длина губы 6.5 км. Губа делится на две части: внешнюю, или северную, и внутреннюю, или южную. Восточный район внешней части — губа Орловка, в ее южный берег вдается губа Завалишина. Во внутренней части Териберской губы находятся губы Лодейная и Корабельная. В вершину внутренней части губы впадает р. Териберка. Берега губы высокие и крутые, особенно северо-восточный берег. Южный берег внутренней части губы песчаный, низкий. Глубина во внешней части губы 20–120 м, во внутренней — 20–80 м. Грунт в центре внешней части губы у северо-восточного берега илесто-песчаный, во внутренней части губы преобладают песчаные осадки (Лоция ..., 1983).

Губа Ярнышная — первого порядка открытого типа. Расположена на побережье Восточного Мурмана. Наибольшая ширина в устье достигает 2.1 км, наименьшая (в куту) — примерно 175 м. Губа вдается в глубь Кольского полуострова на 6 км, не образуя ни одной закрытой бухты. Берега северной части губы крутые. На берегах средней и южной частей губы возвышаются холмы с пологими склонами. В вершину губы впадает ручей. В кутовой части губы глубина составляет 3–9 м. В северной части губы есть небольшой ковш глубиной до 86 м. Илистые грунты встречаются в куту губы. Песок с битой ракушкой занимает большую часть губы, за исключением прибрежных участков, где преобладают каменистые грунты (Шаронов, 1948; Лоция ..., 1983).

Губа Дальнезеленецкая¹ — первого порядка закрытого типа. Она вдается в берег между мысами Дернистый и Зеленецкий. Ее ширина на выходе составляет примерно 1.6 км. Губа почти квадратной формы, в ширину достигает 2 км. В средней части губы лежат острова Зеленецкие. В южной части губа распадается на две бухты — Оскара и Дальний пляж. В кут Дальнего пляжа впадает ручей. Глубина в центральной части губы не превышает 15–18 м. Грунт в ее средней части преимущественно илесто-песчаный с примесью камней, а на выходе — скалы и камни, где глубина быстро возрастает и превышает 100 м уже в 3–5 км от берега (Ушаков, 1948; Лоция ..., 1983).

Работы по сбору материала проводились в губах Ура (2006, 2007 гг. — 25 станций), Долгая (2008, 2009 гг. — 16 станций), Ярнышная (2006, 2009 гг. — 9 станций), Дальнезеленецкая (2009 г. — 8 станций) и Териберская (2010 г. — 17 станций) (рис. 53, прил. I). Всего собрано 225 проб.

На глубине более 20 м пробы отбирали с борта судна дночерпателями ван-Вина с площадью захвата 0.1 м² и Петерсена с площадью захвата 0.025 м². В верхней сублиторали (до глубины 15–20 м) отбор проб зообентоса выполнял водолаз с использованием специально оборудованной бортиком и коллекторным мешком учетной рамки площадью 0.0625 м². На каждой станции было отобрано по 3 пробы, которые промывали через капроновое сито с размером ячеей 0.5–0.75 мм. Оставшийся после промывки грунт вместе с организмами фиксировали 4 %-ным формальдегидом, нейтрализованным бурой.

¹ Согласно «Лоции Баренцева моря» (Ч. II (№ 1112). СПб.: ГУНиО МО, 1995. 464 с.), губа Дальнезеленецкая называется Зеленецкая, однако в книге мы будем использовать прежнее название.

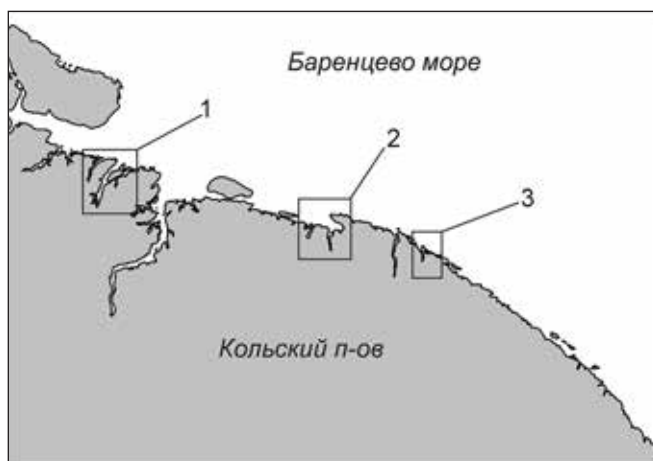


Рис. 53. Карта-схема сбора материала в губах побережья Кольского полуострова в 2006–2010 гг.:

1 — Ура; 2 — Долгая и Териберская; 3 — Ярнышная и Дальнезеленецкая

В камеральных условиях беспозвоночных отделяли от грунта, сортировали по таксономическим группам и переводили в 70 %-ный этиловый спирт. В пробе определяли видовой состав, подсчитывали количество особей каждого вида и определяли их массу на торсионных весах с точностью до 0.001 г, предварительно обсушивая на фильтровальной бумаге. При взвешивании полихет масса трубок, построенных из частичек ила и песка, не учитывалась. Масса полихет *Spiochaetopterus typicus* M. Sars, 1856 и представителей семейства Serpulidae, строящих укрытия из органического вещества, вырабатываемого ими самими, определялась с учетом трубок. Двустворчатых и брюхоногих моллюсков взвешивали с раковиной. В анализ не были включены данные по гидроидным полипам. Идентификация Nemertini, Nematoda, Plathelmyntes, большинства губок и актиний до видового уровня не проводилась.

На основе абсолютных значений обилия (масса и количество особей в пробе), полученных при камеральной обработке фактических материалов для каждой станции, рассчитывали средние значения плотности поселения N , биомассы B и ошибку средней

$$m = \frac{S}{\sqrt{n}},$$

где S — стандартное отклонение; n — количество проб (Максимович, Погребов, 1986).

Уровень сходства фаунистических списков для отдельных губ и заливов оценивали методом мер сходства (включения) Симпсона (Simpson, 1943).

Выделение видовых комплексов выполнено с помощью кластерного анализа на основе коэффициента сходства Брэя-Кёртиса (Bray, Curtis, 1957) методом средневзвешенного. Кластеризация выполнена в программе «PAST v.1.97» (Hammer et al., 2001). Доминирование вида R в комплексе определяли

с учетом его доли в общей удельной интенсивности метаболизма (Алимов, 1979; Экосистемы ..., 1990):

$$R = cNW^d = cN^{1-d}B^d,$$

где c — специфичный для таксона коэффициент удельной интенсивности метаболизма; N — плотность поселения, экз./м²; W — средняя сырая масса особи, г; d — аллометрический показатель, который обычно для бентоса принимают равным 0.75; B — биомасса, г/м².

Этот показатель учитывает две количественные характеристики вида, определяющие его экологическое состояние.

Для определения группы характерных видов рассчитывали индекс ассоциированности вида к данному комплексу как отношение суммарной удельной интенсивности метаболизма вида в комплексе к его общей суммарной удельной интенсивности метаболизма во всем массиве данных (Salzwedel et al., 1985). Этот индекс помогает оценить, насколько вид приурочен к конкретному району или комплексу по состоянию его поселений. Характерными для комплекса считались виды, имеющие индекс ассоциированности более 0.6 при высокой частоте встречаемости в комплексе (более 60 %).

В исследованных губах Кольского полуострова обнаружено высокое таксономическое разнообразие бентосных организмов: 647 видов, 225 семейств, 76 отрядов, 33 класса, 15 типов (прил. II). Наиболее широко распространенными видами (с частотой встречаемости более 60 %) в изученном районе были полихеты *Eteone agg. flava* (79 %), *Heteromastus filiformis* (68 %), *Laphania boeckii* (60 %) и двустворчатые моллюски *Macoma calcarea* (76 %) и *Crenella decussata* (73 %).

По частоте встречаемости все виды были сгруппированы в четыре категории согласно схеме (Marques, Bellan-Santini, 1993): самые распространенные виды (частота встречаемости > 20 %), очень распространенные (10–20 %), распространенные (3–10 %), редкие (0.5–3 %). Самые распространенные виды составили 11 % фауны, очень распространенные — 15 %, распространенные — 29 % и редкие — 45 %. Наиболее богаты видами черви (Annelida) (28 % фауны), членистоногие (23 %), моллюски (21 %) и мшанки (19 %).

В верхней сублиторали на глубине от 3 до 10 м было отмечено около 390 таксонов; в фотической зоне на глубине от 10 до 20 м — 315 таксонов; на средних глубинах — от 20 до 60 м — 470 таксонов, от 60 до 150 м — 409 таксонов; на больших глубинах — от 150 до 300 м — 222 таксона зообентоса. Таким образом, максимум таксономического разнообразия донных организмов приходится на средние глубины ниже фотической зоны (от 20 до 150 м).

По разнообразию таксонов выделяются фауны губ Ура и Дальнезеленецкая, в то время как видовое богатство (количество видов на станцию) значительно преобладает в губе Дальнезеленецкая (табл. 21). Средние показатели биомассы и плотности поселения также наиболее высоки в губе Дальнезеленецкая.

Зоогеографический состав фауны в губах Кольского полуострова практически одинаков (табл. 21). Арктические виды составляют 5 % фауны во всех губах, кроме Териберской (3 %). Бореально-арктические виды составляют практически 50 % фауны всех губ. Минимальное количество бореальных видов отмечено

Таблица 21

Характеристика зообентоса губ Кольского полуострова

Показатель	Ярнышная	Долгая	Ура	Териберская	Дальне-зеленецкая
Видовое богатство, видов/ст.	83±17	63±8	53±4	65±6	111±42
Биомасса, г/м ²	205.1±80.3	175.3±49.3	102.6±13.5	76.6±14.5	942.1±465.1
Плотность поселения, экз./м ²	6087±1520	4117±750	4460±505	10056±1060	16424±7300
Доля видов, %:					
арктические	5	5	5	3	5
бореально-арктические	52	48	52	47	50
бореальные	21	20	18	21	23
космополиты	1	2	2	2	2
субарктические	2	1	1	2	1
другие	15	20	21	22	16

в губах Ура и Долгая. Общая картина зоогеографического состава фауны губ характеризуется значительным преобладанием бореальных видов над арктическими, что показывает на достаточно стабильное влияние теплого течения на данный район моря.

Сравнение видового состава зообентоса губ Кольского полуострова с использованием мер включения Симпсона позволяет оценить степень родства представленных фаун между собой. Проведенный анализ выявил относительно высокое сходство фаун изученных губ (в среднем 42 %). Если за значимый уровень принять 55 %, то сродство фаун можно представить в виде схемы (рис. 54). Наиболее близки друг к другу фауны соседних губ Ярнышная и Дальнезеленецкая. Губа Териберская также на относительно высоком уровне входит в этот кластер. Наиболее удалена от других фауна губы Ура. Она не имеет прямых значимых включений в фауну остальных исследованных краевых бассейнов. Только фауна губы Долгая включена в фауну губы Ура на наименьшем значимом уровне.

Уникальной по составу видов является фауна губы Ура, которая не имеет прямых значимых включений в фауны остальных губ. Сходные фауны отмечены в губах Ярнышная и Териберская. Они имеют значимые прямые и обратные включения практически во все фауны, кроме губы Ура.

Количественные показатели зообентоса в прибрежной зоне Кольского полуострова очень сильно варьируют. Видовое разнообразие (видовое богатство) составляет от 4 до 164 видов на станцию. Минимальное видовое богатство зообентоса отмечено в верхней сублиторали губы Териберская на 5-метровой глубине на подвижных песчаных грунтах — ст. R1_8(10). Максимальное количество видов на станции было зарегистрировано за пределами губы Дальнезеленецкая

на глубине 66 м на песчаных с ракушечником грунтах — ст. РЗ(09). В основном максимальный уровень видового богатства в губах Кольского полуострова выявлен на средних глубинах 20–60 и 60–150 м, а минимальный — более 150 м (рис. 55).

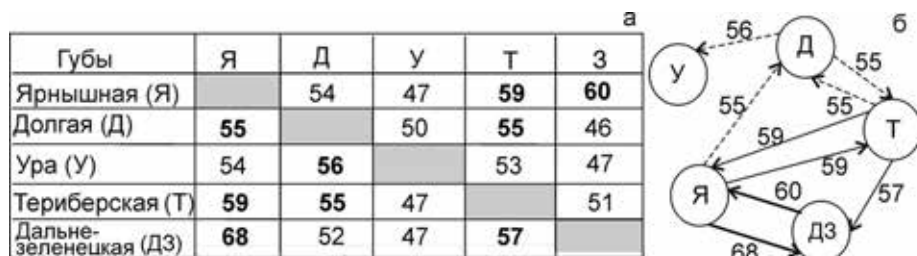


Рис. 54. Сходство фаун исследованных губ Кольского полуострова на основе мер включения Симпсона:

а — матрица мер включения, жирным шрифтом показан значимый уровень сходства; б — орграфы отношений фаун между собой, цифры над линиями указывают коэффициент сходства

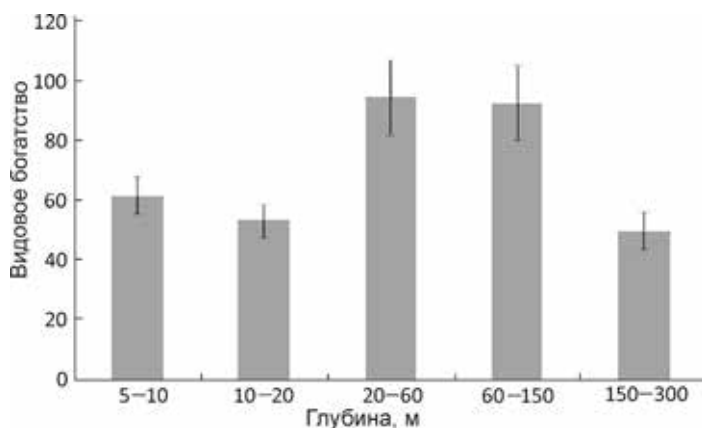


Рис. 55. Распределение видового богатства зообентоса на разных глубинах в губах Кольского полуострова, видов/станцию

Биомасса зообентоса в прибрежье Кольского полуострова варьирует от 0,2 до 4000 г/м². Минимальная биомасса отмечена в верхней сублиторали губы Териберская на песчаных грунтах на глубине 5 м на ст. R1_8(10). Максимальная биомасса зарегистрирована в верхней сублиторали губы Дальнезеленецкая на скальном грунте на глубине 10 м — ст. DV1(09). В распределении биомассы зообентоса по глубинам было отмечено два пика: 1) от 3 до 10 м; 2) от 20 до 60 м. Далее с увеличением глубины биомасса донных организмов постепенно падает (рис. 56).

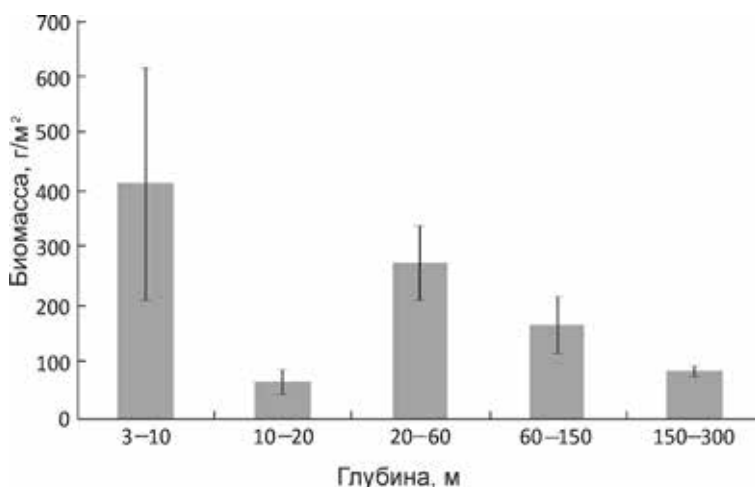


Рис. 56. Распределение биомассы зообентоса на разных глубинах в губах Кольского полуострова

Плотность поселения особей в губах варьирует от 66 до 66 000 экз./м². Минимальная плотность поселения была отмечена в губе Териберская на мелководной ст. R1_8(10) с обедненным видовым составом и минимальной биомассой, а максимальная — в верхней сублиторали губы Дальнезеленецкая в районе причалов на глубине 3 м на илисто-песчаном грунте — ст. DZ1(09). Распределение плотности поселения особей по глубинам аналогично распределению биомассы (рис. 57).

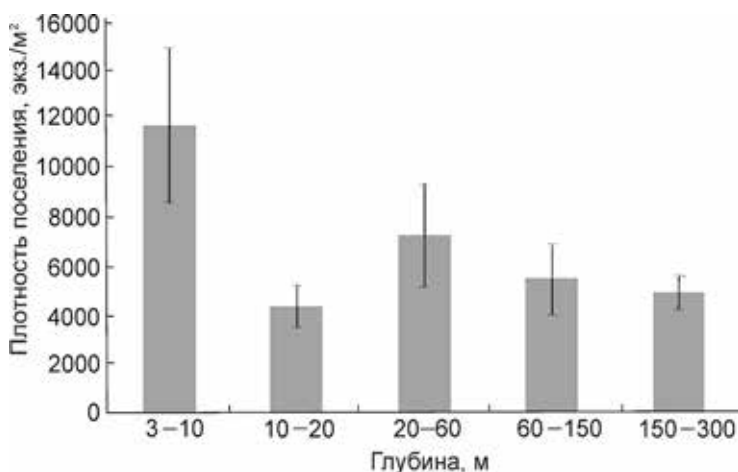


Рис. 57. Плотность поселения зообентоса на разных глубинах в губах Кольского полуострова

Сопоставление постанционных видовых списков методом кластерного анализа на основе коэффициента Брэя-Кёртиса выявило очень высокое разнообразие видовых комплексов в губах Кольского полуострова. Всего выделено 9 комплексов, два из которых разделены на подкомплексы (рис. 58). Обнаруженные комплексы чаще обособлены географически, но некоторые имеют и биотопическую приуроченность (рис. 59).

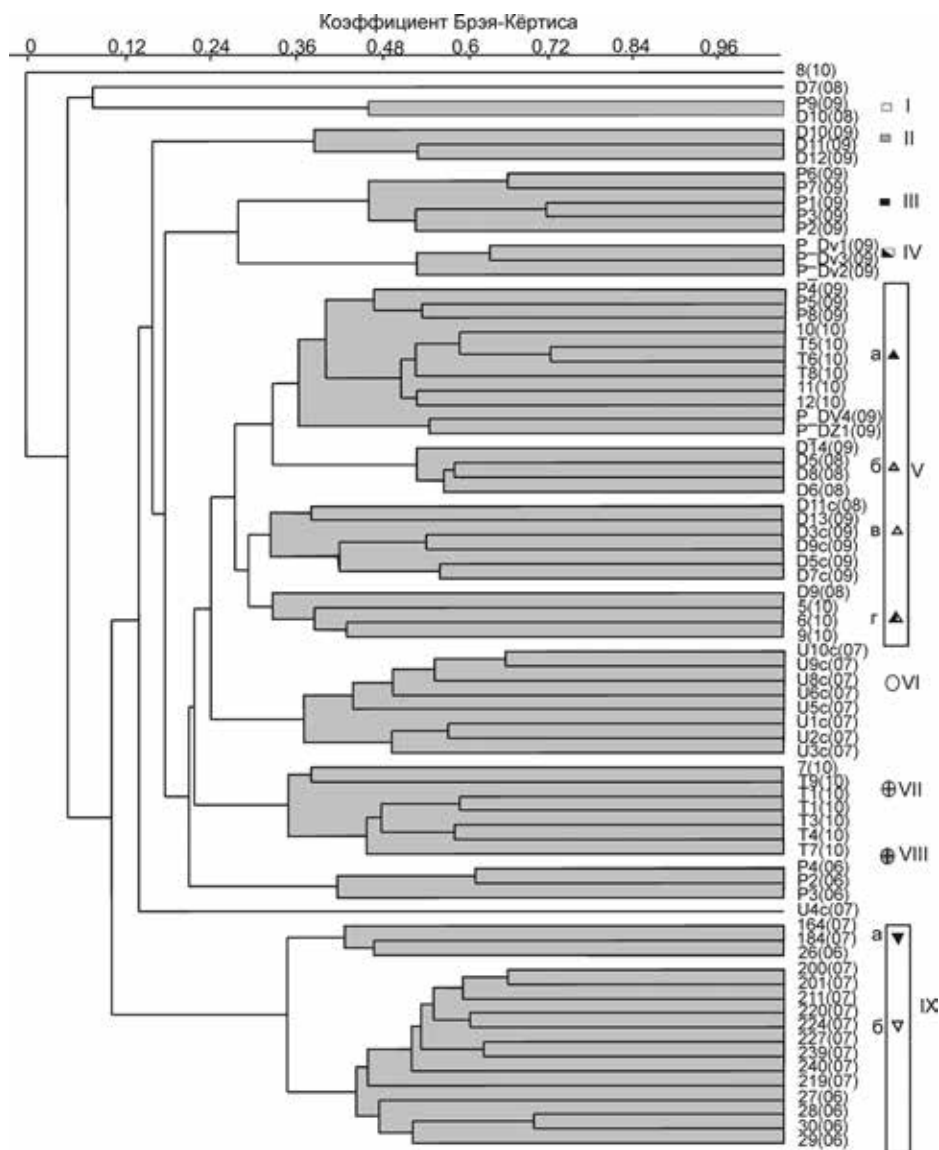


Рис. 58. Дендрограмма сходства видового состава зообентоса в губах Кольского полуострова по коэффициенту сходства Брэя-Кёртиса. Кластеризация проведена методом средневзвешенного на основе матрицы присутствия-отсутствия (пояснения в тексте)

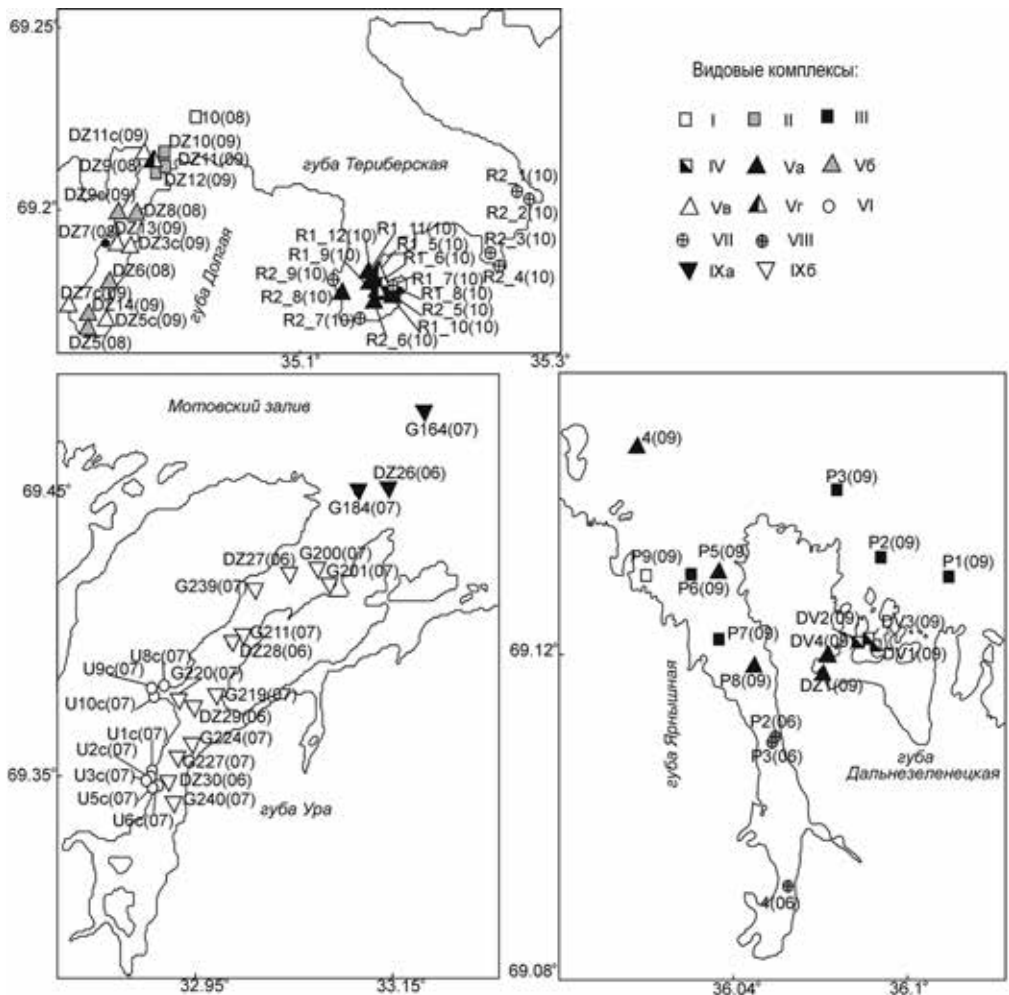


Рис. 59. Схема распределения видовых комплексов зообентоса по материалам современных исследований (2006–2010 гг.) (пояснения в тексте)

Комплекс I объединяет две станции на средних глубинах (до 42 м), одна из которых расположена на каменисто-валунных с литотамнием грунтах в устье губы Ярнышная, вторая — в открытом море за порогом губы Долгая (рис. 58, 59). В комплексе отмечен 21 таксон. Максимальную частоту встречаемости имеют двустворчатые моллюски *Modiolus modiolus*, *Tridonta borealis*, *Parvicardium pinnulatum*, *Mya truncata*, *Hiatella arctica* и бокоплав *Socarnes vahli*. Наиболее значимы по удельной интенсивности метаболизма двустворчатые моллюски *Tridonta borealis* (45 %), *Crenella decussata* (27 %), *Modiolus modiolus* (18 %). В этом комплексе отсутствуют виды с высоким индексом ассоциированности. Такая картина сложилась, вероятно, из-за общего обеднения фауны на этом участке и развитием здесь в основном широко распространенных

видов, не имеющих четкой приуроченности к определенным условиям среды. В среднем видовое богатство зообентоса составляет 13.5 ± 1.5 видов/станцию, биомасса — 4.23 ± 0.08 г/м², плотность поселения — 380 ± 72 экз./м². Зоогеографический состав характеризуется преобладанием бореально-арктических видов — 62 %, бореальные виды составляют 24 %, арктические — отсутствуют, виды с неопределенным распространением — 14 %.

Комплекс II объединил станции, расположенные в устье губы Долгая на глубине 19–33 м на крупно-песчаных с галькой грунтах. Здесь было обнаружено 59 таксонов зообентоса. Повсеместную встречаемость в комплексе имели полихеты *Glycera lapidum*, *Aonides paucibranchiata*, *Eteone* agg. *flava*, двустворчатые моллюски *Modiolus modiolus* и *Mya truncata*. На всех станциях комплекса присутствовали олигохеты и нематоды, мелкие морские ежи. Высокий индекс ассоциированности к комплексу имеет голотурия *Trochoderma elegans* (1 при частоте встречаемости 67 %), полихеты *Pisione remota* (0.8 при частоте встречаемости 67 %) и *Eulalia bilineata* (0.6 при частоте встречаемости 67 %). Доминирующие виды по уровню метаболизма — это полихеты *Dipolydora caulleryi* (48 %) и *Glycera lapidum* (40 %). В данном комплексе среднее видовое богатство составляет 32 ± 14 видов/станцию, средняя биомасса — 16.25 ± 8.34 г/м², плотность поселения — 2550 ± 1180 экз./м². Преобладающими по разнообразию видов таксономическими группами в комплексе являются аннелиды (46 % фауны), моллюски (25 %) и артроподы (17 %). Зоогеографический состав характеризуется высокой долей бореально-арктических (41 %) и бореальных (32 %) видов и низкой долей арктических — 2 %. Видов с неопределенным географическим распространением в комплексе 23 %.

Комплекс III обнаружен в районе мористой зоны на средних глубинах (26–66 м) на песчано-ракушечных донных осадках двух соседних губ Ярнышная и Дальнезеленецкая (рис. 59). Отмечено высокое таксономическое разнообразие зообентоса (329 таксонов), высокое видовое богатство (150 ± 24 вида/станцию), высокая средняя биомасса 480 ± 70 г/м² при умеренной плотности поселения (4000 ± 1400 экз./м²). В данном комплексе повсеместно распространены двустворчатые моллюски *Modiolus modiolus*, *Mya truncata*, *Crenella decussata*, *Parvicardium pinnulatum*, *Leionucula bellotii*, полихеты *Polycirrus medusa*, *Glycera lapidum*, *Spio armata*, *Laphania boeckii*, *Pholoe longa*, *Polydora socialis* и мшанки *Microporella arctica*, *Scrupocellaria elongata*, *Tegella arctica*, *Dendrobeania murrayana*. Высокий индекс ассоциированности при частоте встречаемости 80 % имеют полихеты *Paradexiospira cancellata* (1), *Nothria hyperborea* (0.8), *Thelepus cincinnatus* (0.8), *Ampharete finmarchica* (0.9), хитон *Hanleya nagelfar* (0.9), голотурия *Psolus squamatus* (0.9), корковые мшанки *Hippoconella hippopus* (1), *Oncousoecia diastoporides* (0.8), *Lepraliella contigua* (0.9), *Stomachetosella cruenta* (0.7), *Cylindroporella tubulosa* (1), *Doryporella spathulifera* (1), *Porella alba* (1), бокоплав *Dulichia falcata* (1), и при частоте встречаемости 100 % корковая мшанка *Microporella arctica* (0.9). В комплексе доминирует по уровню метаболизма двустворчатый моллюск *Heteranomina squamula* (28 %). Таксономический состав характеризуется преобладанием по количеству видов червей, большинство из которых полихеты (32 %), мшанки (28 %),

моллюски (19 %) и артроподы (13 %). Доминирующая зоогеографическая группа — бореально-арктические виды (55 %). Арктические виды составляют 5 % фауны, бореальные — 18 %.

В комплекс IV вошли станции, расположенные в губе Дальнезеленецкая в фотической зоне сублиторали на глубине 8–10 м на скальном грунте (рис. 59). По биомассе здесь доминируют полихета *Pomatoceros triqueter* (58 %) и усоногий рак *Balanus balanus* (20 %). По уровню метаболизма преобладает *Pomatoceros triqueter* (88 %). Индикаторными видами комплекса, имеющими очень высокий индекс ассоциированности, при частоте встречаемости 100 % являются усоногий рак *Verruca stroemia* (0.9), двустворчатые моллюски *Hiatella arctica* (0.9), *Musculus glacialis* (0.9), *Heteranomia aculeata* (0.6), офиура *Ophiacantha bidentata* (0.9), брюхоногие моллюски *Odostomia turrita* (0.9), *Onoba semicostata* (0.6), *Buccinum undatum* (1), мшанки *Lichenopora verrucaria* (0.8), *Crisiella diversa* (0.9), *Schizoporella auriculata lineata* (0.9), *Scrupocellaria elongata* (0.8), *Scrupocellaria scabra* (0.6), *Rhamphostomella plicata* (0.9), бокоплав *Ampithoe rubricata* (0.9), *Pleusymtes glaber* (0.7), *Gammaropsis melanops* (0.6). В общей сложности в комплексе было обнаружено 152 таксона беспозвоночных, видовое богатство в среднем составляет 90 ± 10 видов/станцию, биомасса — 2020 ± 1030 г/м², плотность поселения — 11700 ± 4040 экз./м². Наибольшее разнообразие видов имеют мшанки (26 %), полихеты (24 %), моллюски (21 %). Бореальных видов здесь 28 %, арктических — 4 %, бореально-арктических — 50 %, с неопределенным распространением — 18 %.

Комплекс V объединяет станции, расположенные на средних глубинах в губах Териберская, Долгая, Ярнышная, и состоит из четырех подкомплексов.

Подкомплекс Va расположен на малых и средних глубинах (3–80 м) на заиленных песчаных грунтах губы Териберская и во внешних частях губ Ярнышная и Дальнезеленецкая (рис. 59). Здесь повсеместно распространены полихеты *Scoloplos armiger*, *Pholoe longa*, *Eteone agg. flava*, двустворчатые моллюски *Crenella decussata decussata*, *Macoma calcarea* и немертины. Доминирующее значение по уровню метаболизма имеет полихета *Polydora quadrilobata* (51 %). Характерными видами подкомплекса являются двустворчатые моллюски *Macoma calcarea* (0.6 при частоте встречаемости 100 %), полихета *Scoloplos armiger* (0.8 при частоте встречаемости 100 %), *Praxillella praetermissa* (0.8 при частоте встречаемости 100 %), ракушковый рак *Elofsonella concinna* (1 при частоте встречаемости 91 %). В районах существования подкомплекса было обнаружено 355 таксонов зообентоса, видовое богатство составило 95 ± 23 вида/станцию, средняя биомасса — 116 ± 31 г/м², средняя плотность поселения — $19\,000 \pm 5000$ экз./м². По количеству видов преобладают аннелиды (33 %) и моллюски (28 %), меньше видов артропод (19 %) и мшанок (12 %). Основные зоогеографические группы видов — бореально-арктические (48 %), бореальные (23 %). Доля арктических видов в комплексе достигает 3 %.

Подкомплекс Vб объединяет станции на средних глубинах (30–84 м) на илисто-песчаных грунтах губы Долгая (рис. 59). Доминирующим видом является полихета *Spiochaetopterus typicus*, которая повсеместно распространена в пределах подкомплекса, имеет максимальное значение биомассы (72 %), преобладает по уровню метаболизма (93 %) и обладает высоким индексом

ассоциированности (0.9 при частоте встречаемости 100 %). К другим характерным видам относятся полихета *Lysippe labiata* (1 при частоте встречаемости 100 %), *Micronephthys neotena* (1 при частоте встречаемости 100 %), кумовый рак *Eudorella emarginata* (1 при частоте встречаемости 100 %), сипункула *Golfingia vulgaris vulgaris* (0.8 при частоте встречаемости 75 %), ракушковый рак *Philomedes globosus* (0.7 при частоте встречаемости 75 %) и бокоплав *Pleustomesus medius* (1 при частоте встречаемости 100 %). В общей сложности на всех станциях подкомплекса было обнаружено 199 таксонов, среднее видовое богатство составляло 98 ± 9 видов/станцию, биомасса — 390 ± 90 г/м², плотность поселения — 7900 ± 700 экз./м². Наиболее богаты видами в подкомплексе черви (41 %), ракообразные (30 %), моллюски (21 %). Бореально-арктические виды составляют 55 % фауны, бореальные — 19 %, арктические — 6 %, таксоны с неопределенным распространением — 16 %.

Подкомплекс Vв объединил станции верхнесублиторальной (фотической) зоны в губе Долгая на илисто-песчаных грунтах (рис. 59). Здесь по биомассе выделяются усоногий рачок *Balanus balanus* (28 %) и моллюск *Chlamys islandica* (20 %). Повсеместно распространены полихеты *Ophelia limacina*, *Glycera lapidum*, *Nephtys ciliata*, *Macoma calcarea*, *Harmothoe imbricata*. К доминирующим видам по уровню метаболизма можно отнести неравностворчатого моллюска *Heteranomia squamula* (45 %) и полихету *Ophelia limacina* (15 %). Характерными видами подкомплекса являются *Anonyx sarsi* (0.7 при частоте встречаемости 50 %), *Semibalanus balanoides* (0.9 при частоте встречаемости 50 %), *Ischyrocerus anguipes* (0.9 при частоте встречаемости 66 %). В подкомплексе отмечен 191 таксон, видовое богатство составляет 67 ± 8 видов/станцию, биомасса — 122 ± 61 г/м², плотность поселения — 2960 ± 558 экз./м². Наибольшее значение в составе фауны имеют аннелиды (37 %), моллюски (26 %), артроподы (25 %). Бореально-арктические виды занимают 49 % фауны, бореальные — 23 %, арктические — 4 %.

В подкомплекс Vг объединены верхнесублиторальные станции, расположенные на глубине от 5 до 30 м преимущественно на каменистых грунтах в устье губы Долгая и в губе Териберская (рис. 60). По биомассе выделяются усоногий рак *Balanus crenatus* (32 %) и моллюск *Mytilus edulis* (22 %). Чаше других в подкомплексе встречаются двустворчатые моллюски *Mytilus edulis*, *Crenella decussata decussata*, *Modiolus modiolus*, *Hiatella arctica*, полихета *Ophelia limacina*, мшанка *Celleporella hyalina*, офиура *Ophiura robusta*, а также немертины, нематоды и олигохеты. Доминируют по уровню метаболизма двустворчатые моллюски *Crenella decussata decussata* (23 %), *Mytilus edulis* (19 %), полихета *Dipolydora caulleryi* (19 %). Характерными для подкомплекса видами при частоте встречаемости 100 % являются моллюск *Mytilus edulis* (0.9), а 75 % — полихета *Eteone* agg. *flava* (0.6), усоногий рачок *Balanus crenatus* (1) и группа кустистых мшанок *Dendrobeania fessa* (0.7), *Tricellaria ternata* (0.7), *Crisia eburnea* (0.8). Всего отмечено 198 таксонов. Среднее видовое богатство составляет 83 ± 9 видов/станцию, биомасса — 130 ± 46 г/м², плотность поселения — $13\ 100 \pm 2300$ экз./м². Бореально-арктических видов в данном подкомплексе отмечено 55 %, бореальных — 22 %, арктических — 1 %. Наиболее богаты видами аннелиды (35 %), моллюски (26 %), мшанки (18 %) и артроподы (15 %).

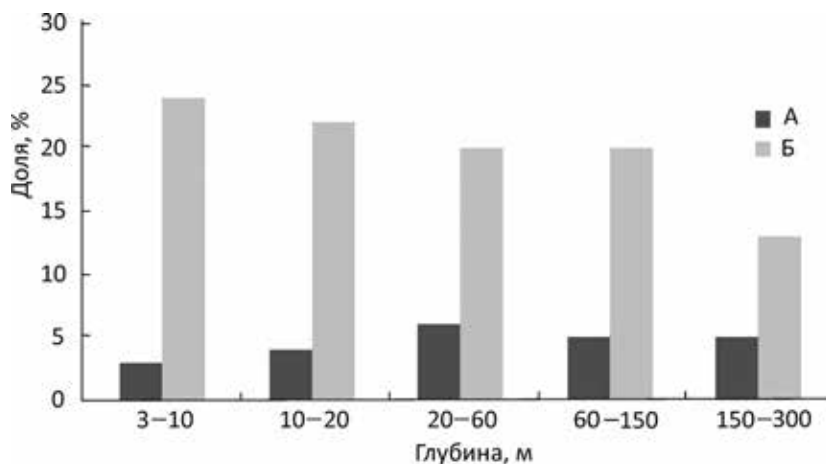


Рис. 60. Соотношение арктических (А) и boreальных (Б) видов зообентоса на разных глубинах

В комплекс VI вошли все верхнесублиторальные станции в губе Ура на глубине от 6 до 12 м на илисто-песчаных с камнями грунтах (рис. 59). Повсеместно распространены *Ophiura robusta*, *Pectinaria granulata*, *Scoloplos armiger*, *Parvicardium pinnulatum*, *Glycera lapidum*, *Pholoe longa*, *Crenella decussata decussata*, *Heteromastus filiformis*. По биомассе преобладают двустворчатый моллюск *Macoma calcarea* (16 %), крупная гастропода *Aporrhais pespelicani* (15 %), морские ежи *Brisaster fragilis* (12 %) и *Strongylocentrotus droebachiensis* (12 %). По уровню метаболизма доминирует только *Macoma calcarea* (52 %). Характерными видами являются офиура *Ophiura robusta* (0.9 при частоте встречаемости 100 %), гастропода *Gibbula tumida* (0.8 при частоте встречаемости 85 %), морские ежи рода *Strongylocentrotus* (0.9 при частоте встречаемости 71 %), полихета *Nereimyra aphroditoides* (0.7 при частоте встречаемости 86 %). Всего обнаружено 166 таксонов. Среднее видовое богатство составляло 55 ± 4 вида/станцию, биомасса — 144 ± 39 г/м², плотность поселения 4370 ± 920 экз./м². Среди таксономических групп выделяются разнообразием видов аннелиды (42 %), моллюски (25 %), мшанки (12 %) и артроподы (11 %). В данном комплексе 54 % boreально-арктических видов, 22 % boreальных и 3 % арктических.

Комплекс VII объединил станции песчаных мелководий губы Териберская (рис. 59). По биомассе доминирует двустворчатый моллюск *Arctica islandica* (64 %). Постоянно присутствуют следующие виды: моллюск *Arctica islandica*, полихеты *Ophelia limacina*, *Scoloplos armiger*, *Eteone* agg. *flava*, *Capitella capitata*, нематоды и бокоплав *Crassikorophium crassicorne*. Доминируют по уровню метаболизма моллюск *Crenella decussata decussata* (23 %) и полихеты рода *Chaetozone* sp. (18 %). Характерные виды, имеющие высокий индекс ассоциированности при частоте встречаемости 71 %, — это двустворчатый моллюск *Montacuta maltzani* (1) и гастропода *Pseudopolynices nanus* (1). В комплексе зарегистрировано 127 таксонов, среднее видовое богатство составляет 42 ± 5 видов/станцию, биомасса — 38 ± 21 г/м², плотность поселения — 3650 ± 530 экз./м². Boreально-арктические

виды преобладают в комплексе — 43 %, доля бореальных составляет 27 %, арктических — 2 %. Наиболее богаты видами видами аннелиды (40 %), моллюски (27 %), артроподы (18 %) и мшанки (11 %).

Комплекс VIII локализован во внутренней части губы Ярнышная на малых глубинах (10–20 м) на илисто-песчаных грунтах (рис. 59). По биомассе преобладают полихеты *Capitella capitata* (13 %), *Pectinaria granulata* (12 %) и Cirratulidae g. sp. (11 %). По уровню метаболизма доминируют полихеты сем. Cirratulidae (31 %) и *Capitella capitata* (21 %). Высокий индекс ассоциированности к комплексу при частоте встречаемости 100 % имеют полихеты сем. Cirratulidae (0.9), *Malacoceros fuliginosus* (1), моллюск *Mya pseudoarenaria* (1) и бокоплав *Orchomenella pinguis* (0.7). В комплексе зарегистрировано 70 таксонов, среднее видовое богатство составляет 38 ± 6 видов/станцию, биомасса — 73 ± 13 г/м², плотность поселения — 7180 ± 840 экз./м². По разнообразию видов доминируют аннелиды (63 %), моллюски (30 %) и артроподы (23 %). Бореально-арктические виды составляют 44 % фауны, бореальные — 26 %, арктические — 3 %.

Комплекс IX расположен в районе губы Ура и состоит из двух подкомплексов.

Подкомплекс IXа локализован в Мотовском заливе на траверзе губы Ура на больших глубинах (135–211 м) на илисто-песчаных с камнями грунтах (рис. 59). Преобладает по биомассе (18 %) и уровню метаболизма (56 %) моллюск *Maldane sarsi*. Высокую ассоциированность к подкомплексу при частоте встречаемости 100 % имеют двустворчатые моллюски *Dacrydium vitreum* (0.8), *Yoldiella lucida* (0.9), *Cuspidaria arctica* (0.9), гастропода *Ossiania quadrata* (0.8) и амфипода *Hippomedon propinquus* (0.8). Зарегистрировано 176 таксонов, среднее видовое богатство составило 86 ± 17 видов/станцию, биомасса — 36 ± 12 г/м², плотность поселения — 3730 ± 670 экз./м². По видовому разнообразию в подкомплексе выделяются полихеты (35 %), моллюски (22 %), артроподы (16 %) и мшанки (15 %). Доминируют бореально-арктические виды — 57 %, меньше бореальных — 12 % и арктических — 6 %.

Подкомплекс IXб расположен в глубоководной части губы Ура (глубина 84–277 м) на песчано-илистых грунтах. По биомассе преобладают полихеты *Maldane sarsi* (46 %) и *Spiochaetopterus typicus* (28 %). По уровню метаболизма доминируют *Maldane sarsi* (52 %) и *Galathowenia oculata* (35 %). Высокий индекс ассоциированности к подкомплексу при частоте встречаемости 100 % имеют полихеты *Maldane sarsi* (0.9), *Galathowenia oculata* (0.8) и двустворчатые моллюски *Yoldiella lenticula* (0.6), *Mendicula ferruginosa* (0.7). Отмечено 170 таксонов, среднее видовое богатство составляет 45 ± 3 вида/станцию, биомасса — 92 ± 6 г/м², плотность поселения — 4700 ± 820 экз./м². По разнообразию видов в подкомплексе выделяются аннелиды (65 %), моллюски (23 %) и артроподы (15 %). В фауне преобладают бореально-арктические виды — 56 %, бореальные составляют 11 %, а арктические — 5 %.

Распределение видовых комплексов зообентоса в прибрежной зоне Кольского полуострова показывает очень высокую связь видового состава с биотопами. Комплекс видов отражает совокупность условий в биотопе, как относительно стабильных (грунт, глубина, микрорельеф дна, наличие и видовой состав

фитобентоса), так и изменяющихся параметров водной среды (температуры, солености, содержания кислорода и биогенов и т. д.). Следовательно, видовые комплексы можно рассматривать как эколого-фаунистические группы, несущие информацию о среде обитания. Показатели экологического состояния зообентоса, такие как видовое разнообразие, биомасса, плотность поселения, дают представление о емкости среды. Зоогеографический состав фауны в комплексах отражает состояние изменяемой части среды (водной массы и ее характеристик), что в определенной мере связано с климатическими колебаниями.

Особенностью прибрежной части по сравнению с открытым морем является зональность в распределении количественных характеристик зообентоса, связанная с переходом условий среды обитания от суши к открытому морю, т. е. по мере удаления от воздействия раздела воздушной и водной сред. Вектор зональной изменчивости прослеживается не только в вертикальном направлении, но и горизонтально при удалении от берега к открытому морю (Семенов, 1990). Полученные результаты в определенной мере отражают эту зональность.

В распределении всех количественных характеристик зообентоса прослеживаются четкие закономерности. Биомасса и численность максимальны в верхнем слое (первые 10 м) фотической зоны (рис. 56, 57). В последующие 10 м этого слоя происходит резкое падение обилия донных организмов. Глубже 20 м возникает следующий пик обилия зообентоса, который все же уступает мелководному. Далее, при увеличении глубины, биомасса и численность зообентоса плавно снижаются. Проявившиеся в наших исследованиях два пика увеличения обилия организмов (зоны сгущения) приурочены к пограничным зонам, первая из которых возникает между сушей и морем, а вторая — между «прибрежной экосистемой», развивающейся в фотической зоне при практически полном перемешивании вод, и «морской экосистемой Баренцева моря» (Жирков, 2010). Несколько иные закономерности отмечены для видового богатства и таксономического разнообразия. Эти два показателя максимальны не на первом пике сгущения, а на втором (рис. 55). Некоторое обеднение видового состава в прибрежной экосистеме происходит из-за значительных колебаний здесь изменяемых условий среды (Филатова, 1938; Милославская, 1958; Карсаков, 2009; Introduction ..., 2011). Это препятствует многим стенобионтным организмам существовать в верхней сублиторали, что ведет к некоторому снижению видового разнообразия, но к увеличению численности и биомассы эврибионтных видов. Это же иллюстрирует и соотношение зоогеографических групп зообентоса на разных глубинах. В фотической зоне отмечено максимальное количество бореальных и минимальная доля арктических видов в поселениях зообентоса. Далее с увеличением глубины количество арктических видов увеличивается, а бореальных убывает (рис. 60).

Сравнение видовых списков зообентоса в разных губах позволяет оценить степень родства их фаун между собой. В целом это сравнение подтвердило общее правило о наибольшей близости соседних губ (рис. 54). Так, очень высоким сходством обладают видовые списки зообентоса губ Ярнышная и Дальнезеленецкая, расположенных рядом, а самая отличная от остальных — фауна губы Ура, наиболее сильно удаленная географически. При этом фауны в соседних

губах Териберская и Долгая отличаются друг от друга в большей степени, чем в губах Териберская, Дальнезеленецкая и Ярнышная. Причиной обособленности фауны губы Долгая могут быть ее физико-географические особенности. Эта относительно глубокая губа на входе имеет мелководный порог (15 м) и узкое устье, что является причиной недостаточного перемешивания вод, а, следовательно, их высокой стратификации, что приводит к существованию в ее глубокой части холодноводной фауны.

Соотношение зоогеографических групп в различных губах показывает в целом на распределение общих закономерностей термики вод в прибрежье. Удивительным стало наименьшее количество бореальных видов в губе Ура, расположенной западнее, и в губе Долгая. Известно, что теплое прибрежное течение, идущее с запада, охлаждается в восточном направлении (Introduction ..., 2011). Однако Ура — это губа второго порядка, она открывается в Мотовский залив, устье которого прикрыто полуостровом Рыбачий, и несколько более сильно вдается в материк, чем исследованные губы Восточного Мурмана. Помимо этого мелководная губа Ура в устье разделяется островом на два узких, относительно мелководных рукава. Это приводит к затрудненному водообмену, а, следовательно, к стратификации вод и наличию в глубокой ее части более холодноводной фауны. Поэтому две изолированные губы разного размера и порядка сходны по фаунистическому составу. В целом во всех губах бореальные виды составляют порядка 20 % фауны, а арктические — не более 5 %. Это соотношение характерно в настоящее время для всех исследованных краевых водоемов.

Распределение видовых комплексов зообентоса в районах исследования в целом также подчиняется зональности, характерной для прибрежной зоны моря. Так, верхнесублиторальные комплексы, входящие в прибрежную экосистему, очень разнообразны по составу. Эти комплексы обособлены именно географически. То есть в разных губах встречены различные фаунистические группы. Общей чертой комплексов фотической зоны является высокий уровень в них бореальных видов при минимальном количестве арктических или полном их отсутствии. Комплексы средних глубин в губах Восточного Мурмана (Ярнышная, Дальнезеленецкая, Териберская, Долгая) имеют большее сходство между собой. В этих комплексах количество бореальных видов меньше, чем в комплексах фотической зоны. Глубоководные комплексы встречены только в губах Ура и Долгая. Эти комплексы также имеют значительные отличия в видовом составе. Только ли географическая разобщенность является причиной обнаруженных различий? Вероятно, большое значение имеют разница в средних глубинах, площадь и характер донных осадков этих губ. Комплексы фотической зоны и средних глубин очень сильно зависят от субстрата. Так, на песчаных грунтах доминирующей таксономической группой являются полихеты и моллюски, а на твердых каменистых грунтах и на скальных выходах большое значение приобретают мшанки.

По составу и распределению видовых комплексов зообентоса очевидно, что в районе губ Восточного Мурмана придонные воды теплее. Объяснением этого феномена может быть положение и облик береговой линии в районе губ Териберская, Ярнышная, Дальнезеленецкая. Здесь берег выступает в открытое

море. По мнению ряда авторов, в этих районах Мурманское прибрежное течение наиболее близко прижимается к берегу (Зонтова, 1958; Ильин и др., 1978).

Современные исследования в прибрежной зоне и губах Кольского полуострова выявили очень высокое разнообразие зообентоса. Количественные характеристики эколого-фаунистических комплексов, их видовое разнообразие и зоогеографический состав распределены зонально. Пики сгущения зообентоса приурочены к краевым зонам взаимодействия разных сред. Максимальные количественные параметры поселений зообентоса отмечены в губе Дальнезеленецкая на твердых грунтах. Выявлена высокая общность фаун губ Восточного Мурмана и уникальность состава видов губы Ура, расположенной в западной части Кольского полуострова. Большое влияние на зоогеографический состав фауны губ оказывает изоляция либо открытость краевого бассейна, а также облик береговой линии, приближающей или отдаляющей губу от основного вектора прохождения Мурманского прибрежного течения.

2.4. КАМЧАТСКИЙ КРАБ В ПРИБРЕЖЬЕ МУРМАНА

2.4.1. Популяционная динамика

Особую роль в донных сообществах Баренцева моря играет камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), который был интродуцирован в этот водоем в 1960-х гг. С 1974 года крупные крабы стали регулярно отмечаться в прибрежной зоне Кольского полуострова. Вселение камчатского краба в Баренцево море было одним из важнейших проектов прикладной науки рыбопромышленного комплекса СССР в середине прошлого века. Программа по вселению ценных в промысловом отношении видов во внутренние водоемы и моря Советского Союза подразумевала перевозку организмов на разных стадиях развития — от икры до взрослых особей (Закс, 1936; Зенкевич, 1940). Повышение биологической продуктивности северных морей за счет акклиматизации в них новых видов, пригодных для широкомасштабного промысла, признавалось важной задачей биологии того периода (Зенкевич, 1940; Ильин, 1954; Орлов, 1996).

Баренцево море было выбрано как перспективный район для вселения крупного краба, поскольку здесь не было местных обитателей, которые бы обеспечивали необходимую загруженность промыслового сектора (Павлов и др., 2011).

В последние годы *P. camtschaticus* стал активно распространяться за пределы прибрежных вод на север, вплоть до $71^{\circ}30'$ с. ш., до Финмаркенской банки на западе и южного склона Гусиной банки на востоке (Карсаков, Пинчуков, 2009). При этом в восточном направлении граница его распространения достигла о. Колгуев (51° в. д.). В прибрежной зоне камчатский краб стал встречаться в Воронке Белого моря (Золотарев, 2010). На современном этапе ресурсный потенциал этого вида в новом месте обитания приблизился к уровню, который позволил открыть его значительный коммерческий промысел, официально разрешенный в 2004 г. (Соколов, Милютин, 2006а).

Считается, что камчатский краб способен оказать положительное влияние на структуру различных компонентов экосистем и продуктивность прибрежных сообществ за счет более полной утилизации ресурсов трофических цепей. Пищевая активность краба может в какой-то степени обогащать структуру экологических ниш, повышая биологическое разнообразие донных биоценозов (Кузьмин, 2002а).

Отрицательные последствия для прибрежных акваторий Баренцева моря, как наиболее уязвимых участков, вызванные вселением камчатского краба, могут быть обусловлены следующими причинами: а) конкуренцией с местными видами; б) выеданием бентоса; в) снижением продуктивности местных биоценозов при высокой плотности поселения; г) трансформацией структуры донных биотопов; д) генетическим заражением; е) появлением новых патогенов, паразитов (Кузьмин, 2002г,е; Камчатский ..., 2003; Jørgensen, 2005; Современное ..., 2007; Jørgensen, Primicerio, 2007; Павлова, 2008б,в, 2011; Дворецкий, 2008, 2012, 2013; Studies ..., 2010).

В последние годы отмечены резкие колебания промыслового запаса *Paralithodes camtschaticus* в Баренцевом море (Пинчуков и др., 2011, 2012). Поскольку прибрежные акватории являются местом нереста и нагула неполовозрелых крабов, пополняющих популяцию, исследования биологии данного вида приобретают особую актуальность.

Накоплен значительный материал по распределению и основным биологическим характеристикам камчатского краба в различных районах Баренцева моря (Кузьмин, 2002а-ж; Камчатский ..., 2003). Но большинство недавних работ в основном касается особенностей его биологии на больших глубинах, где основную долю траловых или ловушечных уловов составляют половозрелые особи.

В прибрежье Баренцева моря проводились водолазные исследования по изучению особенностей поведения и пространственной структуры поселений *Paralithodes camtschaticus* (Переладов, 2003), однако они охватывали в основном Западный Мурман. Также следует отметить работы, проведенные специалистами Всероссийского НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО, г. Москва) в 2003–2007 гг., в которых изучалось распределение камчатского краба в мелководной зоне Баренцева моря (Соколов, Милютин, 2006а, 2007, 2008а). Однако длительных исследований в пределах одной и той же акватории, как правило, немного; они касаются в основном частных вопросов биологии краба (см., например, Матюшкин, 2005).

Мурманский морской биологический институт ежегодно осуществляет мониторинг группировки камчатского краба Восточного Мурмана на акватории губы Дальнезеленецкая (рис. 53). Наша цель — исследование динамики ключевых популяционных показателей камчатского краба (полового и размерного составов, морфометрических характеристик, численности), уровня травматизма, а также симбионтов и обрастателей в губе Дальнезеленецкая.

Материал был собран в ходе летних береговых экспедиций в 2002–2009 гг. Отлов крабов производили при помощи легководолазного снаряжения с глубины 3–40 м.

Биологический анализ крабов выполняли по общепринятым методикам (Руководство ..., 1979; Donaldson, Byersdorfer, 2005). Обработка животных включала измерение, взвешивание, определение пола, личной категории, стадий зрелости самок краба. Все промеры крабов осуществляли штангенциркулем с точностью до 1 мм.

Пол крабов определяли путем внешнего осмотра абдомена и его придатков.

Для определения размера наступления половозрелости самцов камчатского краба исходили из предположения, что у самцов различных видов крабов при наступлении половозрелости происходят изменения в аллометрическом росте клешни по отношению к длине карапакса (Hartnoll, 1978). Были определены уравнения роста высоты правой клешни по отношению к длине карапакса у заведомо неполовозрелых самцов камчатского краба ($ДК < 70$ мм) и заведомо половозрелых особей ($ДК > 130$ мм). Точка пересечения кривых, описывающих полученные уравнения, показывала размер, при котором происходит изменение роста клешни относительно длины карапакса. Этот показатель был принят как размер наступления половозрелости самцов камчатского краба (морфометрическая половозрелость). Для более точного расчета использовали результаты промеров 115 самцов с шириной карапакса 169–232 мм, отловленных в районе губы Дальнезеленецкая с глубины 120–180 м при помощи донных ставных ловушек.

Уровень травматизма определяли как отношение крабов, имеющих хотя бы одну поврежденную конечность, к общему числу крабов (Дворецкий, Дворецкий, 2009).

Обрастателей и симбионтов отбирали с поверхности экзоскелета и из жабр крабов непосредственно после поимки на берегу в лаборатории сезонной биостанции ММБИ. Материал фиксировали в 4 %-ном растворе формалина для последующего определения.

В качестве характеристик заселенности камчатских крабов симбионтами использовали следующие показатели: экстенсивность заселения — отношение количества хозяев, заселенных симбионтами, к общему количеству исследованных крабов; интенсивность заселения — количество особей симбионтов на каждом заселенном хозяине; средняя интенсивность — отношение общего количества симбионтов в пробах к количеству заселенных хозяев (Parasitology ..., 1997).

Оценку численности камчатского краба проводили методом трансект (Сokolov, Милютин, 2006а; Дворецкий, Дворецкий, 2010а). Сбор крабов проводили на одних и тех же трансектах, количество которых варьировало от 12 до 25 в разные годы исследований.

Статистический анализ данных проводили по стандартным методикам (Лакин, 1990; Biostatistics ..., 2004).

Размерный состав уловов камчатского краба в губе Дальнезеленецкая показан на рисунках 61 и 62. Хорошо заметно, что основную долю проанализированных крабов составляли неполовозрелые особи. Анализ размерного состава

указывает на периодические колебания модальных размерных классов неполовозрелых крабов.

Среди самцов *P. camtschaticus* в 2002 г. преобладали особи с шириной карапакса 60 мм, в 2003 г. — 30 мм, в 2004 г. — 50 и 50 мм. Две возрастные группы с модальными размерами по ширине карапакса 15 мм (однолетние крабы) и 35 мм (крабы старше двух лет) доминировали в 2005 г. Схожая картина наблюдалась в 2006 г. однако лидировали особи размерного класса 35 мм. В 2007 году среди неполовозрелых самцов также преобладали крабы с шириной карапакса 35 мм, их доля, по сравнению с предыдущими годами, была значительно выше. Только неполовозрелые особи были отмечены в уловах в 2008 г., а в 2009 г. среди молодежи преобладали самцы с шириной карапакса 30–35 мм.

Частота встречаемости неполовозрелых самок во многом повторяла ту картину, которую мы отмечали для самцов. Что касается половозрелых особей, то в 2003 г. наиболее часто встречались самки размерного класса 135 мм. В последующие три года происходило смещение моды в следующий размерный класс. В 2007 году преобладали самки с шириной карапакса 150 мм, а в 2009 г. — 145 мм (рис. 62).

Наблюдаемые полимодальные распределения камчатского краба младших возрастных групп позволяют грубо оценивать темпы роста молодежи (Кузьмин, 2002в). Для неполовозрелых крабов годовой прирост может составлять 20 мм по ширине карапакса. Так, например, среди самцов в 2003 г. преобладали крабы с шириной карапакса 30 мм, а в 2004 г. — 50 мм. В 2005 году как для самцов, так и для самок мы регистрировали доминирование крабов с модальной шириной карапакса 15 мм, а в следующем 2006 г. превалировали особи с шириной карапакса 35 мм. Наши данные хорошо согласуются с результатами, которые были получены для камчатского краба Баренцева моря по результатам мечения (Кузьмин, 2002б,в) и аквариальных наблюдений (Дворецкий, 2004; Кузьмин, Дворецкий, 2005).

Наиболее часто в уловах встречались крабы с шириной карапакса 40–60 мм. Ранее подобную закономерность отмечали и другие авторы (Переладов, 2003). Обращает на себя внимание относительно низкая встречаемость неполовозрелых особей с шириной карапакса более 60 мм, что указывает на их высокую смертность. Такая же закономерность была выявлена ранее (Соколов, Милютин, 2006а), она может быть связана с изменениями стереотипов оборонительного поведения (Переладов, 2003) или более активными миграциями, которые делают крабов рассматриваемой размерной группы более уязвимыми к прессу хищников, прежде всего трески и зубатки (Соколов, Милютин, 2006б). Отметим, что в 2009 г., вероятно за счет изменения условий обитания (пресс хищников или нелегальный вылов), произошло повышение доли крабов с размерами более 60 мм.

Соотношение полов отличалось у неполовозрелых и половозрелых особей *P. camtschaticus*. Среди неполовозрелых крабов самцы и самки были представлены примерно поровну, а среди половозрелых особей абсолютно преобладали самки. В отдельные годы крупные самцы в уловах отсутствовали (табл. 22).

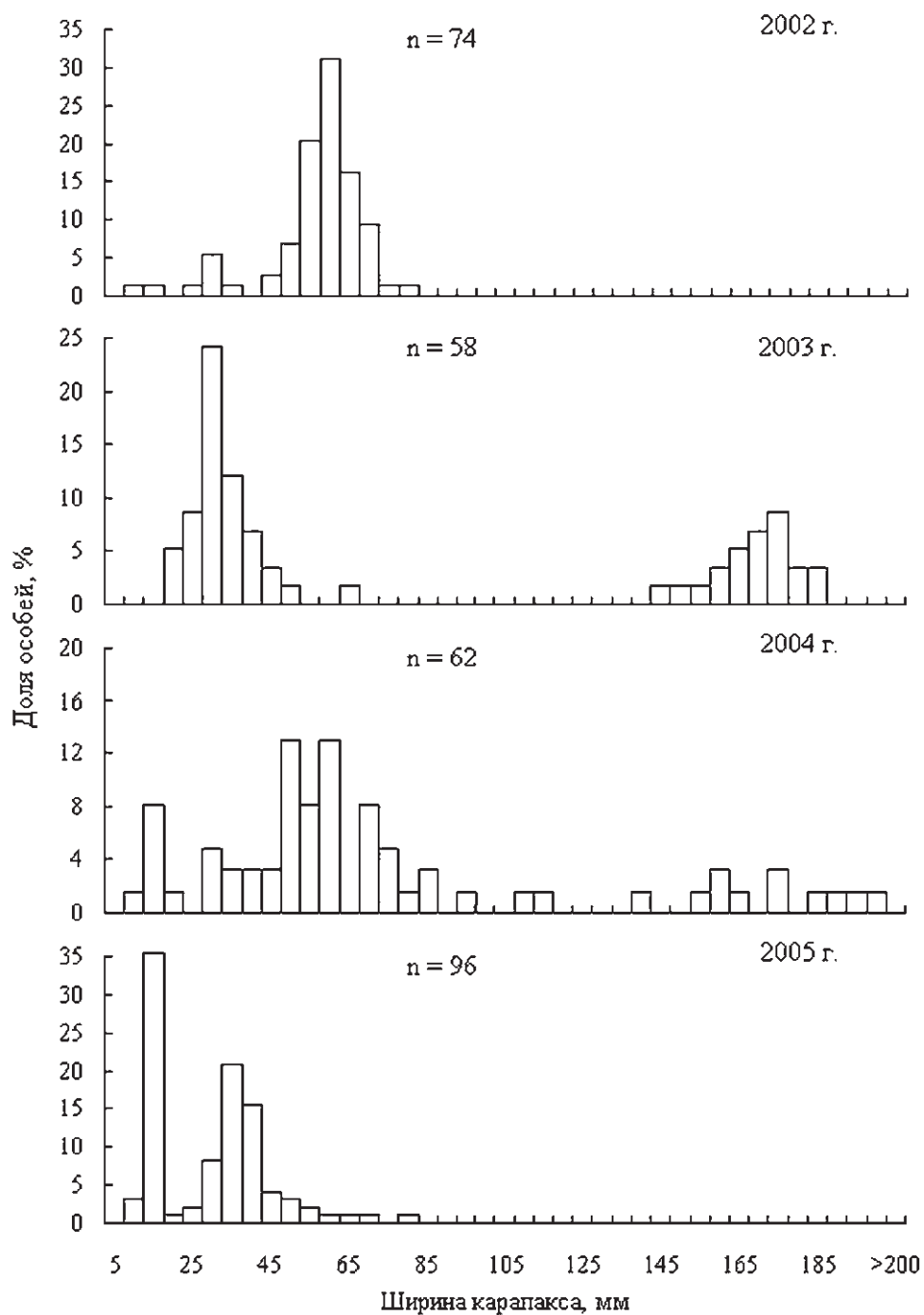


Рис. 61. Размерный состав самцов камчатского краба из водолазных уловов в губе Дальнезеленецкая летом 2002–2009 гг., n — количество проанализированных крабов

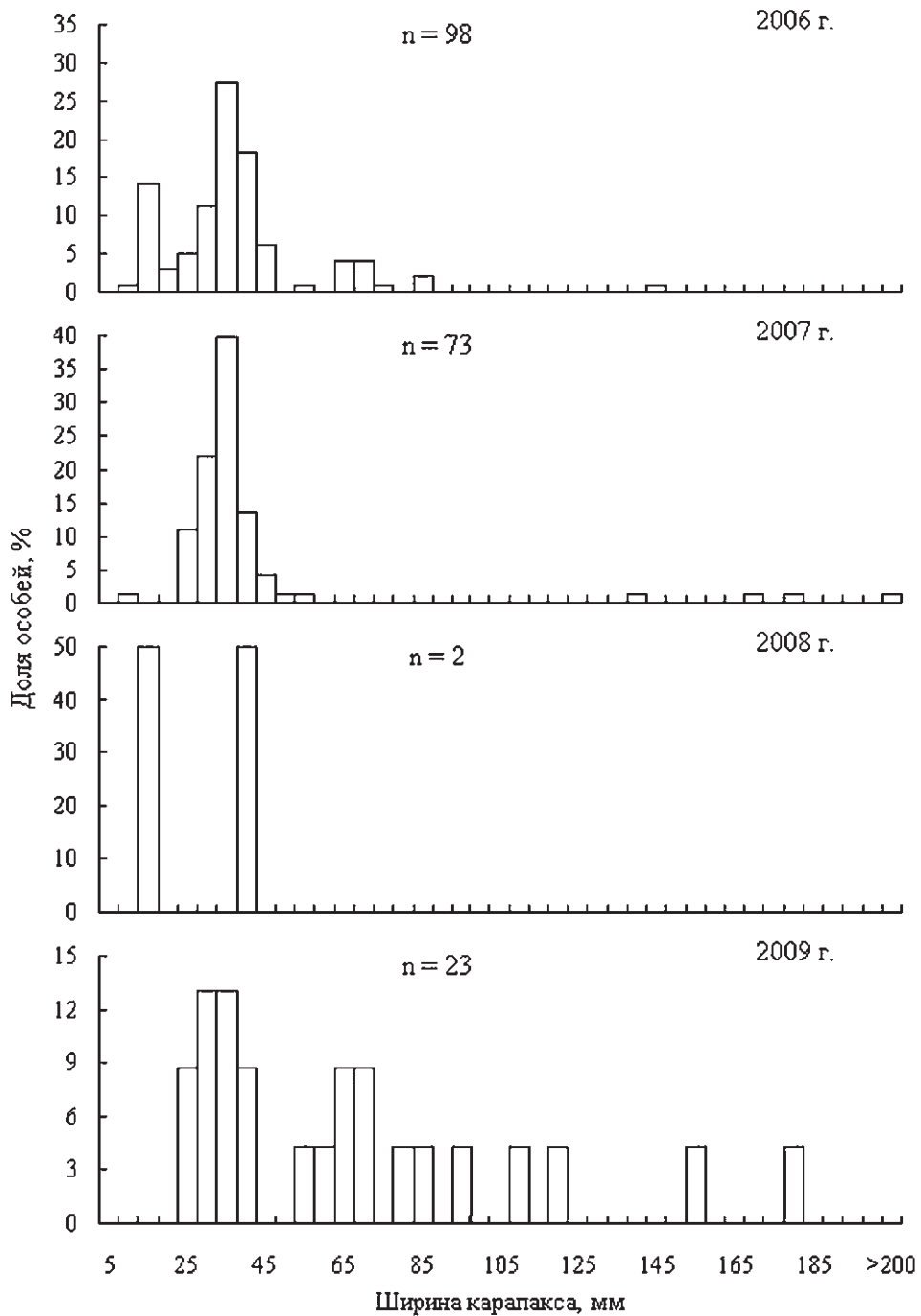


Рис. 61. Окончание

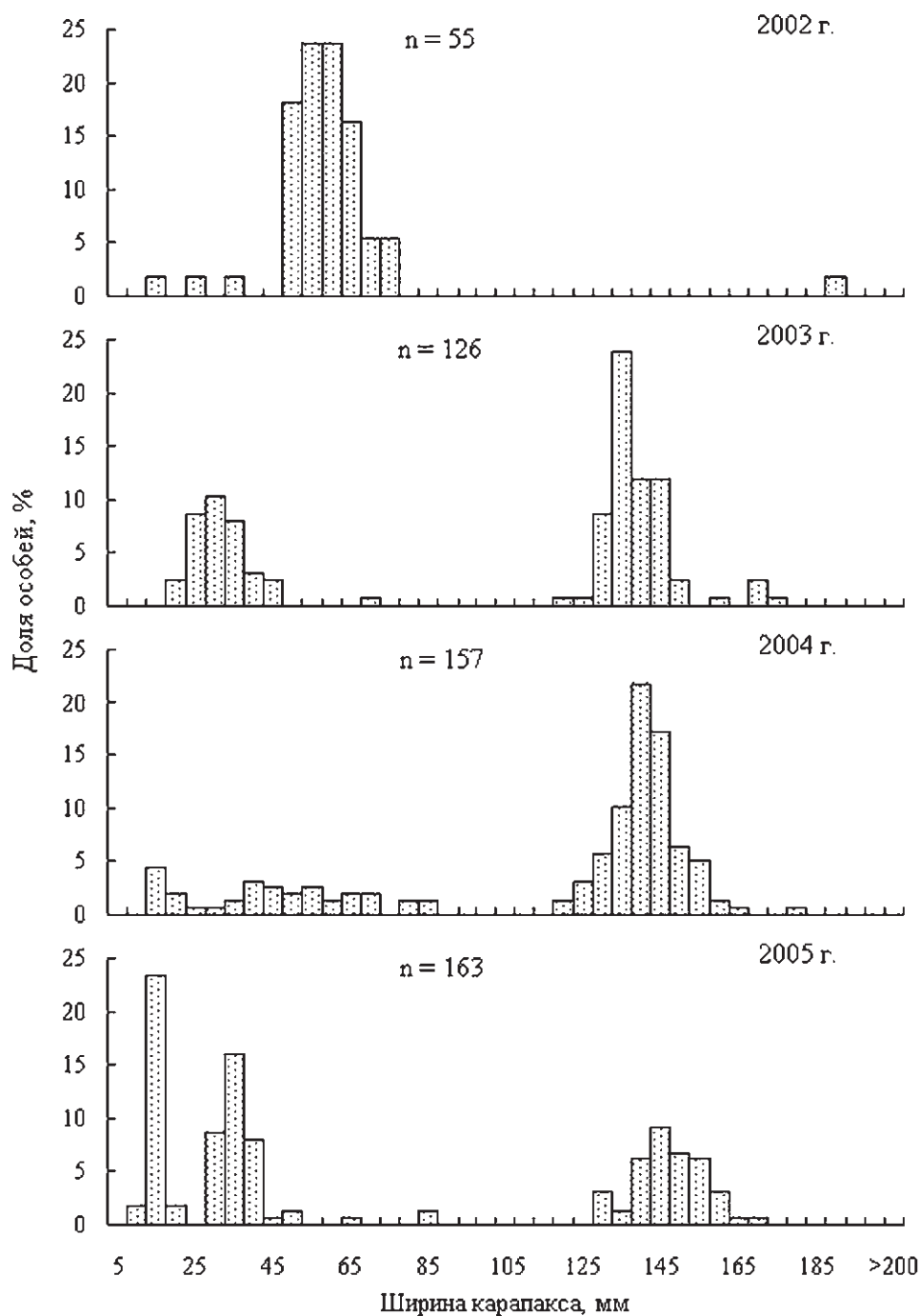


Рис. 62. Размерный состав самок камчатского краба из водолазных уловов в губе Дальнезеленецкая Баренцева моря в летний период 2002–2009 гг., n — количество проанализированных крабов

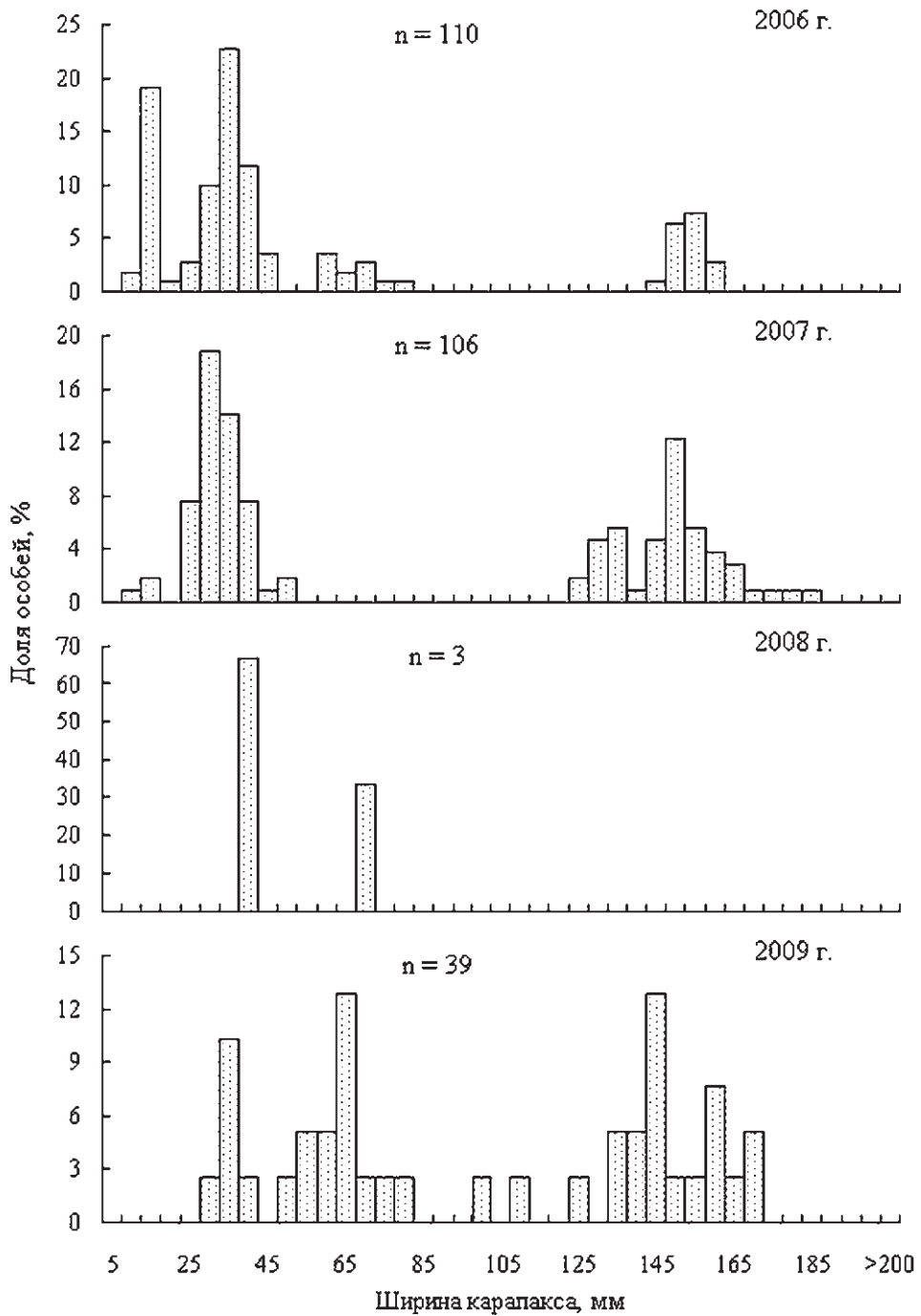


Рис. 62. Окончание

Таблица 2.2

Соотношение полов у камчатских крабов в губе Дальнезеленецкая (водолазные уловы) и сравнение данных с теоретическим распределением 1 : 1

Год	Самцы	Самки	Соотношение	<i>df</i>	χ^2	<i>p</i>
Неполовозрелые						
2002	74	54	1.4:1	1	3.125	0.077
2003	37	45	1:1.2	1	0.780	0.377
2004	49	42	1.2:1	1	0.538	0.463
2005	96	103	1:1.1	1	0.246	0.620
2006	97	91	1.1:1	1	0.191	0.662
2007	69	57	1.2:1	1	1.143	0.285
2008	2	3	1:1.5	1	0.200	0.655
2009	19	20	1:1.1	1	0.026	0.873
Половозрелые						
2002	—	1	—	—	—	—
2003	21	81	1:3.9	1	35.294	< 0.001
2004	13	115	1:8.8	1	81.281	< 0.001
2005	—	60	—	1	60.000	< 0.001
2006	1	19	1:19	1	16.200	< 0.001
2007	4	49	1:12.3	1	38.208	< 0.001
2008	—	—	—	—	—	—
2009	4	19	1:4.8	1	9.783	0.002

ПРИМЕЧАНИЕ. *df* — число степеней свободы; χ^2 — значение критерия хи-квадрат; *p* — уровень достоверности различий.

Наблюдаемая картина соотношения полов является довольно типичной для камчатского краба в различных районах его обитания (Соколов, Милютин, 2006а). Молодь, как правило, концентрируется в прибрежной зоне в течение всего года (Кузьмин, 2002б; Переладов, 2003), в то время как половозрелые особи мигрируют на мелководье в период спаривания, весной (Кузьмин, 2002в). Именно в этот период времени обычно каких-либо значимых отклонений соотношения полов в популяции от теоретического уровня 1:1 не наблюдается (Кузьмин, 2002б). Однако впоследствии самцы мигрируют на большие глубины

(Кузьмин, 2002б,в), а самки остаются в прибрежной зоне (Переладов, 2003) и перемещаются на значительные глубины осенью (Моисеев, 2006). Сходные особенности распределения крабов, обусловленные миграциями половозрелых особей, регистрировали ранее у берегов Аляски (Takeshita et al., 1990).

По данным 2009 г. были рассчитаны отношения ширины карапакса (ШК) к длине карапакса (ДК) и длины меруса третьего правого перепопода (ДМ) к ШК. Эти данные представлены в табл. 23.

Таблица 23

Отношение размерных показателей камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в июле 2009 г.

Индекс	Самцы				Самки			
	X	SE	min	max	X	SE	min	max
Неполовозрелые крабы								
ШК:ДК	1.032	0.015	0.849	1.120	1.081	0.038	0.969	1.796
ДМ:ШК	0.714	0.009	0.638	0.792	0.719	0.006	0.668	0.764
Половозрелые крабы								
ШК:ДК	1.144	0.018	1.110	1.184	1.082	0.004	1.041	1.119
ДМ:ШК	0.827	—	0.827	0.827	0.657	0.011	0.588	0.735

ПРИМЕЧАНИЕ. X — среднее; SE — стандартная ошибка; min — минимум; max — максимум.

Сравнение полученных индексов показало, что у неполовозрелых крабов не прослеживается разницы между самцами и самками ($df=1$, $H=0.200$, $p=0.653$ в случае ШК:ДК и $df=1$, $F=0.231$, $p=0.635$ в случае ДМ:ШК). Для половозрелых особей отмечено достоверно более высокое значение индекса ШК:ДК у самцов по сравнению с самками ($df=1$, $H=8.062$, $p=0.005$). Во втором случае значение индекса также было выше у самцов, однако данных для проведения полноценного статистического анализа не хватило.

Как показали наши исследования, у неполовозрелых крабов не прослеживается достоверных отличий ни в морфометрических показателях особей разного пола, ни в отношении ширины к длине карапакса, что вполне согласуется с данными других авторов (Кузьмин, 2002в) и объясняется сходным уровнем роста ювенильных самцов и самок. В случае половозрелых крабов отношение ШК:ДК было большим у самцов, нежели у самок. Действительно, затраты самок *P. camtschaticus* на размножение достаточно велики, по некоторым данным они составляют более половины среднего энергосодержания тела (Paul, Paul, 1996a). По этой причине на соматический рост они могут тратить

меньше энергии, чем самцы, соответственно рост длины карапакса по отношению к ширине у них замедлен. Подобные тенденции хорошо известны для камчатского краба как в Баренцевом море (Кузьмин, 2002в), так и в дальневосточных морях (Клитин, 2003).

В губе Дальнезеленецкая у половозрелых крабов отношение длины меруса к ширине карапакса, т. е. относительная длина меруса, было больше у самцов, чем у самок. Близкая картина наблюдалась у камчатского краба у западного побережья Сахалина (Клитин, 2003). Различия в размерах ходильных ног особей разного пола могут быть обусловлены тем, что самцы совершают миграции чаще и преодолевают большие расстояния во время миграций (Клитин, 2003).

Зависимости высоты клешни (y) от длины карапакса (x) у самцов камчатского краба, по которым определяли размер наступления морфометрической половозрелости, имеют следующий вид:

$$y = 0.3724x^{0.9401} \quad (R^2 = 0.9656) \text{ — неполовозрелые особи};$$

$$y = 0.1097x^{1.2182} \quad (R^2 = 0.7223) \text{ — половозрелые особи}.$$

Исходя из уравнений роста, было найдено, что длина карапакса краба при наступлении половозрелости составляет 81.0 мм, а это соответствует ширине карапакса, равной 91.8 мм (пересчет по формуле $ДК = 0.8244ШК + 5.3292$). Эти показатели существенно ниже тех, что приводятся для норвежской части Варангер-фьорда, где размер половозрелости самцов достигал 110 мм по длине карапакса (Raftner et al., 1996). Полученные нами показатели ниже значений, указанных для камчатского краба, обитающего у берегов Сахалина (Клитин, 2003) и в прибрежных водах Аляски, где длина карапакса половозрелых самцов находится примерно в диапазоне 90–100 мм (Gray, Powell, 1966).

Более поздние исследования, основанные на использовании морфометрических данных, установили, что в Беринговом море размер, при котором 50 % самцов *P. camtschaticus* достигают половозрелости, равняется 103 мм по длине карапакса (Somerton, 1980). Известно, что даже полностью зрелые самцы не всегда принимают участие в размножении. Например, водолазные исследования в Беринговом море показали, что фактические размеры самцов, которые находились в позе «рукопожатия» с самками, обычно превышали 120 мм по длине карапакса (Powell et al., 1974), это же подтверждается данными экспериментальных работ (Paul, Paul, 1996b).

Для Баренцева моря размер самцов, которые были отмечены в парах с самками, составляет 130 мм по ширине карапакса (Кузьмин, 2002в). Можно предположить, что относительно небольшие размеры половозрелости самцов в губе Дальнезеленецкая по сравнению с западными районами Баренцева моря связаны с влиянием гидрологических условий, прежде всего температуры воды (Stevens, Munk, 1990), которая в данном районе ниже, чем в губах Западного Мурмана (Бойцов, 2006).

Определить размер наступления морфометрической половозрелости у самок не удалось, так как особей с шириной карапакса 100–120 мм было мало.

Наиболее часто в уловах встречались самки стадии зрелости 1 (икра новая, фиолетового цвета), реже — самки с икрой стадии зрелости 1–2 (икра бурая). Самки стадии зрелости 2 (с глазками) были отмечены только в 2004 г. В 2009 году среди самок с шириной карапакса более 100 мм две особи были без икры, их размеры составили 108.3 мм и 123.1 мм. Среди остальных самок преобладали особи с икрой фиолетовой (73.7 %). Три самки несли икру на стадии зрелости 1–2 (икра бурая). В более поздний период (август), по данным 2004–2008 гг., происходит созревание икры самок, в результате чего доля особей с икрой более поздней стадии зрелости возрастает до 30 %, хотя различия во встречаемости икры разных стадий зрелости не достоверны ($df = 2$, $\chi^2 = 1.792$, $p = 0.408$).

Преобладание самок с фиолетовой икрой в летний период является довольно типичным для Баренцева моря (Кузьмин, 2002в). Известно, что икра на стадии глазка обычно характерна для второй половины годового цикла развития. Ее встречаемость в конце августа 2004 г., по всей видимости, объясняется колебаниями гидрологических факторов, способствующих ускорению развития.

Наличие в уловах 2009 г. яловых самок может объясняться как более поздним, чем обычно, созреванием, так и менее благоприятными условиями для нереста. В любом случае присутствие самок без икры связано с ухудшением условий обитания. Действительно, в предыдущий 2008 г. на акватории губы Дальнезеленецкая отмечено резкое снижение численности камчатского краба. Известно, что вследствие изъятия самцов промыслом и последующей рассинхронизации личиночного цикла может образовываться дефицит половозрелых самцов. Этот факт может быть определяющим при повышении доли яловых самок в губе Дальнезеленецкая, особенно с учетом относительно низкой плотности поселения крабов. Схожие тенденции были отмечены для нативных ареалов обитания крабов-литодид, камчатского и синего (Otto, 1986; Лысенко, 2001).

Наиболее часто в водолазных уловах в губе Дальнезеленецкая попадались крабы с новым экзоскелетом — стадия линьки 2. С 2002 по 2006 год все половозрелые самки характеризовались именно этой стадией линьки. В 2007 году 13.6 % крупных самок в уловах имели мягкий экзоскелет (стадия линьки 1). Среди неполовозрелых самок отмечены единичные особи с экзоскелетом стадии линьки 3, которая у мелких крабов может быть выделена в большей мере условно.

Численность *P. camtschaticus* в губе Дальнезеленецкая в летний период 2004–2007 гг. колебалась в пределах от 4000 до 7500 экз. В 2008 году нами отмечено резко снижение численности камчатского краба (350 экз.), так, на стандартных водолазных трансектах было отловлено только 5 неполовозрелых особей (рис. 61). Общая численность камчатского краба в июле 2009 г. составила 3755 экз., из них 245 экз. — половозрелые самцы, 970 экз. — половозрелые самки, 2540 экз. — ювенильные крабы. Биомасса половозрелых особей составила 1.22 г/м², неполовозрелых — 0.17 г/м². По сравнению с 2008 г. отмечено повышение численности камчатского краба. При этом численность половозрелых особей восстановилась до уровня 2006 и 2007 гг., тогда как численность молодежи была ниже, чем в эти годы (рис. 63).

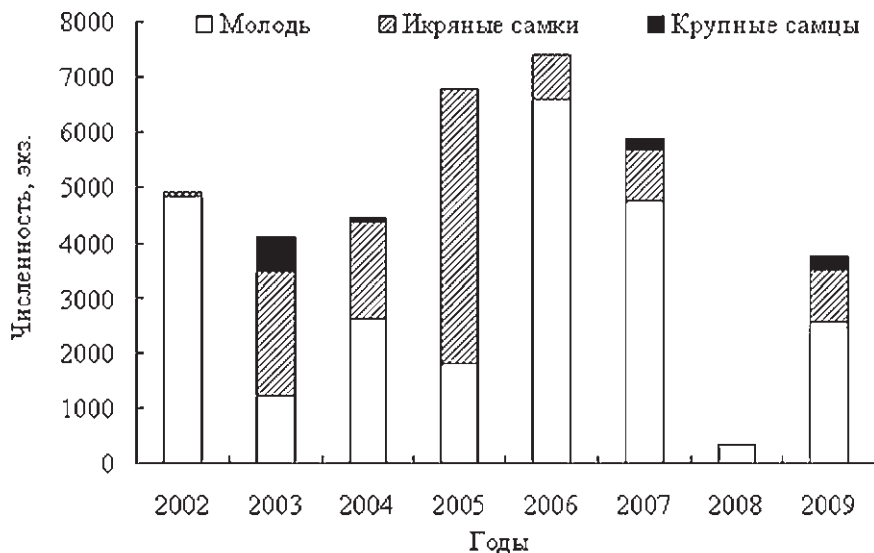


Рис. 63. Динамика численности камчатского краба в губе Дальнезеленецкая летом 2002–2009 гг.

Температура воды у дна в период исследований (по датчикам водолазных компьютеров) варьировала от 5 до 12 °С, ее межгодовые колебания показаны на рис. 64. Полученные показатели достоверно различались за весь период работ ($df = 7$, $H = 44.489$, $p < 0.001$). При этом средняя температура была близка между собой в 2002–2006 и 2006–2008 гг.

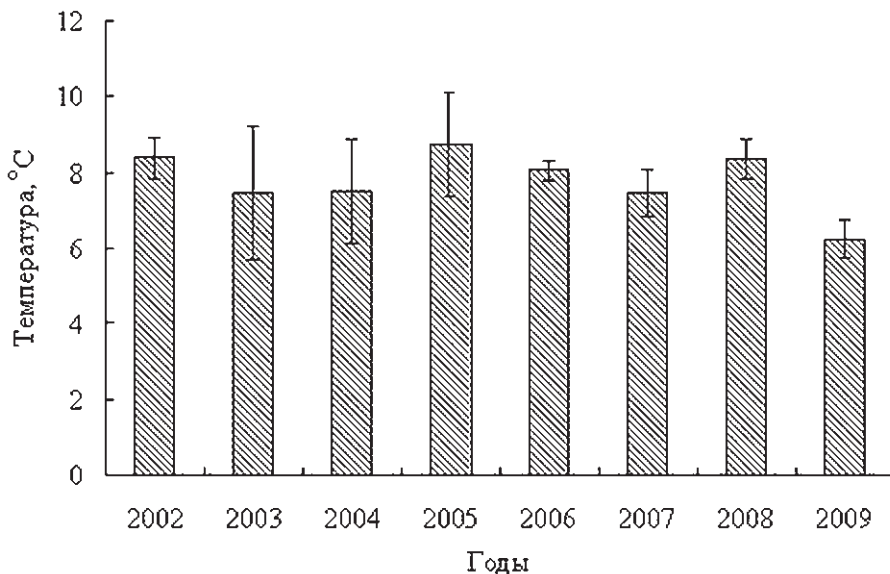


Рис. 64. Средняя температура придонной воды в губе Дальнезеленецкая летом 2002–2009 гг.

Достоверных корреляций между численностью камчатского краба и средней температурой воды в губе Дальнезеленецкая не отмечено, были получены следующие коэффициенты корреляции: $r = 0.03$, $p = 0.953$ для молоди; $r = 0.22$, $p = 0.601$ для икряных самок, $r = 0.55$, $p = 0.158$ для крупных самцов; $r = 0.13$, $p = 0.750$ для общей численности.

Таким образом, на протяжении 2002–2007 гг. популяция камчатского краба находилась в относительно стабильном состоянии. Численность краба соответствовала среднегодовым значениям (Соколов, Милютин, 2006а). В уловах всегда присутствовали крупные самки. В отдельные годы также были отмечены и половозрелые самцы, для которых обычно характерно преобладание на больших глубинах (Кузьмин, 2002б,в). В 2008 году мы наблюдали резкое снижение численности камчатского краба в губе Дальнезеленецкая, что может быть следствием нескольких причин.

Во-первых, укажем на влияние океанологических факторов, прежде всего температуры воды, которая в Арктике существенно повысилась за последние годы (Бойцов, 2006; Климат ..., 2011). Но это противоречит нашим данным по влиянию температуры воды на численность краба. Однако камчатский краб относится к долгоживущим видам донных организмов, а некоторым бентосным животным характерно «запаздывание» в реакции на изменение температурных условий (Влияние ..., 2007).

Во-вторых, определенное воздействие могло оказать ухудшение кормовой базы краба. Логично предположить, что за период развития группировки *P. camtschaticus* в губе Дальнезеленецкая кумулятивный эффект выедания крабами бентоса проявился в снижении численности кормовых объектов и, следовательно, самого краба. По визуальным наблюдениям было выявлено некоторое снижение численности морских звезд и ежей в губе Дальнезеленецкая в 2008 г., однако ранее было показано, что краб незначительно повлиял на бентос губы Дальнезеленецкая из-за низкой плотности поселения (Павлова, 2011), поэтому гипотезу о подрыве кормовой базы краба следует считать маловероятной.

В-третьих, немаловажным фактором, который мог оказать влияние на краба, следует признать антропогенное воздействие (Дворецкий, Дворецкий, 2010а). Известно, что объем нелегального вылова камчатского краба на Восточном Мурмане достигает значительных масштабов. По неофициальным данным, в районе губы Дальнезеленецкая ведется браконьерский промысел, при котором изымаются не только самцы, но и самки. Вполне вероятно, что в период нерестовых миграций к берегу значительная часть крупных особей (прежде всего самок) была выловлена. Это, однако, не объясняет резкого уменьшения количества молоди.

Свою долю вносит и рекреационный дайвинг, уровень которого за последние несколько лет достиг в губе Дальнезеленецкая значительных масштабов (Дворецкий, Дворецкий, 2009, 2010а). Главными объектами лова водолазов-любителей (как правило, нелегального) является камчатский краб.

В 2009 году произошло восстановление численности дальнезеленецкой группировки краба. Возможно, этому способствовал запрет на вылов краба.

Рассмотрим аутономию конечностей. Общий уровень встречаемости травмированных крабов в губе Дальнезеленецкая варьировал от 20.0 до 59.2 % (рис. 65). Травмированность неполовозрелых крабов практически во всех случаях была ниже, чем половозрелых (табл. 24).

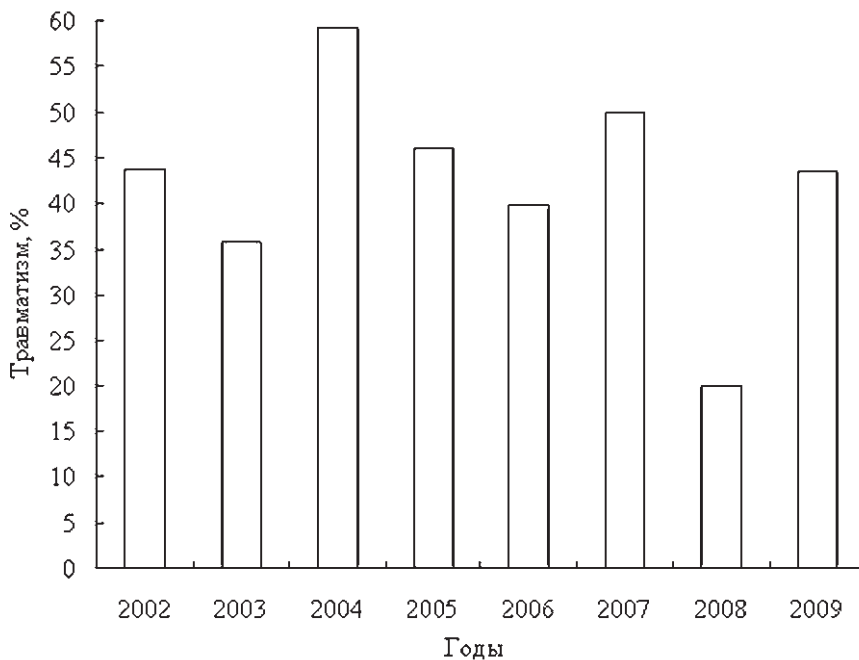


Рис. 65. Встречаемость травмированных камчатских крабов в губе Дальнезеленецкая летом 2002–2009 гг.

Таблица 24

Показатели травмированности камчатских крабов в губе Дальнезеленецкая по водолазным сборам летом 2002–2009 гг., %

Год	Неполовозрелые особи	Половозрелые особи	<i>df</i>	χ^2	<i>p</i>
2002	43.8	—	—	—	—
2003	32.9	38.2	1	0.557	0.456
2004	48.6	67.8	1	5.949	0.015
2005	32.8	62.7	1	29.815	< 0.001
2006	35.0	83.3	1	15.764	< 0.001
2007	40.0	92.3	1	23.015	< 0.001
2008	20.0	—	—	—	—
2009	33.3	60.9	1	4.462	0.035

ПРИМЕЧАНИЕ. Обозначения см. табл. 22.

Анализ распределения повреждений относительно оси тела краба показал, что у неполовозрелых особей все конечности травмируются примерно в равной степени как для левой, так и для правой частей тела.

У половозрелых *P. camtschaticus* наблюдалось повышение частоты травмированности от передних к задним конечностям. У неполовозрелых особей частота повреждения левых конечностей достоверно не отличалась от травмированности правых. У половозрелых крабов конечности правой части тела травмировались чаще, чем левой, а наиболее выраженные отличия обнаружены для клешней.

Частота встречаемости повреждений неполовозрелых крабов в губе Дальнезеленецкая в целом соответствовала показателям, отмеченным ранее для указанной возрастной группы (Соколов, Милютин, 2008б). Травмирование конечностей мелких крабов обусловлено прессом хищников, преимущественно различных видов рыб (Кузьмин, 2002г,д; Соколов, Милютин, 2008б). При этом следует указать, что поврежденность конечностей половозрелых крабов, которую мы отмечали в губе Дальнезеленецкая при водолазных сборах, была существенно выше, чем на больших глубинах, где эта величина редко достигала 20 % (Кузьмин, 2002д; Моисеев, 2003; Пинчуков, 2006, 2007; Соколов, Милютин, 2008б).

Напомним, что лов краба на больших глубинах проводился при помощи тралов и ловушек. Нами выявлена высокая частота встречаемости травмированных особей (до 83 % у половозрелых крабов), кроме того много было крабов с отсутствующими конечностями. Все это можно объяснить антропогенной нагрузкой на группировку камчатского краба в губе Дальнезеленецкая, где отмечена высокая активность водолазов-любителей, целью которых является камчатский краб. Известно, что при атаках хищников, к которым можно отнести и дайверов, краб теряет конечность, за которую его схватили, и пытается «сбежать» на глубину.

Равномерное распределение повреждений конечностей относительно оси тела у неполовозрелых особей обусловлено тем, что при нападениях хищников мелкие крабы движутся обычно в разных направлениях (Переладов, 2003), т. е. риск потери каждой конечности примерно одинаков. У половозрелых крабов чаще отсутствуют конечности четвертой пары ног. Это объясняется тем, что хищники предпочитают атаковать крабов с задней стороны тела, опасаясь клешней.

У взрослых крабов частота повреждений конечностей правой стороны тела была выше, чем левой, за счет потери ног передней пары (клешней). Правая клешня, которая у камчатского краба крупнее левой, используется для дробления пищевых объектов, защиты от нападения хищников и при внутривидовых столкновениях, как и у других видов крабов, имеющих отличающиеся по функциям левые и правые клешни (Juanes, Smith, 1995). В результате этого вероятность повреждения правой клешни гораздо выше, чем левой. Повреждения клешней оказывают негативное влияние на популяцию камчатского краба. Известно, что при спаривании самец в течение нескольких суток удерживает

самку в так называемой позе «рукопожатия» (Кузьмин, 2002в). Поэтому потери клешненосных конечностей делают самцов неполноценными партнерами при спаривании.

2.4.2. Симбионты

В губе Дальнезеленецкая в августе 2004–2008 гг. на глубине 5–40 м на крабах зарегистрировано 43 вида ассоциированных организмов (табл. 25), в июле 2009 г. — 39 видов (табл. 26), но из них более половины видов (56.4 %) было отмечено на единичных особях. Общая экстенсивность заселения составила 62.9 %. Среди обрастателей наиболее часто встречали гидроида *Obelia longissima* и двустворчатого моллюска *Mytilus edulis*, среди симбионтов — бокоплавов *Ischyrocerus anguipes*, *Ischyrocerus commensalis* и копеподу *Tisbe furcata*.

Таблица 25
Симбионты и обрастатели камчатского краба в губе Дальнезеленецкая
в августе 2004–2008 гг.

Таксон	Экстенсивность заселения, %	Средняя интенсивность заселения, экз.
Hydrozoa		
<i>Coryne hincksii</i> Bonnevie, 1898	0.23	—
<i>Gonothyrea loveni</i> (Allman, 1859)	0.23	—
<i>Halecium beanii</i> (Johnston, 1838)	0.46	—
<i>Halecium labrosum</i> Alder, 1859	0.11	—
<i>Halecium marsupiale</i> Bergh, 1887	0.11	—
<i>Obelia geniculata</i> (L., 1758)	3.91	—
<i>Obelia longissima</i> (Pallas, 1766)	4.37	—
Nemertini		
Nemertini g. sp.	0.92	2.4±0.7
Polychaeta		
<i>Bushiella (Jugaria) similis</i> (Bush, 1905)	0.11	1.0±0.0
<i>Chone</i> sp.	0.11	1.0±0.0
<i>Circeis armoricana</i> Saint-Joseph, 1894	1.38	8.3±4.5
<i>Eumida sanguinea</i> (Oersted, 1843)	0.69	1.0±0.0

Таблица 25 (продолжение)

Таксон	Экстенсивность заселения, %	Средняя интенсивность заселения, экз.
<i>Harmothoe imbricata</i> (L., 1767)	2.18	1.8±0.4
<i>Harmothoe impar impar</i> (Johnston, 1839)	0.11	1.0±0.0
<i>Lepidonotus squamatus</i> (L., 1767)	0.23	1.0±0.0
<i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)	0.11	1.0±0.0
Syllidae g. sp.	0.23	1.0±0.0
<i>Typosyllis armillaris</i> (O. F. Müller, 1776)	0.11	1.0±0.0
<i>Thelepus cincinnatus</i> (Fabricius, 1780)	0.11	1.0±0.0
Hirudinea		
<i>Crangonobdella fabricii</i> (Malm, 1863)	0.46	1.0±0.0
<i>Johanssonia arctica</i> (Johansson, 1898)	1.72	1.6±0.2
<i>Platibdella olriki</i> (Malm, 1863)	0.11	1.0±0.0
Bivalvia		
<i>Heteranomia scuamula</i> (Linne, 1767)	0.57	1.6±0.2
<i>Hiatella arctica</i> (Linne, 1767)	0.92	2.4±0.7
<i>Modiolus modiolus</i> (L., 1758)	0.11	1.0±0.0
<i>Musculus discors</i> (Linne, 1767)	0.11	1.0±0.0
<i>Mytilus edulis</i> Linne, 1758	3.79	2.5±0.4
Gastropoda		
<i>Margarites</i> sp.	0.11	1.0±0.0
<i>Mohrensternia</i> sp.	0.23	1.0±0.0
Amphipoda		
<i>Caprella septentrionalis</i> Krøyer, 1838	0.23	1.0±0.0
<i>Ischyrocerus commensalis</i> Chevreux, 1900	30.57	53.8±3.2
<i>Ischyrocerus anguipes</i> Krøyer, 1838	15.29	6.3±1.0
<i>Gammarellus homari</i> (Fabricius, 1779)	0.92	1.4±0.3

Таблица 25 (окончание)

Таксон	Экстенсивность заселения, %	Средняя интенсивность заселения, экз.
Cirripedia		
<i>Balanus crenatus</i> Brugiere, 1789	2.87	2.9±0.5
<i>Balanus balanus</i> (Linne, 1758)	0.11	1.0±0.0
Bryozoa		
<i>Doryporella spathulifera</i> (Smitt, 1868)	0.11	—
<i>Crisia denticulata</i> (Smitt, 1865)	0.57	—
<i>Callopora lineata</i> (L., 1767)	1.26	—
<i>Lichenopora hispida</i> (Fleming, 1828)	0.80	—
<i>Lichenopora verrucaria</i> (Fabricius, 1780)	0.11	—
<i>Tricellaria gracilis</i> (Van Beneden, 1848)	0.23	—
<i>Scrupocellaria arctica</i> (Smitt, 1868)	0.57	—
Echinodermata		
<i>Ophiura robusta</i> (Aures, 1851)	0.11	1.0±0.0

Таблица 26

**Симбионты и обрастатели камчатского краба в губе Дальнезеленецкая
в июле 2009 г.**

Таксон	Экстенсивность заселения, %	Интенсивность заселения		
		min	max	X
Hydrozoa				
<i>Campanularia groenlandica</i> Levinsen, 1893	1.6	—	—	—
<i>Coryne hincksii</i> Bonnevie, 1898	1.6	—	—	—
<i>Gonathyrea loveni</i> (Allman, 1859)	1.6	—	—	—
<i>Obelia longissima</i> (Pallas, 1766)	6.5	—	—	—
<i>Symplectoscyphus tricuspidatus</i> (Alder, 1856)	1.6	—	—	—

Таблица 26 (продолжение)

Таксон	Экстенсивность заселения, %	Интенсивность заселения		
		min	max	X
Nemertini				
Nemertini g. sp.	9.7	1	44	9
Polychaeta				
<i>Bushiella (Jugaria) similis</i> (Bush, 1905)	4.8	1	1	1
<i>Circeis armoricana</i> Saint-Joseph, 1894	4.8	1	43	15
<i>Eumida sanguinea</i> (Oersted, 1843)	1.6	1	1	1
<i>Harmothoe imbricata</i> (L., 1767)	4.8	1	1	1
<i>Harmothoe impar impar</i> (Johnston, 1839)	1.6	1	1	1
<i>Thelepus cincinnatus</i> (Fabricius, 1780)	1.6	1	1	1
Hirudinea				
<i>Crangonobdella fabricii</i> (Malm, 1863)	3.2	1	2	2
<i>Johanssonia arctica</i> (Johansson, 1898)	1.6	1	1	1
<i>Platibdella olriki</i> (Malm, 1863)	1.6	1	1	1
Biivalvia				
<i>Chlamys islandicus</i> (O. F. Müller, 1776)	1.6	1	1	1
<i>Heteranomia scuamula</i> (Linne, 1767)	1.6	11	11	11
<i>Hiatella arctica</i> (Linne, 1767)	1.6	2	2	2
<i>Musculus discors</i> (Linne, 1767)	1.6	1	1	1
<i>Mytilus edulis</i> L., 1758	9.7	1	2	1
Gastropoda				
<i>Margarites</i> sp.	1.6	1	1	1
<i>Mohrensternia</i> sp.	1.6	1	1	1

Таблица 26 (окончание)

Таксон	Экстенсивность заселения, %	Интенсивность заселения		
		min	max	X
Copepoda				
<i>Calanus finmarchicus</i> (Gunner, 1765)	4.8	1	1	1
<i>Ectinosoma normani</i> Scott T. & A., 1894	3.2	2	144	73
<i>Harpacticus uniremis</i> Krøyer, 1842	3.2	3	26	15
<i>Tisbe furcata</i> (Baird, 1837)	33.9	1	1607	217
Isopoda				
<i>Jaera albifrons</i> Leach, 1814	1.6	1	1	1
Amphipoda				
<i>Caprella septentrionalis</i> Krøyer, 1838	1.6	1	1	1
<i>Ischyrocerus anguipes</i> Krøyer, 1838	11.3	1	6	2
<i>Ischyrocerus commensalis</i> Chevreux, 1900	54.8	1	316	54
Cirripedia				
<i>Balanus crenatus</i> Brugiere, 1789	1.6	2	2	2
<i>Verruca stroemia</i> (O. F. Müller, 1776)	1.6	1	1	1
Bryozoa				
<i>Bugula harmsworthi</i>	1.6	—	—	—
<i>Callopora lineata</i> (L., 1767)	4.8	—	—	—
<i>Lichenopora hispida</i> (Fleming, 1828)	1.6	—	—	—
<i>Lichenopora verrucaria</i> (Fabricius, 1780)	4.8	—	—	—
<i>Oncousoecia diastroporides</i> (Norman, 1869)	3.2	—	—	—
<i>Scrupocellaria arctica</i> (Smitt, 1868)	1.6	—	—	—
<i>Terminoflustra membranaceotruncata</i> (Smitt, 1868)	4.8	—	—	—

ПРИМЕЧАНИЕ. Обозначения см. табл. 23.

Общее количество крабов, заселенных хотя бы одним из отмеченных видов, составило, экз.: 2004 г. — 134, 2005 г. — 62, 2006 г. — 29, 2007 г. — 56, 2008 г. — 3, 2009 г. — 39.

В целом видовой состав ассоциированных организмов в августе 2004—2008 гг. и июле 2009 г. был довольно схож. Однако в июле 2009 г. в жабрах крабов

в большом количестве были зарегистрированы копеподы (Dvoretzky, Dvoretzky, 2010). Вероятно, это связано с особенностями развития массовых симбионтов краба амфипод *Ischyrocerus commensalis*, которые также в массовом количестве колонизируют жабры хозяина. К концу лета в органах дыхания регистрируется более высокая доля крупных бокоплавов, которые могут или вытеснять копепод или, хотя бы частично, поедать часть особей. Это подтверждается находками остатков веслоногих рачков в желудках крупных особей *Ischyrocerus commensalis* в 2009 г. (Дворецкий, Дворецкий, 2013).

Наши исследования позволили существенно расширить и дополнить список беспозвоночных, обитающих на камчатском крабе. Известно, что у побережья Западного Сахалина среди симбионтов встречаются виды, которые были обнаружены и в наших исследованиях — амфиподы *Ischyrocerus commensalis*, гидроиды *Obelia longissima*, пиявки *Crangonobdella fabricii* (Клитин, 2003). В отличие от Баренцева моря в морях Дальнего Востока рыба пиявка *Johanssonia arctica* обнаруживается крайне редко. На крабах в Тихоокеанском регионе распространен другой вид — *Notostomum cyclostomum*. Стоит указать на то, что в состав симбионтов равношипного краба, который обитает в том же районе, но на больших глубинах, входят другие организмы, а основным симбионтом является пиявка *Crangonobdella fabricii* (Живоглядова, 2006).

Обнаруженные нами виды симбионтов поселяются и на других ракообразных. Массовый симбионт камчатского краба в губе Дальнезеленецкая амфипода *Ischyrocerus commensalis* — это довольно распространенный сожитель представителей отряда Decapoda. Данный вид встречали на крабах-стригунах *Chionoecetes opilio* (Steele et al., 1986), на крабах *Hyas araneus* (Vader, 1996), *Lithodes maja* (Dvoretzky, Dvoretzky, 2008). *Ischyrocerus commensalis* также колонизирует раков-отшельников у берегов Канады (Williams, McDermott, 2004).

Большинство других видов, зарегистрированных на крабах, относится к группе обрастателей — балянусы, мидии, сидячие полихеты, гидроиды, мшанки. Карапакс камчатского краба выступает для них в качестве удобного субстрата для поселения. В этом отношении следует выделить гидроид *Coryne hincksii*, который в Баренцевом море был описан Л. Шеурингом (Scheuring, 1922) на других гидроидах и как обрастатель панцирей крабов *Hyas* sp. Затем он был отмечен на крабах в губе Амбарная (Пантелеева, 2003). Однако на камчатских крабах данный вид был встречен в губе Дальнезеленецкая. Предполагается, что *Coryne hincksii* обладает видоспецифичностью к субстрату. Последние находки этого гидроида отмечены только на *P. camtschaticus*. Таким образом, *Coryne hincksii* можно считать облигатным симбионтом камчатского краба.

Мы сопоставили некоторые показатели заселенности камчатского краба массовыми видами в 2009 г. с данными 2004–2008 гг., т. е. в период, когда исследования симбионтов и обрастателей проводили в августе. Предварительно мы оценили структуру анализируемых групп по размеру и линьке. Как оказалось, доля неполовозрелых и половозрелых крабов достоверно не отличалась в сравниваемые периоды (30 и 70 % соответственно в 2004–2008 гг. против 37 и 63 % в 2009 г.) ($df = 1$, $\chi^2 = 1.36$, $p = 0.241$). По встречаемости крабов разных

стадий линьки также не выявлено различий ($df = 3$, $\chi^2 = 4.24$, $p = 0.237$), хотя доля крабов более поздней стадии линьки была несколько выше в июле. В целом можно считать, что по своей структуре выборки были сходными.

Достоверные различия в экстенсивности заселения были выявлены для *Circeis armoricana*, *Mytilus edulis* и *Ischyrocerus commensalis*. Заселенность крабов этими организмами была достоверно выше в начале июля 2009 г. по сравнению с августом 2004–2008 гг. (рис. 66).

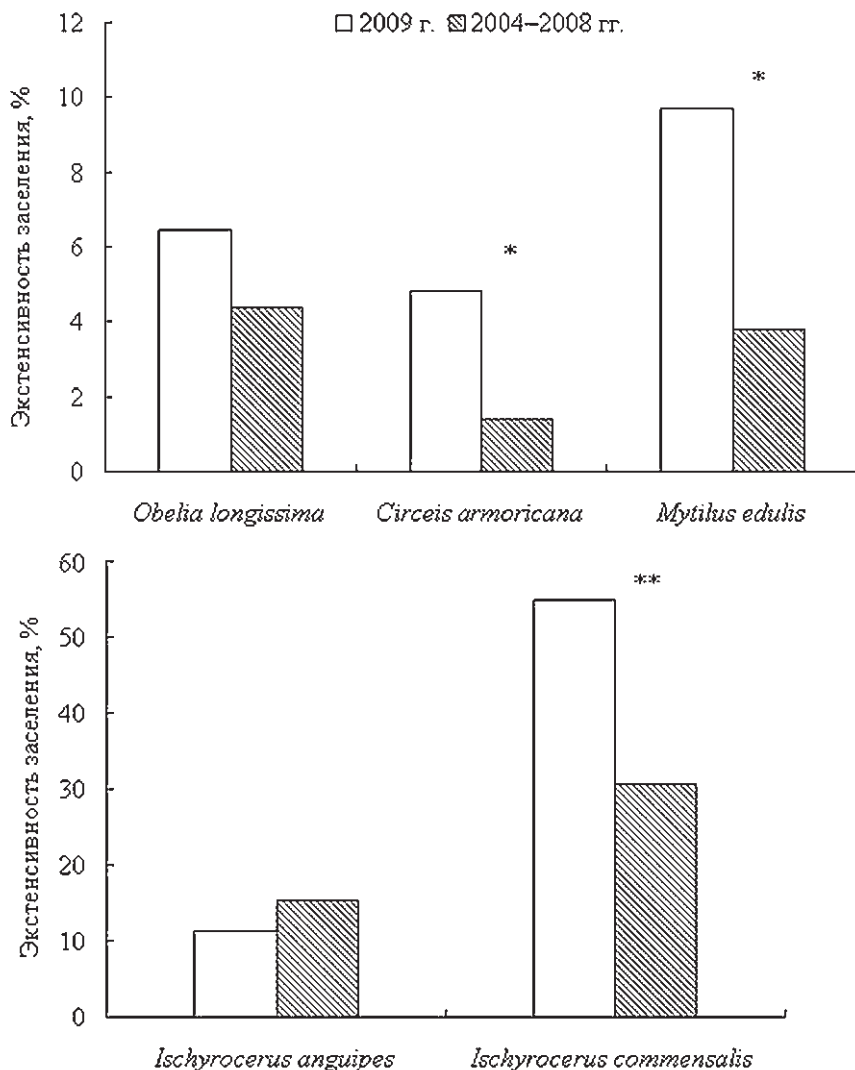


Рис. 66. Сравнение экстенсивности заселенности камчатского краба массовыми видами ассоциированных организмов в губе Дальнезеленевская в августе 2004–2008 гг. и июле 2009 г. Одна звездочка — различия достоверны при уровне значимости $p < 0.05$, две — при уровне значимости $p < 0.01$

Сравнение средней интенсивности заселения для неколониальных видов показало, что в случае с *Circeis armoricana* и *Mytilus edulis* достоверных изменений данного индекса не происходит (в обоих случаях однофакторный дисперсионный анализ показал значение $p > 0.187$). Для бокоплавов *Ischyrocerus anguipes* и *Ischyrocerus commensalis* выявлено снижение средней интенсивности заселения в 2009 г. по сравнению с 2004–2008 гг. (рис. 67).

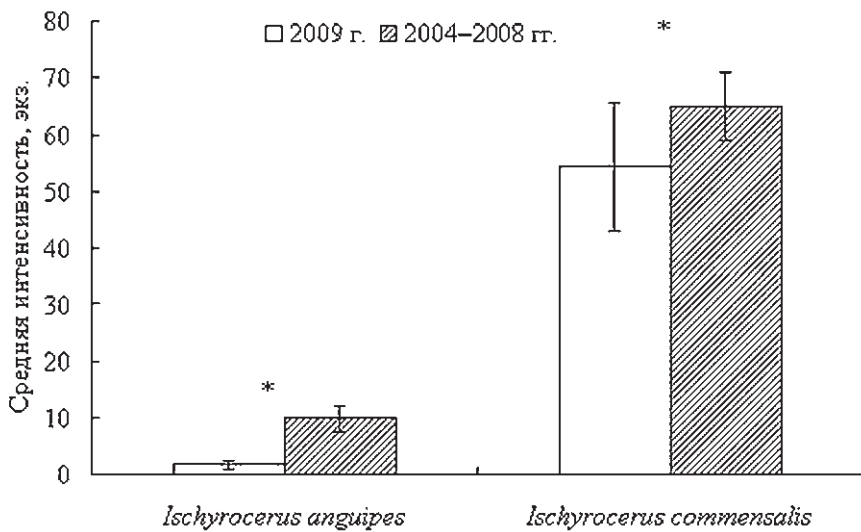


Рис. 67. Средняя интенсивность заселенности камчатского краба амфиподами в губе Дальнезеленецкая в августе 2004–2008 гг. и июле 2009 г. Вертикальные линии показывают стандартную ошибку; звездочка — различия достоверны при уровне значимости $p < 0.05$

Установлено, что заселенность камчатских крабов массовыми обрастателями (спирорбисами и мидиями) была выше в начале июля по сравнению с августом. При этом средняя интенсивность заселения крабов этими видами не менялась. Подобный результат — следствие того, что в начале июля чаще встречались крабы третьей и четвертой стадий линьки, вероятность оседания личинок обрастателей на которых выше из-за сформировавшейся бактериальной пленки. Экстенсивность заселения крабов бокоплавом *Ischyrocerus commensalis* была примерно на 24 % выше в июле (Дворецкий, Дворецкий, 2013). Таким образом, в июле симбионт заселял крабов чаще, чем в августе, но интенсивность заселения крабов в июле была ниже, следовательно, более низкая плотность заселения хозяев связана со снижением остроты внутривидовой конкуренции, которая была выявлена для *Ischyrocerus commensalis* (Дворецкий, Дворецкий, 2010б).

Заметим, что средняя интенсивность заселения камчатских крабов близкородственным видом *Ischyrocerus anguipes* была также ниже в июле. Для этого вида характерна локализация на карапаксе и конечностях, где встречается основная доля обрастателей. А поскольку в июле 2009 г. экстенсивность заселения крабов обрастателями была несколько выше, чем в августе 2004–2008 гг., то снижение

средней интенсивности заселения хозяев *Ischyrocerus anguipes* может быть связано с конкурентным исключением по схеме, которая ранее была описана для симбиотических сообществ камчатского краба (Дворецкий, Дворецкий, 2011).

Распределение наиболее часто встречающихся видов по разным участкам тела хозяина в июле 2009 г. представлено в табл. 27. Обращает на себя внимание значительное количество отдельных симбионтов в жабрах (в частности, амфипод и копепод). Последние встречались исключительно в органах дыхания.

Таблица 27

Распределение симбионтов и обрастателей на теле камчатских крабов в губе Дальнезеленецкая в июле 2009 г., %

Таксон	Абдомен	Жабры	Карапакс	Конечности	Рот
<i>Ischyrocerus commensalis</i>	3.41	15.00	3.74	34.92	42.93
<i>Mytilus edulis</i>	—	12.50	12.50	50.00	25.00
<i>Ischyrocerus anguipes</i>	8.33	—	66.67	25.00	—
<i>Tisbe furcata</i>	—	100.00	—	—	—
Hirudinea	40.00	—	40.00	20.00	—
Bryozoa	13.33	—	46.67	33.33	6.67
Hydrozoa	12.50	—	25.00	62.50	0.00

Мы провели сравнение особенностей локализации массовых видов в начале июля 2009 г. и в августе 2004–2008 гг. (Dvoretzky, Dvoretzky, 2010). Достоверных различий в распределении на крабах амфипод *Ischyrocerus anguipes* ($df = 4$, $\chi^2 = 4.17$, $p = 0.384$) и двустворчатых моллюсков *Mytilus edulis* ($df = 4$, $\chi^2 = 9.43$, $p = 0.051$) не выявлено. В случае наиболее часто встречающегося симбионта *Ischyrocerus commensalis* были отмечены существенные различия в локализации особей в разные периоды исследований ($df = 4$, $\chi^2 = 205.20$, $p < 0.001$) (рис. 68).

Локализация симбионтов и обрастателей на крабах мало отличалась в начале июля и августе (Дворецкий, Дворецкий, 2013). Лишь для *Ischyrocerus commensalis* наблюдается несколько иное распределение особей: в июле бокоплавы чаще встречались на ротовом аппарате и реже — в жабрах. Вероятно, такой результат связан с особенностями биологии данного вида. В июле в популяции симбиотических рачков *Ischyrocerus commensalis* наблюдается больше мелких и среднеразмерных бокоплавов (Dvoretzky, Dvoretzky, 2011). Поскольку между крупными и мелкими амфиподами *Ischyrocerus commensalis* наблюдается выраженная внутривидовая конкуренция (Дворецкий, Дворецкий, 2010б), то,

по-видимому, в июле эта конкуренция была выражена менее остро, поэтому мелкие особи смогли колонизировать более привлекательные для заселения участки тела хозяина, в частности, ротовой аппарат. Затем происходит перераспределение бокоплавов. В результате роста повышается доля крупных рачков, которые вытесняют более мелких особей в жабры. Это согласуется с нашими выводами о межгодовых колебаниях индексов заселенности камчатского краба бокоплавами *Ischyrocerus commensalis*.

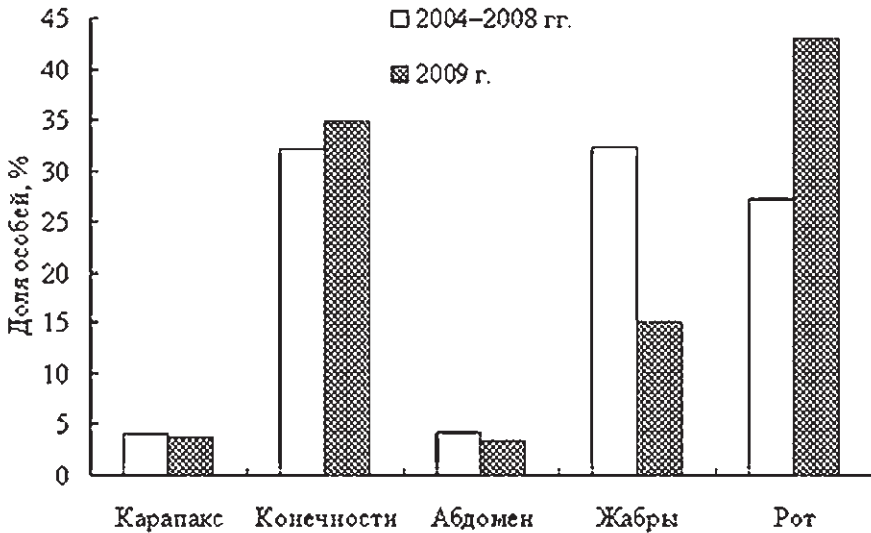


Рис. 68. Распределение бокоплавов *Ischyrocerus commensalis* на разных участках тела камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в июле 2009 г. и августе 2004–2008 гг.

Стоит также указать на массовые находки симбионтов (амфипод и копепод) в жабрах крабов (рис. 69). Ранее на примере некоторых ракообразных было показано, что такие поселения симбионтов в органах дыхания вызывают ухудшение газообмена хозяина в результате разрушения жаберных тканей и присутствия инородных частиц (Gannon, Wheatly, 1992, 1995; Astall et al., 1996). В случае с камчатским крабом подобных отрицательных эффектов нельзя исключить, что позволяет говорить о паразитическом характере взаимоотношений (Шульман, Добровольский, 1977; Reaka, 1978; Addicott, 1984; Takahashi, Matsuura, 1994). Косвенным подтверждением роли симбионтов в гибели крабов служат находки мертвых крабов с предлинными панцирями, в жабрах которых отмечены массовые скопления амфипод и копепод. Известно, что линька является критическим энергозатратным процессом (Кузьмин, 2002в), смертность при котором может быть довольно высока (Stevens, 2009). Вследствие пониженного уровня газообмена при высокой заселенности жабр можно ожидать снижения вероятности успешного завершения линьки.



Рис. 69. Боклопавы *Ischyrocerus commensalis* в жабрах камчатского краба

Для размерного ряда камчатского краба в 2009 г. выявлено, что экстенсивность заселения самок составила 71.8 %, самцов — 47.8 %. Для более корректного сравнения использовали данные по неполовозрелым особям, где доля самцов и самок была примерно одинакова. В этом случае заселенность самок составила 45 %, самцов — 36.8 % ($df = 1$, $\chi^2 = 0.27$, $p = 0.605$).

Ранее было показано, что в случае, когда поведение самцов и самок значительно отличается, могут наблюдаться некоторые отличия в их заселенности обрастателями. Например, самки *Hyas araneus* были в большей степени колонизированы эпибионтами, чем самцы вследствие того, что больше времени проводили на значительных глубинах, (Кузнецов, 1964). Такой же результат был отмечен для крабов *Callinectes sapidus* (Bryozoan ..., 1999). В нашем случае говорить о существенном отличии в особенностях поведения и распределения камчатского краба не приходится. Хотя самцы краба характеризуются большей миграционной активностью (Кузьмин, 2002б,в), по всей видимости, это не имеет решающего значения в формировании видового состава и индексов заселенности *Paralithodes camtschaticus* ассоциированными видами. В морях Дальнего Востока при исследовании симбионтов камчатского краба было выявлено, что заселенность самцов и самок амфиподами *Ischyrocerus commensalis* различается: боклопавы преобладают на самках, поскольку локализуются преимущественно на кладках икры (Клитин, 2003). В нашем случае локализация симбионтов на икре не встречалась.

Более выраженное влияние на заселенность краба оказывает размер хозяина. Среднее количество видов, которое приходилось на одну заселенную особь (рассматривались крабы второй стадии линьки), составило 0.8 для половозрелых крабов и 3.7 для неполовозрелых, различия достоверны ($df = 1$, $H = 24.3$, $p < 0.001$).

Общая экстенсивность заселения половозрелых особей составила 100 %, для неполовозрелых этот индекс равен 41 % ($df = 1$, $\chi^2 = 21.56$, $p < 0.001$). Если взять отдельные виды, то прослеживается аналогичная тенденция: достоверно более высокая экстенсивность заселения отмечена для большинства симбионтов и обрастателей, колонизирующих половозрелых крабов (рис. 70). Это характерно и для средней интенсивности заселения. Например, для наиболее массового симбионта *Ischyrocerus commensalis* интенсивность заселения неполовозрелых особей краба варьировала от 1 до 9 экз., а половозрелых — от 17 до 316 экз. Средние значения, которые составили 3.4 ± 0.8 и 78.7 ± 14.0 экз. соответственно, достоверно различались ($df = 1$, $H = 21.69$, $p < 0.001$).

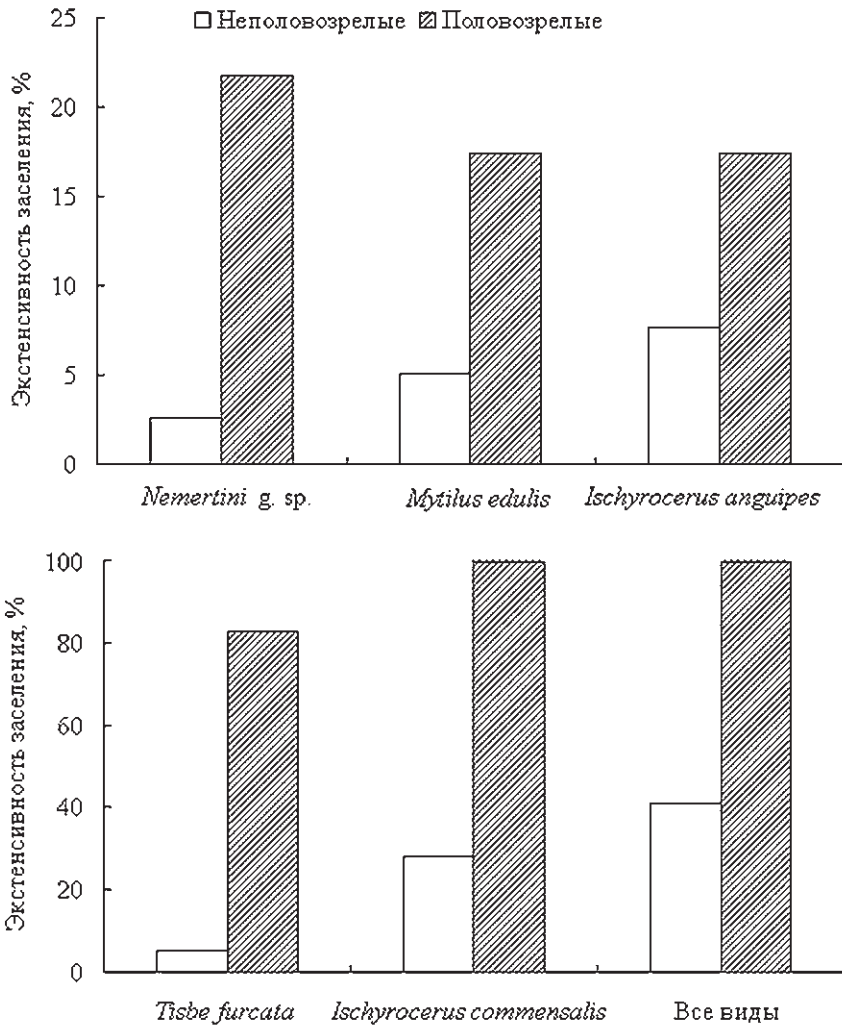


Рис. 70. Экстенсивность заселения половозрелых и неполовозрелых камчатских крабов массовыми видами ассоциированных организмов в губе Дальнезеленецкая в июле 2009 г.

Повышение заселенности крабов по мере их роста вполне закономерно. Крупные экземпляры предоставляют больше площади (которая в данном случае может рассматриваться как ресурс) для поселения симбионтов и обрастателей. Кроме того, такие крабы линяют гораздо реже, чем небольшие особи (Кузьмин, 2002в), что также способствует увеличению их индексов заселенности. Подобная тенденция отмечена ранее в других районах Мирового океана для многих видов десятиногих ракообразных (Abello et al., 1990; Mantelatto et al., 2003; Miller et al., 2006).

Наконец, оценим, как влияет состояние экзоскелета половозрелых крабов на их заселенность симбионтами и обрастателями. Предварительный анализ показал, что ширина их карапакса была очень близка между собой и составила 144.3 ± 3.7 мм у особей второй стадии линьки и 145.3 ± 12.6 мм у особей третьей ранней и третьей поздней стадий, которые были объединены в одну группу. Было установлено, что среднее количество видов, приходящееся на одного краба второй стадии линьки, составляет 3.7, тогда как у особей третьей стадии линьки этот показатель равнялся 8.0 ($df = 1$, $H = 4.05$, $p = 0.044$). Поскольку все половозрелые особи были заселены, мы сравнивали только интенсивность заселения (анализ был выполнен для амфипод *Ischyrocerus commensalis* и копепод *Tisbe furcata*). Оказалось, что этот индекс достоверно не различался у крабов разных стадий линьки, хотя он был выше у особей с более старым экзоскелетом (табл. 28).

Таблица 28

Средняя интенсивность заселения половозрелых особей камчатского краба массовыми симбионтов в губе Дальнезеленецкая в июле 2009 г., экз./особь

Симбионт	Линочная стадия 2			Линочная стадия 3			<i>H</i>	<i>p</i>
	$X \pm SE$	min	max	$X \pm SE$	min	max		
<i>I. commensalis</i>	74.4 ± 17.4	17	316	94.2 ± 16.0	50	130	2.568	0.109
<i>T. furcata</i>	79.2 ± 19.4	7	234	681.6 ± 262.3	1	1607	3.780	0.052

ПРИМЕЧАНИЕ. Обозначения см. табл. 23.

Повышение количества видов, заселяющих крабов третьей стадии линьки, — достаточно закономерный результат. Возраст экзоскелета таких животных может достигать четырех лет (у самцов, которые пропускают ежегодную линьку) (Кузьмин, 2002в). Соответственно, вероятность поселения на них обрастателей и симбионтов выше, чем на крабах, возраст экзоскелета которых обычно не превышает одного года (Dvoretzky, Dvoretzky, 2010). Интенсивность заселения мало зависит от возраста экзоскелета. Этот результат обусловлен тем, что для симбионтов, колонизирующих краба (амфипод и копепод) характерен относительно короткий жизненный цикл (Dvoretzky, Dvoretzky, 2011), поэтому на хозяине не встречаются особи разных поколений.

2.4.3. Питание

В Баренцевом море вселенец камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) — обычный и массовый компонент донных сообществ южной части моря. Как указывалось выше, к середине 2000-х гг. только в российских водах обитало порядка 100 млн его особей (Соколов, Милютин, 2008а). В связи с высокой численностью краба необходимо изучение его трофических связей в ареале обитания. Особое значение приобретает также количественная оценка его воздействия на бентос и прогнозирование ресурсов кормовой базы.

Будучи крупным бентофагом (эврифагом), способным образовывать многочисленные скопления, камчатский краб не может не влиять на аборигенные донные сообщества. А такие особенности его трофического поведения, как неполное съедание его жертв, особенно крупных (Гудимов и др., 2003; Павлова и др., 2007; Jørgensen, 2005), и избыточность питания в условиях доступности корма, сопровождающаяся слабым перевариванием пищи и интенсивным истреблением бентоса (Павлова, 2008а,б), могут сделать это влияние на донную фауну весьма существенным. В нативном ареале камчатского краба нередко наблюдается снижение плотности поселения и биомассы его кормовых объектов — моллюсков и иглокожих (Feder, Jewett, 1981a,b). Аналогичная ситуация может повториться и в новом ареале, тем более что этому может способствовать более бедная, по сравнению с Северной Пацификой, кормовая база. В районах с высокой плотностью распределения вселенцев в прибрежье Баренцева моря уже известны случаи резкого снижения биомассы бентоса мягких грунтов (Павлова, 2008а,б) и численности морских ежей (Сенников, Шацкий, 2002; Павлова, Зуев, 2010).

Качественный состав рациона камчатского краба изучается в Баренцевом море с середины 1990-х годов. Большинство сведений о пищевом спектре половозрелых особей *P. camtschaticus* получены для глубины свыше 50–100 м (Герасимова, Кочанов, 1997; Gerasimova, 1997; Rafter et al., 1996; Sundet et al., 2000; Пинчуков, Павлов, 2002; Анисимова, Манушин, 2003). На прибрежных мелководьях Мурмана питание взрослых *P. camtschaticus* изучено только в Варангер-фьорде (Ржавский, Переладов, 2003). Состав рациона молоди камчатского краба известен в губах Ура (Сенников, Матюшкин, 1996; Матюшкин, 2003), Териберская (Тарвердиева, 2003), на участке восточного побережья от губы Дроздовка до губы Кекурская (Елецкая, Штрик, 2006), а также в Варангер-фьорде (Ржавский, Переладов, 2003).

Количественные же аспекты питания камчатских крабов, особенно молоди, в естественной среде практически не изучены. Между тем, для понимания роли камчатского краба в донных сообществах, оценки влияния на бентос и определения ресурсов кормовой базы необходимо знать его экологический рацион, т. е. то количество пищи, которое он изымает из природы в процессе питания (Тен, 1967; Алимов, 1969).

Материалом для исследования послужило содержимое пищеварительных трактов камчатских крабов из Кольского залива и губы Дальнезеленецкая. Животные были отловлены водолазами Российского государственного

гидрометеорологического университета (РГГМУ, г. Санкт-Петербург) и Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова (ИПЭЭ РАН, г. Москва) с глубины до 30 м с 2000 по 2008 гг. (табл. 29).

Таблица 29

Размерно-весовые характеристики исследованных камчатских крабов

Категория крабов	Кольский залив		Губа Дальнезеленецкая	
	ШК, мм	Масса, г	ШК, мм	Масса, г
Половозрелые самки	114–178	1000–2690	125–184	1162–2580
Половозрелые самцы	111–186	880–2900	110–227	715–4972
Оседлая молодежь	4–30	0.06–28	9–35	0.5–37
Кочующая молодежь	34–120	28–934	36–97	32–573.8

Содержимое пищеварительных трактов (желудка и кишечника) крабов исследовалось под бинокулярным микроскопом. Наполнение желудка (самого крупного кардиального отдела) и кишечника выражали в процентах от их объема. Если часть объема кардиального отдела была занята крупным несъедобным объектом, например, клубком полимерных волокон, то за объем кардиального отдела считали только свободное пространство.

Кормовые организмы в составе пищевых комков крабов определяли до вида или таксона более высокого ранга. Идентификацию гидроидов и мшанок проводила научный сотрудник лаборатории зообентоса ММБИ Н. Н. Пантелеева, остальные группы беспозвоночных определены автором при консультациях со специалистами лаборатории зообентоса ММБИ к.б.н. О. С. Любиной, к.б.н. Е. А. Фроловой, к.б.н. А. А. Фроловым, И. О. Нехаевым. У рассортированных по таксономической принадлежности беспозвоночных или их фрагментов измеряли линейные размеры: у морских ежей — ширину зубов или толщину панциря, у полихет — диаметр простомиума или перистомиума, у офиур — диаметр диска или длину радиальных щитков, у брюхоногих моллюсков — длину оперкулюма и т. д.

В каждом пищевом комке по возможности подсчитывали количество кормовых беспозвоночных: морских ежей — по элементам зубного аппарата, полихет — по передним концам тела, брюхоногих моллюсков — по оперкулюмам (при наличии в пищевом комке фрагментов раковины). При большом содержании двустворчатых моллюсков в пищевых комках изначально количество (а затем и биомассу) определяли путем подсчета пар макушек, однако это сильно занижало результаты. Наблюдения за питанием крабов в условиях аквариальной показали, что крабы преимущественно заглатывают мягкие ткани двустворчатых моллюсков, большую же часть раковины или ее крупные фрагменты они выбрасывают. В желудок в результате попадает лишь незначительная часть фрагментов раковин — примерно 5 % и менее от массы живого моллюска. Поэтому сырую

массу съеденных мидий и некоторых других видов *Bivalvia* восстанавливали путем умножения массы осколков раковины из желудочно-кишечного тракта крабов на 20. Массу усонюгих раков определяли приблизительно на основании вида и размера присутствующих в пищевом комке табличек стенок домиков.

Приблизительный размер и массу съеденных животных восстанавливали с помощью имеющейся спиртовой коллекции беспозвоночных или ранее найденной связи между линейными размерами фрагмента и массой организма. В пищевых комках мелких крабов нередко встречался ил, массу которого определяли после удаления лишней жидкости.

После восстановления изначальной массы кормовых объектов данные суммировали для расчета суточного выедания, или экологического рациона. Индивидуальный объем суточного выедания бентоса f определяли по формуле Байкова (Baikov, 1935)

$$f = \frac{24n}{t},$$

где n — восстановленная сырая масса изъятых крабом из природы донных беспозвоночных, г или кДж; t — длительность прохождения пищи по пищеварительному тракту краба, ч. Время прохождения пищи было установлено экспериментально в аквариальной (г. Мурманск) и на базе сезонной биостанции ММБИ (пос. Дальние Зеленцы) с использованием корма-маркера. Так, при температуре воды 6–8 °С у неполовозрелых особей с шириной карапакса 30–35, 70–80, 90–100 мм съеденные объекты выводились в среднем через 4, 8, 9 ч соответственно, у половозрелых самок с шириной карапакса 130–140 мм — через 10 ч. Для определения размера экологического рациона были отобраны особи с наполнением желудочно-кишечного тракта не менее 50 %.

Степень сходства видового состава рационов у крабов из разных районов исследования устанавливали с помощью коэффициента Жаккара

$$K_j = \frac{c}{a + b - c},$$

где a — количество видов беспозвоночных в рационе крабов в первом районе исследования; b — количество видов во втором районе исследования; c — количество видов, общих для обоих районов.

Для характеристики питания рассчитывали частоту встречаемости (%) объектов в пищевом комке как отношение числа пищеварительных трактов с данным компонентом к общему числу пищеварительных трактов с пищей.

Пищевой спектр камчатских крабов. Всего в спектре питания камчатских крабов отмечено не менее 148 видов донных беспозвоночных: в Кольском заливе — не менее 98, в губе Дальнезеленецкая — 114 (табл. 30). Видовой состав кормовых беспозвоночных фактически гораздо шире, поскольку из-за сильного измельчения и переваривания не удалось установить видовую принадлежность у части полихет, мшанок, асцидий, десятиногих раков, амфипод и изопод. Также неопределенными остались свободноживущие и прикрепленные фораминиферы, встречающиеся преимущественно в рационе молоди крабов.

Спектр питания камчатских крабов

Объект питания	Кольский залив		Губа Дальнезеленецкая	
	Молодь краба, n = 380 экз.	Взрослые особи, n = 50 экз.	Молодь краба, n = 250 экз.	Взрослые особи, n = 158 экз.
Phaeophyta				
<i>Alaria esculenta</i>	—	+	+	—
<i>Desmarestia aculeata</i>	+	+	+	+
<i>Dictyosiphon</i> sp.	—	—	+	+
<i>Laminaria saccharina</i>	—	—	—	+
Phaeophyta g. sp.	+	+	+	+
Rhodophyta				
<i>Odontalia dentata</i>	+	+	+	+
<i>Phycodris rubens</i>	+	+	+	+
<i>Ptilota plumosa</i>	+	+	+	+
<i>Rhodophyllis dichotoma</i>	—	—	+	+
<i>Polysiphonia</i> sp.	—	—	+	+
Rhodophyta g. sp.	+	+	+	+
Chlorophyta				
<i>Chaetomorpha melagonium</i>	+	+	+	+
<i>Rhizoclonium hieroglyphicum</i>	—	—	+	+
Chlorophyta g. sp.	+	+	+	+
Sarcomastigophora				
Granuloreticulosa				
Foraminifera				
Foraminifera g. sp.	+	—	+	—
Porifera				
<i>Halichondria panicea</i>	—	—	+	—

Таблица 30 (продолжение)

Объект питания	Кольский залив		Губа Дальнезеленецкая	
	Молодь краба, n = 380 экз.	Взрослые особи, n = 50 экз.	Молодь краба, n = 250 экз.	Взрослые особи, n = 158 экз.
Cnidaria				
Hydrozoa				
Hydroidea				
<i>Eudendrium vaginatum</i>	—	—	+	—
<i>Lafoea dumosa</i>	—	—	+	—
<i>Obelia geniculata</i>	—	—	+	—
<i>Obelia</i> sp.	+	+	+	—
<i>Symplectoscyphus tricuspидatus</i>	—	—	+	—
Hydroidea g. sp.	+	+	+	+
Annelida				
Polychaeta				
<i>Alitta virens</i>	+	+	—	—
<i>Circeis armoricana</i>	+	+	—	—
<i>Eulalia viridis</i>	—	+	—	—
<i>Fabricia stellaris stellaris</i>	—	—	+	—
<i>Galathowenia oculata</i>	—	—	—	+
<i>Gattiana cirrosa</i>	+	—	—	—
<i>Glicera capitata</i>	+	—	—	—
<i>Goniada</i> sp.	+	—	—	—
<i>Harmothoe imbricata</i>	+	+	+	+
<i>Harmothoe impar impar</i>	+	+	—	—
<i>Harmothoe</i> sp.	+	+	+	+
<i>Lepidonotus squamatus</i>	—	+	+	+
<i>Nephtys</i> sp.	—	+	—	—

Таблица 30 (продолжение)

Объект питания	Кольский залив		Губа Дальнезеленецкая	
	Молодь краба, n = 380 экз.	Взрослые особи, n = 50 экз.	Молодь краба, n = 250 экз.	Взрослые особи, n = 158 экз.
<i>Nereis pelagica</i>	+	–	–	–
<i>Nereis zonata</i>	+	–	–	–
<i>Nereis</i> sp.	+	+	+	+
<i>Onuphis conchylega</i>	–	–	–	+
<i>Ophelia limacina</i>	–	–	–	+
<i>Pectinaria hyperborea</i>	+	+	+	+
<i>Pectynaria granulate</i>	–	–	+	+
Phyllodocidae g. sp.	+	+	–	–
Polynoidae g. sp.	+	+	+	+
<i>Pseudopotamilla reniformis</i>	–	–	+	+
Sabellidae g. sp.	–	–	–	+
Spirorbidae g. sp.	+	+	+	+
Polychaeta g. sp.	+	+	+	+
Artropoda				
Crustacea				
Crustacea g. sp.	+	+	+	+
Cirripedia				
<i>Balanus balanus</i>	+	+	+	+
<i>Balanus crenatus</i>	+	+	+	+
<i>Balanus</i> sp.	+	+	+	+
<i>Semibalanus balanoides</i>	+	–	–	–
<i>Verruca stroemia</i>	+	–	+	+
Malacostraca				
Amphipoda				
<i>Caprella linearis</i>	–	–	+	–
<i>Caprella</i> sp.	–	–	+	+
<i>Gammarus</i> sp.	+	–	–	–

Таблица 30 (продолжение)

Объект питания	Кольский залив		Губа Дальнезеленецкая	
	Молодь краба, n = 380 экз.	Взрослые особи, n = 50 экз.	Молодь краба, n = 250 экз.	Взрослые особи, n = 158 экз.
<i>Ischyrocerus commensalis</i>	—	+	—	—
<i>Monoculodes</i> sp.	—	—	+	—
<i>Paroedicerus lynceus</i>	+	—	—	—
Amphipoda g. sp.	+	+	+	+
Isopoda				
<i>Jaera</i> sp.	+	—	—	—
Isopoda g. sp.	—	—	+	—
Decapoda				
Decapoda g. sp.	+	+	+	+
<i>Hyas araneus</i>	—	—	+	+
<i>Pagurus bernhardus</i>	+	—	—	—
<i>Pagurus pubescens</i>	+	+	—	+
Экзувий <i>P. camtschaticus</i>	+	—	—	—
<i>Paralithodes camtschaticus</i>	—	—	—	+
<i>Sclerocrangon boreas</i>	+	+	—	—
Икра	—	+	—	+
Mollusca				
Polyplacophora				
<i>Boreochiton ruber</i>	+	—	+	+
<i>Ischnochiton albus</i>	+	—	—	+
<i>Tonicella marmorea</i>	+	+	+	+
Gastropoda				
<i>Amauropsis islandica</i>	—	—	—	+
<i>Boreotrophon clathratus</i>	—	—	+	—
<i>Boreotrophon truncatus</i>	+	—	+	+

Таблица 30 (продолжение)

Объект питания	Кольский залив		Губа Дальнезеленецкая	
	Молодь краба, n = 380 экз.	Взрослые особи, n = 50 экз.	Молодь краба, n = 250 экз.	Взрослые особи, n = 158 экз.
<i>Buccinum cyaneum</i>	—	+	—	+
<i>Buccinum elatior</i>	—	—	+	—
<i>Buccinum finmarchianum</i>	—	—	—	+
<i>Buccinum undatum</i>	+	+	+	+
<i>Buccinum</i> sp.	+	—	+	+
<i>Cryptonatica affinis</i>	+	+	+	+
<i>Cylichna alba</i>	+	—	+	+
Cylichnidae g. sp.	+	—	—	—
<i>Epheria vincta</i>	+	+	+	+
<i>Gibbula tumida</i>	+	+	+	+
<i>Hydrobia ulvae</i>	+	—	+	—
<i>Jeffreisina globularis</i>	+	—	—	—
<i>Littorina littorea</i>	+	—	—	—
<i>Littorina obtusata</i>	+	—	—	—
<i>Littorina saxatilis</i>	+	+	—	—
<i>Littorina</i> sp.	+	+	—	+
<i>Lunatia pallida</i>	—	+	—	+
Mangellidae g. sp.	+	+	—	—
<i>Margarites g. groenlandicus</i>	+	+	+	+
<i>Margarites helacinus</i>	+	+	+	+
<i>Moelleria costulata</i>	—	—	+	+
<i>Mohrensternia interrupta</i>	+	—	+	—
<i>Neptunea despecta</i>	—	—	—	+
<i>Odostomia turrita</i>	+	—	+	—
<i>Oenopota</i> sp.	+	—	+	—
<i>Omalogyra atomus</i>	+	—	—	—

Таблица 30 (продолжение)

Объект питания	Кольский залив		Губа Дальнезеленецкая	
	Молодь краба, n = 380 экз.	Взрослые особи, n = 50 экз.	Молодь краба, n = 250 экз.	Взрослые особи, n = 158 экз.
<i>Onchidoris bilamellata</i>	+	—	—	—
<i>Onoba aculeus</i>	+	—	+	+
<i>Onoba semicostata</i>	+	—	+	—
<i>Puncturella noachina</i>	+	—	—	+
Rissoidea g. sp.	—	—	+	—
<i>Tectura virginea</i>	+	—	+	+
<i>Testudinalia tessullata</i>	+	+	—	—
Кладка	+	+	+	+
Bivalvia				
<i>Arctica islandica</i>	+	+	+	+
<i>Astarte crenata</i>	—	+	+	+
<i>Astarte montagui</i>	—	—	+	—
<i>Axinopsida orbiculata</i>	+	—	+	+
<i>Chlamys islandica</i>	+	+	+	+
<i>Ciliatocardium ciliatum</i>	+	+	+	+
<i>Crenella decussata</i>	+	—	+	+
<i>Dacrydium vitreum</i>	+	—	—	—
<i>Heteranomia squamula</i>	+	+	+	+
<i>Heteranomia aculeata</i>	+	—	+	+
<i>Hiatella arctica</i>	+	+	+	+
<i>Leionucula bellotii</i>	—	—	+	+
<i>Macoma balthica</i>	+	—	—	—
<i>Macoma calcarea</i>	+	+	+	+
<i>Modiolus modiolus</i>	+	—	+	+
<i>Musculus discors</i>	—	—	+	+
<i>Musculus</i> sp.	—	—	+	+

Таблица 30 (продолжение)

Объект питания	Кольский залив		Губа Дальнезеленецкая	
	Молодь краба, n = 380 экз.	Взрослые особи, n = 50 экз.	Молодь краба, n = 250 экз.	Взрослые особи, n = 158 экз.
<i>Mya arenaria</i>	+	—	+	+
<i>Mya truncata</i>	+	+	+	+
<i>Mytilus edulis</i>	+	+	+	+
<i>Nuculana minuta minuta</i>	—	—	+	+
<i>Nuculana pernula</i>	—	+	+	+
<i>Palliolum tigerinum</i>	+	—	—	—
<i>Parvicardium pinnulatum</i>	+	+	+	+
<i>Serripes groenlandicus</i>	+	—	+	—
<i>Thracia myopsis</i>	—	+	—	+
<i>Thyasira gouldi</i>	+	—	+	—
<i>Thyasira sarsi</i>	—	—	—	+
<i>Thyasira</i> sp.	—	—	+	—
<i>Tridonta borealis</i>	—	+	+	+
<i>Yoldiella lenticula</i>	+	—	—	—
<i>Bivalvia</i> g. sp.	+	+	+	+
Bryozoa				
<i>Crisia denticulate</i>	—	—	+	—
<i>Crisia eburnean</i>	—	—	+	—
Crisiidae g. sp.	—	—	+	—
<i>Electra pilosa</i>	—	—	+	—
<i>Filicrisia geniculata</i>	—	—	+	—
<i>Lichenopora verrucaria</i>	—	—	+	—
Scrupocellariidae g. sp.	—	—	+	—
<i>Tricellaria gracilis</i>	—	—	+	—
Bryozoa g. sp.	+	+	+	+

Таблица 30 (окончание)

Объект питания	Кольский залив		Губа Дальнезеленецкая	
	Молодь краба, n = 380 экз.	Взрослые особи, n = 50 экз.	Молодь краба, n = 250 экз.	Взрослые особи, n = 158 экз.
Echinodermata				
Echinoidea				
<i>Brisaster fragilis</i>	—	—	—	+
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	+	+	+	+
<i>Strongylocentrotus pallidus</i>	+	+	—	+
Asteroidea				
<i>Asterias rubens</i>	+	+	+	+
Asteroidea g. sp.	—	—	+	—
Ophiuroidea				
<i>Ophiopholis aculeata</i>	+	+	+	+
<i>Ophiura albida</i>	—	—	—	+
<i>Ophiura robusta</i>	+	+	+	+
Chordata				
Tunicata				
Ascidiacea				
<i>Boltenia echinata</i>	—	—	+	+
<i>Cnemidocarpa rhisopus</i>	—	—	+	—
<i>Halocynthia pyriformis</i>	—	—	+	+
<i>Molgula</i> sp.	—	—	—	—
<i>Pelonaia corrugata</i>	—	—	+	+
<i>Styela rustica</i>	—	—	+	+
Ascidiacea g. sp.	+	—	+	+
Vertebrata				
Рыбы	+	+	+	+
Икра	—	+	—	+

В Кольском заливе спектр питания неполовозрелых крабов был уже, чем в губе Дальнезеленецкая, несмотря на то, что выборка была в 1.5 раза больше, но это, по-видимому, свидетельствует о более бедной кормовой базе в заливе. Максимальное видовое сходство отмечено между рационами молодых и взрослых особей из губы Дальнезеленецкая, минимальное — между молодью из губы Дальнезеленецкая и взрослыми крабами из Кольского залива (табл. 31).

Таблица 31

Сходство видового состава беспозвоночных из спектров питания камчатских крабов по коэффициенту Жаккара

Район		Кольский залив		Губа Дальнезеленецкая	
		I	II	I	II
Кольский залив	I	1	0.46	0.42	0.42
	II	0.46	1	0.32	0.45
Губа Дальнезеленецкая	I	0.42	0.32	1	0.54
	II	0.42	0.45	0.54	1

ПРИМЕЧАНИЕ. I — молодь; II — взрослые особи.

В пищевом спектре встречены не только массовые и широко распространенные виды, но и достаточно редкие в прибрежье, например, брюхоногие моллюски *Odostomia turrita*, не отмечавшиеся в российских водах Баренцева до последнего времени (Nekhaev, 2011).

В рацион крабов регулярно входили бурые, зеленые и красные водоросли. Изредка встречались кладки брюхоногих моллюсков, рыба (в основном мелкая) и икра (предположительно бычков или пинагоров, диаметр икринок 2.2–2.4 мм). Вместе с животными и растительными компонентами в пищевых комках исследуемых крабов нередко отмечали наилок (ил), детрит, песок. Два последних объекта считались случайными и всегда исключались из анализа. Иногда в пищевых комках попадались и несъедобные объекты (перья птиц, обрывки ниток или тканей, кусочки фольги или пластика). Наиболее часто и в большем количестве, по сравнению с другими несъедобными объектами, в желудках крабов встречалась рыболовная леска. В Кольском заливе она отмечена у 60 % взрослых и 50 % неполовозрелых крабов. У некоторых особей сбитая в плотный комок леска занимала до 60 % объема кардиального отдела желудка.

Встречаемость кормовых объектов в питании крабов. На мелководьях исследованных районов половозрелые особи наиболее часто поедали двустворчатых и брюхоногих моллюсков, полихет и иглокожих, в меньшей степени — ракообразных (табл. 32). Однако значение той или иной группы бентоса в питании могло меняться в зависимости от того, в каком донном сообществе кормились крабы.

**Частота встречаемости основных кормовых объектов в питании
взрослых камчатских крабов в 2000–2008 гг., %**

Компонент пищи	Кольский залив		Губа Дальнезеленецкая	
	Самки, n = 35 экз.	Самцы, n = 15 экз.	Самки, n = 117 экз.	Самцы, n = 30 экз.
Foraminifera	3	—	—	—
Porifera	3	—	—	—
Hydroidea	6	—	4	—
Polychaeta	69	47	41	47
Crustacea	57	20	28	33
Polyplacophora	3	7	5	3
Gastropoda	26	33	66	43
Bivalvia	63	60	72	57
Bryozoa	3	—	3	—
Echinodermata:	63	40	86	70
Ophiuroidea	9	—	41	10
Asteroidea	51	20	37	33
Echinoidea	34	33	62	53
Ascidiacea	—	—	5	7
Рыба	46	40	8	17
Икра рыб	8	—	2	3
Водоросли	31	33	50	50

Многие исследователи отмечали отсутствие значимых различий в рационе взрослых самцов и самок (McLaughlin, Hebard, 1961; Jewett, Feder, 1982). Полученные нами данные в целом подтверждают этот факт, а некоторые отличия в частоте встречаемости отдельных кормовых групп или видов могут быть случайными вследствие малой выборки взрослых самцов.

Следует также отметить, что на мягких и твердых грунтах частота встречаемости одних и тех же групп бентоса в рационе взрослых крабов может существенно различаться. Сравнение питания в двух группах взрослых самок показало, что на твердых грунтах встречаемость основных кормовых групп бентоса в рационе была существенно выше, чем на мягких (рис. 71). Твердые грунты с хорошо развитой эпифауной служат для крабов источником доступной пищи. Здесь крабы

могут даже проявлять селективность в выборе пищевого объекта (Ржавский, Переладов, 2003), в то время как на мягких грунтах им приходится довольствоваться преимущественно малодоступными инфаунными беспозвоночными, в поиске которых приходится перекапывать значительное количество грунта.

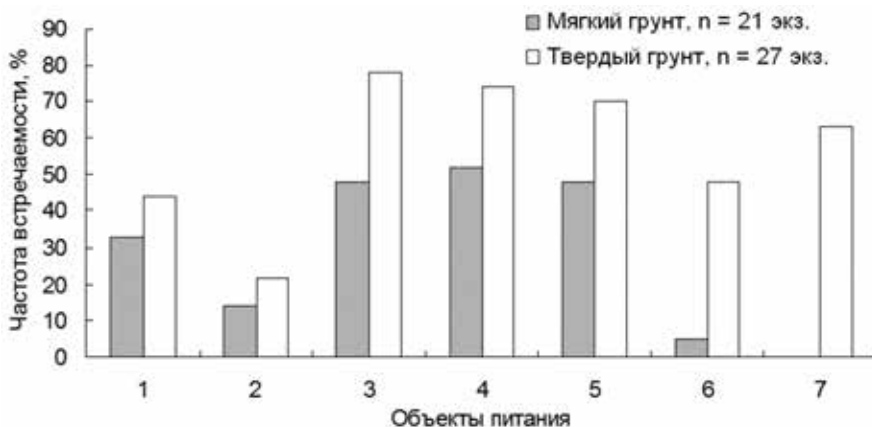


Рис. 71. Встречаемость кормовых объектов в питании половозрелых самок камчатского краба на твердых и мягких грунтах в 2004 г.:

1 — Polychaeta; 2 — Crustacea; 3 — Gastropoda; 4 — Bivalvia; 5 — Echinoidea; 6 — Asteroidea; 7 — Ophiuroidea

В других районах Баренцева моря на глубине 50–300 м моллюски, полихеты и иглокожие также доминировали в рационе половозрелых крабов по частоте встречаемости (Rafter et al., 1996; Gerasimova, 1997; Герасимова, Кочанов, 1997; Sundet et al., 2000; Пинчуков, Павлов, 2002; Анисимова, Манушин, 2003). Как уже отмечалось ранее, сведений о питании половозрелых особей *Paralithodes camtschaticus* на малых глубинах мало. Например, на илисто-песчаных мелководьях Варангер-фьорда (глубина 10–20 м) встречаемость двустворчатых моллюсков у крупных особей камчатского краба составляла 100 %, полихет — 70 %. Остальные группы (ракообразные, брюхоногие моллюски, иглокожие) встречались у половозрелых крабов в данном районе единично (Ржавский, Переладов, 2003).

Известно, что основу питания камчатских крабов составляют массовые виды зообентоса. В Кольском заливе все половозрелые самки и самцы были собраны в его средней части на смешанных и мягких грунтах. В их рационе наиболее часто встречались полихеты *Pectynaria hyperborea* (у 47 % самок и 50 % самцов), морские звезды *Asterias rubens* (47 и 25 %), морские ежи *Strongylocentrotus droebachiensis* (32 и 42 %), мидии *Mytilus edulis* (37 и 25 %).

В губе Дальнезеленецкая крабы были собраны преимущественно на скальных или каменистых субстратах в поясах корковых или ламинариевых, реже — красных водорослей, а также на мягких грунтах. Важную роль в питании здесь играло большее количество видов беспозвоночных. Наиболее часто в пищевом спектре преобладали морские ежи *Strongylocentrotus droebachiensis*

(у 62 % самок и 53 % самцов), мидии *Mytilus edulis* (46 и 27 % соответственно), морские звезды *Asterias rubens* (36 и 33 %), офиуры *Ophiopholis aculeata* (у 34 % самок), брюхоногие моллюски *Margarites groenlandicus groenlandicus* (31 и 20 %), двустворчатые моллюски *Hiatella arctica* (24 и 17 %), а также полихеты *Pectynaria granulata* (24 и 20 %).

Тот факт, что в Кольском заливе морские ежи встречались в рационе крабов реже, чем в других районах исследования, свидетельствует, по-видимому, о более бедной кормовой базе данного района в целом или ее истощении на момент исследований. В пользу данного предположения свидетельствует высокая встречаемость в желудочно-кишечном тракте крабов из Кольского залива рыб и их отходов (табл. 32). Увеличение доли отходов рыбного промысла в рационе крабов также отмечалось с 1997 г. в водах Западного Мурмана. Переход к рыбной пище связывают с недостатком кормового бентоса, вынуждающего крабов использовать дополнительные источники питания (Анисимова, Манушин, 2003).

Водоросли часто встречались в пищевых спектрах взрослых крабов. Их видовой состав был довольно однородным в районах исследования. В пищевых комках наиболее часто встречались фрагменты талломов (обычно кончики) бурой *Desmarestia aculeata* и красной *Ptilota plumosa* водорослей. Изредка макрофиты даже доминировали в пищевых комках по массе, однако убедительных данных о переваривании не получено. Готовые к эвакуации из организма фрагменты водорослей, особенно красные, выглядели целыми, с неизменившимся цветом.

Губки, гидроида, мшанки, асцидии, панцирные моллюски в пищевых комках половозрелых камчатских крабов встречались редко и явно не играли никакой роли в их питании.

В просмотренном материале молодь камчатских крабов встречалась очень редко (единично). Гораздо чаще в пищевых комках попадались куски их линных шкурок.

Из перспективных для промысла видов донных беспозвоночных в рационе половозрелых крабов часто встречались только мидии и морские ежи *Strongylocentrotus droebachiensis*. Морской гребешок *Chlamys islandica* и модиола *Modiolus modiolus* поедались крабами редко. Не получено убедительных данных о питании вселенца голотуриями *Cucumaria frondosa*. Таким образом, из указанных промысловых видов гидробионтов взрослые особи камчатского краба, в силу своей многочисленности, могут существенно влиять на численность и размерный состав только морских ежей и мидий.

Из-за различий в поведении оседлой и кочующей молодежи краба их питание будет рассмотрено отдельно. К оседлой молодежи относятся сеголетки и годовики *P. camtschaticus*. Они ведут преимущественно индивидуальный образ жизни, используют укрытия и только к концу второго года жизни переходят к коллективным формам поведения (Переладов, 2005). Поскольку существенных различий в рационе неполовозрелых самцов и самок ранее не было выявлено (Ржавский, Переладов, 2003), их питание будет анализироваться совместно.

Пища оседлой и кочующей молодежи оказалась столь же разнообразной в таксономическом отношении, как и у взрослых крабов (табл. 33). Важную роль в ее питании играют те же группы донных беспозвоночных. Следует отметить, что неполовозрелые крабы чаще потребляли фораминифер и реже — рыб и их икру. Довольно часто они питались илом, особенно мальки.

Таблица 33

**Частота встречаемости основных кормовых объектов
в питании молодежи камчатского краба в 2002–2008 гг., %**

Компонент пищи	Кольский залив		Губа Дальнезеленецкая	
	Оседлая молодь, n = 118 экз.	Кочующая молодь, n = 175 экз.	Оседлая молодь, n = 130 экз.	Кочующая молодь, n = 146 экз.
Foraminifera	20	3	49	30
Porifera	—	—	1	—
Hydroidea	2	2	9	9
Polychaeta	38	62	9	78
Crustacea	35	36	54	11
Polyplacophora	7	1	7	2
Gastropoda	54	59	48	88
Bivalvia	83	85	80	86
Bryozoa	4	2	17	7
Echinodermata:	23	48	49	52
Ophiuroidea	6	3	42	46
Asteroidea	12	34	6	3
Echinoidea	9	23	9	11
Ascidacea	—	2	4	38
Рыбы	—	7	—	10
Икра рыб	—	1	—	—
Водоросли	31	16	43	66
Ил	16	2	22	25

Схожие составы пищи неполовозрелых крабов отмечались и в других прибрежных районах Мурмана (например, в губах Ура и Териберская). Однако в губе Ура двустворчатые и брюхоногие моллюски, а также ракообразные поедались оседлыми мальками краба примерно в 2 раза реже (48, 16 и 10 % соответственно), а морские ежи — намного чаще (52 %) (Сенников, Матюшкин, 1996;

Матюшкин, 2003). В губе Териберская оседлая и кочующая молодежь краба питалась преимущественно двустворчатыми моллюсками (100 и 89 % соответственно), полихетами (79 и 59 %), офиурами (54 и 44 %), брюхоногими моллюсками (42 и 33 %), а также ракообразными (17 и 48 %) (Тарвердиева, 2003). По данным некоторых исследователей, в некоторых губах Восточного Мурмана спектр питания мальков краба с шириной карапакса менее 20 мм отличался от приведенного выше. По встречаемости в нем доминировали ил с детритом (74–100 %), водоросли (78–100 %) и фораминиферы (47–75 %). Молодь бóльшего размера (ширина карапакса 20–40 мм) наиболее часто потребляла фораминифер (63–100 %), водоросли (78–100 %) и морских ежей (49–64 %) (Елецкая, Штрик, 2006). В Варангер-фьорде в пищевом спектре неполовозрелых особей по частоте встречаемости доминировали двустворчатые и брюхоногие моллюски (72 и 54 % соответственно), морские ежи (53 %), фораминиферы (41 %) (Ржавский, Переладов, 2003).

В Кольском заливе оседлая молодежь камчатского краба обитала преимущественно на твердом субстрате, но некоторая часть особей — на мягком илистом или илисто-песчаном грунтах. Наиболее часто в ее питании встречались двустворчатые моллюски *Mytilus edulis* (57 %) и *Hiatella arctica* (32 %), брюхоногие моллюски — литорины (27 %) и полихеты *Pectynaria hyperborea* (17 %). На исследуемой акватории Кольского залива твердые грунты распространены довольно слабо, а мягкие — очень широко, поэтому представители кочующей молодежи были собраны преимущественно на мягких грунтах. Наиболее важную роль в их питании играли почти те же самые животные: мидии (72 %), литорины (41 %), полихеты *P. hyperborea* (37 %). Также довольно часто данная категория молодежи краба поедала морских звезд *Asterias rubens* (34 %) и полихет *Alitta virens* (25 %).

В губе Дальнезеленецкая оседлая молодежь обитает и, соответственно, кормится преимущественно на твердых грунтах, а кочующая — в разнообразных биотопах, из-за чего состав их пищи существенно различался (табл. 33). У оседлой молодежи доминировали по встречаемости виды, массовые в сообществах твердых грунтов: двустворчатые моллюски *Mytilus edulis* (57 %) и *Hiatella arctica* (50 %), офиуры *Ophiopholis aculeata* (35 %) и усонogie раки *Verruca stroemia* (30 %). В питании же кочующей молодежи преобладали массовые представители как эпифауны, так и инфауны. Это брюхоногие моллюски *Margarites helycinus* (66 %), полихеты *Pectynaria hyperborea* (59 %), моллюски *Mya truncata* (44 %), *Onoba aculeus* (39 %), *Leionucula bellotii* (39 %), *Crenella decussata* (39 %), *Parvicardium pinnulatum* (37 %) и *Macoma calcarea* (29 %).

Итак, основу питания оседлой молодежи краба в обоих районах исследования составляют примерно одни и те же массовые виды зообентоса, характерные для сообществ твердых грунтов. Основу же рациона кочующей молодежи, встречающейся в самых разнообразных биотопах, определяют массовые виды беспозвоночных, характерные для того или иного донного сообщества. Следует отметить, что в Кольском заливе площадь естественного твердого грунта крайне мала, а представители зообентоса на мягких грунтах, видимо, не удовлетворяют в полной мере пищевые потребности молодежи *P. camtschaticus*. Об этом свидетельствует

активное питание крабов в литоральной зоне. Во время прилива крабы разного возраста мигрируют в нижний и, возможно, средний горизонты каменистой литорали, где откармливаются массовыми здесь литоральными моллюсками рода *Littorina*, мидиями и полихетами *Alitta virens*. В этом отношении неполовозрелые камчатские крабы, по-видимому, заняли нишу молоди рыб-бенитофагов (например, пикши и речной камбалы), которые во время прилива тоже мигрируют на литораль для питания (Зенкевич, 1977). В губе Дальнезеленецкая, в отличие от Кольского залива, молодь краба на литорали не кормилась, что можно объяснить обилием доступного кормового бентоса в сублиторальной зоне.

Обращает на себя внимание различие встречаемости морских ежей, звезд и офиур в рационе молоди краба в Кольском заливе и губе Дальнезеленецкая (табл. 33). Известно, что офиуры играют большую роль в питании часто линяющих неполовозрелых крабов (и взрослых), что подтверждают натурные наблюдения (Чебанов, 1965; Левин, 2001) и экспериментальные данные (Павлова и др., 2007). Кормовая база исследуемой акватории Кольского залива (средняя и внутренняя части) менее благоприятна для крабов из-за незначительной плотности поселения и биомассы офиур (Павлова, Зуев, 2010). Поэтому в Кольском заливе основным источником кальция для крабов в возрасте более двух лет служат морские ежи и звезды. В губе Дальнезеленецкая офиура *Ophiopholis aculeata* — один из массовых видов донных беспозвоночных. Несмотря на то что она обитает в различных укрытиях, ее доля в питании молоди краба достаточно высока, а частота потребления обильных здесь морских звезд и особенно ежей — низка.

Водоросли регулярно встречались в рационе молодых крабов и иногда даже доминировали в пищевых комках по массе. Однако их роль в питании камчатского краба, как уже отмечалось выше, не определена.

Такие группы бентоса, как губки, гидроиды, мшанки, асцидии, в питании неполовозрелых крабов особой роли не играли, являясь, скорее всего, случайной пищей, хотя изредка некоторые виды мшанок (*Crisiidae* g. sp.) и асцидий (*Pelonaia corrugata*) преобладали по массе в пищевых комках молоди.

Суточный экологический рацион камчатских крабов в естественных условиях варьирует в очень широких пределах (табл. 34). Его величина в значительной степени зависит от размеров пищевых объектов, т. е. особенностей кормовой базы. Особенно высокие показатели суточного экологического рациона отмечены у крабов, питающихся достаточно крупными морскими ежами.

Полученные нами данные свидетельствуют, что реальное выедание бентоса камчатскими крабами намного выше, чем предполагалось ранее (Манушин, 2003). Однако следует отметить, что кормовые объекты съедаются крабами не полностью. В процессе питания крабы теряют не только твердые фрагменты своих жертв, но и их мягкие ткани, масса которых может составлять не менее 7 % от массы выеденного бентоса (Павлова и др., 2007). Не используемые в пищу крабами мягкие ткани кормовых беспозвоночных в свою очередь могут использоваться другими организмами. В местах массового скопления и питания камчатских крабов, по-видимому, можно ожидать увеличения численности плотоядных беспозвоночных.

Таблица 34

Суточный экологический рацион камчатских крабов в районах исследования

Категория крабов	Кольский залив			Губа Дальнезеленецкая		
	min	max	X	min	max	X
Половозрелые самки	0.3 (23.8)	48.4 (699.8)	9.3 (157.1)	1.0 (23.3)	75.7 (1150.6)	7.2 (156.2)
Половозрелые самцы	0.7 (12.1)	88.0 (1079.7)	17.0 (265.3)	0.4 (44.2)	24.2 (624.0)	5.2 (174.8)
Оседлая молодежь	0.9 (0.1)	200.0 (25.0)	21.4 (4.5)	0.7 (0.2)	79.3 (21.6)	18.5 (3.3)
Кочующая молодежь	1.6 (0.6)	242.0 (550.2)	19.8 (70.0)	0.9 (0.5)	114.0 (42.2)	6.2 (9.6)

ПРИМЕЧАНИЕ. X — среднее; цифры без скобок — суточный рацион в процентах от массы тела краба, цифры в скобках — в килоджоулях.

Рассчитанные значения суточного экологического потребления корма в естественной среде не сильно отличаются от известных экспериментальных данных, что позволяет считать полученные результаты достаточно корректными для оценки воздействия вселенцев на донные сообщества. Так, в Норвегии в опытах неполовозрелые особи с длиной карапакса 88–93 мм и массой 500–650 г за сутки уничтожали примерно 150 г исландского гребешка (25 % от массы тела краба). Более крупные половозрелые самцы поедали гребешка в количестве, эквивалентном примерно 12–16 % массы своего тела (Jørgensen, 2005).

В опытах с молодежью камчатского краба суточный экологический рацион варьировал от 14.0 и 19.6 % массы тела у особей с шириной карапакса 20 и 40 мм до 8.0 и 8.2 % у крабов с шириной карапакса 70 и 80 мм. В качестве корма использовали тех донных беспозвоночных, какими крабы питаются в природе, т. е. двусторчатых и брюхоногих моллюсков, иглокожих и полихет (Павлова, 2008а,б). По данным американских исследователей, неполовозрелые крабы с длиной карапакса 70–105 мм и массой примерно 350–800 г за сутки съедали от 20 до 50 г корма (мясо кальмара), что составляло 5.7–6.3 % массы тела крабов (Zhou et al., 1998).

В Кольском заливе крабы, особенно неполовозрелые, выедали донных беспозвоночных в большем количестве по массе или калорийности, чем в губе Дальнезеленецкая, поскольку в их рационе чаще встречались крупные кормовые объекты, обладающие тяжелыми структурами в виде панциря, раковин и пр. Ранее было показано, что в заливе доля крупных ежей промышленного размера в питании молодежи и взрослых особей была выше, чем в губе Дальнезеленецкая, где в питании крабов преобладали мелкие ежи (Павлова, 2009).

Кроме того, в Кольском заливе размеры двустворчатых моллюсков *Mytilus edulis*, поедаемых взрослыми и молодыми особями, также были заметно больше, чем в губе Дальнезеленецкая. Например, в рационе 2–3-летних крабов преобладали мидии с длиной раковины 10–20 мм, у 4–5-летних — 20–40 мм. В губе Дальнезеленецкая основу откорма неполовозрелых *P. camtschaticus* составляла молодь мидий длиной 2–10 мм. Отмеченные различия можно объяснить быстрым истреблением молоди мидий и ежей в сублиторали Кольского залива. Ведь в первой половине 2000-х годов плотность поселения камчатских крабов, особенно неполовозрелых, в Кольском заливе была в 20–40 раз выше, чем в губе Дальнезеленецкая (Павлова, 2008а,б).

Разные таксономические группы бентоса выедаются камчатскими крабами очень неравномерно (рис. 72). При высокой численности крабов такое неравномерное выедание зообентоса способно вызвать изменения в структуре донных сообществ. Можно ожидать, что особенно заметным этот эффект будет в замкнутых губах или заливах в сообществах с низкой биомассой бентоса, где на ограниченных площадях в течение длительного времени может кормиться значительное количество молоди или взрослых крабов.

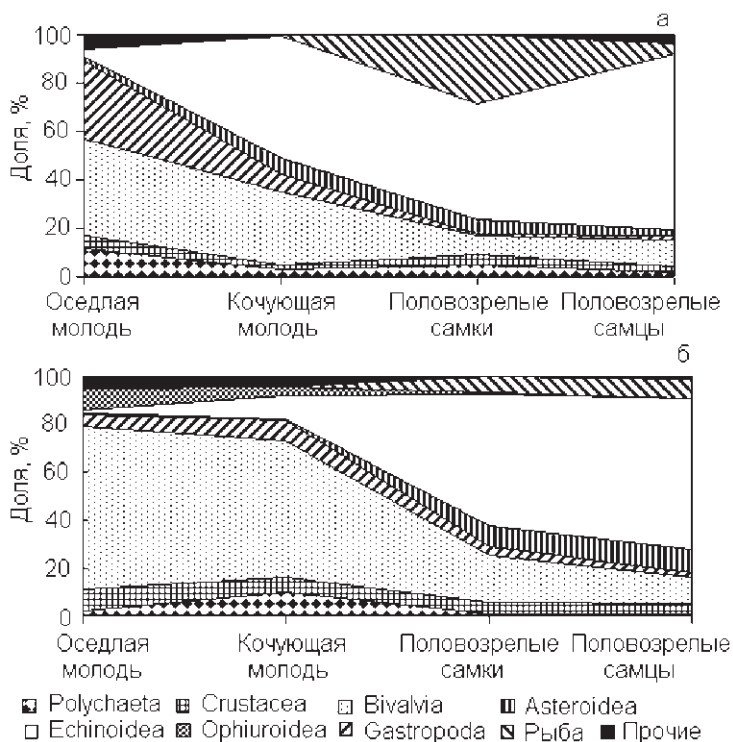


Рис. 72. Структура суточного экологического рациона камчатского краба в Кольском заливе (а) и губе Дальнезеленецкая (б)

Соотношение выедаемых групп бентоса в экологическом рационе с возрастом крабов меняется. Оседлая молодежь в больших количествах поедает моллюсков, но по мере роста крабы начинают в больших количествах уничтожать морских ежей. Морские звезды выедаются в прибрежье исследованных районов в существенно меньших объемах, хотя кое-где в питании крабов они встречались чаще, чем ежи. Между тем, еще на стадии составления биологического обоснования вселения камчатского краба подчеркивалось, что в Баренцевом море краб будет утилизировать морских звезд, практически не используемых в пищу местными бентофагами (Орлов, 1962). В своем естественном ареале камчатский краб причислен к хищникам, способным регулировать численность морских ежей. Регуляция численности *Strongylocentrotus droebachiensis* особенно актуальна в тех районах, где прессинг с их стороны на сообщества макрофитов особенно велик и происходит крупномасштабное уничтожение водорослевого покрова — у тихоокеанского побережья Северной Америки, атлантического побережья Канады, берегов Исландии, в норвежских водах (Breen, Mann, 1976; Foreman, 1977; Hagen, 1983). Интенсивное выедание морских ежей камчатскими крабами в прибрежье Мурмана однозначно нельзя назвать благом. И до и после вселения камчатского краба в прибрежье не было зафиксировано ни полного уничтожения зарослей водорослей, ни массовой гибели ежей *S. droebachiensis*. Об этом свидетельствуют несколько десятилетий наблюдений за состоянием ламинариевых сообществ и популяции морских ежей. Постоянство существования ламинариевых сообществ и морских ежей позволяет утверждать о сбалансированности пресса ежей на макрофиты (Анисимова, 1998).

Таким образом, судя по качественному и количественному составу экологического рациона крабов, в Кольском заливе состояние их кормовой базы в исследуемый период было довольно напряженным, что проявлялось в истощении запаса кормовых беспозвоночных, частом использовании крабами пищевых ресурсов литорали и дополнительных источников питания в виде рыб и рыбных отходов. В то же время в губе Дальнезеленцкая с ее большой площадью твердых грунтов и значительными запасами кормового бентоса каких-либо признаков неблагополучия со стороны донных сообществ не выявлено.

В естественных условиях уровень выедания бентоса камчатскими крабами оказался выше, чем прогнозировалось ранее. Важнейшие таксономические группы донных беспозвоночных выедаются с разной интенсивностью, из-за чего в местах массового обитания крабов может меняться естественная структура донных биоценозов. В обоих районах исследования в больших количествах выедаются морские ежи (особенно в весенне-летний период, когда на мелководьях откармливаются половозрелые крабы), а также — двустворчатые моллюски. По всей видимости, высокий уровень поедания ежей *Strongylocentrotus droebachiensis* характерен для всего побережья Мурмана.

2.4.4. Морфофизиология и новые представления о роли камчатского краба в экосистеме Баренцева моря

Длительная акклиматизация краба в Баренцевом море позволила ему не только адаптироваться к новому ареалу обитания, но и создать свою популяцию, которая занимает, на наш взгляд, определенную нишу в трофической цепи фауны Баренцева моря.

Согласно концепции А. Ф. Карпевич (1975), А. Ф. Карпевич и В. К. Горелова (1995), интродукция, или искусственное вселение вида в новый ареал обитания, проходит несколько стадий, которые или не позволяют выжить биологическому объекту или позволяют создать популяцию, способную к самовоспроизводству. Примером такого «вживания» в баренцевоморские условия может служить камчатский краб.

Камчатский краб успешно адаптировался к новым гидрологическим условиям, однако по-прежнему актуальны отдельные аспекты его биологии и физиологии в новом ареале обитания, которые можно рассмотреть с помощью морфологических исследований органов и тканей животного, определяющих его жизнедеятельность в новых условиях обитания. Также необходимо выяснить роль эндокринной системы в процессах адаптации в Баренцевом море. К сожалению, работ такого направления крайне мало (Кузьмин, Гудимова, 2002; Камчатский ..., 2003; Рязанова, 2005).

Животные для исследований были отловлены с использованием крабовых ловушек, а также водолазами в губах Сайда (Кольский залив), Дальнезеленцкая и Ярнышная в 2010–2012 гг. Экспериментальная часть работ выполнена на базе аквариальной ММБИ.

Пробы гемолимфы на гормоны отбирали у крабов, обитающих в естественных условиях губ, а также при содержании в условиях аквариальной. Отбор и определение проводили согласно методикам (Титры ..., 2007; Зензеров, Типисова, 2009).

Работы по определению содержания гормонов в гемолимфе камчатского краба проводили в лаборатории эндокринологии им. проф. А. В. Ткачева Института физиологии природных адаптаций УрО РАН (г. Архангельск). При этом использовались специальные наборы реактивов фирмы «Immunotech» (Чехия) для определения гормонов у человека и специальная установка «Гамма-800, Нарко-тест» для радиометрического анализа.

Были выполнены работы для определения влияния солености на морфологию выделительных и половых желез. При проведении гистологических исследований использовали общепринятые методики (Основы ..., 1967; Лили, 1969; Кононский, 1976).

Влияние солености на морфологию выделительной системы камчатского краба. Важным моментом адаптации камчатского краба к условиям Баренцева моря, несомненно, являются клеточные и физиологические механизмы.

По литературным данным (Родин, 1985; и др.), камчатский краб живет при солености от 28 до 35 ‰.

В морской аквариальной ММБИ в 2011–2012 гг. были проведены эксперименты по влиянию низкой солености воды на органы и ткани камчатского краба.

Возраст животных из губы Сайда составлял 5–7 лет. И контрольная группа животных (содержание при постоянной солености морской воды в пределах 32–33 ‰) и опытная, где соленость снижалась постепенно в пределах от 33 до 8 ‰, находились в одинаковых температурных условиях (6–7 °С).

Кормление крабов (контрольной и опытной групп) проводилось в соответствии с рационами их питания при содержании в аквариальных условиях (треска, пикша, креветки, морские ежи).

Снижение солености морской воды в опытной группе камчатского краба проводилось постепенно в течение 30 сут. Установлено, что при постепенном снижении солености морской воды до 8 ‰ камчатский краб сохраняет свою жизнедеятельность (двигательную и пищевую активность). На наш взгляд, результат эксперимента свидетельствует о том, что вселенный в Баренцево море камчатский краб приобрел в результате длительной акклиматизации новые адаптационные возможности, позволяющие ему осваивать акватории с пониженной соленостью. Однако следует иметь в виду, что низкая соленость может повлиять на морфологию органов и тканей камчатского краба, которые обеспечивают его жизнедеятельность и воспроизводительную функцию.

Проведены также эксперименты по влиянию различной солености на морфологию выделительной системы (антенальной железы) камчатского краба при его содержании в аквариальной.

Установлено, что длительное (30 сут.) содержание камчатского краба в морской воде при солености 20–23 ‰ вызывает увеличение числа канальцев, морфологические изменения их эпителия и выводных протоков антеннальной железы, что можно расценивать как компенсаторную реакцию на изменение осмотического давления в организме краба при его содержании в условиях пониженной солености.

Гистологический анализ выделительной системы камчатского краба при содержании его при солености 20–23 ‰ показал увеличение количества эпителия канальцев (клубочковая система) и выводного канала (рис. 73).

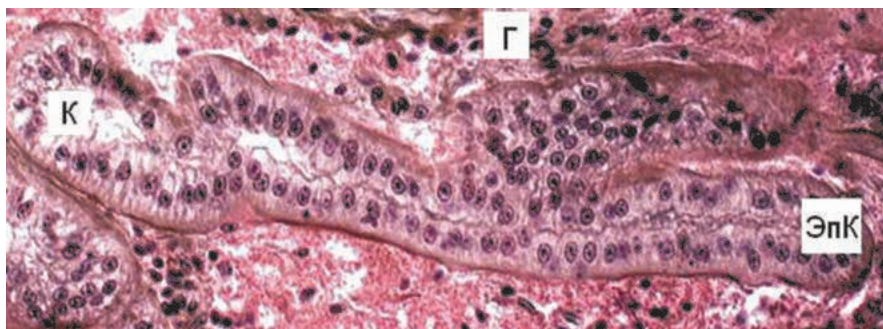


Рис. 73. Эпителий канальцев и выводного канала выделительной железы краба при солености 20–23 ‰. Гематоксилин-эозин, ув. 100:

ЭпК — эпителий канальца; К — каналец; Г — гематоциты

Выявленные изменения клеточной организации выделительной железы показывают, что при нахождении краба в воде с пониженной соленостью скорость потока мочевины возрастает и осмотическое давление в его организме снижается. В то же время общий объем воды в гемолимфе краба падает. Следовательно, увеличение числа клеток выводного канала можно объяснить необходимостью интенсивной экскреции воды из организма, а увеличение количества клеток канальцевой (клубочковой) системы обеспечивает поддержание необходимого ионного состава в организме краба, что характеризуется повышением уровня всасывания солей из просвета выводного канала антенальной железы в гемолимфу.

При проведении эксперимента по определению выживаемости камчатского краба при низкой солености (8 ‰) отбирались пробы выделительной (антенальной) железы краба на гистологический анализ, а также гемолимфы на определение уровней различных гормонов (рис. 74, 75).

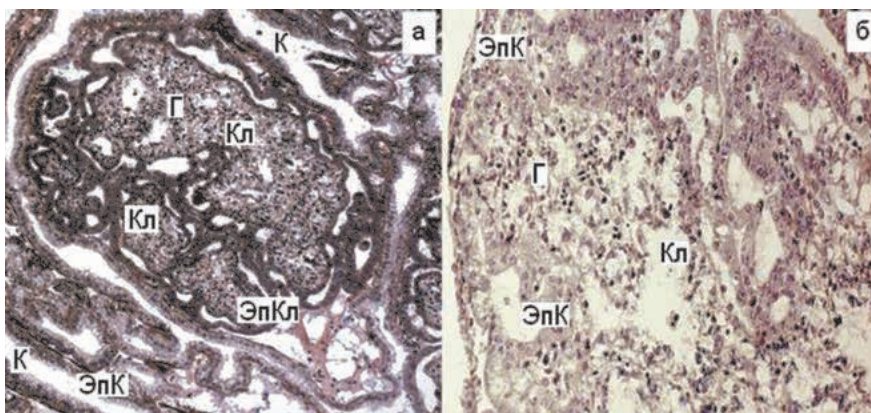


Рис. 74. Фрагмент выделительной (антенальной) железы камчатского краба при солености 32 ‰ (а, контроль) и 13 ‰ (б). Гематоксилин-эозин, ув. 200:

Кл — клубочек; ЭпКл — эпителий клубочка; К — каналец; ЭпК — эпителий каналца; Г — гематоциты

Анализ гистологических данных показал, что снижение солености морской воды до 15 ‰ вызывает фрагментарное нарушение структуры антенальной железы камчатского краба. Выявлены частичные разрушения клеток клубочков с явлениями десквамации эпителия в клубочковую полость и формированием в ней бесформенных структур за счет десквамированных клеток эпителия. Отмечено значительное расширение просвета выводных канальцев, что связано с увеличением интенсивности процессов экскреции продуктов обмена.

При дальнейшем постепенном снижении солености морской воды до 8 ‰ наблюдается нормализация морфологии клубочковой и канальцевой систем (рис. 76).

Таким образом, полученные нами экспериментальные данные по влиянию низкой солености морской воды на морфологию выделительной системы камчатского краба позволяют сделать предварительные выводы о том, что реакция выделительной системы камчатского краба на снижение солености носит двухфазный характер:

1) «стрессовая» — вызывает нарушение морфологической структуры выделительной системы;

2) «адаптационная» — происходит постепенное восстановление структуры железы.

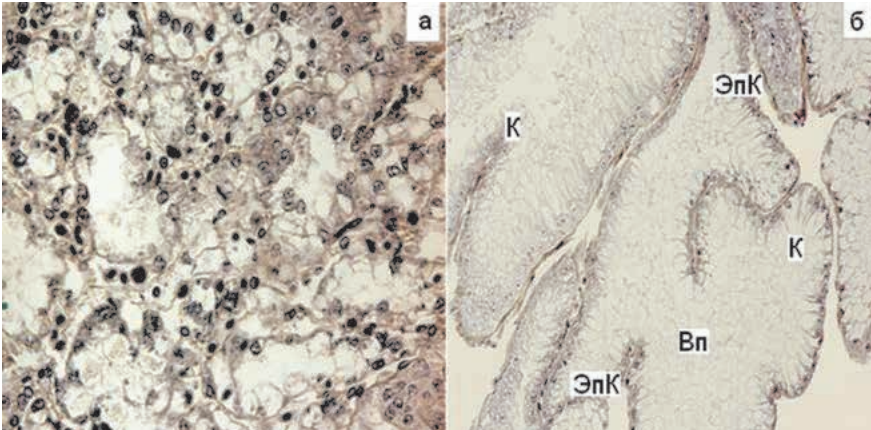


Рис. 75. Фрагмент клубочка с десквамацией клеточных структур (а) и расширение просвета выводных канальцев (б). Гематоксин-эозин, ув. 200:

К — каналец; Вп — выделительный проток; ЭпК — эпителий канальца

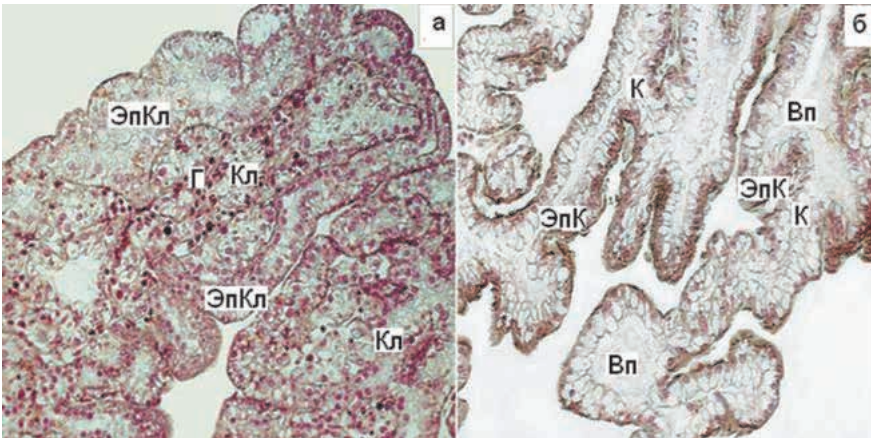


Рис. 76. Клубочковая система (а) и канальцы выделительной железы (б) краба при солености 8 ‰. Гематоксин-эозин, ув. 200:

Кл — клубочек; ЭпКл — эпителий клубочка; Г — гематоциты; К — каналец; ЭпК — эпителий канальца; Вп — выделительный проток

Следует отметить, что гистологический анализ органов и тканей камчатского краба (в данном случае выделительной железы) может служить объективным критерием оценки функционального состояния камчатского краба Баренцева моря при изменении среды обитания.

Влияние солености на воспроизводительную систему и процессы гаметогенеза у камчатского краба. Эксперимент был проведен на самках, отловленных в губе Сайда и адаптированных к условиям аквариального содержания. Возраст животных составлял в среднем от 8 до 9 лет, т. е. были использованы половозрелые особи, способные давать потомство.

Контрольная группа животных содержалась при постоянной солености — 33–34 ‰, а в опытной осуществляли постепенное снижение солености до 15 ‰. У обеих групп животных проводили отбор проб (гонад) на гистологический анализ.

Гистологический анализ показал, что снижение солености морской воды до 20 ‰ не вызывает морфологических изменений в гонадах самок камчатского краба и в процессе гаметогенеза (рис. 77). При снижении солености до 15 ‰ обнаруживаются признаки резорбции ооцитов на стадии трофоплазматического роста (рис. 78).

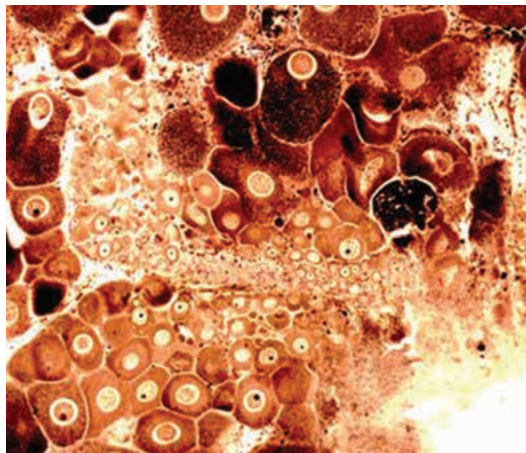


Рис. 77. Морфология гонад самок камчатского краба при солености 33 ‰

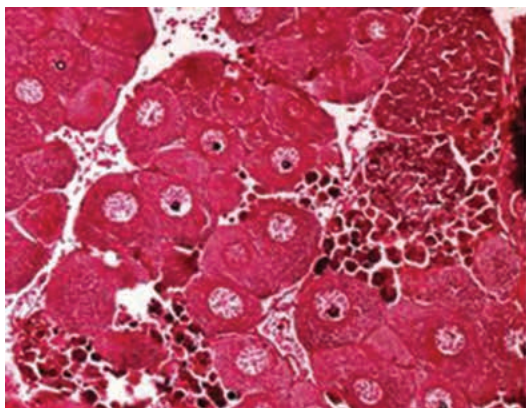


Рис. 78. Выраженные признаки резорбции ооцитов в гонадах камчатского краба при солености 15 ‰

Таким образом, снижение солености до 15 ‰ вызывает нарушение морфологии гонад самок краба и приводит к нарушению процесса гаметогенеза (может вызвать снижение репродуктивной функции животных) или к стерилизации самок и нарушению их воспроизводительной функции.

Роль гормонального фактора в адаптации камчатского краба к изменениям параметров среды обитания. Важную роль в акклиматизации камчатского краба, интродуцированного в Баренцево море, могла сыграть гормональная система, которая, как и у большинства ракообразных, значительно отличается по структурной организации от позвоночных животных.

Учитывая, что гормоны играют важную роль в жизнедеятельности организмов, нами были проведены исследования по определению содержания различных гормонов в организме камчатского краба.

С использованием радиоиммунологического и радиометрического методов определения гормонов были получены первые данные об уровнях содержания в гемолимфе камчатского краба Баренцева моря: ТТГ (тиретропный гормон гипофиза) -1.81 ± 0.73 мМЕ/л, Т-3 (трийодтиронин) -4.64 ± 1.66 нмоль/л, Т-4 (тироксин) -483.7 ± 174.4 нмоль/л (Зензеров, Типисова, 2009).

При сравнении уровней гормонов в гемолимфе камчатского краба Баренцева моря с содержанием их в сыворотке крови человека (Пределы ..., 2005) оказалось, что концентрация ТТГ у камчатского краба была близка к его среднему показателю содержания у человека. В то же время уровни содержания трийодтиронина и тироксина у камчатского краба превышали аналогичные показатели у человека.

Особенно высоким в гемолимфе камчатского краба оказалось содержание тироксина, которое более чем в 3 раза превышало верхнюю границу нормы у человека.

Наличие в организме камчатского краба Баренцева моря гормонов щитовидной железы и гипофиза, аналогичных по биохимическому составу позвоночным животным, расширяет представление о роли эндокринной системы в жизнедеятельности морских организмов, в том числе и беспозвоночных. Несомненно, что эта система должна играть важную роль в адаптации камчатского краба к новым условиям среды и кормовой базы Баренцева моря.

С учетом вышесказанного были продолжены исследования по гормональному балансу камчатского краба Баренцева моря при обитании его в естественных и искусственных условиях, а также при воздействии на него изменений параметров внешней среды.

В гемолимфе камчатского краба Баренцева моря концентрация тестостерона (мужского полового гормона) и эстрадиола (женского полового гормона) составляет 480 и 1.8 нмоль/л соответственно. Отмечено, что уровень тестостерона у самцов краба в 25 раз ниже, а эстрадиола в 2.5 раза выше аналогичных показателей человека.

Эстрадиол обладает стимулирующим воздействием на образование тиреоидных гормонов (особенно тироксина), следовательно, это объясняет его высокое содержание в гемолимфе.

При снижении солености морской воды с 33 до 15 ‰ в гемолимфе крабов значительно возрастает содержание тироксина, что можно объяснить стрессовой реакцией краба на понижение солености среды его обитания, при которой наблюдается массивный выброс этого гормона в гемолимфу. Аналогичная ситуация имеет место у млекопитающих при воздействии на них различных экстремальных факторов.

Дальнейшее снижение солености морской воды до 8 ‰ сопровождается снижением уровня содержания в гемолимфе подопытных крабов тироксина, который соответствует концентрации этого гормона при обычной солености (32–33 ‰).

Следовательно, полученные экспериментальные данные позволяют сделать вывод о том, что тиреоидные гормоны (в данном случае тироксин) играют важную роль в выработке новых механизмов толерантности камчатского краба Баренцева моря к изменениям гидрологических факторов среды его обитания.

Итак, камчатский краб, вселенный в Баренцево море, для выживания и формирования способной к воспроизводству стабильной популяции приобрел новые механизмы адаптации к условиям обитания. На наш взгляд, важную роль в этом процессе играет эндокринная система, гормональный баланс организма краба, который значительно отличается от позвоночных животных и человека.

Установлено, что изменение солености морской воды, прежде всего ее снижение, влияет на морфологию антенальной железы и гонад камчатского краба.

Экспериментальным путем была показана высокая толерантность краба к солености в 8 ‰. В то же время было установлено, что при содержании самок камчатского краба при солености 15 ‰ наблюдаются нарушения в морфологии гонад и в процессе гаметогенеза (выраженная резорбция ооцитов), что может привести к нарушению воспроизводства.

2.5. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ БАРЕНЦЕВА МОРЯ И ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ШПИЦБЕРГЕНА

Водоросли-макрофиты — одни из основных первичных продуцентов и в значительной степени определяют состояние морской экосистемы. В процессе онтогенеза они могут вступать в симбиотические взаимоотношения с животными и растительными организмами, служить местом обитания, размножения и убежища для многих видов гидробионтов. Морские водоросли являются источником большого количества биологически активных веществ, широко используемых в пищевой промышленности, биотехнологии, медицине, сельском хозяйстве.

Первые исследования водорослей Севера относятся к концу XVIII — началу XIX века (Лепехин, 1771; Постельс, Рупрехт, 1840; Гоби, 1878; Kjellman, 1883).

Одним из основоположников изучения флоры северных морей России является Е. С. Зинова (1912, 1914, 1929), в работах которой дано описание условий обитания и особенностей распределения водорослей, приводятся

фенологические наблюдения. Изучение флоры Баренцева моря и систематики видов водорослей было продолжено А. Д. Зиновой (1953, 1955), а затем ее учениками К. Л. Виноградовой (1961, 1963, 1964, 1974, 1986, 1987, 1990), Л. П. Перестенко (1963, 1964, 1965а,б) и другими исследователями (Тиховская, 1948, 1955; Коренников, Гемп, 1976; Коренников, Шошина, 1980; Аверинцев, Виноградова, 1990; Сорокин, Пельтихина, 1991; Шошина, Аверинцева, 1994; Виноградова, Шошина, 1994; Шошина и др., 1997; Особенности ..., 2002, 2004; Рыжик, Воскобойников, 2003; Воскобойников и др., 2004).

По систематическому составу флора водорослей Баренцева моря представляет собой обедненную флору Северной Атлантики (Зинова, 1974; Виноградова, 1986). Наиболее хорошо изученным районом является Восточный Мурман (Тиховская, 1948; Виноградова, 1961, 1963, 1964, 1974; Перестенко, 1963, 1964, 1965а,б; Аверинцева, Шошина, 1990), особенно губы Дальнезалецкая и Ярнышная. При продвижении от Мурманского побережья на север и северо-восток Баренцева моря происходит обеднение видового состава, прежде всего за счет выпадения бореальных форм. К настоящему времени в Баренцевом море описано 197 видов. Флора архипелага Шпицберген насчитывает 142 вида водорослей (Vinogradova, 1995), для Земли Франца-Иосифа известно 63 вида (Виноградова, 1986; Аверинцев, Виноградова, 1990), для Новой Земли — 130 видов (Штрик и др., 2000).

Первые исследования фитоценозов Мурмана были начаты в двадцатые годы прошлого столетия Е. Ф. Гурьяновой с соавторами (1929а,б, 1930а,б). Описание распределения водорослей в прибрежье Баренцева моря было сделано В. А. Броцкой с Л. А. Зенкевичем (1939). Количественный учет макрофитов на литорали губ Мурмана выполнялся Т. А. Матвеевой (1948), З. П. Тиховской (1948), В. В. Кузнецовым (1953). Сообщества отдельных губ Восточного Мурмана были детально изучены А. Р. Гринваль (1965) и Л. П. Перестенко (1965а), которые сделали важные выводы о влиянии прибойности, солености и субстрата на запасы и распределение макроводорослей.

С развитием водолазной техники в 1970-е гг. начался новый этап в изучении водорослей северных морей, особенно в сублиторальной зоне. Группой сотрудников ММБИ под руководством В. Е. Джуса, В. Н. Макарова и ПИНРО под руководством А. Л. Сорокина и Т. С. Пельтихиной были обследованы губы Мурмана, а также фьорды Шпицбергена, побережья Новой Земли и составлены карты запасов и распределения промысловых водорослей, изданы монографии, где изложены результаты изысканий (Джус, 1984; Сорокин, Пельтихина, 1991; Макаров и др., 1997; Пельтихина, 2005).

Наряду с исследованиями в области систематики и распределения водорослей развивалось и физиологическое направление. Большой интерес у альгологов вызывали вопросы сезонной динамики роста и ее связь с факторами среды (Киреева, Щапова, 1938; Тиховская, 1955, 1960; Кузнецов, 1953, Блинова, Хромов, 1981а,б; Кузнецов, Шошина, 2003). Установлено, что для водорослей Мурмана характерно снижение интенсивности ростовых процессов от весны к осени и выявлено два типа в стратегии сезонного роста. Так,

к «видам-реагентам» были отнесены однолетние виды водорослей и растения первого года жизни многолетних видов. Их развитие во многом зависит от условий среды. Многолетние виды являются «видами-прогностиками», они заблаговременно готовятся к сезону роста и достаточно независимы от факторов среды (Шошина, 2001).

Кроме естественных факторов большое влияние на водоросли оказывает антропогенное воздействие. В первую очередь это касается загрязнения прибрежных акваторий нефтепродуктами, тяжелыми металлами, химическими поллютантами, органическими веществами и т. д. Поскольку водоросли обладают различной чувствительностью к загрязнению, наблюдается смена структуры фитоценозов — происходит их деградация вследствие элиминации наименее устойчивых видов. При исчезновении стрессовых факторов наблюдается восстановление естественной структуры популяции водорослей. Скорость восстановления зависит главным образом от продолжительности отрицательного воздействия (поллютанты могут накапливаться в донных отложениях), типа поллютанта, а также от гидродинамических условий района.

Несмотря на более чем двухвековой период исследования макрофитов Баренцева моря многие аспекты биологии водорослей, произрастающих в уникальных условиях Заполярья, остаются малоизученными. Рациональное природопользование и расширение знаний о биологии водорослей северных морей является актуальной проблемой науки.

Современное состояние фитоценозов. За последние десятилетия были получены новые сведения о продуктивности и биоресурсном потенциале морей России, показана изменчивость и уязвимость экосистем Мирового океана. Также было установлено, что основные биологические характеристики прибрежных экосистем тесно связаны с климатическими и гидрологическими условиями и подвержены воздействию хозяйственной деятельности человека.

Район архипелага Земля Франца-Иосифа характеризуется суровыми климатическими и гидрологическими условиями, что ограничивает как количество видов макроводорослей, так и их распространение. Толстый припайный лед со снежным покровом держится большую часть года, море бывает свободно от льда только в августе—сентябре. Полярная ночь длится с конца октября до конца февраля. Температура воды на поверхности составляет от -1.85 °С зимой до -0.75 °С летом (Аверинцев, Виноградова, 1990).

Для растительности Арктики в целом характерны низкая численность растений, однообразный облик и крупные размеры слоевища (Kjellman, 1883). Сведений об особенностях сообщества ламинариевых, доминирующих в этом районе, а также входящих в него видов, крайне мало. Крупные размеры ламинариевых связывают не с высокой продуктивностью, а с большей продолжительностью жизни растений по сравнению с водорослями бореальной зоны (Lüning, 1990).

Сотрудниками МБМИ (Kuznetsov et al., 1993; Шошина и др., 1995, 1997; Макаров и др., 1996) проводилось исследование донных сообществ макрофитов архипелага Земля Франца-Иосифа, в том числе его малоизученной юго-восточной части (острова Брейди, Галля и Средний Хохштеттера). В исследованном

районе преобладает песчаное дно с валунами и выходами скальных пород. Пояс ламинариевых начинается с глубины 3–4 м и продолжается до 10–12 м, далее встречаются лишь единичные растения. Отсутствие макрофитов на глубине от 0 до 3 м при наличии подходящего субстрата вызвано, скорее всего, истирающим воздействием льда. Сообщество ламинариевых приурочено к скальному и каменистому субстрату. Проективное покрытие дна водорослями в поясе ламинарии составляет от 5 до 45 %, биомасса — 0.1–3 кг/м² на различных участках, плотность ламинариевых — 10–52 экз./м². В сообществе ламинариевых водорослей отмечено 4 зеленых, 9 бурых и 4 красных видов водорослей. Доминантами сообщества являются *Laminaria digitata*, *Saccharina latissima* и *Alaria esculenta*. *Saccharina solidungula* встречалась редко. Ламинариевые образуют верхний ярус сообщества. В нижнем ярусе на глубине 3–6 м развивается *Devaleraea ramentacea* (отмечены *Elachista fucicola*, *Spongomorpha aeruginosa*, *Rhodophysema kjellmanii*, *Battersia arctica*, *Chaetopteris plumosa*, *Polysiphonia arctica*, *Rhodomela lycopodioides*, *Pylaiella littoralis*, *Chaetomorpha melagonium*, *Acrosiphonia incurva*, *Ulothrix implexa*), глубже среди ламинарий встречалась *Desmarestia aculeata*. Стволики и ризоиды многолетних растений ламинарий были без макрообрастелей. На небольшой глубине (4–5 м) основу сообщества составляли молодые небольшие растения ламинариевых в возрасте от 1 до 4 лет. На большей глубине встречались более старые и более крупные растения. На заиленных участках дна отмечено много неприкрепленных, по-видимому, снесенных водорослей.

Laminaria digitata является доминирующим видом в районе архипелага. Встречены растения в возрасте от 0 до 5 лет, преобладают водоросли до трехлетнего возраста. Пластина текущего года цельная, прошлогодняя — в виде лопастей. Длина растений может достигать 200 см, масса — 600 г. Длина молодой пластины, образовавшейся в текущем году, колеблется от 10 см у однолетних растений до 100 см у пятилетних. У двулетних растений и старше отмечены спороносные пятна небольшого размера, четко очерченные, которые развиваются в основании лопастей на границе старой и новой пластин. Максимальная площадь спороносных пятен может достигать 200 см² у растений в возрасте 5 лет.

Saccharina latissima является вторым по биомассе видом. Были обнаружены растения в возрасте от 0 до 5 лет, большинство растений имело возраст 1–3 года. Пластина обычно гладкая или со слабоволнистым краем, широкая, плотная, иногда встречалось по две старых пластины на одном растении. Длина новой пластины *S. latissima*, как и у *L. digitata*, зависела от возраста растений и находилась в пределах от 3 см у однолетних растений до 75 см у более старых. Длина растений достигала 190 см, масса — 350 г. Большинство растений в возрасте двух лет и старше были фертильными, максимального размера спороносное пятно отмечено у четырехлетнего растения — 612 см². Спороносные пятна размытые и расположены приблизительно в центре новой пластины.

Alaria esculenta также является часто встречаемым видом в районе исследования. Были обнаружены растения в возрасте от 0 до 10 лет. Наиболее многочисленными были однолетние растения. Самое крупное растение в возрасте 10 лет с пластиной 223 см в длину, 76 см в ширину было поднято с глубины 5 м.

Масса растения составила 1045 г. Фертильные растения отмечены как среди однолетних растений, так и растений старших возрастов, максимальное количество спорофиллов отмечено у трехлетнего растения.

Единичные растения *Laminaria solidungula* были встречены у о. Брейди. Средняя длина растений составляла 68 см, масса — 48 г, возраст — 2–4 года.

Характерными чертами сообщества ламинариевых в исследованном юго-восточном районе Земли Франца-Иосифа являются бедный видовой состав, небольшая биомасса водорослей, 95 % которой приходится на ламинариевые. В состав сообщества входят часто встречающиеся и обычные для Северной Атлантики виды. Небольшая биомасса водорослей обусловлена как низкой плотностью произрастания растений, так и небольшими размерами талломов. Низкая плотность произрастания макроводорослей связана в первую очередь с преобладанием песчаного субстрата, непригодного для прикрепления макроводорослей. Дополнительно к этому низкая суммарная освещенность из-за ледового покрова и продолжительной полярной ночи, а также низкая температура воды обуславливают высокую элиминацию особей на ранних стадиях развития. В целом в юго-восточной части архипелага видовой состав беднее, а биомасса меньше, чем аналогичные показатели сообщества ламинариевых юго-западного района (Голиков, Аверинцев, 1977).

Для ламинариевых водорослей архипелага свойственен более длительный цикл развития. Возрастная структура поселения долгоживущего вида *L. digitata* примерно такая же, что и на Мурманском побережье: возраст растений не достигает максимальных значений (11 лет), отмеченных для Мурмана (Макаров, Шошина, 1993). Продолжительность жизни *Saccharina latissima*, для которой в типичных условиях обитания характерен непродолжительный жизненный цикл (2–3 года), в прибрежье архипелага достигает 5 лет. На Мурманском побережье Баренцева моря преобладают молодые сеголетние и однолетние растения, редко достигающие трехлетнего возраста (Макаров, Шошина, 1993). В прибрежье архипелага единично были встречены семи- и десятилетние растения *Alaria esculenta*, что является максимальной продолжительностью жизни для данного вида. На Мурманском побережье растения старше 6 лет не отмечены (Макаров, Шошина, 1993).

Сравнение размеров и массы талломов ламинариевых в разных районах Баренцева моря показывает, что водоросли архипелага Земля Франца-Иосифа в среднем значительно уступают по размерам растениям с Мурманского побережья. Вместе с тем были найдены отдельные растения очень крупных размеров, которые редки и на Мурманском побережье. Значительно меньше по размерам (длина стволика, длина и ширина пластины и т. д.) молодые растения ламинарий и алярии, тогда как размеры старых растений могут приближаться к таковым с Мурмана. По массе целого слоевища ламинариевые Земли Франца-Иосифа существенно меньше, что показывает значительно более низкую скорость ее прироста. Уровень метаболизма (фотосинтез, дыхание) ламинариевых в районе Земли Франца-Иосифа по своим абсолютным значениям соответствует величинам, отмечаемым для тех же видов Восточного Мурмана в летнее время (Kuznetsov et al., 1993).

Для ламинарий архипелага Земля Франца-Иосифа характерна слабая морфологическая расчлененность пластины, что может свидетельствовать о низкой гидродинамической активности в бухтах и заливах. Пластина у *Saccharina latissima* текущего года развития ровная, со слабой гофрировкой. У *Laminaria digitata* не наблюдается рассечения на лопасти. Достаточно характерно наличие на талломе новой и старой пластин. У *Saccharina latissima* может присутствовать до двух старых пластин на растении, что также встречалось у растений около Гренландии (Lund, 1959). Данный факт свидетельствует о замедленном темпе деструкционных процессов у водорослей в районе архипелага Земля Франца-Иосифа по сравнению с Мурманским побережьем.

Результаты исследования спороносной ткани показывают, что ламинариевые водоросли в данном районе позже приступают к размножению, у них ниже процент фертильных особей в популяции и меньше площадь поверхности таллома, занятая спорангиями. Таким образом, ламинариевые водоросли архипелага Земля Франца-Иосифа обладают сниженным репродуктивным потенциалом по сравнению с Мурманским побережьем. Также у них более низкий темп развития и уровень обменных процессов, что проявляется в уменьшении размеров таллома, в возрасте вступления в фазу размножения, уровне репродуктивного потенциала, темпе деструкции пластины. Эти явления связаны с комплексом гидролого-климатических условий и характерны для арктической зоны.

На архипелаге Шпицберген детально был исследован типичный для данного района залив фьордового типа Грэн-фьорд, который расположен в юго-западной части. Залив ориентирован с юга на север, его длина около 20 км, ширина в устье 5 км. Рельеф дна в заливе также характерен для заливов фьордового типа (кроме мест выноса большими ручьями мягких осадочных пород). Это пологое плато (наклон дна до 10 град), оканчивающееся крутым склоном (до 50–60 град наклона), сложенным из алевроит-пелитовых осадков. Подобный рельеф дна ограничивает распространение водорослей, поскольку на самом склоне водоросли не растут из-за отсутствия пригодного для их прикрепления субстрата. В разных частях залива склон начинается на различной глубине (от 3 до 10 м) и расстоянии от берега (от 10 до 70 м). Только в устье залива плато распространяется на расстояние около 300 м.

Пробы были отобраны также и в отдельных участках значительно большего по размеру залива Ис-фьорд: в районах пос. Грумант и выхода из залива Грэн-фьорд.

Пояс водорослей-макрофитов в заливах начинается с глубины около 1 м и распределяется вдоль берега довольно узкой полосой шириной в среднем около 40 м, ограничиваясь склоном со стороны моря. На литорали водоросли-макрофиты не обнаружены.

Распределение водорослей в сублиторали зависит как от участка залива, так и от субстрата, но в целом выглядит следующим образом. От нуля глубин и до глубины примерно 1–1.5 м растительность отсутствует. Только в некоторых местах растёт *Pylaiella littoralis*, при наличии подходящего субстрата — *Fucus distichus* с эпифитирующей *P. littoralis*. В незначительных количествах могут

присутствовать также *Devaleraea ramentacea* и *Palmaria palmata*, которые переходят в следующий пояс *L. digitata*, расположенный на глубине от 1 до 2–2.5 м и образующий довольно мощные заросли биомассой до 11–12 кг/м² с плотностью распределения 10–20 экз./м². В этом поясе начинает встречаться также *Desmarestia aculeata*, наибольшая биомасса которой находится в следующем поясе *Saccharina latissima*, распространенном на глубине от 2 до 10 м. В некоторых местах этот пояс полностью заменен поясом *D. aculeata*, биомасса которой достигает 6 кг/м².

В зависимости от характера грунта в заливах можно выделить пять типов распределения водорослей.

1. Отсутствие водорослей-макрофитов на мягких грунтах (алеurit-пелитовые осадки) в куту залива, в бухте Ларвика и на западном берегу от пос. Баренцбург до устья залива Грэн-фьорд. На Мурманском побережье подобный тип грунта встречается в местах выноса реками или большими ручьями мягких осадочных пород.

2. Однолетние водоросли *Pylaiella littoralis*, а также проростки ламинариевых, произрастающие на гравийно-галечных грунтах. Водоросли с более длительным циклом развития на таких субстратах не обнаружены, возможно вследствие истирания растений при перекатывании гальки во время штормов. Биомасса растений на подобных грунтах незначительна. Участки с гравийно-галечными грунтами расположены почти на всем протяжении залива Грэн-фьорд на глубине 0–1 м, опускаясь в отдельных местах до 8 м. На Мурманском побережье гравийно-галечные грунты встречаются довольно часто.

3. Одиночные талломы многолетних водорослей *Fucus distichus*, *Chorda filum*, *Halosiphon tomentosus* на песчано-галечном грунте в заливе Ис-фьорд, в районе пос. Грумант. Водоросли начинают произрастать с глубины 0.5–1 м. На глубине от 4.5 до 10 м обнаруживаются достаточно плотные заросли *Saccharina latissima* и *Desmarestia aculeata*.

4. Многолетние водоросли-макрофиты, произрастающие мозаично на валунно-галечных грунтах. Подобные грунты обеспечивают наличие необходимого субстрата для прикрепления водорослей (в основном *Saccharina latissima*, *Laminaria digitata* и *Desmarestia aculeata*). Распределение водорослей зависит от количества валунов на 1 м² площади. В заливе Грэн-фьорд минимальное количество — 1 валун диаметром 20–25 см на 4–5 м². На валуне произрастает 1 куст из 15–20 растений и более. Из-за большой площади пластин при значительной волновой нагрузке подобный субстрат может переноситься с места на место, истирая водоросли и ломая старые растения вследствие их большей хрупкости (на куст из 20 молодых растений приходится до 10 отмирающих стволиков растений старшего возраста). Водоросли в таких скоплениях в основном двулетние. Биомасса в среднем 0.5–1 кг/м², плотность распределения — 4–5 экз./м².

Максимальное количество субстрата на валунно-галечных грунтах — 4–5 валунов на 1 м². В этом случае наблюдается более равномерное проективное покрытие дна водорослями — 50–80 %. В основном здесь присутствуют одно-двулетние растения *S. latissima* или *L. digitata* в возрасте до 6 лет (наличие того или иного вида водорослей зависит от глубины). На данных грунтах

наблюдается наибольшая плотность распределения растений — 50–60 экз./м² и биомасса — 2.5–3 кг/м². Валунно-галечные грунты наиболее характерны как для Мурманского побережья, так и для залива Грён-фьорд, и расположены почти на всем его протяжении.

5. Многолетние водоросли-макрофиты с проективным покрытием грунта до 100 % на участках дна с крупными валунами и выходами скальных пород. На подобных грунтах наблюдается максимальная биомасса водорослей — 11–12 кг/м², а также высокое видовое разнообразие. Но плотность распределения ламинариевых, вследствие их больших размеров, невелика — примерно 10 растений на 1 м². Подобные грунты расположены на самом выходе с западной и восточной сторон залива и имеют значительную площадь.

Небольшой участок с множеством крупных валунов обнаружен на западной стороне залива возле мыса Сандефьорднесет, где на глубине 1.5–2 м отмечены мощные заросли *L. digitata* биомассой до 12 кг/м². Масса каждого растения — 1.5–2 кг. Подобные грунты в основном встречаются на Мурманском побережье, с чем и связана большая биомасса водорослей и большее проективное покрытие дна в данном районе Баренцева моря.

Размерно-весовые показатели *S. latissima* в средней и кутовой частях губы значительно не отличаются. В устье залива Грён-фьорд наблюдаются значительные скопления очень крупных ламинариевых в основном старшего возраста (сильно покрытые эпифитами и обрастателями). В то же время с увеличением глубины средняя длина и масса растений повышается. Максимальные показатели наблюдаются у 3–4-летних *S. latissima* и 8–9-летних *L. digitata*. Заросли *L. digitata* располагаются ближе к кутовой части залива, при приближении к устью их количество уменьшается.

Максимальная продолжительность жизни ламинариевых водорослей в заливах архипелага Шпицберген больше, чем на побережье Мурмана, что в целом характерно для водорослей высокоширотных районов Арктики. Для *S. latissima*, например, зафиксированы растения в возрасте 4 лет (растения такого же возраста обнаружены и на архипелаге Земля Франца-Иосифа), хотя на Мурмане старше 3 лет не встречаются. Также характерно наличие двух и даже трех старых пластин, на которых, как и на пластине текущего года, располагаются спороносные участки.

Видовой состав и распределение водорослей в прибрежной части архипелага Новая Земля до сих пор остаются малоизученными, за исключением южной и юго-западной его частей. Во многом это связано с удаленностью района и суровыми условиями ледовой обстановки.

Образование льда в зимний период, его торошение и занос айсбергов вкупе с идущим из Карского моря холодным течением Литке негативно влияют на альгофлору района, поэтому здесь, как и на остальных архипелагах, отсутствует растительность в литоральной зоне. Торосистые льды фрагментарно выпихивают заросли водорослей до глубины 6 м.

Специфическим признаком южного побережья архипелага Новая Земля является гидрологический режим, определяющийся выносом вод Карского моря. Холодные воды высокой прозрачности позволяют макрофитам расселяться на

большой глубине. Кроме того, прибрежное течение в сочетании с геоморфологическими особенностями района создают разнообразные по активности гидродинамические зоны.

Водоросли встречаются на глубине от 1.5 до 18.0 м. Наиболее обширные сплошные заросли *S. latissima* и *L. digitata* отмечены на глубине 7–9 м. Отдельными экземплярами среди ламинарии встречаются не образующие зарослей *Alaria esculenta* и *A. pylaiei*. Общая биомасса водорослей составляет от 0.5 до 10.0 кг/м², средняя — 2.75 кг/м², проективное покрытие дна водорослями — примерно 50 %. Красные водоросли произрастают на твердом субстрате на глубине от 2.8 до 18.0 м. Часто встречается *Coccotylus truncatus* и редко, на глубине 9.5–15.0 м, *Euthora cristata*. Зеленые водоросли *Chaetomorpha melagonium* и *Cladophora rupestris* встречаются на глубине от 1.5 до 18.0 м. Среди ламинариевых водорослей единичными экземплярами или небольшими группами на глубине от 3 до 7 м произрастают *F. distichus* и *F. vesiculosus*, а до глубины 14 м — *D. aculeata* и *Chaetopterus plumosa*.

Распределение твердых грунтов, пригодных для прикрепления макроводорослей, в значительной степени лимитирует их распространение. Донные отложения представлены в основном илистыми осадками. Твердый субстрат в виде валунов или выходов скальных пород наблюдается с мористой части заливов, где и сосредоточены основные заросли макрофитов. В зависимости от глубины и степени прибойности выделяется два типа ассоциаций ламинариевых водорослей: монодоминантная ассоциация *L. digitata* с включением *A. esculenta* на глубине от 1 до 5 м и бидоминантная *S. latissima* + *L. digitata* на глубине от 5 до 12 м. Заросли второго типа наиболее характерны для данного района, особенно для слабозащищенных от волнового воздействия участков побережья. Скопления отличаются высоким проективным покрытием (70–100 %) и биомассой от 4.2 до 6.9 кг/м². В центральных частях бухт и заливов на отдельных немногочисленных участках, недоступных ледовой абразии, наблюдаются разреженные заросли с проективным покрытием от 20 до 50 % и биомассой до 2 кг/м². Редко и в кутовых частях можно встретить небольшие площадки зарослей *S. latissima* с покрытием до 20 % и достаточно высокой биомассой — до 6.1 кг/м². Преобладают молодые растения длиной до 1 м, в зарослях же доминируют крупные, длиной до 2.5 м, ламинариевые водоросли старших возрастов: *S. latissima* в возрасте 2–3 лет и *L. digitata* в возрасте 3–5 лет.

В отличие от остальных прибрежных участков акватории Баренцева моря, на Мурманском побережье водоросли-макрофиты активно заселяют не только сублитораль, но и литоральную зону. Это происходит вследствие отсутствия ледового покрова в зимний период года, поскольку побережье омывает ветвь теплого Норвежского течения.

Проведенные сотрудниками лаборатории альгологии ММБИ исследования фитоценозов в различных районах Мурманского побережья Баренцева моря свидетельствуют, что видовой состав и распределение водорослей как в литоральной, так и в сублиторальной зоне зависят в основном от типа грунта и гидродинамических условий (степени прибойности или скорости течений) в месте обитания. Исключения составляют районы активной эксплуатации, которые подвержены антропогенному загрязнению.

На литорали губы открытого типа Ярнышная, типичной для Мурмана, было описано 94 вида макроводорослей, из них 57 видов с крайне низкой плотностью поселения — менее 1 г/м² (Шошина, Аверинцева, 1994). Нами на исследуемом участке Восточного Мурмана (губы Ярнышная, Дальнезеленецкая, защищенная часть губы Шельпинская и бухта Плохие Чевры) было обнаружено 60 видов макрофитов. Преобладают бореально-арктические (36 %) и высокобореально-арктические (34 %). Среди бурых водорослей 52.4 % составляют высокобореально-арктические, 32.1 % — бореально-арктические и только 2 вида с более южными ареалами; среди красных — по 41.2 % видов обеих географических групп; у зеленых только 28.0 % — бореально-арктические, остальные виды относятся к тропическим и субтропическим. Большинство красных — многолетние, зеленых и бурых — однолетние виды. Полученные результаты соответствуют литературным данным (Шошина, Аверинцева, 1994).

Вероятность обнаружения видов с плотностью поселения менее одной-двух особей на 1 м² невелика. Соответственно, их отсутствие в пробах нельзя расценивать как факт их исчезновения. Например, *Pelvetia canaliculata* — многолетний вид бурых водорослей с талломами 5–10 см высотой, описывается рядом исследователей в данном районе в разное время на совершенно разных участках, может свидетельствовать о непостоянных поселениях, приуроченных к определенным условиям. Не выявленные в наших исследованиях виды относятся к разным биогеографическим группам, что не позволяет соотнести их исчезновение с изменением климатических условий в местах обитания.

Структурную основу сообществ литоральных водорослей составляют многолетние бореально-арктические и высокобореально-арктические виды фукусовых водорослей. Биомасса доминирующих видов изменяется в широких пределах в зависимости от особенностей грунта и процессов, связанных с возобновлением зарослей. Для *Fucus distichus* среднее значение биомассы равно 1.4±0.6 кг/м², а максимальное на среднем горизонте устьевой части губы Ярнышная составляет 10.4±8.4 кг/м².

При сравнении собственных и литературных (Гринталь, 1965; Перестенко, 1965а) данных по поясности макрофитов на литорали исследуемых губ существенных отличий выявлено не было. Отмечены изменения биомассы ряда сопутствующих видов, в частности *Dictyosiphon foeniculaceus* в устьевой части губы Ярнышная, *Rhodomela* sp. в восточной части бухты Плохие Чевры. Нарушений в структуре сообществ не выявлено.

Среди литоральных водорослей-макрофитов по биомассе доминируют многолетние виды (95 %), а по числу видов — однолетние (25 %) (Аверинцева, Шошина, 1990). Биомасса однолетних видов может быть относительно высокой только на песчаной и илисто-песчаной литорали (Кузнецов, Шошина, 2003), их наибольшее видовое разнообразие наблюдается в верхней и средней литорали, а максимального развития они достигают весной (нитчатые Chlorophyta) и летом (нитчатые Chlorophyta и Phaeophyta). Основная масса (80–100 %) приходится на бурые водоросли. Они занимают лидирующее положение в течение всего года.

Наибольшее видовое разнообразие в литоральных фитоценозах Мурмана наблюдается на защищенных участках при впадении водотоков и периодически-

ском распреснении. Максимальная биомасса растительных сообществ — на слабозащищенных участках с морской соленостью. Выравненность видов по обилию находится в обратной зависимости от степени прибойности. Наименьшее число видов с преобладанием по биомассе доминанта (главным образом это представители родов *Fucus* или *Enteromorpha*) характерны для участков с экстремальными условиями произрастания: длительным периодом осушения (верхний горизонт литорали), значительным опреснением (периодическое снижение солености до критических 8 ‰) и высокой степенью прибойности. Кривые рангового обилия достоверно описываются экспоненциальными уравнениями: чем «жестче» условия среды, тем больше роль доминантов и субдоминантов. Также от верхнего к нижнему горизонту увеличивается количество видов и их выравненность по обилию. Видовое разнообразие в ассоциациях *A. nodosum* и *F. distichus* почти вдвое выше, чем в ассоциациях *F. vesiculosus* и *F. serratus*. Количество видов и сложность пространственной структуры сообществ макрофитов выше на валунных грунтах с примесью песка, где создается большее разнообразие микроусловий для произрастания макрофитов.

Особую группу составляют водоросли-эпифиты, которые разделяются на две основные группы: 1) факультативные, способные в равной мере произрастать как на водорослях, так и на грунте (наиболее богатая видами группа); 2) облигатные, к которым относится всего несколько видов. Развитие последних тесно связано с особенностями жизненного цикла базифита.

Чаще всего эпифиты встречаются на многолетних водорослях. Наибольшее количество видов отмечается на нижней части талломов, где могут поселяться многолетние виды. Первые эпифиты на талломах *Fucus vesiculosus* и *F. distichus* отмечаются уже на сеголетках. Самыми обросшими являются 2–4-летние растения *F. vesiculosus* и *F. distichus*. На здоровых особях *Ascophyllum nodosum* эпифиты практически отсутствуют (за исключением облигатного вида *Polysiphonia lanosa*), однако они могут активно заселять поврежденные участки таллома.

Видовое разнообразие эпифитов возрастает от верхнего к нижнему горизонту, однако строгой приуроченности видов к глубине не обнаруживается (Блинова, 1965). Также наблюдается прямая зависимость видового богатства эпифитов от интенсивности движения воды. Для развития эпифитов характерна сезонная зависимость. В зимний период макроскопических форм с развитым слоевищем не наблюдается.

Таким образом, выявленные нами изменения в структуре литоральных фитоценозов (видовой состав, численность, биомасса) ряда губ Восточного Мурмана обусловлены естественными колебаниями плотности поселения и биомассы водорослей-макрофитов.

Исследования донных биоценозов различных участков Восточного Мурмана (прибрежье островов Гавриловские, Русский, Харлов, Айновы; губах Дальнезеленецкая, Ярнышная, Чешская, Подпахта, Порчница) показали, что отличия наблюдаются только в частоте встречаемости некоторых бореальных видов. Биомасса и плотность поселения массовых видов водорослей во всех районах достаточно однородны, и могут быть экстраполированы на другие губы Мур-

манского побережья, что также подтверждается литературными данными (Блинова, 1969, 2007; Пропп, 1971).

На побережье Восточного Мурмана у 23 видов водорослей средняя биомасса превышала 1 г/м², у 17 видов составляла более 0.1 г/м². На всех участках Восточного Мурмана были отмечены *Saccharina latissima*, *Desmarestia aculeata* и *Odonthalia dentata*. Многие водоросли с биомассой превышающей 0.1 г/м² были отмечены в пробах единично. Это обычные для Мурмана, но спорадически распределенные по акватории губ виды *Ulva lactuca*, *Saccorhiza dermatodea*, *Deleseria sanguinea*, *Acrosiphonia flagellata*, *A. sonderi*, *Halosiphon tomentosa*, *Sphacelaria radicans*, *Ceramium virgatum*, *Rhodomela confervoides*, *Porphyra amplissima*, *P. miniata*, *Scytosiphon lomentaria*. Ряд видов (*H. tomentosa*, *S. dermatodea*, *Desmarestia viridis*) характеризуется неравномерным распределением: на большей части дна встречаются единичные особи и только в некоторых точках вид становится массовым. Наибольшая биомасса бурых водорослей (10 кг/м², из них 7 кг/м² — вклад доминанта) была отмечена на глубине 3 м в ассоциации *S. latissima* + *A. esculenta*. На глубине 4 м в ассоциации *L. digitata* + *L. hyperborea* + *A. esculenta* биомасса составляла 9.7 кг/м², но распределена она была на три основных вида. На этих же участках обычно выявляется и наибольшая биомасса красных водорослей, которые в этих сообществах выступают как эпифиты ламинариевых. Средняя биомасса зеленых водорослей составляет примерно 20 г/м².

На основании оценки типа грунта, степени прибойности, распределения донных фитоценозов и количественных данных по биомассе отдельных видов на Мурманском побережье можно выделить семь сублиторальных группировок бурых водорослей, пять из которых могут быть представлены как отдельные ассоциации, отличающиеся видовой структурой и пространственной приуроченностью.

1. Ассоциация *Saccharina latissima* + *Alaria esculenta* + *Laminaria digitata*. Произрастает в наиболее защищенных участках губ (IV степень прибойности) на глубине до 2 м и смешанных грунтах. В нижнем ярусе ассоциации присутствует *Desmarestia aculeata*, *Phycodrys rubens*, *Odonthalia dentata*, *Ptilota gunneri* и велика доля зеленых водорослей *Acrosiphonia arcta*, *Ulvaria obscura*. Биомасса водорослей до 2 кг/м², проективное покрытие дна водорослями до 100 %. В ассоциации обнаруживается до 18 видов макрофитов. Насыщенность составляет до 16 видов на 1 м².

2. Ассоциация *Saccharina latissima* + *Desmarestia aculeata*. Произрастает также в наиболее защищенных участках губ (IV степень прибойности) на глубине от 2 до 15 м на валунных грунтах с примесью песка и ракуши. Заросли разреженные, мозаичные (синузии *S. latissima* и *D. aculeata* чередуются). Фитоценозы не сомкнутые, двухъярусные. Биомасса 2.5±2.4 кг/м². Проективное покрытие дна водорослями в среднем составляет 5 %, но сильно варьирует в зависимости от площади твердого субстрата. Биомасса эпифитов низкая, встречаются преимущественно *Chaetomorpha melagonium* и *C. plumosa* на ризоидах ламинарии. Многочисленны *Desmarestia viridis* и *Monostroma grevillei*, на *D. aculeata* отмечена *Elachista fucicola*. В ассоциации обнаруживается до 55 видов. Видовая насыщенность — до 14 видов на 1 м².

3. Ассоциация *Saccharina latissima* + *Alaria esculenta*. Произрастает в менее защищенных участках губ (III степень прибойности) на смешанных грунтах (валуны на песчано-илистом грунте) до глубины 5 м. Проективное покрытие дна водорослями составляет 80–100 %. Биомасса водорослей варьирует в зависимости от площади твердого субстрата и составляет в среднем 6.4 ± 1.9 кг/м². Для ассоциации характерно высокое видовое разнообразие, в среднем до 20 видов на 1 м². В ассоциации обнаруживается до 64 видов. Эпифиты характерны для ризоидов и стволиков ламинарий. Развит нижний ярус, состоящий главным образом из красных водорослей. Фитоценозы сомкнутые, двухъярусные. Отмечена 100 %-я встречаемость у *S. latissima*, *A. esculenta* и *D. aculeata*. В нижнем ярусе отмечены (80 %) *D. viridis*, *Odonthalia dentata*, *Euthora cristata*, *Phycodryis rubens*, *Devaleraea ramentacea*, *C. melagonium*, *Ulvaria obscura*, *Chaetopteris plumosa*, *Chorda filum*, *Dictyosiphon foeniculaceus*.

4. Ассоциация *Laminaria digitata* + *Alaria esculenta* + *Desmarestia aculeata*. Произрастает при наличии достаточно интенсивного водообмена (II степень прибойности или наличие течений) на валунных и скальных грунтах на глубине до 6 м. Проективное покрытие дна водорослями составляет 90–100 %, биомасса — в среднем 4.5 кг/м². В ассоциации обнаруживается до 13 видов, видовая насыщенность составляет 11 видов на 1 м². В данной ассоциации нижний ярус развит в наибольшей степени, высока биомасса эпифитов. Ядро этой полидоминантной ассоциации составляют бурые водоросли *L. digitata*, *S. latissima*, *A. esculenta*, *D. aculeata*, *D. viridis* и красные *Euthora cristata*, *Fimbriifolium dichotomum*, *Odonthalia dentata*, *Phycodryis rubens*, *Ptilota gunneri*, *P. serrata*, *Turnerella pennyi*.

5. Ассоциация *Laminaria hyperborea* + *Alaria esculenta*. Произрастает на открытых и слабозащищенных местах (I–II степень прибойности) на глубине 4–12 м. Биомасса водорослей составляет 8.2 кг/м², проективное покрытие — 60–70 %, видовая насыщенность — 23 вида на 1 м². В ассоциации обнаруживается до 24 видов. Характерно сильное обрастание ризоидов и стволиков ламинариевых эпифитами, которые представлены главным образом красными водорослями. Ядро данной ассоциации сходно с ассоциацией *L. digitata*+*A. esculenta*+*D. aculeata*, но несколько богаче, в него входят *Chorda filum*, *Palmaria palmata*, *Polysiphonia arctica*, *Porphyra* sp., *C. melagonium* и *Ulvaria obscura*.

6. Сообщество с доминированием *Saccorhiza dermatodea* и субдоминантом *Saccharina latissima* пока не может быть выделено в самостоятельную ассоциацию, поскольку оно было обнаружено в тех же биотопах, что и ассоциация *S. latissima* + *A. esculenta*. Видовой состав и структура зарослей сходны, но биомасса *S. latissima* существенно ниже. Проективное покрытие дна водорослями составляет примерно 80 %. Результаты наших исследований и данные других авторов (Пропп, 1971) показывают, что распределение и биомасса *S. dermatodea* в разные годы сильно варьирует, эпифиты на талломах единичные. Вероятнее всего это связано с тем, что *S. dermatodea* является однолетним видом.

Распределение видов по обилию (выраженному биомассой вида на станции) описывается логнормальным распределением, что в целом характерно для растительных сообществ (Суханов, Жуков, 2003). Видовое разнообразие

в исследованных растительных сообществах существенно отличается, однако не выявлена зависимость данного показателя от глубины, типа грунта или доминирующего вида в ассоциации. Обнаружена корреляция типа ассоциации и индекса видового разнообразия с гидродинамическими условиями места обитания — степенью прибойности и скоростью течения.

Сравнение полученных данных с литературными (Пропп, 1971; Шошина, Аверинцева, 1994; и др.) не выявило значительных изменений в видовом составе и биомассе ламинариевых водорослей исследованных губ за 50-летний период.

Рассмотрим более подробно Кольский залив, который из-за интенсивного судоходства и развитой на его берегах инфраструктуры городов является наиболее загрязненным прибрежным участком Баренцева моря. Планируемая разработка нефтяных и газоконденсатных месторождений в Баренцевом море и строительство перегрузочных топливных комплексов также может оказать негативное влияние на экологическую ситуацию данного района.

Водоросли-макрофиты, произрастающие на акватории Кольского залива, особенно в литоральной зоне, не только одними из первых принимают на себя воздействие нефтепродуктов, но и активно участвуют в процессе очищения прибрежных вод, перерабатывая нефтяные углеводороды совместно с обитающими на их поверхности микроорганизмами. Литоральные водоросли сорбируют на себя нефтяную пленку, препятствуя распространению нефтяного пятна.

Фитоценозы Кольского залива были мало затронуты исследованиями. Основные описания проводились в 1920–1930 гг. (Гурьянова и др., 1930б). Авторами было показано, что растительность бухт Кольского залива богата и разнообразна. В последующие годы берега залива в основном были закрыты для исследования вследствие наличия военных баз, причалов и т. д. Активное строительство городов и поселков, крупного морского порта, перегрузочных терминалов, наличие активного судоходства и стоки органических веществ оказали негативное влияние на биоту данного района. В настоящее время воды Кольского залива, особенно его южной части, характеризуются высоким уровнем загрязнения, с 2004 г. по индексу загрязненности они оцениваются как «грязные». В торговом порту г. Мурманска под влиянием сточных вод и последствий перегрузки апатитовой руды устойчиво повышенное содержание соединений азота и фосфора. В водах залива присутствуют тяжелые металлы (медь и марганец), нефтепродукты и органические вещества (Доклад ..., 2009). Результаты исследований фитоценозов Кольского залива, проведенных сотрудниками лаборатории альгологии ММБИ, свидетельствуют, что за последние 100 лет произошли серьезные изменения.

Вдоль всей литоральной зоны залива, где есть твердый субстрат и отсутствуют береговые портовые сооружения, встречаются фукусовые водоросли. Заросли разреженные, с проективным покрытием не более 30–50 %, плотных поселений не наблюдается, что обусловлено характером распределения твердого субстрата и наличием источников поступления загрязняющих веществ. При продвижении от открытой части залива к кутовой прослеживается обеднение видового состава литоральных фитоценозов.

Сообщества фукусовых водорослей в Кольском заливе отличаются низким видовым разнообразием по сравнению с не подвергнутыми антропогенному воздействию губами Мурманского побережья. Если в относительно чистых районах залива может произрастать до 20 видов водорослей, то в районах с постоянным загрязнением нефтепродуктами присутствует не более 5 видов (Изменения ..., 2004).

Среди поллютантов, попадающих в воды Кольского залива, наиболее опасными для жизнедеятельности морских организмов, и водорослей в частности, являются нефтепродукты. Одними из наиболее устойчивых к воздействию нефтепродуктов являются фукусовые водоросли, особенно *Fucus vesiculosus* (Степаньян, 2003; Изменения ..., 2004).

Анализ возрастной структуры популяций *F. vesiculosus* Кольского залива выявил достаточно длинный возрастной ряд, который по общей продолжительности не отличается от такового растений из других мест обитания. Взрослых особей в поселениях фукусовых водорослей в Кольском заливе может быть немного, но они достигают зрелого возраста, приближаясь к максимальным значениям по длительности жизни, известным для данного вида. Все исследованные поселения *F. vesiculosus* в Кольском заливе по возрастной структуре относятся к нормальному типу, для них характерно присутствие растений всех возрастных групп. Основное различие между популяциями фукоидов состоит в количестве особей первого–второго года жизни. Так, в районе поселков Белокаменка и Лавна в популяциях практически отсутствуют молодые растения, что свидетельствует о неблагоприятных условиях для растений на ранних стадиях развития. Именно ранние стадии являются наиболее уязвимыми при воздействии токсикантов (Степаньян, 2003). Анализ морфологических характеристик талломов показал, что в большинстве изученных поселений Кольского залива длина таллома водорослей прямо пропорциональна возрасту растений, в то время как в районе поселков Белокаменка и Лавна зависимость экспоненциальная, и растения здесь явно длиннее, чем в других участках залива. При этом каждому поселению были присущи свои характеристики, что отражает особенности мест обитания.

В верхнем горизонте литорали Кольского залива растительность практически отсутствует. В среднем горизонте произрастает *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* (достаточно часто). Видовой состав фитоценозов нижнего горизонта литорали более разнообразен. На мысе Мишуков наряду с *F. distichus* выявлена ассоциация зеленых водорослей *Rhizoclonium riparium* + *Blidingia minima*, в районе пос. Абрам-Мыс доминирует *F. distichus* с эпифитирующими *Pylaiella varia*, в бухте Белокаменная обнаружены разреженные заросли *Saccharina latissima*.

Поясность фукусовых водорослей на литорали исследованных участков берега является типичной для защищенной литорали Мурман (Блинова, 1965; Кузнецов, Шошина, 2003), а разнообразие доминантов нижней литорали обусловлено гидролого-гидрохимическими особенностями района. Биомасса литоральных фитоценозов тесно связана с распределением твердого субстрата и проективным покрытием. Значения индексов видового разнообразия в различных районах залива сходны.

Биомасса эпифитов фукоидов в Кольском заливе меньше, чем в среднем по Мурману. Если в экологически чистом районе (губа Ярнышная) биомасса эпифитов составляет в среднем 43.08 ± 23.14 г/м², то в среднем и южном коленах Кольского залива — 0.42 ± 0.30 г/м².

Сублиторальные фитоценозы в меньшей степени подвержены отрицательному влиянию загрязняющих веществ по сравнению с литоральными. По всей вероятности, хороший водообмен не позволяет поллютантам длительное время находиться (накапливаться) в водах залива.

В Кольском заливе наблюдается поясное распределение растительности, характерное для арктических и бореальных районов Северной Атлантики. При наличии подходящего субстрата от нуля глубин начинается пояс ламинариевых водорослей. В открытых частях губ глубже пояса ламинарий отмечается пояс красных водорослей, в котором ведущее место занимают *Odonthalia dentata* и *Phycodrys rubens*.

Биомасса сублиторальных фитоценозов в Кольском заливе сравнима с биомассой водорослей из районов, не подверженных антропогенному воздействию. Низкие показатели отмечаются в районах с недостатком или отсутствием твердого субстрата, при малой скорости течения и плохой прозрачности воды. Подобные условия наблюдаются в кутовых частях как самого Кольского залива, так и его губ.

Вследствие снижения прозрачности воды в южном и среднем коленах отмечается уменьшение глубины произрастания пояса красных водорослей. В бухте Белокаменная пояс расположен на глубине 4–5 м, тогда как, по данным Е. С. Зиновой (1912, 1914), в начале XX в. на этой глубине находились заросли ламинариевых водорослей, а красные обнаруживались на глубине до 15 м. Аналогично в районе пос. Абрам-Мыс пояс багрянок сместился с глубины 10–12 м на глубину 3–4 м. Снижение прозрачности воды может быть вызвано строительными работами, а также увеличением количества бытовых стоков (Кольский ..., 2009).

Как в южном колене залива, так и в вершинах его губ вследствие выноса песчаного терригенного материала и отсутствия твердого субстрата сублиторальные фитоценозы бедны. На глубине 3–6 м встречаются единичные растения *Saccharina latissima*, проективное покрытие которой составляет примерно 1–2 %. В то же время на глубине от 3 до 8 м было отмечено нетипичное для Баренцева моря сублиторальное сообщество красных водорослей с доминантом *Phyllophora truncate* и субдоминантом *Phycodrys rubens*. На глубине 8–16 м отмечаются единичные камни, преимущественно занесенные илом, растительность отсутствует. На дне много технического мусора.

В сублиторальной зоне среднего колена залива на глубине до 5–6 м развит фитоценоз ламинарии, в состав которого входит около 14 видов водорослей. Биомасса доминирующих видов *S. latissima* и *Alaria esculenta* составляет 4.3 и 2.9 кг/м² соответственно.

Сублиторальные сообщества Кольского залива отличаются высокой степенью гетерогенности, вызванной последовательной сменой грунтов от илисто-песчаного в кутовой части залива до скалисто-валунного в устье.

По сравнению с 1909–1910 гг. (Зинова, 1912, 1914) видовое богатство южного и среднего колен Кольского залива резко сократилось. Не обнаружены некоторые виды с крупными талломами, формирующие существенную биомассу (например, *Saccorhiza dermatodea*, *Sphacelaria plumosa*), также виды с мелкими талломами (например, *Acrochaetium secundatum*, *Isthmoplea sphaerophora*, *Ralfsia verruosa* и др.). Сокращение видового богатства нельзя связывать с изменением климатических условий, поскольку произошло выпадение видов, относящихся как к бореальной, так и к арктической флоре. А согласно результатам исследования, проведенного в 1999 г. (Завалко, Шошина, 2008), ранее в южном колене видовое богатство в литоральных фитоценозах было еще ниже. Частичное восстановление растительности можно объяснить уменьшением уровня бытовых и промышленных стоков в последнее десятилетие.

Видовое разнообразие фитоценозов возрастает от кута к северному колону залива, что в целом характерно для всех губ Мурманского побережья. При этом наблюдается усложнение структуры фитоценозов и увеличение числа входящих в их состав ассоциаций.

Сравнительный анализ показал, что в условиях Кольского залива влияние антропогенного загрязнения сказывается на разных уровнях организации водорослей (одиночного растения, популяции, сообщества). При высоком уровне антропогенного загрязнения в центральной части Кольского залива наблюдается нестабильность в заселении, об этом свидетельствуют значительные колебания численности молодых растений. При этом для поселений *Fucus vesiculosus* в Кольском заливе характерен длинный возрастной ряд и присутствие растений всех возрастных групп. В условиях антропогенного загрязнения (центральная часть Кольского залива) растения имеют равные или большие значения массы и площади поверхности по сравнению с растениями, обитающими в условиях интенсивного водообмена (губы Дальнезеленецкая, Ярнышная).

В Кольском заливе за последнее столетие были отмечены значительные изменения в прибрежной растительности. Сублиторальные фитоценозы залива, согласно критериям биоиндикации, разработанным для Баренцева моря (Новые ..., 2009), можно охарактеризовать как незначительно нарушенные и местами слабоповрежденные (мысы Мишуков и Притыка). Литоральные фитоценозы нарушены в большей степени. Они фрагментарны, наблюдается значительное обеднение видового состава по сравнению с сообществами районов, не подверженных антропогенному воздействию. Вместе с тем отмечено восстановление некоторых деградированных районов.

Результаты натуральных наблюдений за состоянием фитоценозов в местах постоянного загрязнения нефтепродуктами выявили угнетенное состояние и гибель многих видов водорослей. На литорали порта в Мурманске встречается только 4 вида водорослей с общим проективным покрытием не более 15 %: *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *Ascophyllum nodosum* и *Pylaiella littoralis*.

У *Fucus vesiculosus* на акватории морского порта наблюдается уменьшение в 1.5–2 раза линейных размеров и массы, снижение скорости роста и продолжительности жизни (возраст талломов не превышает 6 лет, в то время как в чистой губе Дальнезеленецкая — 16 лет). Вместе с тем, присутствие на загрязненной

литорали данных фукоидов может свидетельствовать о высокой степени их устойчивости к нефтяному загрязнению, что подтверждается результатами экспериментов по влиянию нефти и нефтепродуктов на рост апексов водорослей (Об устойчивости ..., 2004).

Аварийный разлив нефтепродуктов и попадание их в литоральную зону вызовет гибель красных и зеленых водорослей в течение достаточно короткого промежутка времени. Если пленка нефтепродуктов покрывает литораль слоем в несколько миллиметров, то может исчезнуть и некоторая часть фукусовых водорослей. Это произойдет как из-за прямого токсического воздействия, так и из-за обрыва утяжеленных нефтью талломов.

Реакция макроводорослей на токсическое действие нефти и нефтепродуктов прослеживается на всех стадиях жизненного цикла. Наименее устойчивыми к воздействию нефти и нефтепродуктов являются макроводоросли на ранних стадиях развития (Степаньян, 2003; Степаньян, Воскобойников, 2006). Поэтому наиболее опасным будет являться разлив нефтепродуктов в весенне-летний период, когда происходит размножение и прорастание талломов многих видов макроводорослей. В этом случае восстановление зарослей может занять несколько лет, в зависимости от наличия «фонда» фертильных водорослей, оставшихся за пределами поврежденного участка.

Разовая катастрофа более «эффектна», но ее последствия менее значительны по сравнению с хроническим поступлением нефтетоксикантов, особенно для районов с незначительным водообменом. Попадание нефти не приведет к полному исчезновению водорослей, которые являются доминантами прибрежной экосистемы. Структурный «скелет» сообщества сохранится, но исчезнут менее устойчивые группы макро- и микроводорослей, а также беспозвоночных животных. Это приведет к дисбалансу в литоральном сообществе и спровоцирует возникновение трудно прогнозируемых явлений, которые определенным образом способны повлиять на структуру и продуктивность биоценозов всей прибрежной зоны.

Сотрудниками лаборатории альгологии ММБИ были проведены исследования по оценке скорости восстановления литоральных фитоценозов в зависимости от условий произрастания (Макаров и др., 2007; Малавенда и др., 2007; Малавенда, Малавенда, 2012).

Было выявлено, что в защищенных участках губ (III степень прибойности) фитоценозы полностью восстанавливаются через 3 года после снятия воздействия.

На участке, более подверженном действию волн (II–III степень прибойности), полного восстановления фитоценозов через 3 года не произошло. Снизилась биомасса водорослей и проективное покрытие субстрата. Выявлено изменение соотношения видов (увеличение доли зеленых водорослей рода *Ulvaria*) и сокращение возрастного ряда фукусов (до 9 дихотомических ветвлений). Наблюдалась неоднородность в распределении растений по группам: отсутствовали растения младших возрастных групп (1–4 ветвления). На камнях и талломах растений отмечалось массовое развитие мидиевых щеток (*Mytilus edulis*), проективное покрытие которых в отдельных местах достигало 60–70 %.

На еще более открытом участке берега (I–II степень прибойности) значительно снизилось проективное покрытие субстрата (с 70 до 20 %), а также биомасса водорослей. Проростки водорослей закреплялись в трещинах камней.

На открытом участке берега (I степень прибойности) фитоценоз изначально был представлен монодоминантной ассоциацией *Fucus vesiculosus* с проективным покрытием до 90 %. После удаления растительности в июле, в октябре того же года появилось большое количество молодых проростков *F. vesiculosus*. Однако на следующий год на данной площадке произрастала монодоминантная ассоциация *Porphyra umbilicalis*, которая в течение лета сменилась на ассоциацию *F. vesiculosus* + *P. umbilicalis*. Произошло также снижение проективного покрытия до 50 %.

Установлено, что скорость восстановления фитоценозов зависит от гидрологических условий в месте произрастания. На участках побережья с III–IV степенью прибойности полное восстановление фитоценозов происходит за 4 года. Такая же скорость восстановления структуры сообществ и биомассы фукусовых водорослей отмечена и для литоральных фитоценозов Белого моря (Мохова, 2005).

Меньшая скорость восстановления фитоценозов на участках с высокой интенсивностью движения воды связана с отрицательным действием прибойных волн, которые смывают осевшие гаметы и проростки водорослей. Известно, что на открытом берегу после воздействия 100 волн остается только 0.4–0.5 % от закрепившегося количества молодых проростков, в то время как на закрытом участке сохраняется 68–83 %. Одна волна высотой 20–50 см на открытом берегу может удалить до 99 % осевших гамет (Vadas et al., 1990). На процессы восстановления фитоценозов также оказывает влияние степень эвтрофированности района и сезон изъятия или гибели водорослей.

Работы, проведенные по исследованию процессов восстановления фитоценозов, показали, что после исчезновения хронического загрязнения заметное восстановление фитоценозов наблюдается уже через 3 года. Для полного восстановления структуры необходимо отсутствие поллютантов в течение более длительного времени.

Глава 3

ИХТИОФАУНА И ПРОБЛЕМЫ АКВАКУЛЬТУРЫ

3.1. СОВРЕМЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ИХТИОФАУНЫ БАРЕНЦЕВА МОРЯ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОД

Многолетняя динамика количественных показателей разнообразия рыб. Структура рыбной части сообществ может меняться во времени и пространстве, и этот процесс определяется разнообразными факторами, сила воздействия которых также не постоянна. Один из них — климатические колебания различной периодичности, оказывающие влияние на физическое состояние среды обитания гидробионтов. В арктических морях основными абиотическими факторами разнообразия являются температура и соленость, которые, образуя области с резко выраженными градиентными характеристиками, определяют структуру и динамику рыбного населения. Осцилляция параметров среды, уровень стабильности водных масс Баренцева моря и сопредельных районов вносят прямой и опосредованный вклад в мощность поколений рыб, количество видов, соотношение их численности.

Установлено, что за период исследований наиболее разнообразной и сбалансированной была рыбная часть сообществ в районе Па¹ (рис. 79). В северной части Норвежского моря максимальное значение индекса Шеннона за рассматриваемый период составило 2.94 бит, в Баренцевом море — 2.33, на северо-востоке Гренландского моря — 2.2, а минимальные величины — 1.77, 0.88, 0.46 соответственно. Поскольку количество анализируемых видов оставалось постоянным, то на величину индекса Шеннона оказывало влияние только их соотношение в уловах. Поэтому динамика выравнивания долей или обилия видов почти полностью совпадает с флуктуацией интегрального индекса Шеннона (рис. 79).

Анализ разнообразия рыб в районах I (Баренцево море), IIa (северная часть Норвежского моря), IIb (северо-восточная часть Гренландского моря) показал, что амплитуда колебаний организации сообществ во времени достаточно большая. Так, с 1973 по 2010 годы наиболее высокое биоразнообразие рыбной части сообществ отмечено для северной части Норвежского моря, где индекс Шеннона не опускался ниже 1.62 бит. В этом же районе были минимальны и межгодовые колебания разнообразия. Разнообразие видов резко снижалось здесь только в 1997 и 2008 гг., когда наблюдалось существенное увеличение биомассы атлантической сельди, что привело к ее доминированию в сообществе данного района. В остальные годы снижение разнообразия определялось кратковременными колебаниями численности путассу (1980 г.), мойвы (1983 г.) и трески (1990 г.).

¹ Выделение рыбопромысловых районов по ИКЕС.

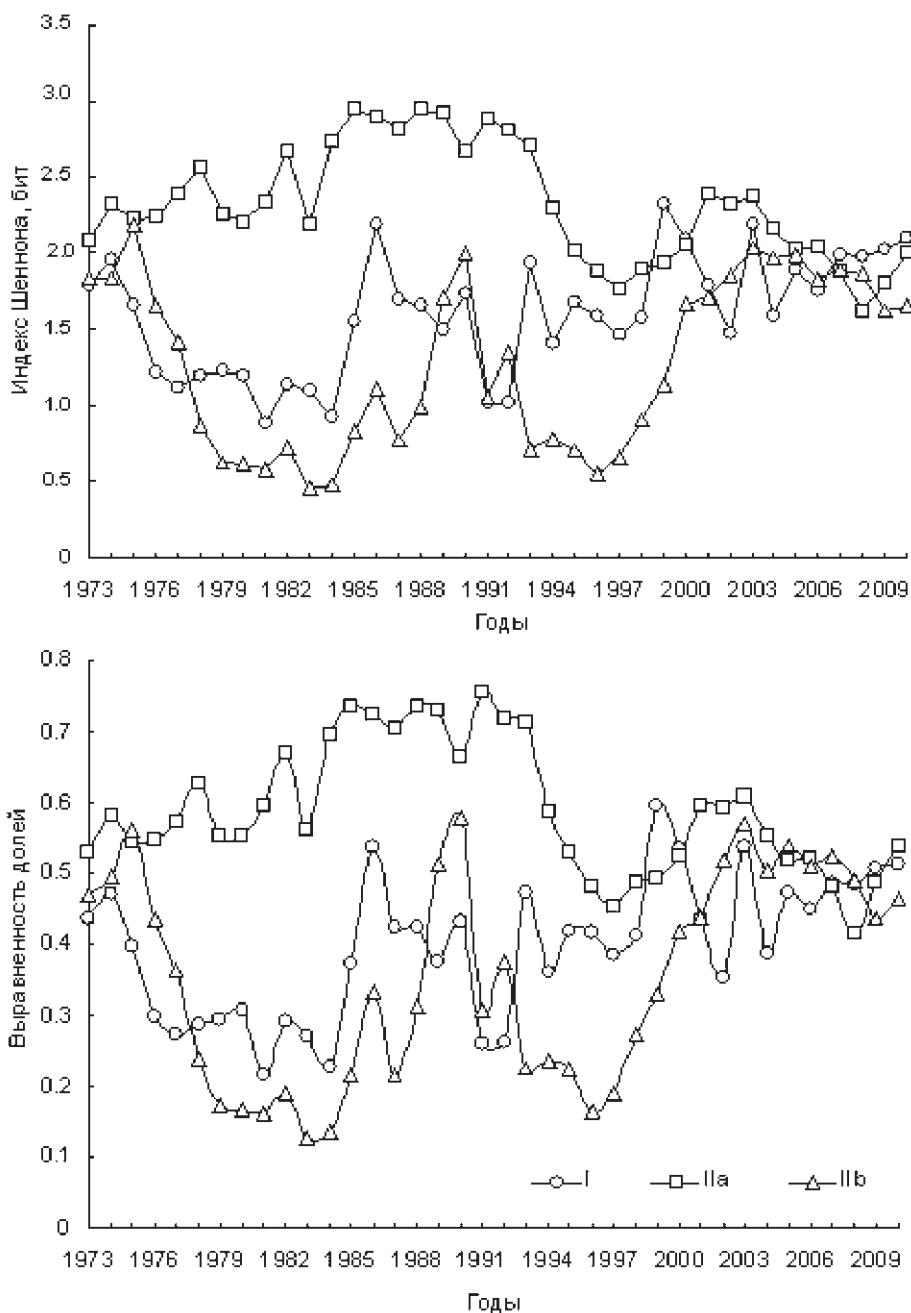


Рис. 79. Динамика разнообразия рыбной части сообществ и равномерность распределения видов по их обилию в некоторых северных рыбопромысловых районах ИКЕС (по данным ICES Catch Statistics — <http://www.ices.dk/marine-data/dataset-collections/>):

I — Баренцево море; IIa — северная часть Норвежского моря; IIb — северо-восточная часть Гренландского моря

В районах I, IIb направленность процессов формирования разнообразия видов в разные годы была схожей, но в Баренцевом море количественные показатели в основном выше, а амплитуда разнообразия и равномерности обилия меньше, чем в северо-восточной части Гренландского моря. Основными видами, оказывавшими влияние на существенное снижение разнообразия и равномерность распределения обилия, были мойва (1977, 1981, 1984, 1992, 2002 гг.) и в меньшей степени треска (1994, 2004 гг.). Однако, в последние годы (2004–2010) отмеченные ранее различия величин разнообразия рыб между районами практически нивелировались и теперь не выходят за достаточно узкие пределы в 1.62–2.01 бит (рис. 79). Таким образом, независимо от широтного положения рассмотренных районов, наиболее заметные колебания биоразнообразия рыбной части сообществ наблюдаются в периоды существенных изменений биомассы пелагических видов (Karamushko, 2012).

В северных экосистемах, характеризующихся большой степенью доминирования ограниченного числа видов рыб и относительно низкими показателями природного разнообразия, уменьшение по каким-либо причинам, в том числе и климатического характера, численности доминантных видов приводит к возрастанию разнообразия за счет выравнивания долей других, менее многочисленных представителей сообществ. Поэтому в таких экосистемах (как Баренцево море) увеличение разнообразия, и особенно резкое, может служить показателем негативного изменения в доминантных популяциях рыб. А это, в свою очередь, приводит к структурным и функциональным перестройкам всего рыбного сообщества и экосистемы в целом.

Разнообразие молоди рыб литорали и верхней сублиторали. Изучение ихтиофауны узкой прибрежной зоны Восточного Мурмана было начато сотрудниками Мурманской биологической станции АН СССР еще в 1935 г. Список ихтиофауны включал 32 вида рыб (Ушаков, 1948), среди которых отмечены атлантический маслюк, европейская бельдюга, европейский керчак, пинагор — виды, обитающие и на литорали. Несколько позже было установлено (Чумаевская-Световидова, 1955), что в литоральной зоне губ Дальнезеленецкая и Ярнышная встречаются молодь и взрослые особи 16 видов рыб. Более поздние исследования губ Восточного Мурмана были направлены на изучение биологии младших возрастных групп важных в промысловом отношении видов рода *Gadus* (Миронова, 1956, 1957; Чугунова, 1967; и др.), но данные о численности и биомассе отсутствуют, что характерно и для более ранних работ. Поэтому сотрудниками лаборатории ихтиологии проводятся исследования, которые позволяют оценить современное состояние прибрежных сообществ молоди рыб и дать количественные характеристики их распределения в летний период.

В 2008, 2010 и 2011 годах в литоральной зоне губ Восточного Мурмана были отмечены особи 14 видов, 10 семейств, 6 отрядов (табл. 35). Большинство из них относятся преимущественно к бореальным видам — 84.6 %. Наиболее представительными по числу семейств оказались отряды Scorpaeniformes (4) и Perciformes (3), а по числу видов — семейство Pleuronectidae (3).

**Видовой состав уловов в губах Восточного Мурмана
в летний период 2008, 2010, 2011 гг.**

Таксон	Губа Дальнезелейнская			Губа Ярнышная	
	2008 г.	2010 г.	2011 г.	2010 г.	2011 г.
Отряд Osmeriformes					
Семейство Osmeridae					
<i>Mallotus villosus</i> (Müller, 1776)	–	–	–	+	+
Отряд Gadiformes					
Семейство Gadidae					
<i>Gadus morhua</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+
<i>Pollachius virens</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Отряд Gasterosteiformes					
Семейство Gasterosteidae					
<i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758	+	–	+	+	+
Отряд Scorpaeniformes					
Семейство Cottidae					
<i>Gymnocanthus tricuspis</i> (Reinhardt, 1831)	+	+	+	–	+
<i>Myoxocephalus scorpius</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	–	+
Семейство Agonidae					
<i>Agonus cataphractus</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–	–
Семейство Cyclopteridae					
<i>Cyclopterus lumpus</i> Linnaeus, 1758	+	–	+	–	–
Отряд Perciformes					
Семейство Stichaeidae					
<i>Lumpenus fabricii</i> (Reinhardt, 1836)	–	–	+	–	+
Семейство Pholidae					
<i>Pholis gunnellus</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+	–	+

Таблица 35 (окончание)

Таксон	Губа Дальнезеленецкая			Губа Ярнышная	
	2008 г.	2010 г.	2011 г.	2010 г.	2011 г.
Семейство Ammodytidae					
<i>Ammodytes marinus</i> Raitt, 1934	–	–	+	–	–
Отряд Pleuronectiformes					
Семейство Pleuronectidae					
<i>Limanda limanda</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–	–
<i>Platichthys flesus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	+	+
<i>Pleuronectes platessa</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	–	+

Как правило, уловы состояли из сеголеток указанных видов, исключение — речная камбала, трехиглая колюшка и европейская многопозвоночная песчанка. Изредка в уловах, в основном в губе Дальнезеленецкая, встречались единичные особи трески, европейского керчака, атлантического маслюка и морской камбалы, относящихся к старшим возрастным группам. К наиболее часто встречавшимся видам, отмеченным практически на каждой станции, следует отнести молодь трески, сайды и европейского керчака. Молодь же европейской морской лисички и камбалы ершоватки в губах Восточного Мурмана очень редка. Количество видов на разных станциях варьировало в губе Дальнезеленецкая от 3 до 8, в губе Ярнышная — от 2 до 10, наибольшее же разнообразие отмечено в летний период 2011 г. (6–10 видов на каждой станции).

Полученные результаты исследований за несколько лет показывают, что основным компонентом рыбной части прибрежных сообществ является молодь тресковых видов — атлантическая треска и сайда. Однако плотность, а также биомасса этих видов (особенно сайды) достаточно изменчивы и подвержены значительным межгодовым колебаниям (рис. 80, 81). Так, показатели плотности распределения и удельной биомассы сайды в губе Дальнезеленецкая варьировали в пределах 0.1–20.3 тыс. экз./га и 0.1–43.1 кг/га соответственно, а в губе Ярнышная — 1.25–270.8 тыс. экз./га и 0.8–221.2 кг/га. Пространственно-временное распределение молоди трески характеризовалось гораздо большей стабильностью. Ее плотность в разные годы колебалась: в губе Дальнезеленецкая от 0.6 до 2.1 тыс. экз./га, в губе Ярнышная от 0.5 до 2.2 тыс. экз./га. Удельная биомасса трески составляла 0.6–3.6 и 0.1–0.8 кг/га соответственно.

С точки зрения доминантности молоди тресковых видов, 2008 г. можно рассматривать как год их высокой численности, 2010 г. — аномально высокой и 2011 г. — низкой. Литоральные сообщества рыб в 2011 г. характеризовались относительно более богатым разнообразием видов, представленных в основном сеголетками (табл. 35). Кроме традиционной молоди тресковых на литорали

встречались атлантический маслюк, люмпен Фабриция, мойва, пинагор, морская камбала и европейский керчак, который в губе Дальнезеленецкая даже доминировал по численности. С увеличением плотности тресковых численность и биомасса указанных видов значительно сокращалась, а в годы аномально высокой численности сайды молодь этих видов, за исключением европейского керчака и мойвы, вообще не встречалась в прибрежье.

Таким образом, литоральная зона заливов и губ Восточного Мурмана играет важную роль в формировании поколений некоторых видов промысловых рыб (атлантическая треска, сайда). Степень их обилия оказывает прямое влияние на всю структуру рыбной части сообществ прибрежной зоны в летний период. Увеличение плотности тресковых приводит к обеднению разнообразия и сокращению численности молоди других видов рыб, населяющих данный биотоп.

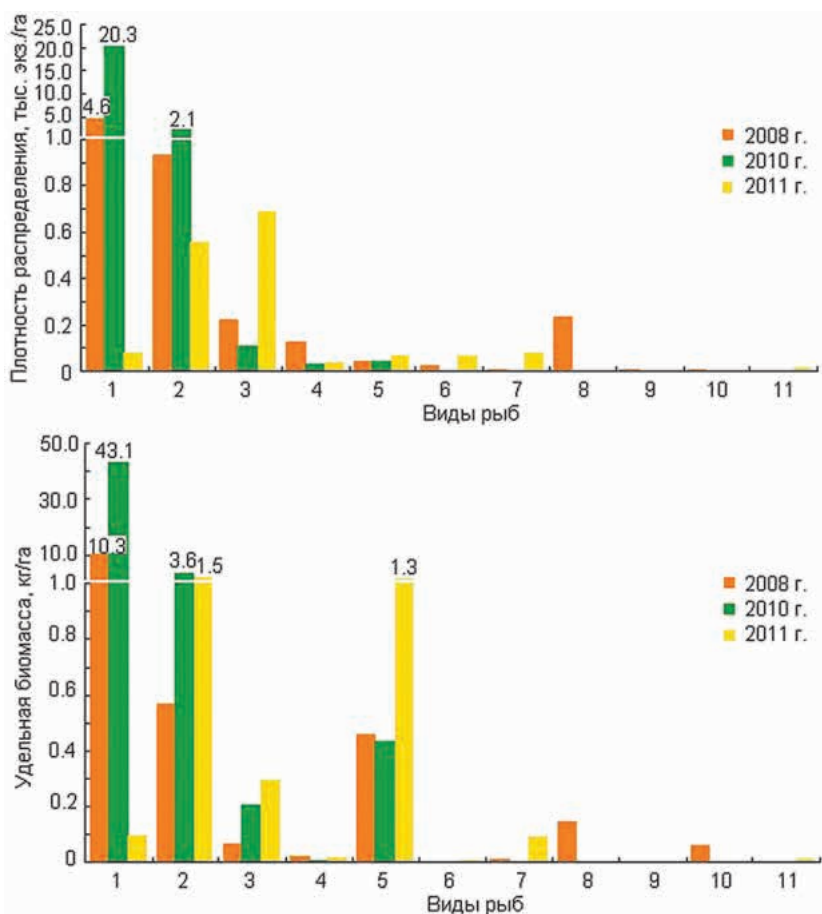


Рис. 80. Количественные характеристики распределения рыб в губе Дальнезеленецкая в августе 2008, 2010–2011 гг.:

1 — сайда; 2 — атлантическая треска; 3 — европейский керчак; 4 — арктический шлемоносный бычок; 5 — морская камбала; 6 — пинагор; 7 — атлантический маслюк; 8 — трехиглая колюшка; 9 — лисичка европейская; 10 — ершоватка; 11 — люмпен Фабриция

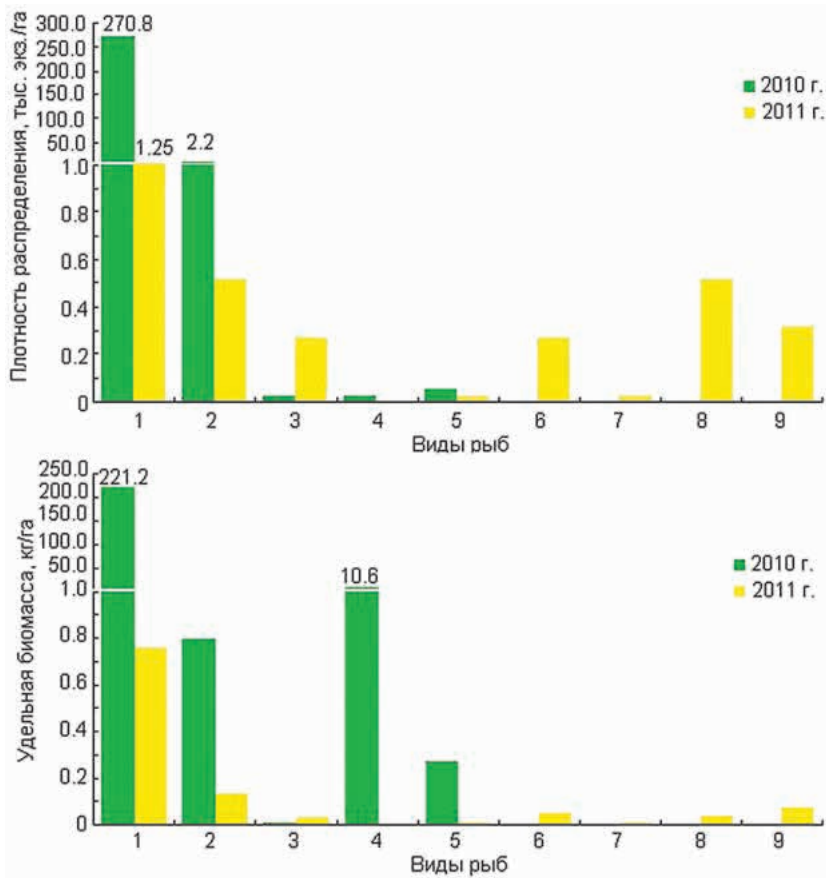


Рис. 81. Количественные характеристики распределения рыб в губе Ярнышная в июле 2010–2011 гг.:

1 — сайда; 2 — атлантическая треска; 3 — мойва; 4 — речная камбала; 5 — трехглая колюшка; 6 — европейский керчак; 7 — арктический шлемоносный бычок; 8 — атлантический маслюк; 9 — люппен Фабриция

Факторный анализ местообитаний некоторых арктических видов рыб. Важным направлением исследований в настоящее время является факторный анализ местообитаний арктических видов рыб. 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 (Чернов, 2008). Особого внимания заслуживают виды, живущие в высокоширотных районах, где любые изменения могут оказать существенное влияние на размеры жизненного пространства. Прежде всего это касается представителей арктической немигрирующей ихтиофауны, составляющей заметную долю рыбной части сообществ северных морей России (Karamushko, 2012).

Для большинства из них до настоящего времени нет данных 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. В связи с этим нами был выполнен факторный анализ местообитаний для нескольких арктических видов рыб: *Liparis fabricii* Krøyer, 1847, *Lycodes polaris* (Sabine, 1824), *L. pallidus* Collett, 1878, *L. seminudus* Reinhardt 1837, *L. reticulatus* Reinhardt, 1835, *L. rossii* Malmgren, 1865, живущих в узком температурном диапазоне и практически не совершающих миграций. В качестве основных абиотических факторов рассмотрены температура, глубина и тип грунта.

Как считалось ранее (Андрияшев, 1954; Чернова, 1991), чернобрюхий липарис встречается при температуре от -1.9 до 2.5 °C. По нашим данным, полученным в последние годы, термический диапазон водных масс в местах вылова данного вида несколько шире и может варьировать от -2.0 до 2.7 °C, а наибольшее количество особей встречается при отрицательных значениях температур (рис. 82).

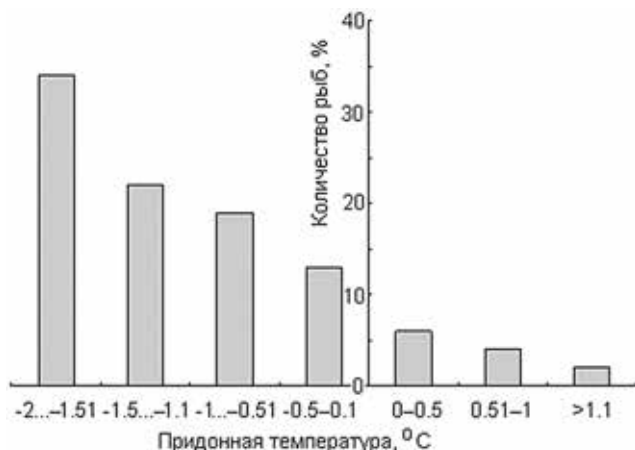


Рис. 82. Распределение чернобрюхого липариса *Liparis fabricii* Krøyer, 1847 в Баренцевом море в зависимости от придонной температуры

Результаты однофакторного дисперсионного анализа указывают на достоверное среднее по силе (56.9 %) влияние этого фактора на количество особей в уловах (табл. 36).

Будучи донным видом, чернобрюхий липарис может встречаться на глубинах до 1800 м, но в шельфовом Баренцевом море он обитает в пределах 40 – 600 м (Андрияшев, 1954). По нашим данным, вид распространен и на глубинах не превышающих 10 м, а наибольшее их количество отмечено в пределах 101 – 150 м (рис. 83). Дисперсионный анализ не выявил достоверности влияния этого фактора на вертикальное распределение вида (табл. 36), что подтверждает сведения о его эврибатности, полученные ранее (Андрияшев, 1954; Чернова, 1991).

Таблица 36

**Результаты дисперсионного анализа факторов среды обитания
чернобрюхого липариса в Баренцевом море**

Фактор	η	m_η	F	p	F_{st}
Температура	56.9	0.072	4.33	0.95	3.4
Глубина	9.0	0.161	0.56	0.95	3.7
Тип грунта	11.5	0.062	1.36	0.95	5.6

ПРИМЕЧАНИЕ. η — сила влияния фактора, %; m_η — ошибка репрезентативности показателя силы влияния; F — достоверность влияния фактора (критерий Фишера); p — уровень значимости; F_{st} — табличное значение критерия Фишера.

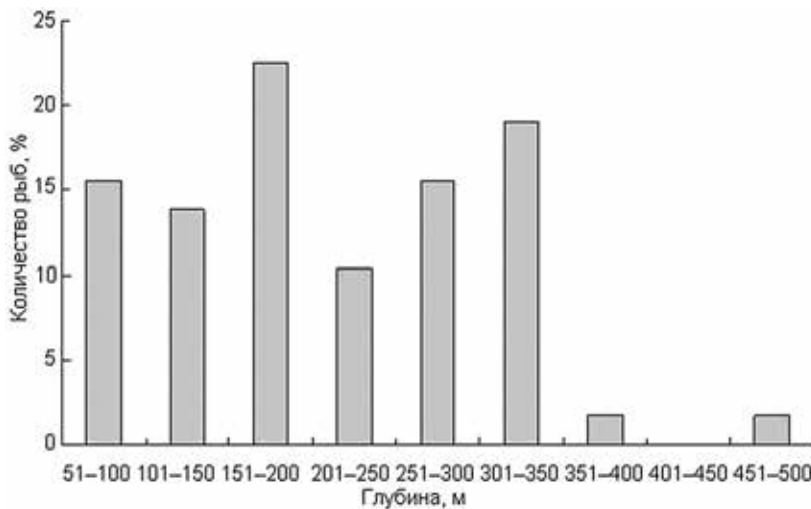


Рис. 83. Батиметрическое распределение чернобрюхого липариса *Liparis fabricii* Krøyer, 1847 в Баренцевом море

Очевидно, что для всех донных и части придонных видов рыб важное значение имеют типы грунтов, формирующие основу местообитаний. В большей степени это касается территориальных видов, живущих на достаточно ограниченных участках и не совершающих сезонных или нерестовых миграций. Сведений о степени приуроченности чернобрюхого липариса к каким-либо биотопам крайне мало. В большинстве случаев этот вид был отмечен на илистых грунтах (Брейтфус, 1906, 1915; Есипов, 1939; Андрияшев, 1954; Боркин, 1983), без детализации типа осадков и присутствия включений валунно-галечного материала, который является неотъемлемой частью донных отложений в Баренцевом море и существенно влияет на пространственное расселение рыб. Как известно (Чернова, 1991), чернобрюхий липарис имеет ряд морфологических черт (небольшой диск, хорошее развитие подкожной студенистой ткани, облегченный череп), позволяющих особям держаться в придонных слоях, но

для сохранения позиции в пределах определенных участков и фаз отдыха они прикрепляются к жестким поверхностям, используя имеющийся присасывательный диск.

В целом чернобрюхий липарис был обнаружен в различных районах Баренцева моря, характеризующихся пятью различными типами донных осадков (Виноградова, Литвин, 1960): илы, коричнево-серые илы, песчаные илы, илистые пески, пески. Установлено, что значительная доля особей (79 %) поймана именно на илах и коричнево-серых илах (рис. 84). Результаты же однофакторного дисперсионного анализа показали, что распределение чернобрюхого липариса зависит от типа донных осадков в меньшей степени, чем можно было ожидать (табл. 36).

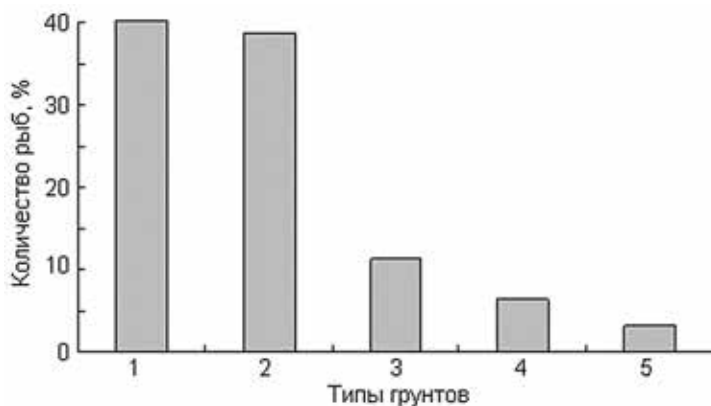


Рис. 84. Распределение чернобрюхого липариса в зависимости от типа грунта:

1 — ил; 2 — коричнево-серые осадки на илах; 3 — песчаный ил; 4 — илистый песок; 5 — песок

Использование двухфакторного дисперсионного анализа для некоррелирующих переменных температуры и типа грунтов, как наиболее значимых из протестированных, также показало более высокое достоверное влияние термических условий (показатель силы влияния — 48 %, критерий Фишера — 4.8, что больше табличного — 3.5 и слабое интегральное влияние тандема температура—донные осадки (показатель силы влияния — 25 %, критерий Фишера — 2.3, что меньше табличного — 2.6).

Факторный анализ местообитаний, выполненный с помощью канонического анализа соответствий, полностью подтвердил данные однофакторного дисперсионного анализа. Наибольшая корреляция также отмечена для температурного фактора, что и было отражено соответствующей длиной вектора.

При анализе местообитаний представителей рода *Lycodes* использовались только два фактора, так как все рассмотренные виды, как было установлено, обитают преимущественно на одних и тех же грунтах (мягких илистых или песчано-илистых). Что же касается батиметрического распределения, то здесь между видами существуют определенные различия. Так, полярный ликод *L. polaris* отмечен в диапазоне глубин от 10 до 250 м, полуголый ликод

L. seminudus встречался в основном на склонах желобов и впадин от 250 до 540 м, а сетчатый ликод *L. reticulatus* — от 300 до 400 м. Ликод Росса и бледный ликод наиболее эврибатны в Баренцевом море и зарегистрированы в более широком диапазоне глубин (50–400 м), чем другие виды.

Все виды рода *Lycodes* встречались в основном в районах с отрицательной температурой придонных вод от -2 до 0 °С, но небольшая доля особей *L. polaris*, *L. pallidus* и *L. rossii* отмечены при температуре до 2.5 °С.

Ввиду ограниченного числа переменных (температура, глубина) и структуры их взаимосвязей для анализа местообитаний ликодов использовался метод принципиальных компонент. Установлено, что глубина оказывает наибольшее влияние на распределение полуголого и сетчатого ликодов, а более стенотермными можно считать сетчатого и полуголого ликодов, которые чаще других видов встречаются при отрицательной температуре придонных вод.

Можно предположить, что основной абиотической угрозой для арктических видов рыб может быть повышение температуры окружающей среды, что с высокой долей вероятности приведет к изменению размера и пространственного положения их ареалов в Баренцевом море. Но наблюдаемые в настоящее время температурные аномалии водных масс пока не могут оказать какого-либо влияния на распространение рассмотренных видов, поскольку эти изменения существенно ниже физиологически обусловленного ряда их термической толерантности.

Рост, продукция, метаболизм и адаптации морских видов рыб высоких широт.

На основании многолетних экспериментальных исследований и литературных материалов в лаборатории ихтиологии проведен интегральный анализ механизмов температурных адаптаций у рыб, обитающих в полярных областях Мирового океана. В целом для всех пойкилотермных организмов характерна высокая чувствительность жизненно важных функций к низким температурам (поведение, рост, активность, воспроизводство, развитие, продолжительность жизни), имеющая определяющее влияние на выживаемость популяций и видов при изменении условий окружающей среды. Температура изменяет скорости химических и ферментативных реакций, скорости диффузии, текучесть мембран, а также структуру белков (Медников, 1973; Hochachka, Somero, 2002; Mitochondrial ..., 2003; Pörtner et al., 2007). В связи с этим сразу же возникают вопросы: какие же необходимы структурные и физиологические приспособления организму для того, чтобы выдержать снижение скоростей биохимических реакций из-за низких температур обитания? Как происходит оптимизация функциональных характеристик и реализация адаптационных возможностей организма в определенных температурных границах обитания?

Очевидно, что энергетические аспекты (функции митохондрий, скорости роста и развития, энергетический барьер ферментативных реакций, аэробный энергетический диапазон и др.) являются центральным моментом температурных адаптаций.

Положение о том, что эволюционная адаптация полярных (арктических и антарктических) видов рыб к низким температурам компенсирует неблагоприятное воздействие этого фактора среды повышением скорости стандартного

или рутинного обмена (концепция «метаболической адаптации к холоду», применяемая исключительно к холодноводным видам), обеспечивало объяснение для широко наблюдаемых низких скоростей роста рыб. Как показали наши исследования, эта теория не подтверждается, поскольку анализируя данные по энергетическому обмену морских рыб, обитающих в высоких широтах (арктические и антарктические), умеренной зоне и в тропиках, мы пришли к выводу, что зависимость «метаболизм–температура» достоверно описывалась как экспоненциальным уравнением, так и уравнением Аррениуса (Карамушко, 2007). Полученные зависимости указывают на высокую корреляцию между скоростью обмена и температурой среды обитания и закономерное ускорение обмена с повышением температуры в пределах биокинетической зоны, а также подтверждают, что полярные организмы имеют низкую интенсивность метаболизма по сравнению с таковыми из умеренных широт.

Прежнее объяснение пониженной скорости роста полярных организмов фактически и определялось гипотезой о «метаболической компенсации», когда считалось, что из-за высокого уровня энергетического обмена уменьшается количество энергии, расходуемое на продукционные процессы — соматический и генеративный рост. Проведенная нами на основе собственных экспериментальных данных количественная оценка соотношения между скоростями роста, энергетического обмена и потребления пищи у морских видов рыб при различных температурах показала, что, несмотря на более высокий темп роста и полового созревания у рыб средних и низких широт, степень использования пищи на рост, характеризуемая коэффициентом K_2 , у рыб, обитающих в высоких широтах, выше для всех возрастных групп. Таким образом, все эти проявления адаптационных механизмов различных форм метаболических процессов (низкие скорости поддерживающего метаболизма и роста, низкий репродуктивный вклад, более высокая эффективность использования ассимилированной пищи на рост, оцениваемая по коэффициенту K_2 , и др.), возможно, имеют отношение не только к низким температурам, но и к энергетической целесообразности существования в полярных областях Мирового океана, поскольку в холодных условиях у пойкилотермных организмов метаболический поток и регулирование, а также клеточное функционирование в целом, поддерживаются сохранением текучести мембран, кинетическими свойствами ферментов (K_m и k_{cat}) и структурной гибкостью белков (Pörtner et al., 2007). Кроме того, скорость роста пойкилотермных организмов зависит от эффективности аккумуляции синтезируемого белка, регулируемого температурой. Возможно, низкие скорости аккумуляции синтезируемого белка при низких температурах и объясняют низкие скорости роста у арктических и антарктических пойкилотермных животных (Fraser et al., 2007).

Таким образом, можно предположить, что низкие скорости поддерживающего метаболизма становятся «компромиссом» для максимизации эффективности роста холоднокровных животных, обитающих в Арктике и Антарктике при низких температурах.

Сравнительный анализ температурных зависимостей скорости энергетического обмена и годовых затрат энергии на рост у морских видов рыб различных широт (рис. 85) показал достоверную положительную связь с температурой, т. е.

низкие скорости метаболизма и роста при низких температурах. А вот что касается эффективности роста, то здесь наблюдается отрицательная зависимость с температурой, показывающая, что пойкилотермные организмы достигают более высокой эффективности роста относительно скорости метаболизма в холодных условиях.

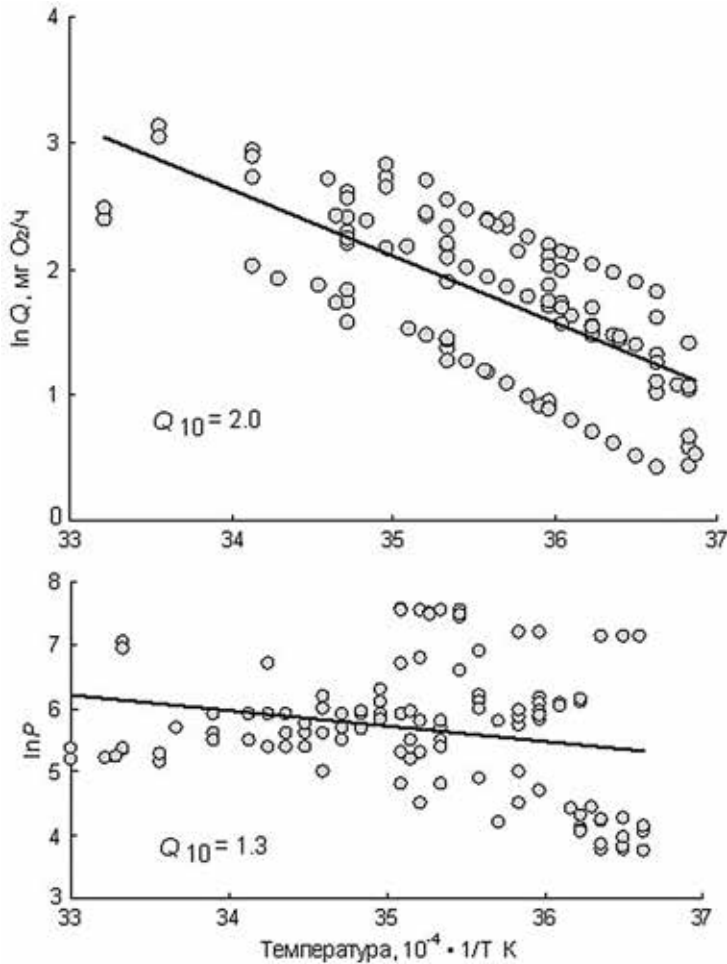


Рис. 85. Сравнительный анализ температурных зависимостей скорости энергетического обмена (Q) и годовых затрат энергии на рост (P) у морских видов рыб различных широт (данные представлены в полулогарифмической системе координат по Аррениусу)

Как видно из рис. 85, скорость метаболизма увеличивается быстрее с повышением температуры, чем скорость затрат энергии на рост. И температурный коэффициент Вант-Гоффа Q_{10} будет различный: скорость метаболизма рыб изменяется в температурном диапазоне от -1 до 30 °C ($Q_{10} = 2.0$), в то время как скорости общих затрат энергии на рост увеличиваются медленнее с повышением температуры ($Q_{10} = 1.3$).

Отношение значений годовых затрат на рост и метаболизм ($P:Q$) находится в отрицательной зависимости от температуры, и это показывает, что участие пластического обмена в общем энергетическом балансе уменьшается с увеличением температуры. Следовательно, связь между температурой и эффективностью роста отрицательная, и величины отношения $Q:P$ повышаются с увеличением температуры.

Анализируя адаптационные механизмы у рыб, обитающих при низких температурах, нельзя не учитывать аэробный метаболический диапазон организма. Исследуя энергетику холодноводных пойкилотермных организмов, мы видим, что в пределах относительно узкого диапазона низких температур обитания скорость энергетического обмена, в основном, зависит от потенциальной активности животных. По отношению к этим животным в первую очередь возникает вопрос, как они могут поддерживать максимальные аэробные скорости активного обмена и не могут ли рассматриваться низкие температуры как фактор «давления» на их энергетику. С позиций адаптационных возможностей организма к низким температурам среды нами были проанализированы скорости движения и активного обмена водных пойкилотермных животных на примере рыб разных экологических групп, а также определены зависимости между скоростью минимального жизнеподдерживающего обмена и максимальной скоростью активного обмена, т. е. показатели аэробного метаболического диапазона. Полученные нами количественные данные показали, что максимальный аэробный размах активности у рыб высоких широт находится в тех же пределах, что и у бореальных и тропических видов, при условии их принадлежности к одной и той же биотопической группе.

Таким образом установлено, что у арктических пойкилотермных организмов низкие скорости роста, основного метаболизма и репродуктивного вклада, но высокий уровень адаптационных возможностей, направленных на выживание вида. При снижении энергетических затрат на поддерживающий обмен происходит увеличение объема синтезируемого белка при низких скоростях самого продуцирования, что и подтверждает более высокую эффективность роста полярных организмов. Анализ температурных коэффициентов Вант-Гоффа Q_{10} также подтверждает эту закономерность, показывая, что скорость роста зависит от температуры в меньшей степени, чем скорость энергетического обмена.

Вероятно, такие модели существования (низкие скорости метаболизма и роста, низкий репродуктивный вклад и др.) имеют отношение не только к низким температурам, но также и к энергетической целесообразности существования в полярных областях Мирового океана. Различные виды пойкилотермных организмов, чувствительные к изменению климата, могут также быть ключом к пониманию изменений в структуре экосистем не только в арктических регионах, но и в других климатических зонах.

Продукционные процессы в популяциях арктических видов рыб на примере сайки Баренцева моря. В арктической зоне Баренцева моря и сопредельных вод важнейшим элементом трофических сетей является сайка *Boreogadus saida* (Lepeschin 1773), передающая энергию зоопланктона хищникам верхних трофических

уровней (Клумов, 1937; Hognestad, 1968). Несмотря на хорошую изученность биологии и многолетние исследования ресурсов сайки в Баренцевом море, расчеты количественных показателей продукционного процесса в ее популяции до сих пор не выполнялись. В научной литературе известна только экспертная оценка P/B -коэффициента сайки (1.50), которая используется в трофодинамической модели экосистемы Баренцева моря (An esorath ..., 2002). Для получения реальных значений P/B -коэффициента, его изменчивости, оценки продукции вида были проанализированы данные за период интенсивной эксплуатации популяции (1967–1981 гг.), во время депрессивного ее состояния (1986–1992 гг.) и последующего восстановления биомассы (1993–2004 гг.).

Установлено, что средний годовой P/B -коэффициент сайки в период интенсивного промыслового использования популяции в 1967–1981 гг. составил 0.67 (для возрастных групп от 1+ до 7+ лет). Интенсивность продукционных процессов связана обратной зависимостью с возрастом, поэтому величина P/B -коэффициента закономерно уменьшалась от младших возрастных групп к старшим: 1.07 (1+), 1.03 (2+), 0.74 (3+), 0.63 (4+), 0.59 (5+), 0.41 (6+) и 0.23 (7+). Годовой P/B -коэффициент увеличился в рассматриваемый период от 0.59 (1967 г.) до 0.83 (1981 г.). Изменение коэффициента произошло из-за роста скорости продукционных процессов за счет омоложения возрастной структуры популяции. Как известно, синтез соматических и генеративных тканей у рыб с возрастом заметно уменьшается (Шатуновский, 1980), поэтому чем больше доля молодых быстрорастущих особей в популяции, тем выше величина P/B -коэффициента. В абсолютном выражении продукция сайки в 1969–1981 гг. колебалась от 4 тыс. (1979 г.) до 925 тыс. т (1969 г.), а на долю соматического прироста приходилось от 54 до 80 % общей продукции популяции. Основу продукции (80 %) формировали неполовозрелые и созревающие особи возрастных групп от 1+ до 4+ лет. Величина генеративной продукции колебалась от 368 (1969 г.) до 2 тыс. т (1978 г.). Вклад самок в генеративную продукцию популяции в среднем составил 69 %, и с возрастом он увеличивался от 36 до 71.5 %, что связано, с одной стороны, с высокой смертностью самцов в старших возрастных группах, а с другой — с интенсивным генеративным синтезом самок. Продукция икры колебалась от 1 тыс. (1978 г.) до 244.6 тыс. т (1969 г.) и семенников — от 500 (1978 г.) до 124 тыс. т (1969 г.). Величина отношения генеративной продукции к соматической ($P_g : P_s$) для сайки может быть выражена уравнением $y = 0.14x^{1.21}$ ($r = 0.96$). Это закономерно для рыб, которые растут в течение всей жизни, при этом генеративный прирост после наступления половой зрелости постепенно замещает соматический (Мина, Клевезаль, 1976). Следует отметить, что это отношение характеризует возрастную структуру нерестовой части популяции. Чем больше эта величина, тем больше вклад производителей старших возрастных групп в воспроизводство. В 1967–1981 годах величина $P_g : P_s$ уменьшалась, что указывает на омоложение нерестового стада и снижение популяционной плодовитости сайки в Баренцевом море.

После запрета промысла, начиная с 1980-х гг., в структуре популяции сайки произошли изменения, которые определили характер продукционных

процессов в последующий период (1986–2004 гг.). В это время отмечалось более раннее (в 1.5–2 раза) половое созревание (Боркин, 1990), омоложение возрастной структуры популяции (Боркин, 1995), сокращение продолжительности жизни особей (Оганин, Терещенко, 2009), снижение массы тела при сохранении линейных размеров рыб. Расчеты показали, что годовой P/B -коэффициент сайки в 1986–1988 и 2004 гг. был равен 0.89, 0.72, 0.75, 1.28 соответственно. Величина P/B -коэффициента у особей в возрастных группах 1+–2+ лет колебалась от 1.0 до 1.2 и снижалась у трех- и четырехгодовиков до 0.82 и 0.57 соответственно. Абсолютные значения продукции сайки в 1986–2004 гг. колебалась от 103 (1988 г.) до 2049 тыс. т (2001 г.). Основная доля продукции популяции создавалась особями в возрасте от 1+ до 3+ лет, а вклад рыб более старшего возраста составил не более 7 %. Масса тела сайки в 1986–1988 гг. по сравнению с массой одновозрастных рыб в 1967–1971 гг. уменьшилась (рис. 86), но при этом линейные размеры особей оказались сходными. Анализ аллометрических уравнений связи длины и массы тела сайки показал, что коэффициент пропорциональности (интеграционная константа) уменьшился в 3 раза в период 2000-х гг., а это указывает на снижение удельной скорости роста особей (Шмидт-Ниельсен, 1987).

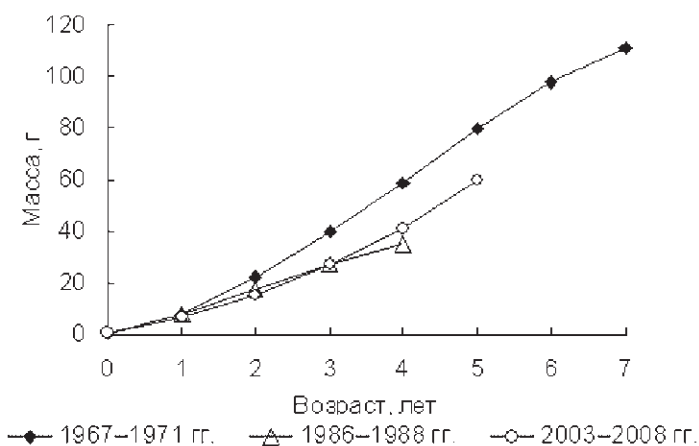


Рис. 86. Зависимость массы тела сайки от возраста в разные периоды промысла

По-видимому, замедление соматического роста сайки было связано с ускоренным половым созреванием. В исследуемый период часть рыб созревала уже в годовалом возрасте при длине 11 см (Боркин, 1990), а, как известно, у зрелых рыб расход энергии на процессы генеративного синтеза увеличивается (Шатуновский и др., 2007). Энергосодержание генеративного роста сайки в возрасте от 2 до 6 лет возрастает с 7.4 до 18.1 ккал/год (Карамушко, Христиансен, 2010).

Величина генеративной продукции в 1986–1988 гг. оценена в 18.9–103.1 тыс. т, а в 2004 г. — 235.3 тыс. т, что составило 12–23 и 16 % от величины

общей продукции соответственно. Генеративная продукция популяции сократилась за счет омоложения возрастной структуры нерестового стада, в котором преобладают впервые нерестящиеся особи с низкой абсолютной индивидуальной плодовитостью. Таким образом, на современном этапе популяция сайки характеризуется высокой интенсивностью продукционных процессов из-за увеличения скорости смены поколений и специфической популяционной структуры, что является реакцией вида на меняющиеся условия его существования.

Многолетняя динамика уловов и продукции баренцевоморской сайки показывает, что на численность ее популяции влияют не только антропогенные (вылов), но и естественные причины. Так, снижение биомассы сайки наблюдалось уже тогда, когда вылов не превышал 15–32 % от величины продукции или 12–25 % от величины возможного изъятия (1969–1970 гг.) (рис. 87), что существенно ниже, чем естественная смертность сайки с 1986 по 1993 г. (от 47 до 92 %), когда промысла практически не было (Анон ..., 2004).

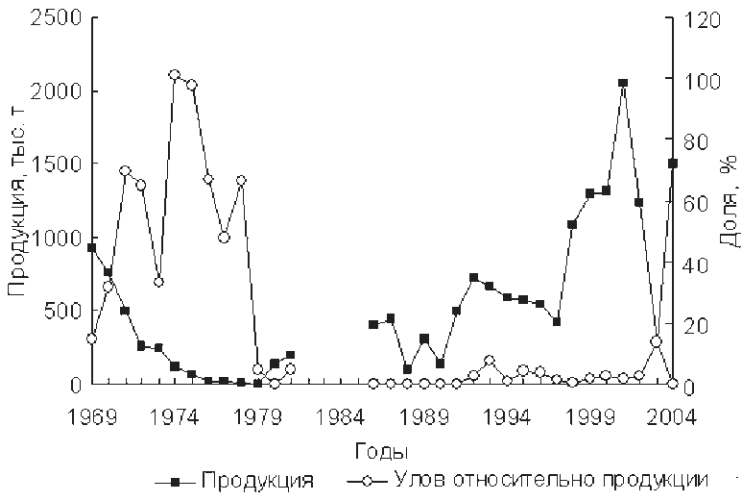


Рис. 87. Динамика продукции и относительный улов сайки в 1969–1981 и 1986–2004 гг.

После максимального улова в 1971 г. (348.1 тыс. т) результативность промысла уменьшилась, а в 1974 г. вылов достиг величины продукции популяции (123.7 тыс. т). В 1975–1978 годах вылов составлял от 47 до 97 % продукции популяции, а в 1979–1981 гг. уже не превышал 5 %. Состояние же кризисного перелома отмечается тогда, когда общее сокращение численности происходит в результате многолетнего превышения изъятия над величиной ежегодной продукции популяции (Малкин, 1999). Омолождение популяции сайки в 1970-е гг., появление урожайного поколения в 1981–1982 гг., увеличившего биомассу в 1982 г. до 732 тыс. т (Календарь ..., 2004), а также факт того, что интенсивность продукционных процессов возросла, а вылов составил меньше, чем величина продукции (рис. 87), по-видимому, не позволяют утверждать о состоянии

перелова. Можно предположить, что начало промысла совпало с естественным снижением биомассы популяции в результате воздействия факторов окружающей среды, а вылов только усилил амплитуду и размах колебаний численности, свойственные видам с коротким жизненным циклом (Криксунов, 1995). Популяции могут иметь множество равновесных состояний и неожиданно переходить из одного состояния равновесия в другое. В этом случае снижение смертности после прекращения промысла может быть недостаточно для того, чтобы произошло восстановление численности популяции (Population ..., 1995). С этими процессами связаны и многократные изменения численности рыб, наблюдавшиеся еще во времена отсутствия полномасштабного морского рыболовства.

Вопросы раннего онтогенеза рыб при развитии аквакультуры в Арктическом регионе. В настоящее время в морской аквакультуре, наряду с традиционным лососеводством, активно разрабатываются технологии индустриального выращивания рыб, обитающих в северо-бореальных районах Атлантики и Арктики (гренландский палтус, зубатки, атлантическая треска). В этой связи одной из ключевых задач является знание их ранних стадий жизни. Происхождение и обособление первичных половых клеток в раннем онтогенезе — одна из центральных проблем биологии развития (Айзенштадт, 1984). Вместе с тем, знание продолжительности индифферентного периода рыб актуально в связи с вопросами рыборазведения для управления полом рыб. Известно, что реакция половых клеток на рентгеновское облучение у будущих самцов и самок различается задолго до начала дифференцировки пола (Персов, 1975).

Термином «первичные половые клетки» (ППК) обозначают половые клетки, выявляемые у зародышей и личинок до и в ходе закладки гонад, но до начала их митотических делений, когда их будут именовать гониями или гоноцитами (Персов, 1972). До определенного момента трудно определить направление будущего развития гониев — в сторону оогониев или в сторону сперматогониев. В течение индифферентного периода проходят обособление, миграция, концентрация ППК, закладка и формирование гонад. В этот период не обнаруживаются признаки анатомической дифференцировки гонад в сторону яичника или в сторону семенника (Персов, 1972; Макеева, 1992; Rasmussen et al., 2006). Следует подчеркнуть, что обособление ППК от соматических клеток прослежено на небольшом числе видов рыб, поэтому специфика этого процесса, сроки появления клеток и их количество у разных видов до сих пор мало известны (Зеленков, 1990; Maack, Segner, 2003). У некоторых видов рыб ППК были обнаружены на стадиях закладки тела зародышей и обрастания желтка бластодермой еще до начала органогенеза. У большинства рыб ППК располагаются между мезодермой сомитов и перибластом. У предличинок атлантического палтуса ППК выявляются при длине 10 мм (Hendry et al., 2002).

Первичные половые клетки рыб выделяются, прежде всего, своими крупными размерами и отличаются четкими границами ядра и клетки, хорошей окрашиваемостью ядер. Ядерно-цитоплазматическое соотношение по сравнению с соматическими клетками у них резко смещено в сторону цитоплазмы

(Сек, 2006). Имеются указания о том, что для ППК характерно содержание гликогена (Семенова-Тян-Шанская, 1969). Есть данные о положительной реакции ППК на щелочную фосфатазу. Количество ППК, обнаруженное у рыб разными авторами, сильно колеблется. Закладка гонад у разных рыб протекает сходным образом. За счет разрастания клеток перитонеального эпителия образуются половые тяжи. Позже они превращаются в половые валики, или в генитальные (половые) складки, куда происходит миграция клеток перитонеального эпителия, за счет которых образуется соматическая часть гонады. Как правило, ППК обычно располагаются цепочкой под вольфовыми протоками между почкой и кишечником. Работы, касающиеся происхождения, локализации и морфологии ППК у трески, в литературе отсутствуют.

У трески, выращенной при бассейновом содержании в условиях, приближенных к гидрологическому режиму восточной части Баренцева моря, во время онтогенетического развития ранние фазы гаметогенеза предваряют начало гонадогенеза. Гаметогенез начинается с момента обособления первичных половых клеток. Эти клетки характеризуются крупными размерами у личинок трески (до 20 мкм). Первичные половые клетки имеют крупные округлые ядра диаметром 10 мкм. Отмеченные для ППК осетровых рыб глыбки желтка и гликоген в таковых личинок трески не выявлены.

Первичные половые клетки после их обособления от соматических клеток мигрируют к месту будущей закладки гонады в определенные участки туловища. Они располагаются у личинок трески между 9–11 сегментами (миотомами) над кишечником в области предпочечных протоков над основанием мочевого пузыря. В момент миграции клетки могут быть уплощены (рис. 88а). На восьмые сутки после вылупления у личинок трески они локализируются под перитонеальным эпителием в виде цепочки, число их варьирует от 5 до 8. У личинок в возрасте 10 сут. они лежат первоначально на значительном расстоянии друг от друга (рис. 88б). Первичные половые клетки имеют округлую форму, их ядра располагаются в центре клетки, и хроматин в них распределен диффузно.

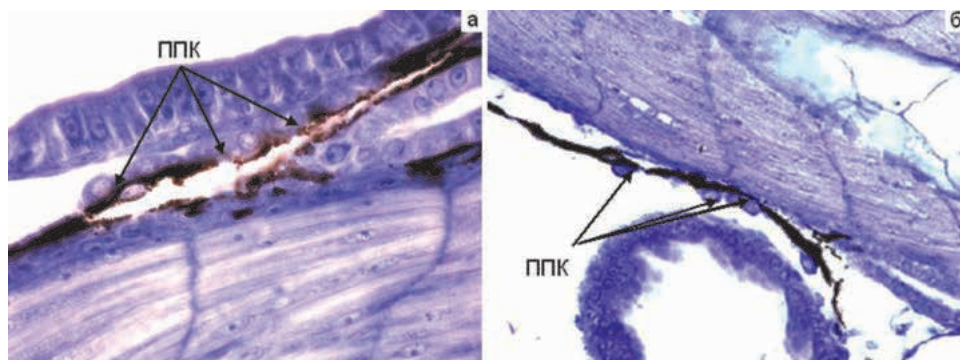


Рис. 88. Часть сагиттального среза через предличинку трески в возрасте 8 сут. (а — гематоксилин Майера, эозин, ув. 1800) и 10 сут. (б — гематоксилин Гейденгайна, ув. 1200):

ППК — первичные половые клетки

В ядре имеется одно ядрышко, но оно трудно различимо среди агрегаций хроматина. По мере роста у личинки в возрасте 13 сут. количество ППК увеличивается до 10–12. Миграция их длится, видимо, довольно долго, так как мигрирующие клетки можно обнаружить даже у 40-суточных личинок, когда количество ППК возрастает до 15–20 (рис. 89). В зависимости от степени морфологической сформированности личинок обособление, миграция и локализация ППК будут сдвинуты на более ранние или поздние стадии развития.

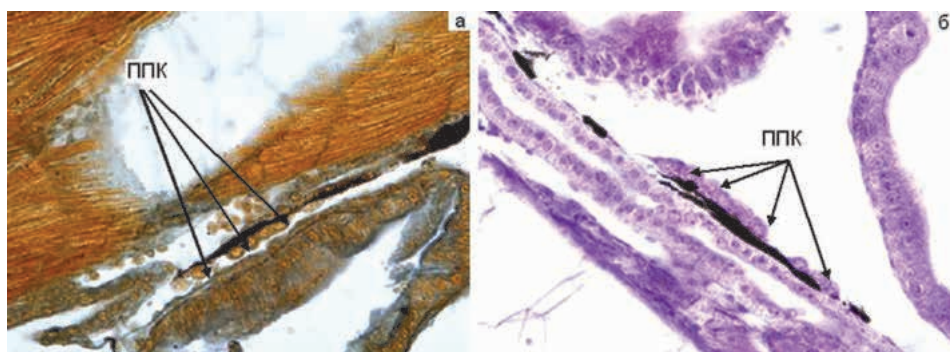


Рис. 89. Часть сагиттального среза через личинку трески в возрасте 13 сут. (а — окраска по Маллори, ув. 1200) и 40 сут. (б — гематоксилин Майера, ШИК-реакция, ув. 1200):

ППК — первичные половые клетки

В западной части Баренцева моря, у побережья норвежской провинции Нурланд, в условиях повышенных температур процессы обособления ППК и формирования гонад были ускорены почти вдвое. При таких условиях у молоди трески в возрасте 46 сут. отмечен гонадогенез (рис. 90).

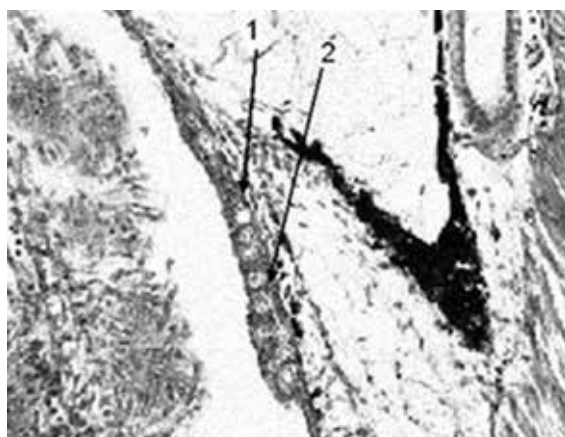


Рис. 90. Часть сагиттального среза через личинку трески в возрасте 46 сут. (гематоксилин Майера, эозин, ув. 1200):

1 — гонада; 2 — гонии

Таким образом, впервые прослежены миграции, локализация и морфология ППК у трески Баренцева моря. Полученные данные о периодах становления и дифференцировки пола у трески актуальны в связи с разработкой методов и определением времени воздействия на репродуктивную систему с целью получения стерильных самок. Поскольку при товарном выращивании самки трески созревают рано и могут нереститься в возрасте 2-х лет (Godo, Moksness, 1987; Effect ..., 2006), применение стерилизации исключит раннее созревание самок и замедление накопления массы тела.

Результаты представленных исследований несомненно могут найти применение при разработке способов получения однополых (все самки) популяции для товарного выращивания и устойчивого развития марикультуры трески.

3.2. СОСТАВ ИХТИОФАУНЫ И РЫБОЛОВСТВО В ВОДАХ ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ И ЧУКОТКИ

Международными организациями узаконена схема разделения прибрежных вод Мирового океана на 64 большие морские экосистемы, в пределах которых сосредоточено более 90 % биоресурсов (Матишов, 2007). В водах, находящихся под юрисдикцией России, выделено 13 таких образований.

В Западноберинговоморскую большую морскую экосистему включены собственно западная часть моря и тихоокеанские воды, прилегающие к восточному побережью Камчатки. Такое разграничение не является бесспорным. В этом случае за основу взят батиметрический параметр, когда граница пролегает по краю материковой отмели. Другие критерии лежат в основе воззрений В. П. Шунтова (2001) о биогеографическом районировании северной части Тихого океана. Основываясь на подразделенности Северной Пацифики на системы течений (рис. 91), В. П. Шунтов делает вывод, что в качестве самостоятельных областей могут рассматриваться Берингово, Охотское и Японское моря, а также тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов.

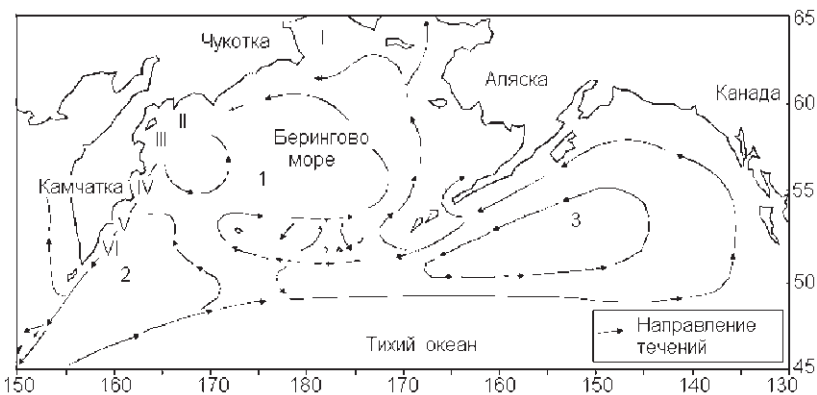


Рис. 91. Генерализованная схема течений в Анадырском (I), Олюторском (II), Карагинском (III), Камчатском (IV), Кроноцком (V), Авачинском (VI) заливах:

1 — берингоморский; 2 — западный субарктический; 3 — аляскинский круговороты

Таким образом, в научном мире пока нет единства взглядов на границы Западноберинговоморской большой морской экосистемы. Поэтому мы будем характеризовать отдельно собственно западную часть Берингова моря и тихоокеанские воды Камчатки. Тем более, что, согласно действующей схеме промыслового районирования российской экономической зоны на Дальнем Востоке, указанные акватории выделяются отдельно (рис. 92), промысловая статистика ведется для каждого из них.

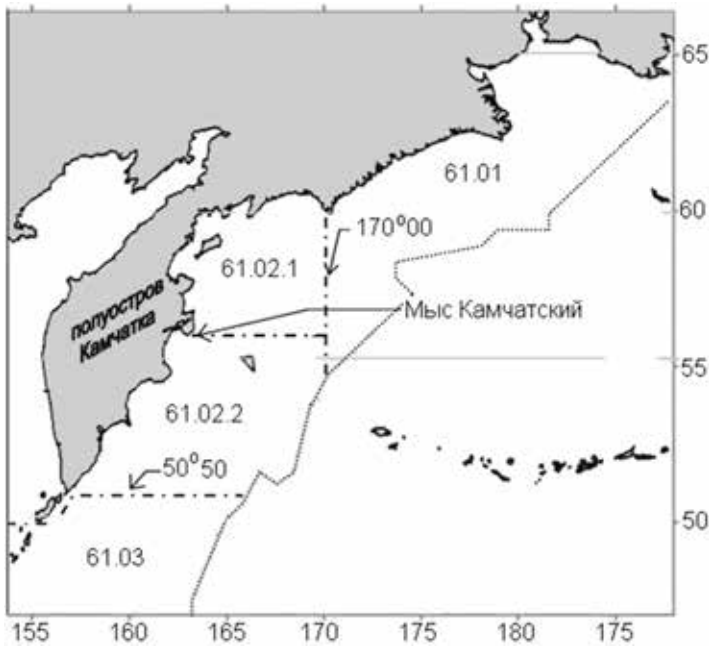


Рис. 92. Карта-схема рыбопромысловых районов:

61.01 — Западно-Беринговоморская зона; 61.02.1 — Карагинская подзона; 61.02.2 — Петропавловско-Камандорская подзона; 61.03 — Северо-Курильская зона

Берингово море отделяется от Северного Ледовитого океана одноименным проливом, а его южная граница проходит по гряде Алеутских и Командорских островов. На акватории Берингова моря соприкасаются и взаимодействуют воды полярных и умеренных широт, отличающиеся физико-химическими характеристиками. При этом в зоне их контакта создаются благоприятные условия для формирования повышенного уровня первичной и вторичной продукции (Гидрометеорология ..., 2001). Отличительной особенностью этого водоема является разделение на две приблизительно равные части: мелководную восточную и более глубоководную западную. Вторая включает в себя заливы Северо-Восточной Камчатки — Карагинский и Олюторский, а также Анадырский залив и акваторию между мысами Олюторский и Наварин с большим количеством небольших бухт (рис. 91).

Преобладающие глубины в западной части моря — 3700–3900 м. Наиболее продуктивная площадь с глубинами менее 200 м составляет здесь немногим более 30 %, тогда как в среднем для водоема — почти 45 % (Удинцев и др., 1959). Западная часть моря отличается суровыми условиями. Ледовый припай здесь появляется уже в начале ноября. В январе льды нередко покрывают всю шельфовую зону, а у северо-восточного побережья Камчатки, за счет выхолаживающего воздействия материка, распространяются и на большие глубины. На ледовый режим большое влияние оказывает сложная циркуляция вод, которая имеет циклоническую направленность. Главным ее «двигателем» служит заток тихоокеанских вод через проливы. Юго-западная часть Берингова моря находится под влиянием Камчатского течения, а северная — Наваринского.

Восточное побережье Камчатки включает Камчатский, Кроноцкий и Авачинский заливы. Юго-восточный берег Камчатки изрезан мелкими бухтами. Отличительной чертой прикамчатского района Тихого океана является слабо-развитый шельф, ширина которого большей частью не превышает 15 миль. Край материковой отмели располагается на глубине 120–180 м, а в местах выхода в прибрежные воды каньонов — на 40–100 м (Канаев, 1959; Ильин, 1961). Площадь дна с глубинами менее 200 м составляет у Восточной Камчатки и Северных Курил 46 % (Кузнецов, 1963). Желоба и подводные хребты пересекают дно в разных направлениях, что обуславливает чрезвычайно изрезанный рельеф материкового склона. Последнее обстоятельство накладывает характер на циркуляцию вод, вследствие чего она характеризуется существенной сезонной и межгодовой изменчивостью. В. П. Шунтов (2001) отмечает, что «как ни в одном другом районе Северной Пацифики, не только детали, но и важные звенья схем течений в работах разных авторов значительно различаются» (с. 80). По своей структуре воды, прилегающие к п-ову Камчатка, подразделяются на зоны: шельфовую, Восточно-Камчатского течения, относящуюся к свалу глубин, и открытого океана (Булатов, Лобанов, 1983). Основной поток — Восточно-Камчатское течение — меняет свою интенсивность в связи с флуктуациями поступления вод Тихого океана через проливы Алеутских островов в Берингово море. Таким образом, можно полагать, что климатические и океанологические условия в западной части Берингова моря и тихоокеанских водах Камчатки в определенной степени подобны.

Таксономическое разнообразие. В западной части Берингова моря насчитывается 23 отряда, 63 семейства, 182 рода, 303 вида и подвида рыбообразных и рыб. По числу семейств наибольшее разнообразие наблюдается в следующих отрядах: Perciformes (13 семейств, или 20.6 %), Scorpaeniformes (9 семейств, или 14.3 %), Salmoniformes (7 семейств, или 11.1 %), Stomiiformes (5 семейств, или 7.9 %) и Aulopiformes (5 семейств, или 7.9 %). На них приходится около 61.8 % всех семейств. Отряд Gadiformes представлен 3 семействами (4.8 %), отряды Clupeiformes, Anguilliformes, Myctophiformes и Lophiiformes содержат по 2 семейства каждый (примерно 3.2 %), а в состав 13 отрядов входит лишь по одному семейству (в сумме 20.6 %). Основу ихтиофауны западной части Берингова моря образуют молодые по происхождению и таксономически разнообразные отряды Perciformes и Scorpaeniformes.

Наибольшее число родов отмечается в трех отрядах: Scorpaeniformes (57 родов, или 31.3 %), Perciformes (37 родов, или 20.3 %) и Salmoniformes (18 родов, или 9.9 %), суммарная доля которых составляет 61.5 % от общего числа зарегистрированных в западной части Берингова моря родов рыбообразных и рыб. Наибольшим количеством родов представлены более молодые по происхождению отряды.

Для этих же трех отрядов характерно и максимальное разнообразие видового состава рыб: Scorpaeniformes — 118 видов, или 38.9 %; Perciformes — 67 видов, или 22.1 % и Salmoniformes — 28 видов, или 9.2 %. Суммарная доля видов рыб этих трех отрядов составляет 70.2 % всей ихтиофауны.

По числу родов наибольшее разнообразие отмечается в семействах Cottidae (19 родов, или 10.4 %), Stichaeidae (14 родов, или 7.7 %), Pleuronectidae (13 родов, или 7.1 %), Zoarcidae (11 родов, или 6.0 %), Liparidae (10 родов, или 5.5 %) и Agonidae (10 родов, или 5.5 %), центры происхождения которых находятся в северной части Тихого океана (Шейко, Федоров, 2000). Суммарная доля родов, входящих в эти семейства, составляет 42.2 %. Довольно велико значение монотипных семейств, состоящих из одного рода — 28 (44.4 %).

По числу содержащихся видов в ихтиофауне доминируют семейства Cottidae (45 видов, или 14.9 %), Zoarcidae (37 видов, или 12.2 %), Liparidae (28 видов, или 9.2 %), Pleuronectidae (17 видов, или 5.6 %), Stichaeidae (15 видов, или 5.0 %), Agonidae (12 видов, или 4.0 %). На эти семейства приходится более половины (50.9 %) всех зарегистрированных видов рыбообразных и рыб. Количество монотипных семейств, в состав которых входит всего по одному виду, составляет 26 (41.3 %).

Наибольшее разнообразие видов приходится на 9 следующих родов рыб: *Lycodes* (10 видов, или 3.3 %), *Careproctus* (9 видов, или 3.0 %), *Gymnelus* (8 видов, или 2.6 %), *Liparis* (8 видов, или 2.6 %), *Bathyraja* (8 видов, или 2.6 %), *Lycenchelys* (7 видов, или 2.3 %), *Artediellus* (6 видов, или 2.0 %), *Myoxocephalus* (6 видов, или 2.0 %) и *Triglops* (6 видов, или 2.0 %). Суммарная доля входящих в них видов составляет 22.4 % всей ихтиофауны западной части Берингова моря. По два вида рыб в роду содержат 7.6 %, а по одному — 43.9 % всей ихтиофауны.

В тихоокеанских водах Камчатки (участок от мыса Африка до мыса Лопатка) в настоящее время насчитывается 26 отрядов, 62 семейства, 173 рода, 275 видов и подвидов рыбообразных и рыб. По числу семейств наибольшее разнообразие наблюдается в шести отрядах: Perciformes (15 семейств, или 24.2 %), Scorpaeniformes (9 семейств, или 14.5 %), Salmoniformes и Aulopiformes (по 5 семейств, или 8.1 %), Stomiiformes и Gadiformes (по 3 семейства, или 4.8 %). На них приходится около 64.5 % всех семейств. Отряды Clupeiformes и Anguilliformes представлены двумя семействами каждый (примерно 3.2 %, в сумме 6.4 %), а в состав 18 отрядов входит лишь по одному семейству (в сумме 29.1 %). Ядро ихтиофауны тихоокеанских вод Камчатки образуют молодые по происхождению и таксономически разнообразные отряды Perciformes и Scorpaeniformes.

Наибольшее число родов отмечается в отрядах Scorpaeniformes (52 рода, или 30.1 %), Perciformes (40 родов, или 23.1 %) и Salmoniformes (13 родов, или

7.5 %), суммарная доля которых составляет 60.7 % от зарегистрированных в тихоокеанских водах Камчатки родов рыбообразных и рыб. Наибольшим количеством родов представлены более молодые по происхождению отряды.

Максимальное разнообразие видового состава рыб характерно для отрядов Scorpaeniformes (104 видов, или 37.8 %), Perciformes (58 видов, или 21.1 %) и Salmoniformes (28 видов, или 10.2 %). Суммарная доля видов рыб этих трех отрядов составляет 69.1 % всей ихтиофауны.

По числу родов наибольшее разнообразие отмечается в семействах Cottidae (20 родов, или 11.6 %), Stichaeidae (15 родов, или 8.7 %), Liparidae (12 родов, или 6.9 %), Pleuronectidae (12 родов, или 6.9 %), Zoarcidae (11 родов, или 6.4 %) и Agonidae (8 родов, или 4.6 %), центры происхождения которых находятся в северной части Тихого океана (Шейко, Федоров, 2000). Суммарная доля родов, входящих в эти семейства, составляет 45.1 %. Количество монотипных семейств, представленных лишь одним родом, равняется 29 (16.8 %).

По числу содержащихся в семействах видов в ихтиофауне доминируют Cottidae (35 видов, или 12.3 %), Zoarcidae (27 видов, или 9.8 %), Liparidae (25 видов, или 9.1 %), Pleuronectidae (17 видов, или 6.2 %), Stichaeidae (15 видов, или 5.5 %), Agonidae (11 видов, или 4.0 %). На эти семейства приходится 46.9 % всех зарегистрированных видов рыбообразных и рыб. Монотипных семейств, в состав которых входит всего по одному виду, насчитывается 27 (43.5 %).

Наибольшее разнообразие видов приходится на 9 следующих родов рыб: *Bathyraja* (9 видов, или 3.3 %), *Lycodes* (8 видов, или 2.9 %), *Liparis* (7 видов, или 2.5 %), *Careproctus* (6 видов, или 2.2 %), *Artediellus* (6 видов, или 2.2 %), *Icelus* (6 видов, или 2.2 %), *Coryphaenoides* (5 видов, или 1.8 %), *Lycenchelys* (5 видов, или 1.8 %) и *Myoxocephalus* (5 видов, или 1.8 %). Суммарная доля входящих в них видов составляет 20.7 % всей ихтиофауны тихоокеанских вод Камчатки. По два вида в роду содержатся у 6.2 %, по одному виду — у 47.3 % всей ихтиофауны.

Таким образом, в западной части Берингова моря и в тихоокеанских водах Камчатки наиболее разнообразны таксоны, центры происхождения которых располагаются в северной части Тихого океана, причем, в основном это рыбы, ведущие донный и придонный образ жизни. В пелагиали зарегистрированы, главным образом, представители древних таксонов.

Биотопические группировки. При анализе принадлежности рыбообразных и рыб к различным биотопическим группировкам нами принимались во внимание только морские, проходные и полупроходные рыбы. Типично пресноводных представителей ихтиофауны, населяющих бассейны впадающих в эти морские акватории рек и озер, не учитывали.

К полупроходным рыбам в западной части Берингова моря можно отнести нельму, речную малоротую корюшку и девятииглую колюшку, а в тихоокеанских водах Камчатки — лишь два последних вида. Доля этих рыб в ихтиофауне обоих рассматриваемых районов крайне незначительна (примерно 1.0 и 0.7 % соответственно). Группировка проходных рыб в них представлена 15 видами, составляющими 5.0 и 5.5 % соответственно. Однако, несмотря на сравнительно невысокую долю в общем видовом составе, это, как правило,

ценные промысловые рыбы (тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus*, гольцы рода *Salvelinus*, зубастая корюшка), многие из которых достигают высокой численности и биомассы и играют важную роль в экосистемах рассматриваемой акватории Северной Пацифики. Две трети из них (9–10 видов) являются арктическо-бореальными видами.

Группировка неритических рыб в западной части Берингова моря состоит всего из 7 (2.3 % ихтиофауны), а в тихоокеанских водах Камчатки — из 8 видов (2.9 %). Однако, в первом районе тихоокеанская сельдь, дальневосточная мойва и сайка, благодаря своей высокой численности и биомассе, как и проходные рыбы, являются ценными объектами промысла (сайка лишь в отдельные годы) и играют важную роль в трофической системе прибрежных вод.

Эпипелагических рыб всего 5 видов (1.7 %) в западной части Берингова моря и 7 видов (2.5 %) в тихоокеанских водах Камчатки. Сельдевая акула, сайра и тихоокеанский морской лещ — широкобореальные виды, короткоперый мако и длиннорылый алепизавр — космополиты, большеголовый кинжалозуб — низкобореальный и опак — низкобореальный субтропический. Не следует забывать, что в морской период жизни в состав эпипелагической группировки входят также 6 видов тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* и мальма.

Среди рыб, населяющих пелагиаль западной части Берингова моря, наиболее многочисленна мезопелагическая группировка, включающая 29 видов (9.6 %). Преобладающая часть ее представителей — широкобореальные тихоокеанские виды (14, или 4.6 %), низкобореальные тихоокеанские (6, или 2.0 %), а также виды, близкие к космополитам (5, или 1.7 %). Хотя количество видов мезопелагической группировки в тихоокеанских водах Камчатки несколько меньше (26, или 9.5 %), ее основу формируют широкобореальные тихоокеанские представители (14, или 5.1 %), низкобореальные тихоокеанские (5, или 1.8 %), а также близкие к космополитам (3, или 1.1 %). Более половины (15 видов) входящих в состав этой биотопической группировки видов рыб обладают высокой численностью и биомассой (дальневосточная серебрянка, тихоокеанский батилаг, охотский липолаг, светящиеся анчоусы и др.) и играют важную роль в трофических системах пелагиали районов.

К батипелагической группировке в западной части Берингова моря относится 15 видов рыб (5.0 %), т. е. почти в два раза меньше, чем к мезопелагической. Сходное количество видов этой группировки отмечается и в тихоокеанских водах Камчатки — 14 (5.1 %). Здесь также преобладают виды широкобореальные тихоокеанские (6, или 2.1 %) и близкие к космополитам (5, или 1.7 %), для части из которых (псевдопалевой циклотоны, плоской гоностомы, тихоокеанского хаулиода, темноперого стенобранха) характерна высокая численность.

Отличительной чертой ихтиофауны тихоокеанских вод Камчатки, по сравнению с таковой западной части Берингова моря, является присутствие бассоцета Зенкевича (0.4 %), принадлежащего к абиссопелагической группировке, что, очевидно, обусловлено расположением вдоль океанской стороны полуострова Курило-Камчатской впадины с абиссальными и ультраабиссальными глубинами.

Литоральная группировка ихтиофауны представлена в западной части Берингова моря 11 видами (3.6 %), а в тихоокеанских водах Камчатки 10 видами (3.6 %), среди которых доминируют высокобореальные тихоокеанские представители (5, или 1.7 % — первый район; 4, или 1.5 % — второй).

Рыбы сублиторальной группировки в западной части Берингова моря насчитывают 39 видов (12.9 %), а в тихоокеанских водах Камчатки — 27 видов (9.8 %). Среди них как в первом, так и во втором районах преобладают широкобореальные приазиатские (9, или 3.0 %; 12, или 4.4 % соответственно) и арктическо-бореальные (9, или 3.0 %; 6, или 2.2 % соответственно) виды, составляющие в сумме 46.2 % представителей этой биотопической группировки в первом районе и 69.2 % во втором. Отдельные сублиторальные виды довольно многочисленны (звездчатая и хоботная камбалы, широколобый морской окунь, плоскоголовая широколобка) и являются промысловыми или потенциально промысловыми объектами.

Первое место по видовому разнообразию в западной части Берингова моря занимает элиторальная группировка, насчитывающая 85 видов (28.0 %). Ее ядро формируют виды широкобореальные приазиатские (18, или 5.9 %), верхнебореальные тихоокеанские (16, или 5.3 %), широкобореальные тихоокеанские (15, или 5.0 %) и арктическо-бореальные (15, или 5.0 %), суммарная доля которых составляет более 75 % представителей этой группировки. Лишь короткоперая колючая акула — вид-космополит. В тихоокеанских водах Камчатки группировка представлена 75 видами (27.3 %). Ее основу, как и в западной части Берингова моря, составляют виды широкобореальные приазиатские (25, или 9.1 %), широкобореальные тихоокеанские (14, или 5.1 %), верхнебореальные тихоокеанские (13, или 4.7 %) и арктическо-бореальные (13, или 4.7 %), суммарная доля которых составляет 86.7 % представителей этой группировки. Ареал, близкий к всеветному, характерен короткоперой колючей и синей акулам. Ряд рыб, входящих в состав элиторальной группировки, обладают высокой численностью и биомассой и играют ключевую роль в трофической системе данной части Северной Пацифики, а также служат важными объектами промысла (минтай, треска, навага, северный одноперый и зайцеголовый терпуги, белокожий палтус, желтоперая, северная двухлинейная, желтобрюхая, узкозубая и северная палтусовидные камбалы) или рассматриваются как потенциальные промысловые виды ихтиофауны (белобрюхий и пестрый получешуйники, широколобый и узколобый шлемоносцы, многоиглый керчак, керчак-яок, тихоокеанская песчанка, северный волосозуб, сахалинская камбала).

На втором месте по видовому разнообразию находится мезобентальная группировка, в состав которой в западной части Берингова моря входит 73 вида (24.0 %). Основу ее образуют виды широкобореальные тихоокеанские (23, или 7.6 %), широкобореальные приазиатские (23, или 7.6 %) и высокобореальные тихоокеанские (9, или 3.0 %), совместная доля которых составляет более 75 % этой биотопической группировки. Среди представителей ихтиофауны 4 вида-космополита (1.3 %), отсутствуют арктические и арктическо-бореальные виды. В тихоокеанских водах Камчатки в состав мезобентальной группировки входит

69 видов (25.1 %). Ядро этой группировки здесь также формируют виды широкобореальные приазиатские (32, или 11.6 %), широкобореальные тихоокеанские (21, или 7.6 %) и высокобореальные тихоокеанские (6, или 2.2 %), суммарная доля которых составляет 85.5 % биотопической группировки. Относительное значение первых из них заметно выше, чем в западной части Берингова моря. Однако, в последнем районе 6 видов широкобореальные приамериканские (2.0 %), а в тихоокеанских водах Камчатки — 2 (0.7 %). Входящие в состав мезобентальной группировки виды семейств *Arhynchobatidae*, *Sebastidae*, *Cottidae*, *Psychrolutidae*, *Liparidae*, *Zoarcidae* и *Pleuronectidae* довольно многочисленны в верхней батииали как западной части Берингова моря, так и тихоокеанского побережья Камчатки. Морские окуни родов *Sebastes* и *Sebastolobus*, а также черный палтус в настоящее время являются ценными объектами промысла, а скаты рода *Bathyraja*, азиатский и американский стрелозубые палтусы относятся к потенциальным промысловым рыбам.

Батибентальная группировка представлена 15 видами (5.0 %) в западной части Берингова моря и 17 видами (6.2 %) в тихоокеанских водах Камчатки, основу которых в обоих районах (примерно 3.3 %) составляют виды широкобореальные тихоокеанские. Малоглазый и пепельный макрурусы — одни из наиболее типичных и многочисленных видов батибентальных рыб, которые в настоящее время являются промысловыми объектами.

Несмотря на протянувшуюся вдоль восточного побережья Камчатки Курило-Камчатскую впадину с абиссальными и ультраабиссальными глубинами, здесь отмечается всего 4 вида (1.4 %) абиссобентальной группировки, тогда как в западной части Берингова моря их 6 (2.0 %).

Большинство зарегистрированных в западной части Берингова моря (230 видов, или 75.9 %) и в тихоокеанских водах Камчатки (203 вида, или 73.8 %) рыб ведет донный и придонный образ жизни, тогда как доля представителей ихтиофауны, обитающих в толще воды, составляет всего 24.1 % (73 вида) в первом и 26.2 % (72 вида) во втором районах.

В составе ихтиофауны западной части Берингова моря заметную роль играют представители арктической (шероховатый крючкорог *Artediellus scaber*, арктический шлемоносец *Gymnacanthus tricuspis*, чукотский бахромчатый бычок *Porocottus quadrifillus*, четырехрогая рогатка *Triglopsis quadricornis*, ульцина *Ulcina olriki*, слизистый *Lycodes mucosus*, полярный *L. polaris* и эстуарный *L. turneri* ликоды, гимнелы Барсукова *Gymnelus barsukovi* и Книповича *G. knipowitchi*, плоскоголовый гимнел *G. platycephalus* и др.), а также панарктической (сайка *Boreogadus saida*) и субарктической палеоарктической (нельма *Stenodus leucichthys*) зоогеографических группировок, суммарная доля которых составляет примерно 4.6 %. Южнее Камчатского пролива, т. е. непосредственно в тихоокеанских водах Камчатки, все они не зарегистрированы. Это обусловлено влиянием на западную часть Берингова моря (особенно его северные районы) холодных арктических водных масс, проникающих из Чукотского моря через Берингов пролив. В периоды высокой численности в Арктическом бассейне сайка в огромных количествах заходит в прилегающие к нему районы Берингова

моря (отдельные особи доходят на юг до Олюторского залива), где становится объектом специализированного крупномасштабного промысла (Фадеев, 1984).

В свою очередь, поскольку тихоокеанские воды Камчатки подвержены воздействию более теплых океанических водных масс, здесь регулярно наблюдается появление целого ряда космополитов (короткоперого мако *Isurus oxyrinchus*, синей акулы *Prionace glauca*, белой *Cyclothone alba* и двухцветной *C. pallida* циклотон, восточной скумбрии *Scomber japonicus*) и представителей низкобореальной субтропической (японской гиссу *Pterothrissus gissu*, опаха *Lampris guttatus*), низкобореальной тихоокеанской (северотихоокеанской угольной сабли *Aphanopus arigato*) и широкобореальной тихоокеанской (коричневого ицихта *Icichthys lockingtoni*) зоогеографических группировок, доля которых в сумме достигает более 9 %. Северной границей проникновения большинства этих рыб является акватория Камчатского залива, однако короткоперый мако, синяя акула, циклотоны и опах встречаются лишь у самой южной оконечности Камчатки (Шейко, Федоров, 2000). Следует отметить, что некоторые теплолюбивые представители ихтиофауны (тихоокеанская сайра *Cololabis saira*, сардина иваси *Sardinops melanostictus*, японские анчоус *Engraulis japonicus*) зарегистрированы как в тихоокеанских водах Камчатки, так и в юго-западной части Берингова моря, однако величина их уловов в этих районах существенно различается.

В обоих районах основу проходных рыб формируют тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus*, в западной части Берингова моря доминирующее положение по численности и биомассе принадлежит горбуше и кете, тогда как в тихоокеанских водах Камчатки — нерке. Несмотря на то, что такие неритические виды, как тихоокеанская сельдь и дальневосточная мойва, встречаются в обоих районах, их численность и биомасса в западной части Берингова моря несоизмеримо выше, чем в тихоокеанских водах Камчатки. Если среди камбал в первом районе доминирует желтоперая, то во втором — северная двухлинейная, что, по-видимому, обусловлено различиями в размерах шельфа (у Восточной Камчатки он довольно узкий) и особенностями гидрологического режима. Поскольку вдоль тихоокеанского побережья с севера на юг проходит Камчатское течение, то данный район более благоприятен для воспроизводства обладающей донной икрой северной двухлинейной камбалы (Золотов, 2010).

Промысел. Согласно современной действующей схеме промыслового районирования Российской Федерации исследуемая акватория разделена на зону Восточнокамчатскую (включающую подрайоны Петропавловско-Командорский и Карагинский) и зону Западноберингоморскую (рис. 92).

Величина уловов морских рыб приведена на рис. 93. Объем добычи в зонах, относящихся собственно к Берингову морю, суммировался. Данные за 1970–1990-е гг. осреднены по пятилетиям. Наибольшие уловы в западной части Берингова моря превышали 1 млн т (1980-е гг.), в 2000-х гг. они не достигали 700 тыс. т, а в 2009–2011 гг. — не более 410 тыс. т. Максимальный вылов в тихоокеанских водах Камчатки достигал 255 тыс. т, а в начале XXI столетия упал до 52–55 тыс. т. В 2010–2011 годах наблюдался рост уловов в Петропавловско-Командорской подзоне до 128 тыс. т.

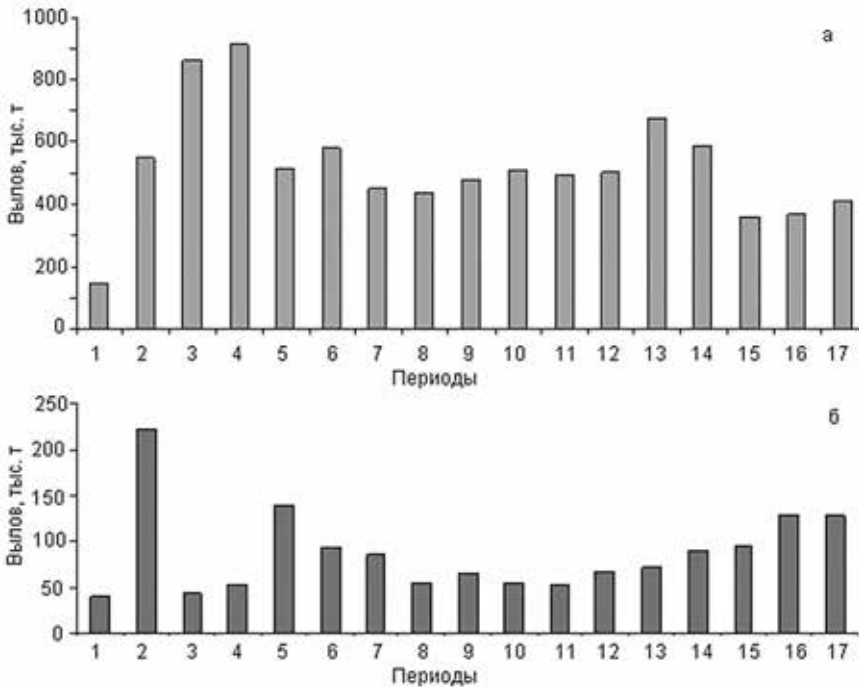


Рис. 93. Отечественный объем вылова морских рыб в западной части Берингова моря (а) и тихоокеанских водах Камчатки (б):

1 — 1971–1975 гг.; 2 — 1976–1980 гг.; 3 — 1981–1985 гг.; 4 — 1986–1990 гг.; 5 — 1991–1995 гг.; 6 — 1996–2000 гг.; 7 — 2001 г.; 8 — 2002 г.; 9 — 2003 г.; 10 — 2004 г.; 11 — 2005 г.; 12 — 2006 г.; 13 — 2007 г.; 14 — 2008 г.; 15 — 2009 г.; 16 — 2010 г.; 17 — 2011 г. Пояснение в тексте

Основным промысловым видом является минтай, доля вылова которого в Беринговом море, за исключением начала 1970-х гг., составляла примерно 90 %, а в 1980-е гг. превышала 95 %. Аналогичные показатели отмечены и у Восточной Камчатки во второй половине 1970-х гг., тогда как в 2002–2005 гг. доля минтая уменьшилась до 26–32 %. В настоящее время этот вид составляет около 80 % уловов в Беринговом море и 70 % в тихоокеанских водах Камчатки.

Из других рыб Берингова моря на протяжении большей части исследуемого периода основным промысловым видом была треска, а во второй половине 1970-х гг. и в конце XX—начале XXI в. — сельдь (рис. 94). Вылов трески возрастал до конца 1980 — начала 1990-х гг. (68 тыс. т), а затем начался спад. Современные уловы колеблются от 23 до 36 тыс. т.

Камбалы также относятся к традиционным объектам промысла. Их максимальный вылов отмечен во второй половине 1980–1990-х и в 2006–2011 гг. (10–16 тыс. т). Среди промысловых видов следует отметить макруросов и сельдь, вылов которых в настоящее время составляет 4.3–11 и 3–13.5 тыс. т соответственно. В 2012 году вылов сельди вырос в несколько раз (превысил 87 тыс. т), однако этому виду свойственны резкие колебания численности (Науменко, 2010) и, соответственно, уловов.

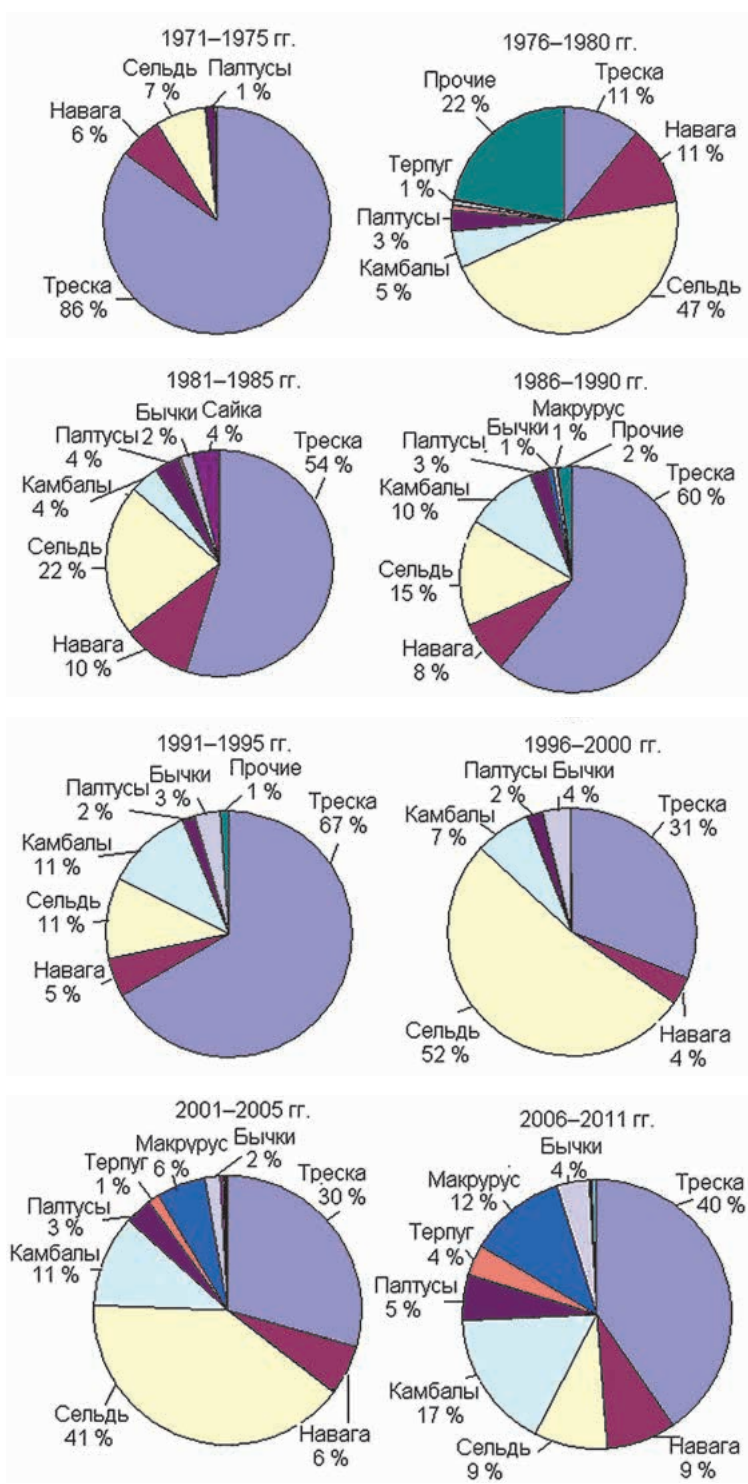


Рис. 94. Видовой состав уловов в Беринговом море (без минтая)

В первом десятилетии XXI века в западной части Берингова моря среди промысловых объектов следует выделить одноперого терпуга. Его добыча в 1976 г. составила 952 т, а в 2010–2011 гг. — примерно 4 тыс. т. Напротив, в водах Восточной Камчатки этот вид относится к основным объектам рыболовства наравне с треской. Так, в 1970-х гг. он абсолютно преобладал в уловах (64.5 тыс. т, или 92 %) (рис. 95). Промысел трески в это время фактически отсутствовал. Но в 1980-е годы на первый план при добыче вышла треска — 67.2 тыс. т. Этот вид сохранил лидирующие позиции и в первой половине 1990-х гг., хотя уловы существенно упали и не превышали 25 тыс. т. Затем лидировать в уловах стали северный одноперый терпуг, а также камбалы, максимальные уловы которых составили 18.5 и 17.8 тыс. т соответственно, тогда как трески добывали не более 15.1 тыс. т. Примерно такое же соотношение видов в уловах сохранялось и в первом десятилетии XXI в. (рис. 95). Добыча терпуга в этот период несколько увеличилась (максимум — 20.6 тыс. т), а камбал и трески — уменьшилась (13.4 и 12.5 тыс. т соответственно). В 2010–2011 годах уловы у Восточной Камчатки, как мы уже упоминали, существенно увеличились. Такое явление, на наш взгляд, объясняется бурным развитием прибрежного промысла на протяжении 1990–2000-х гг., основные объекты которого минтай, треска, камбалы и терпуг (Буслов, 2006).

Исследуемый район является важным и для промысла тихоокеанских лососей. В западной части Берингова моря наиболее высокие уловы лососей (свыше 60 тыс. т) отмечаются в нечетные годы, их основу составляет горбуша (примерно 90 % общего вылова лососей), а кета и нерка — лишь 8 и 2 % соответственно. В четные годы доля горбуши и кеты в уловах была примерно одинакова. В первом десятилетии XXI века суммарные уловы лососей колебались от 10 до 188.4 тыс. т (рис. 96). Последняя величина является рекордной за всю историю промысла лососей в западной части Берингова моря. В водах Восточной Камчатки уловы лососей существенно меньше и в 2001–2011 гг. не превышали 18.5 тыс. т (рис. 96). Четные и нечетные годы практически не отличаются по объему добычи, поскольку горбуша в этом регионе малочисленна. В водах Восточной Камчатки основу уловов в эти годы составляла нерка — более 50 %, а кета — лишь 20–25 %.

Рассмотрев характеристику современного отечественного рыболовства в западной части Берингова моря, оценим соотношение уловов с количеством водных биоресурсов. Биомасса доступных промыслу запасов гидробионтов в 2010 г., по мнению специалистов ТИНРО-центра, составляла 5 млн т, тогда как суммарный улов рыб и других объектов равнялся 431 тыс. т. Следовательно, промыслом было изъято 8.6 % водных биоресурсов. По этому показателю западная часть Берингова моря вместе с Охотским деелят второе место среди дальневосточных рыбопромысловых районов, а первое — тихоокеанские воды Камчатки и Северных Курильских островов (более 10 %). Биомасса доступных промыслу биоресурсов в этом регионе превышает 3 млн т (Балыкин, Карпенко, 2012).

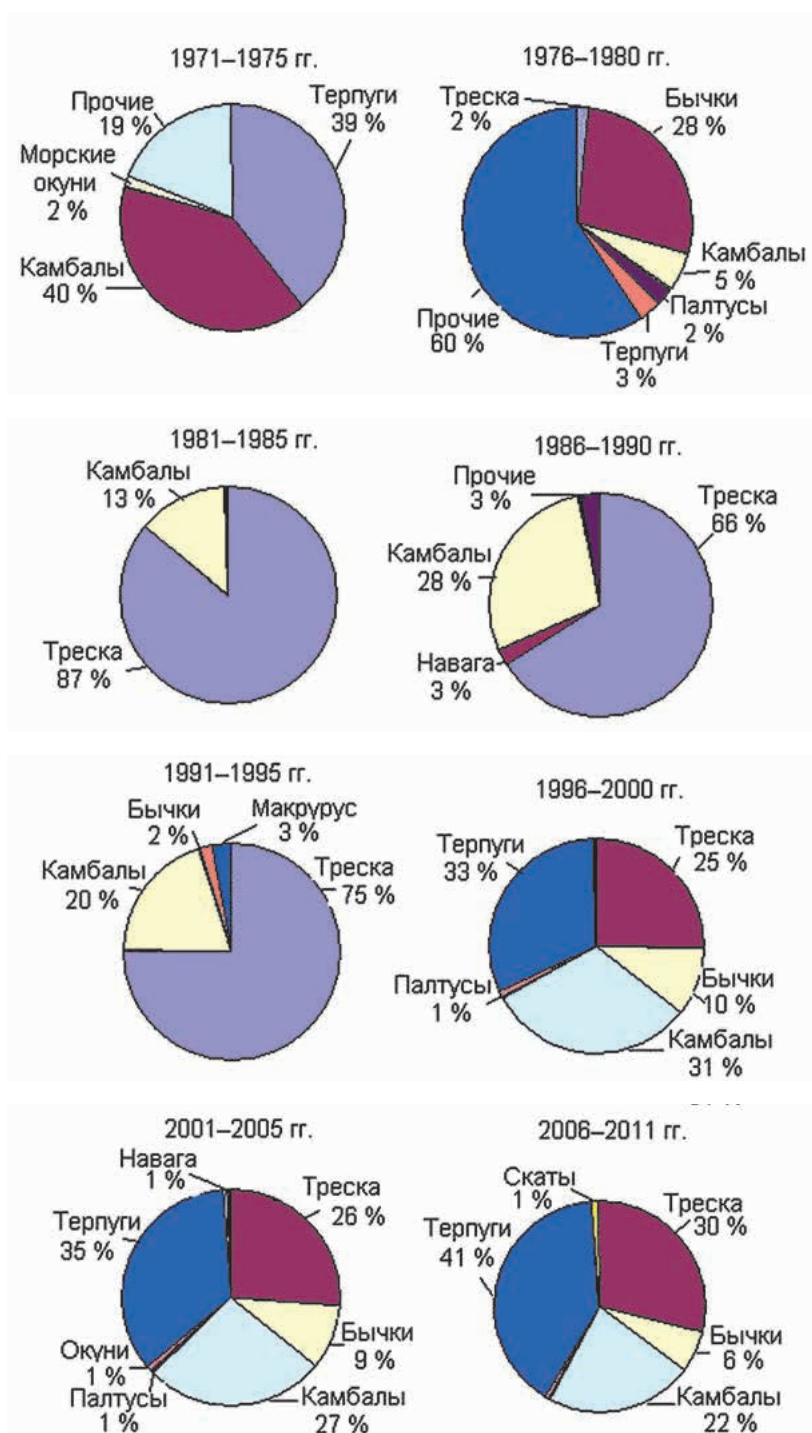


Рис. 95. Видовой состав уловов в тихоокеанских водах Камчатки (без минтая)

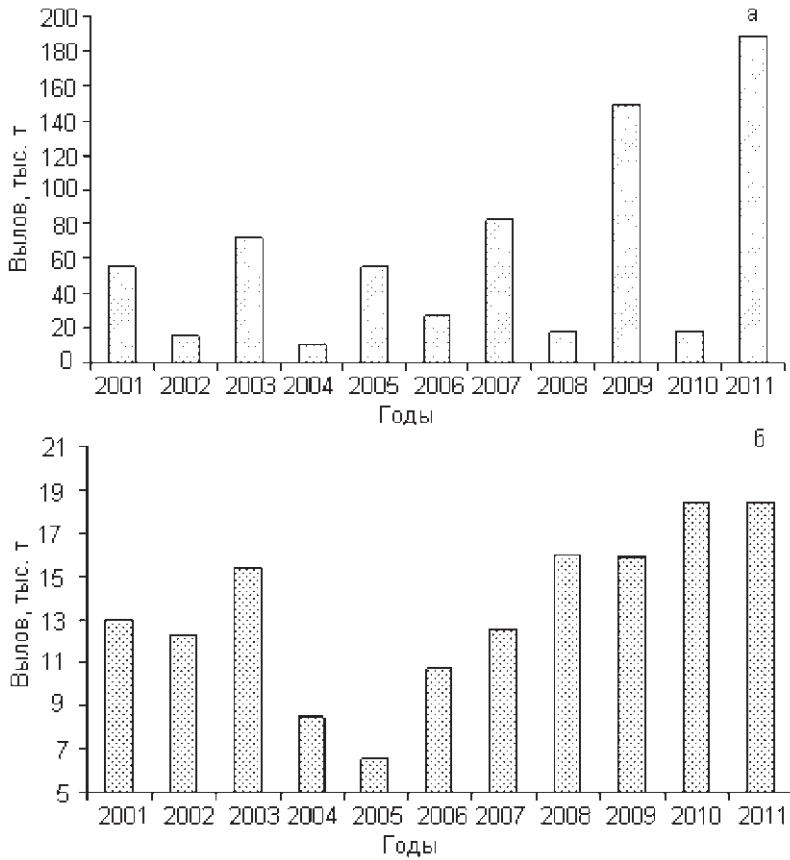


Рис. 96. Суммарные уловы лососей в западной части Берингова моря (а) и у Восточной Камчатки (б)

Не претендующий на полноту обзор океанологических данных, ихтиофауны и состояния рыболовства в тихоокеанских водах Камчатки и западной части Берингова моря позволяет усомниться в правильности объединения этих акваторий в единую Западноберингоморскую большую морскую экосистему. Особенности геоморфологии дна и циркуляции вод позволяют сделать вывод о значительной степени «самостоятельности» океанологических процессов, протекающих в этих секторах Северо-Западной Пацифики. Отражением разницы в природных условиях являются отличия в составе ихтиофауны: в западной части Берингова моря заметную роль играют представители арктической, панарктической и субарктической палеоарктической зоогеографических групп, тогда как в тихоокеанских водах Камчатки они не зарегистрированы. В то же время в последнем районе регулярно наблюдается появление видов-космополитов и представителей низкобореальной субтропической, низкобореальной тихоокеанской и широкобореальной тихоокеанской фаун.

В западной части Берингова моря доминирующее положение по численности и биомассе среди проходных рыб принадлежит горбуше и кете, а в тихо-

океанских водах Камчатки — нерке. Тихоокеанская сельдь и дальневосточная мойва встречаются и в том, и в другом районе, однако их численность и биомасса в западной части Берингова моря несоизмеримо выше, чем в тихоокеанских водах Камчатки. Если среди камбал в первом районе доминирует желтоперая, то во втором — северная двухлинейная (Золотов, 2010). Поскольку вдоль тихоокеанского побережья с севера на юг проходит Камчатское течение, данный район более благоприятен для воспроизводства обладающей донной икрой северной двухлинейной камбалы.

Указанные различия условий среды и ихтиофауны обуславливают разницу в рыбопродуктивности вод западной части Берингова моря и Восточной Камчатки. Биомасса доступных промыслу биоресурсов в первом районе оценивается примерно в 5 млн т, тогда как во втором (вместе с океаническими водами Северных Курил) — немногим более 3 млн т (Балыкин, Карпенко, 2012). Величина годового улова отличается в несколько раз в пользу западной части Берингова моря. В обоих районах главенствующую роль в промысле играет минтай, однако в западной части Берингова моря его вклад в вылов существенно выше. Из других промысловых рыб в Беринговом море в уловах поочередно преобладают треска и сельдь, а у Восточной Камчатки — треска и северный одноперый терпуг. Изъятие камбал промыслом примерно одинаково, однако в первом районе основу уловов составляет желтоперая, а во втором — северная двухлинейная камбала.

Уловы тихоокеанских лососей в западной части Берингова моря на порядок превышают таковые в водах Восточной Камчатки, что обусловлено преобладанием в первом районе многочисленной горбуши, во втором — нерки.

По нашему мнению, перечисленные сведения требуют необходимости пересмотра в международных организациях принятых границ Западнберингово-морской большой морской экосистемы.

3.3. АКВАКУЛЬТУРА ОСЕТРОВЫХ РЫБ НА ЮГЕ РОССИИ

3.3.1. Перспективы развития аквакультуры и инновационные биотехнологии

В последние годы в мире на фоне снижения общего вылова гидробионтов наблюдается подъем в развитии аквакультуры и выращивании гидробионтов в управляемых человеком условиях. В 2011 году, по данным ФАО (Состояние ..., 2012), рыболовство и аквакультура в мировом масштабе поставили на рынок 154 млн т рыбы, что составило 18.8 кг на душу населения. Рост производства пищевой продукции в секторе аквакультуры составляет в среднем 9–10 % в год.

В мире продукция аквакультуры занимает по разным оценкам примерно 40–45 % отраслевого рынка, в России — лишь 3 % в общем объеме вылова. Доля России в мировой продукции аквакультуры составляет только 0.2 %, так как до настоящего времени этот сектор экономики был ориентирован на наращивание объемов вылова рыбы. В 2011 году было произведено примерно 135 тыс. т рыболовной продукции (Практическая ..., 2011; Матишов и др., 2012).

В соответствии с Доктриной продовольственной безопасности Российской Федерации, утвержденной Указом Президента РФ от 30 января 2010 г. № 120, ее стратегической целью является обеспечение населения страны безопасной сельскохозяйственной продукцией, рыбной и иной продукцией из водных биоресурсов и продовольствием. Гарантией достижения является стабильность внутреннего производства, а также наличие необходимых резервов и запасов.

Аквакультура как отрасль по разведению и выращиванию товарной рыбной продукции в России практически отсутствует, мало комплексных биотехнологий, позволяющих вырастить, переработать и довести продукт до потребителя. Отсутствует закон по аквакультуре, хотя его разработкой и активным обсуждением начали заниматься с 2004 г.

Основными факторами, сдерживающими развитие сельскохозяйственного рыбоводства в Российской Федерации, являются: отсутствие до последнего времени со стороны органов власти достаточного внимания к развитию сельскохозяйственного рыбоводства; слабо развитая рыночная инфраструктура и отсутствие анализа состояния российского и международного рынков продукции рыбоводства; высокая степень износа основных производственных фондов; прекращение строительства новых производственных мощностей; дефицит инвестиционных ресурсов.

Анализ состояния рыбохозяйственной отрасли южных регионов показал, что ее роль в структуре экономики незначительна и не превышает 0.1 % от величины валового регионального продукта субъектов Южного федерального округа РФ. Производство товарной рыбной продукции увеличено в 2012 г. на 10 % по сравнению с 2011 г., что составило 46 % от общего объема производства рыбы в стране.

На юге России расположено 800 предприятий различного типа. Расширение прудовых площадей, увеличение количества фермерских хозяйств и использование интенсивных методов аквакультуры за последние годы позволило получить 61.7 тыс. т товарной продукции и задействовать в отрасли более 4000 человек. Однако аквакультура на территории Азовского и Каспийского бассейнов как отрасль рыбного хозяйства развита слабо из-за отсутствия рационального управления.

Основными объектами аквакультуры в Южном федеральном округе являются карп и растительноядные рыбы, которые составляют по отдельным областям от 25 до 70 % общего объема производства.

В развитии аквакультуры основные направления — прудовое, пастбищное, рекреационное, индустриальное и марикультура. На юге страны аквакультура ориентирована в большей степени на классическое прудовое рыбоводство.

Гидрологические, климатические и экономические условия южных регионов позволяют успешно развивать все существующие направления аквакультуры. Перспективными направлениями в южных регионах России являются пастбищная аквакультура, прудовое рыбоводство, индустриальные формы рыбоводства (в установках замкнутого водообеспечения и других рыбоводных емкостях), рекреационная аквакультура, «зеленые» биотехнологии, марикультура.

Современное товарное осетроводство — одно из рентабельных и динамично развивающихся направлений рыбоводства в Российской Федерации. Наиболее распространенными объектами индустриального выращивания являются сибирский (ленский) осетр, стерлядь и гибриды осетровых (стерлядь × белуга, русский осетр × ленский осетр). Русский осетр и белуга выращиваются в малых объемах, а севрюга практически не используется как объект выращивания.

Высокая пластичность осетровых рыб позволяет использовать для индустриального осетроводства практически любые типы хозяйств, включая садковые (тепловодные и морские), прудовые, бассейновые комплексы и установки замкнутого водоснабжения (УЗВ). При этом наилучшие экономические показатели дают садковые хозяйства на теплых водах и хозяйства комбинированного типа.

Весьма актуальны в южных регионах России «зеленые» биотехнологии, позволяющие выращивать гидробионтов в установках замкнутого водообеспечения с использованием этажного культивирования рыбы, гидропоники (растений), раков и вермикультуры. Такие интегрированные биокомплексы с применением новых биотехнологий занимают небольшие площади и могут быть использованы семейными рыбоводными фермами.

Вопросы создания УЗВ активно обсуждаются, подбираются и оформляются площадки, разрабатываются проекты, формируются принципиально новые подходы и методы к ускоренному получению черной икры.

В Южном научном центре РАН разработана комплексная биотехнология получения экологически чистой осетровой рыбоводной продукции в УЗВ, позволяющая исключить климатические риски. Она представляет собой совокупность приемов и способов культивирования рыбы в полностью контролируемых условиях при использовании модульной установки-комплекса, построенного по типу интенсифицированного производства, в основе которого лежат современные научные достижения (рис. 97).



Рис. 97. Комплексная биотехнология воспроизводства и выращивания осетровых рыб

Использование новых элементов (моделирование искусственной зимы в комплексе с биологически активными веществами — витаминами, вводимыми по специальной схеме; последовательное чередование нагула и нерестовых миграций, регулирование солености, скорости течения и температуры в период нерестовых миграций) позволило получить 100 %-е созревание производителей, повысить качество репродуктивной икры.

Биотехнология направлена на достижение следующих целей:

1) получение экологически чистого продукта питания (деликатесной рыбы и икры);

2) сохранение и восстановление редких видов осетровых рыб.

Современные разработанные и модернизированные методы позволяют стабильно производить конечный продукт (товарную рыбу, икру) в заданные сроки с нужными размерно-весовыми характеристиками, пользующимися спросом на рынке.

Исследования по разработке методов выращивания осетровых рыб проводились на научно-экспериментальной базе ЮНЦ РАН при использовании уникальной модульной установки-комплекса, позволяющего моделировать условия водной среды, подбирать параметры оптимальные для роста и развития осетровых рыб, проводить исследования под полным контролем человека. Правильно подобранные и смонтированные модули установки дают возможность последовательно проводить очистку воды при минимальном водопотреблении (3 % в сутки от общего объема воды в системе), менять количество бассейнов, переходить с пресной воды на соленую (рис. 98).

По структуре биотехнология характеризуется целенаправленным формированием искусственной экосистемы, все составные части которой контролируются и управляются человеком на научной основе, с учетом особенностей взаимодействия организма осетровых рыб и абиотических факторов среды обитания.

В предлагаемой биотехнологии можно выделить четыре производственных блока для достижения целей:

1) товарное производство — в качестве продукта для реализации используется рыба коммерческих размеров;

2) ремонтно-маточное стадо — в качестве продукта для реализации в этом блоке может использоваться племенная материал, отличающийся от другой рыбоводной продукции особыми рыбоводно-биологическими параметрами и генетико-морфологическими признаками;

3) потомство на ранних этапах производственного цикла — в качестве продукта для реализации используется икра для пищевых целей и личинки осетровых рыб как посадочный материал;

4) рыбопосадочный материал — в качестве продукта может быть использована разноразмерная молодь массой от 0.5 до 1 г и от 1 до 3–5 г.

В биотехнологии определено количество звеньев в каждом блоке, их продолжительность во времени, характеристика методов достижения конечных результатов.

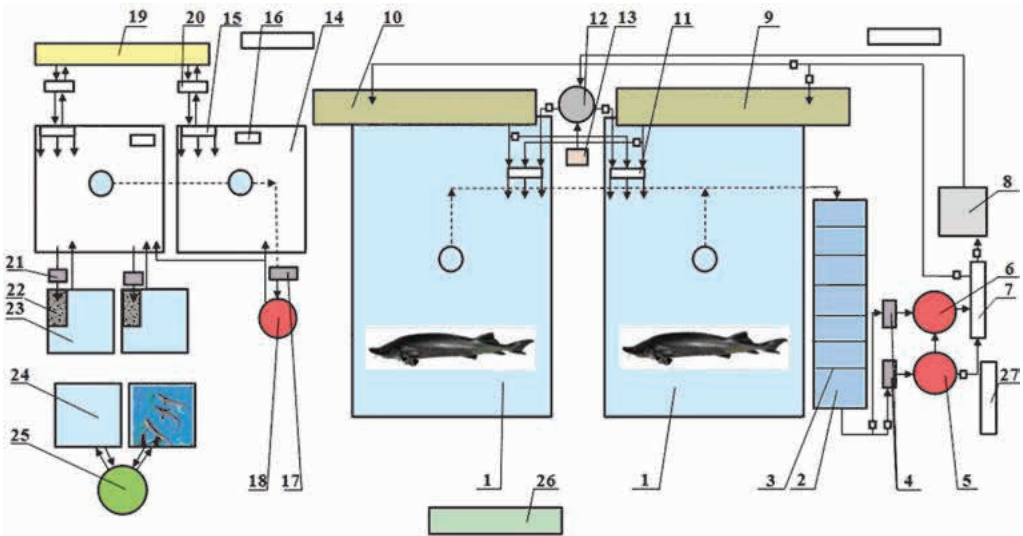


Рис. 98. Экспериментальная модульная установка-комплекс:

Модуль выращивания старших возрастных групп рыб: 1 — рыбоводный бассейн; 2 — лоток-отстойник; 3 — внутренние перегородки лотка-отстойника; 4 — рециркуляционные насосы; 5 — механический фильтр грубой очистки; 6 — механический фильтр тонкой очистки; 7 — ультрафиолетовый стерилизатор; 8 — денитрификатор; 9, 10 — биофильтры; 11 — потокообразователь; 12 — кислородный конус; 13 — концентратор кислорода; модуль для проведения искусственной зимы и подготовки к нересту и получения потомства: 14 — бассейн для проведения искусственной зимы и подготовки рыб к нересту; 15 — потокообразователь; 16 — камера подводного видеонаблюдения; 17–21 — рециркуляционные насосы; 18 — механический фильтр тонкой очистки; 19 — чиллер; 20 — теплообменник; 22 — инкубационный аппарат; 23 — бассейн для инкубации икры и выдерживания личинок; модуль выращивания молоди: 24 — бассейн для выращивания молоди; 25 — автономный биофильтр; 26 — электронная контрольно-измерительная система; 27 — сплит-система

Блок товарного производства. Для осетровых рыб товарными являются особи средних размеров массой от 1.5 до 2.5 кг и более.

Объекты выращивания: стерлядь, русский осетр, белуга, шип и гибридные формы осетровых видов рыб.

Технологические звенья блока товарного производства осетровой продукции:

1) выращивание осетровой продукции массой от 1–5 до 500 г в малых объемах воды при высоких плотностях посадки и регулировании параметров водной среды;

2) выращивание товарной осетровой продукции массой до 1.5–2.0 кг за 8–10 мес. при оптимально подобранных показателях водной среды.

Звено 1 — особенности выращивания и нормативы (до 500 г). Для выращивания молоди рекомендуется использовать пластиковые бассейны с круговым током воды площадью 2–4 м² (табл. 37), которые последовательно установлены и вмонтированы в единую систему замкнутого цикла.

Нормативы подращивания осетровых рыб

Элемент биотехники	Нормативы	
	Звено 1 (от 5–10 до 500 г)	Звено 2 (от 0.5 до 1.5 кг)
Продолжительность подращивания в зависимости от вида рыбы, сут.	120–200	120–150–180
Площадь бассейна, м ²	2–4	4–20
Температура воды, °С	20–22 (средняя 21.5)	20–22
Уровень воды в бассейне, м	0.2–0.4	0.4–0.7
Периодичность полной замены воды в бассейне, мин	Каждые 30–45 (масса 10–200 г) Каждые 60 (масса 300–500 г)	Каждые 60
Плотность посадки молоди, экз./м ² кг/м ³	300 (масса 10–200 г) 50–70 (масса 300–500 г)	60–80
Кормовой коэффициент по сухим гранулам, ед.	1.1–1.2	1.0–1–2
Содержание растворенного в воде кислорода, мг/л	8–12	8–12
Выход молоди, %	85–90	90–95

В условиях УЗВ белуга и гибрид стерлядь × белуга достигают массы 200 г за 60–70 сут., 500 г — за 120–150 сут., русский осетр и шип — 200 г за 80–90 сут., 500 г — 150–200 сут.

При проведении сортировки скорость роста отсортированных рыб большего размера увеличивается на 30 %.

Ранее было установлено, что рыбы лучше всего потребляют корм в утренние (7.00) и вечерние (19.00) часы (Закора, 1971), что подтверждается и нашими исследованиями по изучению суточных ритмов питания у гибрида стерлядь × белуга, белуги и стерляди при регулировании параметров водной среды (Основы ..., 2008).

Следовательно, норма корма распределяется с учетом биоритмов питания, т. е. утренняя и вечерняя дозы должны составлять по 30 % от общей суточной нормы кормления. Регулирование рациона в соответствии с биологическими ритмами оказывает эффективное влияние на рост рыб. Кроме того, при перераспределении суточной нормы корм расходуется более экономно, что на 10 % сокращает затраты.

Количество кормлений в сутки для молоди биомассой 10–500 г ручным способом составляет 6–4 раза, а с применением автоматических кормораздатчиков — 10 раз.

После первого месяца выращивания необходимо проводить сортировку молоди путем разделения ее на две партии (крупную и мелкую) или на три размерных группы. Сортировку следует проводить ежемесячно в зависимости от разброса размерно-весовых показателей молоди.

Звено 2 — биотехнология выращивания и нормативы (до массы 1500 г). Для выращивания старших возрастных групп необходимо использовать пластиковые бассейны площадью от 4 до 12 м² (табл. 37).

Массу от 500 до 1500 г белуга достигает за 4 мес., гибрид стерлядь × белуга — за 5 мес., осетр — за 8 мес., шип — за 7 мес.

Поскольку осетровые рыбы большую часть жизни проводят в морской воде, предлагается выращивание их до товарной массы при солености воды 2–3 ‰. Такой режим очень легко устанавливается в модульной установке-комплексе, и рыба безболезненно переводится при массе 5–10 г на солевой режим, характерный для осетровых рыб в естественных условиях южных морей (Азовского и Каспийского). Для гибридных форм осетровых рыб масса молоди, переводимой на такой режим, может быть выше 10 г.

При солоноватоводном режиме увеличивается рост рыбы и выживаемость, а период выращивания до товарной массы сокращается на 20–30 сут., что крайне важно в установках замкнутого цикла для экономии энергии и комбикормов.

Полученные результаты подтверждают существующие данные о том, что оптимальная солевая среда после адаптации к ней вначале стабилизирует функциональное состояние рыб, уменьшая последствия воздействия на них искусственной среды, а в дальнейшем стимулирует рост рыб, выращиваемых в установке.

Количество кормлений в сутки для рыб массой 0.5–1.5 кг ручным способом — 4, с применением автоматических кормораздатчиков — 5.

Экспериментальным путем была разработана методика поэтапного перевода молоди осетровых рыб с естественной кормовой базы на искусственные комбикорма, позволяющая с наименьшими отходами адаптировать молодь к индустриальным условиям выращивания.

Адаптацию молоди к индустриальным условиям выращивания и перевод на искусственные корма проводят в стеклопластиковых бассейнах размером 1×1×0.4 м. Гидрохимический и термический режимы в этот период должны находиться на оптимальном уровне.

Первые сутки после транспортировки адаптируют молодь осетровых к температурному режиму, повышая температуру в бассейне до 25 °С (температура воды прудов в летний период), а затем постепенно снижают до 21.5 °С с градиентом 0.5 °С каждые 2 ч. Общее время адаптации молоди составляет 14 ч.

В первые 2–3-е суток кормление не проводят. После первичной адаптации к изменившимся условиям на 4-е сутки начинают кормление. В качестве корма можно использовать измельченную свежую речную рыбу (красноперку, амурского чебачка, горчака, бычков).

Норму кормления определяют по поедаемости. Перевод на искусственные корма осуществляли по схеме, представленной в табл. 38.

Таблица 38

**Схема перевода «дикой» и прудовой молоди осетровых рыб
на искусственные корма**

Степень перевода	Время, сут.	Вид корма	Суточная норма, % массы тела
1	4	Свежая рыба	По поедаемости
2	2	Фарш из рыбы	По поедаемости
3	6	Фарш из рыбы (75 %) + комбикорм ОТ (25 %)	1
4	6	Фарш из рыбы (50 %) + комбикорм ОТ (50 %)	2
5	6	Фарш из рыбы (25 %) + комбикорм ОТ (75 %)	3
6	6	Комбикорм ОТ (100 %)	3

Через 4 сут. молодь переводят на кормление фаршем из свежей рыбы. На 6-е сутки начинают добавлять в него сухой гранулированный продукционный комбикорм, постепенно повышая его долю в суточном рационе, с одновременным снижением доли рыбного фарша. Кратность кормления составляет 3–4 раза в сутки.

На 19-е сутки доля комбикорма должна быть доведена до 75 %. Суточный рацион составляет 3 % от массы рыбы. Постепенно производится полный перевод рыбы на кормление сухим гранулированным комбикормом.

Для исключения влияния стресса (транспортировка, чистка бассейнов, изменения температуры в первые сутки), при котором усиливается процесс свободно-радикального окисления у рыб, в корм дополнительно рекомендуется добавлять аскорбиновую кислоту. Ее вводят дополнительно из расчета 1000 мг на 1 кг корма методом орошения гранул за 15 мин до кормления. В рыбный фарш добавляют сухой порошок аскорбиновой кислоты.

Период полной адаптации молоди осетровых рыб составляет 30 сут.

Блок ремонтно-маточного стада. Для содержания ремонтно-маточного стада следует использовать бассейны разных конструкций: пластиковые, овальные площадью от 12 до 25 м² и более. Его выращивание в зарегулированных условиях водной среды — процесс сложный, требующий правильного подхода. В зависимости от целей производства делают расчет производителей, определяют их количество и ежегодное пополнение ремонтной группы.

В основном стандартные стада пополняются ежегодно на 25 %, в предлагаемой технологии мы рекомендуем пополнять стадо на 30 % (10 % — от завезенных производителей, 10 % — от завезенной молоди и 10 % — от потомства, полученного с использованием половых продуктов из криобанка).

Главной задачей для правильного формирования маточного стада является обеспечение его гетерогенности, поэтому отбор следует проводить по нескольким направлениям:

- отбор в стадо производителей, обладающих высокими экстерьерными и репродуктивными качествами (масса, длина, раннее созревание, высокая плодовитость);
- отбор качественного потомства в ремонтную группу для ежегодного пополнения стада;
- отбор в стадо рыб с коротким интервалом между нерестами (стерлядь — 5–6 мес., гибрид стерлядь × белуга — 5–6 мес., русский осетр — 12–18 мес.);
- пополнение криобанка репродуктивных клеток от элитных самцов с высокими качествами (заготовка спермы из других хозяйств и из естественных водоемов).

Для формирования половой структуры стада необходимо учитывать цели его формирования; для сохранения генетического, племенного и коллекционного материала чистых линий осетровых рыб необходимо соблюдать соотношение самок и самцов 1 : 1. Поэтому использование криобанка позволит не только сохранить гетерогенность стада, но сократить площади для содержания самцов.

Разработанная специалистами ЮНЦ РАН компьютерная программа учета ремонтно-маточного стада осетровых позволила создать базу данных по индивидуальным биологическим, биометрическим, физиологическим и репродуктивным параметрам всех рыб (в соответствии с их метками) для полного учета формируемого стада. Программное обеспечение дает возможность с большой точностью осуществлять подбор пар производителей по их электронному паспорту и исключить вероятность ошибок при скрещивании разных линий.

Для получения высококачественной пищевой икры необходимо соблюдать некоторые технологические приемы.

Учитывая особенности биологии осетровых рыб, для белуги, осетра, шипа и гибрида стерлядь × белуга следует чередовать пресный и солоноватый периоды выращивания, которые имитируют периоды нагула и нерестовой миграции.

При выращивании необходимо соблюдать следующий режим. При достижении половыми продуктами 2–3-й стадий зрелости осуществлять перевод рыб в соленую воду (2–3 ‰). В зависимости от скорости перехода к 4-й стадии зрелости определяется длительность содержания рыб в соленой воде. В результате экспериментов установлено, что в среднем длительность этого периода составляет для гибрида 3–4 мес., русского осетра 12–14 мес., шипа 12–16 мес, белуги 24 мес.

Скорость течения является одним из важнейших факторов, регулирующих процессы роста и созревания осетровых рыб. В установке замкнутого водоснабжения в период нагула рекомендуется регулирование скорости течения в пределах 0.2–0.5 м/с, в период нерестовой миграции и перехода в пресную воду — от 0.6 до 0.7 м/с, что соответствует естественным условиям обитания. Скорость течения воды в системе регулируется специальными потокообразователями.

Важным является запас тепла, необходимый для развития репродуктивной системы, и его необходимо учитывать для правильного определения

времени созревания самок и межнерестовых интервалов, так как стабилизация показателей водной среды увеличивает интенсивность генеративного обмена осетровых в 1.8–2 раза при сокращении периодов превителлогенеза (протоплазматического роста генеративных клеток) и вителлогенеза (трофоплазматического роста ооцитов) (табл. 39).

Таблица 39

Сумма эффективных температур, необходимая для первого созревания, и продолжительность межнерестовых интервалов, градусо-сутки

Вид	Сумма эффективных температур		Продолжительность межнерестовых интервалов
	Самцы	Самки	
Стерлядь	14150–16100	19800–20600	2800–3800
Гибрид стерлядь × белуга	18500–19300	21200–22500	3900–4500
Русский осетр	30500–31100	32800–34500	6500–7700

Блок получения качественного пищевого продукта и потомства на ранних этапах производственного цикла. В природных условиях нерест стимулируется теми или иными факторами (освещенность, температура и химический состав воды, содержание в воде кислорода и т. п.), которые запускают сложный механизм, регулирующий созревание половых продуктов рыб и сам процесс нереста, ускоряя его или задерживая.

В связи с этим перед нерестом необходимо создать искусственную зиму для оптимизации работы эндокринной системы. В бассейнах, где содержатся рыбы в преднерестовый период, постепенно в течение недели снижают температуру до 6 °С (1–1.5 °С в сутки). Затем в течение недели поднимают температуру до нерестовой — 15 °С, при которой рыбы содержатся до введения гормональных препаратов.

Немаловажную роль играют биологически активные вещества — витамины, в частности С, Е и В₁₂, принимающие активное участие в обмене веществ. При подготовке производителей осетровых к нересту применяют метод с использованием комплекса витаминов С, Е и В₁₂ (Пономарева, 2003; Ковалева, 2006; Сорокина, 2004).

При внутримышечном введении этого комплекса витаминов сокращаются сроки последних стадий гаметогенеза, повышается доля самок с высокими репродуктивными показателями до 90–100 % и на 17 % увеличивается оплодотворение. С учетом видовых особенностей производителей для стерляди (табл. 40) и гибрида стерлядь × белуга подобрана оптимальная схема введения рыб в нерестовое состояние.

Установлено, что оптимально готовить производителей к нересту в течение 2–3 недель искусственной зимы.

В результате проведения экспериментов по регулированию нереста было показано, что изменение температур перед нерестом, использование

искусственной зимы и биологически активных веществ (витаминов) позволяет получить высокий процент оплодотворения самок и качественное потомство.

Таблица 40

Влияние продолжительности искусственной зимы на производителей стерляди при выращивании в УЗВ

Продолжительность искусственной зимы	Состояние производителей	Примечание
1 неделя	Созрели 10–20 % рыб с коэффициентом поляризации ооцитов 7–8, время созревания более 32–36 ч	Малоэффективно
2 недели	Созрели 80–100 % рыб с коэффициентом поляризации ооцитов 9–11, время созревания от 24 до 28 ч	Оптимально
3 недели	Созрели 80–100 % рыб с коэффициентом поляризации ооцитов 9–11, время созревания от 22 до 26 ч	Оптимально
4 недели*	Негативное влияние на ооциты рыб с высоким коэффициентом поляризации 7–9 (разрушение оболочек ооцитов)	Неэффективно

* Возможно для рыб с низким коэффициентом поляризации ооцитов 13–15, время созревания 24–28 ч и более.

Преднерестовая подготовка производителей к нересту с использованием комплекса витаминов и обработка икры в период набухания цианокобаламином позволяют увеличить созревание самок на 10 %, оплодотворение на 20 %, количество развивающихся эмбрионов на 15 % и их выход на 20 %, а также сократить аномалии в развитии эмбрионов на 10 %.

В настоящее время известно два приема, которые способствуют более раннему созреванию осетровых рыб. Первый предусматривает выращивание молоди в течение нескольких первых лет жизни в условиях постоянно высокой температуры воды и обильного кормления (без зимовки), а затем перевод в условия сезонно изменяющегося температурного режима. При использовании другого метода рыбу содержат в условиях периодически изменяющейся температуры воды, «прокручивая» в течение одного года несколько циклов, имитирующих годовые (Подушка, 2000). Наиболее эффективно использовать первый метод, сочетая его при этом с такими абиотическими факторами, как кислородный режим, течение и дополнительно воздействовать на репродуктивную систему биологически активными веществами (витаминами). Правильное сочетание этих факторов в течение годового цикла оказывает положительное влияние на развитие репродуктивной системы.

Для стимулирования созревания производителей необходимо поддерживать определенный режим течения воды — 0.2–0.5 м/с, который наблюдается при нагуле в естественных условиях. Скорость течения в период подготовки

производителей к нересту изменяют в соответствии с особенностями нерестовой миграции в естественных условиях обитания от 0.6 до 0.7 м/с. В период пониженных температур, во время зимовки, скорость течения поддерживают на уровне 0.1 м/с, что соответствует показателям в естественной среде обитания.

Экологический метод, разработанный А. Н. Державиным (1947), предполагал выдерживание производителей осетровых рыб в специальных устройствах с регулируемым обменом воды, который обеспечивал определенное течение и зависел от температурного режима естественного водоема (Мильтштейн, 1982; Серпунин, 2009). В результате исследований удалось в значительной степени приблизить гидрохимические и гидрологические условия искусственного содержания, выращивания и преднерестовой подготовки осетровых рыб к естественным и рекомендовать использовать новую комплексную методику подготовки к нересту (рис. 99).



Рис. 99. Схема комплексной подготовки производителей стерляди к нересту

Комплексная методика позволяет моделировать условия водной среды и использовать биологически активные вещества (витамины) для регулирования нереста осетровых рыб при выращивании в установках замкнутого цикла.

В процессе инкубации и выращивания жизнестойкой молоди рекомендуется использовать биологически активные вещества.

Первые этапы подращивания молоди очень сложные, так как идет продолжение формирования всех систем и органов при переходе к мальковому образу жизни. Поэтому на начальных этапах предлагается использование витаминов и селена.

Препарат Е-селен следует вносить дополнительно в стартовые корма для молоди при подращивании от 0.5 до 1 г путем их орошения в концентрации 0.3 мг/кг. Препарат предварительно растворяют в воде и равномерно орошают корм, после чего корм подсушивают. Для молоди от 1 до 5 г дозу селена на 1 кг корма следует увеличить до 2 мг.

Витаминно-минеральная добавка Е-селен положительно влияет на физиологическое состояние рыб, в том числе на липидный обмен.

Используя новые элементы предлагаемой биотехнологии, можно рекомендовать их применение для товарного осетроводства, сохранения редких и исчезающих видов осетровых рыб в сочетании с криотехнологическими методами.

3.3.2. Разнообразие фауны паразитов молоди осетровых рыб при выращивании в аквакультуре

В последние годы естественное воспроизводство азовских осетровых ничтожно мало. Так, в уловах 1995 г. 90 % осетровых рыб составляли особи, полученные в процессе заводского воспроизводства (Реков и др., 1995). В Азовском бассейне работают девять осетровых рыбоводных заводов (ОРЗ). Выпуск ими молоди составил в 2000 г. 38.4 млн экз., в 2004 г. 19.5 млн экз., в 2006 г. 5.4 млн экз., а в 2012 г. отмечено увеличение до 10.65 млн экз. Для поддержания численности естественной популяции осетровых рыб выпуск молоди следует довести до 20 млн экз.

Объекты выращивания на ОРЗ и товарных рыбоводных хозяйствах — русский осетр, севрюга, белуга, стерлядь, веслонос, бестер. Основными методами выращивания являются прудовое и индустриальное (бассейны, садки, установки замкнутого водообеспечения). Одним из факторов повышения эффективности работы рыбоводных предприятий является снижение потерь от заболеваний, вызываемых паразитическими гидробионтами.

В искусственных экосистемах водоемов юга России было зарегистрировано более 50 видов паразитов осетровых рыб (Астахова, 1974, 1979; Иванов, 1968; Сыроватка, 1985; Паразиты ..., 2000; Шигин и др., 2004; Казарникова, Шестаковская, 2004, 2005; Основы ..., 2008). В последние годы из-за внедрения технологий интенсивного выращивания численность отдельных видов паразитов значительно возросла.

Ихтиопаразитологические исследования выполнены в 1986–2013 гг. на ФГУП «Рогожкинский рыбоводный завод», «Рыбоводное хозяйство «Взморье», «Аксайско-Донской», «ОРЗ Донской», «Адыгейский рыбоводный завод», «ОРЗ Темрюкский», на аквакомплексе ЮНЦ РАН и в товарных рыбоводных хозяйствах (рис. 100). Методом полного паразитологического вскрытия обследован 1041 экз. молоди белуги *Huso huso* (Linnaeus, 1758), русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg, 1833, севрюги *Acipenser stellatus* Pallas, 1771, стерляди *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758, сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt, 1869, веслоноса *Polyodon spathula* (Walbaum, 1792) и их гибридов [*H. huso* × *A. ruthenus*, *A. gueldenstaedtii* × *A. baerii*, *A. gueldenstaedtii* × (*H. huso* × *A. ruthenus*)]. У исследованной молоди осетровых рыб измеряли массу (г) и общую длину L (см).

Вскрытие рыб, сбор, фиксацию и дальнейшую обработку паразитов проводили по общепринятым методикам (Лабораторный ..., 1983; Быховская-Павловская, 1985). При видовой идентификации использовали «Определитель паразитов пресноводных рыб» (1984, 1985, 1987).

Использованы традиционные показатели зараженности: экстенсивность инвазии (ЭИ, %) — доля зараженных рыб в выборке; интенсивность инвазии (ИИ, экз.) — число особей паразита в отдельной инвазированной рыбе; индекс обилия (ИО, экз.) — средняя численность паразитов определенного вида, обнаруженных у исследованных рыб. Подсчет триходин проводили в соскобах в 25 полях зрения под микроскопом при увеличении 8×10 и вычисляли среднюю величину.



Рис. 100. Карта-схема районов исследования:
▲ — рыбоводные заводы, ● — товарные хозяйства

Для характеристики паразитарных сообществ молоди осетровых рыб рассчитывали индекс биологического разнообразия Шеннона H' , индекс выравненности видов в сообществе E , индекс доминирования Бергера-Паркера D (Мэггаран, 1992). Для статистической обработки данных применяли программу «Statistica 6.0».

Фауна паразитов молоди осетровых рыб насчитывает 30 видов: 10 — Ciliophora (Hymenostomata, Peritricha), 3 — Monogenea, 1 — Amphilinida, 1 — Cestoda, 5 — Trematoda, 2 — Nematoda, 1 — Acanthocephala, 1 — Hirudinea, 6 — Crustacea. Доминируют паразиты с прямым циклом развития — ресничные инфузории, моногенеи и ракообразные. В большинстве они являются широко распространенными видами, инвазионные стадии которых попадают в бассейны или пруды вместе с водой или аборигенными рыбами.

Паразитофауна молоди при выращивании в бассейнах ОРЗ. Полный паразитологический анализ проведен у белуги (45 экз.), русского осетра (140 экз.), севрюги (25 экз.), стерляди (15 экз.), веслоноса (30 экз.) и гибридов осетровых (51 экз.). Молодь осетровых рыб инвазирована 11 видами паразитов (табл. 41). Наибольшее количество видов паразитов зарегистрировано у севрюги (8) и русского осетра (7), включая фоновые для бассейнов триходин *Trichodina nigra*, *T. acuta*, триходинелл *Trichodinella epizootica* и имеющие сложный цикл развития трематоды *Strigeidae* sp., *Diplostomum spathaceum*, *Nicolla skrjabini*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*. У гибридов осетровых рыб было отмечено 5 видов паразитов.

Паразиты молоди осетровых рыб в бассейнах ОРЗ Нижнего Дона и Кубани

Паразит	Виды рыб, L							
	1 4.3–5.9 см	2 2.1–5.9 см	3 1.9–4.8 см	4 1.9–5.8 см	5 3.1–5.8 см	6 3.1–15.8 см	7 3.1–14.9 см	8 3.8–12.2 см
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i> (Fouquet, 1876)	–	–	–	$\frac{10 (0.3)}{1-2}$	$\frac{70 (17)}{10-35}$	–	–	–
<i>Apiosoma piscicolum</i> f. <i>typica</i> (Blanchard, 1885)	–	–	–	–	$\frac{10 (0.1)}{1}$	20 (0.4) $\frac{1-3}{1-3}$	–	–
<i>Trichodina nigra</i> (Lom, 1960)	$\frac{10 (0.01)}{0.1-0.2}$	$\frac{20 (0.02)}{0.1-0.3}$	$\frac{30 (0.05)}{0.1-0.2}$	–	$\frac{20 (0.04)}{0.2-0.5}$	–	$\frac{40 (0.08)}{0.1-0.4}$	$\frac{20 (0.01)}{0.1-0.2}$
<i>T. pediculus</i> (Ehrenberg, 1838)	–	$\frac{53.3 (1.2)}{0.6-2.9}$	–	–	–	–	$\frac{50 (0.08)}{0.1-0.3}$	–
<i>T. acuta</i> (Lom, 1961)	$\frac{20 (0.03)}{0.01-0.2}$	$\frac{26.7 (0.03)}{0.1-0.4}$	$\frac{30 (0.06)}{0.1-0.3}$	–	$\frac{10 (0.001)}{0.01-0.02}$	$\frac{60 (0.17)}{0.1-0.4}$	$\frac{40 (0.15)}{0.3-0.5}$	$\frac{10 (0.03)}{0.1-0.2}$
<i>Trichodinella epizootica</i> (Raabe, 1950)	$\frac{20 (0.1)}{0.8-1.3}$	$\frac{13.3 (0.29)}{0.15-4.4}$	–	$\frac{15 (0.05)}{0.1-0.9}$	$\frac{10 (0.03)}{0.1-0.2}$	$\frac{40 (0.08)}{0.1-0.3}$	$\frac{60 (0.09)}{0.1-0.2}$	–
Strigeidae sp.	$\frac{6.7 (0.13)}{2}$	$\frac{6.7 (0.07)}{1}$	–	–	–	–	–	–
<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819)	$\frac{73.3 (1.6)}{2-4}$	$\frac{13.3 (0.2)}{1-3}$	–	–	–	–	–	–
<i>Skjabinopsolus semiar- matus</i> (Molin, 1858)	$\frac{6.7 (0.13)}{2}$	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nicola skrjabini</i> (Iwanitzky, 1928)	$\frac{6.7 (0.13)}{2}$	$\frac{6.7 (0.13)}{2}$	–	–	–	–	–	–
<i>Argulus foliaceus</i> (Linnaeus, 1758)	–	$\frac{6.7 (0.13)}{2}$	–	–	–	–	–	–
Всего	7	8	2	2	5	3	4	2

ПРИМЕЧАНИЕ. Здесь и в табл. 4.2: 1 — *Acipenser gueldenstaedtii*; 2 — *A. stellatus*; 3 — *A. ruthenus*; 4 — *Huso huso*; 5 — *Polyodon spathula*; 6 — *H. huso* × *A. ruthenus*; 7 — *A. gueldenstaedtii* × *A. baerii*; 8 — *A. gueldenstaedtii* × (*H. huso* × *A. ruthenus*). Над чертой: цифры без скобок — экстенсивность инвазии (%), в скобках — индекс обилия (экз.); под чертой — интенсивность инвазии (экз.).

Появление триходин у личинок русского осетра и севрюги отмечается на 10–20-е сут. обитания их в бассейнах. Высокого уровня заражения в течение всего периода выращивания не отмечено.

Наиболее близки по зараженности гибриды осетровых рыб и стерлядь с белугой. Уровни заражения этих рыб паразитами имеют фоновые значения, что отмечено и для русского осетра и севрюги. Однако у последних рыб зарегистрировано большее количество паразитов. Для веслоноса характерны наибольшие показатели зараженности (ЭИ — 70 %, ИИ — 10–35 экз.), он более всего подвержен инвазии автогенным широкоспецифичным видом *Ichthyophthirius multifiliis*.

Значения индекса биологического разнообразия Шеннона H' , рассчитанные по показателям встречаемости (ЭИ) паразитов у рыб в бассейнах, колебались в пределах 0.971–2.608 и были наибольшими у русского осетра и севрюги (рис. 101).

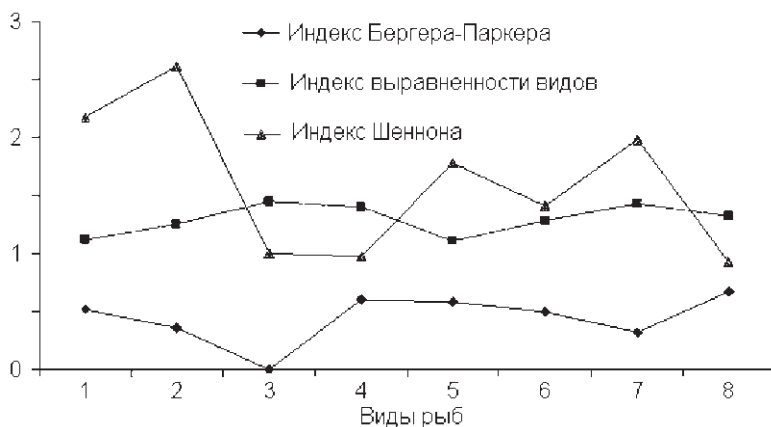


Рис. 101. Разнообразие фауны паразитов осетровых рыб, выращиваемых в бассейнах на ОРЗ:

1 — *A. gueldenstaedtii*; 2 — *A. stellatus*; 3 — *A. ruthenus*; 4 — *H. huso*; 5 — *P. spathula*; 6 — *H. huso* *A. ruthenus*; 7 — *A. gueldenstaedtii* × *A. baerii*; 8 — *A. gueldenstaedtii* × (*H. huso* × *A. ruthenus*)

Количественный состав паразитов рассматриваемой группы осетровых был достаточно однороден. Доминирующими ($D = 0.316–0.667$) были широкоспецифичные автогенные виды *T. nigra*, *T. acuta*, *T. epizootica*, *T. pediculus*, *I. multifiliis* и аллогенный — *D. spathaceum*. Все они имели высокие показатели зараженности (табл. 41, 42).

Паразитофауна молоди осетровых рыб в прудах ОРЗ. Полный паразитологический анализ проведен у белуги (45 экз.), русского осетра (155 экз.), севрюги (55 экз.), стерляди (15 экз.), сибирского осетра (15 экз.), веслоноса (30 экз.) и гибридов осетровых (65 экз.). Всего зарегистрировано 13 видов паразитов (табл. 43, 44). Появление триходин (*T. nigra*, *T. pediculus*, *T. acuta*, *T. epizootica*) на рыбах отмечено спустя две недели после пересадки их в пруды. По мере роста молоди уровень инвазии снижался, и к моменту выпуска ее в Азовское море регистрировались единичные паразиты.

Таблица 42
Характеристика паразитофауны молоди осетровых рыб в бассейнах ОРЗ Нижнего Дона и Кубани

Показатель	Виды рыб							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Количество АВ	5 (0.60)	6 (0.75)	2 (1.0)	2 (1.0)	5 (1.0)	3 (1.0)	4 (1.0)	2 (1.0)
Количество АЛ	2 (0.40)	2 (0.25)	—	—	—	—	—	—
Количество УС	1 (0.14)	—	—	—	—	—	—	—
Количество ШС	6 (0.86)	8 (1.0)	2 (1.0)	2 (1.0)	5 (1.0)	4 (1.0)	4 (1.0)	2 (1.0)
Доминантный вид по частоте встречаемости	<i>D. spathaceum</i> <i>T. pediculus</i> — <i>T. epizootica</i> <i>I. multifiliis</i> <i>T. acuta</i> <i>T. epizootica</i> <i>T. nigra</i>							
Характеристика доминантного вида	АЛ, ШС	АВ, ШС	—	АВ, ШС	АВ, ШС	АВ, ШС	АВ, ШС	АВ, ШС
Индекс Бергера-Паркера <i>D</i>	0.511	0.363	—	0.600	0.583	0.500	0.316	0.667
Выравненность видов <i>E</i>	1.118	1.254	1.442	1.40	1.106	1.279	1.427	1.324
Индекс Шеннона <i>H'</i>	2.175	2.608	1.0	0.971	1.781	1.406	1.978	0.918

ПРИМЕЧАНИЕ. АВ — автогенный вид; АЛ — аллогенный вид; УС — узкоспецифичный вид; ШС — широкоспецифичный вид. Цифры в скобках — доля соответствующих видов.

Таблица 43

Паразиты молоди осетровых рыб в прудах ОРЗ Нижнего Дона и Кубани

Паразит	Виды рыб, L						
	1 2.3–9.8 см	2 3.3–8.7 см	3 2.1–8.9 см	4 1.8–7.8 см	5 3.7–10.8 см	6 3.4–11.8 см	7 3.3–17.5 см
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	–	–	–	20 (0.06) 0.1–0.5	–	26.7 (0.15) 0.2–0.7	–
<i>Apiosoma piscicolum</i>	13.3 (0.03) 0.04–0.3	–	–	–	17.6 (0.3) 0.25–5	20 (0.4) 0.25–7.5	–
<i>A. amoebae</i>	–	13.3 (0.03) 0.04–0.3	–	13.3 (0.03) 0.04–0.3	–	–	–
<i>Trichodina nigra</i>	33.3 (0.13) 0.04–0.5	20 (0.04) 0.04–0.3	33.3 (0.11) 0.08–0.5	20 (0.03) 0.04–0.2	13.3 (0.04) 0.04–0.3	13.3 (0.03) 0.04–0.3	13.3 (0.02) 0.04–0.2
<i>T. pediculus</i>	26.7 (0.12) 0.4–0.7	–	20 (0.33) 0.04–3.2	–	33.3 (0.23) 0.04–2.2	33.3 (0.12) 0.04–0.5	–
<i>T. acuta</i>	53.3 (0.19) 0.08–0.5	–	60 (9.2) 0.6–22.5	–	13.3 (5.7) 0.3–7.5	20 (3.3) 0.1–10	33.3 (7.8) 0.25–12.5
<i>Trichodinella epizootica</i>	20 (0.1) 0.04–0.9	30 (0.09) 0.04–0.5	93.3 (0.5) 0.25–40	33.3 (0.13) 0.04–0.5	13.3 (0.7) 0.1–40	13.3 (0.4) 0.5–7	40.0 (0.4) 0.25–5
<i>Tripartiella bulbosa</i>	13.3 (0.03) 0.2–0.7	–	–	–	–	–	–
<i>Gyrodactylus elegans</i>	–	–	–	–	–	20 (0.9) 2–7	–
<i>Diplostomum spathaceum</i>	13.3 (0.2) 1–2	10 (0.3) 3	20 (0.4) 1–3	–	13.3 (0.4) 2	13.3 (0.2) 1–2	–
<i>D. paracaudum</i>	–	–	100 (2.3) 1–6	–	–	–	–
<i>Argulus foliaceus</i>	–	–	–	–	26.7 (1.3) 2–5	13.3 (0.4) 2–4	–
<i>A. coregoni</i>	–	–	–	–	26.7 (1.2) 2–5	–	–
Всего	7	4	6	4	8	9	3

ПРИМЕЧАНИЕ. Здесь и в табл. 44: 1 — *Acipenser gueldenstaedtii*; 2 — *A. baerii*; 3 — *A. stellatus*; 4 — *A. ruthenus*; 5 — *Huso huso*; 6 — *H. huso* × *A. ruthenus*; 7 — *A. gueldenstaedtii* × *A. baerii*. Над чертой: цифры без скобок — экстенсивность инвазии (%), в скобках — индекс обилия (экз.); под чертой — интенсивность инвазии (экз.).

Таблица 44

Характеристика паразитофауны молоди осетровых рыб в прудах ОРЗ Нижнего Дона и Кубани

Показатель	Виды рыб						
	1	2	3	4	5	6	7
Количество АВ	6 (0.86)	3 (0.75)	4 (0.67)	4 (1)	7 (0.88)	8 (0.89)	3 (1.0)
Количество АЛ	1 (0.14)	1 (0.25)	2 (0.33)	—	1 (0.14)	1 (0.11)	—
Количество УС	—	—	—	—	—	—	—
Количество ШС	7 (1)	4 (1)	6 (1)	4 (1)	8 (1)	9 (1)	3 (1)
Доминантный вид по частоте встречаемости	<i>D. spathaceum</i>	<i>T. epizootica</i>	<i>D. parasaucum</i>	<i>T. epizootica</i>	<i>T. pediculus</i>	<i>T. pediculus</i>	<i>T. epizootica</i>
Характеристика доминантного вида	АЛ, ШС	АВ, ШС	АЛ, ШС	АВ, ШС	АВ, ШС	АВ, ШС	АВ, ШС
Индекс Бергера-Паркера <i>D</i>	0.308	0.409	0.306	0.385	0.211	0.192	0.462
Выравненность видов <i>E</i>	1.316	1.349	1.289	1.428	1.375	1.370	1.347
Индекс Шеннона <i>H'</i>	2.568	1.878	2.307	1.981	2.859	3.089	1.483

ПРИМЕЧАНИЕ. АВ — автогенный вид; АЛ — аллогенный вид; УС — узкоспецифичный вид; ШС — широкоспецифичный вид. Цифры в скобках — доля соответствующих видов.

Появление в фауне паразитов трематод, широкоспецифичной аллогенной *Strigeidae* sp. и узкоспецифичной автогенной *S. semiarmatus*, обусловлено наличием в водоотстойниках большого количества моллюсков, являющихся промежуточными хозяевами трематод, и олигохет.

Вспышки численности диплостомид отмечались в 1995 г. у годовиков севрюги и русского осетра, что также свидетельствовало о присутствии в водоемах прудовиков сем. *Limnaeidae*.

В целом качественный и количественный состав фауны паразитов был достаточно однороден. Наибольшее число видов зарегистрировано у бестера (9), русского осетра и белуги (7 и 8 соответственно). В фауне паразитов выращиваемых рыб доминировали широкоспецифичные автогенные *T. epizootica*, *T. pediculus* и аллогенные *D. spathaceum*, *D. paracaudum*. Индекс доминирования Бергера-Паркера *D* колебался в пределах 0.192–0.462. Рассчитанные значения индекса биологического разнообразия Шеннона *H'* были выше, чем при выращивании в бассейнах — 1.483–3.089 (рис. 102).

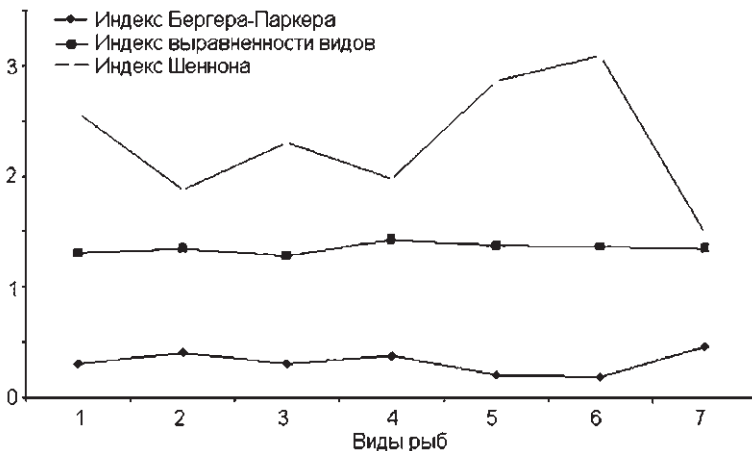


Рис. 102. Разнообразие фауны паразитов осетровых рыб, выращиваемых в прудах на ОРЗ:

1 — *A. gueldenstaedtii*; 2 — *A. baerii*; 3 — *A. stellatus*; 4 — *A. ruthenus*; 5 — *H. huso*; 6 — *H. huso* × *A. ruthenus*; 7 — *A. gueldenstaedtii* × *A. baeri*

Паразитофауна молоди осетровых рыб при товарном выращивании. Полный паразитологический анализ проведен у белуги (45 экз.), русского осетра (130 экз.), веслоноса (30 экз.) и гибридов осетровых (150 экз.). Состав фауны паразитов молоди осетровых рыб состоит из 22 видов (табл. 45, 46). Расширение списка паразитов произошло за счет простейших (*Trichodina mutabilis*, *T. rectangli rectangli*, *T. suleimanovi*), которые отмечены у бестера при выращивании в садках в Таганрогском заливе. Максимальное количество видов паразитов зарегистрировано у бестера — 20.

Таблица 45

**Паразиты молоди осетровых рыб при товарном выращивании в садках и прудах
на рыбоводных хозяйствах Азовского бассейна**

Паразит	Виды рыб, L				
	1 11–27.5 см	2 12.7–39.5 см	3 9.5–59.5 см	4 4–26.5 см	5 10.5–27.5 см
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	–	$\frac{20 (0.93)}{2-5}$	–	$\frac{30 (0.6)}{1.7-2}$	–
<i>Apiosoma piscicolum</i>	$\frac{15 (0.59)}{0.5-3.9}$	$\frac{46.7 (2.52)}{0.1-25.4}$	$\frac{20 (0.6)}{1-3}$	–	–
<i>Trichodina mutabilis</i>	–	$\frac{20 (0.06)}{0.1-0.2}$	–	–	–
<i>Trichodina suleimanovi</i>	–	$\frac{6.7 (0.02)}{0.3}$	–	–	–
<i>Trichodina nigra</i>	$\frac{36.2 (0.02)}{0.1-0.3}$	$\frac{46.7 (0.03)}{0.1-2.2}$	$\frac{47.1 (0.14)}{0.1-0.3}$	–	$\frac{13.3 (0.2)}{1-2}$
<i>T. rectangli rectangli</i>	–	$\frac{93.3 (19.6)}{0.3-25.2}$	–	–	–
<i>T. acuta</i>	$\frac{33.0 (0.53)}{0.1-1.6}$	$\frac{74.1 (2.7)}{0.1-3.7}$	$\frac{22.2 (0.03)}{0.1-0.2}$	–	$\frac{33.3 (0.3)}{0.25-5}$
<i>T. pediculus</i>	$\frac{30 (0.13)}{0.25-2.0}$	$\frac{20 (1.3)}{2-5}$	–	–	$\frac{23 (2.4)}{2-7}$
<i>Trichodinella epizootica</i>	$\frac{53.3 (0.07)}{0.1-1.1}$	$\frac{93.3 (0.05)}{0.1-36.6}$	$\frac{20 (0.08)}{0.1-3.9}$	–	$\frac{30}{0.1-5}$
<i>Gyrodactylus</i> sp.	–	–	–	$\frac{30 (2.5)}{2-7}$	–
<i>Diclybothrium armatum</i>	–	$\frac{15 (1.8)}{1-7}$	$\frac{80 (37)}{5-1000}$	–	–
<i>Proteocephalus</i> sp. 1.	$\frac{8 (1.7)}{2-4}$	$\frac{13.3 (3.3)}{6-16}$	–	–	–
<i>Nicolla skrjabini</i>	–	–	$\frac{16.7 (0.4)}{1-3}$	$\frac{93.3 (44.2)}{5-47}$	–
<i>Diplostomum paracaudum</i>	$\frac{20 (0.46)}{1-2}$	$\frac{20 (0.64)}{1-3}$	–	–	–
<i>D. spathaceum</i>	$\frac{20 (1.3)}{1-2}$	$\frac{86.7 (2.21)}{1-6}$	$\frac{20.0 (1.49)}{1-3}$	–	–
<i>Acanthocephalloides propinguis</i>	–	$\frac{10}{1}$	–	–	–
<i>Piscicola geometra</i>	–	$\frac{100}{1-7}$	–	–	–
<i>Ergasilus sieboldi</i>	$\frac{100}{56-237}$	$\frac{20}{2-7}$	–	–	–

Таблица 45 (окончание)

Паразит	Виды рыб, L				
	1 11–27.5 см	2 12.7–39.5 см	3 9.5–59.5 см	4 4–26.5 см	5 10.5–27.5 см
<i>Caligus lacustris</i>	$\frac{20}{1-2}$	$\frac{8.3}{1-2}$	—	—	—
<i>Lernaea elegans</i>	—	$\frac{10.0 (1)}{1}$	—	—	—
<i>Pseudotracheiastes stellatus</i>	—	$\frac{20.0 (1.5)}{1-2}$	—	—	—
<i>Argulus foliaceus</i>	$\frac{86.7 (6.13)}{1-9}$	$\frac{100 (7.8)}{1-23}$	—	—	—
Всего	11	20	7	3	4

ПРИМЕЧАНИЕ. Здесь и в табл. 46: 1 — *Huso huso*; 2 — *H. huso* × *Acipenser ruthenus*; 3 — *A. gueldenstaedtii*; 4 — *Polyodon spathula*; 5 — *A. gueldenstaedtii* × *A. baerii*. Над чертой: цифры без скобок — экстенсивность инвазии (%), в скобках — индекс обилия (экз.); под чертой — интенсивность инвазии (экз.).

Таблица 46

**Характеристика паразитофауны молоди осетровых рыб при товарном
выращивании в садках и прудах на рыбоводных хозяйствах Азовского бассейна**

Показатель	Виды рыб				
	1	2	3	4	5
Количество АВ	8 (0.73)	16 (0.80)	5 (0.71)	2 (0.67)	4 (1.0)
Количество АЛ	3 (0.27)	4 (0.20)	2 (0.29)	1 (0.33)	—
Количество УС	—	1 (0.05)	—	—	—
Количество ШС	11 (1)	19 (0.95)	7 (1)	3 (1)	4 (1)
Доминантный вид по частоте встречаемости	<i>E. sieboldi</i>	<i>P. geometra</i> , <i>A. foliaceus</i>	<i>D. armatum</i>	<i>N. skrjabini</i>	<i>T. acuta</i>
Характеристика доминантного вида	АВ, ШС	АВ, ШС	АВ, УС	АЛ, ШС	АВ, ШС
Индекс Бергера-Паркера <i>D</i>	0.237	0.121	0.354	0.609	0.435
Выравненность видов <i>E</i>	1.295	1.271	1.303	1.235	1.076
Индекс Шеннона <i>H'</i>	3.106	3.810	2.537	1.357	1.493

ПРИМЕЧАНИЕ. АВ — автогенный вид; АЛ — аллогенный вид; УС — узкоспецифичный вид; ШС — широкоспецифичный вид. Цифры в скобках — доля соответствующих видов.

Заросшие камышом берега прудов и лиманов являются хорошим субстратом для развития *Piscicola geometra* и *Argulus foliaceus*. Кроме этого, существует высокая вероятность контакта осетровых с аборигенными видами рыб, которые часто являются носителями паразитов. Среди последних одно из первых мест по зараженности занимает широкоспецифичный автогенный *A. foliaceus*. Инвазия данным видом молоди белуги (ЭИ — 80 %) и бестера (ЭИ — 100 %) вызвала гибель отдельных особей на оз. Цыганское. Интенсивность инвазии им составила для сеголетков белуги 1–9 экз., бестера 1–23 экз.

Вероятность заражения широкоспецифичным автогенным видом *P. geometra* увеличивается зимой, когда рыбы наименее подвижны и содержатся при высокой плотности посадки. При обилии водной растительности возрастает контакт рыб с пиявками, коконы которых к ней прикрепляются. В отдельные годы зараженность бестера в садках достигала 100 %. Паразиты локализовались на поверхности тела, в жабрах и ротовой полости рыб с интенсивностью инвазии 1–7 экз., вызывая единичную гибель рыб.

Заражение осетровых рыб паразитическими рачками *Ergasilus sieboldi*, *Caligus lacustris*, *Lernaea elegans* обычно не достигало эпизоотически значимых величин. Первые два вида были отмечены у белуги и бестера в садках в Таганрогском заливе. Заражение рачком *L. elegans* бестера было обусловлено, скорее всего, выращиванием карповых рыб в соседних прудах.

Кроме широкоспецифичных видов отмечено два узкоспецифичных автогенных — *Diclybothrium armatum* и *Pseudotracheiastes stellatus*.

Заражение 80 % молоди русского осетра первым видом произошло в прудах при совместном содержании со стерлядью, выловленной в р. Дон. Интенсивность инвазии отдельных экземпляров русского осетра достигала 1000 экз. Второй вид был отмечен у некоторых особей бестера при содержании в садках в Таганрогском заливе. Вероятно, заражение *P. stellatus* произошло от аборигенных осетровых.

Состав фауны паразитов со сложным циклом развития расширился за счет цестоды *Proteocephalus* sp. 1. и скребня *Acanthocephalloides propinguus*, что свидетельствует о включении в рацион питания планктонных ракообразных (*Cyclops*, *Eucyclops* и др.) и бокоплавов (Определитель ..., 1987). В фауне паразитов выращиваемых рыб доминировали широкоспецифичные автогенные *T. acuta*, *E. sieboldi*, *A. foliaceus*, *P. geometra*, аллогенный *N. skrjabini* и узкоспецифичный аллогенный *D. armatum*. Индекс доминирования Бергера-Паркера *D* колебался в пределах 0.121–0.609, а индекс биологического разнообразия Шеннона *H'* — 1.357–3.810 (рис. 103).

Паразитофауна молоди осетровых рыб в установках замкнутого водоснабжения. За время исследований всего было обнаружено пять видов паразитов, из которых три (*Amphilina foliacea*, *Diclybothrium armatum* и *Cystoopsis acipenseris*) были занесены в систему УЗВ вместе с русским осетром и стерлядью, отловленных в естественных водоемах.

Высокий уровень заражения *Trichodina nigra* и *Trichodinella epizootica* (ИИ — 5–316.3 экз.) был отмечен у 100 % годовиков донской стерляди при выращивании в бассейнах аквакомплекса ЮНЦ РАН. Двухгодовики бестера были

заражены менее интенсивно (ИИ — 1–24 экз.). Развитию инвазии способствовали высокая плотность посадки и органическое загрязнение воды в бассейнах.

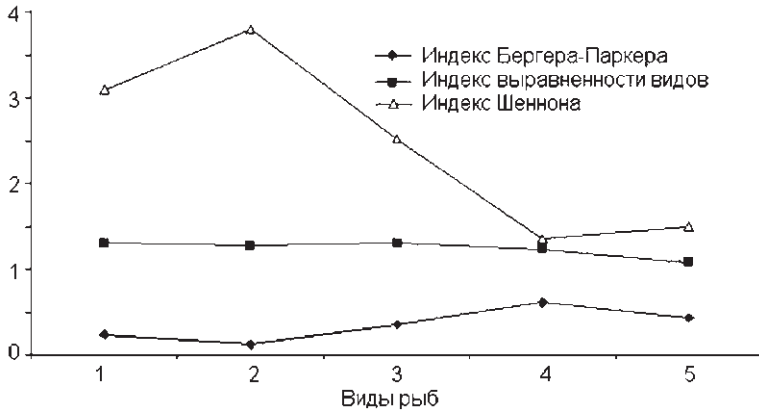


Рис. 103. Разнообразие фауны паразитов осетровых рыб при товарном выращивании:

1 — *Huso huso*; 2 — *H. huso* × *Acipenser ruthenus*; 3 — *A. gueldenstaedtii*; 4 — *Polyodon spathula*; 5 — *A. gueldenstaedtii* × *A. baerii*

Рыбоводные осетровые хозяйства Азовского бассейна характеризуются ограниченным составом выращиваемых рыб, в котором доминируют чистые линии при искусственном воспроизводстве и гибриды при товарном выращивании.

Возникновению и распространению инвазий способствовали уплотненные посадки рыб, повышенная окисляемость (> 15 мг O_2 /л) и пониженное содержание растворенного в воде кислорода (< 6 г/м³), а в случае с отдельными видами трематод — скопление в прудах-накопителях большого количества моллюсков.

В паразитофауне осетровых рыб выявлено 9 общих видов (рис. 104). Именно они формируют ядро паразитофауны осетровых рыб, выращиваемых в аквакультуре. В основном это широко распространенные виды паразитов, чаще имеющие прямой цикл развития. Кроме того, в фауне отмечены виды паразитов (*D. spathaceum*, *N. skrjabini*), развитие которых протекает с участием промежуточных хозяев — моллюсков. Диплостомоз в острой форме (церкариозный) особенно опасен для ранней молоди осетровых рыб (Шигин и др., 2004).

При выращивании в бассейнах на осетровых рыбоводных заводах наиболее широко представлены инфузории сем. *Trichodinidae* (*T. nigra*, *T. acuta*, *T. pediculus*, *T. epizootica*). Характерно, что широкоспецифичные виды с практически одинаковой интенсивностью заражают всех выращиваемых осетровых рыб. Высокая зараженность *Ichthyophthirius multifiliis* отмечена только для веслоноса. У других видов осетровых рыб частота встречаемости и интенсивность инвазии этим паразитом не была высокой (табл. 41).

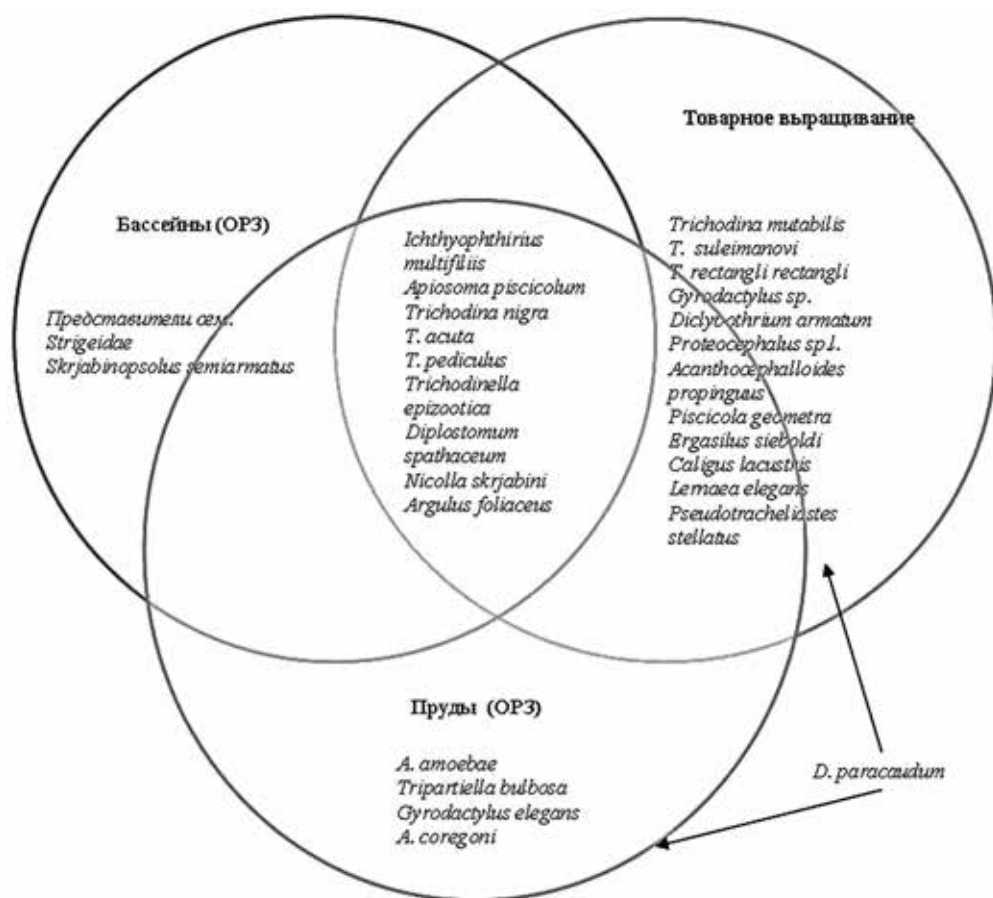


Рис. 104. Структура паразитофауны молоди осетровых рыб при разных условиях выращивания на рыбоводных хозяйствах Азовского бассейна

В периферической части структуры паразитофауны осетровых выявлены трематоды *Strigeidae* sp. и специфичный для них *S. semiarmatus*. Заражение первым видом обусловлено наличием в водоотстойниках большого количества моллюсков, его промежуточных хозяев, продуцирующих в воду церкарий. Второй вид был выделен из кишечника производителя русского осетра, выловленного из естественного водоема, где он мог заразиться *S. semiarmatus* при питании олигохетами.

В прудах на осетровых рыбоводных заводах по-прежнему преобладают виды с прямым циклом развития — простейшие, моногенеи и ракообразные. Сравнение выборок русского осетра, севрюги, белуги, бестера по частоте встречаемости паразитов показало, что видовое разнообразие паразитов выше в прудах и садках осетровых рыбоводных заводов по сравнению с бассейнами (2.79 и 1.79 соответственно). При сопоставлении условий выращивания отмечается более высокая зараженность рыб всех исследуемых видов в прудах и садках. У бестера эти различия статистически достоверны

($t = -2.74$, $p < 0.01$). Это свидетельствует об усложнении видовой структуры и повышении частоты встречаемости паразитов в прудах и садках по сравнению с бассейнами.

В периферической части структуры паразитофауны осетровых появляются *Tripartiella bulbosa* (паразит растительноядных рыб), *Gyrodactylus elegans* (паразит карповых), *Argulus coregoni* (чаще паразит лососевых рыб) (рис. 104). Присутствие этих видов связано с выращиванием осетровых совместно с растительноядными и карповыми рыбами. *Apiosoma amoebae* встречается преимущественно на колюшке девятииглой и для осетровых случайный паразит. *Diplostomum paracaudum* является возбудителем широко распространенного заболевания диплостомоза.

Вероятность заражения осетровых паразитами со сложным циклом развития, а именно трематодами, более высока в прудах, так как возрастает вероятность контакта рыб с промежуточными хозяевами паразитов. Случаи заражения молоди осетровых диплостомидами в прудах рыбоводных заводов свидетельствуют о загрязнении прудовиками сем. Limnaeidae водоемов-отстойников, питающих бассейны. Моллюски выделяют в воду церкарии (подвижные инвазионные стадии), которые заносятся в пруды вместе с водой.

При товарном выращивании происходит расширение видового состава паразитов (рис. 104). Анализ изменений, происходящих в составе паразитофауны, был проведен при сравнении выборок русского осетра, белуги и бестера по частоте встречаемости паразитов. Показано, что видовое разнообразие паразитов при товарном выращивании выше по сравнению с выращиванием в бассейнах рыбоводных заводов (3.19 и 1.52 соответственно). У белуги ($t = -2.32$; $p < 0.05$) и бестера ($t = -4.43$, $p < 0.001$) эти различия статистически достоверны, что свидетельствует об усложнении видовой структуры и повышении частоты встречаемости паразитов при товарном выращивании.

В периферической части структуры паразитофауны (рис. 104) отмечены *T. mutabilis*, *T. rectangli*, *T. suleimanovi*, обнаруженные у бестера при выращивании в садках в Таганрогском заливе. Возникновению и распространению инвазии способствовали высокие плотности посадки рыб и напряженный гидрохимический режим (повышенная окисляемость и пониженное содержание растворенного в воде кислорода), характерный для летнего времени, и контакт с аборигенными видами рыб.

Присутствие в фауне *Gyrodactylus* sp. и *Lernaea elegans*, скорее всего, связано с содержанием в соседних садках карпа. Последний вид регистрируется у карпа в рыбоводных хозяйствах Азовского бассейна с высокой экстенсивностью и интенсивностью инвазии.

В паразитофауне отмечены и виды, характерные для широкого круга рыб, — *Piscicola geometra*, *Ergasilus sieboldi*, *Caligus lacustris*. Заражение ими связано с аборигенными рыбами, контакт с которыми в садках возрастает.

В состав фауны паразитов со сложным циклом развития вошли цестода *Proteocephalus* sp. 1. и скребень *Acanthocephalloides propinguus*, что, как мы уже указывали, свидетельствует о питании рыб циклопами и бокоплавами.

Зарегистрировано два узкоспецифичных автогенных вида: *Diclybothrium armatum* и *Pseudotracheliastes stellatus*. Первый вид был обнаружен при выращивании русского осетра в прудах, куда была выпущена стерлядь из р. Дон, ставшая источником заражения. Второй вид зарегистрирован у бестера при выращивании в садках в Таганрогском заливе. В обоих случаях источником заражения служили аборигенные виды осетровых рыб.

Таким образом, в составе паразитофауны молоди осетровых рыб, выращиваемой на рыбоводных хозяйствах Азовского бассейна, выявлено 30 видов. Фауне паразитов осетровых рыб характерна высокая однородность, 9 видов составляли ее ядро.

Наибольшее видовое разнообразие паразитов (22) отмечено при товарном выращивании в прудах и садках. Это связано с более длительным сроком содержания рыб и возрастанием вероятности контакта с «инвазионным» началом, т. е. с промежуточными хозяевами паразитов и аборигенными рыбами.

Полученные паразитологические данные позволяют утверждать о преобладании в фауне паразитов видов с прямым циклом развития. Это обусловлено использованием искусственных кормов в аквакультуре и проведением ветеринарно-санитарных мероприятий, что способствует разрыву жизненных циклов и снижению вероятности встречаемости паразитов с их промежуточными хозяевами.

3.3.3. Адаптационные реакции организма осетровых рыб на моделирование условий окружающей среды

Применяемые сегодня технологии при выращивании животных, в том числе и рыб, сопровождаются стрессовыми ситуациями, при этом запускается целый каскад эндогенных биохимических реакций, которые вызывают развитие окислительного стресса и нарушение обмена веществ (Ланкин и др., 2001). Вполне очевидно, что процесс создания современных технологий моделирования оптимальных условий при выращивании различных видов рыб, в том числе осетровых и их гибридов, предполагает изучение особенностей адаптационной реакции физиологических систем культивируемых видов на различные параметры среды.

Среди большого многообразия абиотических факторов, влияющих на функциональное состояние осетровых рыб, определяющее значение имеет соленость среды обитания (Физиолого-биохимические ..., 2010; Динамика ..., 2012). В естественной среде распределение осетровых в море происходит в соответствии с оптимальными солевыми и температурными границами, причем молодь этих рыб существенно опережает по темпу роста особей, выращиваемых в пресной воде (Шелухин и др., 1990; Ходоревская и др., 2007; Физиолого-биохимические ..., 2010).

Помимо оптимизации солености, один из направлений усовершенствования биотехники разведения рыб в установках замкнутого цикла является применение средств адаптогенного (антиоксидантного) действия, в частности витаминов и микроэлементов (Регулирование ..., 2010).

Исключительно важную роль для инактивирования процесса окисления полиненасыщенных жирных кислот и стабилизации клеточных мембран играют витамин Е (α -токоферол) и микроэлемент селен (Se) (Витамины ..., 1970, 1974; Hung et al., 1981; Cowey, 1983). Селен может сокращать потребность животного в витамине Е (Bell et al., 1985). Считается целесообразным вводить витаминно-минеральный комплекс Е-селен в состав комбикорма, что позволяет предохранять организм рыб от токсического действия окисленных жиров (Мясников, 2007; Громова, Гоголева, 2010).

Немногочисленные исследования на рыбах показали, что применение Е-селена способствует нормализации морфологических и биохимических показателей крови, повышает репродуктивные функции рыб и стимулирует рост и развитие молоди (Сергеева, 1989; Балым, 2009). Вместе с тем, результаты этих исследований не дают объективной картины получаемого эффекта, в том числе и на осетровых рыбах (Овчинникова, 2005). В рамках решения общей задачи практического применения селеносодержащих препаратов для защиты рыб от токсического поражения метаболитами перекисных процессов весьма актуальной является биологическая оценка влияния препарата Е-селен на физиологические показатели русско-ленского осетра.

Исследования были выполнены в лаборатории водных биоресурсов и аквакультуры на базе экспериментального аквариального комплекса «Кагальник» Южного научного центра РАН. В качестве объекта исследований использовали молодь гибрида русский осетр \times ленский осетр (*Acipenser ruthenus* Linnaeus \times *Acipenser baerii* Brandt). Экспериментальных рыб выращивали в установке замкнутого водоснабжения с постоянным термическим (19–21 °С) и гидрохимическим (O_2 — 60–90 %, рН — 7.0–7.6) режимами.

При исследовании влияния солености молодь содержалась в пресной (контроль) и соленой (5 ‰, опыт) воде. Средняя масса рыб в начале эксперимента в опыте была 46.14 ± 1.99 г, в контроле — 51.73 ± 1.89 г. Объем контрольной и опытной групп рыб составил по 30 экз.

Для исследования влияния Е-селена на рыб были проведены две серии экспериментов при использовании низких (300 мкг/кг корма) и высоких (2000 мкг/кг корма) концентраций препарата. В первой серии экспериментов начальная средняя масса рыб составила в опыте 133.4 ± 7.1 г, в контроле — 125.8 ± 6.8 г; во второй — 217.7 ± 7.2 г и 240.8 ± 8.3 г соответственно. Объем контрольной и опытной групп рыб составил в первой серии опытов по 30 экз., во второй — по 106 экз.

Кормление проводили продукционным комбикормом фирмы «БИОМАР» № 3–4. Суточную норму кормления определяли по специальным кормовым таблицам (Технологии ..., 2002). В экспериментах с ветеринарным препаратом Е-селен в корм для рыб в опытных вариантах его вводили путем орошения. Нормы введения в комбикорм определяли на основании анализа научной литературы и доз, принятых в сельском хозяйстве (Овчинникова, 2005; Морфологические ..., 2007; Селен ..., 2007; Трифионов, Евсеева, 2008; Биологическая ..., 2012).

Результаты выращивания оценивали путем сравнения показателей абсолютного и среднесуточного приростов, среднесуточной скорости роста, коэффициентов массонакопления и упитанности (Правдин, 1966; Стандартная ...,

1978; Castell, Tiewes, 1979; Купинский и др., 1985). Для анализа гематологических показателей кровь у рыб брали прижизненно из хвостовой вены с помощью медицинского шприца. Физиологическое состояние оценивали по содержанию в крови гемоглобина, сывороточного белка, общих липидов, холестерина и СОЭ (Van Kampen, Zijlstra, 1961; Zolner, Kirch, 1962; Trinder, 1969; Knight et al., 1972; Филиппович и др., 1975). При интерпретации результатов физиологического состояния экспериментальных рыб учитывались полученные ранее данные о том, что при длительном содержании молоди проходных осетровых в прудах в пресной воде их солеустойчивость может заметно снижаться, и им потребуется время для адаптации (Лукияненко и др., 1984).

Материалы обработаны вариационно-статистическими методами (Лакин, 1990). При этом использовали элементы статистического анализа с определением стандартной ошибки. Сравнительные признаки оценивали с помощью критерия достоверности Стьюдента.

Значительная часть экспериментальных работ по адаптивным возможностям осетра, белуги, севрюги и стерляди в основном проведена на чистых линиях. Однако в эксперименте были использованы и гибриды (в частности, гибрид русского и ленского осетров).

Естественной средой, стабилизирующей уровень и направленность обменных процессов, для русского осетра в летний период является вода соленостью 4–7 ‰ при температуре 20–24 °С. Ленский осетр предпочитает обитать в пресных водах, но хорошо адаптируется и к солености 5 ‰ (Краюшкина, 1967; Физиолого-биохимические ..., 2010). Для замкнутых рыбоводных систем параметры оптимальной солености не определены (Биохимические ..., 2007). Вместе с тем, в проведенных нами ранее экспериментах было установлено, что вода соленостью 3–5 ‰ стимулировала рост молоди гибрида стерлядь × белуга при выращивании в установке замкнутого цикла (Григорьев и др., 2011).

В течение первой недели эксперимента рыба (в опыте и контроле) содержалась в пресной воде и адаптировалась к замкнутому циклу. В этот период в обоих вариантах она росла с одинаковой скоростью (табл. 47), прирост массы составил примерно 5 %. После помещения экспериментальных рыб в воду с соленостью 5 ‰ в течение двух последующих недель рост ее массы не только приостановился, но наблюдалось и снижение. Об этом свидетельствует динамика абсолютного и среднесуточного приростов, среднесуточная скорость роста, коэффициенты массонакопления и упитанности. Вероятно, в этот период особи гибрида адаптировались к новым условиям среды.

Следует отметить, что процесс адаптации имел ступенчатый характер, поскольку темп снижения массы к концу второй недели содержания в соленой воде замедлился.

Условия содержания экспериментальных рыб в замкнутом цикле и адаптивное снижение объема выделяемой мочи у рыб в солевой среде значительно усложнили процесс адаптации опытных рыб по сравнению с контрольными на первых этапах выращивания. Однако через две недели после помещения рыб в солевую среду прирост их массы значительно ускорился и превысил его первоначальный темп по всем параметрам, в том числе и в сравнении с особями в пресной воде.

Таблица 47

**Показатели роста гибрида русско-ленского осетра при выращивании
в соленой (5 ‰) и пресной воде (n = 30 экз.)**

Показатель	Продолжительность эксперимента				
	7 сут.	14 сут.	21 сут.	28 сут.	35 сут.
Абсолютный прирост, г	10.15 (10.61)	-4.15 (0.77)	-1.21 (8.16)	13.26 (8.09)	8.99 (1.29)
Среднесуточный прирост, г	1.45 (1.52)	-0.59 (0.11)	-0.17 (1.17)	1.89 (1.16)	1.28 (0.18)
Среднесуточная скорость роста, %	2.88 (2.7)	-1.09 (0.18)	-0.34 (1.75)	3.36 (1.55)	1.89 (0.23)
Коэффициент массонакопления	0.11 (0.1)	-0.04 (0.01)	-0.01 (0.07)	0.13 (0.06)	0.08 (0.01)
Коэффициент упитанности	0.31 (0.3)	0.26 (0.27)	0.26 (0.28)	0.29 (0.2)	0.3 (0.29)

ПРИМЕЧАНИЕ. Цифры без скобок — опыт; цифры в скобках — контроль.

В бассейне с пресной водой прирост массы сохранялся на протяжении всего эксперимента, хотя отмечалось значительное замедление темпа роста.

За последнюю неделю выращивания в опыте отмечено значительное увеличение абсолютного и среднесуточного приростов по сравнению с контролем на 86 %, среднесуточной скорости роста и коэффициента массонакопления — на 87 %.

Одними из важнейших критериев, по которым оценивается физиологическое состояние рыб, являются гематологические показатели. При обитании осетровых в естественной среде нормой принято считать следующие значения этих показателей: гемоглобин — 50–80 г/л, сывороточный белок — 28–40 г/л, сывороточные липиды — 3–4 г/л, холестерин — 1.0–2.8 ммоль/л, СОЭ — 2–4 мм/ч (Шелухин, 1971; Биохимические ..., 2007).

При содержании рыб в пресной воде практически все исследуемые гематологические показатели (СОЭ, гемоглобин, общие сывороточные липиды, холестерин) находились в пределах нормы, характерной для осетровых рыб в естественной среде (рис. 105, 106).

Концентрация же сывороточного белка в обоих вариантах в начале эксперимента была ниже нормы (рис. 107), что часто наблюдается у молоди осетровых при выращивании в условиях рыбоводных заводов в пресной воде (Лукьяненко и др., 1984).

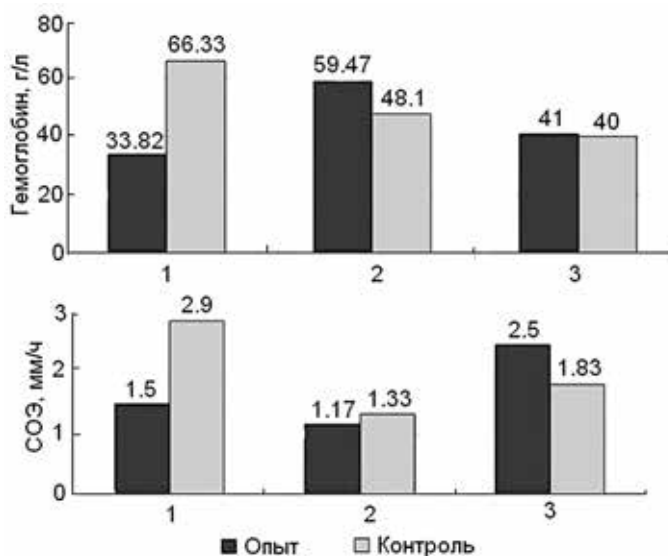


Рис. 105. Динамика гемоглобина и СО₂ у русско-ленского осетра при выращивании в соленой (5 ‰) и пресной воде (n = 12 экз.). Здесь и на рисунках 106, 107 по оси абсцисс — продолжительность эксперимента:

1 — начало; 2 — 14 сут.; 3 — 28 сут.

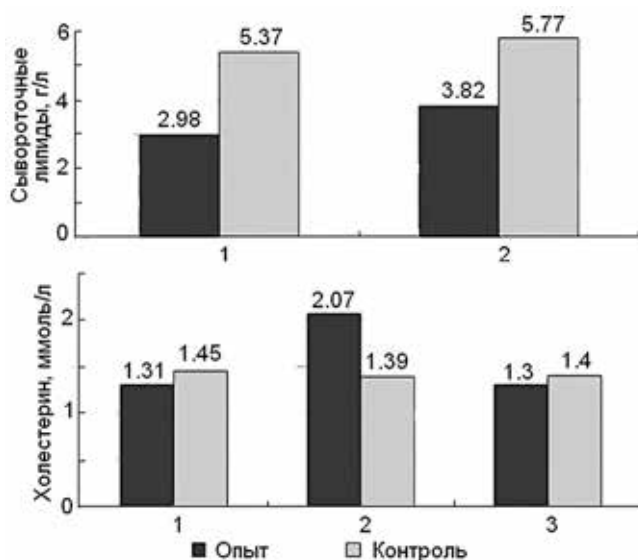


Рис. 106. Динамика общих сывороточных липидов и холестерина у русско-ленского осетра при выращивании в соленой (5 ‰) и пресной воде (n = 12 экз.)

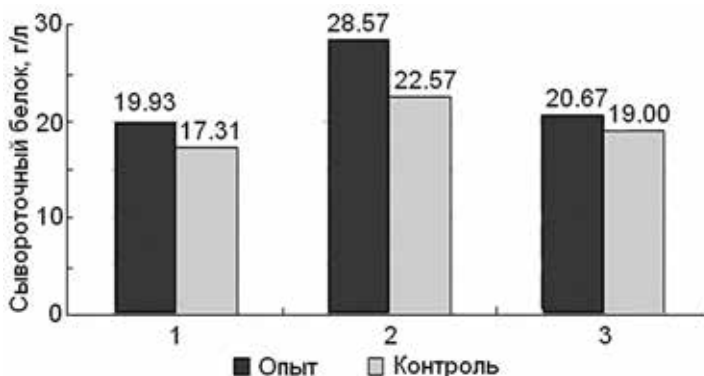


Рис. 107. Динамика общего сывороточного белка у русско-ленского осетра при выращивании в соленой (5 ‰) и пресной воде (n = 12 экз.)

В наиболее критический период адаптации, когда у рыб в соленой воде все параметры, характеризующие темп прироста массы, снизились до отрицательных величин, физиологические показатели, характеризующие окислительный, белковый и липидный обмены, увеличились на 30–45 % ($p < 0.05$). Это результат адаптивной реакции физиологических систем опытных рыб как к условиям выращивания в замкнутом цикле, так и к солености. Поэтому при моделировании условий содержания рыб в солевой среде в установках замкнутого цикла особое внимание следует уделять системам детоксикации метаболитов (Краюшкина, 1967; Лукьяненко и др., 1984).

Аналогичная, но менее выраженная, тенденция по динамике физиологических показателей выявлена у рыб и в пресной воде. Адаптационный процесс у экспериментальных рыб завершается возвращением уровня обмена к исходному состоянию, которое достоверно не различается у рыб в опыте и контроле.

Полученные результаты подтверждают сведения о том, что оптимальная солевая среда после адаптации к ней вначале стабилизирует функциональное состояние рыб, уменьшая последствия воздействия на них условий замкнутого цикла, а в дальнейшем значительно стимулирует темп прироста массы (Физиолого-биохимические ..., 2010; Григорьев и др., 2011).

В результате проведенных исследований влияния препарата Е-селен на осетровых рыб выявлено, что абсолютный и среднесуточный приросты молоди, выращенной на комбикорме с добавкой Е-селена в концентрации 300 мкг/кг, были выше на 8–9 % по сравнению с контролем. Этой же динамике соответствовала и изменчивость коэффициента массонакопления и среднесуточная скорость роста. Их значения в опытном варианте были выше на 4.5 и 1.4 % соответственно (рис. 108).

Таким образом, при введении в корм Е-селена в концентрации 300 мкг/кг увеличение показателей роста у опытных рыб, по сравнению с контрольным вариантом, было незначительное.

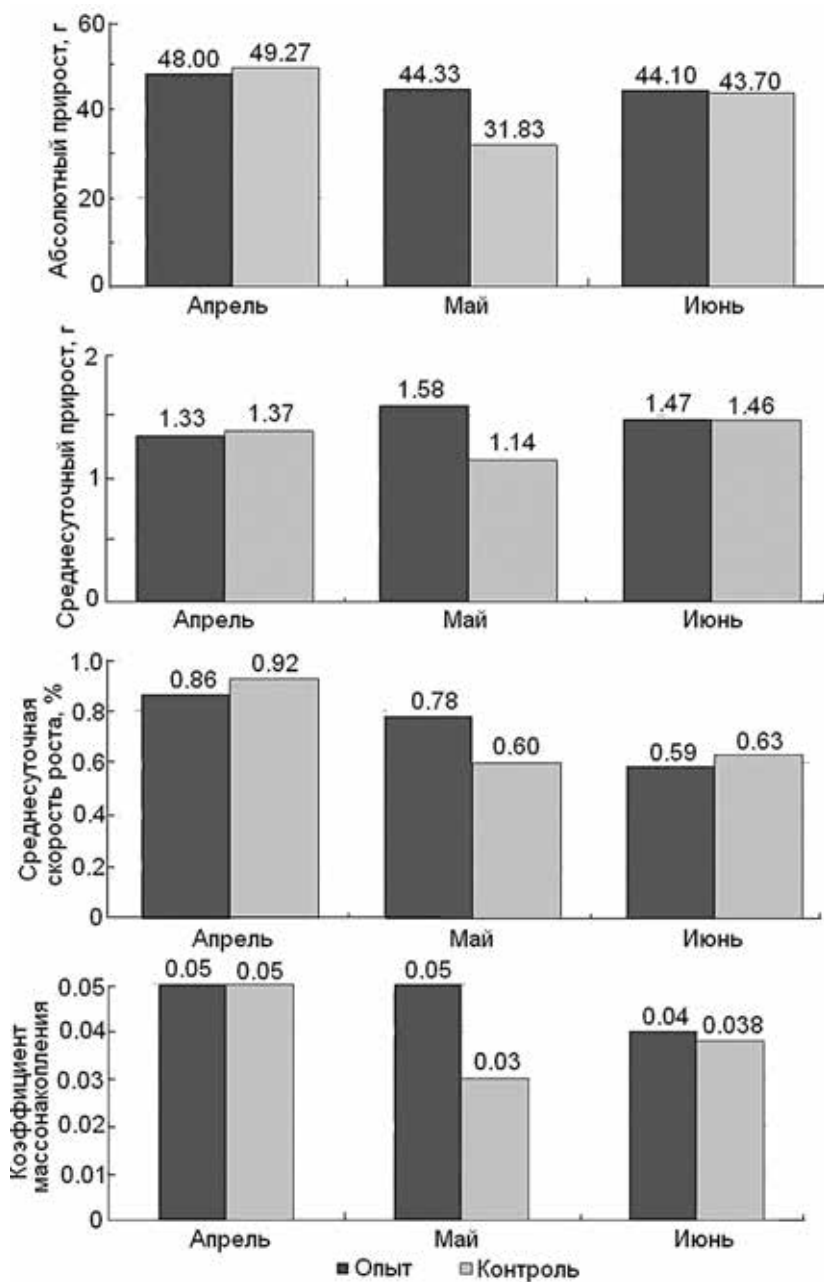


Рис. 108. Показатели роста русско-ленского осетра при введении в корм Е-селена в концентрации 300 мкг/кг (n = 30 экз.)

Для оценки физиологического состояния рыб были проведены исследования гематологических показателей. Гемоглобин и СОЭ, характеризующие в определенной степени окислительный обмен и наличие воспалительных процессов, в течение всего периода исследований находились в пределах нормы у рыб контрольной и опытной групп (рис. 109). Явных признаков влияния Е-селена на динамику гемоглобина не выявлено. Более высокий уровень СОЭ у опытных рыб, возможно, обусловлен применением Е-селена.

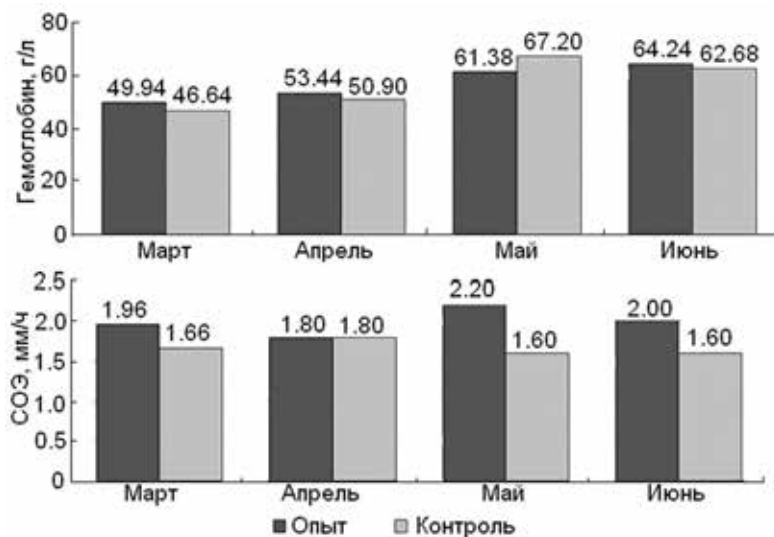


Рис. 109. Динамика гемоглобина и СОЭ у русско-ленского осетра при введении в корм Е-селена в концентрации 300 мкг/кг ($n = 30$ экз.)

Концентрация сывороточного белка в контроле и опыте изменялась в пределах нижней границы нормы (28–40 г/л). Вместе с тем, уровень сывороточного белка у рыб в опытной группе в процессе выращивания был ниже на 3–7 %, что может свидетельствовать о более эффективной утилизации компонентов потребляемых кормов при добавлении Е-селена (рис. 110).

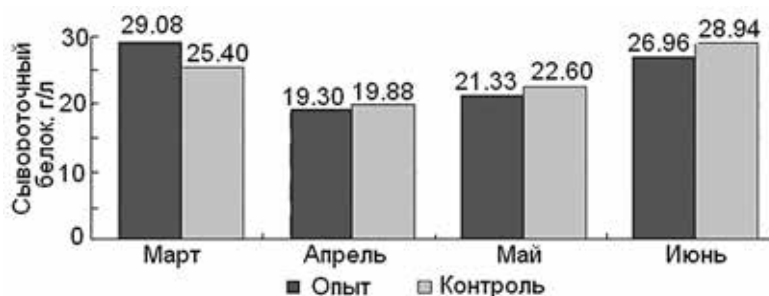


Рис. 110. Динамика общего сывороточного белка у русско-ленского осетра при введении в корм Е-селена в концентрации 300 мкг/кг ($n = 30$ экз.)

В обоих вариантах эксперимента концентрация холестерина изменялась в значительных пределах, в отдельные периоды превышая норму в 2–2.5 раза (рис. 111). У рыб, которым в корм добавляли Е-селен, отмечался более высокий уровень холестерина, что можно считать результатом стимуляции Е-селеном активности липидного обмена, направленной на поддержание энергетических и субстратных потребностей этих рыб.

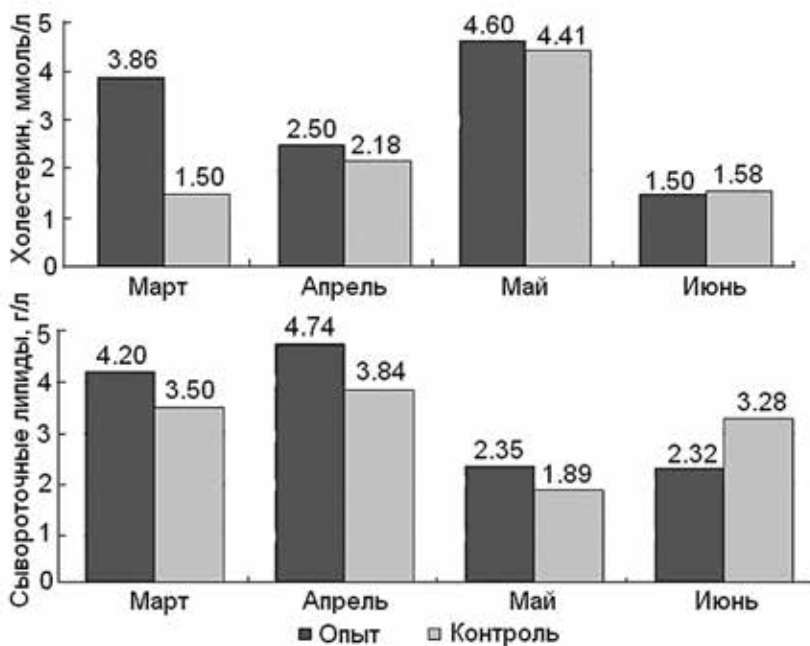


Рис. 111. Динамика холестерина и общих сывороточных липидов у русско-ленского осетра при введении в корм Е-селена в концентрации 300 мкг/кг ($n = 30$ экз.)

Концентрация сывороточных липидов у опытных и контрольных рыб соответствовала ее значениям (3–4 г/л) у осетровых в естественной среде.

В среднем за период исследований у рыб, которым добавляли в корм Е-селен, концентрация липидов в крови была на 8 % выше, чем в контроле. Однако к концу эксперимента отмечено снижение концентрации липидов в крови опытных рыб по сравнению с контрольными на 29 % (достоверность при $p < 0.001$). Возможно, на уровень обмена накладываются его сезонные изменения даже в условиях замкнутого цикла. Стимуляция же липидного обмена связана с применением Е-селена за счет снижения уровня перекисидации жирных кислот (Сергеева, 1989).

Изучение динамики показателей роста гибрида русско-ленского осетра при введении в корм Е-селена в концентрации 2000 мкг/кг показало, что этот витаминно-минеральный комплекс стимулирует рост рыб (рис. 112).

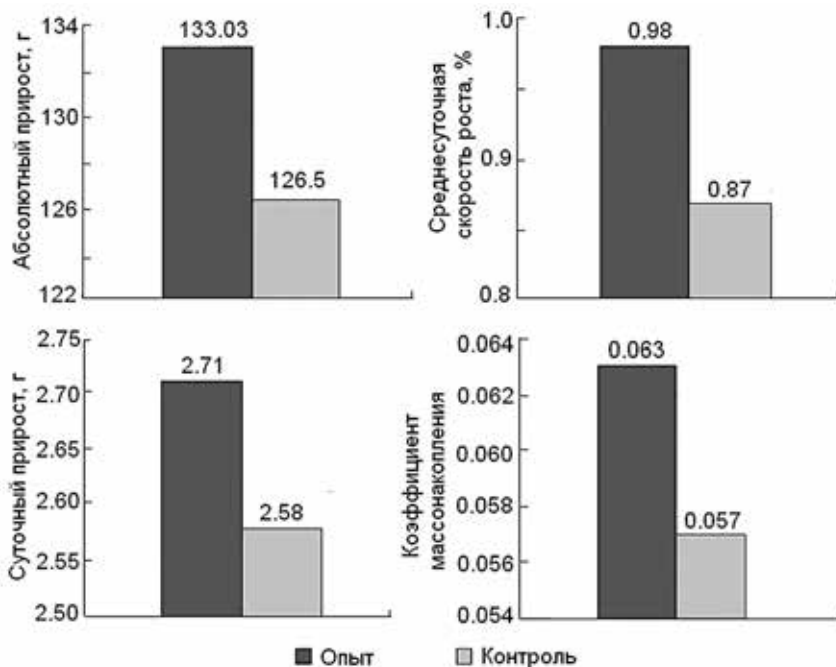


Рис. 112. Показатели роста русско-ленского осетра при введении в корм Е-селена в концентрации 2000 мкг/кг ($n = 106$ экз.)

Анализ физиологического состояния экспериментальной молодежи выявил, что концентрация гемоглобина у рыб в опыте и контроле находилась в пределах нормы, характерной для осетровых рыб в естественной среде (50–80 г/л). Значения СОЭ в обоих вариантах были заметно выше, чем норма (2.0–2.4 мм/ч). В свою очередь, СОЭ у рыб в опыте была выше на 33 %, чем у контрольных рыб. Повышенный уровень СОЭ в опытном варианте, скорее всего, связан с изменением соотношения белковых фракций в результате применения Е-селена (рис. 113).

Применение Е-селена существенно не сказалось на уровне белкового обмена. Концентрация сывороточного белка в обоих вариантах колебалась в пределах нижней границы нормы (28–40 г/л) (рис. 114).

Уровень холестерина у рыб в опытном варианте превышал показатели, характерные для осетровых рыб в естественной среде (1.0–2.8 ммоль/л). В сравнении с контролем этот показатель был выше на 40 % (рис. 115). Возможно, это повлияло на положительную динамику массовых характеристик у рыб, которые потребляли корм с Е-селеном.

Содержание липидов в крови у рыб в опыте и контроле в исходном состоянии находилось в пределах нормы (3–4 г/л). В конце эксперимента выявлена тенденция резкого снижения липидов в крови у рыб в опытном варианте на 54 %, в контроле на 10 %. Причем, концентрация липидов в крови рыб в опыте была ниже на 40 %, нежели в контроле (достоверность при $p < 0.001$).

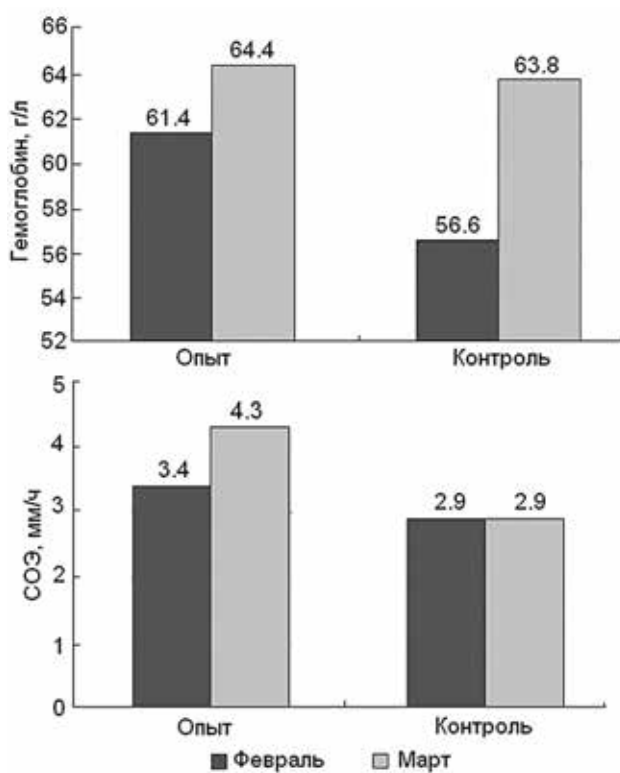


Рис. 113. Динамика гемоглобина и СО₂ у русско-ленского осетра при введении в корм Е-селена в концентрации 2000 мкг/кг (n = 30 экз.)

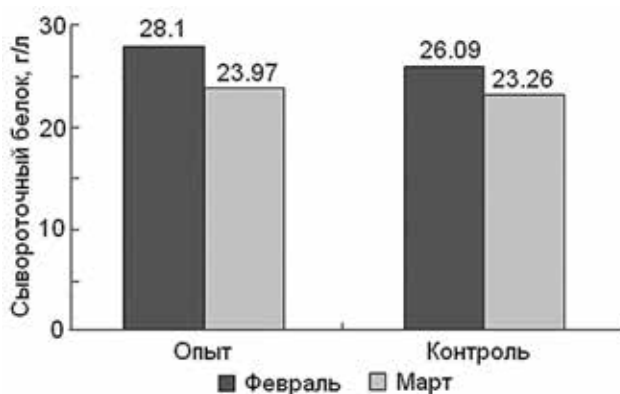


Рис. 114. Динамика сывороточного белка у русско-ленского осетра при введении в корм Е-селена в концентрации 2000 мкг/кг (n = 30 экз.)

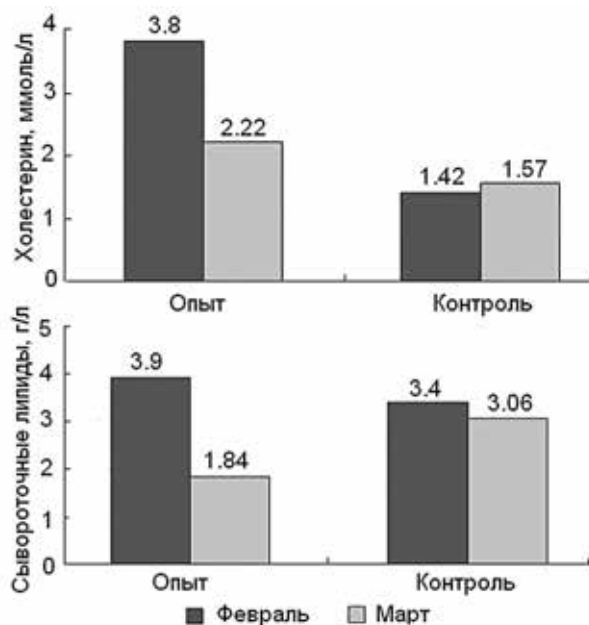


Рис. 115. Динамика холестерина и общих липидов у русско-ленского осетра при введении в корм Е-селена в концентрации 2000 мкг/кг (n = 30 экз.)

Выявленную динамику липидов, как и в случае с динамикой холестерина, можно объяснить хорошей утилизацией этих компонентов под влиянием высоких концентраций Е-селена, что привело к стимуляции роста показателей массы.

Введение Е-селена в примененных дозах способствовало лучшему усвоению белковых и липидных компонентов корма и соответственно увеличению массы выращиваемых рыб.

Таким образом, в результате проведения исследований по влиянию солевой среды и препарата Е-селен на рост и физиологические показатели организма осетровых рыб при выращивании в искусственных условиях установлено повышение адаптивных возможностей молоди русско-ленского осетра.

Глава 4

МОРСКИЕ ПТИЦЫ И МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

4.1. ОРНИТОФАУНА ЗАПАДНОГО ПРИБРЕЖЬЯ О. ВАЙГАЧ И ПРИЛЕГАЮЩИХ ОСТРОВОВ

Акватория юго-восточной части Баренцева моря, так называемое Печорское море, играет важную роль в жизни морских и водоплавающих птиц. В свободный от льда период здесь размножаются, линяют и останавливаются в ходе миграций сотни тысяч особей разных видов (Атлас ..., 2002). Особый интерес у исследователей изначально вызывала орнитофауна о. Вайгач, одного из наиболее крупных островов в регионе. В 1960 году было проведено первое авифаунистическое обследование острова, определены районы массовой концентрации водоплавающих птиц. Было установлено, что на небольших островках у его западного побережья размножается типично морской вид уток — обыкновенная гага *Somateria mollissima*, а прилегающие воды служат местом ее линьки (Карпович, Коханов, 1967). Известно, что обыкновенная гага является хорошим индикатором состояния морских экосистем, и с этой точки зрения наблюдения за развитием ее локальной популяции имели преимущество. Тем не менее, последующими орнитологическими исследованиями наиболее полно были охвачены только внутренние районы острова (Калякин, 1988, 1993; Морозов, 2001). Информация о численности и распространении птиц в узкой прибрежной полосе западного побережья острова и прилегающих к ней районах акватории была отрывочной и крайне скудной. В последнее время, учитывая начало промышленного освоения нефтяных месторождений на шельфе Печорского моря, данные такого рода особенно востребованы. В случае аварийных ситуаций именно эти районы могут подвергнуться нефтяному загрязнению, губительному для морских и водоплавающих птиц.

В основе нашей работы лежат экспедиционные наблюдения (13–17 августа 2002 г., 28 июля–2 августа 2007 и 2010 гг.) в районах западного побережья о. Вайгач и прилегающих акваторий. Обследованы губы Дыроватая, Лямчина (с островами Губистый, Большой и Малый Цинковый), Красная (с островами), наиболее западный участок побережья в проливе Югорский Шар. На акваториях прибрежных районов у западного побережья о. Вайгач получены данные о численности морских и водоплавающих птиц с борта научно-исследовательского судна «Профессор Владимир Кузнецов», двигавшегося вдоль берега на удалении 2–5 км. В 2002 году работы выполнены у северо-западной части побережья, от губы Дыроватая до губы Лямчина, проведены стационарные учеты птиц в западной части акватории пролива Югорский Шар в районе бывшего населенного пункта Хабарово, в 2007 и 2010 гг. — на юго-западном

участке от населенного пункта Варнек до западного устья Югорского Шара. Учеты птиц с суши в районах губ Дыроватая, Лямчина и Красная выполнены во время исследования береговой полосы и прилегающей к ней акватории шириной примерно 500 м. Общая протяженность сухопутных маршрутов в этих районах составила по 10 км в каждом из них. Для осмотра островов использовали моторную лодку. Учет птиц на островах был произведен по всей площади.

Погодные и экологические условия в сезоны наблюдений существенно различались. В 2002 году они были близки к средним многолетним. Но для летнего периода была характерна низкая численность леммингов на юге и их отсутствие на севере острова. В 2007 году погодные условия в целом были сходны с условиями 2002 г., но численность леммингов на юге острова можно охарактеризовать как среднюю. В период наблюдений 2010 г. численность леммингов на всем западном побережье острова была низкой. В конце июля западное побережье острова подверглось воздействию шторма, в ходе которого скорость ветра достигала 30 м/с. Низменные участки побережья и мелкие острова в губах Дыроватая, Лямчина и Красная при высоком подъеме уровня моря (из-за нагонного ветра) частично были залиты морской водой. На многих участках островов штормовыми волнами был разрушен почвенный слой. Все эти факторы, несомненно, оказали существенное воздействие на успешность размножения и распределение гнездящихся птиц.

Данные наблюдений за 2002 и 2007 гг. были частично опубликованы (Краснов, 2004, 2011), но полный комплекс собранных нами материалов представлен впервые.

За время наблюдений было зарегистрировано 49 видов птиц. Численность птиц (без учета птенцов в выводках) представлена в таблицах 48–51. Установлено, что на западном побережье о. Вайгач и прилегающих районах акватории во второй половине лета наиболее многочисленными являются водоплавающие птицы: гуменник *Anser fabalis*, белошекая казарка *Branta leucopsis* и обыкновенная гага *Samateria mollissima*. В меньших количествах в исследованных районах отмечали малого лебедя *Cygnus bewickii*, синьгу *Melanitta nigra*, большого крохалья *Mergus merganser*, гагу-гребенушку *S. spectabilis* и морянку *Clangula hyemalis*. Характер пребывания этих видов в районе исследования различен. Так, гуменник, белошекая казарка и обыкновенная гага — обычные гнездящиеся виды; большой крохаль, морянка и, в значительной степени, гага-гребенушка линяют в прибрежных водах. Синьга была отмечена только в ходе пролета и исключительно в районе Югорского Шара.

Из куликов во все годы наблюдений на гнездовании были отмечены галстучник *Charadrius hiaticula*, периодически — камнешарка *Arenaria interpres*, тулес *Pluvialis squatarola*, золотистая ржанка *P. apricaria*, кулик-воробей *Calidris minuta*, белохвостый песочник *C. temminckii* и круглоносый плавунчик *Phalaropus lobatus*. На пролете наиболее многочисленными были турухтан *Phylomachus pugnax*, кулик-воробей и чернозобик *C. alpina*.

Таблица 48
Видовой состав и численность птиц на западном побережье о. Вайгач в июле–августе 2002, 2007, 2010 гг., экз.

Вид	Губа Дыровагая		Губа Лямчина		Губа Красная		Югорский Шар
	2002 г.	2010 г.	2007 г.	2010 г.	2007 г.	2010 г.	
	Краснозобая гагара <i>Gavia stellata</i>	—	4	2	—	—	
Черноклювая гагара <i>Gavia immer</i>	—	—	—	3	—	—	—
Белошекая казарка <i>Branta leucopsis</i>	19	63	53	—	4	110	15
Гуменник <i>Anser fabalis</i>	12	7	310	36	2	—	—
Малый лебедь <i>Sygnus bewickii</i>	1	2	4	—	—	—	—
Морянка <i>Clangula hyemalis</i>	25	6	—	—	—	21	—
Обыкновенная гага <i>Somateria mollissima</i>	38	11	39	9	28	3	—
Гага-гребенушка <i>Somateria spectabilis</i>	—	4	—	—	—	21	20
Большой крохаль <i>Mergus merganser</i>	100	—	8	4	—	1	—
Зимняк <i>Buteo lagopus</i>	—	—	2	—	5	—	—
Орлан-белохвост <i>Haliaeetus albicilla</i>	2	—	—	—	—	—	—
Сапсан <i>Falco peregrinus</i>	—	—	—	—	—	1	—
Белая куропатка <i>Lagopus lagopus</i>	—	—	2	1	—	—	—
Тулес <i>Pluvialis squatarola</i>	—	—	—	—	2	—	—
Золотистая ржанка <i>Pluvialis apricaria</i>	—	—	2	—	—	—	—
Галстучник <i>Charadrius hiaticula</i>	8	26	2	—	10	10	—
Турухтан <i>Phylomachus pugnax</i>	49	—	—	6	—	—	20
Кулик-воробей <i>Calidris minuta</i>	9	—	—	—	—	—	60
Белохвостый песочник <i>Calidris temminckii</i>	—	—	—	—	2	—	—
Краснозобик <i>Calidris ferruginea</i>	4	—	—	—	—	—	—

Таблица 48 (окончание)

Вид	Губа Дыроватая		Губа Лямчина		Губа Красная		Югорский Шар
	2010 г.		2010 г.		2010 г.		
	2002 г.	2010 г.	2007 г.	2010 г.	2007 г.	2010 г.	
Чернозобик <i>Calidris alpina</i>	15	—	1	—	—	—	—
Камнешарка <i>Arenaria interpres</i>	—	—	—	—	—	—	—
Круглоносый плавунчик <i>Phalaropus lobatus</i>	—	—	—	—	1	4	—
Морской песочник <i>Calidris maritima</i>	—	—	—	—	—	—	—
Средний поморник <i>Stercorarius rotarinus</i>	—	—	—	—	3	—	—
Короткохвостый поморник <i>Stercorarius parasiticus</i>	1	1	—	2	—	—	—
Длиннохвостый поморник <i>Stercorarius longicaudus</i>	1	—	—	—	—	—	—
Западносибирская чайка <i>Larus heuglini</i>	—	—	3	2	4	1	6
Бургомистр <i>Larus hyperboreus</i>	17	9	4	2	4	4	2
Морская чайка <i>Larus marinus</i>	1	—	—	1	—	—	—
Кайра толстоклювая <i>Uria lomvia</i>	—	—	—	1	—	—	—
Чистик <i>Serphus grylle</i>	3	2	—	—	—	—	—
Белая сова <i>Nyctea scandiaca</i>	—	—	3	—	—	—	—
Рогатый жаворонок <i>Eremophila alpestris</i>	—	—	3	1	—	—	—
Луговой конек <i>Anthus pratensis</i>	—	—	2	2	2	—	—
Краснозобый конек <i>Anthus cervinus</i>	—	—	—	4	4	—	—
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i>	—	1	4	—	3	2	—
Обыкновенная каменка <i>Oenanthe oenanthe</i>	—	2	—	—	—	4	—
Лапландский подорожник <i>Calcarius lapponicus</i>	—	—	2	—	2	—	—
Пуночка <i>Plectrophenax nivalis</i>	12	6	12	18	24	—	6

Таблица 49

Видовой состав и численность птиц на островах Губистый и Большой Цинковый (губа Лямчина), на островах Красные (губа Красная) в июле–августе 2002, 2007, 2010 гг., экз.

Вид	О. Губистый		О. Б. Цинковый		О-ва Красные	
	2010 г.	2002 г.	2007 г.	2007 г.	2007 г.	2010 г.
Краснозобая гагара <i>Gavia stellata</i>	—	1	—	—	—	—
Белошекая казарка <i>Branta leucopsis</i>	71	148	47	14	38	—
Черная казарка <i>Branta bernicla</i>	—	—	—	—	1	—
Белолобый гусь <i>Anser albifrons</i>	—	—	—	—	3	—
Гуменник <i>Anser fabalis</i>	238	1	51	—	68	—
Малый лебедь <i>Sygnus bewickii</i>	—	—	6	—	—	—
Морянка <i>Clangula hyemalis</i>	—	—	—	—	13	—
Обыкновенная гага <i>Somateria mollissima</i>	261	9	23	48	60	—
Гага-гребенушка <i>Somateria spectabilis</i>	41	—	—	—	—	—
Большой крохаль <i>Mergus merganser</i>	5	1	—	—	—	—
Зимняк <i>Buteo lagopus</i>	—	2	—	—	—	—
Орлан-белохвост <i>Haliaeetus albicilla</i>	—	—	1	—	—	—
Белая куропатка <i>Lagopus lagopus</i>	—	—	—	—	—	—
Тулес <i>Pluvialis squatarola</i>	—	—	—	—	—	—
Золотистая ржанка <i>Pluvialis apricaria</i>	—	17	2	—	—	—
Галстучник <i>Charadrius hiaticula</i>	4	2	4	—	—	—
Камнешарка <i>Arenaria interpres</i>	2	—	28	—	—	—
Круглоносый плавунчик <i>Phalaropus lobatus</i>	—	—	4	—	—	—

Таблица 49 (окончание)

Вид	О. Губистый		О. Б. Цинковый		О-ва Красные	
	2010 г.	2007 г.	2002 г.	2007 г.	2007 г.	2010 г.
Кулик-воробей <i>Calidris minuta</i>	—	12	—	—	—	—
Белохвостый песочник <i>Calidris temminckii</i>	—	—	—	—	—	—
Чернозобик <i>Calidris alpina</i>	—	4	1	—	—	—
Морской песочник <i>Calidris maritima</i>	—	1	—	—	—	—
Большой поморник <i>Stercorarius skua</i>	2	—	—	—	—	2
Средний поморник <i>Stercorarius pomarinus</i>	—	1	—	—	—	—
Короткохвостый поморник <i>Stercorarius parasiticus</i>	—	—	—	—	2	—
Длиннохвостый поморник <i>Stercorarius longicaudus</i>	—	—	1	—	—	—
Западносибирская чайка <i>Larus heuglini</i>	8	—	—	—	8	12
Бургомистр <i>Larus hyperboreus</i>	16	—	6	—	26	26
Белая сова <i>Nyctea scandiaca</i>	—	—	—	—	—	—
Рогатый жаворонок <i>Eremophila alpestris</i>	—	—	2	—	—	—
Луговой конек <i>Anthus pratensis</i>	—	—	—	—	—	—
Краснозобый конек <i>Anthus cervinus</i>	—	—	—	—	—	—
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i>	—	—	—	—	—	—
Обыкновенная каменка <i>Oenanthe oenanthe</i>	—	4	—	—	—	—
Лапландский подорожник <i>Calcarius lapponicus</i>	—	—	—	—	—	—
Пуночка <i>Plectrophenax nivalis</i>	10	16	8	—	—	—

Таблица 50

**Видовой состав и численность птиц на акватории западной части
пролива Югорский Шар в августе 2007 и 2010 гг., экз.**

Вид	2007 г.	2010 г.
Краснозобая гагара <i>Gavia stellata</i>	2	—
Чернозобая гагара <i>Gavia arctica</i>	1	1
Малый лебедь <i>Cygnus bewickii</i>	—	1
Обыкновенная гага <i>Somateria mollissima</i>	1	—
Гага-гребенушка <i>Somateria spectabilis</i>	8	4
Синьга <i>Melanitta nigra</i>	89	234
Обыкновенный турпан <i>Melanitta fusca</i>	—	4
Длинноносый крохаль <i>Mergus serrator</i>	4	3
Большой крохаль <i>Mergus merganser</i>	21*	3
Ржанки (<i>Pluvialis</i> sp.)	65	18
Круглоносый плавунчик <i>Phalaropus lobatus</i>	61	—
Турухтан <i>Phylomachus pugnax</i>	—	77
Чернозобик <i>Calidris alpina</i>	—	50
Средний поморник <i>Stercorarius pomarinus</i>	3	7
Короткохвостый поморник <i>Stercorarius parasiticus</i>	2	3
Западносибирская чайка <i>Larus heuglini</i>	10*	19
Бургомистр <i>Larus hyperboreus</i>	9*	1
Моевка <i>Rissa tridactyla</i>	23	—
Полярная крачка <i>Sterna paradisaea</i>	—	1

* У уреза воды в районе бывшего населенного пункта Хабарово отдыхало примерно 200 западносибирских чаек и бургомистров, несколько восточнее кормилась стая больших крохалей из 200–300 особей.

Таблица 51

**Видовой состав и численность птиц на прибрежной акватории
у западного побережья о. Вайгач в августе 2002, 2007 и 2010 гг., экз.**

Вид	Северо-западная часть	Юго-западная часть	
	2002 г.	2007 г.	2010 г.
Чернозобая гагара <i>Gavia arctica</i>	—	—	1
Гага-гребенушка <i>Somateria spectabilis</i>	—	—	2
Обыкновенный турпан <i>Melanitta fusca</i>	—	—	4
Ржанки (<i>Pluvialis</i> sp.)	—	21	—
Средний поморник <i>Stercorarius pomarinus</i>	6	7	4
Короткохвостый поморник <i>Stercorarius parasiticus</i>	1	4	1
Длиннохвостый поморник <i>Stercorarius longicaudus</i>	3	—	—
Западносибирская чайка <i>Larus heuglini</i>	—	1	8
Бургомистр <i>Larus hyperboreus</i>	5	4	1
Моевка <i>Rissa tridactyla</i>	11	—	—

Среди чайковых птиц, по нашим наблюдениям, следует признать наиболее обычными гнездящимися видами бургомистра *Larus hyperboreus* и западносибирскую чайку *L. heuglini*. Из поморников во все годы наблюдений гнездились только короткохвостые *Stercorarius parasiticus*, периодически — средние *S. pomarinus* и большие поморники *S. skua*. Во время кочевков на акватории прибрежных районов чаще других видов отмечали среднего поморника.

Из воробьиных птиц, как обычный гнездящийся вид, была отмечена только пуночка *Plectrophenax nivalis*. Реже на гнездовании встречали каменку *Oenanthe oenanthe*, белую трясогузку *Motacilla alba*, лугового *Anthus pratensis* и краснозобого *A. cervinus* коньков, в некоторые сезоны — рогатого жаворонка *Eremophila alpestris*.

Хищные птицы во все годы наблюдений в исследованном районе были редки. На гнездовании в некоторые годы отмечены зимняк *Buteo lagopus* и орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla*, в период кочевков — белая сова *Nyctea scandiaca*.

Из чистиковых птиц зарегистрирован только один вид — атлантический чистик *Cerphus grylle*. Небольшие группы этих птиц отмечены у северо-западного побережья острова в губе Дыроватая, возможно, они здесь гнездились.

Губа Дыроватая. В северной части западного побережья о. Вайгач, в районе губы Дыроватая, наблюдения проведены нами дважды (табл. 48). В середине августа 2002 г. в прибрежных районах на гнездовании отмечены гуменник,

морянка и обыкновенная гага. В единственных обнаруженных выводках гуменника и морянки насчитывалось, соответственно, три и девять птенцов. Здесь же держались выводки обыкновенной гаги. В одиночном выводке было 3 птенца. В одном из объединенных — 3 взрослых самки и 5 птенцов, в другом — 9 самок и 9 птенцов, все утята в возрасте не более одной недели. Другие виды водоплавающих птиц были представлены линными особями. Среди небольших групп морянки и белошекой казарки была отмечена группа самцов большого крохалея численностью до 100 особей. Все встреченные кулики, за исключением галстучника, были представлены мигрирующими особями. Последний вид был обычным на гнездовании на участках пологого берега. Из чайковых птиц в губе Дыроватая гнездились только бургомистры. Было обнаружено 6 территориальных пар, большинство которых держалось у пустых гнезд. И лишь у одной, на маленьком острове, найдены 2 оперившихся птенца. Кроме размножавшихся птиц, на акватории губы была отмечена группа неполовозрелых бургомистров из 25 особей. Другие виды чайковых птиц в 2002 г. здесь регистрировались редко. Были отмечены единичные особи короткохвостого и длиннохвостого *S. longicaudus* поморников, морской чайки *L. marinus* и моевки *Rissa tridactyla*. Возможно гнездование отдельных пар чистика, так как неоднократно наблюдали стайку из 3 особей данного вида. Из хищных птиц на небольшом острове в губе Дыроватая гнездились орлан-белохвост.

В конце июля 2010 г. на акватории губы наблюдали выводки гуменника, белошекой казарки и обыкновенной гаги. Гуменники держались отдельной группой, состоящей из 77 взрослых птиц и 19 птенцов. Объединенный выводок белошеких казарок состоял из 8 взрослых особей и 6 еще пуховых птенцов. Кроме них на прибрежном участке кормилась и отдыхала стая холостых казарок из 55 особей. У обыкновенной гаги был встречен лишь один выводок: с одной взрослой самкой держалось 8 пуховых птенцов в возрасте не более недели. На прибрежном озере была зарегистрирована пара краснозобых гагар *Gavia stellata*, возможно, размножавшаяся. По сравнению с 2002 г. несколько сократилась численность бургомистров: наблюдали 4 территориальные пары (одна с оперяющимися птенцами) и одиночную взрослую особь. В 2010 году было также заметно отсутствие пролетных куликов на прибрежных участках губы. На галечных косах и каменистых участках тундры отмечено 11 беспокоящихся пар галстучника.

Губа Лямчина. Прибрежные тундры губы Лямчина были обследованы в 2007 и 2010 гг. В первом году 2 пары малого лебедя были отмечены на прибрежных озерах. Для обеих пар было характерно гнездовое поведение. Выводки гуменника были встречены в прибрежной полосе тундры. В трех из них было по одному оперяющемуся птенцу, в одном — 2 пуховых птенчика. На акватории губы держалась группа взрослых линяющих птиц этого вида общей численностью более 300 особей. Здесь же обитала группа из 17 взрослых линяющих особей и двух объединенных выводков белошеких казарок. В одном из них было учтено 32 взрослые особи и 17 пуховых птенцов, в другом — 4 взрослых птицы и 7 птенцов. На обрывистых участках губы Лямчина нами были обнаружены гнездовые лунки белошеких казарок. Судя по состоянию экскрементов,

в 2007 г. гнезда были обитаемы. На акватории губы держались и обыкновенные гаги: небольшие группы (25 и 11 особей) холостых самок и два выводка с 4 и 5 пуховыми птенцами. Судя по пуховому наряду, птенцы были не старше 2-недельного возраста. В период отдыха выводков на берегу губы было отмечено безуспешное нападение на них песка. Прочие водоплавающие птицы были зарегистрированы здесь в небольших количествах.

Еще реже встречались другие виды птиц. На озере в прибрежной полосе тундры была отмечена всего одна пара краснозобых гагар с гнездовым поведением. На небольшом возвышении тундры было найдено гнездо зимняка с 3 пуховыми птенцами. В гнезде находились остатки корма: пуховой птенец белой куропатки *Lagopus lagopus* без головы и две тушки леммингов. На высоких точках рельефа в тундре были обнаружены 3 одиночных белых совы. Из чайковых птиц в районе губы Лямчина мы наблюдали 2 пары бургомистров, имевших гнездовые участки на обрывистых берегах губы (все гнезда были ранее разорены), и 3 особи западносибирских чаек. Из куликов нами было отмечено только 3 вида: золотистая ржанка, галстучник и чернозобик. Два первых вида имели ярко выраженное гнездовое поведение. Единственная особь чернозобика нами зарегистрирована во время пролета. Воробьиные птицы в приморских тундрах были немногочисленны. Наиболее часто встречались кочующие выводки пуночек. Кроме них были отмечены взрослые белые трясогузки и луговые коньки, выкармливающие птенцов, найдены гнезда лапландского подорожника *Calcarius lapponicus* и рогатого жаворонка.

В 2010 году на прибрежной акватории губы была обнаружена группа черноклювых гагар *G. immer* из 3 взрослых особей. Водоплавающие птицы, по сравнению с 2007 г., встречались заметно реже. На прибрежном лугу держался объединенный выводок гуменников, насчитывающий 36 взрослых особей и 40 оперяющихся птенцов. Обыкновенных гаг в этом сезоне наблюдали в прибрежной зоне губы (небольшая группа из 5 холостых самок и один выводок с 3 птенцами в возрасте не более одной недели). Здесь же кормилась маленькая группа (4 особи) самцов большого крохалея.

Белые куропатки были крайне немногочисленны. На обследованной территории прибрежной тундры удалось обнаружить лишь одного самца. В прибрежном районе тундры найдена одна территориальная пара короткохвостого поморника с гнездовым поведением. Из крупных чаек у побережья губы было зарегистрировано по одной паре бургомистра и западносибирской чайки. У стоящего экспедиционного судна некоторое время держалась одна особь морской чайки второго года жизни. Из куликов в прибрежных районах тундры была отмечена всего одна кочующая стайка турухтанов из 6 особей. Из воробьиных птиц, как и в других районах западного побережья, наиболее обычной была пуночка. 28 июля 2010 г. были отмечены кочующие выводки, на 8 взрослых птиц приходилось 10 молодых особей. Кроме пуночек в прибрежных районах тундры мы наблюдали 2 пары краснозобых коньков, 1 пару луговых коньков и одну особь рогатого жаворонка.

В губе Лямчина в значительно большем количестве морские и водоплавающие птицы держались у берегов нескольких небольших островов.

Остров Большой Цинковый. Наиболее крупный из островов губы, он был обследован в 2002 и 2007 гг. В середине августа 2002 г. наиболее многочисленными были водоплавающие птицы, среди которых преобладали белошекие казарки. Общая их численность достигала 150 особей. В период наблюдений вылупление птенцов уже закончилось, но гнездовые лунки хорошо сохранились. Большинство их было сосредоточено в северной обрывистой части берега в относительной близости от жилого гнезда зимняка. Всего на острове и в прибрежных водах было зарегистрировано 10 выводков, причем 4 из них объединенных. Количество птиц в объединенных выводках содержало 131 взрослую особь и 90 птенцов. Среди одиночных выводков два имели по одному птенцу, три — по 3 птенца и в одном выводке насчитывалось 5 птенцов. Численность обыкновенной гаги у берегов острова была значительно ниже. Мы наблюдали пять выводков с 17 птенцами. Лишь в одном выводке пуховые птенцы были в возрасте более одной недели. При осмотре острова была найдена одна гнездовая лунка обыкновенной гаги, содержащая пять яйцевых пленок.

У берегов острова были отмечены по одной особи краснозобой гагары и большого крохала. В низинной части острова держался одиночный линный гуменник. В гнезде зимняков находился полностью оперившийся птенец, который уже совершал непродолжительные полеты. Вблизи гнезда найдены фрагменты тушек леммингов и погадки, полностью состоявшие из остатков этих зверьков. Следы жизнедеятельности леммингов встречались в низинной и болотистой частях острова. Тем не менее, визуально лемминги отмечены не были. О низкой их численности свидетельствовало отсутствие потомства у трех территориальных пар бургомистров. Из других чайковых птиц на острове наблюдали кочующую особь длиннохвостого поморника. Из куликов отмечена одна стайка золотистых ржанок из 17 особей и одиночный чернозобик, найдена пара галстучников с гнездовым поведением. Из воробьиных птиц зарегистрированы кочующие выводки пуночек, состоящие из четырех взрослых и четырех молодых особей. Найдена одна пара рогатых жаворонков с гнездовым поведением.

В конце июля 2007 г., по сравнению с 2002 г., на острове Большой Цинковый население птиц было более многочисленным. Нами было найдено разоренное гнездо малого лебедя. Здесь же, на прилегающих участках моря, держалась пара птиц и группа из 4 взрослых особей. В низменных и болотистых долинах острова наблюдали небольшие группы линяющих гуменников (по 8, 10 и 3 особи), 10 выводков (по 3–4 птенца в каждом) и найдены 5 гнезд, в которых еще только проходило вылупление. Белошекие казарки держались вблизи лагуны, отгороженной от моря моренной грядой. Нами было обнаружено лишь одно разоренное ранее гнездо, но на острове был зарегистрирован объединенный выводок, состоящий из 45 взрослых особей и 19 пуховых птенцов. Гнезд обыкновенной гаги отмечено не было, но на мелководьях острова держался объединенный выводок из 2 самок и 6 птенцов. Здесь же кормились небольшие группы холостых самок (8, 6 и 7 особей). На всех водоплавающих птиц активную охоту проводила пара песцов, имевших на острове логово с тремя щенками. У логова были обнаружены крылья линных гуменников, белошеких казарок и остатки одного малого лебедя.

В районе концентрации белошеких казарок мы наблюдали охоту на них неполовозрелой особи орлана-белохвоста. Вполне возможно, что участие в разорении гнезд казарок и гаги принимали и бургомистры, три пары которых гнездились на холмистых участках у моря. Из других чайковых птиц на острове была встречена одна неполовозрелая особь среднего поморника. Среди куликов наиболее многочисленны были камнешарки. Нами было зарегистрировано семь беспокоящихся пар камнешарок и две явно пролетных группы из 6 и 8 особей. Кроме них были отмечены шесть отводящих пар куликов-воробьев и две — галстучников. Кроме этого было найдено гнездо круглоносого плавунчика и пара птиц этого вида с территориальным поведением. Возможно, на острове размножалась и одна пара золотистых ржанок, так как у птиц наблюдали выраженное беспокойство при появлении вблизи них самки оленя с теленком. Статус двух пар чернозобиков не прояснен, возможно, птицы также гнездились. Встреченная на острове единственная особь морского песочника, скорее всего, была мигрирующей. Из воробьиных птиц на острове размножались пуночки и две пары каменок. Выводки пуночек общей численностью 12 особей уже кочевали по острову, но одна пара все еще выкармливала птенцов в гнезде.

Остров Губистый. В губе Лямчина также расположен о. Губистый. Он был обследован нами 29 июля 2010 г. В прибрежной акватории именно этого острова была обнаружена самая крупная концентрация обыкновенных гаг на западном побережье о. Вайгач — 261 взрослая особь. В подавляющем большинстве это были холостые самки, линных самцов учтено лишь 29 особей. Но это были первые самцы обыкновенной гаги, отмеченные на линьке у западного побережья о. Вайгач в период наших обследований. В то же время выводков гаги было обнаружено всего два, в каждом — по 4 пуховых птенца. Кроме обыкновенных гаг у берегов острова мы наблюдали небольшое скопление линных гаг-гребенушек (41 особь). Девять птиц являлись самцами. Среди линяющих гаг держались три линных больших крохалея. Из других водоплавающих птиц у берегов острова и на его лугоподобных участках в большом количестве держались гуменники. Была обнаружена большая стая линных особей из 220 птиц и крупный объединенный выводок из 18 взрослых и 30 оперяющихся птенцов. Белошекие казарки, хотя и уступали по общей численности двум предыдущим видам, тем не менее, могут быть признаны одним из самых массовых видов гнездящихся на острове птиц. Всего нами было учтено здесь пять объединенных выводков белошеких казарок общей численностью 71 взрослая особь и 87 птенцов. Два гнезда казарки были найдены в момент вылупления, в каждом из них — по 4 птенца.

Из чайковых птиц на острове была найдена размножающаяся пара больших поморников с одним оперяющимся птенцом. Непосредственно вблизи от гнездовой пары поморников и были обнаружены два гнезда белошекой казарки с вылупляющимися птенцами. Другие чайковые птицы были представлены территориальными парами бургомистра (8) и западносибирской чайки (4). Потомства у них обнаружено не было. Кулики на острове были немногочисленны. Нами найдена одна пара камнешарок и две пары галстучников с гнездовым поведением.

Губа Красная. Район губы был обследован нами 31 июля 2007 и 2010 гг. В 2007 году численность водоплавающих птиц была значительно меньше, чем в губе Лямчина. На обрывистом берегу губы отмечено недавно оставленное гнездо белошекой казарки, а на акватории зарегистрирован выводок с 4 птенцами. Столь же низкой была и численность гуменников. Нами встречен только один выводок с 4 птенцами. В прибрежной зоне губы выводков обыкновенной гаги не наблюдали, но нашли на одном из скалистых участков берега уже оставленное гнездо. Здесь же держалась группа холостых самок из 28 особей. В прибрежных районах тундры были зарегистрированы два гнезда зимняка. Наблюдали одну пару среднего поморника с территориальным поведением. В районе губы гнездились две пары бургомистров и одна пара западносибирских чаек. Из куликов в районе губы Красная наиболее многочисленным оказался галстучник — 5 территориальных пар. Кроме того, были зарегистрированы территориальные пары у тулеса, белохвостого песочника и круглоногого плавунчика. Из воробьиных птиц, как и в других районах западного побережья о. Вайгач, наиболее многочисленным видом была пуночка. Нами отмечено шесть выводков (в трех случаях по 4 птенца и в трех — по 2). Также в этом районе были найдены две пары краснозобых коньков и по одной паре — лугового конька и белой трясогузки. Все птицы собирали и носили в гнезда корм. Также отмечена одна территориальная пара лапландских подорожников.

В конце июля 2010 г. в данном районе наиболее массовым видом птиц была белошекая казарка. На акватории губы Красная и в устье реки Красной держались два объединенных выводка общей численностью 108 взрослых особей и 40 оперяющихся и пуховых птенцов. На берегу губы было найдено одно жилое гнездо с пятью яйцами. Среди других водоплавающих птиц была отмечена группа линяющих гаг-гребенушек: 18 взрослых самок и 2 неполовозрелых самца. Выводок гаги-гребенушки с четырьмя оперившимися птенцами держался на озере в прибрежной полосе тундры. Обыкновенная гага, напротив, была малочисленна. На акватории губы было отмечено лишь 3 холостых самки. В целом группа летующих морянок состояла из 20 самок и одного самца. Среди морянок держался одиночный большой крохаль. На акватории губы периодически кормилась пара чернозобых гагар *G. arctica*. Чайковые птицы на акватории губы были немногочисленны: бургомистр — 4 и западносибирская чайка — 1 особь. На галечниковой косе губы гнездились пять пар галстучников. На озере в прибрежной тундре была отмечена стайка из 4 особей круглоногого плавунчика. На берегах губы наблюдали две пары каменок и одну пару белой трясогузки с гнездовым поведением. В прибрежном районе тундры была отмечена одиночная особь сапсана *Falco peregrinus*.

Острова Красные. В группу островов Красные, расположенных вблизи устья губы Красная, входят три небольших безымянных островка. Видовой состав гнездящихся на них птиц крайне скуден. Но именно здесь в конце июля 2007 г. нами найдено относительно массовое (по сравнению с другими исследованными районами) место гнездования обыкновенной гаги. Всего на островах нами зарегистрировано размножение 42 пар этого вида. В 12 гнездах на момент осмотра 2 августа было отмечено наличие потомства

(яйца, птенцы) или факт благополучного вылупления птенцов (наличие яйцевых пленок). Остальные гнезда были разорены. Скорее всего, это является следствием хищнической деятельности бургомистров (13 пар) и западносибирских чаек (6 пар), гнездящихся здесь же. Вблизи островов держалась группа холостых самок обыкновенной гаги общей численностью 41 особь. По опросным сведениям, острова Красные посещает население пос. Варнек для сбора яиц белошекой казарки. В период сбора яиц, вероятно, и происходит разорение гнезд гаги чайками. Уже оставленных казарками гнезд нами найдено 7. Тем не менее, судя по опросным сведениям, до сбора яиц их здесь было гораздо больше. Из других водоплавающих птиц вблизи островов нами была отмечена группа морянок из 9 особей. Из других видов чайковых птиц был обнаружен короткохвостый поморник, размножавшийся на одном из Красных островов.

В конце июля 2010 г. все низинные участки Красных островов несли на себе следы повреждения почвенного покрова штормовыми волнами. Некоторые участки были лишены его полностью. На акватории между островами держалась группа линяющих гуменников численностью 68 особей. Кроме них в стае были обнаружены три особи линных белолобых гусей *A. albifrons*. Белошеких казарок на островах и на прилегающей акватории обнаружено не было, хотя гнездовые лунки данного сезона сохранились (19). Из них только в двух были найдены яйцевые пленки (2 и 4), свидетельствующие о благополучном окончании насиживания. Остальные гнезда были либо замыты волнами, либо разорены чайками. На одном из островов среди покинутых гнезд белошекой казарки держалась одиночная особь черной казарки *B. bernicla*. При появлении людей птица вплавь покинула остров, не проявляя никакого видимого беспокойства.

На всех трех островах при тщательном осмотре было найдено 34 гнезда обыкновенной гаги. Успешное вылупление птенцов (по наличию яйцевых пленок) было отмечено в 18 гнездах. Средний размер кладки (по яйцевым пленкам) составил 2.8 яйца. На момент учета обитаемо было лишь одно гнездо с четырьмя яйцами, уже имевшими проклевывания. У берегов одного из островов все еще держался выводок гаги с тремя пуховыми птенцами не старше 7 сут. Остальные гнезда были разорены чайками или замыты волнами. У островов держались небольшие группы обыкновенных гаг общей численностью 26 особей, из которых только одна птица была самцом. Здесь же среди гаг держалось 13 самок морянки. На одном из островов, где в 2007 г. гнездилась пара короткохвостых поморников, в 2010 г. территория оказалась занятой парой больших поморников. Потомства они не имели. Возможно, оно погибло в период урагана, так как на гнездовой территории сохранились явные следы воздействия штормовых волн. Впрочем, и на плато островов, недоступном для воздействия волн, нами были найдены погибшие оперяющиеся птенцы бургомистров как непосредственно в гнездах, так и на территории. В целом на островах из гнездившихся 13 пар бургомистра и 6 пар западносибирской чайки птенцы выжили лишь у одной пары бургомистра и двух пар западносибирской чайки.

Юго-западный участок побережья о. Вайгач и акватория пролива Югорский Шар. Наблюдения с берега были проведены лишь однажды, в середине августа 2002 г. В низменной заболоченной тундре было отмечено всего 7 видов птиц. Гнездящихся видов, за исключением пуночки, не обнаружено. Последние гнездились в небольших береговых обрывах. Две найденные пары еще продолжали выкармливать птенцов, хотя нами были отмечены и две молодые особи, кочующие уже самостоятельно. В прибрежной акватории и устье реки была отмечена стайка из 15 особей белошекой казарки, мигрирующая через Югорский Шар стайка самок гаги-гребенушки (20 особей). На отмелях прибрежной полосы кормилось до 20 турухтанов и 60 куликов-воробьев.

В районе бывшего населенного пункта Хабарово наблюдения проводили только в начале августа 2007 и 2010 гг. В проливе Югорский Шар в августе 2007 г. в ходе двухчасовой стоянки судна нами зарегистрировано 14 видов птиц. Самым массовым из них оказался большой крохаль. Стаи линных птиц общей численностью более 320 особей кормились на мелководьях у материкового берега Югорского Шара. Здесь же держалось крупное скопление бургомистров и западносибирских чаек общей численностью до 200 особей. Скорее всего, такая концентрация птиц-ихтиофагов в одном локальном районе объясняется наличием здесь скоплений мелкой рыбы. В целом же, вне этого скопления, западносибирские чайки встречались несколько чаще бургомистров (23 и 9 особей соответственно). Из других чайковых птиц были зарегистрированы небольшие группы моевок (23 особи), за исключением одной птицы, они были взрослыми. Из поморников наблюдали 7 особей среднего и 5 особей короткохвостого поморника. Все поморники отнимали добычу у западносибирских чаек. В период наблюдений с судна нами был отмечен пролет отдельных видов птиц. Большинство из них мигрировали над проливом Югорский Шар из Карского в Баренцево море. Наиболее многочисленным мигрантом оказалась синьга. Общая численность птиц в нескольких небольших группах составила 90 особей. Другие утки пролетали в меньших количествах. Так, мы наблюдали пролет 8 самцов гаги-гребенушки, одной самки обыкновенной гаги, 4 самцов длинноносого крохалья *M. serrator*. Кроме уток мигрировали и кулики, в основном, круглоносые плавунчики (60 особей) и золотистые ржанки (86 особей).

В 2010 году на акватории этого же района наиболее массовым видом оказалась синьга. За период двухчасовой стоянки судна был зарегистрирован пролет четырех стай синьги общей численностью 234 особи, двигавшихся над Югорским Шаром в западном направлении. Вместе с одной стаей синьги мигрировали 4 самки гаги-гребенушки. В западном направлении мигрировали проливом и стаи куликов. В ходе стоянки было зарегистрировано пять стай турухтанов (77 особей) и одна стая чернозобиков (50 особей). В общем западном направлении из Карского в Баренцево море двигались небольшие группы среднего (7 особей) и три одиночные особи короткохвостого поморников. На акватории пролива, обозреваемой с судна, были отмечены кормящиеся одиночная чернозобая гагара, небольшие группы (до 3 особей) большого и длинноносого крохалей, четыре самца турпана *M. fusca*, небольшие группы западносибирских

чаек (19 особей) и единичные особи бургомистра и полярной крачки *Sterna paradisaea*. С материкового берега в направлении острова пересек пролив одиночный малый лебедь.

Прибрежные районы моря (на удалении 2–5 км от берега) у западного побережья о. Вайгач. Численность и видовой состав птиц в этих районах акватории заметно ограничены (см. табл. 51). На севере-западе о. Вайгач (2002 г.) на открытой воде отмечены исключительно чайковые птицы: моевка (11 особей), бургомистры (5 особей) и три вида поморников. В середине августа 2002 г. чаще встречались средние поморники (6 особей), реже длиннохвостые (3 особи) и короткохвостые (1 особь). В открытых районах моря у юго-западного побережья острова (2007 и 2010 гг.) кроме этих видов встречены также чернозобая гагара, небольшие группы самцов турпана, отдельные особи гаги-гребенушки и группы мигрирующих куликов. В 2007 году на этом участке акватории встречали чаще бургомистров, чем западносибирских чаек. В 2010 году ситуация изменилась на противоположную. Но и в 2007 и 2010 годах и на севере и на юге чаще других видов поморников регистрировали среднего.

* * *

Итак, основу орнитофауны рассматриваемого района составляют водоплавающие и околоводные птицы, главным образом, гуси и морские утки. Совершенно очевидно, что, по сравнению с началом 1960-х гг., численность и соотношение различных видов гусеобразных в значительной степени изменились.

Численность белошекой казарки на о. Вайгач выросла от 150–200 птиц в 1960 г. (Карпович, Коханов, 1967) до 25 тыс. особей к концу 1980-х гг. (Калыкин, 1988). В то же время на западном побережье острова количество гнездящихся на островах и линяющих на море птиц сравнительно мало. Наиболее крупные скопления гнезд белошеких казарок отмечены лишь для губы Долгая (Морозов, 2001) и Цинковых островов в губе Лямчина. Численность гнездящихся казарок может испытывать значительные колебания. Так в 2002 г. всего было отмечено 131 взрослая особь и 90 птенцов белошеких казарок в объединенных выводках на о. Большой Цинковый, в 2007 г. — 45 взрослых особей и 19 птенцов. Возможно, на количество гнездящихся птиц повлияло наличие на острове хищников: пары песцов и кочующего орлана-белохвоста.

Из литературных источников известно, что основные районы размещения водоплавающих и околоводных птиц на западном побережье о. Вайгач находятся в губах Долгая и Дыроватая, а также в губе Лямчина (Карпович, Коханов, 1967; Морозов, 2001). При наиболее подробном обследовании указанного района о. Вайгач в 1960 г. В. Н. Карповичем и В. Д. Кохановым (1967) было найдено примерно 1300 гнезд обыкновенной гаги. Следовательно, численность вайгачской группировки обыкновенных гаг в тот период составляла примерно 4–5 тыс. особей. Небольшие группы линяющих птиц были обнаружены в губе Долгая, но как основное место их линьки эти авторы назвали губу Лямчина. И хотя в целом современное распределение обыкновенной гаги сходно

с описанным в 1960 г. (Карпович, Коханов, 1967), ее численность к настоящему времени заметно снизилась (гнездящихся птиц — более чем в 10 раз). Нами была установлена низкая численность выводков обыкновенной гаги в обследованных районах и отсутствие крупных скоплений линных самцов у Цинковых островов. Даже если допустить, что мы учли обыкновенных гаг в 2–3 раза меньше, то и в этом случае современная численность вайгачской группировки не может быть выше 2 тыс. особей. В губе Лямчина, равно как и в других местах западного побережья о. Вайгач, мы наблюдали лишь небольшое количество линяющих самцов обыкновенной гаги. В то же время почти во всех обследованных районах западного побережья о. Вайгач держались небольшие группы холостых самок. Возможно, все эти самки являлись особями, потерявшими потомство. Но ясно, что самцы с западного побережья острова линяют в настоящее время и в других местах региона. Летом 2007 г. нами был показан высокий уровень эмбриональной гибели у обыкновенной гаги, что косвенно может быть связано со сбором яиц белошекой казарки. Такая традиция могла возникнуть лишь на рубеже 1980–1990-х гг. в связи с резким и многократным ростом популяции белошекой казарки в регионе (Калякин, 1988) и, как следствие, опосредованно привести к постепенному сокращению численности обыкновенных гаг в данном районе.

И хотя гнездовую численность обоих видов лимитирует традиционный сбор яиц местным населением, но приток белошеких казарок из массовых мест размножения в центре острова нивелирует негативные последствия браконьерства на западном побережье о. Вайгач. Возможно, что белошекая казарка, как более агрессивный вид, выигрывает конкурентную борьбу с обыкновенной гагой за немногочисленные пригодные для них места гнездования на морском побережье, тем самым ограничивая возможности восстановления гнездовой последней.

Ранее у юго-западных и южных берегов о. Вайгач был выявлен район линьки большого крохала, где в 1960 г. держалось несколько сотен птиц (Карпович, Коханов, 1967). И нами, и В. В. Морозовым (2001) на западном побережье отмечено наличие крупных (до 100 особей) стай этого вида. А в 2007 году в проливе Югорский Шар зарегистрировано скопление птиц, насчитывающее более 300 особей. Из опросных сведений известно, что летом 2003 г. было обнаружено нефтяное загрязнение у побережья о. Долгий (западнее о. Вайгач). Позднее жители пос. Варнек на о. Вайгач обнаружили выбросы нефти на юго-западном участке острова. По их сведениям от нефтяного загрязнения на этом участке о. Вайгач погибали, в основном, большие крохали.

Таким образом, исследования на западном побережье о. Вайгач свидетельствуют о доминировании здесь трех видов водоплавающих птиц: белошекой казарки, обыкновенной гаги и большого крохала. Установлено, что численность обыкновенной гаги на западном побережье о. Вайгач, по сравнению с 1960-ми гг., в значительной мере снизилась, а белошекой казарки, напротив, — многократно возросла.

Из наших материалов следует, что угроза нефтяного загрязнения западного побережья о. Вайгач в период эксплуатации месторождений на шельфе Печорского моря вполне реальна. Очевидна исключительная уязвимость локальной популяции обыкновенной гаги о. Вайгач в случае аварийных ситуаций.

В абсолютном выражении масштабы потерь, возможно, будут более значимыми у других видов водоплавающих птиц, но только у обыкновенной гаги, размножающейся в узкой прибрежной полосе северного и западного побережий, в этой ситуации под угрозой окажется большая часть гнездящихся особей.

4.2. ЛАСТОНОГИЕ: АРИТМИЯ ЦИКЛИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ПОВЕДЕНИИ И ФИЗИОЛОГИИ

Интерес к биологии тюленей в значительной степени определяется их уникальными адаптивными способностями к широкому диапазону температур и давления, способностью жить у кромки воды и на значительных глубинах Мирового океана.

Экологическая пластичность представителей отряда ластоногих (*Pinnipedia*), выраженный сезонный характер их жизнедеятельности, включающий периоды нагула, размножения, линьки, миграции, оказывают весомое влияние на взаимоотношения между различными группами живых систем, в том числе затрагивают экономические интересы человека.

Термин «адаптация» в контексте обсуждаемых проблем рассматривается, прежде всего, в качестве видовой адаптации, предполагающей длительный период эволюции таксономической группы в конкретных экологических условиях. Очевидно, что при более глубоком рассмотрении мы сталкиваемся с индивидуальной адаптацией отдельных особей к конкретным действующим факторам, реализующейся в процессе онтогенеза, при условии формирования индивидуальных приспособительных механизмов. Видовая адаптация определяет широту нормы реакции, а собственно адаптация — это индивидуальный опыт приспособительных реакций, перестроек висцеральных и регуляторных систем, формирования специфического поведения.

На всех уровнях организации живых систем проявляются циклические феномены — биологические ритмы. По мнению Б.С. Алякринского (1979), биологические ритмы сами по себе могут быть признаны важнейшим компонентом механизмов регуляции функций организма. Автором подчеркивается значимость иерархически организованных, системоспецифичных, «равнопериодических» колебаний. Ряд исследователей отмечает, что ритмичность свойственна и организации внешнего поведения животных (Непомнящих и др., 1995), что, в частности, реализуется в циркадианной периодичности. При этом отдельные исследователи, отмечая сложность организации биологических систем, указывают на большую роль в их организации не столько равнопериодических циклических процессов, имеющих как внешние ритмоводители (например, солнце), так и внутренние «биологические часы», сколько аритмичных форм различных десинхронозов.

Для морских млекопитающих — ныряющих животных, важным в организации процессов жизнедеятельности является комплекс экологических факторов, имеющих непостоянный характер, в первую очередь связанных с погружениями под воду.

Сегодня вполне очевидно, что погружение под воду дышащих кислородом животных и человека требует комплекса адаптационных перестроек механизмов

жизнеобеспечения. Так, например, замедление частоты сердечных сокращений (брадикардия) при подводном плавании человека было отмечено еще в конце XIX в. Полом Бертом. Аналогичные перестройки позже были выявлены у ныряющих птиц и млекопитающих (Elsner, Gooden 1983; Кооуман, Ponganis ..., 1998). Как было показано, адаптивные перестройки в сердечно-сосудистой системе связаны не столько с замедлением частоты сердечных сокращений (ЧСС), сколько с перестройкой всей системы кислородообеспечения, особенно ярко проявляющейся в группе морских млекопитающих, при решении целевой задачи — полноценном снабжении кислородом постоянно работающих жизненно важных органов: мозга и сердца (Andersen, 1966; Blix, Folkow, 1983; Butler, Jones, 1997). Тем не менее, брадикардия сердечного ритма при погружении остается одним из наиболее выраженных показателей реакции организма млекопитающих на погружение под воду. Очевидно, что уровень брадикардии в значительной степени характеризуется видовой специфичностью. Если для глубоко погружающихся морских млекопитающих это может 75–80 % замедления ЧСС (тюлень Уэдделла — до 4 уд/мин (Hochachka, Mottishaw, 1998), то для человека показатель колеблется в пределах от 15 до 40 %, и только в редких случаях ЧСС достигает 20 уд/мин (Alboni et al., 2011).

Следует отметить, что для морских млекопитающих характерен комплекс врожденных рефлексов и инстинктивных форм поведения, обеспечивающих их погружения под воду (продолжительных и кратковременных, ритмичных и нерегулярных). Рефлексы в первую очередь организуют задержку дыхания (апноэ), определяя возможность доступа к различным системам организма необходимого и достаточного количества кислорода, задействуют механизмы анаэробного энергообеспечения. Продолжительность нахождения животного под водой, связанная с решением задач жизнеобеспечения (поиск пищи, уход от преследования и т. д.), лимитируется константами внутренней среды организма. С одной стороны, это запас кислорода, необходимого для обеспечения метаболизма, с другой — концентрация продуктов метаболизма, в первую очередь, углекислого газа (Stephenson, 2005).

При общей универсальности для всей группы морских млекопитающих приспособительные механизмы характеризуются экологической специфичностью, в частности, согласуются с доминирующими особенностями поведения, зависящими в свою очередь от типичного для данного сезона объекта питания. При анализе годового цикла биологии каспийского тюленя Б. И. Бадамшин (1969) показал, что в летне-осенние месяцы, когда один из главных объектов его питания — килька скапливается на глубине 10–40 м, тюлень не опускается ниже этого горизонта. Но зимой скопления кильки наблюдаются на глубине 80–100 м и ниже, что и определяет необходимость глубоких погружений и длительной задержки дыхания. Сходные данные получены Д. П. Коста с соавторами (When ..., 2004) при исследовании биологии представителей ушастых тюленей — морских львов и морских котиков.

На большом материале исследований животных и человека было показано, что ЧСС может служить адекватным показателем уровня активности организма и интенсивности его обмена веществ (Меерсон, 1975; Баевский, 1979). Авторы единодушны в том, что линейная связь между ростом функциональной

активности организма на фоне физической нагрузки и ростом ЧСС наблюдается только в случае низких и средних нагрузок, при реализации аэробной модели энергообеспечения. При высоких нагрузках, когда организм испытывает нехватку кислорода, при формировании состояния гипоксии, при анаэробной модели энергообеспечения зависимости приобретают более сложный характер. Рассматривая систему дыхания в качестве компонента единой системы кислородо- и энергообеспечения живых систем, необходимо отметить, что традиционные модели, опирающиеся на показатель «уровень потребления кислорода», и рассчитанные для наземных животных, в случае тюленей практически не работают (Mortola, Limoges, 2006).

Парадоксальные зависимости имеют место при погружениях дышащих кислородом организмов под воду, когда на фоне высоких уровней выполняемой работы наблюдается снижение ЧСС, появляются признаки парциального снижения уровня метаболизма. Параметры свободного дыхания тюленей, находящихся на берегу, соответствуют расчетным (относительно массы и размеров тела) при несколько большей эффективности утилизации кислорода воздуха по сравнению с другими животными, при этом их возможности по задержке дыхания при погружениях значительно превосходят расчетные (Gas ..., 1994; High ..., 1999; Breathing ..., 2000). Высокие нагрузки (экстремальная глубина погружений и их продолжительность, высокие скорости перемещения в толще воды и т. д.) определяют, тем не менее, значительное снижение интенсивности работы сердца, выход за пределы линейных моделей энергообеспечения, смену аэробных процессов на анаэробные. Следует отметить, что по данным ряда исследователей включение анаэробных механизмов для тюленей является признаком напряжения (Кооупан, Ponganis, 1998; Sparling, Fedak, 2004). Зависимость ЧСС от общей активности животных принципиально нарушается при повышении продолжительности пребывания тюленей под водой (Williams et al., 1991; Hindell, Lea, 1998; Heart ..., 1999). Важную роль в формировании реакции снижения ЧСС на фоне задержки дыхания у тюленей, по данным ряда авторов (Галанцев, 1986; Breathing ..., 2000), играет парасимпатический отдел вегетативной нервной системы, а при длительных погружениях, по-видимому, велика роль гуморальных механизмов регуляции. Показано, что ЧСС морского слона снижается в зависимости от продолжительности ныряния: так, например, если погружение под воду достигает 13 мин, ЧСС тюленя составляет 40 ударов в минуту, то при погружении на 37 мин ЧСС падает до 14 ударов в минуту (Hindell, Lea, 1998). Установлено, что даже у плода тюленя Уэдделла при нырянии самки ЧСС снижается в среднем на один удар с каждой новой минутой нахождения под водой (Heart ..., 1987). По данным А. Р. Купина с соавторами (Особенности ..., 1982), при кратковременных (на 10–15 с) ныряниях каспийского тюленя изменения его ЧСС выражены в меньшей мере, чем при более длительных погружениях (на 60–90 с). При последних не только снижается ЧСС, но и проявляются негативные кардиологические феномены: развиваются ярко выраженные аритмии, нередко проявляются экстрасистолы, выявляются атриовентрикулярные блокады, наблюдается миграция водителя ритма в нижележащие отделы проводящей системы (Галанцев, 1983). По аналогии с известными исследованиями экстремальных и патологических состояний человека

(Меерсон, 1975; Баевский, 1979) все перечисленные признаки дают основания констатировать, что длительные глубоководные погружения тюленей обеспечиваются чрезвычайным напряжением регуляций сердечно-сосудистой системы. Максимальные возможности по аэробному обеспечению глубинных погружений формируются в процессе индивидуального развития тюленей, т. е. в процессе тренировки (Burns, Castellini, 1996).

При подъеме животных на поверхность сразу же развивается восстановительная тахикардия. Интересно, что частота сердечного ритма у тюленей увеличивается обычно еще за 2–3 с до подъема на поверхность (Особенности ..., 1982). При этом в исследованиях зарубежных ученых (Heart ..., 1997) была отмечена парадоксальная закономерность — восстановительная тахикардия после длительных погружений выражена меньше, чем при кратковременных, что может свидетельствовать о различных механизмах, реализующихся на фоне этих поведенческих форм.

Циклические процессы в системе кислородообеспечения ластоногих, находящихся на поверхности воды и на суше, т. е. в условиях полного доступа к кислороду воздуха, характеризуются своеобразием, в первую очередь проявляющимся в выраженной аритмичности. Было установлено, что при нахождении гренландского (de Kleer, 1975), обыкновенного (Päsche, Krog, 1980), байкальского, каспийского (Особенности ..., 1982; Сравнительная ..., 1989) и серого тюленей (Поведенческие ..., 2008; Войнов, 2010), морского леопарда (Williams, Bryden, 1993) и моржа (Behavioral ..., 2009) на суше ритм дыхания характеризуется продолжительными паузами, сопровождаемыми выраженной брадикардией.

Очевидно, что актуальным является расширение работ по конкретизации проявлений циклических феноменов у отдельных видов морских млекопитающих в плане выявления общегрупповых для всех ныряющих животных механизмов приспособления к водному образу жизни, имеющих идиоадаптивное значение.

Рассмотрим аритмические проявления циклических феноменов поведения и регуляции систем кислородообеспечения настоящих тюленей в условиях вольерного содержания.

Объекты исследования — гренландский тюлень *Pagophilus groenlandica* Erxleben, 1777 (7 особей), серый тюлень *Halichoerus grypus* Fabricius, 1791 (6 особей), кольчатая нерпа *Pusa hispida* Schreber, 1775 (2 особи). Возраст животных — от 1 года до 9 лет, самцу серого тюленя — 17 лет. Период наблюдений составил от 1 года до 5 лет. К началу работы животные были приучены и содержались в вольерах полигона не менее одного года.

Вольерный комплекс полигона ММБИ КНЦ РАН расположен на акватории Кольского залива и позволяет создавать животным условия обитания, максимально приближенные к естественным. Длина вольера составляет 8 м, ширина — 4 м, глубина подводной части — 2 м, высота надводной части — 1 м. Стены вольера представлены сетью с диаметром ячеек 5 см. На дне садка находится прямоугольная рамка, состоящая из металлических прутьев диаметром 1 см. Вольер оборудован деревянным помостом шириной 1 м, который можно быстро снять. Над помостом натянута съёмная сеть для предотвращения ухода животных из вольера.

Для регистрации поведенческих и физиологических параметров тюленей использовали оригинальный программно-аппаратный комплекс Полиграф (Поведенческие ..., 2008). Полиграф размещается при помощи специальной шлейки на теле животного (рис. 116), позволяет регистрировать и анализировать следующие параметры поведения и физиологии различных видов морских млекопитающих: электрокардиограмму в двух отведениях от двух пар электродов (один электрод — заземление); пневмограмму (динамичная периметрия грудной клетки) — параметр внешнего дыхания. Схема расположения электродов для регистрации электрокардиограммы была представлена двумя парами датчиков (E1-E2, K1-K2), электрод заземления располагался в произвольной области. Датчик периметрии грудной клетки устанавливался в области диафрагмы на эластичной ленте. Наблюдения проводились в мае и в конце сентября—начале октября при температуре воздуха 5–10 °С и воды 3–4 °С. Осуществлялось наблюдение за поведением животных в режиме круглосуточного мониторинга камерой наружного наблюдения (МВК-08, 40 ТВЛ, 01ЛК-F2, объектив М12). Запись видеоматериала производилась посредством ТВ-тюнера, установленного на персональном компьютере. Анализ оцифрованных видеоматериалов осуществлялся при покадровом просмотре видеозаписей (программа Vegas Pro 9.0, замедление воспроизведения видеозаписи в 4 раза, точность измерения 100 мс).

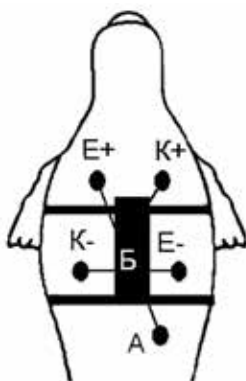


Рис. 116. Схема монтажа мобильного комплекса для физиологических исследований:

А — электрод заземления; Б — основной блок; K+, K-, E+, E- — кардиографические электроды

Животные находились в привычных условиях, без видимых изменений в поведении и состоянии здоровья. Анализ оцифрованных данных осуществлялся в среде MsOffice с использованием традиционных статистических методов.

Наблюдения за поведением морских животных в условиях неволи позволяют отметить, что для них характерна неритмичная смена поведенческих форм:

- нахождение животного в активном состоянии под водой (при этом ноздри животного находятся в воде) или на поверхности (при этом ноздри животного находятся над водой);

- отдых-сон в воде (животное расположено в толще воды или на поверхности без движения);
- отдых на помосте (животное на помосте не совершает движений, глаза закрыты).

Для активного поведения характерны поисковые реакции, резкие, активные движения, тревожная вокализация, выраженные агрессивно-оборонительные реакции в отношении исследователей. В ряде случаев, руководствуясь поведенческими признаками и параметрами состояния кардиореспираторной системы, можно допустить предположение о начале и завершении сноподобных состояний.

Общий характер смены форм поведения в значительной степени сходен у гренландских и серых тюленей. Значительную часть дневного времени суток составляет плавание в воде. Как правило, все животные стереотипно двигаются по кругу горизонтально (у поверхности воды) или вертикально (чаще — гренландские тюлени), всплывая на поверхность брюхом вверх и погружаясь под воду головой вперед. Глаза, как правило, закрыты, ноздри для дыхания открываются на поверхности на короткое время. В ряде случаев, при продолжительном нахождении на поверхности воды, тюлени открывают глаза, осматриваясь по сторонам. Часто это связано с проявлением новых звуков, провоцирующих ориентировочную реакцию. Единичные наблюдения за поведением серых тюленей, свободно плавающих по акватории естественного солоноватого озера, позволили отметить меньшую стереотипность в поведении: продолжительные погружения под воду (30–40 с и более) сменялись частыми и ритмичными погружениями-всплытиями. Для всех исследованных животных поведение в дневное время суток характеризуется преобладанием частых погружений под воду, продолжительностью около 10 с. Суммарное время таких погружений достигает 60–90 % от времени наблюдения, при этом имеют место и длительные погружения — более 30 с, которые могут составлять 10–20 %.

На рисунке 117 представлена циклограмма суточной поведенческой активности серого тюленя (Н. N., самка, возраст около 8 лет), на рис. 118 — гренландского (G. S., самка, возраст около 9 лет) за 2 сут. наблюдений. На графиках отмечены поведенческие формы продолжительностью более 10 с. Интервалы времени фрагментов отдых-сон выделялись в самостоятельную поведенческую форму при фиксации зависания в толще воды или расслабленной позы животного на помосте с закрытыми глазами. Самое характерное для обоих животных — рост вероятности поведенческих форм отдыха (на помосте и в воде) в ночное время суток. При проведении подобных наблюдений за кольчатými нерпами А. Л. Михайлюк (2012) показал достоверные различия в уровне поведенческой активности животных в дневное и ночное время. Представленные на графиках данные позволяют отметить индивидуально-видовые особенности поведения — серый тюлень существенно чаще выходит на помост, паттерны поведения более дробные, он активнее ожидает контакта с тренером. В поведении гренландских тюленей доминируют продолжительные фрагменты со стереотипными кратковременными погружениями-всплытиями.

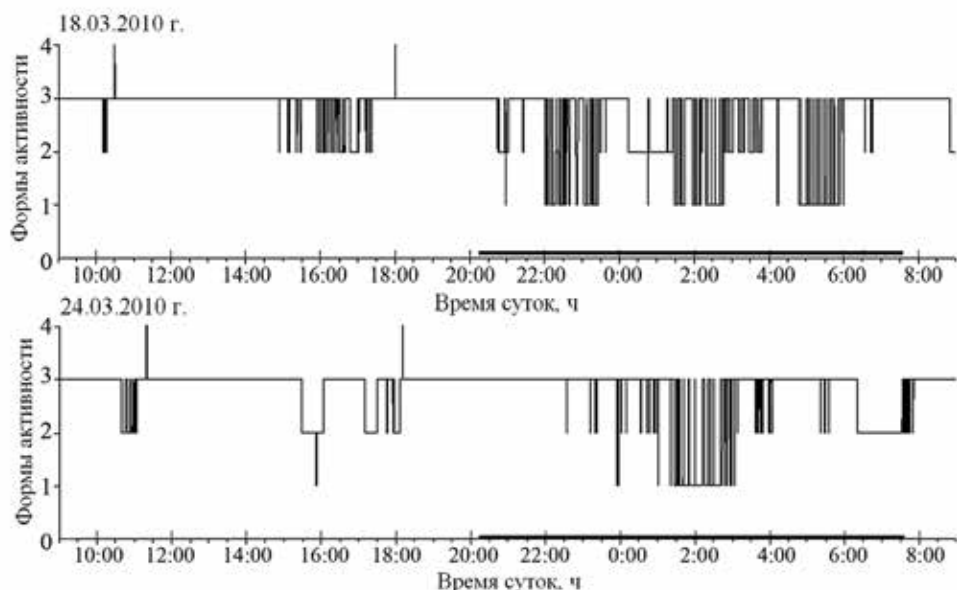


Рис. 117. Динамика поведенческой активности серого тюленя (Н. N., самка, возраст 8 лет) на каждом 10-секундном интервале времени:

1 — отдых-сон в воде; 2 — отдых на помосте; 3 — плавание; 4 — кормление

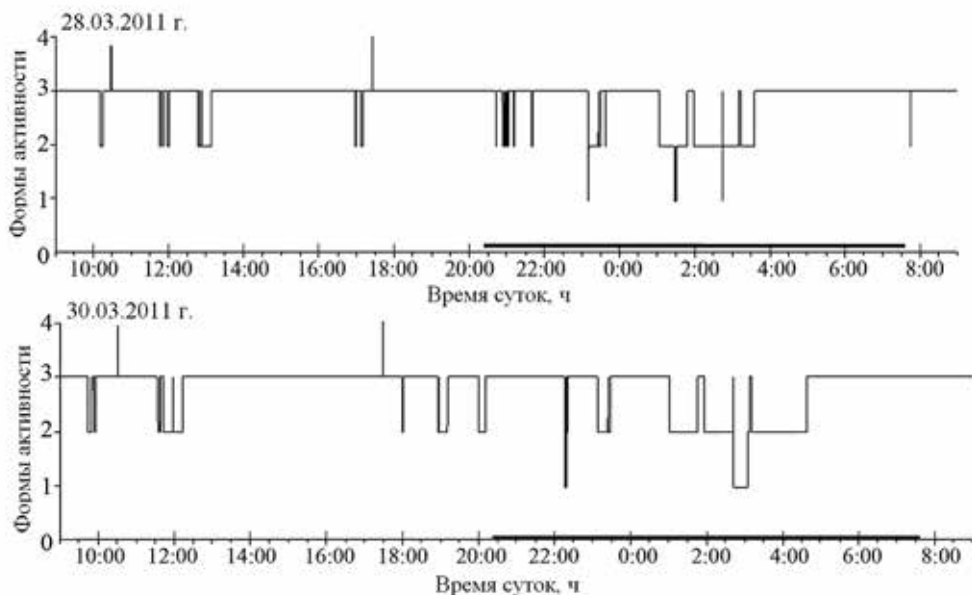


Рис. 118. Пример характерных фрагментов поведения взрослого гренландского тюленя (G. S., самка, возраст 9 лет) на каждом 10-секундном интервале времени:

1 — отдых-сон в воде; 2 — отдых на помосте; 3 — плавание; 4 — кормление

Для всех животных, находящихся на помосте, характерна выраженная аритмичность дыхания: регулярные циклы вдоха-выдоха сменяются продолжительными задержками дыхания — апноэ, достигающими 20–40 с. На рисунке 119 представлен типичный пример периодограммы дыхания половозрелого серого тюленя (самка, около 8 лет). Анализ оцифрованных видеоматериалов осуществлялся путем фиксации фаз вдоха-выдоха при покадровом просмотре, внимание обращалось на движение ноздрей животных и изменение контура тела при вдохе и выдохе. Характерный паттерн дыхания находит свое отражение в циклических феноменах сердечно-сосудистой системы (рис. 119). Причем, имеет место отсутствие ожидаемой линейности взаимосвязи дыхательной и сердечно-сосудистой систем наряду с известными феноменами брадикардии на фоне замедления дыхания в ряде случаев отмечается укорочение последовательных кардионтервалов, т. е. учащение сердечных сокращений.

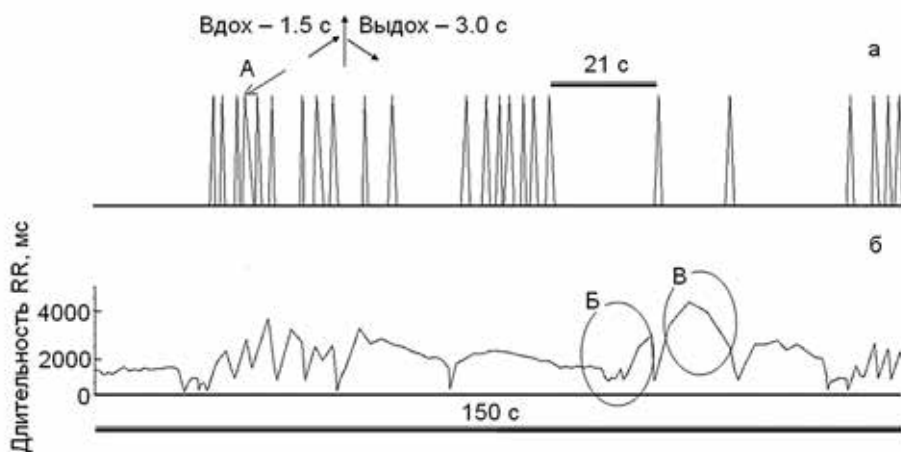


Рис. 119. Пример аритмичных проявлений в деятельности кардиореспираторной системы взрослого серого тюленя (Р, самка, возраст около 8 лет):

а — периодограмма дыхания (А — структура единичного дыхательного комплекса); б — кардиоинтервалограмма анализируемого интервала времени (150 с, Б и В — фрагменты укорочения и удлинения кардиоинтервалов соответственно)

Анализ дыхания молодых серых тюленей (по видеоматериалам и результатам наблюдений, проведенных к.б.н. А.А. Кондаковым во время экспедиции ММБИ КНЦ и ЮНЦ РАН на о. Большой Айнов в Баренцевом море в декабре 2010 г.) позволяет отметить, что феномен «произвольного апноэ» проходит продолжительный период созревания и формируется только после того, как молодые животные уходят с ценных залежек в море и начинают самостоятельно питаться. На рисунке 120 можно видеть примеры дыхательной ритмики двух щенков разного возраста (соответственно, стадия ювенальной линьки — белек и, более старшая, — тулупка), которые находились на берегу в спокойном состоянии, на исследователей не реагировали. При анализе длительных видеозаписей можно выделить пары представленных рядов оцифрованных данных,

обладающих признаками нормальности и характеризующихся значимыми различиями. Статистические данные, представленные в табл. 52, достаточно сопоставимы. Дыхание младшего животного достаточно ритмично, вдох осуществляется быстро, выдох более затянут, нерегулярно встречаются непродолжительные (до 2–3 с) паузы на выдохе (15 случаев в течение 10 с). Старший щенок (сменивший светлый мех на темный) имеет по данным наблюдателей опыт плавания у береговой линии. Паттерн дыхания этого животного более сложен: наряду с короткими дыхательными паузами (2–3 с, 65 случаев в течение 10 с) встречаются длительные апноэ (10–20 с, 13 случаев в течение наблюдений). Продолжительность вдоха и выдоха этого животного практически одинаковы.

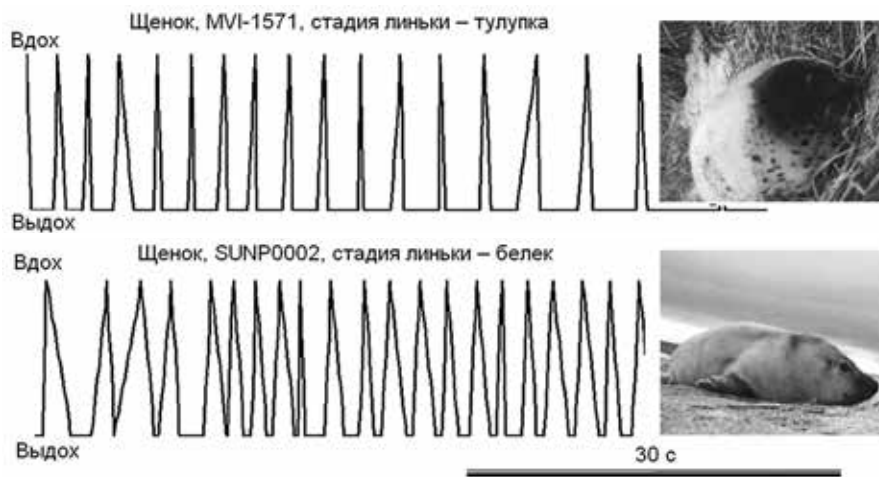


Рис. 120. Примеры дыхательной ритмики щенков серых тюленей в состоянии дремоты на берегу

При анализе электрокардиограммы тюленей, находящихся на помосте вольера, выделяются два паттерна, согласующихся с особенностями поведения животных (рис. 121). На фоне более активного поведения животных вероятна электрокардиограмма с высокой ЧСС (около 130 ударов в минуту) с ритмичным паттерном дыхания, этот тип ЭКГ более характерен для начального этапа обследования животного. Редкое дыхание с длительными задержками и низкая частота сердечных сокращений (брадикардия — частота пульса не превышает 30–50 ударов) совпадают по времени со спокойным типом поведения. При этом спокойное состояние характеризуется выраженной дыхательной аритмией: амплитудно-частотной модуляцией ЭКГ, высокой изменчивостью длительности кардиоинтервалов в соответствии с фазами вдоха (повышение ЧСС) и выдоха (снижение ЧСС), наличием фрагментов со снижением ЧСС на фоне апноэ. На фоне фрагментов активного состояния с устойчиво высокой ЧСС и при продолжительных задержках дыхания дыхательная аритмия не проявляется (вариабельность длительности кардиоинтервалов существенно снижается).

Таблица 52

Параметры дыхания щенков серого тюленя на стадии линьки белек и тулупка

Параметр	Белек (SUNP0002)	Тулупка (MVI-1571)
Среднее время вдоха, с	0.65±0.11	0.38±0.15
Среднее время выдоха, с	0.91±0.21	0.31±0.12
Средняя пауза вдоха, с	—	—
Средняя пауза выдоха, с	0.67±0.18	1.53±0.36
Число апноэ > 2 с на 10 мин	20	75
Число апноэ ≥ 10 с на 10 мин	—	13

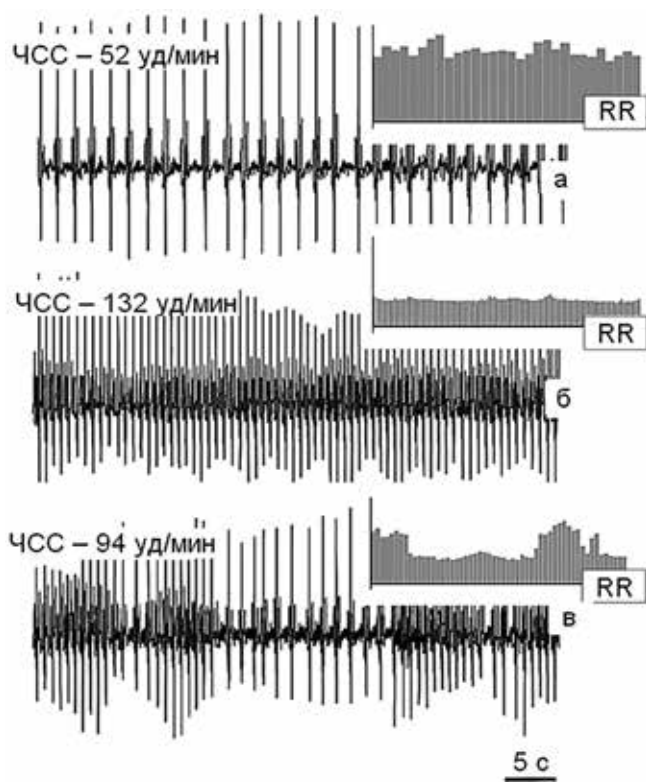


Рис. 121. Пример изменения параметров ЭКГ гренландского тюленя (Z, самец, возраст около года) в динамике состояний:

а — спокойное; б — активное; в — переходное; RR — кардиоинтервалограмма соответствующего участка ЭКГ

Следует отметить, что это характерно для всех исследованных ластоногих: паттерн дыхания только на достаточно коротких интервалах времени может быть ритмичным и характеризоваться частотой дыхания. При этом частота дыхания может быть устойчивой и составлять 60 циклов в минуту, в более спокойном состоянии — 10–20 циклов в минуту (рис. 121).

Еще более ярко феномены аритмии в деятельности кардиореспираторной системы морских млекопитающих проявляются при моделировании состояния сниженного бодрствования при использовании общей анестезии (Кардиореспираторная ..., 2012). На рисунке 122 представлены графики, характеризующие изменение состояния кольчатой нерпы под действием анестетика (ксилазин, 20 %, 5 мл внутримышечно, Interchemie Werken «de Adelaar» BV Нидерланды). Можно видеть ригидный высокочастотный ритм ЭКГ, зарегистрированный на фоне ритмичного поверхностного дыхания, который сменяется его задержкой с выраженными фазными изменениями ЭКГ. Амплитуда кардиокомплекса подвержена значительной вариабельности, что особенно четко проявляется в начале задержки дыхания при нарушении ритма сердечных сокращению по типу дуплетов. Отсутствие дыхательной аритмии может отмечаться и при сниженной ЧСС на фоне ритмичного и более глубокого дыхания, при развитии медикаментозного сна. После выхода нерпы из наркоза основные характеристики кардиореспираторной системы восстанавливаются и становятся в общих чертах похожими на описанные выше.

Ранее было показано, что у млекопитающих и птиц при охлаждении рефлексогенных зон кожи лицевой части головы имеет место выраженное замедление ЧСС — брадикардия (Scholander, 1940). Однако задержка дыхания и брадикардия сердечного ритма у морских млекопитающих развиваются не только в связи с погружением под воду, но и эндогенно, как результат реализации более широких механизмов адаптации вида к ныряющему образу жизни.

У гренландских тюленей, находящихся на берегу, имеют место длительные эпизоды задержки дыхания с характерной брадикардией (ЧСС достигает 8–12 ударов в минуту) (de Kleer, 1975). Было высказано предположение о характерном «самопроизвольном рефлексом погружения», которое начиналось и заканчивалось без видимых внешних причин. Вероятностный характер начала очередного апноэ как при нахождении животных на поверхности, так и при погружениях под воду подчеркивался в работах многих исследователей (de Kleer, 1975; Påsche, Krog, 1980; Особенности ..., 1982; Галанцев, 1983, 1986; Williams, Bryden, 1993).

При изучении поведения тюленя Уэдделла было описано четыре типа погружения под воду, которые различались по длительности и глубине (Classification ..., 2003). Очевидно, что животные могут выбирать режим погружения достаточно произвольно, и не всегда наиболее длительные погружения оправданы понятными для наблюдателя причинами. Данное предположение созвучно с выводами о характерных для тюленей двух неритмично сменяющих друг друга режимах функционирования сердечно-сосудистой системы: брадикардии и тахикардии (Fedak et al., 1988).

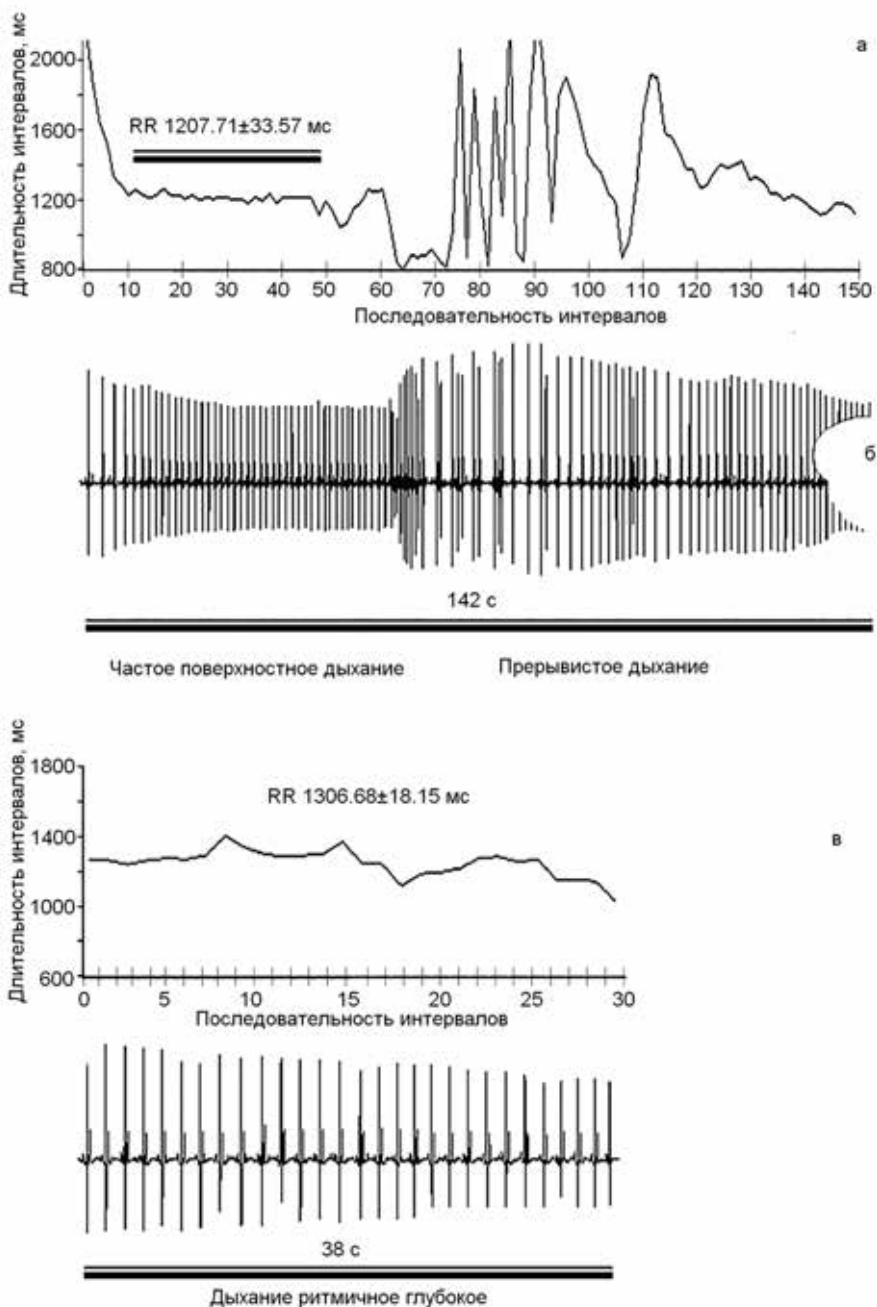


Рис. 122. Феномены аритмии в кардиореспираторной системе кольчатой нерпы на фоне общей анестезии:

а — кардиоинтервалы через 36 мин 36 с после введения наркоза; б — электрокардиограмма через 36 мин 36 с после введения наркоза; в — кардиоинтервалы и электрокардиограмма через 40 мин 26 с после введения наркоза

Сложная аритмичная динамика кратких и продолжительных дыхательных пауз, смена спокойного и активного состояний тюленей, отмечаемая при нахождении животных на суше — есть отражение комплекса адаптаций ластоногих к ныряющему образу жизни (Developmental ..., 1994). Наследственный характер обсуждаемых феноменов подчеркивается продолжительным в динамике индивидуального онтогенеза процессом созревания дыхательной аритмии в сердечном ритме, описанным в исследованиях (Галанцев, 1983; Козак, 1995; Falabella et al., 1999; Developmental ..., 2004; Diving ..., 2005). Речь идет о структурных изменениях (ростовых преобразованиях тела животных, их органов) и созревании механизмов реализации функций. Учитывая известные различия в образе жизни изучаемых видов, можно предположить, что темпы становления морфофункциональных механизмов адаптации кардиореспираторной системы ластоногих отражают общие принципы гетерохронии становления различных функций в процессе онтогенеза.

Ранее было показано, что наблюдаемые закономерности, свойственные всей группе ныряющих животных, характеризуются индивидуальной вариабельностью. В частности, было выявлено, что если длительность суммарного нахождения в воде щенков обыкновенного тюленя в процессе онтогенеза имеет достаточно близкую к линейной зависимость от возраста, то глубина погружения и скорость плавания тюленей — более сложную зависимость (Diving ..., 2001). Суммарное время пребывания в воде щенков обыкновенного тюленя в возрасте до 4 сут. составляет в среднем 1.5 ч, тогда как 18-суточные могут находиться в воде уже более 3 ч. При этом некоторые щенки ныряют на глубину 30 м, другие же никогда не опускаются ниже 6–8 м. Очевидно, что подобный режим плавания будет оказывать различный тренирующий эффект в отношении развития животных и, в частности, его кардиореспираторной системы.

По-видимому, выраженность перечисленных примеров аритмии циклических процессов у ластоногих может отражать общую экологическую пластичность животных, позволяющую формировать различные стратегии (видовые и индивидуальные) приспособления к сложным условиям обитания.

Нами отмечены признаки более широких адаптационных возможностей особей серого тюленя по отношению к гренландским тюленям, что позволяет выяснить физиологические механизмы, определяющие видовую специфику экологии этих ластоногих. В отличие от гренландского, серый тюлень не совершает дальние сезонные миграции и может быть причислен к оседлым животным, ведущим пелагический образ жизни (Davies, 2011). Для районов, в которых постоянно проживает серый тюлень, отмечается сложная штормовая и ледовая обстановка, значительны перепады температуры воздуха (Карпович и др., 1967). Для вида свойственна относительно низкая зависимость от наличия льда во время размножения, линьки, нагульного периода. В качестве одного из признаков оседлости можно привести сложное территориальное поведение самцов серого тюленя в брачный период (Крушинская, Лисицына, 1983). При этом гренландскому тюленю, совершающему значительные сезонные миграции, существенные адаптационные перестройки не свойственны, его стратегия адаптации направлена на поиск подходящих гидрологических и климатических условий (Melentyev et al., 2005).

Для детенышей и половозрелых представителей серых тюленей характерны большая изменчивость поведенческих форм, более широкий диапазон вариабельности параметров дыхательной и сердечно-сосудистой систем. Разнообразие продолжительности задержки дыхания (апноэ) серых тюленей, имеющих место при погружении животных и нахождении их на берегу (произвольное апноэ), существенно шире, чем у гренландских тюленей.

В исследованиях поведения ластоногих, проводимых в ММБИ КНЦ РАН, подтверждены литературные данные о том, что пагофильный гренландский тюлень, образ жизни которого привязан к черно-белой палитре цветовых ощущений, — монохромат (Newman, Robinson, 2005), тогда как серые тюлени и нерпы, живущие в прибрежной зоне с более сложными условиями, обладают многоцветным зрительным восприятием — дихроматы (Reichl et al., 2001).

Очевидно, можно утверждать, что полученный комплекс фактов указывает на высокую адаптационную пластичность серого тюленя, дающую ему большие возможности реализации гибких приспособительных стратегий в сложных условиях континентального шельфа (Поведенческие ..., 2008; Войнов, 2010; Войнов, Вербицкий, 2012).

Глава 5

БИОМОНИТОРИНГ И МОДЕЛИРОВАНИЕ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ

5.1. ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ БИОМОНИТОРИНГ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ: НА ПУТИ К НОВЕЙШИМ ТЕХНОЛОГИЯМ

Единственным средством получения информации об изменениях экосистем является мониторинг. Методология и технология мониторинга определяют качество получаемых данных, а также их экологическое значение и достоверность.

Устойчивое использование биоресурсов и другие элементы управления экосистемами базируются на данных экологического мониторинга (Матишов и др., 2007). Экологический мониторинг направлен на сбор данных об экосистемных изменениях с целью получения оценки состояния среды обитания человека и биологических объектов (растений, животных, микроорганизмов), а также оценки изменения ресурсов экосистем в условиях антропогенных воздействий.

Обобщенные результаты экологического мониторинга показывают, что эксплуатация нефтяных и газовых месторождений в море несет с собой риск аварий, в первую очередь для прибрежных экосистем, где влияние нефтяных разливов в море наиболее заметно.

Относительно других форм хозяйственной деятельности на шельфе экологическое воздействие на экосистемы при освоении морских нефтегазовых месторождений изучено наиболее полно. В общих чертах можно выделить следующие основные этапы освоения и разработки морских нефтегазовых месторождений (Патин, 2001):

- геолого-геофизические изыскания и первичная оценка запасов;
- разведочные бурения и уточнение запасов;
- подготовка и обустройство месторождения;
- промысловые работы;
- завершение и ликвидация.

Каждый из этапов деятельности на шельфе сопровождается набором определенных стресс-факторов воздействия на окружающую среду. При всем разнообразии деятельности все воздействия на морские экосистемы могут быть сгруппированы по основным стресс-факторам, а вызванные ими биологические изменения (эффекты) всегда возникают в определенной последовательности реакций биосистем разного ранга. Биологические эффекты следуют от первичных реакций на субклеточном, клеточном и организменном уровнях через физиологические и поведенческие реакции к изменениям популяций и сообществ.

Опыт биомониторинга свидетельствует, что главным источником и основным фактором прямого негативного воздействия на морскую биоту при

всех типах строительных работ в море (установка платформ, прокладка трубопроводов, дноуглубительные работы) является дампинг (перемещение донных грунтов).

Однако наиболее опасным из всех воздействий является, несомненно, химическое загрязнение. Поэтому вопрос о реакциях морской биоты в условиях хронического стресса, т. е. при относительно низких, но устойчивых уровнях загрязнения среды в районах длительной эксплуатации нефтегазовых месторождений на шельфе, является по существу центральным в контексте экосистемных изменений. Ответы на этот вопрос определяют в конечном итоге позицию в отношении допустимости масштабных разработок не шельфе и мер их регламентации. Однако единого мнения на этот счет до сих пор нет, и это связано как с разнообразием возможных ситуаций, так и сложностью происходящих процессов и методов (инструментов) их изучения и мониторинга.

Необходимо отметить, что сырая нефть, по мнению многих исследователей, не считается опасным загрязнением, как и поступление нефтеуглеводородов в окружающую среду даже в условиях частых разливов, по следующим причинам:

- вклад морских нефтепромыслов в общее загрязнение экосистемы и поток нефтяных углеводородов невелик и не превышает нескольких процентов;
- нефть и газ являются природными органическими субстратами, которые присутствуют в морской воде (иногда в высоких концентрациях) и относительно легко разлагаются, утрачивая свои токсические свойства;
- воздействия нефтегазового комплекса носят локальный характер и затрагивают небольшие участки, не более 1–2 % от площади региона;
- даже при сильных воздействиях (в зоне больших сбросов) поражается незначительная часть популяций морских организмов, что на несколько порядков ниже естественной смертности, и быстро компенсируется за счет высокой плодовитости и других механизмов регулирования численности.

Таким образом, традиционно считается, что загрязнение нефтеуглеводородами (за исключением газоконденсата) и даже буровыми шламами и другими отходами нельзя считать наиболее токсичным и опасным для экосистем в целом, даже в случаях значительных сбросов или аварийных разливов (Патин, 2001).

Очевидно, такие оценки весьма упрощены, поскольку биологические последствия всякого загрязнения определяются концентрацией загрязняющих веществ в воде.

Несмотря на устоявшееся мнение, что все виды воздействий при нефтегазодобыче ограничены и сводятся к локальным, кратковременным эффектам, есть все основания считать, что в отношении арктических прибрежных экосистем экологические последствия будут намного значительнее.

Арктические моря относятся к природным объектам, наиболее уязвимым в отношении экологических стрессов и антропогенных воздействий. Шельф Баренцева и Карского морей в ближайшей перспективе станет одним из базовых источников углеводородного сырья Российской Федерации. Освоение нефтяных и газовых месторождений неизбежно вызывает многократное

увеличение техногенной нагрузки на морскую среду и потому требует проведения серьезных природоохранных мероприятий.

Особую опасность представляет нефтедобыча из месторождений в мелководных прибрежных районах Арктики — зонах наибольшей биологической продуктивности.

В ходе реализации проектов нефтегазодобычи на Приразломном, Штокмановском и других морских месторождениях опасность для биологической продуктивности Баренцева и Карского морей представляют не только массивные выбросы нефти, природного газа, газоконденсата и метанола в окружающее пространство (Матишов и др., 2001), но и хроническое загрязнение, которое во многих случаях может быть опаснее нефтяных разливов.

Действительно, после сброса обычно происходит достаточно быстрое и значительное разведение загрязняющих веществ в морской воде, и соответственно, локализация и снижение их концентраций. Концентрации загрязняющих веществ быстро снижаются по мере удаления от точки сброса, однако эти вещества легко переносятся течениями и даже в малых дозах распространяются по экосистеме, аккумулируются в пищевых цепях. Поступившие в экосистему ксенобиотики продолжают оказывать негативное воздействие на живые организмы, пусть и не столь заметное в ограниченном временном интервале.

Установлено, что на воздействие кратковременного токсического стресса организмы реагируют немедленно, рефлекторно включая защитные реакции, резко снижающие уровень активности и, соответственно, величину поглощения токсикантов. Например, двусторчатые моллюски быстро закрывают створки в случае опасности, в частности, при высокой концентрации тяжелых металлов в воде, что уменьшает их смертность от токсического воздействия (Akberali, Black, 1980; и др.).

Однако длительная экспозиция даже при меньших концентрациях приводит к увеличению смертности, так как защитные реакции ослабевают, организм пытается адаптироваться к изменившейся неблагоприятной среде. Следовательно, длительные экспозиции под воздействием загрязнения опаснее кратковременного воздействия токсикантов даже в относительно больших концентрациях.

Хроническое загрязнение, существующее во многих акваториях Мирового океана, представляет собой длительное (или постоянное) поступление загрязняющих веществ в низких и очень низких концентрациях. При таких концентрациях защитные механизмы еще не включаются, и организм испытывает общее отравление вследствие постепенного накопления загрязняющих веществ в тканях. Происходит ослабление (угнетение) всех жизненных функций, и организм медленно погибает.

Поэтому особую (скрытую) опасность для биологических ресурсов представляет именно длительное хроническое загрязнение морской среды. Дело в том, что при хроническом воздействии даже при видимом сохранении экосистемы происходит скрытое загрязнение и неизбежная деградация биоресурсов. При незаметном накоплении в тканях организмов загрязняющих веществ, вредных как для животных, так и для человека, существенно снижается товарное качество

биологических ресурсов, вплоть до их полной непригодности. Хроническое загрязнение не вызывает быстрой гибели организмов, но и при низкой токсичности неизбежно нарушает или подавляет физиологические и биохимические процессы, влияет на работу генома, снижает активность, а затем и репродуктивный потенциал животных и растений, приводя к постепенному затуханию и в конечном итоге к элиминации популяций, изменению и исчезновению видов.

Из-за длительного хронического загрязнения происходит неуклонное видовое обеднение сообществ и экосистем. Обедненные биоценозы (моносообщества) теряют не только в продуктивности, значительно уменьшается их устойчивость, толерантность к загрязнению и любым внешним воздействиям. Следовательно, обнаружение и минимизация любого токсически опасного хронического загрязнения должны стать главной целью системы экологического мониторинга.

Таким образом, продолжительное и комплексное воздействие работ по нефтегазодобыче и транспортировке неизбежно влияет на биологические ресурсы морских экосистем.

Следует отметить, что изменения биологических компонентов экосистемы под действием загрязнения неодинаковы. Например, значимого влияния отходов нефтегазодобычи на популяции пелагических рыб, птиц и морских млекопитающих не обнаружено, за исключением поведенческих реакций избегания в зонах повышенной мутности (Swan et al., 1994).

Наибольшие биологические эффекты при поступлении с платформ буровых отходов и пластовых вод фиксируются в донных биоценозах.

В значительной мере изменения популяций бентосных организмов и донных сообществ происходят при загрязнении придонных слоев воды и донных осадков. Чаще всего эти реакции на нефтяное и шламовое загрязнение проявляются в характерных экологических модификациях донных биоценозов — снижении видового разнообразия, а также биомассы и численности наиболее чувствительных видов.

К таким чувствительным к загрязнению видам-индикаторам относятся, например, некоторые двустворчатые моллюски (*Echinocardium* sp., *Astarte borealis*, *Clinocardium ciliatum*, *Montacuta ferruginosa*), тогда как некоторые виды полихет (*Capitella capitata*, *Laonice cirrata*, *Micronephtys minuta* и *Nephtys ciliata*), напротив, доминируют на загрязненных нефтью донных субстратах. Ситуации такого рода подробно описаны во многих публикациях.

Использование донных организмов в качестве биоиндикаторов является одним из самых перспективных направлений биомониторинга и служит обеспечению экологической безопасности хозяйственной деятельности в водных экосистемах.

Современные подходы к экологической безопасности при добыче нефти и газа на шельфе требуют развития научно-исследовательских работ, связанных с изменением процедуры оценки воздействия на окружающую среду (ОВОС) в направлении создания системы нового, непрерывного биомониторинга. К этой системе откосятся оперативный (он-лайн) биомониторинг и оперативная биоиндикация (Гудимов, 2008; Матишов и др., 2008) — новейшие

экологические технологии, обеспечивающие предупреждение (возникновение) биологических нарушений в прибрежных экосистемах и сигнализирующие о возникновении экологически опасных изменений среды в режиме реального времени. Фактически это единственный перспективный путь развития биомониторинга. Окончательная разработка и внедрение оперативного биомониторинга и биоиндикации как главного метода (технологии) контроля экологической безопасности водной среды это только вопрос времени. Поэтому на современном, переходном этапе эта технология неизбежно должна гармонично сочетаться с некоторыми выработанными ранее подходами и методами существующего традиционного биомониторинга.

Традиционный биомониторинг. Стандартный (традиционный) экологический биомониторинг является основным инструментом оценки и контроля антропогенного воздействия на морские экосистемы. Предполагается, что его назначение заключается в оценке последствий антропогенного воздействия на все биологические компоненты морских экосистем (планктон, бентос, рыб).

Достоинства биомониторинга очевидны и определяются его комплексностью, многовидовой (экосистемной) направленностью и масштабностью. Для морских экосистем приоритетным объектом мониторинга признан бентос (макробентос). Однако, способно ли существующее, ставшее традиционным, использование экологического биомониторинга уловить начавшиеся, и потому еще относительно малозаметные изменения биологических сообществ под влиянием антропогенного загрязнения? Защищает ли биомониторинг тем самым экосистему от антропогенных изменений и деградации? Фактически нет, потому что методологически он реагирует с большим опозданием к моменту воздействия. В действительности традиционный биомониторинг способен с определенной долей вероятности лишь констатировать последствия длительного антропогенного воздействия.

Проблема в том, что стандартному биомониторингу объективно присущ ряд недостатков, среди которых — значительная инертность и низкая чувствительность к изменениям среды. На практике только многолетние (более 5–10 лет) или катастрофические изменения сообществ достоверно выявляются традиционными методами биомониторинга и биоиндикации. Это значит, что традиционная биоиндикация неизбежно «обращена в прошлое». Например, состояние донных биоценозов Баренцева моря отражает не ситуацию этого года, а условия 6–7-летней давности, т. е. изменения среды последних нескольких лет (Влияние ..., 2007). Биоценотические изменения меньшего временного масштаба, как и реакции организмов на текущие, даже значительные, изменения условий среды фактически игнорируются, так как не могут быть надежно отслежены стандартными методами. Между тем, краткосрочные токсические воздействия способны приводить к развитию деструктивных и кризисных явлений в экосистеме, снижая объемы промысловых биоресурсов.

Качество мониторинга напрямую зависит от правильного выбора и соблюдения основных подходов. К ним относится прежде всего учет естественных многолетних процессов изменения популяций и сообществ. Только в этом

случае на фоне многолетней, сезонной и пространственной динамики компонентов экосистемы могут быть прослежены изменения, индуцированные антропогенным вмешательством. Обычно это условие трудно выполнимо и редко соблюдается на практике. Поэтому, несмотря на сложность, трудоемкость и высокую стоимость мониторинговых исследований, риск принять естественную изменчивость биоты за вызванную загрязнением сохраняется, особенно, в отношении динамичных условий прибрежных зон.

Отсутствие какой-либо оперативной информации о текущем экологическом состоянии среды является, несомненно, главной проблемой стандартного биомониторинга, так как он устанавливает наличие антропогенного влияния *post factum*, со значительным отставанием от момента его возникновения. За это время изменения биологических (бентосных) сообществ уже произошли, а они могут быть значительны и необратимы, особенно при хроническом действии токсикантов.

Итак, технология существующего ныне традиционного биомониторинга крайне трудоемка, дискретна (основана на методологии периодического пробоотбора), консервативна и разработана давно. Традиционный биомониторинг обладает огромной инертностью: запаздывание величин биологических показателей ко времени изменения экологической ситуации достигает от нескольких месяцев (по некоторым биомаркерам при сильных воздействиях) до 7–10 лет (при хронических воздействиях); кроме того, его экологическая достоверность обычно низка, а результаты часто неоднозначны. Существующими методами исследования донных сообществ обнаруживаются только результаты многолетних изменений окружающей среды. Выявление (и индикация) биологических последствий краткосрочных изменений среды, как и начальной фазы длительных, например, хронических или климатических изменений остается проблематичным.

Несомненно, это не умаляет значения биомониторинга для фундаментальных исследований, но делает его непригодным в качестве средства контроля экологической безопасности и своевременного обнаружения антропогенного воздействия. Поэтому существующая система биомониторинга не способна обеспечивать эффективный экологический контроль и защиту экосистем от антропогенной деградации. В результате доминирования устаревшего подхода к биомониторингу какой-либо оперативный контроль экологической безопасности водной среды до сих пор отсутствует.

Оперативность контроля состояния среды могла бы быть обеспечена средствами химического мониторинга (пусть даже не всех известных веществ), имеющего наименьшую инертность (хотя и основанного на пробоотборе). Проблема в том, что он не определяет главного — общую токсичность среды. Токсичность — характеристика биологическая, определяемая экспериментально. К тому же влияние токсических и загрязняющих веществ значительно изменяется в различных условиях и сильно модифицируется в зависимости от колебаний факторов среды, особенно выраженных в прибрежных и эстуарных зонах.

Таким образом, потребность в разработке и внедрении новых технологий экологического биомониторинга очевидна.

Биоиндикаторы. Основным современным направлением развития биомониторинга является использование биоиндикаторов, представляющих разные уровни организации биосистем (от организма до сообщества).

Первым шагом к использованию индикаторов в оценке изменения условий среды является понимание сути индикации и того, что такое индикатор и какие задачи призван решать этот показатель.

Считается, что успешный индикатор должен сократить количество усилий, которые обычно необходимы для точного и полного представления ситуации, а также упростить процесс взаимодействия, донесения информации до управленцев и других заинтересованных сторон (Biological ..., 1995).

Следовательно, исходя из этих функций, можно сделать вывод, что индикатор — это своего рода сигнал, который передает комплексную информацию (сообщение) в упрощенном виде, обеспечивая понимание тенденции или события, которое невозможно проследить напрямую. Другими словами, индикаторы должны представлять динамичные части общей картины, которые были бы понятны пользователям. Они призваны объединить многообразие различных переменных и отдельных результатов обработки данных, в то же время предоставляя достаточно полную и критичную информацию о состоянии экосистемы.

Можно сказать, что индикатор — это относительно быстрое измерение, дающее упрощенную картину сложной реальности. Хотя в подборе и использовании индикаторов существует опасность чрезмерного упрощения, их эффективность в отношении времени и ресурсов делает индикаторы изменений среды потенциально очень привлекательными и экологически ценными.

Выделяют следующие общие характеристики индикаторов: значение, измерение, точность, специфичность, репрезентативность и другие, — каждая из которых требует специального рассмотрения и определяется задачей мониторинга.

Среди экологических индикаторов выделяют те, которые представляют собой живые компоненты экосистемы и используются для определения состояния окружающей среды и биологических реакций на антропогенные стрессы, а также для оценки мер по снижению этих стрессов, — это биологические индикаторы (биоиндикаторы). Они состоят из микроорганизмов, растений и животных, присутствующих в экосистеме. Как видно из самого понятия, биоиндикаторы — это организмы, присутствие (отсутствие), количество, интенсивность развития или уровень жизнедеятельности которых служит показателем каких-либо естественных процессов или условий окружающей среды, наличия определенных веществ в воде или в грунте, степени загрязненности и т. п.

Исследуя появление или исчезновение индикаторных видов растений и животных, изменения их численности и состояния популяций на определенной территории или изучая физиологию и поведение организмов в разных условиях, можно получить информацию о качестве, здоровье той или иной экосистемы и наличии антропогенного стресса. При обнаружении определенных реакций биологического сообщества на стресс, и определив тип реакции, можно установить характер стресса, а иногда и его источники.

Общепринято, что стресс вызывает как качественные, так и количественные изменения в структуре и функционировании сообществ. Структурные изменения обычно оцениваются при помощи индикаторных показателей видового разнообразия и обилия (численность и биомасса), таксономического состава и соотношения трофических группировок. Функциональные изменения оцениваются по фотосинтетической и физиологической активности, скорости роста животных и растений, миграции и распределению животных, плодовитости и выживанию молоди (личинок).

Стресс в водных системах влияет на физиологические и биохимические процессы в организмах и таким образом изменяет их функционирование. Определяя параметры протекания различных процессов в организмах (например, скорость роста, энзимную активность), можно определить влияние стресса на функционирование сообществ. Стресс может модифицировать структуру сообществ, изменив их видовой состав, относительную численность отдельных видов, разнообразие и выравненность сообщества, что отражается в показателях-индикаторах. В целом стресс вызывает снижение разнообразия и усиление влияния одного или нескольких толерантных видов. Биологическая оценка состояния водных сообществ по индикаторам зависит от способности определять, измерять и сравнивать относительную биологическую целостность (состояние сообщества по сравнению с таковым в незатронутом местообитании) между сходными системами или внутри одной системы с течением времени.

Биоиндикаторы являются полезным инструментом в процессе мониторинга природных процессов, поскольку некоторые из них обеспечивают раннее предупреждение загрязнения или опасности деградации экосистемы. В отличие от физических и химических методов, которые наиболее полезны только во время воздействия, многие биологические реакции кумулятивны и могут наблюдаться после вызвавшего их воздействия. Таким образом, эпизодические воздействия можно определить по их продолжающемуся влиянию на биоту. Хроническое воздействие низкой интенсивности (например, загрязнение в незначительной концентрации) бывает невозможно определить с помощью физических или химических характеристик, в то время как кумулятивный биологический эффект данного воздействия легко определить по видам-индикаторам: как по изменению популяции и бионакоплению загрязнения в тканях, так и по параметрам их активности и устойчивости. Поэтому справедливо утверждение, что биологические параметры покажут гораздо больше, чем лишь химический анализ воды.

В зонах аварийного и техногенного загрязнения биоиндикаторы качества окружающей среды позволяют успешно вести биомониторинг загрязненных биотопов, оценивая риски существования экосистемы и использования ее человеком.

В живых индикаторах суммируются все без исключения биологически важные данные о среде обитания; с помощью биоиндикаторов можно обнаруживать места концентрации различного рода загрязнений, пути попадания их в пищу человека; по ним можно проследить за скоростью происходящих

в окружающей среде изменений; только по биоиндикаторам можно судить о степени вредности тех или иных воздействий и веществ для живой природы, в том числе и для человека.

Организмы различаются по степени контакта со средой обитания. От этого зависит степень воздействия на них загрязнителей. Поэтому не любой вид может служить индикатором загрязнений биоценозов. Связано это еще и с тем, что организмы-индикаторы по-разному реагируют на одни и те же вещества или процессы. В организме одних видов даже незначительные дозы чужеродных соединений быстро проявляют свое действие, у других же эффект накапливается постепенно и проявляется в резкой форме только в критические моменты жизни.

Некоторые биологические индикаторы, отражающие (измеряющие) качество среды (в экосистеме), могут обеспечивать раннее предупреждение (оповещение) об опасном загрязнении или начале деградации в экосистеме для быстрого принятия соответствующих мер реагирования на изменение ситуации.

Использование определенных индикаторов, а именно физиологических (поведенческих) параметров организмов, позволяет определять изменения в экосистемах на очень ранних стадиях, когда они еще не проявляются морфологическими и структурными изменениями и их нельзя выявить другими методами.

Виды-биоиндикаторы должны, как правило, быть распространены в достаточном количестве по всему району исследования и доступны для сбора объективными и количественными методами. В идеале они должны обеспечивать возможность градации реакции на стресс в зависимости от его величины и интенсивности и демонстрировать специфичность реакций так, чтобы можно было определить тип воздействия. Это должны быть преимущественно неэксплуатируемые виды, иначе будет сложно проследить тенденции их численности. Важна многочисленность вида и его доступность для антропогенных воздействий, как и постоянная связь с локальной средой обитания.

Считается, что надежно классифицировать и создать систему биоиндикаторов, универсальную для всех антропогенных соединений и любых условий, невозможно, а основной путь современной биоиндикации — поставлять оперативную информацию для постоянного экологического контроля состояния окружающей среды.

В целях оперативной биоиндикации водной среды чаще всего используются двусторчатые моллюски. Среди морских двусторчатых моллюсков мидии являются одним из самых популярных модельных тест-объектов и надежным организмом-индикатором качества прибрежных вод. Они отвечают всем требованиям, предъявляемым биоиндикаторам, являются моллюсками-фильтраторами, находящимися в постоянном контакте с водой, пропуская ее через свое тело в процессе фильтрации.

Для условий Баренцева моря выбор моллюсков-биоиндикаторов обоснованно пал на мидию *Mytilus edulis* и исландского гребешка *Chlamys islandica* (Kramer

et al., 1989; Гудимов, Гудимова, 1995, 1996). Первый отражает в своих реакциях состояние верхнего слоя воды прибрежной сублиторали, второй — качество воды больших глубин.

Важной основой биоиндикации и распознавания типов антропогенных воздействий, главным образом разных видов опасного и токсического загрязнения, являются результаты биотестирования.

Биотесты (также часто называемые токсическими тестами) являются экспериментальными процедурами, в которых организмы подвергаются воздействию различных веществ или их комбинаций для определения концентраций, оказывающих на них негативное воздействие. Период воздействия может быть коротким (в острых тестах от нескольких часов до нескольких суток, или не быть длиннее жизненного цикла организма) и длительным (в хронических тестах занимающих несколько суток и более или значительную часть жизненного цикла организма). Результаты таких тестов включают смертность или сублетальные биологические реакции, такие как ослабление роста, отклонения в развитии и поведении, изменения интенсивности метаболизма или снижение репродуктивной способности.

Биотесты используются для сравнения токсичности отходов и стоков от хозяйственной деятельности, токсичности химических веществ или химических соединений, токсичности проб, отобранных в разных местах, чувствительности различных видов к одним и тем же веществам и выявления новых аспектов воздействий. Выбор биотестов должен всегда соответствовать поставленным целям.

Преимущества морских биотестов заключаются в их стандартизации, надежности, простоте в использовании, низкой стоимости и высокой чувствительности.

Многочисленные одновидовые морские биотесты являются стандартными доступными методами. Стандартизированные биотесты охватывают диапазон от острых сублетальных и летальных до хронических тестов, определяющих биоаккумуляцию и воздействие загрязняющих веществ. Повсеместно используются тесты, определяющие смертность морских видов рыб, двустворчатых моллюсков, амфипод, копепод, микроводорослей, коловраток, бактерий, личинок ракообразных. Итоговые критерии воздействия включают устойчивые нарушения поведения, угнетение питания и метаболизма, замедление или отставание в росте, слабую фотолюминесценцию, слабое оплодотворение, аномалии или отставание в эмбриональном развитии, нарушенный процесс линьки, смертность и др.

Успех биоиндикации во многом определяется как правильным выбором биоиндикаторов, так и процедурой биотестирования. Поскольку результаты биотестов зависят от продолжительности экспозиций и совокупного влияния факторов среды, то для надежной биоиндикации важно приближение условий биотестирования к природным.

В аквариальной ММБИ (пос. Дальние Зеленцы) постоянный проток природной морской воды обеспечивал условия содержания прибрежных моллюсков, максимально приближенные к природным (Гудимов, 2004). Впервые

на Баренцевом море здесь проводилось биотестирование буровых растворов и шламов (1986–1989 гг.), было исследовано поведение прибрежных моллюсков и установлено, что поведенческие реакции мидий являются надежным биоиндикатором загрязнения и изменений условий среды (Гудимов, 1989, 1990).

Обнаружено, что реакция мидий на присутствие в воде низких сублетальных концентраций ксенобиотиков проявляется в первую очередь в изменении их поведения, а при больших концентрациях и экспозициях — в физиологических реакциях (Gudimov, 1996; Gudimov, Gudimova, 2002). Поэтому уже с 1988 г. применение поведенческих реакций моллюсков было рекомендовано для непрерывного мониторинга качества водной среды *in situ* (Гудимов, 1989).

Итак, индикация состояния водной среды по биологическим объектам до настоящего времени традиционно основана на появлении или исчезновении видов и изменении их обилия в зависимости от толерантности к загрязнению, а также на использовании биоаккумуляционных характеристиках отдельных видов-индикаторов, накапливающих в своих телах заметные (для анализа) концентрации загрязняющих веществ. Уже много лет (преимущественно за рубежом) широко применяются методы биохимических маркеров (биомаркеров): краткосрочное обнаружение изменений в соотношении, структуре и количестве ферментов или других биохимических показателей. Однако применение биохимических, микробиологических, физиологических и других лабораторных исследований (анализов и тестов) все же не дает необходимой информации о текущем экологическом состоянии водного объекта в силу зависимости этих методов от пробоотбора и последующих опытов (анализов).

Еще одним недостатком существующих систем индикаторов (воздействие-состояние-реакция), описывающих антропогенные воздействия и реакции на них, является исключение природных факторов. Таким образом, природная изменчивость и эпизодические события не находят своего отражения в модели. Несмотря на то, что антропогенное воздействие является основным, если не доминирующим, фактором изменений состояния окружающей среды, было бы ошибкой не учитывать естественные колебания, происходящие в экосистеме и способные вызывать стресс-реакции у животных как и при антропогенном воздействии.

В целом, существующие в мировой практике подходы к биоиндикации и экологическому биомониторингу не изменились. Им по-прежнему присущи следующие недостатки: инертность и отсутствие оперативности, в том числе из-за устаревшей технологии отбора и обработки проб. Поэтому биоиндикация на основе традиционного биомониторинга является неизбежно инертной и малоэффективной для оперативного контроля и предотвращения антропогенных изменений среды.

Таким образом, проблема мониторинга экологической безопасности среды существует. Необходимо разработать технологию биомониторинга, отвечающую современным направлениям научно-технического развития и обеспечивающую высокий уровень экологической безопасности водных объектов. Она должна значительно превосходить возможности существующего традиционного

биомониторинга. Такая технология должна быть универсальной и обладать оперативностью, т. е. способностью обнаруживать реакцию биосистемы с любой дискретностью, на любом временном интервале.

Оперативный биомониторинг и оперативная биоиндикация. Перспективы развития биомониторинга как средства экологической безопасности лежат в области автоматического оперативного биомониторинга и оперативной биоиндикации с использованием систем «раннего предупреждения» (early warning systems).

С нарастанием масштабов и рисков хозяйственной деятельности обеспечение непрерывности биологического контроля загрязнения водной среды (Гудимов, Гудимова, 1995, 1996) в целях достижения максимальной экологической безопасности становится основным подходом к биомониторингу.

Слабые хронические воздействия трудно заметить, особенно за короткий период времени. Поэтому система современного биомониторинга, способная реагировать на изменения любого временного масштаба, должна быть настроена, прежде всего, на выявление биологически наиболее значимых и опасных изменений среды в масштабе реального времени.

Единственный выход из сложившейся ситуации заключается в разработке и скорейшем внедрении нового подхода к биомониторингу — системы непрерывного мониторинга. В настоящее время в разработку таких систем вовлечены несколько стран, среди них Франция, Норвегия, Нидерланды, Германия, Венгрия, Польша, Россия, США.

Посредством оперативной биоиндикации и непрерывного оперативного биомониторинга (близкие синонимы — monitoring of water quality in situ, continuous biomonitoring in real-time, in situ on-line biomonitoring, автоматический биомониторинг; биомониторинг в реальном времени; непрерывный биомониторинг, биосенсорный мониторинг), использующих реакции индикаторных организмов-биосенсоров для обнаружения экологически значимых и опасных изменений среды, осуществляется непрерывный биологический контроль водных объектов, информация [данные и(или) сигналы тревоги] о регистрируемых реакциях животных-индикаторов передается средствами связи в режиме реального времени.

Таким образом, оперативный биомониторинг обеспечивает непрерывный сбор экологической информации, а оперативная биоиндикация осуществляет автоматическую оценку состояния среды и сигнализирует о возникновении аномальных или опасных ситуаций.

Для оперативной биоиндикации первостепенное значение имеет скорость (Technologies ..., 2005) и устойчивость реагирования, поэтому она ориентирована на первоначальную реакцию организма, служащую отправной точкой для генерации сигнала о значимых изменениях среды. В ряде систем сигнал оповещения (тревоги) по результатам первичной реакции вырабатывается не позднее 5, 10, 30 мин от начала воздействия (Kramer et al., 1989; Bouget, Mazurie, 1997; Borchering ..., 2006). Несомненно, чем раньше будет обнаружено антропогенное воздействие (опасное загрязнение), тем меньший урон будет нанесен экосистеме или иному объекту мониторинга.

При выборе показателей оперативной биоиндикации слова А. А. Ухтомского (1978) о том, что «среда, физически одинаковая, физиологически различна для обитающих в ней животных видов, и различна прежде всего по образу рецепции в ней...» приобретают особое значение. Например, те изменения среды, влияние которых на водные организмы незаметно по показателям традиционного (пассивного) биомониторинга: видового состава, биоаккумуляции, биомаркерам (Kramer et al., 1989) или по физиологическим параметрам, — ясно отражаются в поведении (Kramer et al., 1989; Гудимов, 1990, 2005).

Современные технологии биосенсорного мониторинга основаны, главным образом, на поведенческих реакциях водных животных. В технологии он-лайн биомониторинга водной среды в качестве организмов-биосенсоров сегодня используются преимущественно донные беспозвоночные, в первую очередь, двустворчатые моллюски-фильтраторы.

Преимущество использования двустворчатых моллюсков-фильтраторов в мониторинге заключается прежде всего в том, что регистрация их активности по параметрам поведения может проводиться непосредственно в природной среде, неинвазивно и непрерывно в течение длительного времени (годами). Важно и то, что моллюски-фильтраторы находятся в постоянном контакте с водой, сами обеспечивают себя пищей, не требуют специальных условий содержания. Другим методически важным аспектом применения поведения двустворчатых моллюсков была относительная простота и ограниченность спектра их поведенческих реакций. Поведение моллюсков, ведущих прикрепленный образ жизни, выражается главным образом в движениях их створок, в изменении уровня их раскрытия, измерение которого не представляет трудности.

Существуют и другие формы поведения, такие как перемещение моллюска при помощи ноги (мидии, клемя и др.) или выброса воды из сифонов при схлопывании раковины (гребешки), прикрепление биссусом при помощи ноги и ретрактора биссуса (Hoyle, Lowy, 1956) к субстрату (мидии, модиолус, гребешок), а также открепление и плавание — перемещение течением в другие местообитания. Однако эти формы поведения представляют малую часть жизни моллюсков и в оперативном биомониторинге не используются.

Выбор поведения в качестве показателя общего состояния и уровня активности организма, а также основного индикатора оперативного контроля условий среды и стрессовых воздействий не случаен. Изменения в поведении обычно обнаруживаются уже при самых низких концентрациях тестируемых веществ (Гудимов, 1990; Kittredge, 1980; Kramer et al., 1989; Gudimov, Gudimova, 2002).

Ценность поведения в том, что оно представляет собой целостную реакцию всего организма, а не одной его системы. Поведенческие реакции — одно из важнейших средств приспособления организма к изменениям условий среды, их текущим колебаниям. Поведение отличается наибольшей подвижностью в системе реагирования организма (Проссер, Браун, 1967). Воздействие любого раздражителя на организм в первую очередь отражается в его поведении, затем следуют физиологические и биохимические изменения. Следовательно, поведенческие реакции являются самым чутким индикатором внешних воздействий и стресса.

Регистрация параметров поведения у двустворчатых моллюсков, как и у других водных животных, является фактически единственной возможностью количественных исследований функциональных адаптаций в природных условиях.

Поведенческие реакции выполняют как защитную, так и регуляторную функции. Это первое звено процесса адаптации, при котором происходит оперативная подстройка функционирования организма к колебаниям экологических факторов и внешним воздействиям через обеспечение и поддержание соответствующего уровня контакта организма со средой обитания.

Исследования двигательной (периодической) активности морских двустворчатых моллюсков, начавшиеся за рубежом в начале XX в. (Dodgson, 1928; и др.) были до конца столетия представлены в России и Украине единичными работами (Даутов, Карпенко, 1975; Гудимов, Гайденок, 1988; Слатина, 1989; Гудимов, 1990, 1993).

Применение новых подходов к популяционным, аутоэкологическим и физиологическим исследованиям донных беспозвоночных Мурманского побережья позволило сотрудникам ММБИ первыми в России начать разработку системы оперативного (он-лайн) мониторинга и биоиндикации. Разрабатываемая в ММБИ технология оперативного мониторинга и биоиндикации основана на распознавании опасных экологических изменений среды по поведенческим реакциям некоторых организмов-индикаторов (биосенсоров), регистрируемых в реальном времени, т. е. непрерывно.

В течение 25 лет в ММБИ прошли испытания на роль биосенсоров-индикаторов и объектов биотестирования мидия *Mytilus edulis*, гребешок *Chlamys islandica*, сердцевидка *Cardium edule*, модиолус *Modiolus modiolus*, клемы *Mya arenaria*, *Mya truncata* и *Tridonta borealis* и др. Основополагающая часть исследований выполнена в 1980-х гг. в аквариальной ММБИ (пос. Дальние Зеленцы, Восточный Мурман, Баренцево море). Перестройка и распад СССР не способствовали развитию морской биологии, исследования по многим научным направлениям были сокращены или закрыты. В эти годы биостанция ММБИ, в проточной аквариальной которой проводили исследования поведения и физиологии мидий, претерпела разрушительные изменения и была закрыта (как фактически и пос. Дальние Зеленцы).

Экспериментальные исследования поведения моллюсков-биосенсоров удалось возобновить только в 2003 г., часть результатов экспериментов 1986–1988 гг. была обобщена и представлена в диссертации (Гудимов, 2004) и других публикациях. К сожалению, приоритетные исследования по непрерывному биомониторингу и изучению поведения беспозвоночных не получали поддержки в России, но были частично спонсированы норвежским грантом (Research Council of Norway, 2002 г.).

Разработанный нами подход к биомониторингу являлся пионерным и принципиально новым, не имеющим в то время аналогов в мировой практике. В его основе положена новая методика измерения количественных параметров поведения двустворчатых моллюсков. Ее применение позволило впервые установить, что поведение и уровень активности моллюсков непостоянны и тесно

связаны со всеми естественными и непрерывными колебаниями факторов водной среды (солёности, температуры, концентрации пищи и взвеси). Была показана полная факторная обусловленность жизнедеятельности моллюсков (Гудимов, 2003, 2004), а также высокая чувствительность мидий к присутствию в воде загрязняющих веществ (неорганической взвеси, токсикантов, буровых растворов, нефтяных углеводородов и др.). Совокупное действие факторов интегрируется в поведенческих реакциях моллюсков, отражая степень общей (кумулятивной) биологической благоприятности (неблагоприятности) среды обитания.

На этом базируется разработка технологии биосенсорного контроля качества воды по поведению мидий и других моллюсков Баренцева моря (Гудимов, 2003, 2004).

В общем виде технология биосенсорного мониторинга и биоиндикации выглядит следующим образом. Вычисление параметров активности (не только поведения, но и, например, сердечных сокращений, интенсивности дыхания) моллюсков производится на основе их непрерывной регистрации в виде аналоговых и цифровых записей (актограмм-кардиограмм). Сигнал оповещения (тревоги трех степеней) генерируется в случае возникновения значительных изменений в поведении или физиологических показателей организмов-биосенсоров (в процессе биоиндикации). Результирующая оценка состояния среды по полученным сигналам осуществляется автоматически или полуавтоматически (оператором-экспертом) в режиме реального времени.

Непрерывная регистрация и анализ параметров активности животных позволяет достоверно и с высокой оперативностью (от 15 мин до 3 ч) установить степень опасности экологических изменений среды, вызванных природными или антропогенными воздействиями.

Нами разработана пилотная установка, приборная база и программное обеспечение. Установка испытана в автономном и стационарном вариантах. Автономный вариант предназначен для биомониторинга и контроля качества вод прибрежной зоны морей. Для экологического контроля качества воды в фиксированном месте (например, в месте поступления загрязнения от стоков, работы нефтяной платформы или терминала) установку можно прикреплять к носителю или размещать на платформе (терминале), обеспечивая ее стационарность. Разработанные конструкция и технология могут считаться базисными для прототипов других установок или устройств, обеспечивающих непрерывный биомониторинг и оперативную биоиндикацию водной среды. На основе экспериментальной модели будет разработан прототип для серийного образца с компьютерной регистрацией и передачей данных по интернету, радио- или спутниковой связи. Нами исследуются другие виды животных морских и пресных вод для биомониторинга и биоиндикации в различных природных условиях.

По системе оперативного биосенсорного мониторинга на основе биоиндикации получено пять патентов на изобретения в 2009–2012 гг. Патенты стали результатом многолетних (с 1985 г.) экспериментальных и полевых исследований, найденных оригинальных технических решений и создания первой в мире технологии оперативного экологического биомониторинга и биоиндикации.

Все разработки и изобретения испытаны в экспериментах и на практике, а технология в течение двух лет тестировалась в природных условиях Кольского залива.

В 2012 году исследования в этом направлении получили в ММБИ новый импульс, так как начал действовать договор о проведении совместных российско-французских и норвежских пилотных испытаний технологии и разработанных оригинальных устройств (установок) биосенсорного мониторинга. Комплекс подходов, методов и конструкций установки является принципиально новым, до последнего времени не имевшим аналогов в мировой практике.

Таким образом, в отличие от применяемых методов биомониторинга и оценки качества вод, использующих отдельные химические показатели и биологические пробы, данная технология позволяет проводить непрерывный биологический мониторинг и индикацию качества водной среды непосредственно в природных условиях практически без задержки.

Технология оперативного (он-лайн) биомониторинга и биоиндикации позволяет в режиме реального времени с максимальной оперативностью выявлять уровень фактической (а не относительно-оценочной или экспериментально-теоретической) благоприятности природных условий и, соответственно, безопасности среды для живых организмов в любой момент времени.

Ядром системы оперативного экологического биомониторинга, технически основанного на удаленном автоматическом мониторинге в реальном времени (он-лайн), является технология биосенсорного обнаружения токсичности (опасности) загрязнения, которая за рубежом находится еще в начальной стадии.

Технология биосенсорного мониторинга на основе оперативной биоиндикации многократно (на несколько порядков) эффективнее и дешевле традиционного экологического биомониторинга.

Он-лайн биомониторинг — это принципиально новая, эмерджентная экологическая технология. Она постоянно дорабатывается, проходит испытания. На пресных водах она внедрена в некоторых странах.

На современном этапе наиболее целесообразным является соединение оперативного биомониторинга и индикации с некоторыми перспективными методами биомониторинга, выработанными ранее.

Биомониторинг и многоуровневая биоиндикация. Биологические изменения, вызванные стресс-факторами, всегда возникают в определенной последовательности реакций биосистем разного уровня.

Поэтому разрабатываемая в ММБИ технология непрерывного биомониторинга (Матишов и др., 2008), обеспечивающего постоянный биологический контроль условий среды, использует методологию многоуровневой биоиндикации. Концепция многоуровневой биоиндикации основывается на представлении о том, что скорости биологических процессов, происходящих в экосистеме (биоценозе) на разных уровнях организации, различны. Соответственно, на организменном уровне скорость реагирования и чувствительность к воздействиям значительно выше, чем на популяционном или биоценозическом. Различные скорости процессов предопределяют и различия в дискретности измерений и применяемых методах.

Данная концепция предполагает принципиально новый подход к мониторингу. Многоуровневая система биологических индикаторов рассматривается не как традиционно одномоментный набор индикаторных параметров нескольких уровней системной организации, но прежде всего как временная иерархия измерений *in situ*.

Совокупность предлагаемых методов биоиндикации на основе мониторинга может быть представлена во временной шкале как трехуровневая иерархия: оперативные, краткосрочные (сезонно-годовые) и многолетние исследования (табл. 53).

Таблица 53

Многоуровневая биоиндикация

Вид биоиндикации	Метод биоиндикации	Уровень биосистемы	Назначение
Многолетняя (3 года и более)	1. Динамика популяций видов-индикаторов 2. Интегральные индексы и параметры донных сообществ	Популяция, биоценоз, экосистема	Хронические изменения качества грунта и воды
Краткосрочная (0.5–3 года)	1. Рост в природе и аквакультуре 2. Изменения распределения в градиенте факторов 3. Биохимические маркеры	Организм, группа, популяция	Сезонные и годовые изменения среды
Оперативная (несколько минут–6 мес.)	1. Непрерывная регистрация уровня жизнедеятельности — поведение и(или) кардиоактивность 2. Измерение роста на искусственных субстратах 3. Физиологические показатели	Организм, группа	Текущие изменения качества среды

Многолетняя биоиндикация является веткой развития традиционного биоинтермониторинга и осуществляется путем сравнительного анализа изменений в донных сообществах (с фоновым состоянием) по индексам видового разнообразия и обилия (например, индексы Маргалефа, Шеннона-Уивера, Симпсона и др.). Съемки проводятся на ограниченной площади (полигоне) — районе наибольшего загрязнения с интервалом не менее 3–5 лет.

Разрабатываемая методология краткосрочной биоиндикации (0.5–3 года) основана на принципе выявления трендов обилия массовых видов вдоль векторов абиотических переменных (Матишов и др., 2008). Распределение численности и биомассы вида вдоль градиентов основных факторов ненарушенной (относительно чистой) среды рассматривается как норма. Отклонение в распределении от нормы оценивается как усиление действия одного из факторов

или проявление влияния какого-то нового фактора (например, антропогенного). Анализ распределения осуществляется по параметрам обилия индикаторного вида графически или в виде регрессионных моделей.

Третьей составляющей многоуровневой биоиндикации является оперативный биомониторинг и оперативная биоиндикация.

В отношении платформ, терминалов и других объектов нефтегазового комплекса непрерывный биомониторинг осуществляется по месту сброса (поступления) отходов или вблизи от объекта, т. е. является импакт-мониторингом. Для оперативного отслеживания качества водной среды предполагается размещать по глубине три уровня датчиков-биосенсоров (на дне, посередине и на поверхности). Поступающие от датчиков данные анализируются автоматически, и постоянно доступны операторам заказчика из любой точки удаленного доступа по интернету.

Биомониторинг, использующий систему многоуровневой биоиндикации, обладает максимальной надежностью и минимальной дискретностью, т. е. фактически является непрерывным и позволяет оценивать реакции биосистем разного уровня в любом временном масштабе изменений условий среды.

Этапы применения биоиндикации. В полевых исследованиях рекомендуется использовать ступенчатый подход в использовании всех индикаторов. В частности, такой подход может быть разбит на три этапа применения биоиндикации. Состав каждого этапа и количество ступеней, соответствующих той или иной ситуации, зависит от специальных целей исследования и характеристик места, где они проводятся.

Задача первого этапа — определить реакцию (отклик) на стресс. Иногда реакция биосистемы может быть выражена явно в некоторых наблюдаемых биологических явлениях (снижение уловов рыбы, цветение водорослей). В оперативной биоиндикации это обнаружение разницы в записях поведения или физиологии животных в чистой природной среде (фон) и под воздействием загрязнения или иного стресса (в том числе искусственно вводимого в виде теста).

Как правило, первый этап предполагает сбор экологической информации о среде обитания: отбор проб и отслеживание динамики факторов природной среды для достоверного обнаружения предсказуемых и непредсказуемых реакций на стресс. Поэтому первый этап — это регулярные измерения или мониторинг состояния системы «индикатор-среда» с целью выявления первых изменений или предпосылок к изменениям, которые являются показателем стресса.

В он-лайн мониторинге на первой ступени этого этапа производится выявление и оценка первичной реакции биоиндикатора на стресс, т. е. своего рода калибровка индикатора. Вторая ступень — этап раннего обнаружения и оповещения, предупреждения о возникновении стресса и последующих потенциальных деструктивных изменениях среды.

Помимо аппаратных измерений состояния среды и биоиндикатора, измерения могут включать набор относительно недорогих, быстрых и общих химических исследований всего организма и биомаркеров. При химическом загрязнении должны быть выбраны переменные величины, представляющие

собой чувствительные индикаторы основных функций организма (поведение, физиология, рост) и молекулярных реакций на широкий круг веществ. Для других типов негативных воздействий также должны проводиться измерения показателей состояния организмов, популяций и сообществ. Кроме этого необходим контроль структурных особенностей и параметров среды обитания и отслеживание ее изменений во времени.

При обнаружении реакции индикатора на стресс вступает в действие второй этап, задача которого определить природу и причины выявленных реакций системы. Здесь обычно предполагаются меры, призванные проследить изменения во времени или выявить различия между подверженными стрессу и незатронутыми системами. На этом этапе предполагается найти ответы на следующие вопросы: Каковы последствия для данной экосистемы или связанных с ней экосистем? Какие еще виды, процессы или среды обитания будут затронуты? Каковы потенциальные последствия этого типа стресса?

Задача третьего этапа заключается в применении управленческих решений к данной проблеме, устранении или снижении стрессов, регулировании масштаба и силы стрессов, реабилитации видов, сообществ и среды обитания и оценке эффективности этих мер. Когда определены причины, масштаб и последствия реакции экосистемы на стресс, можно проводить выбор мер по снижению этих негативных последствий реакции экосистемы. Выбранные меры должны быть тщательно проанализированы до начала применения. Заключительной стадией третьего этапа является оценка эффективности примененных действий. Последствия применяемых действий определяют, какие биологические индикаторы являются наиболее подходящими для оценки эффективности действий.

Проведение работ по поиску, добыче и транспортировке нефти и газа неизбежно влияет на биологические ресурсы морских экосистем. Экологически наиболее опасным является длительное хроническое загрязнение.

Экологический мониторинг является важнейшим звеном управления экосистемами, без которого невозможно принятие обоснованных научно-технических и правовых решений. Биосистемы разного уровня организации интегрально отражают сложный комплекс всех воздействий различной природы и природных факторов в их взаимодействии, взаимном и суммарном влиянии.

Наиболее перспективными мерами контроля экологической безопасности являются оперативный биомониторинг и система многоуровневой биоиндикации. Биомониторинг на основе системы многоуровневой биоиндикации обладает максимальной надежностью и оперативностью и дает возможность оценивать реакции биосистем разного ранга в любом временном масштабе.

Технология биосенсорного оперативного мониторинга позволяет немедленно обнаруживать опасные изменения среды, обеспечивать автоматическое выполнение экологического контроля в режиме реального времени, чем достигается максимальный уровень экологической безопасности.

5.2. ИНТЕГРИРОВАННАЯ МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ БОЛЬШОЙ МОРСКОЙ ЭКОСИСТЕМЫ БАРЕНЦЕВА И БЕЛОГО МОРЕЙ — ИНСТРУМЕНТ ДЛЯ ОЦЕНКИ ПРИРОДНЫХ РИСКОВ И ЭФФЕКТИВНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ

Моделирование морских экосистем — одно из важнейших направлений научного обеспечения морской деятельности. Рассмотрим общие принципы построения интегрированной математической модели и результаты ее применения для оценки влияния климатических изменений и антропогенной деятельности на многолетнюю динамику ключевых экосистемных параметров на примере большой морской экосистемы (БЭМ) Баренцева и Белого морей.

Изучение и управление БМЭ опирается на следующие модули: биопродуктивность, рыболовство, загрязнение морской среды и «здоровье» экосистемы, социально-экономическая ситуация, правовой режим и организация управления. Исходя из этого и проектировалась интегрированная математическая модель БМЭ Баренцева и Белого морей.

Математическая модель БМЭ Баренцева и Белого морей включает пять основных блоков (модулей) (рис. 123).

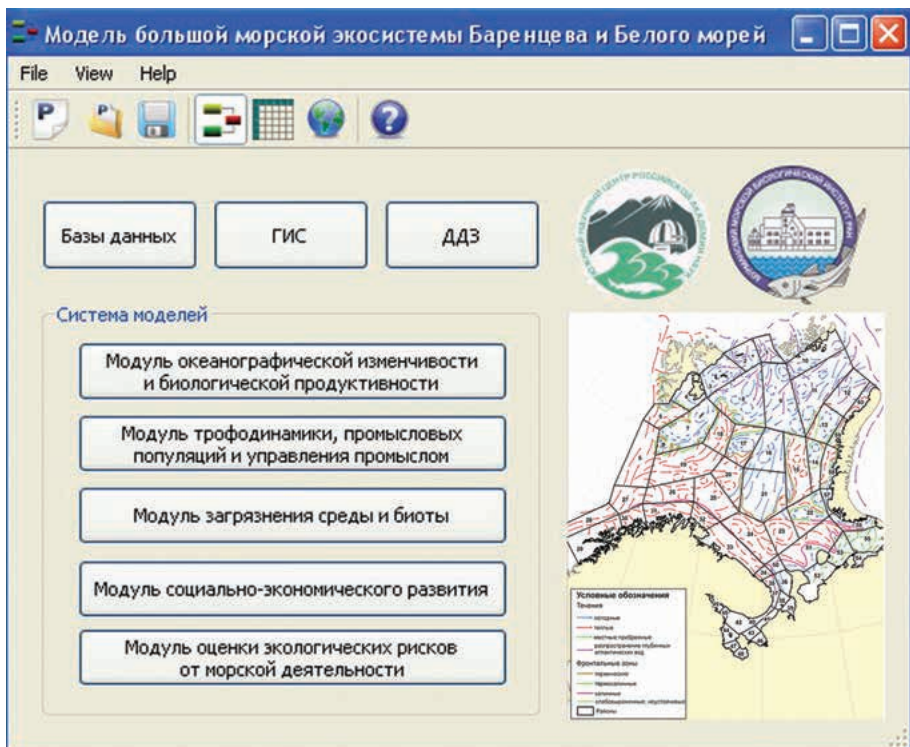


Рис. 123. Основное окно программного комплекса «Математическая модель большой морской экосистемы Баренцева и Белого морей»

Моделирование океанографической изменчивости и биологической продуктивности выполняется в едином блоке. Хотя первичная продукция экосистемы, от уровня которой в конечном итоге зависят запасы рыбных ресурсов, является одним из основных показателей, модуль продуктивности должен включать также показатели изменчивости среды обитания гидробионтов.

Как показывает многолетний опыт промысла, в результате чрезмерной эксплуатации, а также естественных экологических сдвигов в связи с изменением климата и загрязнением прибрежных районов происходят изменения биологического разнообразия и смена видов-доминантов в рыбных сообществах. Так как эти изменения затрагивают функционирование пищевой сети, то современные принципы в управлении рыболовством должны базироваться на экосистемном подходе, предполагающем комплексный анализ взаимодействия популяции со средой обитания и другими видами в экосистеме. Этот подход может быть реализован через интеграцию моделей трофодинамики и динамики численности популяций. При этом из модуля океанографической изменчивости и биологической продуктивности данный блок должен получать информацию об изменении среды обитания и первичной продукции.

Модуль загрязнения среды и биоты выполняет две функции. С одной стороны, он должен обеспечить другие блоки информацией о содержании приоритетных загрязняющих веществ в водной среде и донных отложениях, с другой — предоставить возможность оценки их содержания в водных организмах с учетом отмечаемых эффектов биологического усиления при миграции стойких и токсичных загрязняющих веществ по пищевым сетям.

Основная функция модуля социально-экономического развития состоит в обеспечении других блоков модели количественной информацией о возможном воздействии на большую морскую экосистему при реализации в регионе различных программ развития морехозяйственной деятельности. При этом должны быть учтены неопределенности в оценках темпов социально-экономического развития, климатических изменений, принимаемых управленческих решений.

Модуль экологических рисков должен включать основанные на экосистемном подходе методы расчета экологической чувствительности к различным видам воздействия, связанным с морской деятельностью в Арктике.

Программный комплекс с общим названием «Математическая модель большой морской экосистемы Баренцева моря» представляет собой управляющую программу, с помощью которой осуществляется интерфейс с отдельными модулями.

Данная программная оболочка также интегрирует функции, которые были ранее разработаны в рамках прототипа региональной эколого-информационной системы Баренцева и Белого морей (Разработка ..., 2010), поэтому на основное окно вынесен интерфейс доступа к базам данных, геоинформационной системе Баренцева и Белого морей и модулю данных дистанционного зондирования.

В модуль океанографической изменчивости и биологической продуктивности входят:

1) 60-компарментальная гидрологическая модель, с помощью которой выполняется расчет водообмена между районами, солености, температуры воды и макрохарактеристик ледового режима (ледовитость и толщина льда). Здесь используется модель, аналогичная разработанной для Белого моря (Цыганкова, Бердников, 2003, 2004; Бердников, Цыганкова, 2004, 2007; Бердников, 2005; Разработка ..., 2012).

2) согласованная с ней продукционная NPZD-модель (нутриент-фитопланктон-зоопланктон-детрит), с помощью которой выполняется расчет первичной продукции и деструкции органического вещества, биомассы фитопланктона и зоопланктона, детрита, минеральных и органических форм основных биогенных элементов (азота, фосфора, кремния), растворенного кислорода (Разработка ..., 2012).

В модуль трофодинамики, промысловых популяций и управления промыслом входят модели трофодинамики FoodWeb (Trophodynamic ..., 1999; Дашкевич и др., 2007), динамики численности промысловой популяции ShaReFish 2.0 (Проектирование ..., 2010), а также интерфейс с программным комплексом Ecosim и Ecosim (EwE) (Christensen et al., 2005).

В модуль загрязнения среды и биоты включены модели нефтяных разливов для оценки загрязнения акватории и береговой зоны (Бирюков и др., 2011; Разработка ..., 2012); переноса и трансформации нефтепродуктов, поступивших в водную толщу при аварийных разливах, а также с морскими течениями и реками; переноса и накопления в Баренцевом и Белом морях радионуклидов, соединений тяжелых металлов и стойких токсичных соединений, поступающих в регион в результате дальнего переноса воздушными потоками и морскими течениями, с речным стоком; программные модули для оценки накопления стойких токсичных соединений в пищевых сетях (Бердников, 2005; Бердников, Цыганкова, 2007).

Модуль социально-экономического развития представляет собой программную реализацию технологии сценарного моделирования морехозяйственной деятельности в регионе (Интегрированное ..., 2010). Здесь также выполняется построение климатических сценариев для остальных модулей.

В модуль оценки экологических рисков от морской деятельности на данном этапе включена усовершенствованная программа для расчета экологической уязвимости берегов, прибрежных зон и акватории морей в результате загрязнения нефтепродуктами (Оценка ..., 2008; Шавыкин, Ильин, 2010).

Принципы организации информационного взаимодействия между модулями изложены в работе (Бердников и др., 2013).

Рассмотрим применение разработанных математических моделей для оценки влияния климатических флуктуаций и морехозяйственной деятельности на большую морскую экосистему Баренцева и Белого морей.

Модельное исследование влияния климатических флуктуаций на динамику индикаторных параметров для 1950–2010 гг. Гидрологический режим. При математическом моделировании многолетней динамики солености и температуры водных масс, а также макрохарактеристик ледового режима (толщины льда

и ледовитости) в качестве климатообусловленных внешних факторов рассматривали температуру воздуха, приток атлантических вод и речной сток. Для формирования климатических сценариев изменения температуры воздуха и других метеопараметров использованы данные ре-анализа NCEP/NCAR (The NCEP/NCAR ..., 1996).

Многолетняя динамика притока вод в Баренцево море с 1950 г. была получена на основе опубликованных оценок по аномалиям суммарных расходов Нордкапского и Мурманского течений (Arthun et al., 2011), при отсутствии данных использованы средние за рассматриваемый период значения.

В модели объем водных масс, поступающий в Баренцево море, учитывает Шпицбергенскую ветвь, поэтому рассматривается поток на разрезе «Svinou», который до его разделения на западной границе Баренцева моря на три ветви (Мурманское прибрежное, Нордкапское и Шпицбергенское) может быть оценен в 150 тыс. км³/год. На Мурманское прибрежное течение приходится 32.5 тыс. км³/год, на два последних — 58 и 60 тыс. км³/год соответственно (Joint ..., 2007).

Суммарный приток речных вод в Баренцево и Белое моря определяется стоком рек Печоры, Северной Двины, Онеги и Мезени и составляет в среднем 370 км³/год (320–440 км³/год). Основной речной сток поступает в Белое море (в среднем 230 км³/год), поэтому в Баренцево море речные воды попадают трансформированными, остальная часть стока Печорой сбрасывается в юго-восточную мелководную часть моря. На северное побережье Норвегии и берег Кольского полуострова приходится всего примерно 10 % стока в Баренцево море (Залогин, Косарев, 1999).

В Баренцевом море температура воды является основным показателем, характеризующим распространение теплых атлантических вод, которые определяют ледовые условия и климат приатлантического сектора Арктики. Соленость Баренцева моря определяется, прежде всего, интенсивностью его водообмена с окружающими бассейнами, поскольку объем этих вод более чем на два порядка превышает остальные составляющие водного баланса.

В результате вычислительных экспериментов было показано, что средне-многолетнее распределение температуры и солености воды по месяцам в Белом и Баренцевом морях в поверхностном слое в целом хорошо согласуется с данными наблюдений, представленными в базе океанографических данных (подраздел 1.2. наст. изд.).

В зимние месяцы (декабрь–январь), по результатам расчетов в районах на границе Норвежского и Баренцева морей, температура воды выше, чем по данным наблюдений, при этом распространение избыточного тепла с Мурманским и Нордкапским течениями наблюдается по июль включительно. В августе–ноябре картина меняется на обратную и тепла уже не хватает для северо-восточной и юго-восточной частей Баренцева моря. Это можно объяснить двумя причинами. Во-первых, в применяемой нами модели в течение года используются две разные схемы водообмена (для мая–июня и остальных месяцев), однако эти различия учитывают в основном особенности гидрологического режима Белого моря, когда весной из-за мощного стока рек ослабевает приток баренцевоморских

вод. Возможно, что и для Баренцева моря необходимо использовать разные по сезонам схемы направленного переноса вод, чтобы устранить отмеченные выше несоответствия пространственного распределения температуры. Во-вторых, различия могут быть связаны с тем, что сезонный ход притока атлантических вод отличается от установленного в модели (Joint ..., 2007).

Получены количественные оценки отклика температуры воды в различных районах Баренцева моря на межгодовые колебания температуры воздуха. Вариации температуры воды уменьшаются как при продвижении к районам влияния атлантических вод, так и на север, где температурные флуктуации воздуха проявляются в изменении ледового режима.

Для среднемноголетнего распределения солености по расчетам необходимо отметить следующие различия с данными наблюдений. Если при осреднении данных наблюдений за рассматриваемый период для Баренцева моря характерна пониженная соленость вдоль всей кромки льда, то по результатам моделирования уменьшение солености наблюдается только для северо-восточных районов 11–13 (рис. 123). Одно из возможных объяснений этого заключается в том, что для северо-западных районов объем вод тающих льдов недостаточен для уменьшения интенсивности вертикального перемешивания (рис. 124), в результате здесь наблюдается более высокая соленость. Дополнительным фактором может быть приток соленых атлантических вод по глубоким желобам.

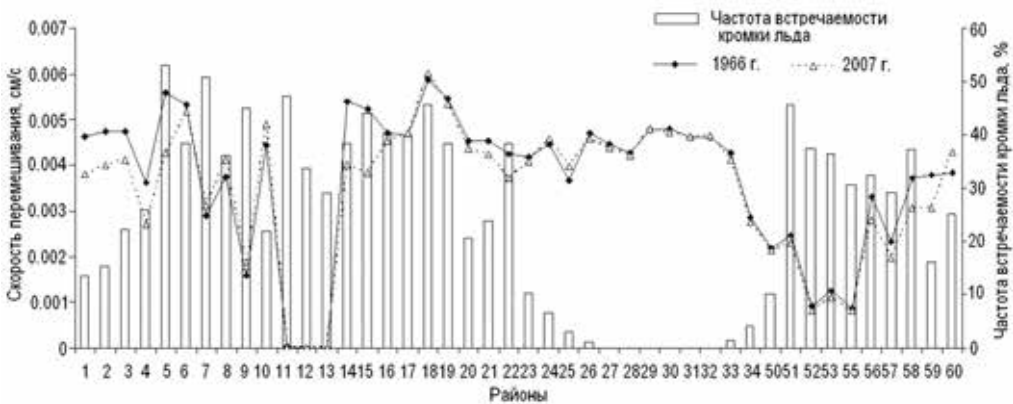


Рис. 124. Скорость вертикального перемешивания в anomalно холодный 1966 г. и anomalно теплый 2007 г. в районах с разной частотой встречаемости кромки льда

Определенный интерес вызывают расчетные оценки интенсивности вертикального перемешивания вод в зависимости от атмосферных процессов и района моря (рис. 124). Для районов с высокой вероятностью встречи кромки льда скорость вертикального перемешивания больше, чем в районах с низкой, находящихся под влиянием теплых атлантических вод. Вместе с тем, наличие относительно мощного пресного стока в Белом море создает препятствия для вертикального обмена.

Эффект пониженного вертикального перемешивания отмечается в северо-восточной части Баренцева моря (районы 11–13), для которой расчетная соленость меньше по сравнению с соседними районами. Этому пока нет объяснения, возможно, он является артефактом модели, но таяние льда в весенний период может препятствовать развитию этого процесса наряду с увеличением температуры в верхних слоях.

В многолетнем аспекте в аномально холодные годы отмечается усиление вертикального водообмена. Поэтому в современный период положительных аномалий температуры воды следует ожидать уменьшение водообмена верхних и нижних слоев, что может препятствовать притоку биогенных элементов из глубоких слоев, замедлению вентиляции ложбин.

Современные спутниковые технологии и построенные на основе их данных карты ледовитости Баренцева и Белого морей позволяют проверять результаты расчетов, полученные с применением гидрологического модуля. Для Белого моря использованы спутниковые снимки Национального ледового центра США (www.natice.noaa.gov), для Баренцева — база данных ММБИ.

В отличие от Белого моря (Цыганкова, Бердников, 2013) модельные оценки ледовитости Баренцева моря хуже соотносятся с данными спутникового мониторинга, что отчасти может быть объяснено отсутствием в модели процессов переноса льда течениями. Вместе с тем модель вполне адекватно отражает основные закономерности изменения ледовитости (рис. 125).

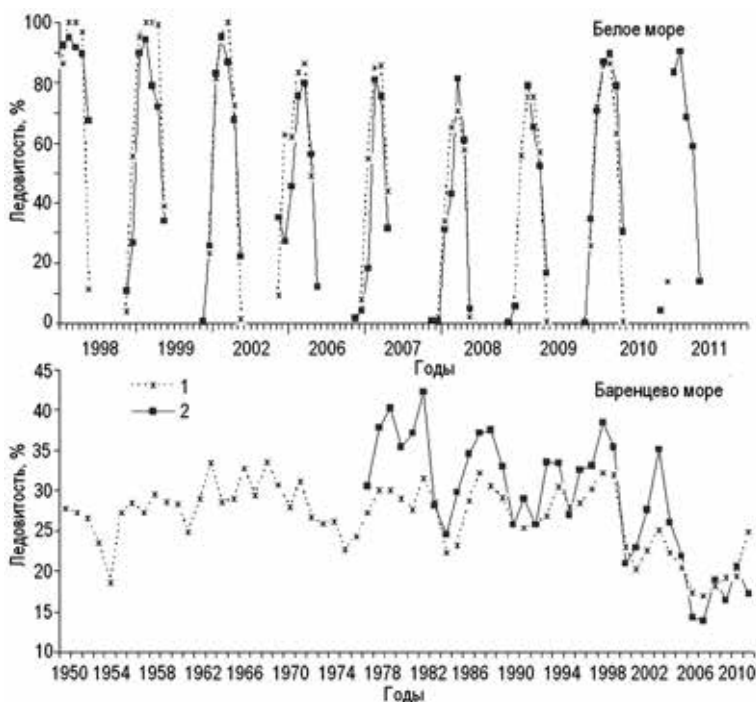


Рис. 125. Расчетная ледовитость (1) Белого и Баренцева морей в сопоставлении с данными спутникового мониторинга (2)

Первичная продукция. Осредненные за 1950–2010 гг. графики сезонного хода расчетной первичной продукции представлены на рис. 126 для отдельных районов Баренцева моря. С ростом широты максимум первичной продукции смещается с мая–июня на август–сентябрь и уменьшается примерно в 2 раза по сравнению с районами непосредственного влияния атлантических вод. Полученные графики сезонного хода первичной продукции в целом совпадают с типами режимов первичной продукции, представленными в работе (Wassmann, 2011).

Следует отметить достаточно высокие расчетные значения первичной продукции в Белом море. Это согласуется с данными в работах (Бергер, Примаков, 2007; Бергер, 2007), в которых утверждается, что вывод о низкой продуктивности Белого моря не обоснован, а был принят как основополагающий во многом с целью объяснения промысловой депрессии в Белом море в XX столетии. Ее действительной причиной было проведение нерационального промысла и нарушение воспроизводства сельди, семги, водорослей и других объектов (Житний, 2005). Авторы отмечают, что Белое море беднее Баренцева лишь в его наиболее продуктивных районах. В Баренцевом море только южные прибрежные районы характеризуются более высокой продукцией фитопланктона — 500–600 мг С/м² в сутки (Бобров, 1980). Западные районы Баренцева моря с атлантическими водами имеют сходные с Белым величины суточной первичной продукции — 250–330 мг С/м² в сутки.

Несмотря на то, что Баренцево море наиболее изучено из всех арктических морей России, по мнению Е. А. Романкевича и В. В. Ветрова (2001), достоверные оценки годовой первичной продукции отсутствуют. По расчетам разных авторов, годовая первичная продукция варьирует от 80 млн т С/год (56 г С/м² в год) (Биогеохимия..., 1982; Органическое..., 1990) до 100–150 млн т С/год (70–105 г С/м² в год) (Матишов, Дробышева, 1994).

По результатам расчетов, с 1950 по 2000 г. первичная продукция колебалась от 33 до 50 г С/м² в год при среднем значении 41.4 г С/м² в год (рис. 126), что согласуется со средней первичной продукцией, приведенной Е. А. Романкевичем и В. В. Ветровым (2001), — 44.5 г С/м² в год. С 2001 года наблюдается повышение первичной продукции, ее среднее значение за 2001–2010 гг. — 53 г С/м² в год. Увеличение первичной продукции может быть связано со снижением ледовитости и повышением температурного фона в Баренцевом море в указанный период и, как следствие, активизацией продукционных процессов.

Полученные результаты сопоставимы с другими расчетными оценками первичной продукции для Баренцева моря. Так по трехмерной модели с 20-километровой сеткой SINMOD, состоящей из подмоделей гидродинамики, ледового режима, гидрохимии и упрощенной планктонной пищевой сети, годовая первичная продукция в Баренцевом море оценена в 50–60 г С/м² (Slagstad et al., 2011).

Большая вариабельность многолетней динамики расчетной годовой первичной продукции (рис. 126) отмечена в районах с наличием кромки льда, представляющими собой фронтальную зону, в которой изменения условий среды, определяющие продуктивность, более значительны по сравнению с районами открытой воды.

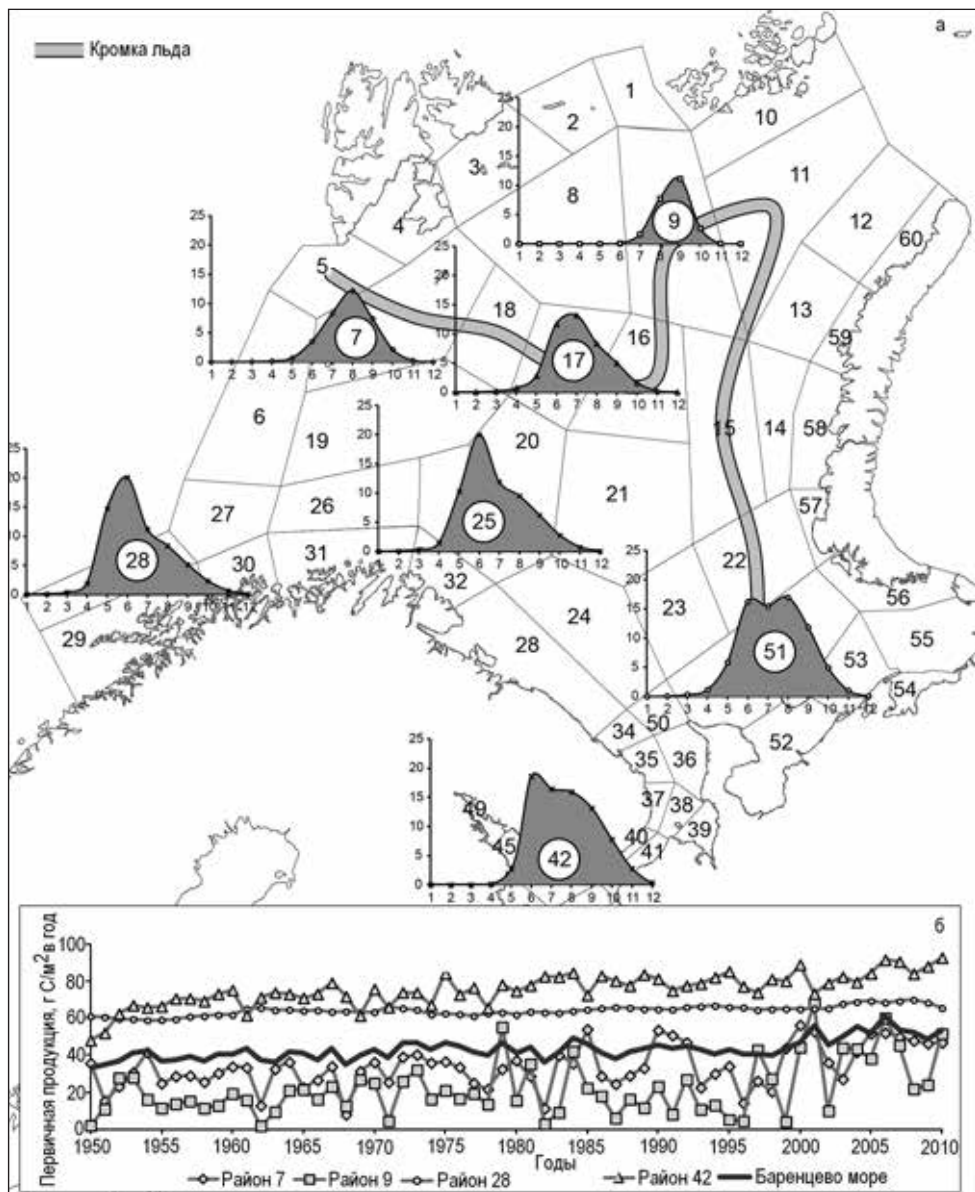


Рис. 126. Сезонный ход первичной продукции (а, г C/m² в мес.) и ее многолетняя изменчивость для отдельных районов (б). В кружках приведены номера районов, по которым рассчитан сезонный ход первичной продукции. Указано наиболее вероятное положение кромки льда в 1977–2011 гг.

Оценка энергетических потоков в трофической сети Баренцева моря по модели Ecorath (EwE-подход). Для экосистемы Баренцева моря, пищевая сеть которой представлена 20 функциональными группами, выполнены оценки потоков энергии для 1970–1985 гг. (табл. 54). Для оценки параметров отдельных трофических

групп использованы литературные источники (An Ecopath ..., 2002; Blanchard et al., 2002; A comparison ..., 2009). Статистической базой для оценки вылова послужила информация, опубликованная на сайте www.seaaroundus.org.

Величина первичной продукции, на которую настроена модель, соответствует 100 г С/м^2 в год (A comparison ..., 2009), хотя это более чем в 2 раза превышает оценку в работе Е. А. Романкевича и В. В. Ветрова (2001), а также представленные выше расчетные оценки годовой первичной продукции. Вместе с тем, в рамках данного модельного подхода не удастся получить сбалансированные потоки энергии между рассматриваемыми звеньями пищевой сети Баренцева моря при более низком уровне первичной продукции. Общее потребление фитопланктона и макрофитов не превышает 50 г С/м^2 в год, но захоронение в донных отложениях составляет только 5.0 г С/м^2 в год, возможно переоценена роль бактерий в деструкции органического вещества. При заданном общем вылове примерно 1400 тыс. т (0.131 г С/м^2 в год) промыслом изымается не более 0.13 % первичной продукции экосистемы.

Сравнительная оценка допустимого промыслового воздействия на популяции мойвы и трески на основе моделей трофодинамики и динамики численности. Приведем некоторые общие соображения, связанные с выделением критериев допустимого промыслового воздействия на основные эксплуатируемые популяции Баренцева моря. В основе наших рассуждений лежат результаты вычислительных экспериментов и недавние публикации в области оценки воздействия рыболовства на биологические ресурсы Мирового океана (Modelling ..., 2011; Gascuel et al., 2011).

Оценка промысловой смертности в одновидовых популяционных моделях базируется на предположении, что вылов пропорционален величине естественной смертности и биомассе так называемой «девственной» (неэксплуатируемой) популяции, а в максимально устойчивом улове промысловая смертность близка к естественной смертности (Gulland, 1971).

В дальнейшем эти идеи значительно совершенствовались и в настоящее время используются подходы, когда в качестве величины допустимого промыслового воздействия берется какая-то часть от естественной смертности (например, 25 % — осторожный подход).

Основную проблему в данном случае составляют определение величины естественной смертности в условиях недостаточной информации и необходимость предложить адекватную модель динамики численности популяции, которая не подвергалась промысловому воздействию, т. е. развивалась в некоторых идеальных условиях.

Модель динамики численности популяции трески (Бердников и др., 2002), которая была разработана для изучения эффективности применения территориальных мер охраны морской среды при рациональном использовании биологических ресурсов Баренцева моря, была усовершенствована за счет учета нерестовых и нагульных миграций, распределения промысловых усилий в соответствии с работой А. П. Жичкина (2009) и применена для оценки влияния промысла (через промысловое усилие) на динамику запаса и вылова (Проектирование ..., 2010).

Таблица 54

Баланс энергии в модели трофодинамики экосистемы Баренцева моря

Функциональные группы	TL	EE	Энергетические потоки, г С/М ² в год											
			C	H	A	R	P	G	Sa	M	Pd			
Птицы	3.9	—	0.01	0.001	0.01	0.01	0.001	—	—	0.001	—	—	0.001	0.002
Киты	3.6	0.227	0.12	0.014	0.11	0.11	0.0002	—	0.00005	0.0002	—	0.00005	0.0002	0.014
Тюлени	3.9	0.003	0.50	0.056	0.44	0.44	0.0018	—	0.000005	0.002	—	0.000005	0.002	0.058
Хищный бентос	3.0	0.217	3.59	0.898	2.69	2.69	2.02	0.674	0.14	0.00221	0.14	0.00221	0.527	1.425
Нехищный бентос	2.3	0.762	56.87	19.904	36.96	36.96	32.52	4.448	3.39	—	—	—	1.061	20.965
Донные рыбы ихтиофаги	4.1	0.227	0.14	0.028	0.11	0.11	0.09	0.019	—	0.00429	—	0.00429	0.015	0.043
Донные рыбы, питающиеся беспозвоночными	3.4	0.966	0.69	0.174	0.52	0.52	0.45	0.073	0.07	0.00068	0.07	0.00068	0.003	0.176
Пелагические хищные рыбы	3.9	0.371	0.19	0.037	0.15	0.15	0.13	0.021	—	0.00781	—	0.00781	0.013	0.051
Треска	3.5	0.865	0.74	0.149	0.59	0.59	0.51	0.089	0.05	0.02673	0.05	0.02673	0.012	0.161
Сельдь	3.2	0.839	2.06	0.413	1.65	1.65	1.42	0.228	0.18	0.00974	0.18	0.00974	0.037	0.450
Сайка	3.2	0.975	0.80	0.160	0.64	0.64	0.53	0.110	0.11	0.00112	0.11	0.00112	0.003	0.163
Мойва	3.3	0.963	1.99	0.398	1.59	1.59	1.32	0.271	0.19	0.07217	0.19	0.07217	0.010	0.408
Другие планктоноядные рыбы	3.3	0.916	0.87	0.173	0.69	0.69	0.58	0.119	0.10	0.00638	0.10	0.00638	0.010	0.183
Хищный зоопланктон	2.8	0.357	6.26	1.252	5.01	5.01	3.51	1.505	0.54	—	—	—	0.967	2.220
Эвфаузииды	2.2	0.862	26.63	7.988	18.64	18.64	13.05	5.586	4.82	—	—	—	0.770	8.758
Копеподы	2.3	0.632	32.96	9.887	23.07	23.07	15.46	7.605	4.81	—	—	—	2.798	12.684
Простейшие	2.3	0.252	11.53	2.075	9.45	9.45	4.73	4.725	1.19	—	—	—	3.533	5.609
Бактерии	2.0	0.693	81.81	14.726	67.09	67.09	20.12	46.970	32.54	—	—	—	14.424	29.151
Фитопланктон и макрофиты	1.0	0.466	—	—	—	—	—	102.141	47.56	—	—	—	54.581	54.581
Детрит	1.0	0.963	—	—	—	—	—	137.101	132.07	—	—	—	5.024	—
ВСЕГО			227.76	58.333	169.41	97.00	311.688	227.76	0.13119	78.767	137.102			

ПРИМЕЧАНИЕ. TL — трофический уровень; EE — экологическая эффективность; C — потребление; H — неуловленная пища; A — ассимиляция; R — дыхание; P — продукция; G — выделение; Sa — вылов; M — смертность; Pd — поток в детрит.

При изучении зависимости суммарного годового вылова от величины промыслового усилия было показано:

а) современное промысловое воздействие на популяцию трески, равное примерно 50 тыс. судосуток, избыточно, а оптимальным является усилие 30–40 тыс. судосуток;

б) максимальный устойчивый вылов может быть равен 1000–1100 тыс. т в год.

В результате вычислительных экспериментов установлена следующая группа ключевых факторов, влияющих на популяционные параметры и определяющих пространственно-временную динамику трески:

1) смена направлений нагульных миграций взрослой части популяции в зависимости от интенсивности притока атлантических вод, определяющей тепловой режим моря;

2) зависимость воспроизводства популяции от запасов мойвы;

3) повышенная смертность молоди в годы с отрицательными аномалиями температуры;

4) техническое совершенствование орудий лова (типов судов на промысле) с 1982 г.

Показано, что в одновидовых моделях динамики численности для оценки промысловой смертности необходим учет не только пространственных перемещений, связанных с особенностями жизненного цикла рыб и распределением промыслового воздействия, но и влияние климатических факторов и экосистемных взаимодействий.

Разработка и применение оригинальной модели трофодинамики MTBASE 1.1 (в развитии FoodWeb) к условиям экосистемы Баренцева моря (Дашкевич, Бердников, 2006; Дашкевич и др., 2007) позволили получить некоторые оценки величин допустимого ежегодного изъятия мойвы и трески в условиях влияния климатических факторов и экосистемных взаимодействий для упрощенной модели пищевой сети экосистемы (фитопланктон-бактерии-простейшие-зоопланктон-мойва-треска-гренландский тюлень).

Было показано, что необходим согласованный подход к установлению норм изъятия мойвы и трески. При этом оптимальный уровень промысловой смертности для мойвы — 15 % среднегодового запаса (следует заметить, что даже в условиях осторожного подхода для короткоциклической популяции мойвы одновидовые модели давали бы оценку в интервале 30–50 %). При этом в 1964–1992 гг. средний запас мойвы был равен 7.3 млн т (5–10 млн т), средний вылов мог составлять 1 млн т (0.6–1.4 млн т). Необходимо отметить, что за период активной эксплуатации мойвы средний вылов был всего на 300 тыс. т больше (при максимальном значении 3 млн т), однако в 2004–2008 гг. на нее был введен запрет промысла.

Для трески следует указать приемлемый уровень изъятия — 20 %, а предельный, начиная с которого вылов стабилизируется на уровне 600 тыс. т в год, — 25 %, но дальнейший рост нагрузки способствует только уменьшению запаса и, следовательно, это может увеличить риск неблагоприятного воздействия климатических факторов.

Применение EwE-подхода с расширенной структурой пищевой сети, хотя и без учета влияния климатических флуктуаций (режим Ecorpath), показало близкий результат. Оценки критического вылова здесь основаны на расчетных коэффициентах экотрофической эффективности (EE). С ростом промысловой нагрузки величина $(1 - EE)$, соответствующая доступному для эксплуатации популяционному резерву, стремится к нулю, и мы получаем величину критического уровня промыслового изъятия (табл. 55), при котором увеличивается риск неблагоприятного воздействия на популяцию других факторов. Он оценивается величиной примерно 760 тыс. т в год для мойвы и 460 тыс. т в год для трески.

Таблица 55

Вылов основных эксплуатируемых рыб в 1950–2006 гг. и оценка критического вылова по модели трофодинамики экосистемы Баренцева моря, тыс. т

Вид	Вылов			
	минимальный	максимальный	средний	критический
Мойва	–	2593	681	758
Сельдь	–	643	87	392
Треска	127	1124	328	463

Интересна при этом структура общей смертности для популяций трески. Промысловая смертность в 1950–2005 гг. составляла примерно 30 % общей, а на долю экосистемного фактора, связанного с потреблением хищниками, приходилось 56 %.

Таким образом, модели трофодинамики и одновидовые модели динамики численности дают разные оценки величины допустимой промысловой смертности и, следовательно, промыслового изъятия, которые отличаются примерно в 2–3 раза. На эту же проблему обращают внимание и авторы обширного обзора, связанного с оценкой влияния промысла на прибрежные большие морские экосистемы Северной Атлантики (Fisheries ..., 2001). Значения промысловой смертности, полученные в этой работе на основе применения разработанного ими EwE-подхода, и принятые в литературе оценки промысловой смертности (на основе различных, как правило, одновидовых моделей оценки запаса) также различаются в 2–3 раза.

Существующий подход к моделированию рыбных запасов в основном сосредоточен на воздействии промысла только с точки зрения прямого удаления биомассы. Но проблема состоит в том, что промысел «обрезает» значительную часть экологической пирамиды, широко распространенное снижение биомассы хищных видов рыб приводит к существенным изменениям в структуре и функционировании глобальных морских сообществ (Modelling ..., 2011; Gasciel et al., 2011). Поэтому формирование критериев допустимого изъятия биологических ресурсов на основе экосистемного подхода, одним из направлений

реализации которого является применение моделей типа EwE, является более оправданным. Используемая в экосистемном подходе мера смертности не сопоставима прямо со смертностью, о которой обычно сообщается (в литературных источниках, сводках, отчетах о промысле и т. д.), так как абсолютный уровень биомассы связан со значительной неопределенностью.

Необходима дополнительная работа по согласованию разных подходов, чтобы прийти к долговременному и рациональному управлению рыбными запасами.

Общедопустимый вылов для трески Баренцева моря в 2013 г. определен в 1000 тыс. т, при оценках промыслового запаса в 3600 тыс. т и нерестового — в 2000 тыс. т (Борисов, 2012). Специалисты ВНИРО и ПИНРО ратуют за еще большее увеличение общедопустимого вылова, однако следует отметить, что за всю историю промысла трески, когда ее ежегодный вылов превышал 1000 тыс. т, он каждый раз после этого существенно снижался.

Модельные оценки накопления стойких загрязняющих веществ в организмах верхних трофических уровней. Рассмотрим элементы технологии, предназначенной для получения оценок накопления стойких загрязняющих веществ, поступающих в большую морскую экосистему Баренцева и Белого морей в результате дальнего переноса воздушными массами и морскими течениями, в организмах верхних трофических уровней (млекопитающих, птиц).

Разработан программный комплекс, который решает следующие задачи:

1) расчет концентрации стойких загрязняющих веществ в воде, взвеси и донных отложениях Баренцева и Белого морей с учетом их поступления с атлантическими водными массами, речным стоком, из атмосферы в результате дальнего переноса воздушными массами, локальных сбросов загрязняющих веществ;

2) расчет накопления стойких загрязняющих веществ в организмах разных трофических уровней.

В качестве примера реализации данной технологии рассмотрим расчет содержания радионуклидов ^{137}Cs и ^{90}Sr , присутствие которых в экосистеме связано с развитием мировой атомной (мирной и военной) промышленности с конца 1950-х гг.

Внешнее поступление ^{137}Cs и ^{90}Sr и современное радиоэкологическое состояние Баренцева и Белого морей рассмотрено в разделе 1.4.

Технология расчета изменений концентрации ^{137}Cs и ^{90}Sr в воде, взвеси и донных отложениях Баренцева и Белого морей в 1960–2010 гг. предусматривает выполнение следующих этапов (Усягина, Бердников, 2013):

1) применение мультикомпарментальной гидрологической модели для расчета межрайонного водообмена в Баренцевом и Белом морях в зависимости от интенсивности притока атлантических водных масс, поступления вод из Карского моря, элементов пресноводного баланса;

2) применение специализированного модуля для расчета концентрации взвешенного вещества в воде в результате внешнего поступления с морскими течениями и реками, абразии и потока эолового материала с суши и оценки его седиментации;

3) применение согласованной с двумя предыдущими моделями подпрограммы для расчета переноса рассматриваемых стойких загрязняющих веществ в растворенном и взвешенном состояниях, их накопление в воде, взвеси, льду и донных отложениях.

Второй этап оценки связан с применением модели миграции стойких загрязняющих веществ по пищевым сетям экосистемы Баренцева моря (Бердников, 2004; Усягина, 2012).

Для расчетов принято содержание ^{137}Cs и ^{90}Sr в воде Баренцева моря в соответствии с показателями, указанными в разделе 1.4. Концентрации радионуклидов в фитопланктоне рассчитаны с использованием $\text{CF} = 100$ — ^{137}Cs и $\text{CF} = 10$ — ^{90}Sr .

Для оценки биомасс, продукционных характеристик и трат на обмен рассматриваемых видов организмов разных трофических уровней применена расширенная модель трофодинамики Ecospath.

Для расчета накопления радионуклидов в рыбах-планктофагах в качестве основных объектов выбраны мойва, сайка и атлантическо-скандинавская сельдь, в рыбах-бентофагах — морская камбала, зубатки рода *Anarhichas* и пикша, в хищных рыбах — атлантическая треска и черный палтус.

Сравнение многолетних данных ММБИ по загрязнению биоты Баренцева моря ^{137}Cs и ^{90}Sr с результатами модельных оценок для организмов разных трофических уровней приведено в работе И. С. Усягиной (2012).

Рассчитанные значения совпали по ^{137}Cs в 67 % случаях, отмеченных для рыб-планктонофагов, 89 % — рыб-бентофагов, 96 % — хищных рыб и 74 % — организмов зообентоса. По ^{90}Sr рассчитанные значения совпали у 38 % рыб-планктонофагов, 71 % — рыб-бентофагов, 82 % — хищных рыб и 20 % — организмов зообентоса.

Этот подход дает усредненную популяционную оценку уровней накопления стойких загрязняющих веществ в гидробионтах. Поэтому для видов, имеющих длительный период индивидуального развития, необходимо применение другой методики расчета, учитывающей изменение линейных и весовых размеров с возрастом. Такой предварительный расчет был выполнен для тюленей на основе данных по питанию (Гренландский ..., 2001) относительно универсальных соотношений общего обмена в зависимости от массы (Шмидт-Ниельсен, 1987) и рассчитанных нами уровнях накопления ^{137}Cs в пище ластоногих.

Оказалось, что с возрастом средняя концентрация цезия у этих животных увеличивается и может достигать уровня 8 (4–15) Бк/кг сырой массы. Вариации связаны с разным уровнем содержания цезия в пище и изменчивостью спектра питания. Стабилизация содержания цезия в организме наступает с некоторой задержкой после достижения максимальных линейных размеров примерно в 9–10 лет.

Молодые особи (в возрасте до 1 года) могут накапливать до 50 % от максимального уровня даже при условии, что при молочном кормлении щенки вообще не получают цезий в составе молока. Следует отметить, что имеющихся в нашем распоряжении данных, особенно по скорости выведения

цезия из организма морских млекопитающих, степени извлечения его из пищи и кинетики поглощения из среды (воды и воздуха), недостаточно, чтобы делать окончательные выводы, и к полученным оценкам следует относиться осторожно.

Модельные оценки загрязнения морской среды и береговой зоны при аварийных ситуациях на объектах морского нефтегазового комплекса и при транспортировке нефтеуглеводородов. Для оценки возможного загрязнения при аварийных ситуациях на объектах морского нефтегазового комплекса и транспортировке нефтеуглеводородов была использована усовершенствованная технология прогнозирования распространения и эволюции нефти в морской среде (Бирюков и др., 2011).

Для определения риска загрязнения акватории и береговой зоны при транспортировке нефтепродуктов были заданы сценарии аварийных разливов в точках, расположенных через 25 км вдоль основных морских путей в Баренцевом море (Шавыкин, Ильин, 2010). Гидрометеорологические условия, сопутствующие нефтеразливам, задавались при моделировании сценариями изменения во времени полей течений и ветра, а также ледовой обстановки.

В качестве полей поверхностных течений на весь период расчета для Баренцева моря были использованы результаты гидродинамической модели TOPAZ-4 (<http://topaz.nersc.no>). Пространственный шаг сетки течений — 12.5 км, временное разрешение — 24 ч.

Поля скорости ветра в приземном слое были сформированы по данным ре-анализа NCEP/NCAR Reanalysis 1 (The NCEP/NCAR ..., 1996). Пространственное разрешение сетки ре-анализа 2.5×2.5 град, временное разрешение — 24 ч (The NCEP ..., 2010).

В качестве сценариев ледовой обстановки в Баренцевом море использовали данные Национального ледового центра НОАА США, представляющие собой карты распространения снега и льда в северном полушарии на основе спутниковых наблюдений.

Моделирование переноса пятен нефти под действием ветра и течений реализовано методом Лагранжа. Расчеты выполнялись для каждого месяца в период август 2008 г.—июль 2009 г. Каждый численный эксперимент представлял собой залповый сброс нефти в объеме 500 т в одной из выделенных точек в первые числа соответствующего месяца. Растекание нефти и формирование начального пятна (слика) контролировалось толщиной пленки. В дальнейшем выполнялось его деление на 100 микропятен, каждое из которых в результате вычислительного эксперимента или рассеивалось в водной толще, или достигало береговой линии и кромки льда, или покидало границы акватории Баренцева моря. В модель включены стохастические элементы для вариации параметров влияния ветра и течений на перенос нефти при формировании первоначального запаса нефти в микропятнах.

В результате серии численных экспериментов были построены карты для сравнительных оценок рисков загрязнения акватории моря, береговой зоны и районов кромки льда (рис. 127).

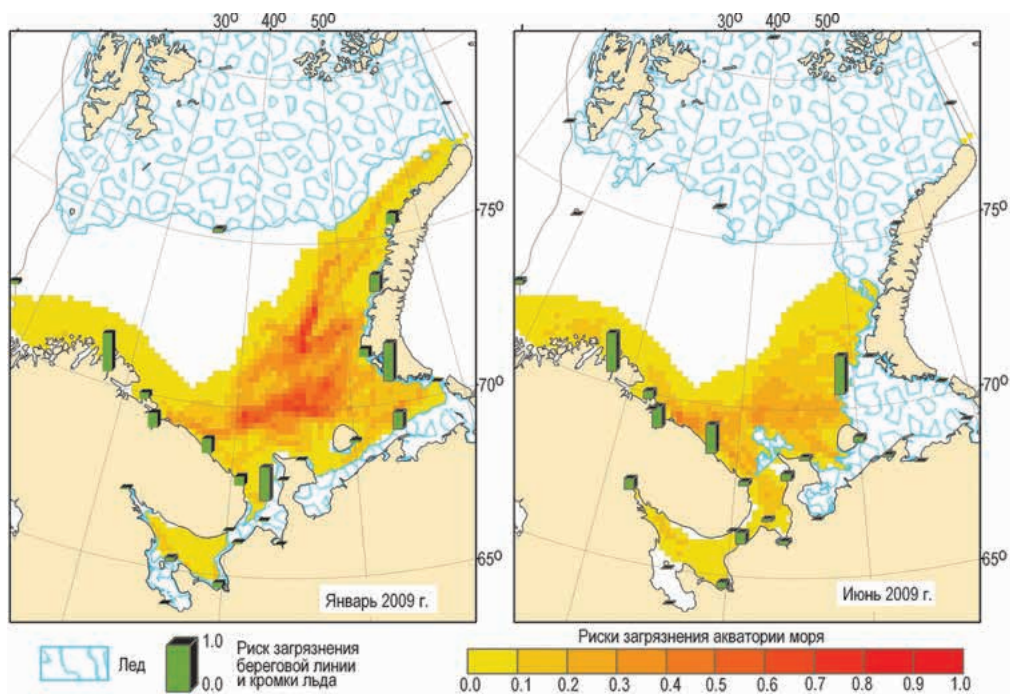


Рис. 127. Примеры карт для оценки рисков загрязнения акватории, береговой зоны и кромки льда в Баренцевом море при транспортировке нефтепродуктов

С октября 2008 г. по март 2009 г. в случае аварийных разливов пятна нефти могли распространяться в северном и северо-восточном направлениях, достигая кромки льда и берегов Новой Земли, практически не загрязняя береговую зону Кольского полуострова и Печорского моря. В августе–сентябре 2008 г. и апреле–июле 2009 г. гидрометеорологические условия больше способствовали бы загрязнению берегов, нежели акватории.

Применение этой же технологии в сравнительной оценке вариантов транспортировки нефтепродуктов севернее и южнее о. Колгуев (табл. 56) подтвердило точку зрения А. А. Шавыкина и Г. В. Ильина (2010), что северный маршрут предпочтительнее южного, если ориентироваться на уменьшение рисков загрязнения береговой зоны южного побережья.

Для Печорского моря были выполнены расчеты загрязнения акватории, береговой зоны и кромки льда в результате сценариев аварийных разливов 20 тыс. т нефтепродуктов в районе месторождения Приразломное. Расчеты переноса нефтяных пятен от мест аварии проводились для каждого месяца из интервала август–декабрь 2008 г., так как с января по июль в 2009 г. в Печорском море наблюдался ледовый покров.

С сентября по декабрь 2008 г. нефтяные пятна перемещались в северном направлении к берегам Новой Земли и выходу в Карское море, и только в августе 2008 г. была загрязнена береговая зона Печорского моря. При отсутствии льда наиболее вероятным направлением распространения нефтяных slickов

являются районы выхода в Карское море и берега Новой Земли, в то время как наиболее экологически уязвимые берега Печорского моря подвержены загрязнению в меньшей степени.

Таблица 56

Сравнительная оценка рисков загрязнения акватории, береговой зоны и кромки льда при двух вариантах транспортировки нефтепродуктов в районе о. Колгуев, %

Месяц	Акватория		Береговая зона Печорского моря		Береговая зона Новой Земли		Кромка льда	
	СМ	ЮМ	СМ	ЮМ	СМ	ЮМ	СМ	ЮМ
2008 г.								
Август	78.3	33.3	21.7	66.7	—	—	—	—
Сентябрь	78.3	24.4	15.7	69.5	6.0	6.2	—	—
Октябрь	77.0	66.5	—	13.6	23.0	19.9	—	—
Ноябрь	73.6	45.8	2.3	37.2	24.1	17.0	—	—
Декабрь	13.6	16.1	12.3	14.4	38.5	39.3	35.6	30.2
2009 г.								
Январь	35.2	11.4	—	4.1	4.7	10.4	60.1	74.1
Февраль	82.4	59.8	—	—	—	—	17.6	40.2
Март	86.5	61.8	—	—	—	—	13.5	38.2
Апрель	3.8	7.6	—	—	—	—	96.2	92.4
Май	99.9	78.4	—	—	—	—	0.1	21.6
Июнь	72.1	36.5	16.3	12.3	—	—	11.6	51.1
Июль	96.0	75.2	—	5.7	—	—	4.0	19.0

ПРИМЕЧАНИЕ. СМ — северный, ЮМ — южный маршруты.

Формирование сценариев морехозяйственной деятельности. Разработка экосистемно-ориентированных методов интегрированного планирования и управления природопользованием с целью минимизации конфликтов между различными видами морехозяйственной деятельности и обеспечения устойчивого развития в силу своей сложности и междисциплинарности требует привлечения широкого спектра математических методов и моделей системного анализа.

В качестве методологии оценки морехозяйственной деятельности был выбран системный подход, опирающийся на многокритериальные методы принятия решений, представление о «полезности» предлагаемых решений, а также сценарные методы учета факторов неопределенности. Этот подход чаще всего

используется в мировой практике стратегического планирования и был апробирован применительно к вопросам управления водными ресурсами в бассейне Нижнего Дона (Селютин, Бердников, 2005; Селютин и др., 2009).

Обоснованность и прозрачность принимаемых решений призван обеспечить математический инструментарий, позволяющий:

- на основе сценарных расчетов выбирать из множества решений ядро наиболее эффективных, на основании которых лицо, принимающее решение, может выработать оптимальную стратегию;
- выявить множество возможных траекторий развития и конечных состояний системы (для рассматриваемого периода прогнозирования);
- выделить совокупность эффективных решений (стратегий устойчивого развития региона);
- повысить научную обоснованность и прозрачность процедуры принятия стратегических решений;
- облегчить лицу, принимающему решения, выбор наиболее рациональных;
- учесть при принятии решений мнение различных заинтересованных групп водопользователей, включая население.

Основным методом получения решений являются численные (имитационные) эксперименты, соответствующие возможным сценариям.

В эколого-экономических системах одновременно действуют факторы, имеющие разную природу, поэтому сценарии развития должны быть комплексными и включать сценарии изменения неконтролируемых климатических факторов и сценарии изменения величины антропогенной нагрузки, определяемые вариантами хозяйственного развития отдельных секторов экономики.

Сценарии конструируются на основе алгоритма, в котором для каждого из них задаются коэффициенты тренда и моменты времени (даты) смены тренда. Даты выбираются исходя из горизонта сценариев (среднесрочный — до 10 лет, долгосрочный — до 30 лет).

Блок-схема выбранного подхода позволяет проиллюстрировать его концепцию (рис. 128).

Верхний ярус блоков отражает три аспекта работы со сценариями. Для построения комплексных сценариев предназначен «конструктор» сценариев в виде матрицы, где представлены элементы частных сценариев (сценарные переменные), включая характер их развертки во времени. Генератор состояний природы необходим для того, чтобы учесть то обстоятельство, что сценарии никогда не развиваются по монотонной траектории. С помощью генератора имитируется эффект варибельности (стохастичности). Параметры сценариев устанавливаются с помощью экспертных процедур.

Во втором ярусе расположены блоки, отражающие процесс моделирования. Ключевым блоком здесь является система имитационно-балансовых моделей, описывающих движение материальных субстанций (водных потоков, концентраций химических соединений, численностей или биомасс биологических популяций), а также динамику социально-экономических показателей. Для проведения имитационных экспериментов необходимо наличие набора

сценариев развития, каждый из которых характеризуется определенной вероятностью осуществления. В результате серии расчетов получается множество случайных реализаций, позволяющее построить вероятностные распределения для вектора состояния рассматриваемой системы.



Рис. 128. Модуль сценарного моделирования морехозяйственной деятельности

Блоки, расположенные в нижнем ярусе, отражают интерактивный характер предлагаемого подхода. После выполнения вычислительных экспериментов производится синтез и визуализация информации, осуществляется многоуровневый анализ многомерных данных и смысловая интерпретация результатов. На основе результатов анализа лица, участвующие в принятии решений, могут получить представление о том, к какому состоянию (с той или иной вероятностью) будет эволюционировать эколого-экономическая система в целом в случае реализации установленных на предшествующем шаге приоритетов и решений. После этого возможно изменение приоритетов, принятие иных решений. Далее процесс может неоднократно повторяться.

Информация о вероятности реализации различных сценариев позволяет повысить качество принимаемых решений при их сравнительном анализе. Вероятность частного сценария может быть получена на основе временного ряда, соответствующего сценарной переменной, или на основе экспертных оценок. Вероятность реализации комплексного сценария может определяться как на основе экспертной процедуры, так и исходя из вероятностей частных сценариев, входящих в его состав, с использованием различных сверток.

Сценарный подход позволяет учесть факторы неопределенности (риска) путем рандомизации элементов сценариев. При этом в качестве вероятностных

характеристик для комплексных сценариев можно использовать дискретные распределения вероятностей, полученные экспертным путем по схеме, аналогичной МАИ — аналогу формулы полной вероятности (Саати, 1993), для внешних факторов — фактические эмпирические распределения, а для темпов экономического роста (по видам экономической деятельности) — бета-распределения (метод «вилок»).

Для реализации этого подхода разработан программный комплекс, предназначенный для формирования набора сценариев и проведения вычислительных экспериментов (Бердников и др., 2010; Кулыгин, 2010; Кулыгин, Сорокина, 2010). Предлагается следующая процедура конструирования сценариев:

- определяются текущие уровни сценарной переменной;
- выявляются тенденции изменения сценарной переменной;
- тенденции экстраполируются на прогнозный (сценарный) период методом «вилок» с использованием бета-распределения;
- модели отдельных процессов и подсистем используются для получения функций отклика, связывающих экономические, экологические и социальные характеристики региона.

При моделировании внешних нагрузок методом «вилок» задаются случайные процессы, например, темпы роста объемов производства, использования соответствующего ресурса и т. п.: $x(t+1) = x(t)\gamma(t)$, $\gamma(0) = 1$, которые изменяются в пределах заданной «вилки» — $\gamma_{\min} < \gamma(t) < \gamma_{\max}$.

Для каждого вида морехозяйственной деятельности ($x_i(t)$) определяется относительная функция воздействия:

$$y_i(t) = b_i(t)x_i(t) + c_i(t) \max\{x_i(t) - x_i^*(t), 0\}, i = 1 \dots n,$$

$$X_i = x_i X_i^0, Y_i = y_i Y_i^0, X_i^* = x_i^* X_i^0, Y(t) = Y^*(t) + \sum_{i=1}^n Y_i(t),$$

где X_i^0 , $X_i(t)$ — абсолютные значения i -го вида морехозяйственной деятельности в начальный момент и в текущем году соответственно (например, объем грузоперевозок); X_i^* — некоторый критический уровень морехозяйственной деятельности, превышение которого может приводить к более сильным последствиям; Y_i^0 , $Y_i(t)$ — абсолютные значения воздействия (например, поступление загрязняющих веществ в результате аварий при грузоперевозках); $Y(t)$ — общая нагрузка определяется суммированием частных показателей; $Y^*(t)$ — воздействие, не связанное с морехозяйственной деятельностью в данном регионе (например, поступление загрязняющих веществ с атлантическими водными массами или из атмосферы); b_i , c_i — коэффициенты; x_i , y_i , x_i^* — относительные значения рассматриваемых переменных.

Для лиц, принимающих решения, результаты многократных сценарных расчетов (статистических экспериментов) удобно представлять на плоскости в таких осях, как «доход—затраты», «возможности—риски», где каждому комплексному сценарию соответствует облако точек, характеризующих финальное состояние эколого-экономической системы.

Модуль оценки экологических рисков является наиболее сложным и менее всего проработанным элементом рассматриваемой системы. Одним из возможных решений здесь является применение активно развивающегося в настоящее время подхода районирования акватории Баренцева и Белого морей на основе экологической уязвимости (чувствительности) к различным видам антропогенного воздействия (Оценка ..., 2008; Шавыкин, Ильин, 2010). Полезным инструментом может быть реализованная в качестве одного из элементов модуля оценка экологических рисков от морской деятельности информационно-справочная система «Кадастр ООПТ Белого и Баренцева морей» (Информационные ..., 2009; Бердников и др., 2013).

Как справедливо отмечают авторы работ (Матишов и др., 2007; Денисов, Ильин, 2008), решение любых задач природопользования может быть успешным только при наличии достоверной информации о состоянии природной среды. Это требование распространяется на поиск, оценку и освоение любых природных ресурсов, прогнозирование, предотвращение и ликвидацию последствий опасных природных явлений, диагностику качества окружающей среды, охрану отдельных видов и биоразнообразия в целом.

Применение современных информационных технологий как в области накопления и анализа первичных данных, так и в области их последующего обобщения для диагностики прошлых изменений дает возможность лучшего понимания возможных последствий для большой морской экосистемы Баренцева и Белого морей существующих планов по освоению и использованию имеющихся здесь природных ресурсов с учетом опыта (иногда негативного) прошлых лет и ожидаемых климатических тенденций.

Рассмотренная нами интегрированная математическая модель большой морской экосистемы Баренцева и Белого морей является примером такого подхода для оценки природных рисков и повышения эффективности использования биологических ресурсов морей Западной Арктики.

5.3. МОДЕЛЬНЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ В АНАЛИЗЕ СЛОЖНЫХ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ЯВЛЕНИЙ

Изменение климата вызывает перемены основных факторов среды — температуры, испарения и осадков (Голицын, 1987; Будыко, 1989). Разумеется, это вызовет преобразование и других («второстепенных») факторов, таких как химический состав речных вод и др. (Шикломанов, Линз, 1991). Одной из современных проблем прикладной экологии является оценка влияния перечисленных факторов на состояние экологических систем. Развитие компьютерных средств в математическом моделировании позволило существенно продвинуться в решении некоторых таких задач (Крапивин, Потапов, 2002; Тарко, 2005; Ильичев, 2009; и др.).

Особенностью нелинейных и многомерных моделей экологических систем является чаще всего нетривиальный отклик на то или иное воздействие внешних факторов. Здесь возникает необходимость найти естественно-научные

причины происхождения «парадоксальных» модельных феноменов. В противном случае возникают сомнения в адекватности как самой компьютерной модели, так и ее программной реализации. При поиске механизмов, объясняющих неожиданные результаты модельных расчетов, можно последовательно «замораживать» (фиксировать) одни факторы и, напротив, варьировать другие. Такой метод анализа вполне допустим, но часто оказывается весьма трудоемким, поскольку требует многочисленных и длительных расчетов. Ниже на ряде примеров будет предложен другой подход, основанный на искусственном «раскрашивании» переменных (и даже процессов) в имитационных моделях. Некоторые скалярные величины в модели следует искусственно превратить в векторные. Это позволяет определить причину происхождения тех или иных явлений. Здесь количество требуемых компьютерных экспериментов будет сравнительно невелико.

Отметим, что физическим аналогом процедуры «раскрашивания» является стеклянная призма, которая расщепляет белый солнечный луч на совокупность лучей разного цвета.

Таганрогский залив. Современная ширина гирла Таганрогского залива (ТЗ) составляет 26 км. Для создания благоприятных условий для нереста ценных промысловых рыб в прошлом веке предлагался проект сужения гирла до 15 км. Для оценки изменения солености воды в отдельных районах Азовского моря была использована 9-блочная модель водообмена (Ильичев, Сурков, 1987).

Модельный водообмен Таганрогского залива с остальной частью Азовского моря (АМ) является суммой двух потоков:

- 1) детерминированного, определяемого элементами водного баланса;
- 2) стохастического, зависящего от характера ветровой активности.

При расчетах предполагалось, что сужение гирла уменьшает лишь стохастическую составляющую в 15/26 раза. В результате модельных экспериментов было обнаружено, что при сужении гирла соленость Таганрогского залива уменьшается, а соленость собственно Азовского моря остается на одном уровне.

Для объяснения этого неожиданного результата расчетов первоначально предлагалось построить более простую 2-блочную (ТЗ + АМ) модель водообмена. Однако в методологическом плане этот подход представляется неправильным. По настоящему корректным является поиск механизма на основе экспериментов с исходной 9-блочной моделью.

Заметим, что данная ситуация несколько напоминает историю с попытками обоснования непротиворечивости арифметики в середине прошлого столетия, когда используя так называемую трансфинитную индукцию, Г. Генцен (1967) успешно доказал указанную непротиворечивость. Однако трансфинитная индукция — слишком сильное средство, выходящее за пределы арифметики.

С помощью исходной модели оценим вклад каждого из элементов водного баланса путем «раскрашивания» вод р. Дон, р. Кубань и Черного моря (рис. 129).

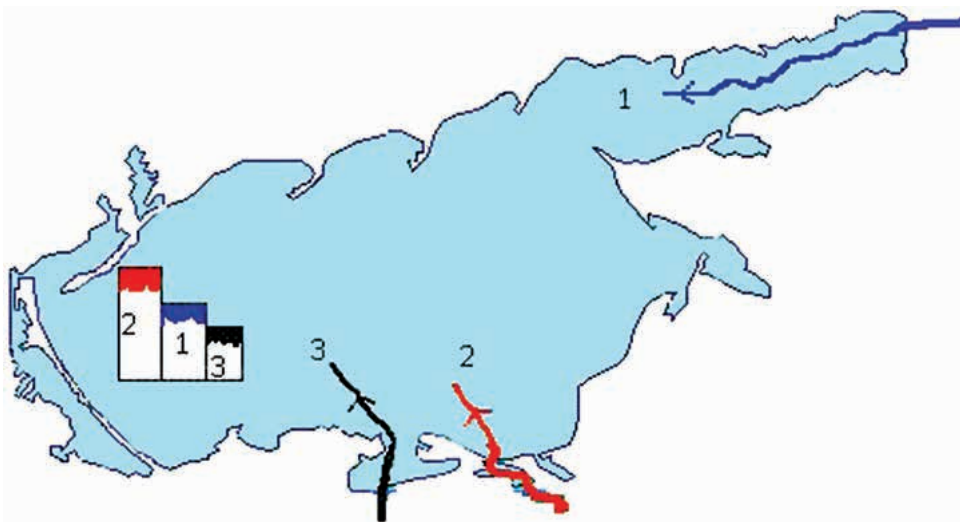


Рис. 129. Источники поступления вод в Азовское море:
1 — река Дон; 2 — река Кубань; 3 — Черное море

Например, Дон — носитель синих вод, Кубань — красных, Черное море — черных (здесь для простоты один из элементов водного баланса — осадки — опущен). И если раньше при расчете солености в каждом районе получали некоторый скаляр, то теперь результатом расчетов является трехмерный вектор (доля вод Дона, Кубани и Черного моря). Это позволяет подсчитать долю каждого из источников водного баланса во всех районах Азовского моря (табл. 57).

Оказалось, что при сужении гирла доля черноморских (соленых) вод в Таганрогском заливе сильно уменьшается, а в собственно Азовском море она практически не изменяется.

Таблица 57

Вклад различных источников в водный баланс

Район	Река Дон	Река Кубань	Черное море
Без сужения гирла			
Таганрогский залив	0.613	0.105	0.282
Азовское море	0.334	0.164	0.502
Сужение гирла до 15 км			
Таганрогский залив	0.672	0.089	0.239
Азовское море	0.330	0.165	0.505

Приведем еще два примера эффективности процедуры окрашивания.

1. В Азовском море присутствуют многочисленные косы — узкие и далеко вдающиеся в море полуострова, которые состоят преимущественно из песка (рис. 130). Появление косы обусловлено взаимным обменом абразионным материалом (песком и др.) косы и окружающего ее берега. Загадочным представляется длительное во времени существование косы. Поэтому возникает проблема поиска механизма «обмена веществ» берега и косы, обуславливающего динамическую устойчивость косы.



Рис. 130. Фрагмент косы Долгая в Азовском море

Ответ можно получить как в рамках математической модели (с учетом процессов взмучивания и оседания веществ), так и на физическом носителе — гидрологическом лотке. Поступим здесь следующим образом: окрасим песок косы и близлежащего берега в три разных цвета (песок косы в желтый; песок берега справа от косы в зеленый; песок берега слева от косы в красный). При заданном течении водоема на основании результатов экспериментов можно выяснить, как береговой песок попадает на косу и, напротив, куда исчезает песок из косы. Интересно, какова судьба кос при изменении климата? Деформация их размера может приводить к попеременному попаданию некоторых кос то в одни территориальные воды, то в другие. Это чревато геополитическими конфликтами (например, история косы Тузла).

2. Явление гипоксии характерно для Азовского и Черного морей. Принято считать, что в результате вертикальной неоднородности плотности вод подавляется турбулентный обмен (Брянцев, 1998). Это препятствует проникновению атмосферного кислорода в водную толщу. Основной же фактор возникновения такой неоднородности связан с устойчивым расслоением морских

вод на пресные и соленые. Так, сокращение речного стока Днепра и других рек приводит к проникновению соленых вод в северо-западную часть Черного моря, и тогда здесь наблюдаются заморные явления.

Не исключено, что в северных морях расслоение может возникать в результате таяния ледовых образований. При потеплении ледники и айсберги могут выступать как значительные источники пресной воды и, по сути, играют роль речного стока. Разумеется, здесь речь идет не об открытой части морей, а о некоторых локальных районах акватории (заливы, бухты и др.). При исследовании данного явления можно использовать идею раскраски и действовать как показано выше. Например, в модели трехмерной гидродинамики раскрасить пресные воды в голубой цвет, а соленые воды в красный. Тогда участки, где одновременно присутствуют в значительном количестве данные воды, являются кандидатами на возникновение гипоксии.

Азовское море. Рассмотрим новую ситуацию, когда из сложного хитросплетения двух процессов требуется выделить «чистое» действие каждого из них.

До сооружения Цимлянского водохранилища (1953 г.) в Азовском море отношение азота к фосфору (N:P) составляло примерно 10, а затем начался постепенный рост этой величины, и в конце 1980-х гг. она достигла значения, примерно равного 20. Вероятная причина этого явления связана с изменениями характеристик р. Дон, когда одновременно произошло увеличение отношения азота к фосфору и уменьшение объема годового стока.

В работе А. М. Бронфмана с соавторами (1979) предложена естественная гипотеза, согласно которой рост N:P в Азовском море обусловлен его повышением в речном стоке. Дополнительный интерес представляет и «побочная» проблема: насколько велика роль уменьшения объема речного стока в возникновении дисбаланса азота и фосфора. В частности, какова роль данного фактора в росте N:P?

На основе модели водоросли—(азот и фосфор) была проделана следующая серия компьютерных экспериментов. Были заданы объем стока v (км³/год), а также содержание в нем органических форм азота ($N_{\text{орг}}$) и фосфора ($P_{\text{орг}}$). С учетом объема и химического состава остальных элементов водного баланса (табл. 58) этому набору соответствует так называемое асимптотическое состояние фитоценоза. В данной динамической системе такое состояние единственное, оно отражает ее внутренние свойства (Моисеев, 1981).

Таблица 58

Биогенные вещества в элементах водного баланса Азовского моря, мг/м³

Показатель	Река Дон	Река Кубань	Атмосферные осадки	Черное море
Общий азот	2000–3000	1900	1400	350
Общий фосфор	200–300	200	45	27
N:P	6.6–15	9.5	31	13

Перечислим основные среднегодовые характеристики асимптотики: \bar{F}_D — диатомовые, \bar{F}_C — синезеленые, \bar{F}_P — пирофитовые водоросли; минеральные формы азота (\bar{N}) и фосфора (\bar{P}). Основные характеристики данных видов водорослей приведены в табл. 59.

Таблица 59

Экологические характеристики водорослей Азовского моря

Группа водорослей	Оптимальная соленость, ‰	Оптимальная температура, °С	Содержание в клетках, доля от сырой массы	
			Азот	Фосфор
Диатомовые	9	12–14	0.00525	0.00105
Пирофитовые	14	19–22	0.00750	0.00112
Синезеленые	6	22–24	0.01050	0.00120

В качестве базовой модели динамики концентраций (x) популяции конкретной группы водорослей использовалась однородная схема Пирса (Pearce, 1970):

$$\dot{x} = xf\left(\frac{xk_P}{P}, \frac{xk_N}{N}\right),$$

где P и N — концентрация минеральных форм фосфора и азота в воде; гладкая трофическая функция $f(u, v)$ убывает по каждой переменной.

При расчетах использовался частный случай схемы Пирса — модель Контуа, в которой $f(u, v) = -1 + \frac{\beta}{1 + u + v}$. В развернутой форме получаем

$$f\left(\frac{xk_P}{P}, \frac{xk_N}{N}\right) = -1 + \frac{\beta PN}{PN + x(Nk_P + Pk_N)},$$

где β — скорость роста водорослей, зависящая от температуры и солености среды; скорость смертности полагаем равной -1 .

Теперь построим расширение базовой модели, включающее в себя три субпопуляции (x_1, x_2, x_3). Определим в них внутриклеточное содержание азота и фосфора следующим образом:

$$1) k_N^1 = k_N, k_P^1 = k_P; 2) k_N^2 = k_N \varepsilon, k_P^2 = \frac{k_P}{\varepsilon}; 3) k_N^3 = \frac{k_N}{\varepsilon}, k_P^3 = k_P \varepsilon,$$

где ε — некоторое число, больше 1.

Первая субпопуляция — носитель параметров исходной популяции; вторая — азотолюбивый мутант; третья — фосфоролюбивый мутант. Взаимодействие всех субпопуляций описывается системой («Триадой»)

$$\dot{x}_i = x_i f\left(\frac{Sk_P^i}{P}, \frac{Sk_N^i}{N}\right), \quad (1)$$

где $i = 1, 2, 3$; $S = x_1 + x_2 + x_3$.

Для вечного сохранения в «Триаде» структуры из трех популяций можно в каждом из приведенных уравнений сделать малую добавку. Это несущественно отразится на условиях доминанции.

Если в системе взаимодействия всех популяций (1) в качестве функции f выбрана схема Контуа, тогда для «Триады» справедливо следующее свойство биогенной адаптации (Ильичев, 2009). При $\frac{N}{k_N} > \frac{\varepsilon P}{k_P}$ вторая (азотолубивая) субпопуляция вытесняет остальные, при $\frac{\varepsilon P}{k_P} < \frac{N}{k_N} < \frac{1}{\varepsilon} \frac{P}{k_P}$ первая субпопуляция вытесняет остальные, при $\frac{P}{k_P} > \frac{\varepsilon N}{k_N}$ третья (фосфоролубивая) субпопуляция вытесняет остальные. Графическая иллюстрация свойства представлена на рис. 131.

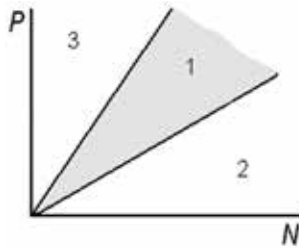


Рис. 131. Доминирование субпопуляций (1, 2, 3) водорослей при разных соотношениях азота и фосфора

В модели водоросли–(азот и фосфор) Азовского моря представлены три основных группы водорослей (диатомовые, пиррофитовые и синезеленые). Динамика каждой группы водорослей описывается модельной конструкцией «Триада». При этом учитывается конкурентное взаимодействие соответствующих «Триад».

Разумеется, функционирование «Триад» не устраняет возможности возникновения дисбаланса азота и фосфора в среде, а лишь смягчает его.

Далее, согласно табл. 59, потребление фосфора всеми группами водорослей примерно одинаково, однако потребление азота синезелеными водорослями существенно превосходит остальные. Следовательно, осолонение Азовского моря вызывает снижение биомассы синезеленых водорослей, а это, в свою очередь, приводит к уменьшению азота.

При вариации объема стока донской воды v в диапазоне 10–50 км³ нами обнаружено (Ильичев, 2006), что при фиксированном содержании химического состава речного стока одно лишь уменьшение v вызывает монотонное падение фосфора, а график азота оказывается выпуклой вниз кривой с минимумом при $v \approx 25$ м³/год (рис. 132). Таким образом, уменьшение объема речного стока является основной причиной роста отношения азота к фосфору, а изменение химического состава р. Дон оказывается лишь сопутствующим фактором.

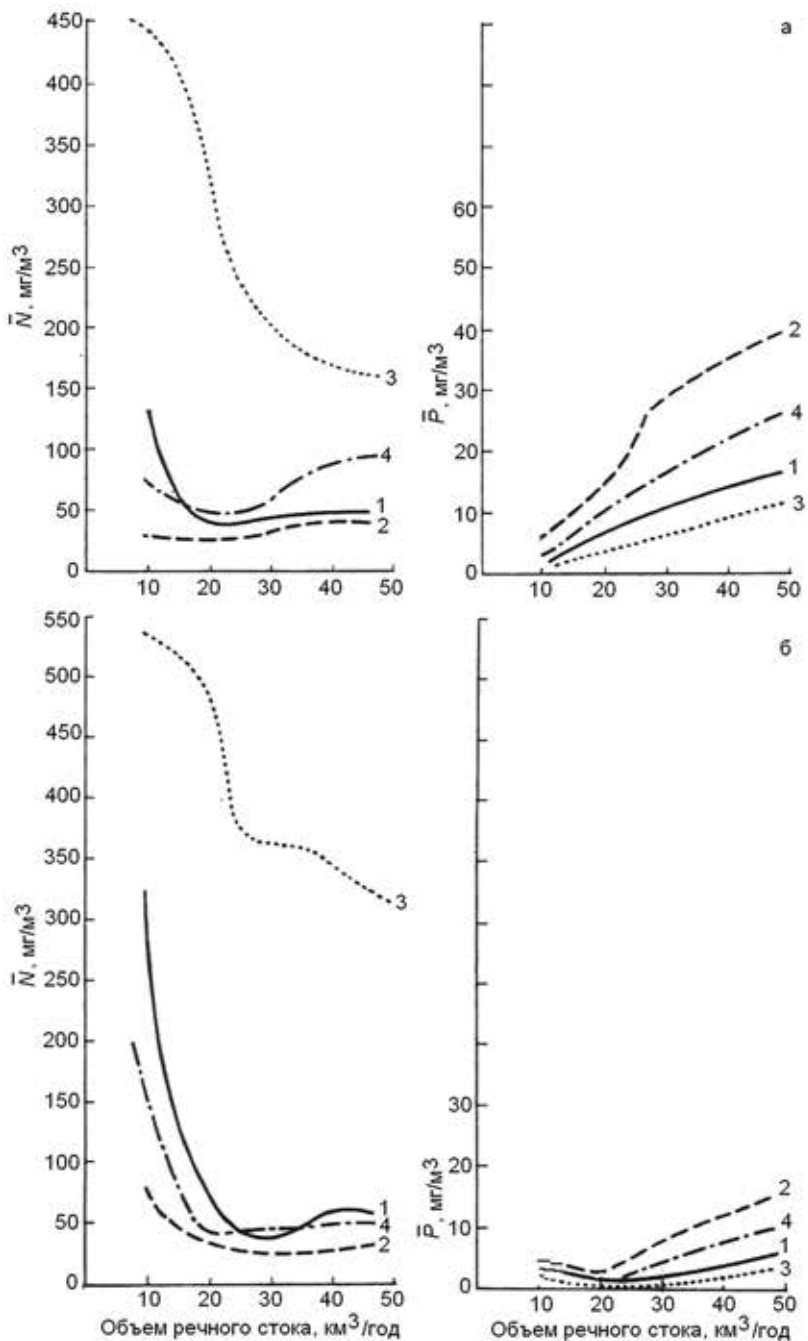


Рис. 132. Асимптотики минеральных форм азота и фосфора в Таганрогском заливе (а) и собственно Азовском море (б) при четырех вариантах химического состава речного стока, мг/м³:

1 — $N_{\text{орг}} - 2000$, $P_{\text{орг}} - 200$; 2 — $N_{\text{орг}} - 2000$, $P_{\text{орг}} - 300$; 3 — $N_{\text{орг}} - 3000$, $P_{\text{орг}} - 200$;
 4 — $N_{\text{орг}} - 3000$, $P_{\text{орг}} - 300$

Разное поведение биогенных веществ связано со сложным взаимодействием гидрологических и биологических факторов. Здесь под гидрологическими процессами понимается массообмен и его изменения, вызванные уменьшением объема речного стока v . А биологическим процессам соответствует видовая перестройка фитоценоза, вызванная увеличением солености S .

За последнее столетие история экосистемы Азовского моря связана с одновременным уменьшением объема речного стока и увеличением солености моря. Формально в пространстве факторов (v , S) произошел переход R (рис. 133) из прежнего состояния 1 в нынешнее состояние 2.

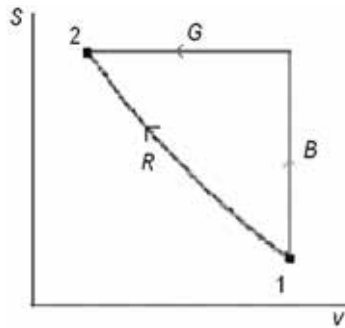


Рис. 133. Два варианта перехода из состояния 1 в состояние 2. Пояснение в тексте

Но здесь возможен и другой искусственный путь — это движение по ломаной $B + G$, которая является каскадом простых процессов: чисто биологических (B) и гидрологических (G). Разумеется, преобразование экологического состояния 1 в состояние 2 не должно зависеть от пути (иначе этот подход не корректен).

В результате соответствующих расчетов выяснено следующее:

1) при сокращении объема донского стока от 50 до 25 км³ в год наблюдается перестройка видового состава фитоценоза. Соответствующее изменение солености приводит к выравниванию биомасс трех групп водорослей. Это увеличивает потребление биогенных веществ, поэтому азот и фосфор одновременно убывают;

2) при дальнейшем уменьшении объема речного стока доминируют гидрологические процессы. Поэтому существенно увеличивается доля осадков, в которых соотношение азота к фосфору аномально высокое — 1400:45 (табл. 58). При снижении биомассы синезеленых водорослей, основных потребителей азота, наблюдается рост азота и снижение фосфора.

Разумеется, при изменении климата может произойти то или иное изменение режима речного стока, что вызовет преобразования и в химическом режиме морского водоема.

Одним из обсуждаемых проектов в 1970–1980-х гг. было сооружение Керченского гидроузла, предназначенного для уменьшения притока соленых черноморских вод в Азовское море. При этом объем речного стока сохранялся на уровне 28 км³ в год. Ориентировочные расчеты показали, что действие

гидроузла приведет к росту биомассы пресноводных водорослей (диатомовых и синезеленых) и снижению биомассы морских видов (пирофитовых). Однако общая биомасса водорослей изменится весьма незначительно. При этом нормализуется соотношение азота и фосфора в водной среде. Это явление обусловлено изменением величин потребления азота и фосфора водорослями при перестройке видового состава фитоценоза. Действительно, потребление азота единицей биомассы синезеленых водорослей наибольшее, поэтому увеличение доли синезеленых приводит к значительному сокращению азота в водной среде. В то же время потребление фосфора единицей биомассы различных групп водорослей почти одинаково, поэтому динамика фосфора практически не изменяется.

Цимлянское водохранилище. Водоем представляет собой каскад четырех плесов (озеровидных частей) — Верхнего, Чирского, Потемкинского и Приплотинного, соединенных прежним руслом р. Дон (Цимлянское ..., 1977). Под действием течения происходит перенос одноклеточных водорослей из вышележащих плесов в нижележащие. Поэтому в самом нижнем плесе перед плотиной возникает «бульон» из водорослей-пришельцев и водорослей-аборигенов. Здесь возможны три исхода их конкуренции: 1) сосуществование, когда биомассы данных популяций имеют один порядок; 2) вытеснение пришельцев, если биомасса аборигенов значительно доминирует; 3) вытеснение аборигенов, если биомасса пришельцев сильно доминирует.

Представляет интерес поиск экологических механизмов, которые в зависимости от режима факторов среды определяют тот или иной исход. На примере динамики теплолюбивых синезеленых водорослей рассмотрим гипотетический механизм конкурентного вытеснения аборигенов нижнего плеса пришельцами из верхних плесов в весенне-летний период (Матишов, Ильичев, 2012).

Для простоты будем считать, что водоем состоит из двух районов: верхнего, который включает в себя три первых плеса, и нижнего, состоящего только из Приплотинного плеса. Верхний район является мелководным, поэтому его воды быстро прогреваются в весенне-летний период. Воды же глубоководного нижнего района медленнее реагируют на температуру воздуха, и поэтому годовой температурный режим данного района (T_n) несколько запаздывает во времени (рис. 134а) по сравнению с соответствующей кривой верхнего района (T_v). Так, разница температуры вод Чирского и Приплотинного плесов составляет более 1 °С (разумеется, в других водоемах она может быть еще больше).

Согласно работе П. Трояна (1989), скорость роста водорослей в зависимости от температуры среды задается некоторой колоколообразной кривой (рис. 134б). Ее основание соответствует так называемому интервалу температурной толерантности, в пределах которого рост R водорослей положителен. Каждый вид водорослей характеризуется своим интервалом $I = (a - d, a + d)$, основными параметрами которого являются середина a и ширина d . Некоторые экологи считают, что площадь под кривой R примерно одинакова для всех эволюционно-зрелых видов водорослей (Пианка, 1981).

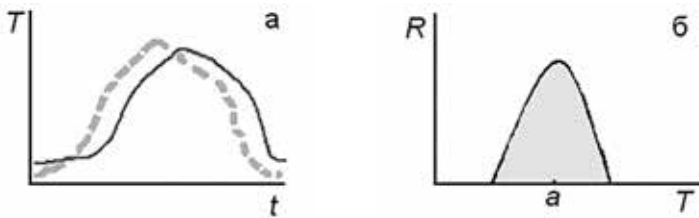


Рис. 134. Годовой ход температуры t в верхнем (пунктир) и нижнем (сплошная линия) районах (а) и скорость роста R водорослей в зависимости от температуры воды при фиксированном параметре a (б)

Отметим следующее правило отбора. Пусть a_1 и a_2 — середины интервалов температурной толерантности двух близких популяций водорослей (1 и 2). Предположим, что температура среды T расположена к a_1 ближе, чем к a_2 . Тогда, согласно рис. 134б, имеет место $R_1 > R_2$ и, следовательно, первая популяция имеет конкурентное преимущество.

При многократном повторении заданного периодического температурного режима водоема процесс температурной адаптации водорослей может привести к изменению интервала I .

Модель механизма адаптации параметров приведена в работах (Ильичев, 1992, 2010). Изложим ее суть на примере микроэволюции параметра a при фиксированной температуре среды. В модели используются три субпопуляции (исходная популяция и два ее мутанта). Исходная популяция x_1 является носителем базового параметра a , а мутанты (x_2 и x_3) — носители параметров $a + \delta$ и $a - \delta$, где константа δ положительна и мала. В зависимости от условий среды будет доминировать та или иная субпопуляция. Чтобы всегда сохранялись адаптивные возможности «Триады», необходимо постоянно поддерживать ее видовое разнообразие. Поэтому в данной модели процессы конкуренции дополним «подкачкой» численности μ для каждой субпопуляции. Окончательно динамика системы численностей (фазовых переменных) имеет вид

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 f(x_1 + x_2 + x_3, a) + \mu, \\ \dot{x}_2 &= x_2 f(x_1 + x_2 + x_3, a + \delta) + \mu, \\ \dot{x}_3 &= x_3 f(x_1 + x_2 + x_3, a - \delta) + \mu, \end{aligned} \quad (2)$$

где μ — положительно и мало.

Далее пусть Dom — достаточно большая константа «доминирования» из диапазона $1 \sim Dom \ll \frac{1}{\mu}$. Считаем, что изменение параметра a в каждый момент времени определяется следующим образом:

1) a растет при доминировании («с запасом») мутанта x_2 , т. е. при $x_2 > x_1 Dom$ и $x_2 > x_3 Dom$;

2) a убывает при доминировании («с запасом») мутанта x_3 , т. е. при $x_3 > x_1 Dom$ и $x_3 > x_2 Dom$.

В этой связи определим следующую функцию $Sel(x_1, x_2, x_3)$: $Sel = 1$ при доминации x_2 и $Sel = -1$ при доминации x_3 ; $Sel = 0$ в остальных случаях.

Теперь дополним систему фазовых переменных уравнением для базового параметра:

$$\dot{a} = \varepsilon Sel(x_1, x_2, x_3), \quad (3)$$

где скорость микроэволюции ε положительна и мала.

Пусть $x = \varphi(a)$ является корнем уравнения $f(x, a) = 0$ при фиксированном значении a . Если условия среды не изменяются, то в результате модельной адаптации параметр a попадает и остается навечно в δ -окрестности одной из точек локального максимума функции φ . Такие параметры доставляют преимущество в конкурентной борьбе.

Данная схема была использована и для анализа процессов микроэволюции, когда температура среды периодически меняется, например, по синусоидальному закону $T(t) = 14 - 10\cos(2\pi t)$ в диапазоне от 4 до 24 °С. При малых d обнаружено следующее свойство температурной адаптации (Ильичев, 2009). Параметр a стремится к экстремальным значениям, близким к минимумам или максимумам температурной кривой водоема.

«Выбор» параметром того или иного финального значения зависит от задания его начального значения (рис. 135). Естественно, финальное значение $a \approx 5$ соответствует холодолюбивым диатомовым водорослям, а значение $a \approx 23$ характерно для теплолюбивых синезеленых водорослей.

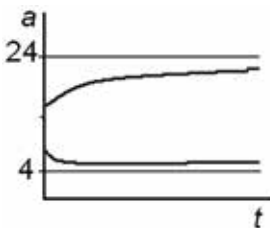


Рис. 135. Модельная эволюция параметра a в зависимости от его начального значения

Отметим, что модельная схема уравнений (2) + (3) может быть использована для одновременного учета динамики и микроэволюции биологических систем. Последнее обстоятельство существенно при анализе действия потепления (или похолодания) на экосистемы, поскольку без учета фактора адаптации получаются заниженные оценки биологической продуктивности.

Теперь рассмотрим ситуацию с взаимодействием фитоценозов в нижнем районе. Обозначим через a_v и a_n значение параметра a для водорослей-пришельцев и водорослей-аборигенов. Напомним, что согласно принятым допущениям температура T_n нижнего района несколько отстает от температуры T_v верхнего района. Поэтому в период весна–лето водоросли верхнего района лучше адаптированы к высокой температуре, чем водоросли нижнего района. Следовательно, параметр a_v расположен ближе к температуре среды T_n , чем параметр a_n (рис. 136). В силу правила отбора конкурентное преимущество имеет пришелец из верхнего района. Соответственно, биомасса аборигенов сильно снижается (и может быть даже нулевой).

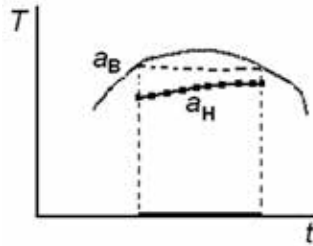


Рис. 136. Дрейф параметров a_B и a_H на фоне летнего хода температуры нижнего района (сплошная линия)

Не исключено, что замещение водорослей-аборигенов водорослями-пришельцами может продолжаться и далее, а именно: в нижнем районе новые пришельцы сменяют старых пришельцев и т. д.

Для того, чтобы «увидеть» исход борьбы синезеленых водорослей, следует их по-разному раскрасить в модели. Полагаем, что в начальный момент времени водоросли верхнего плеса окрашены в желтый цвет, а нижнего — в розовый. Разумеется, «желтые» водоросли всегда порождают «желтых», а «розовые» — продуцируют только «розовых». Поэтому если в процессе расчетов все водоросли нижнего плеса стали желтыми, то это означает, что пришельцы вытеснили аборигенов (рис. 137).

Не исключено, что летом процесс вытеснения аборигенов пришельцами может происходить несколько раз. Для обнаружения данного явления следует после каждого «покорения аборигенов» перекрашивать водоросли верхнего плеса в новый цвет.

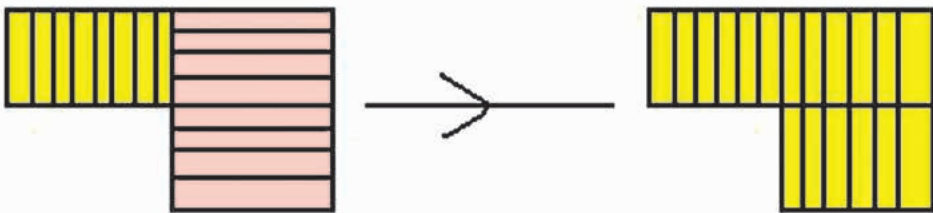


Рис. 137. Вытеснение «розовых» аборигенов в нижнем плесе «желтыми» пришельцами

Подобная ситуация может возникать и при осеннем похолодании, когда диатомовые водоросли верхних плесов попадают в Приплотинный район. Поскольку они лучше адаптированы к низким температурам, то не исключено конкурентное вытеснение водорослей нижнего плеса.

Кажется, что можно обойтись и без окрашивания, если только внимательно изучать числовые ряды и найти там определенные закономерности. Однако обнаружить их без наглядной трактовки — трудное дело. Неспроста

существенный прогресс в математике средних веков был достигнут с изобретением декартовой системы координат, воплотившей в геометрические образы те или иные аналитические конструкции.

Методы раскрашивания могут быть самыми разнообразными. В простых случаях они являются естественными аналогами идеи меченых атомов (трассиров), а в сложных ситуациях они могут задаваться более или менее искусственным образом.

Великий поэт и естествоиспытатель Й. В. Гете (1810) сказал: «Цвета действуют на душу: они могут вызывать чувства, пробуждать эмоции и мысли...» (цит. по: Гете, 2011). Поэтому «раскрашивание» дает гораздо больше, чем просто «художественное украшение» модельных результатов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Материалы монографии отражают современный уровень знаний об экосистемах полярных и южных морей России. В ней объединены результаты фундаментальных исследований морских сообществ, новые данные о морфологии и физиологии морских организмов, сведения о новых разработках в областях морской информатики и биотехнологий.

Ведущим внешним фактором, определяющим структуру и динамику морских экосистем, является климат, в формировании которого особая роль принадлежит ледовому покрову. Арктические моря России полностью или частично покрыты льдом круглый год, на всех других морях наблюдается сезонный ледовый покров, который отличается высокой степенью пространственно-временной изменчивости. Современные морские экосистемы сформировались в условиях относительной стабильности климата, которая не исключает крупных длительных аномалий, подобных «потеплению Арктики» в первой половине XX века. По замечанию В. Ю. Визе (1939), на то время это было «наиболее сильным колебанием климата земного шара, отмеченным метеорологическими летописями со времени изобретения термометра» (с. 167).

Современное потепление в Северном полушарии, особенно ярко выраженное в последние два десятилетия, сопоставимо с «потеплением Арктики» по масштабам изменений температуры и ледового покрова. Это не могло не сказаться на состоянии морских экосистем, особенно таксономических групп и отдельных видов, экологические ниши которых связаны с бенталью, литоралью, дрейфующими и припайными льдами. Вместе с тем, как показано в разделе 1.1 монографии, тенденции современных климатических изменений неоднозначны. Возможны как крупные аномалии противоположного знака, так и смена генерального климатического тренда. Эти изменения климатического фона, наряду с растущими антропогенными нагрузками, могут существенно сказаться на показателях биологического разнообразия, продуктивности и трофических связей, полученных по результатам исследований прошлых лет. Поэтому остается актуальным непрерывное пополнение и обновление научных данных о морских экосистемах, что и было главной задачей при подготовке настоящей монографии.

По направлениям исследований, представленным в монографии, получены следующие результаты и выводы.

Выявлены тенденции изменений океанологических показателей и состояния ледового покрова в западноарктических и южных морях России. Показано,

что процесс потепления приостановился, а на Азовском и Каспийском морях отмечались аномально тяжелые ледовые условия. Установлена связь крупных гидрометеорологических аномалий с блокирующими атмосферными процессами над Евразией (вдоль климатической «оси Воейкова»). Данные о многолетних изменениях морской среды и экосистемных параметров обобщены в подготовленном к изданию «Атласе климатических изменений больших морских экосистем Северного полушария» (совместный проект ММБИ и НОАА, США).

Выполнен совместный анализ источников, объемов и уровней антропогенного загрязнения воздушной и морской среды в Арктике. Показано, что для всех российских арктических морей важна роль атмосферных выпадений как источника тяжелых металлов, стойких хлорорганических соединений. Роль речного стока наиболее значима в морях Карском и Лаптевых, тогда как в Баренцевом и Белом морях весьма существенна роль морских течений в транспорте загрязнителей извне. В целом же основным источником рисков техногенного загрязнения является существующая морехозяйственная деятельность, в том числе морской транспорт углеводородов, грузовые перевозки и разработка нефтегазовых месторождений на шельфе.

Обобщены данные о современных радиоэкологических нагрузках морской среды Западной Арктики. Подтверждена тенденция самоочищения Баренцева моря от радионуклидного загрязнения. Процесс самоочищения идентифицируется как неуклонное снижение концентрации ^{137}Cs и ^{90}Sr в воде и донных отложениях, которое удовлетворительно описывается экспоненциальными кривыми. В современном балансе техногенных радионуклидов (2000–2009 гг.) их трансграничный перенос из Норвежского моря сохраняет ведущее значение и составляет примерно 99 % от общего поступления. Основная часть радионуклидов выводится на северных и северо-восточных границах Баренцева моря.

В области изучения сообществ планктона и бентоса проанализированы современные представления о сезонной сукцессии фитопланктона арктических морей. Показано, что структурные перестройки в пелагических фитоценозах (повышение и снижение численности и биомассы, смена доминирующих видов и видовых комплексов и др.) напрямую не зависят от воздействия абиотических факторов. Последовательность стадий сукцессионного развития определяется саморегуляцией; т. е. все качественные и количественные изменения в сообществах микроводорослей пелагиали арктических морей происходят благодаря действию заложенных в них внутренних механизмов. Поставлены задачи дальнейших исследований по выявлению и оценке вклада этих механизмов.

Исследована изменчивость трофической структуры сообществ зоопланктона южной части Баренцева моря в условиях вариаций климата. Среди внешних факторов наибольшее влияние на соотношение фито- и эврифагов оказывали температура воды, содержание хлорофилла *a* в воде и величина индекса NAO (Североатлантической осцилляции). Потепление вызвало резкое увеличение относительной численности растительных форм. В свою очередь, биоразнообразие, оцененное с помощью индекса Шеннона, слабо зависит от климатических условий.

Выполнен цикл исследований бентоса в прибрежной зоне и губах Кольского полуострова, установлено его высокое видовое разнообразие. Количественные характеристики эколого-фаунистических комплексов, их видовое разнообразие и зоогеографический состав распределены зонально. Наибольшие скопления зообентоса приурочены к краевым зонам взаимодействия разных сред. Максимальные количественные параметры поселений зообентоса отмечены в губе Дальнезеленецкая на твердых грунтах. Выявлена высокая общность фаун губ Восточного Мурмана и уникальность видового состава губы Ура, расположенной в западной части Кольского полуострова.

Получены новые данные о популяционной динамике, взаимоотношениях с организмами-симбионтами и питании камчатского краба в прибрежной зоне Мурмана (Баренцево море). Установлены сокращение кормовой базы этого вида и повышенная нагрузка на донные биоценозы в Кольском заливе, тогда как в губе Дальнезеленецкая популяция краба и бентосные сообщества находятся в стабильном состоянии.

Проведены экспериментальные исследования морфофизиологии камчатского краба Баренцева моря, которые показали новые возможности его адаптации к различным изменениям среды обитания.

Ихтиологические исследования показали закономерности изменений биоразнообразия фауны морей Западной Арктики. Установлено, что уменьшение численности доминантных видов приводит к возрастанию разнообразия за счет выравнивания долей других, менее многочисленных представителей сообществ. Впервые получены детализированные данные о видовом разнообразии молоди рыб в заливах Восточного Мурмана.

Выполнен сравнительный анализ температурных зависимостей скорости энергетического обмена и годовых затрат энергии на рост у морских видов рыб различных широт. Показано, что понижение температуры приводит к замедлению роста и низким скоростям метаболизма, тогда как эффективность роста относительно скорости метаболизма в холодных условиях повышается.

Впервые прослежены миграции, локализация и морфология первичных половых клеток у трески Баренцева моря. Полученные данные о периодах становления и дифференцировки пола у трески актуальны в связи с разработкой методов и определением времени воздействия на репродуктивную систему с целью получения стерильных самок. Поскольку при товарном выращивании самки трески созревают рано и могут нереститься в возрасте двух лет, применение стерилизации исключит раннее созревание самок и замедление накопления массы тела.

Приведены новые данные о составе ихтиофауны и состоянии рыболовства в водах Восточной Камчатки и Чукотки. Показано, что в обоих районах наиболее разнообразны таксоны, центры происхождения которых располагаются в северной части Тихого океана. Оценены различия в рыбопродуктивности и видовом составе уловов в указанных районах.

Выполнены исследования паразитофауны молоди осетровых рыб, выращиваемых в рыбоводных хозяйствах Азовского бассейна. Установлено преобладание в фауне паразитов видов с прямым циклом развития. Это обусловлено

использованием искусственных кормов в аквакультуре и проведением ветеринарно-санитарных мероприятий, что способствует разрыву жизненных циклов и снижению вероятности встречаемости паразитов с их промежуточными хозяевами.

Проведены модельные эксперименты с целью изучения адаптационных реакций осетровых рыб в условиях аквакультуры. Изучена адаптация русско-ленского осетра к изменениям солености. Показаны хорошие адаптивные возможности этого гибрида и его позитивная реакция на введение стимулирующего препарата Е-селен.

При изучении морских птиц получены новые данные о фауне о. Вайгач, представляющего собой комплексный объект природного и культурного наследия (Вайгач ..., 2011). Установлено, что среди доминирующих видов водоплавающих птиц, по сравнению с 1960-ми годами, численность обыкновенной гаги на западном побережье о. Вайгач в значительной мере снизилась, белошекой казарки, напротив, — многократно возросла. Показана исключительная уязвимость локальной популяции обыкновенной гаги в случае аварийных ситуаций на морских нефтяных месторождениях.

В области изучения морских млекопитающих выполнены исследования аритмии циклических процессов (сердечной деятельности, дыхания, форм поведения) у ластоногих в условиях искусственного содержания. Полученные результаты указывают на высокую адаптационную пластичность серого тюленя, дающую ему большие возможности реализации гибких приспособительных стратегий в сложных условиях континентального шельфа.

При разработке технологий биомониторинга и моделирования морских экосистем обобщен опыт исследований в области биоиндикации и биомониторинга водных экосистем. Разработана концепция многоуровневой биоиндикации (многолетней, краткосрочной, оперативной) на основе контроля реакций экосистемы соответственно на биоценологическом, популяционном, организменном уровнях.

Разработана интегрированная математическая модель большой морской экосистемы Баренцева и Белого морей, включающая следующие блоки (модули): океанографической изменчивости и биологической продуктивности; трофодинамики, промысловых популяций и управления промыслом; загрязнения среды и биоты; социально-экономического развития; оценки экологических рисков от морской деятельности. Модель предназначена для информационного обеспечения органов власти и производственных организаций, участвующих в управлении морским природопользованием.

Предложен оригинальный подход к интерпретации результатов численного моделирования океанологических процессов с применением балансовых методов. «Раскрашивание» модельных переменных позволяет определять вклад составляющих баланса на разных стадиях развития процесса. Данный способ успешно реализован при моделировании гидрологического и гидрохимического режимов Таганрогского залива и Цимлянского водохранилища, геоморфологических процессов в прибрежной зоне Азовского моря.

Данная монография продолжает цикл обобщающих публикаций, в которых представлены результаты выполнения федеральных целевых программ по исследованию природы Мирового океана и морей России (Комплексные ..., 2004, 2007, 2011; Закономерности ..., 2006; и др.). Результаты этих исследований позволяют сделать ряд наиболее общих выводов и рекомендаций:

- экосистемы полярных и южных морей на современном этапе испытывают воздействие теплой климатической аномалии, в целом благоприятной для биопродуктивности и освоения биоресурсов;
- изменения существующих и появление новых видов морской деятельности на фоне неопределенности климатической динамики обуславливают повышенные требования к оценке и прогнозированию природных и техногенных рисков;
- новые методы и средства океанологического мониторинга используются недостаточно эффективно, что часто объясняется не техническими, а организационными причинами; необходимо развитие комплексных информационных систем, обеспечивающих оперативное получение и анализ данных для описания всего набора показателей, характеризующих большую морскую экосистему;
- в качестве технологической платформы для прогнозирования рисков и поддержки управленческих решений по морскому природопользованию может быть рекомендован комплекс математических моделей, в настоящее время реализованный для большой морской экосистемы Баренцева и Белого морей.

ПРИЛОЖЕНИЕ I

Характеристика бентосных станций, выполненных в губах и прибрежной зоне Кольского полуострова

Район	Код станции	Координаты		Дата	Глубина, м	Грунт	Примечание
		с. ш.	в. д.				
2006 г.							
Мотовский залив (НИС «Дальние Зеленцы»)	DZ26(06)	69°27.188	33°08.833	02.10	171	Мелкий и средний песок, галька, камни, гравий	3vV
	DZ27(06)	69°25.408	33°302.73	03.10	233	Илистый песок, мягкая глина	3vV
	DZ28(06)	69°23.857	32°59.237	03.10	277	То же	3vV
	DZ29(06)	69°22.533	32°56.802	03.10	253	То же	3vV
	DZ30(06)	69°20.936	32°55.424	04.10	179	Жесткая глина, илистый песок, камни, галька	3vV
Губа Ярнышная (береговая)	P4(06)	69°05.443	36°02.977	14.08	20	Илистый песок	3P
	P3(06)	69°06.654	36°02.657	14.08	12	Слабо заиленный песок, ракуша	3P
	P2(06)	69°06.656	36°02.693	14.08	9.5	Илистый песок	3P
2007 г.							
Мотовский залив (ГС «Гидролог»)	G164(07)	69°28.856	33°11.037	13.08	211	Илистый песок	3vV
	G184(07)	69°27.092	33°06.922	14.08	135	Илистый песок, камни	3vV

Губа Ура (ГС «Гидролог»)	G200(07)	69°25.509	33°04.418	14.08	221	Илистый песок	3vV
	G201(07)	69°25.151	33°05.327	14.08	177	Илистый песок, камни, ракуша	3vV
	G211(07)	69°24.084	32°59.932	14.08	257	Илистый песок	3vV
	G219(07)	69°22.781	32°58.399	14.08	207	Сильно заиленный песок, ракуша	3vV
	G220(07)	69°22.701	32°55.895	14.08	127	Илистый песок, мелкие камни	3vV
	G224(07)	69°21.737	32°56.91	14.08	227	Илистый песок	3vV
	G227(07)	69°21.443	32°56.053	15.08	221	То же	3vV
	G239(07)	69°25.102	33°00.837	14.08	222	Слабо заиленный песок, камни	3vV
	G240(07)	69°20.353	32°55.842	15.08	84	Илистый песок	3vV
	Губа Ура (береговая)	U10c(07)	69°22.738	32°54.477	29.08	6	Ил, песок, ракуша, литогамный
U1c(07)		69°21.125	32°54.369	30.08	10	То же	3P
U2c(07)		69°21.062	32°54.263	29.08	11	Ил, песок (мало), ракуша	3P
U3c(07)		69°20.924	32°54.24	29.08	9	Ил, мелкий песок (мало), ракуша	3P
U4c(07)		69°20.749	32°54.096	30.08	8	Ил, песок, ракуша	3P
U5c(07)		69°20.798	32°54.289	30.08	12	Песок, ракуша, крупные валуны	3P

Район	Код станции	Координаты		Дата	Глубина, м	Грунт	Примечание
		с. ш.	в. д.				
Губа Ура (береговая)	U6с(07)	69°20.797	32°54.631	30.08	6	Песок, ракуша	ЗР
	U8с(07)	69°22.955	32°55.102	28.08	6	Песок, гравий, ракуша, литогамный, валуны	ЗР
	U9с(07)	69°22.912	32°54.371	28.08	6	Ил, песок, ракуша	ЗР
Губа Долгая (НИС «Дальние Зеленцы»)			2008 г.				
	DZ5(08)	69°10.159	34°456.54	25.07	30	Илистый песок	ЗvV
	DZ6(08)	69°10.924	34°57.543	25.07	70	Илистый песок, камни	ЗvV
	DZ8(08)	69°11.97	34°58.57	25.07	84	Ракуша, песок, камни	ЗvV
	DZ9(08)	69°12.781	34°59.484	25.07	31	То же	ЗvV
	DZ10(08)	69°13.539	35°01.237	26.07	42	Песок, камни	ЗvV
	DZ7(08)	69°11.485	34°57.768	25.07	82	Слабо заиленный песок, камни	ЗvV
	DZ10(09)	69°13	34°59.745	31.05	19	Крупно- и среднезернистый песок с мелкобитой ракушей и примесью гальки, камней	ЗvV
	DZ11(09)	69°12.765	34°59.781	31.05	30	То же	ЗvV
	DZ11с(09)	69°12.975	34°458.75	30.05	11	Песок с ракушей, отдельные камни	Зг

Губа Долгая (НИС «Дальние Зеленцы»)	DZ12(09)	69°12.701	34°59.482	30.05	33	Крупно- и среднезернистый песок с мелкобитой ракушей и примесями гальки, камней	3vV	
	DZ13(09)	69°11.503	34°58.284	29.05	19	Песок с ракушей, галька, отдельные камни	3vV	
	DZ14(09)	69°10.332	34°56.543	29.05	45	Зеленоватый ил, немного песка, примеси гальки и камней, темно-серая (почти черная) глина	3vV	
	DZ3c(09)	69°11.465	34°58.825	31.05	12	Среднезернистый песок с ракушей, галька	3г	
	DZ5c(09)	69°10.231	34°57.392	29.05	13	Заиленный песок с галькой	3г	
	DZ7c(09)	69°10.458	34°455.73	29.05	13	Заиленный песок с ракушей	3г	
	DZ9c(09)	69°11.974	34°57.604	31.05	12	Среднезернистый песок с небольшим количеством ракуши	3г	
	P1(09)	69°07.775	36°06.854	04.06	54	Среднезернистый песок, ракуша	3vV	
	P2(09)	69°07.917	36°05.452	04.06	59	Мелко- и среднезернистый песок, ракуша	3vV	
Губа Дальнезеленцкая (НИС «Дальние Зеленцы»)	P3(09)	69°08.408	36°04.54	04.06	66	Песок, ракуша	3vV	
	P4(09)	69°08.71	36°00.44	02.06	67	Мелкозернистый песок, ракуша	3vV	
	P5(09)	69°07.802	36°02.114	03.06	80	То же	3vV	
	Губа Ярнышная (НИС «Дальние Зеленцы»)							

Район	Код станции	Координаты		Дата	Глубина, м	Грунт	Примечание
		с. ш.	в. д.				
Губа Ярнышная (НИС «Дальние Зеленцы»)	P6(09)	69°07.783	36°01.507	03.06	40	Песок, камни, литогамный, немного ила	3vV
	P7(09)	69°07.32	36°02.12	03.06	26	Галька, камни, литогамный, крупнозернистый песок	3vV
	P8(09)	69°6907.1	36°02.84	03.06	28	Мелко- и среднезернистый песок, ракуша	3vV
	P9(09)	69°07.783	36°00.599	03.06	14	Камни, литогамный, крупный песок	3vV
	DV1(09)	69°07.275	36°05.261	03.07	10	Скала, валуны, литогамный	3г
	DV2(09)	69°07.291	36°05.002	06.07	9	Скала, песок	3г
	DV3(09)	69°07.288	36°05.214	06.07	8	Скала	3г
	DV4(09)	69°07.174	36°04.324	07.07	10	Песок	3г
	DZ1(09)	69°07.067	36°04.245	04.07	3	Илистый песок	3P
Губа Териберская (кагер)	R1_5(10)	69°11.004	35°09.5916	10.09	9	Камни, валуны, песок, ракуша	3P
	R1_6(10)	69°10.8762	35°09.7608	10.09	6	Песок, ил, ракуша	3P
	R1_7(10)	69°10.764	35°10.0572	10.09	5	Песок, гравий, камни	3P
	R1_8(10)	69°10.715	35°10.6266	09.09	5	Песок	3P
				2010 г.			

Губа Териберская (кагер)	R1_9(10)	69°10.6596	35°09.6348	09.09	9	Песок, ракуша	3P
	R1_10(10)	69°10.6236	35°10.2462	09.09	8	Илистый песок, ракуша, бытовой мусор	3P
	R1_11(10)	69°11.0094	35°09.258'	10.09	67	Слабо заиленный мелко- и среднезернистый песок с ракушей	3vV
Губа Орловка (судно РМН 6604)	R1_12(10)	69°10.7916	35°09.258	11.09	54	Слабо заиленный мелкозернистый песок	3vV
	R2_1(10)	69°12.348	35°15.996	11.10	23	Ил, песок	3vV
	R2_2(10)	69°12.228	35°16.626	11.10	13	Мелкий и средний песок	3vV
	R2_3(10)	69°11.376	35°14.784	10.10	12	Ил, песок	3vV
Губа Завалишина (судно РМН 6604)	R2_4(10)	69°11.13	35°15.234	12.10	13	Мелко- и среднезернистый песок	3vV
	R2_5(10)	69°10.692	35°10.02	10.10	12	Ил, песок	3vV
	R2_6(10)	69°10.494	35°09.456	10.10	16	То же	3vV
Губа Корабельная (судно РМН 6604)	R2_7(10)	69°10.218	35°08.79	10.10	11	Мелко- и среднезернистый песок	3vV
	R2_8(10)	69°10.692	35°07.734	12.10	29	Ил, песок	3P
	R2_9(10)	69°10.878	35°07.434	12.10	9	То же	3P

ПРИМЕЧАНИЕ. P — дочернитель Петерсена с площадью захвата 0.025 м²; vV — дочернитель ван-Вина с площадью захвата 0.1 м²; г — учетная рамка площадью 0.0625 м².

ПРИЛОЖЕНИЕ II

Частота встречаемости представителей зообентоса в губах Кольского полуострова в 2006–2010 гг., %

Таксон	Ярншная	Долгая	Ура	Териберская	Дальне-зсленцкая
Annelida					
<i>Aglaophamus malmgreni</i> (Theel, 1879)	—	—	20	—	—
<i>Alitta virens</i> (M. Sars, 1835)	—	—	—	6	—
<i>Amage auricula</i> (Malmgren, 1865)	—	—	4	—	—
<i>Ampharete acutifrons</i> (Grube, 1860)	11	—	—	24	25
<i>Ampharete finmarchica</i> (M. Sars, 1866)	11	—	4	6	38
<i>Ampharete lindstroemi</i> Malmgren, 1867 in Hesse, 1917	—	—	—	6	13
<i>Ampharete</i> sp.	—	—	4	—	—
Ampharetidae g. sp.	33	19	4	6	25
<i>Amphicteis gunneri</i> (M. Sars, 1835)	—	—	8	6	—
<i>Amphitrite cirrata</i> (O. F. Muller, 1771)	33	19	4	6	25
<i>Amphitrite figulus</i> (Dalvell, 1853)	—	6	—	—	—
<i>Amphitrite groenlandica</i> Malmgren, 1865	—	6	—	—	—
<i>Anobothrus gracilis</i> (Malmgren, 1866)	33	6	8	18	—
<i>Aonides oxycephala</i> (M. Sars, 1862)	—	6	—	—	—
<i>Aonides paucibranchiata</i> Southern, 1914	11	38	12	12	38
Aphroditidae g. sp.	—	—	—	6	—
<i>Apistobranchus tullbergi</i> (Theel, 1879)	22	19	8	18	13
<i>Renicola marina</i> (L., 1758)	—	—	—	6	13
<i>Aricidea catharinae</i> Laubier, 1967	—	—	—	—	25
<i>Aricidea hartmanae</i> (Strelzov, 1968)	11	6	12	6	13
<i>Aricidea nolani</i> Webster and Benedict, 1887	33	6	4	41	13
<i>Aricidea quadrilobata</i> (Webster and Benedict, 1887)	—	6	12	—	—

<i>Aricidea</i> sp.	—	—	—	6	—
<i>Ayschis biceps</i> (M. Sars, 1861)	—	8	—	—	—
<i>Brada granulosa</i> Hansen, 1880	—	4	—	—	—
<i>Brada inhabilis</i> (Rathke, 1843)	11	12	—	—	—
<i>Brada</i> sp.	—	—	6	—	—
<i>Brada villosa</i> (Rathke, 1843)	—	—	—	—	25
<i>Branchiomaldane labradorensis</i> Fournier and Barrie, 1987	—	—	—	—	13
<i>Branchiomma arctica</i> (Ditlevsen, 1937)	11	—	—	—	—
<i>Bushiella (Jugaria) similis</i> (Bush, 1905)	—	—	—	—	25
<i>Bushiella evoluta</i> (Bush, 1905)	11	—	—	—	—
<i>Bylgides elegans</i> (Theel, 1879)	—	24	18	—	13
<i>Bylgides</i> sp.	—	—	6	—	—
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	56	38	82	—	38
Capitellidae g. sp.	—	6	—	—	—
<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren, 1867	44	25	35	—	25
<i>Chaetozone</i> sp.	—	—	41	—	—
<i>Chitinopoma serrula</i> (Stimpson, 1854)	—	—	—	—	13
<i>Chone duneri</i> Malmgren, 1867	22	13	—	—	38
<i>Chone infundibuliformis</i> Kroyer, 1856	—	6	—	—	25
<i>Chone murmanica</i> Lucash, 1910	—	—	—	—	13
<i>Chone</i> sp.	44	31	59	—	13
<i>Circeis armoricana</i> Saint-Joseph, 1894	11	19	35	—	38
<i>Circeis spirillum</i> (L., 1758)	—	6	18	—	75
Cirratulidae g. sp.	44	38	18	—	50
<i>Cirratulus cirratus</i> (O. F. Muller, 1776)	33	6	6	—	38
<i>Cirrophorus branchiatus</i> Ehlers, 1908	22	6	—	—	—
<i>Cirrophorus lyra</i> (Southern, 1914)	33	38	35	—	13
<i>Clymenura polaris</i> (Theel, 1879)	—	—	—	—	13
<i>Cossura longocirrata</i> Webster and Benedict, 1887	33	38	—	—	—
		4	4	—	—

Таксон	Ярншная	Долгая	Ура	Териберская	Дальне-зеленцкая
<i>Diplocirrus hirsutus</i> (Hansen, 1879)	—	—	8	—	—
<i>Diplocirrus longisetosus</i> (Marenzeller, 1890)	11	25	8	—	25
<i>Diplocirrus</i> sp.	—	—	4	—	—
<i>Dipolydora caulleryi</i> (Mesnil, 1897)	33	32	—	18	13
<i>Dodecaceria concharum</i> Oersted, 1843	—	—	8	—	38
Dorvilleidae g. sp.	44	38	4	65	13
<i>Dysponetus pygmaeus</i> Levinsen, 1879	11	—	—	12	—
<i>Enipo torelli</i> (Malmgren, 1865)	—	19	24	—	—
<i>Eteone</i> agg. <i>flava</i> (Fabricius, 1780)	67	82	76	94	63
<i>Euchone analis</i> (Kroyer, 1856)	44	38	4	—	38
<i>Euchone papillosa</i> (M. Sars, 1851)	—	—	4	—	—
Euclymeninae g. sp.	—	6	4	—	—
<i>Eulalia bilineata</i> (Johnston, 1840)	—	13	—	—	38
<i>Eulalia tjalfiensis</i> Ditlevsen, 1917	—	—	8	—	—
<i>Eulalia viridis</i> (L., 1767)	44	6	16	6	25
<i>Eumida sanguinea</i> (Orsted, 1843)	11	6	—	—	25
<i>Eunice pennata</i> (O.F. Muller, 1776)	—	—	—	—	13
<i>Eunoe nodosa</i> (M. Sars, 1861)	—	6	8	—	—
<i>Eunoe oerstedii</i> Malmgren, 1865	11	—	—	—	13
<i>Euphrosine borealis</i> Orsted, 1843	—	—	—	—	13
Exogoninae g. sp.	33	—	4	53	50
<i>Fabricia stellaris stellaris</i> (O.F. Muller, 1774)	—	—	—	12	—
<i>Flabelligera affinis</i> M. Sars, 1829	—	—	8	—	13
<i>Galathowenia fragilis</i> Nilsen and Holthe, 1985	—	—	4	—	—
<i>Galathowenia oculata</i> Zachs, 1923	56	38	64	32	50
<i>Gattyana amondseni</i> (Malmgren, 1867)	11	13	—	29	13
<i>Gattyana cirrosa</i> (Pallas, 1766)	—	6	—	—	—

<i>Glycera capitata</i> Orsted, 1843	33	13	12	—	—
<i>Glycera lapidum</i> Quatrephages, 1865	44	81	36	41	50
<i>Glycera</i> sp.	—	6	—	—	—
<i>Glyphanostomum pallescens</i> (Theel, 1873)	—	—	12	—	—
<i>Goniata maculata</i> Orsted, 1843	22	6	4	35	13
<i>Harmothoe fragilis</i> Moore, 1910	—	—	—	6	—
<i>Harmothoe imbricata</i> (L., 1767)	78	75	20	35	38
<i>Harmothoe impar impar</i> (Johnston, 1839)	—	—	4	6	25
<i>Harmothoe</i> sp.	11	—	16	29	38
Hesiomidae g. sp.	11	31	8	6	25
<i>Hesperonoe</i> sp.	—	—	—	6	—
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparede, 1864)	56	44	84	76	63
Hirudinea g. sp.	—	—	—	6	—
<i>Hydroides norvegicus</i> Gunnerus, 1768	22	—	—	—	38
<i>Lanassa venusta venusta</i> (Malm, 1874)	—	—	—	29	—
<i>Laonice cirrata</i> (M. Sars, 1851)	22	19	24	29	—
<i>Laphania boeckii</i> Malmgren, 1865	33	75	72	53	38
<i>Leaena abranchiata</i> Malmgren, 1865	—	—	20	6	—
<i>Lepidonotus squamatus</i> (L., 1767)	22	—	12	—	38
<i>Levensenia gracilis</i> (Tauber, 1879)	—	13	28	6	—
<i>Lumbriclymene minor</i> Arwidsson, 1906	—	6	24	—	—
Lumbrineridae g. sp.	11	—	—	29	—
<i>Lumbrineris fragilis</i> (O. F. Muller, 1776)	—	25	12	6	—
<i>Lumbrineris scopa scopa</i> (Fauchald, 1974)	—	—	8	—	—
<i>Lumbrineris</i> sp.	—	25	60	6	—
<i>Lumbrineris tetraura</i> (Schmarda, 1861)	—	6	4	—	—
<i>Lysippe labiata</i> Malmgren, 1865	11	44	52	29	—
<i>Malacoceros fuliginosus</i> (Claparede, 1869)	33	—	—	—	—
<i>Malacoceros</i> sp.	—	—	—	6	—

Таксон	Ярншная	Долгая	Ура	Териберская	Дальне-зеленцкая
<i>Maldane sarsi</i> Malmgren, 1867	—	13	64	6	—
Maldanidae g. sp.	—	6	—	6	—
<i>Melinna cristata</i> (M. Sars, 1851)	11	13	12	6	—
<i>Melinna elisabethae</i> McIntosh, 1922	44	6	40	24	25
<i>Melinna</i> sp.	—	6	—	—	—
<i>Microclymene</i> sp.	—	6	4	—	—
<i>Micronephthys minuta</i> (Theel, 1879)	—	—	40	—	—
<i>Micronephthys neotena</i> Noyes, 1980	—	31	8	41	—
<i>Micronephthys</i> sp.	—	—	8	—	—
<i>Minuspio cirrifera</i> (Wiren, 1883)	11	6	16	12	—
<i>Myriochele heeri</i> Malmgren, 1867	11	—	16	—	—
<i>Myriochele</i> sp.	—	—	4	—	—
<i>Naineris quadricuspida</i> (Fabricius, 1780)	11	—	4	6	38
<i>Nephtys saeca</i> (Fabricius, 1780)	33	—	4	12	—
<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Muller, 1779)	11	63	60	18	13
<i>Nephtys longosetosa</i> Orsted, 1843	11	—	4	6	13
<i>Nephtys paradoxa</i> Malm, 1874	—	19	20	12	—
<i>Nephtys pente</i> Rainer, 1984	—	—	—	—	13
<i>Nephtys</i> sp.	33	—	—	—	—
<i>Nereifilla lutea</i> (Malmgren, 1865)	—	—	—	12	—
<i>Nereimyra aphroditoides</i> (Fabricius, 1780)	—	6	28	—	—
<i>Nereimyra punctata</i> (O. F. Muller, 1788)	—	6	—	18	25
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	11	—	—	—	—
<i>Nicolea venustula</i> (Montagu, 1818)	—	13	—	—	—
<i>Nicolea zostericola</i> Orsted, 1844	—	—	8	—	—
<i>Nicomache lumbicalis</i> (Fabricius, 1780)	33	25	24	—	13
<i>Nicomache personata</i> Johnson, 1901	—	—	4	—	13

<i>Nicomache</i> sp.	—	—	—	—	—	13
<i>Nothria hyperborea</i> (Hansen, 1878)	33	13	8	18	38	38
<i>Notomastus latericeus</i> M. Sars, 1851	—	19	20	12	13	13
<i>Notoproctus oculatus</i> Arwidsson, 1906	—	—	4	12	13	13
<i>Oligochaeta</i> g. sp.	11	56	8	65	—	—
<i>Ophelia limacina</i> (Rathke, 1843)	67	75	28	88	63	63
<i>Ophelina acuminata</i> Orsted, 1843	56	31	12	47	25	25
<i>Ophelina cylindricaudata</i> (Hansen, 1878)	—	—	28	—	—	—
<i>Owenia</i> gr. <i>fusiformis</i> Delle Chiaje, 1841	33	19	32	35	25	25
<i>Paradextiospira cancellata</i> (Fabricius, 1780)	11	—	—	—	38	38
<i>Paradextiospira violacea</i> (Levinsen, 1883)	—	—	—	—	38	38
<i>Paradextiospira vitrea</i> (Fabricius, 1780)	11	—	—	6	38	38
<i>Paramphionome jeffreysii</i> (McIntosh, 1868)	11	6	8	12	—	—
<i>Paraonella nordica</i> (Strelzov, 1968)	33	38	4	47	13	13
<i>Pectinaria granulata</i> (L., 1767)	89	44	32	82	38	38
<i>Pectinaria hyperborea</i> (Malmgren, 1865)	—	19	32	6	—	—
<i>Petaloproctus tenuis</i> (Theel, 1879)	11	—	—	—	—	—
<i>Pherusa plumose</i> (O. F. Muller, 1776)	22	—	8	—	13	13
<i>Pholoe assimilis</i> Orsted, 1845	67	—	12	24	88	88
<i>Pholoe baltica</i> Orsted, 1843	—	19	—	—	—	—
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839	—	44	—	35	—	—
<i>Pholoe longa</i> (O. F. Muller, 1776)	78	31	56	53	88	88
<i>Pholoe</i> sp.	—	—	4	—	—	—
<i>Phyllodoce groenlandica</i> Oersted, 1842	44	38	32	18	38	38
<i>Phyllodoce maculata</i> (L., 1767)	33	38	20	65	38	38
<i>Phyllodoce mucosa</i> Oersted, 1843	11	—	—	—	—	—
<i>Phyllodoce</i> sp.	—	31	—	6	—	—
<i>Phyllodocidae</i> g. sp.	—	6	4	—	—	—
<i>Pistone remota</i> (Southern, 1914)	11	13	—	12	—	13

Таксон	Ярншная	Долгая	Ура	Териберская	Дальне-зеленцкая
<i>Pista maculata</i> (Dalyell, 1853)	11	—	4	6	13
<i>Polychaeta</i> g. sp.	89	75	44	94	88
<i>Polycirrus arcticus</i> M. Sars, 1865	—	—	36	—	—
<i>Polycirrus medusa</i> Grube, 1850	22	19	8	6	75
<i>Polycirrus</i> sp.	—	6	4	—	—
<i>Polydora orientalis</i> Annenkova, 1937	—	13	4	—	—
<i>Polydora quadrilobata</i> Jakobi, 1883	11	—	4	12	38
<i>Polydora socialis</i> (Schmarda, 1861)	44	31	12	—	38
<i>Polydora</i> sp.	22	—	—	—	—
Polynoidea g. sp.	22	44	—	12	50
<i>Pomatoceros triqueter</i> (Linnaeus, 1767)	33	6	12	6	25
<i>Praxillella gracilis</i> (M. Sars, 1861)	—	25	48	6	—
<i>Praxillella praetermissa</i> (Malmgren, 1865)	67	31	28	6	63
<i>Proclea graffi</i> (Langerhans, 1880)	22	—	20	—	38
<i>Protomystides occidentalis</i> (Ditlevsen, 1917)	—	—	—	6	—
<i>Pseudopotamilla reniformis</i> (O. F. Muller, 1771)	—	—	—	—	25
<i>Pygospio elegans</i> Claparede, 1869	11	31	4	36	50
<i>Rhodine gracilior</i> Tauber, 1879	44	—	—	—	13
Sabellidae g. sp.	—	25	—	24	—
<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke, 1843	22	13	16	35	—
<i>Scolecopsis</i> sp.	—	—	4	—	—
<i>Scoloplos acutus</i> Verrill, 1873	22	6	40	29	13
<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Muller, 1776)	44	56	32	88	38
<i>Scoloplos</i> sp.	—	6	—	—	—
<i>Sosonopsis wireni</i> Hesse, 1917	—	6	—	—	—
<i>Sphaerodoropsis minuta</i> (Webster and Benedict, 1887)	44	—	—	35	38
<i>Sphaerodorum gracilis</i> (Rathke, 1843)	44	—	—	6	—

<i>Spio armata</i> (Thulin, 1957)	89	44	20	59	63
<i>Spio goniocephala</i> Thulin, 1957	—	—	—	24	—
<i>Spio malmgreni</i> Sikorski, 1992	—	—	12	—	25
<i>Spio martinensis</i> Mesnil, 1896	33	44	24	65	38
<i>Spio</i> sp.	—	—	—	6	—
<i>Spio theeli</i> (Soderstrom, 1920)	—	—	—	6	—
<i>Spiochaetopterus typicus</i> M. Sars, 1856	—	25	56	—	—
Spionidae g. sp.	11	13	4	47	25
<i>Spiophanes bombyx</i> (Claparede, 1870)	—	—	—	24	—
<i>Spiophanes kroeyeri</i> Grube, 1860	—	—	32	—	12.5
Spirorbidae g. sp.	—	6	—	—	—
Syllidae g. sp.	67	31	16	18	50
Syllinae g. sp.	11	—	8	35	38
Terebellidae g. sp.	—	25	4	—	—
<i>Terebellides</i> sp.	—	—	4	—	—
<i>Terebellides stroemi</i> Sars, 1835	33	19	60	12	25
<i>Terebellides williamsae</i> Jirkov, 1989	—	—	8	—	—
Terebellinae g. sp.	—	6	—	—	—
<i>Thelepus cincinnatus</i> (Fabricius, 1780)	33	6	—	6	63
<i>Travisia forbesii</i> Johnston, 1840	11	6	4	24	38
<i>Trichobranchus glacialis</i> Malmgren, 1866	22	—	—	—	—
<i>Typosyllis armillaris</i> (O. F. Muller, 1776)	—	—	16	6	50
<i>Typosyllis fasciata</i> (Malmgren, 1867)	—	6	—	—	38
Arthropoda					
<i>Acanthocythereis dunelmensis</i> (Norman, 1865)	11	19	4	—	—
<i>Acanthonotozoma serratum</i> (Fabricius, 1780)	—	6	—	—	—
<i>Ampelisca eschrichti</i> Kroyer, 1842	—	6	—	—	—
<i>Amphilocheus manudens</i> Bate, 1862	—	6	—	—	38
Amphipoda g. sp.	—	31	8	6	25

Таксон	Ярншная	Долгая	Ура	Териберская	Дальне-зеленцкая
<i>Ampithoe rubricata</i> (Montagu, 1808)	11	—	—	—	38
<i>Andaniella pectinata</i> (G. O. Sars, 1882)	—	6	—	—	—
<i>Anonyx nugax</i> (Phipps, 1774)	—	—	4	12	12.5
<i>Anonyx sarsi</i> Steele, Brunel, 1986	—	19	4	—	—
<i>Anonyx</i> sp.	—	13	4	—	25
<i>Apherusa bispinosa</i> (Bate, 1857)	—	13	—	—	—
<i>Apherusa jurinei</i> (Bate, 1862)	—	13	—	—	—
<i>Apherusa sarsi</i> Schoemaker, 1930	—	6	—	—	—
<i>Apherusa</i> sp.	11	6	—	—	—
<i>Apherusa tridentata</i> (Brusellius, 1859)	—	—	4	—	—
<i>Apohyale prevostii</i> (Milne-Edwards 1830)	11	6	—	12	—
<i>Arrhinopsis longicornis</i> Stappers, 1911	—	6	4	—	—
<i>Arrhis phyllonyx</i> (M. Sars, 1858)	—	—	40	—	—
<i>Atylus nordlandicus</i> (Boeck, 1871)	—	—	—	—	25
<i>Baeonectes muticus</i> (G. O. Sars, 1864)	—	19	—	—	—
<i>Balanus balanus</i> (L., 1758)	33	38	—	—	38
<i>Balanus crenatus</i> Bruguiere, 1789	22	25	—	35	—
<i>Balanus</i> sp.	—	—	—	12	—
<i>Bathymedon obtusifrons</i> (Hansen, 1883)	—	25	4	—	—
<i>Bathyporeia elegans</i> Watkin, 1938	33	—	—	29	13
<i>Boeckosimus edwardsi</i> (Kroyer, 1846)	11	—	—	—	—
<i>Brachydiastylis resima</i> (Kroyer, 1896)	11	13	8	—	—
<i>Byblis gaimardi</i> (Kroyer, 1846)	—	13	—	—	—
<i>Caecognathia elongata</i> (Kroyer, 1846)	—	31	20	—	—
<i>Calliopius laeviusculus</i> (Kroyer, 1838)	—	—	4	—	—
<i>Campylaspis costata</i> (Lilljeborg, 1855)	—	—	4	—	—
<i>Campylaspis rubicunda</i> (Lilljeborg, 1855)	—	6	—	—	—

<i>Campylaspis umbensis</i> Gurwitch, 1939	—	—	—	—	18	—
<i>Caprella septentrionalis</i> Kroyer, 1838	—	—	4	—	—	25
Chironomidae g. sp.	—	6	—	—	—	—
Copepoda g. sp.	—	—	12	—	—	—
<i>Crassicorophium bonelli</i> (Milne-Edwards, 1830)	22	13	—	—	24	63
<i>Crassicorophium crassicornе</i> (Bruzelius, 1859)	56	6	8	—	59	50
Decapoda g. sp.	—	6	—	—	—	13
<i>Deflexilodes norvegicus</i> (Boeck, 1860)	—	—	—	—	6	—
<i>Deflexilodes subnudus</i> (Norman, 1889)	—	—	8	—	—	—
<i>Deflexilodes tessellatus</i> (Schneider, 1883)	—	13	—	—	—	13
Desmosomatidae g. sp.	—	—	4	—	—	—
<i>Dexamine thea</i> Boeck, 1860	11	6	4	—	6	25
<i>Diastylis edwardsi</i> (Kroyer, 1841)	—	19	20	—	—	—
<i>Diastylis lepechini</i> Zimmer, 1926	—	13	32	—	—	—
<i>Diastylis lucifera</i> (Kroyer, 1841)	22	—	—	—	6	13
<i>Diastylis oxyrhyncha</i> Zimmer, 1926	—	—	4	—	—	—
<i>Diastylis sulcata</i> Calman, 1912	—	6	—	—	—	—
<i>Dulichia falcata</i> (Bate, 1857)	33	6	—	—	6	25
<i>Dyopedos bispinis</i> (Gurjanova, 1930)	—	—	—	—	—	13
<i>Elofsonella concinna</i> (Jones, 1857)	22	38	—	—	59	38
<i>Eualus gaimardi</i> (Milne-Edwards, 1837)	—	13	—	—	—	—
<i>Eualus pusiolus</i> (Kroyer, 1841)	11	—	—	—	—	25
<i>Eudorella emarginata</i> (Kroyer, 1846)	—	31	40	—	—	—
<i>Gammarellus homari</i> (Fabricius, 1779)	—	6	—	—	6	—
<i>Gammaropsis melanops</i> G. O. Sars, 1882	22	13	—	—	—	50
<i>Gammarus oceanicus</i> (Seegerstrale, 1947)	11	6	—	—	6	—
<i>Gitana rostrata</i> Boeck, 1871	—	—	4	—	—	—
<i>Gitana sarsi</i> Boeck, 1871	—	6	—	—	—	—
<i>Gitanopsis arctica</i> G. O. Sars, 1892	—	6	—	—	—	—

Таксон	Ярншная	Долгая	Ура	Териберская	Дальне-зеленцкая
<i>Goestia depressa</i> (Goës, 1866)	—	6	—	—	—
<i>Guernea nordenskioldi</i> (Hansen, 1888)	—	13	—	—	13
<i>Harploops tenuis</i> Kannevorff, 1966	—	6	—	—	—
<i>Harpinia plumosa</i> Kroyer, 1842	—	—	4	—	—
<i>Harpinia propinqua</i> G. O. Sars, 1891	—	13	12	—	—
<i>Harpinia</i> sp.	—	6	—	—	—
<i>Hippomedon denticulatus</i> (Bate, 1857)	—	6	—	—	—
<i>Hippomedon propinquus</i> G. O. Sars, 1890	22	—	12	24	13
<i>Hippomedon rylovi</i> Gurjanova, 1933	11	—	—	—	—
<i>Hippomedon</i> sp.	—	—	—	6	—
<i>Idotea balthica</i> (Pallas, 1772)	—	—	—	6	25
<i>Idotea granulosa</i> Rathke, 1843	11	—	4	—	—
<i>Idotea pelagica</i> Leach, 1815	—	6	—	—	—
<i>Idunella aequicornis</i> (G. O. Sars, 1876)	—	—	4	6	—
<i>Ilyarachna hirticeps</i> G. O. Sars, 1870	—	—	8	—	—
<i>Ischyrocerus anguipes</i> Kroyer, 1838	—	25	4	6	—
<i>Ischyrocerus nanooides</i> (Hansen, 1887)	—	—	—	6	—
<i>Ischyrocerus</i> sp.	33	25	—	6	88
<i>Jaera albifrons</i> Leach, 1814	11	—	—	—	—
<i>Janira maculosa</i> Leach, 1814	11	—	4	—	38
<i>Kerguelenia borealis</i> G. O. Sars, 1891	—	—	—	—	25
<i>Lamprops fasciata</i> G. O. Sars, 1863	—	—	—	35	—
<i>Lamprops fuscata</i> G. O. Sars, 1864	33	6	—	—	38
<i>Lepidopsecrum umbo</i> (Goës, 1866)	—	—	4	—	—
<i>Leptocythere pellucida</i> (Baird, 1850)	—	6	—	—	—
<i>Leptognathia gracilis</i> (Kroyer, 1847)	33	13	—	24	13
<i>Leptognathia sarsi</i> Hansen, 1909	11	—	—	35	—

<i>Leptostylis ampullacea</i> (Lilljeborg, 1855)	—	—	—	—	—	25
<i>Leptostylis villosa</i> G. O. Sars, 1869	—	—	4	—	—	—
<i>Leucon acutirostris</i> G. O. Sars, 1864	11	6	36	—	—	—
<i>Leucon fubvus</i> G. O. Sars, 1864	44	19	—	24	—	—
<i>Leucon nasica</i> (Kroyer, 1841)	—	—	16	—	—	—
<i>Leucon nasicoides</i> Lilljeborg, 1855	33	6	4	12	—	25
<i>Leucon pallidus</i> G. O. Sars, 1864	11	25	—	—	—	—
<i>Leucon</i> sp.	—	6	—	—	—	—
<i>Lilljeborgia fissicornis</i> (M. Sars, 1858)	—	—	4	—	—	—
<i>Lilljeborgia pallida</i> (Bate, 1857)	—	—	—	—	—	13
<i>Linnoria lignorum</i> (Rathke, 1799)	—	6	—	—	—	—
<i>Medicorophium affine</i> (Bruzelius, 1859)	—	—	4	—	—	13
<i>Megamoera dentata</i> (Kroyer, 1842)	22	19	4	—	—	13
<i>Metopa boeckii</i> G. O. Sars, 1892	—	6	—	—	—	13
<i>Metopa bruzelii</i> (Goes, 1866)	—	6	—	—	—	—
<i>Metopa</i> sp.	—	19	—	—	—	13
<i>Monoculodes latimanus</i> (Goës, 1866)	—	6	8	—	—	—
<i>Monoculodes</i> sp.	—	19	—	—	—	—
<i>Monoculopsis longicornis</i> (Boeck, 1871)	11	6	—	—	—	13
<i>Munna kroyeri</i> Goodsir, 1842	—	—	—	—	—	25
<i>Munna minuta</i> Hansen, 1910	33	31	—	—	—	50
<i>Munnopsurus giganteus</i> (G. O. Sars, 1877)	—	6	8	—	—	—
<i>Mysis</i> sp.	11	—	—	—	—	—
<i>Nebalia bipes</i> (Fabricius, 1780)	11	19	12	6	—	25
<i>Nototropis falcatus</i> (Metzger, 1871)	—	6	—	12	—	—
<i>Nototropis swammerdamei</i> (Milne-Edwards, 1830)	—	13	—	18	—	—
<i>Nymphon macronyx</i> G. O. Sars, 1877	—	—	—	—	—	25
<i>Odius carinatus</i> (Bate, 1862)	—	—	—	—	—	13
<i>Oediceros borealis</i> Boeck, 1871	—	19	—	—	—	—

Таксон	Ярншная	Долгая	Ура	Териберская	Дальне-зеленцкая
<i>Onisimus litoralis</i> (Kroyer, 1845)	—	—	—	6	—
<i>Onisimus</i> sp.	—	—	—	—	13
<i>Orchomenella minuta</i> (Kroyer, 1846)	—	—	—	—	13
<i>Orchomenella pinguis</i> Boeck, 1861	44	31	—	12	—
<i>Orchomenella</i> sp.	—	6	—	6	—
<i>Pacificulodes pallidus</i> (G. O. Sars, 1892)	—	—	4	—	—
<i>Pagurus pubescens</i> (Kroyer, 1838)	11	25	4	—	25
<i>Paradulichia typica</i> Boeck, 1870	11	—	—	6	—
<i>Paralithodes camtschaticus</i> (Tilesius, 1815)	—	6	—	—	—
<i>Parapleustes assimilis</i> (G. O. Sars, 1882)	—	—	—	6	13
<i>Parapleustes gracilis</i> (Buchholz, 1874)	22	44	—	12	13
<i>Pardalisca abyssii</i> Boeck, 1871	—	6	—	—	—
<i>Pardalisca cuspidata</i> Kroyer, 1842	—	6	—	—	13
<i>Paroedicerus lynceus</i> (M. Sars, 1858)	—	19	12	—	13
<i>Perioculodes longimanus</i> (Bate and Westwood, 1868)	—	—	—	6	13
<i>Petalosarsia declivis</i> (G. O. Sars, 1864)	11	—	—	—	25
<i>Philomedes globosus</i> (Lilljeborg, 1853)	33	25	16	6	13
Photidae g. sp.	—	6	—	—	—
<i>Photis reinhardi</i> Kroyer, 1842	11	—	—	—	—
<i>Photis tenuicornis</i> G. O. Sars, 1882	22	13	—	—	—
<i>Phoxocephalus holbolli</i> (Kroyer, 1842)	—	—	8	12	13
<i>Phitsica marina</i> Slabber, 1769	—	—	—	6	—
<i>Pleurogonium inerme</i> G. O. Sars, 1886	—	—	—	18	13
<i>Pleurogonium rubicundum</i> (G. O. Sars, 1864)	33	6	4	18	38
<i>Pleurogonium spinosissimum</i> (G. O. Sars, 1866)	—	—	4	—	—
<i>Pleustes panoplus</i> (Kroyer, 1838)	—	—	—	6	—
Pleustidae g. sp.	—	—	—	6	—

<i>Pleustomesus medius</i> (Goës, 1866)	11	31	—	—	—	—	—
<i>Pleusymtes glaber</i> (Boeck, 1861)	—	13	—	—	6	—	38
<i>Pontocrates arcticus</i> G. O. Sars, 1895	11	—	—	—	—	—	25
<i>Pontoporeia femorata</i> Kroyer, 1842	11	—	—	—	—	—	—
<i>Praunus inermis</i> (Rathke, 1843)	—	—	4	—	—	—	—
<i>Protomedeia fasciata</i> Kroyer, 1842	56	44	—	—	53	—	50
<i>Protomedeia grandimana</i> Bruggen, 1905	—	6	—	—	—	—	—
<i>Pseudopallene circularis</i> (Goodsir, 1842)	—	—	—	—	—	—	25
<i>Pseudotanais forcipatus</i> (Liljeborg, 1864)	—	—	—	—	6	—	—
<i>Pterygocythereis mucronata</i> (Sars, 1866)	11	—	—	—	—	—	—
<i>Rabulimix septentrionalis</i> (Brady, 1866)	—	—	—	—	6	—	—
<i>Rhachotropis helleri</i> A. Boeck, 1871	—	—	4	—	—	—	—
<i>Rhachotropis inflata</i> (G. O. Sars, 1882)	—	13	—	—	—	—	—
<i>Rostriculodes borealis</i> Boeck, 1871	—	44	—	—	6	—	12.5
<i>Rostriculodes schneideri</i> G. O. Sars, 1895	—	25	—	—	—	—	—
<i>Sarsicytheridea bradit</i> (Norman, 1865)	22	6	—	—	—	—	—
<i>Sclerocrangon boreas</i> (Phipps, 1774)	—	—	4	—	—	—	—
<i>Semibalanus balanoides</i> (L., 1766)	—	25	—	—	6	—	—
<i>Socarnes vahli</i> (Kroyer, 1838)	22	32	—	—	6	—	50
<i>Spirontocaris spinus</i> (Sowerby, 1802)	—	6	4	—	—	—	—
<i>Syrhœ crenulata</i> Goës, 1866	—	31	4	—	—	—	13
<i>Tiron spiniferus</i> (Stimpson, 1853)	11	—	—	—	—	—	38
<i>Tmetonyx similis</i> (G. O. Sars, 1891)	—	—	4	—	—	—	—
<i>Tryphosella horingi</i> Boeck, 1871	—	6	—	—	—	—	—
<i>Tryphosella nanoides</i> (Liljeborg, 1865)	—	6	—	—	—	—	—
<i>Tryphosella schneideri</i> Stephensen, 1925	—	—	8	—	—	—	—
<i>Tryphosites longipes</i> (Bate, 1862)	22	—	—	—	24	—	25
<i>Typhlotanais finmarchicus</i> G. O. Sars, 1881	11	6	4	—	6	—	—
<i>Unciola planipes</i> Norman, 1867	11	6	4	—	6	—	13

Таксон	Ярншная	Долгая	Ура	Териберская	Дальне-зеленцкая
<i>Urothoe elegans</i> Bate, 1857	11	—	4	—	13
<i>Verruca stroemia</i> (O. F. Muller, 1776)	33	31	4	12	63
<i>Westwoodilla caecula</i> (Bate, 1856)	—	44	8	6	—
Brachiopoda					
<i>Crania anomala</i> (O. F. Muller, 1776)	—	—	12	—	—
<i>Hemithyris psittacea</i> (Gmelin, 1790)	—	—	4	—	25
Bryozoa					
<i>Alcyonidium</i> sp.	—	—	4	—	38
<i>Arctonula arctica</i> (M. Sars, 1871)	11	—	—	—	13
<i>Bathysoecia polygonalis</i> (Kluge, 1952)	22	—	—	—	13
<i>Bowerbankia caudata</i> (Hincks, 1877)	—	—	—	—	13
<i>Bowerbankia imbricata</i> (Adams, 1800)	—	—	—	—	13
<i>Buffonellaria biaperta</i> (Michelin, 1841–1842)	—	—	4	—	13
<i>Bugula harmsworthi</i> Waters, 1900	—	—	4	—	—
<i>Caberea ellisi</i> (Fleming, 1816)	11	—	—	—	25
<i>Callopora craiucula</i> (Alder, 1857)	22	13	12	12	75
<i>Callopora lineata</i> (L., 1767)	22	—	—	6	25
<i>Callopora westlawski</i> Kuklinski and Taylor, 2006	—	—	—	—	13
<i>Carbasea carbasea</i> (Ellis and Solander, 1786)	—	6	—	—	—
<i>Cauloramphus cymbaeformis</i> (Hincks, 1877)	—	—	—	—	13
<i>Cauloramphus spiniferum</i> (Johnston, 1832)	—	—	4	18	—
<i>Celleroa canaliculata</i> Busk, 1886	—	—	—	—	13
<i>Celleroa pumicosa</i> (L., 1767)	—	—	4	—	—
<i>Celleroa</i> sp.	—	—	8	—	—
<i>Celleporella hyalina</i> (L., 1767)	22	31	8	53	75
<i>Celleporina canaliculata</i> Busk, 1886	—	—	—	—	13
<i>Celleporina incrassata</i> (Lamarck, 1886)	22	—	—	6	38

<i>Celleporina ventricosa</i> Lorenz, 1886	11	—	4	—	38
<i>Cheilopora inermis</i> (Busk, 1880)	—	—	—	—	13
<i>Cheilopora sincera</i> (Smitt, 1868)	—	—	8	—	—
<i>Cribrilina annulata</i> (Fabricius, 1780)	11	—	4	—	38
<i>Cribrilina cryptoecium</i> (Norman, 1903)	—	—	—	6	—
<i>Cribrilina punctata</i> (Hassall, 1841)	11	—	—	6	—
<i>Crisia aculeata</i> Hassall, 1841	11	—	—	—	—
<i>Crisia denticulata</i> (Lamarck, 1816)	—	—	—	—	13
<i>Crisia eburnea</i> (L., 1758)	—	6	—	24	25
<i>Crisia eburneo-denticulata</i> (Smitt, 1865)	11	—	—	6	25
<i>Crisia klugei</i>	—	—	8	—	—
<i>Crisia</i> sp.	—	—	12	35	—
<i>Crisiella complecta</i> (Kluge, 1955)	11	—	—	—	13
<i>Crisiella diversa</i> (Kluge, 1955)	—	—	—	—	50
<i>Crisiella producta</i> (Smitt, 1865)	—	—	—	6	25
Crisiidae g. sp.	—	—	—	6	—
<i>Cylindroporella tubulosa</i> (Norman, 1868)	22	—	—	—	25
<i>Cystisella saccata</i> Busk, 1856	—	—	4	—	13
<i>Defrancia lucernaria</i> (M. Sars, 1851)	—	—	—	12	—
<i>Dendrobeatia fruticosa</i> Packard, 1863	22	6	8	24	50
<i>Dendrobeatia fruticosa frigida</i> (Waters, 1900)	—	—	8	—	—
<i>Dendrobeatia fruticosa quadridentata</i> (Waters, 1900)	11	—	—	6	13
<i>Dendrobeatia murmanica</i> (Kluge, 1915)	—	—	—	—	13
<i>Dendrobeatia murrayana</i> (Johnston, 1847)	33	19	16	35	75
<i>Dendrobeatia pseudomurrayana</i> Kluge, 1955	22	6	—	—	50
<i>Dendrobeatia fessa</i> Kluge, 1955	11	6	4	12	38
<i>Dendrobeatia pseudomurrayana tenuis</i> Kluge, 1955	11	—	4	—	—
<i>Dendrobeatia</i> sp.	11	—	—	12	—
<i>Diplosolen intricarius</i> (Smitt, 1872)	—	—	4	—	—

Таксон	Ярншная	Долгая	Ура	Териберская	Дальне-зеленцкая
<i>Diplosolen obelia</i> (Johnston, 1838)	—	—	—	—	25
<i>Doryoporella spathulifera</i> Smitt, 1868	22	—	—	—	25
<i>Electra arctica</i> (Borg, 1931)	—	—	—	—	13
<i>Electra pilosa</i> (L., 1768)	11	19	8	12	38
<i>Entalophora clavata</i> (Busk, 1859)	—	—	—	—	25
<i>Escharella dijmphnae</i> Kluge, 1929	—	—	8	—	—
<i>Escharella immersa</i> Fleming, 1828	22	—	12	12	50
<i>Escharella ventricosa</i> Hassall, 1848	22	—	4	—	13
<i>Escharella ventricosa peristomata</i> (Kluge, 1962)	—	—	—	6	38
<i>Escharelloides spinulifera</i> (Hincks, 1889)	—	—	4	—	—
<i>Escharopsis lobata</i> (Smitt, 1868)	—	—	—	18	25
<i>Eucratea loricata</i> (L., 1758)	44	13	12	18	25
<i>Filicrisia geniculata</i> (Milne-Edwards, 1838)	—	—	—	—	25
<i>Filicrisia smitti</i> (Kluge, 1946)	—	—	—	—	38
<i>Flustrellaria whiteavesi</i> (Norman, 1903)	—	6	—	—	—
<i>Hippodiplosia borealis</i> (Waters, 1900)	11	—	—	—	—
<i>Hippoponella hippopus</i> (Smitt, 1868)	22	—	—	—	25
<i>Hippoporina reticulatopunctata</i> (Hincks, 1877)	—	—	—	—	38
<i>Hippoihoa divaricata arctica</i> Kluge, 1906	11	—	—	—	25
<i>Idmidronea atlantica</i> (Forbes, 1847)	—	—	4	—	38
<i>Idmonea atlantica gracillima</i> (Busk, 1875)	—	—	4	—	—
<i>Lepraliella contigua</i> (Smitt, 1868)	22	—	4	—	50
<i>Lichenopora crassiuscula</i> Smitt, 1867	—	—	—	6	—
<i>Lichenopora</i> sp.	—	—	12	12	—
<i>Lichenopora verrucaria</i> (Fabricius, 1780)	22	6	12	6	75
<i>Microporella arctica</i> Norman, 1903	22	6	—	6	63
<i>Microporella ciliata</i> (Pallas, 1766)	—	6	8	6	—

<i>Myriopora coarctata</i> (M. Sars, 1863)	—	—	4	—	—	25
<i>Myrionella costata</i> Kluge, 1962	—	—	—	—	—	38
<i>Myrionella crustacea</i> Smitt, 1868	—	—	—	6	—	—
<i>Notoplites jeffreysii</i> (Norman, 1868)	—	—	—	6	—	—
<i>Notoplites smitti</i> (Norman, 1868)	—	—	—	12	—	—
<i>Oncosoea canadensis</i> (Osburn, 1933)	22	—	8	—	—	13
<i>Oncosoea diastopoides</i> (Norman, 1869)	11	—	8	12	—	38
<i>Oncosoea polygonalis</i> (Kluge, 1915)	—	—	4	—	—	—
<i>Oncosoea</i> sp.	—	—	4	—	—	—
<i>Pachyegis groenlandica</i> Norman, 1894	—	—	—	—	—	38
<i>Pachyegis producta</i> Norman, 1903	11	—	—	—	—	25
<i>Palmicellaria skenei</i> Ellis and Solander, 1786	—	—	—	—	—	13
<i>Palmicellaria</i> sp.	—	—	—	—	—	13
<i>Porella acutirostris</i> Smitt, 1868	—	—	—	—	—	13
<i>Porella alba</i> Nordgaard, 1906	11	—	—	—	—	38
<i>Porella aperta</i> Boeck, 1862	—	—	—	—	—	13
<i>Porella compressa</i> Sowerby, 1806	—	—	—	—	—	38
<i>Porella concinna</i> Busk, 1854	11	—	—	—	—	25
<i>Porella concinna belli</i> Douson, 1859	22	—	—	—	—	—
<i>Porella plana</i> Hincks, 1888	—	—	4	—	—	—
<i>Porella proboscidea</i> Hincks, 1888	—	—	4	—	—	—
<i>Porella smitti</i> Kluge, 1962	11	—	—	6	—	63
<i>Porella</i> sp.	—	—	4	—	—	—
<i>Porelloides laevis</i> Fleming, 1828	11	—	12	6	—	—
<i>Porelloides struma</i> Norman, 1868	—	—	—	—	—	13
<i>Ragonula rosacea</i> (Busk, 1856)	22	—	16	6	—	38
<i>Reteporella watersi</i> (Nordgaard, 1907)	—	—	—	6	—	38
<i>Rhamphostomella bilaminata</i> (Hincks, 1877)	11	—	—	—	—	—
<i>Rhamphostomella bilaminata sibirica</i> Kluge, 1929	—	—	—	6	—	13

Таксон	Ярншная	Долгая	Ура	Териберская	Дальне-зеленцкая
<i>Rhamphostomella hincksi</i> (Nordgaard, 1906)	—	—	—	—	25
<i>Rhamphostomella plicata</i> (Smitt, 1868)	11	—	—	—	50
<i>Rhamphostomella radiatula</i> (Hincks, 1877)	22	—	—	—	63
<i>Rhamphostomella scabra</i> (Fabricius, 1780)	11	—	—	—	—
<i>Rhamphostomella spinigera</i> Lorenz, 1886	11	—	—	—	13
<i>Schizomavella porifera</i> (Smitt, 1868)	11	—	—	—	13
<i>Schizoporella auriculata lineata</i> (Nordgaard, 1896)	22	6	—	6	63
<i>Schizoporella incerta</i> Kluge, 1929	11	—	—	—	25
<i>Schizoporella pachystega</i> Kluge, 1929	—	—	—	—	25
<i>Schizoporella smitti</i> Kluge, 1962	11	—	—	—	—
<i>Scrupocellaria arctica</i> (Smitt, 1868)	—	6	4	—	—
<i>Scrupocellaria elongata</i> (Smitt, 1868)	33	—	—	53	75
<i>Scrupocellaria minor</i> Kluge, 1915	11	—	—	6	—
<i>Scrupocellaria scabra</i> (van Beneden, 1848)	22	6	16	29	63
Scrupocellariidae g. sp.	—	—	—	12	—
<i>Smititina majuscula</i> (Smitt, 1868)	—	—	4	—	—
<i>Smititina minuscula</i> Smitt, 1868	22	—	—	—	—
<i>Smititina mucronata</i> Smitt, 1868	—	—	—	6	—
<i>Smititina pseudoacutirostris</i> Gostilovskaya, 1957	11	—	—	—	—
<i>Smititina rigida</i> Lorenz, 1886	11	—	—	—	—
<i>Smititina smitti</i> (Kirchenpauer, 1874)	—	—	—	6	—
<i>Stegohornera lichenoides</i> (L., 1758)	—	—	4	—	—
<i>Stomachetosella cruenta</i> (Busk, 1854)	33	—	—	6	38
<i>Stomachetosella limbata</i> Lorenz, 1886	22	—	—	—	—
<i>Stomachetosella magniporata</i> Nordgaard, 1906	11	—	—	—	—
<i>Stomachetosella producta</i> (Packard, 1863)	22	—	—	—	25
<i>Stomachetosella sinuosa</i> (Busk, 1860)	11	—	—	—	—

<i>Stomatopora</i> sp.	—	—	4	—	—	—	—
<i>Tegella arctica</i> (D'Orbigny, 1850)	56	13	4	35	—	88	—
<i>Tegella arctica retroversa</i> Kluge, 1952	—	—	—	6	—	—	—
<i>Tegella armifera</i> Hincks, 1880	—	—	4	—	—	—	—
<i>Tegella armiferooides</i> Kluge, 1955	—	—	—	6	—	—	—
<i>Tegella</i> sp.	—	—	—	6	—	—	—
<i>Terminoflustra membranaceo-truncata</i> (Smitt, 1868)	22	—	—	—	—	38	—
<i>Tricellaria gracilis</i> van Beneden, 1848	11	13	32	18	—	38	—
<i>Tricellaria peachi</i> Busk, 1851	—	—	4	6	—	—	—
<i>Tricellaria termata</i> (Ellis and Solander, 1786)	33	6	8	29	—	50	—
<i>Tubulipora flabellaris</i> (Fabricius, 1780)	11	—	—	6	—	50	—
<i>Tubulipora nurmanica</i> Kluge, 1915	—	—	4	—	—	—	—
<i>Tubulipora penicellata</i> (Fabricius, 1780)	—	—	—	—	—	13	—
<i>Tubulipora smitti</i> Kluge, 1962	—	—	—	—	—	13	—
<i>Tubulipora</i> sp.	—	—	16	6	—	13	—
<i>Tubulipora ventricosa</i> (Buck, 1855)	—	—	—	—	—	13	—
<i>Priapulopsis bicaudatus</i> (Danielssen, 1868) van der Land, 1970	—	—	4	—	—	—	—
Cephaloryncha, Priapulida							
<i>Ascidia prunum</i> (Muller, 1776)	—	—	4	—	—	—	—
<i>Chemidocarpa rhizopus</i> (Redikorzev, 1907)	22	—	—	—	—	25	—
<i>Dendrodoa aggregata</i> (Rathke, 1806)	—	—	—	—	—	13	—
<i>Eugyra glutinans</i> (Moller, 1842)	—	—	—	—	—	13	—
<i>Eugyra pedunculata</i> Traustedt, 1886	—	—	—	—	—	13	—
<i>Molgula griffithii</i> (MacLeay, 1825)	—	6	—	—	—	—	—
<i>Molgula siphonalis</i> M. Sars, 1859	—	—	4	—	—	13	—
<i>Pelonaia corrugata</i> (Forbes and Good, 1841)	11	—	—	—	—	—	—
<i>Styela coriacea</i> (Alder and Hancock, 1848)	—	19	4	—	—	—	—
<i>Styela rustica</i> (L., 1767)	—	6	—	—	—	13	—

Таксон	Ярнышная	Долгая	Ура	Териберская	Дальне-зеленцкая
Cnidaria					
<i>Actiniaria</i> g. sp.	—	—	8	—	—
<i>Aulactinia (Bunodactis) stella</i> (Werrill, 1864)	—	—	—	—	13
<i>Edwardsia andresi</i> Danielsen, 1890	—	—	8	—	—
<i>Haliclystus auricula</i> (Rathke, 1806)	—	—	4	—	—
<i>Lucernaria quadricornis</i> O. F. Muller, 1776	—	—	—	6	—
<i>Lucernaria saintthilarei</i> (Radicorzew)	—	6	—	—	—
<i>Paraedwardsia arenaria</i> Carlgren in Nordgaard, 1905	—	25	4	—	—
<i>Stomphia coccinea</i> (O. F. Muller, 1776)	—	—	4	—	—
Echinodermata					
<i>Amphipholis</i> sp.	11	—	—	—	—
<i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje, 1828)	—	—	4	—	—
<i>Asterias rubens</i> L., 1758	—	31	24	6	50
Asteriidae g. sp.	33	—	8	—	—
<i>Brisaster fragilis</i> (Duben and Koren, 1846)	—	—	8	—	12.5
Crinoidea g. sp.	—	6	—	—	—
<i>Cucumaria frondosa</i> (Gunnerus, 1867)	—	—	4	—	—
Echinoidea g. sp.	—	56	—	—	—
<i>Elpidia glacialis</i> Theel, 1876	22	—	—	—	—
<i>Eurygus scaber</i> Lutken, 1857	—	—	16	—	—
Holothuroidea g. sp.	—	—	4	6	—
<i>Labidoplax buski</i> (McIntosh, 1866)	—	6	8	—	—
<i>Myriotrochus rinkii</i> Steenstrup, 1851	11	—	8	—	—
<i>Ophiacantha bidentata</i> (Retzius, 1805)	—	—	—	—	88
<i>Ophiocten sericeum</i> (Forbes, 1852)	—	—	16	—	13
<i>Ophiopholis aculeata</i> (L., 1767)	33	19	24	12	25
<i>Ophiura albida</i> Forbes, 1841	11	13	—	—	—

<i>Ophiura robusta</i> (Ayers, 1851)	11	50	56	35	50
<i>Ophiura sarsi</i> Lutken, 1855	33	6	48	—	25
<i>Ophiura</i> sp.	—	—	4	12	—
Ophiuridae g. sp.	—	—	4	6	—
Ophiuroidea g. sp.	56	38	16	—	50
<i>Pentamera calcigera</i> (Stimpson, 1851)	—	6	—	—	—
<i>Psolus phantapus</i> Strussenfelt, 1765	—	—	—	—	25
<i>Psolus</i> sp.	—	—	4	—	—
<i>Psolus squamatus</i> (O. F. Muller, 1776)	33	—	—	—	25
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i> O. F. Muller, 1776	33	6	16	18	50
<i>Strongylocentrotus pallidus</i> (G. O. Sars, 1871)	—	—	8	—	13
<i>Strongylocentrotus</i> sp.	22	—	20	—	—
<i>Trochoderma elegans</i> Theel, 1877	—	13	—	—	—
Hemichordata					
<i>Saccoglossus mereschkowskii</i> (Wagner, 1885)	—	—	—	12	—
Mollusca					
<i>Abra prismatica</i> (Montagu, 1808)	22	—	—	12	13
<i>Acanthocardia echinata</i> Linne	—	—	8	—	—
<i>Admete viridula</i> (Fabricius, 1780)	—	—	8	—	—
<i>Alvania scrobiculata</i> (Moller, 1842)	—	6	—	—	—
<i>Amauropsis islandica</i> (Muller, 1776)	—	6	—	6	25
<i>Anatoma crispata</i> (Fleming, 1828)	—	—	—	—	13
<i>Anomalisipho verkuezeni</i> (Kobelt, 1876)	—	—	—	—	25
<i>Antalis entalis</i> L., 1758	11	—	4	6	—
<i>Aporrhais pespellicani</i>	—	—	4	—	—
<i>Arctica islandica</i> (L., 1767)	33	25	8	82	25
<i>Arctinula greenlandica</i> (Sowerby, 1842)	—	—	16	—	—
<i>Ariachnaria conica</i> (Muller, 1842)	—	—	—	—	13
<i>Astarte crenata</i> (Gray, 1842)	56	6	20	35	38

Таксон	Ярннская	Долгая	Ура	Териберская	Дальне-зеленцкая
<i>Astarte</i> sp.	—	—	—	18	—
Astartidae g. sp.	—	—	—	6	—
<i>Axinopsida orbiculata</i> (G. O. Sars, 1878)	33	19	8	65	13
<i>Batharca glacialis</i> (Gray, 1842)	—	—	12	—	—
Bivalvia g. sp.	—	—	12	24	—
<i>Boreochiton ruber</i> (L., 1767)	—	—	—	12	13
<i>Boreoingula castanea</i> (Moller, 1842)	—	25	—	6	13
<i>Boreoingula globulus</i> (Moller, 1842)	11	—	—	—	—
<i>Boreotrophon clathratus</i> (L., 1767)	22	6	12	—	25
<i>Boreotrophon</i> sp.	—	—	4	—	—
<i>Boreotrophon truncatus</i> (Strom, 1767)	—	—	4	6	25
<i>Buccinum undatum</i> L., 1758	—	—	—	—	37.5
Cardiidae g. sp.	—	—	4	—	—
Caudofoveata g. sp.	—	6	48	6	—
Cephalaspidea g. sp.	11	6	—	—	12.5
<i>Chaetoderma pellucida</i> Ivanov, 1987	—	—	—	6	—
<i>Chamelea striatula</i> Da Costa, 1778	22	—	—	6	—
<i>Chlamys islandica</i> (O. F. Muller, 1776)	33	19	—	—	50
<i>Ciliatocardium ciliatum ciliatum</i> (Fabricius, 1780)	11	13	8	6	25
<i>Crenella decussata decussata</i> (Montagu, 1808)	89	75	52	88	88
<i>Cryptonatica affinis</i> Gmelin, 1791	11	19	20	—	50
<i>Crystallophrisson intermedium</i> (Knipowitsch, 1896)	—	—	8	6	—
<i>Curitoma treveliana</i> (Turton, 1834)	11	6	—	—	—
<i>Curitoma violacea</i> (Mighels and Adams, 1842)	—	—	—	12	—
<i>Cuspidaria arctica</i> (M. Sars, 1859)	—	—	20	—	—
<i>Cylichna alba</i> (Brown, 1827)	56	6	24	12	13
<i>Cylichna corticata</i> (Beck in Moller, 1842)	—	—	—	—	13
<i>Cylichnoides scalpta</i> (Reeve, 1855)	11	—	—	—	—

<i>Dacrydium vitreum</i> (Holboll in Moller, 1842)	11	25	44	24	—
<i>Diaphana hiemalis</i> (Couthouy, 1939)	—	—	4	—	—
<i>Diaphana minuta</i> (Brown in Smith, 1839)	—	—	—	—	25
<i>Diaphana</i> sp.	—	6	—	—	—
<i>Doto coronata</i> (Gmelin, 1791)	—	—	—	—	13
<i>Epheria</i> sp.	—	—	—	—	25
<i>Epheria vineta</i> (Montagu, 1803)	22	31	16	6	38
<i>Erginus rubellus</i> (Fabricius, 1780)	—	—	4	—	—
<i>Fabulina fabula</i> (Gronovius, 1781)	—	—	—	18	—
<i>Gari fervensis</i> (Gmelin, 1791)	11	—	—	—	—
Gastropoda g. sp.	22	—	—	—	13
<i>Gibbula tumida</i> (Montagu, 1803)	33	25	28	18	25
<i>Hanleya nagelfar</i> (Bean, 1844)	33	—	—	—	25
<i>Heteranomia aculeata</i> (Muller, 1776)	33	13	4	—	38
<i>Heteranomia squamula</i> (L., 1767)	33	56	20	6	50
<i>Hiatella arctica</i> (L., 1767)	67	38	32	47	75
<i>Hydrobia ulvae</i> (Pennant, 1777)	11	19	4	—	38
<i>Jeffreysina globularis</i> (Jeffreys, 1853)	11	—	4	—	—
<i>Kurtiella bidentata</i> (Montagu, 1803)	11	—	—	—	—
<i>Lacuna neritoidea</i> Gould, 1840	—	—	—	—	13
<i>Leionucula bellotii</i> (A. Adams, 1856)	78	44	36	76	50
<i>Leionucula corticata</i> (Moller, 1842)	—	6	—	—	25
<i>Leionucula tenuis tenuis</i> (Montagu, 1808)	—	—	16	—	—
<i>Lepeta caeca</i> (O. F. Muller, 1776)	22	19	28	18	38
<i>Limneria undata</i> (Brown, 1838)	—	—	—	—	13
<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould, 1841)	—	—	4	—	—
<i>Liostomia</i> sp.	—	—	—	6	—
<i>Littorina obtusata</i> (L., 1758)	22	6	—	—	—
<i>Littorina saxatilis</i> (Olivi, 1792)	33	—	—	6	13
<i>Littorina</i> sp.	11	—	—	—	13

Таксон	Ярншная	Долгая	Ура	Териберская	Дальне-зеленцкая
<i>Lunatia pallida</i> (Broderip and Sowerby, 1829)	22	13	4	—	—
<i>Masoma balthica balthica</i> (L., 1758)	—	—	—	6	—
<i>Masoma calcareo</i> (Gmelin, 1791)	89	69	84	71	63
<i>Masoma crassula</i> (Stenstrup, 1882)	—	6	—	—	—
<i>Masoma</i> sp.	—	—	—	6	—
<i>Margarites giganteus</i> (Leche, 1878)	—	—	—	—	13
<i>Margarites groenlandicus groenlandicus</i> (Gmelin, 1790)	56	6	—	6	63
<i>Margarites helicinus</i> (Phipps, 1774)	22	31	4	24	50
<i>Margarites olivaceus</i> (Brown, 1827)	—	—	—	—	38
<i>Margarites</i> sp.	—	6	—	—	13
<i>Melanella bilineata</i>	—	—	—	—	38
<i>Mendicula ferruginosa</i> (Forbes, 1844)	—	6	64	12	—
<i>Menestho truncatula</i> Odhner, 1915	—	—	—	—	13
<i>Modiolus modiolus</i> (L., 1758)	67	75	36	35	75
<i>Moelleria costulata</i> (Moller, 1842)	44	44	12	24	50
<i>Mohrensternia interrupta</i> (J. Adams, 1800)	22	19	—	12	13
<i>Montacuta maltzani</i> Verkruzen, 1875	—	13	—	47	—
<i>Montacuta</i> sp.	—	—	4	—	—
<i>Musculus glacialis</i> (Stimpson, 1851)	—	—	—	—	50
<i>Musculus niger</i> (Gray, 1824)	22	6	—	18	13
<i>Musculus</i> sp.	33	13	4	24	38
<i>Mya arenaria</i> (L., 1767)	11	25	24	41	—
<i>Mya pseudoarenaria</i> L., 1758	33	—	—	—	—
<i>Mya</i> sp.	—	6	—	—	—
<i>Mya truncata</i> L., 1767	67	81	4	41	63
<i>Mysella</i> sp.	—	—	4	—	—
<i>Mytilus edulis</i> L., 1758	89	69	16	41	75
Naticidae g. sp.	11	6	—	6	—

<i>Neptunea</i> sp.	—	4	—	—	—	4	—	—
<i>Nuculana permula</i> (Muller, 1779)	44	40	25	—	—	47	63	—
<i>Nuculana</i> sp.	—	—	—	—	—	6	—	—
<i>Nudibranchia</i> g. sp.	33	4	—	—	—	6	13	—
<i>Obtusella tumidula</i> (G. O. Sars, 1878)	22	—	—	—	—	18	13	—
<i>Odostomia turrita</i> Hanley, 1844	11	—	—	—	—	—	38	—
<i>Oenopota elegans</i> (Moller, 1842)	—	4	—	—	—	—	—	—
<i>Oenopota oblique</i> (G. O. Sars, 1878)	—	4	—	—	—	—	—	—
<i>Oenopota</i> sp.	—	—	6	—	—	—	—	—
<i>Onoba aculeus</i> (Gould, 1841)	67	—	25	—	—	18	—	—
<i>Onoba jeffreysii</i> (Waller, 1864)	—	4	—	—	—	—	—	—
<i>Onoba semicostata</i> (Montagu, 1803)	—	28	44	—	—	29	63	—
<i>Onoba</i> sp.	—	—	19	—	—	6	—	—
<i>Ossiania quadrata</i> (Wood, 1839)	22	24	—	—	—	—	—	—
<i>Palliolium tigrinum</i> (Muller, 1776)	—	—	—	—	—	—	13	—
<i>Parvicardium elegantulum</i> (Moller, 1842)	11	40	—	—	—	29	—	—
<i>Parvicardium pinnulatum</i> (Conrad, 1831)	89	48	44	—	—	29	50	—
<i>Patella pellucida</i> Linnaeus, 1758	11	—	—	—	—	—	—	—
<i>Philine</i> sp.	—	4	—	—	—	6	—	—
Philinidae g. sp.	—	—	13	—	—	—	—	—
<i>Polyplacophora</i> g. sp.	—	—	19	—	—	—	—	—
<i>Praephilina firmarchica</i> (M. Sars, 1858)	33	—	—	—	—	18	—	—
<i>Propebela nobilis</i> (Moller, 1842)	11	4	—	—	—	—	—	—
<i>Propebela rugulata</i> (Moller in Troschel, 1866)	—	4	13	—	—	—	—	—
<i>Propebela scalaroides</i> (G. O. Sars, 1878)	—	—	—	—	—	—	13	—
<i>Propebela</i> sp.	—	—	—	—	—	6	—	—
<i>Pseudopolynices nanus</i> (Moller, 1841)	—	—	—	—	—	35	—	—
<i>Punctulum minutum</i> Golikov and Fedjakov, 1987	—	—	19	—	—	—	—	—
<i>Puncturella noachina</i> (L., 1771)	22	12	13	—	—	6	38	—
<i>Pyramidelloidea</i> g. sp.	—	—	—	—	—	6	—	—

Таксон	Ярншная	Долгая	Ура	Териберская	Дальне-зсленская
<i>Retusa pellicida</i> (Sars, 1878)	11	—	—	6	13
<i>Retusa pertenuis</i> (Mighels, 1843)	—	—	—	12	—
<i>Retusa</i> sp.	—	6	—	6	—
<i>Retusa truncatula</i> (Bruguiere, 1792)	—	—	—	6	—
<i>Retusa turrita</i> (Moller, 1842)	22	6	—	53	—
<i>Retusophiline lima</i> (Brown, 1827)	—	6	—	—	—
<i>Scaphander punctostriatus</i> (Mighels and Adams, 1842)	11	—	4	—	—
<i>Scaphopoda</i> g. sp.	11	—	—	—	—
<i>Serripes groenlandicus</i> (Bruguiere, 1789)	11	—	4	24	—
<i>Skenea</i> sp.	—	6	—	—	25
<i>Skeneopsis planorbis</i> (Fabricius, 1780)	—	—	4	—	13
<i>Solarietta obscura</i> (Couthouy, 1838)	22	13	4	66	13
<i>Solarietta varicosa</i> (Mighels and Adams, 1842)	11	6	—	—	—
<i>Solenogastres</i> g. sp.	—	—	4	—	—
<i>Spisula elliptica</i> Gray, 1837	33	31	4	12	38
<i>Stenosemus albus</i> (L., 1767)	—	13	24	12	—
<i>Tectura virginea</i> (Muller, 1776)	22	—	—	6	25
<i>Testudinalia tessellata</i> (Muller, 1776)	11	31	8	18	50
<i>Thracia myopsis</i> (Moller, 1842)	44	13	12	65	50
<i>Thracia septentrionalis</i> Jeffreys, 1872	—	6	—	6	—
<i>Thyasira equalis</i> (Verrill and Bush, 1898)	—	—	—	6	—
<i>Thyasira gouldi</i> (Philippi, 1845)	44	43.75	84	24	25
<i>Thyasira</i> sp.	—	—	—	6	—
<i>Timoclea ovata</i> (Pennant, 1777)	11	—	—	—	—
<i>Tonicella marmorea</i> (Fabricius, 1780)	33	—	16	12	13
<i>Tridonta borealis</i> Schumacher, 1817	56	50	28	18	38
<i>Tridonta montagui</i> (Dillwyn, 1817)	—	—	—	35	13
Trochidae g. sp.	—	13	—	—	13

<i>Turtonia minuta</i> (Fabricius, 1780)	—	13	—	29	13
<i>Velutina laevigata</i>	—	—	—	—	13
<i>Yoldia hyperborea</i> (Torell, 1859)	11	13	8	24	—
<i>Yoldiella intermedia</i> (M. Sars, 1865)	—	—	8	—	—
<i>Yoldiella lenticula</i> (Moller, 1842)	22	6	64	35	—
<i>Yoldiella lucida</i> (Loven, 1846)	—	—	36	—	—
<i>Yoldiella nana</i> (M. Sars, 1865)	33	13	44	24	25
<i>Yoldiella</i> sp.	—	—	—	6	—
Nematelmintes					
Nematoda g. sp.	78	81	28	94	100
Nemertini					
Nemertini g. sp.	78	56	72	88	100
Plathelminthes					
Turbellaria g. sp.	—	—	4	—	—
Porifera					
<i>Phakellia</i> sp.	—	—	4	—	—
<i>Polymastia thielei</i> Koltun, 1964	—	—	4	—	—
<i>Sicon ciliatum</i> (Fabricius, 1780)	—	6	—	—	—
Spongia g. sp.	11	—	20	—	13
<i>Sycon raphanus</i> Schmidt, 1862	—	—	—	—	13
<i>Terilla polyura</i> Schmidt, 1870	—	—	—	24	—
Sipuncula					
<i>Golfingia elongata</i> (Keferstein, 1863)	—	—	16	—	13
<i>Golfingia margaritacea margaritacea</i> (M. Sars, 1851)	—	6	12	—	—
<i>Golfingia vulgaris vulgaris</i> (de Blainville, 1827)	—	19	4	—	—
<i>Nephasoma abyssorum abyssorum</i> (Koren and Danielssen, 1875)	—	13	12	6	—
<i>Nephasoma diaphanes diaphanes</i> (Gerould, 1913)	—	—	12	6	—
<i>Nephasoma eremita</i> (M. Sars, 1851)	22	—	—	6	38
<i>Nephasoma improvisa</i> (Theel, 1905)	—	—	8	—	—
<i>Phascollion strombus strombus</i> (Montagu, 1804)	22	—	12	29	13

ЛИТЕРАТУРА

- Аверинцев В. Г., Виноградова К. Л.* Фитоценоз *Halosaccion arcticum*—*Sphacelaria arctica* на мелководье острова Хейса (Земля Франца-Иосифа) // Биология моря. 1990. № 3. С. 3—8.
- Аверинцева С. Г., Шошина Е. В.* Флора губы Ярнышной Мурманского побережья Баренцева моря: Препр. Апатиты: Изд. КНЦ АН СССР, 1990. 13 с.
- Айбулатов Н. А.* Экологическое эхо холодной войны в морях российской Арктики. М.: ГЕОС, 2000. 320 с.
- Айзенштадт Т. Б.* Цитология оогенеза. М.: Наука, 1984. 237 с.
- Алимов А. Ф.* Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 5—20.
- Алимов А. Ф.* Некоторые общие закономерности фильтрации у двустворчатых моллюсков // Журн. общей биол. 1969. Т. 30, № 5. С. 621—631.
- Алисов Б. П.* Климат СССР. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1956. 125 с.
- Алякринский Б. С.* Адаптация в аспекте биоритмологии // Проблемы временной организации живых систем. М.: Наука, 1979. С. 8—36.
- АМАП.* Загрязнение Арктики: Доклад о состоянии окружающей среды Арктики. СПб., 1998. 186 с.
- Андрияшев А. П.* Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 556 с.
- Анисимова Н. А.* Взаимоотношения ежей и водорослей в сообществах верхней сублиторали // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1998. С. 440—443.
- Анисимова Н. А., Манушин И. Е.* Питание камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 2-е, перераб. и доп. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2003. С. 170—189.
- Анисимова Н. А., Фролова Е. А.* Бентос губы Долгой Восточного Мурмана. Состав. Количественное распределение // Гидробиологические исследования в заливах и бухтах северных морей России. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1994. С. 61—92.
- Арктика-Инфо* [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.arctic-info.ru/News/Page/navaran-deiskii-terminal-napravat-neft_-s-novih-mestorojdenii (24.12.2012).
- Астахова Т. В.* Паразитофауна молоди осетровых Волго-Каспийского района // Вопросы ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 5. С. 907—911.
- Атлас птиц Печорского моря: распределение, численность, динамика, проблемы охраны* / Ю. В. Краснов, Ю. И. Горяев, А. А. Шавыкин, Н. Г. Николаева, М. В. Гаврило, В. И. Черноок. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2002. 164 с.
- Атомный ледокольный флот — ключевое звено обеспечения геополитических интересов России в Арктике* [Электронный ресурс]. Росатомфлот. 2011. Режим доступа: <http://www.rosatom-flot.ru/index.php?menuid=20>.
- Бадамшин Б. И.* Годовой цикл жизни каспийского тюленя // Четвертое Всесоюзное совещание по изучению морских млекопитающих, Калининград, 16—18 сентября 1969 г.: Тез. докл. М., 1969. С. 218—222.
- Баевский Р. М.* Прогнозирование состояний на грани нормы и патологии. М.: Медицина, 1979. 298 с.

Балыкин П. А., Карпенко В. И. Водные биоресурсы дальневосточных морей и проблемы их использования // *Материалы 3-й Всероссийской научно-практической конференции «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование».* Петропавловск-Камчатский: Изд. КГТУ, 2012. С. 8–13.

Балым Ю. П. Экспериментальная и клиническая фармакология органических и неорганических препаратов селена и эффективность применения их в ветеринарии: Автореф. дис. ... докт. вет. наук. Воронеж, 2009. 58 с.

Бардан С. И. Трансформация соединений азота и фосфора в планктонном сообществе прибрежной зоны Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 27 с.

Бардан С. И., Бобров Ю. А., Дружков Н. В. Комплексный экологический мониторинг в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море): летне-осенний период 1989 г. Функциональные характеристики: Препр. Апатиты: Изд. КНЦ АН СССР, 1990. 44 с.

Батиметрические и океанографические факторы формирования БЭМ Арктики / Г. Г. Матишов, С. Л. Дженюк, А. И. Жичкин, Д. В. Моисеев // *Комплексные исследования больших морских экосистем России.* Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2011. С. 63–91.

Бергер В. Я. Продукционный потенциал Белого моря // *Исследования фауны морей.* СПб.: Изд. ЗИН РАН, 2007. Т. 60(68). 292 с.

Бергер В. Я., Примаков И. М. Оценка уровня первичного продуцирования в Белом море // *Биология моря.* 2007. Т. 33, № 1. С. 54–58.

Бердников С. В. Разработка и применение компартментальных моделей для изучения пространственных характеристик морских экологических систем: Автореф. дис. ... докт. географ. наук. Мурманск, 2004. 50 с.

Бердников С. В. Разработка и применение математических моделей для прогнозирования изменений гидрхимического режима в устьевых областях и на шельфе северных морей России // *Современные информационные и биологические технологии в освоении ресурсов шельфовых морей.* М.: Наука, 2005. С. 60–82.

Бердников С. В., Цыганкова А. Е. Применение балансовых моделей для оценки седиментации терригенного материала в Белом море и его выноса в Арктический бассейн // *Экол. вестн. НЦ ЧЭС.* 2004. № 3. С. 29–41.

Бердников С. В., Цыганкова А. Е. Математическое моделирование влияния гидрологических и литодинамических процессов на перенос и накопление химических соединений в Белом море // *Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-Европейского бассейна.* Вып. 2. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2007. С. 334–380.

Бердников С. В., Дашкевич Л. В., Селютин В. В. Морские охраняемые территории как метод защиты эксплуатируемых популяций (на примере лофотено-баренцевоморской трески *Gadus morhua morhua*) // *Изв. вузов Сев.-Кав. региона.* 2002. № 4. С. 68–73.

Бердников С. В., Дашкевич Л. В., Кулыгин В. В. Программный комплекс для работы с базой данных экосистемных исследований «ECOSREDA» [Текст]. Свидетельство об официальной регистрации программы для ЭВМ в ФГУ ФИПС № 2009613856 от 17.07.2009.

Бердников С. В., Кулыгин В. В., Селютин В. В. Программный комплекс для принятия стратегических решений при управлении водными ресурсами // *Проблемы безопасности в водохозяйственном комплексе России.* Краснодар: Авангард плюс, 2010. С. 305–313.

Бердников С. В., Архипова О. Е., Лычагина Ю. М. Концепция комплексной информационной справочной системы для управления морским природопользованием и освоением прибрежных зон Баренцева и Белого морей // *Информационные технологии.* 2013. № 6. С. 49–54.

Бердников С. В., Ящук Н. А., Смоляр И. В. Изменение гидрологического режима Северного Каспия при колебаниях уровня в XX веке. Модельный анализ // *Современное состояние и технологии мониторинга аридных и семиаридных экосистем юга России.* Ростов н/Д.: Изд. ЮНЦ РАН, 2010. С. 29–43.

Биогеохимия органического вещества арктических морей / Е. А. Романкевич, А. И. Дачушевская, А. Н. Беяева, В. П. Русанов. М.: Наука, 1982. 240 с.

Биологическая роль селена в организме животных / А. А. Булах, А. Ю. Козловская, М. А. Федорова, А. А. Леонтьев, В. Ю. Козловский // Перспективное свиноводство: теория и практика. Самара: Инфо 3, 2012. С. 17–20.

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. заоч. науч. конф., 11 ноября 2009 г. Тамбов: Изд. дом ТГУ, 2009. С. 214–231.

Биотестирование и прогноз изменчивости водных экосистем при антропогенном загрязнении / Отв. ред. Г. Г. Матишов. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2003. 468 с.

Биохимические и морфофизиологические показатели русского осетра в современных экологических условиях Волго-Каспия / Г. Ф. Металлов, В. М. Распопов, В. П. Аксенов, В. Г. Чипинов // Тепловодная аквакультура и биологическая продуктивность водоемов аридного климата (международный симпозиум). Астрахань: Изд. АГТУ, 2007. С. 484–486.

Бирюков П. А., Бердников С. В., Сурков Ф. А. ГИС-ориентированный подход к моделированию разливов нефтепродуктов в Баренцевом море // Геоинформатика. 2011. № 1. С. 10–16.

Блинова Е. И. Вертикальное распределение и количественный учет макрофитов Айновых островов (Баренцево море) // Тр. Мурман. мор. биол. ин-та АН СССР. 1965. Т. 8(12). С. 41–56.

Блинова Е. И. Водоросли-макрофиты и травы морей европейской части России (флора, распространение, биология, запасы, марикультура). М.: Изд-во ВНИРО, 2007. 114 с.

Блинова Е. И. Распределение, запасы и годовая продукция доминирующих видов водорослей литорали Мурманского побережья Баренцева моря // Растительные ресурсы. 1969. Т. 5, вып. 2. С. 163–173.

Блинова Е. И., Хромов В. М. Прирост и разрушение слоевищ ламинарии *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. // Промысловые водоросли и их использование. М.: Изд-во ВНИРО, 1981а. С. 18–27.

Блинова Е. И., Хромов В. М. Рост и развитие сахаристой ламинарии *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. в Дальнезеленецкой губе Баренцева моря // Промысловые водоросли и их использование. М.: Изд-во ВНИРО, 1981б. С. 6–17.

Бобров Ю. А. Сравнительное изучение первичной продукции Баренцева и Белого морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 24 с.

Богоров В. Г. Инструкция для проведения гидробиологических работ в море (планктон и бентос). М.; Л.: Главсевморпуть, 1947. 127 с.

Бойцов В. Д. Изменчивость температуры воды в Баренцевом море и ее прогнозирование. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2006. 292 с.

Борисов В. М. В Баренцевом море переизбыток трески // Рыбное хозяйство. 2012. № 4. С. 21–23.

Боркин И. В. Размножение и ранний онтогенез сайки *Boreogadus saida* (Lerachin) Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 21 с.

Боркин И. В. Результаты исследований ихтиофауны в районе Земли Франца-Иосифа и к северу от Шпицбергена // Исследования биологии, морфологии и физиологии гидробионтов. Апатиты: Изд. КНЦ АН СССР, 1983. С. 34–42.

Боркин И. В. Сайка // Среда обитания и экосистемы Новой Земли (архипелаг и шельф). Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1995. С. 121–132.

Брейтфус Л. Л. Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана. Отчет о ее работах в 1903 г. СПб.: Рус. Скоропечатня, 1906. Т. LXVIII. 257 с.

Брейтфус Л. Л. Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана. Отчет о ее работах в 1906 г. Петроград, 1915. 537 с.

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

Бронфман А. М., Дубинина В. Г., Макарова Г. Д. Гидробиологические и гидрохимические основы продуктивности Азовского моря. М.: Пищевая пром-сть, 1979. 288 с.

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

Бруевич С. В. Очерк гидрохимии Баренцева моря // Тр. ГОИН. 1948. Вып. 10(22). С. 80–116.

Брянцев В. А. Предпосылки к возможности долгосрочного прогнозирования заморных явлений в северо-западной части Черного моря // Рыбное хозяйство Украины. 1998. № 1. С. 10–14.

Будыко М. И. Эмпирическая оценка предстоящих изменений климата // Метеорология и гидрология. 1989. № 10. С. 5–14.

Булатов Н. В., Лобанов В. Б. Исследование мезомасштабных вихрей восточнее Курильских островов по данным метеорологических спутников Земли // Исследования Земли из космоса. 1983. № 3. С. 40–47.

Буслов А. В. Возможность организации и регулирования многовидового рыболовства в современных условиях на примере Петропавловск-Командорской подзоны (Восточная Камчатка) // Вопросы рыболовства. 2006. Т. 7, № 2. С. 267–276.

Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.

Вайгач. Остров арктических богов / Под ред. П. В. Боярского. М.: Paulsen, 2011. 576 с.

Вакуловский С. М., Никитин А. И., Чумичев В. Б. О загрязнении арктических морей отходами западноевропейских радиотехнических заводов // Атомная энергия. 1988. Т. 58, вып. 6. С. 445–449.

Вангенгейм Г. Я. Долгосрочный прогноз температуры и вскрытия рек // Тр. Гос. гидрол. ин-та. 1940. Вып. 10. С. 207–236.

Визе В. Ю. Моря советской Арктики. Л.: Изд-во Главсевморпути, 1939. 568 с.

Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. М.: Наука, 1987. 240 с.

Виноградова К. Л. Новые для Мурмана виды водорослей // Ботанические материалы отдела споровых растений Ботанического института АН СССР. 1961. Т. 14. С. 9–93.

Виноградова К. Л. К распространению *Fucus spiralis* L. на литорали Мурмана // Ботанические материалы отдела споровых растений Ботанического института АН СССР. 1963. Т. 16. С. 67–68.

Виноградова К. Л. Запасы литоральных водорослей Мурмана // Тр. Мурман. мор. биол. ин-та АН СССР. 1964. Т. 5(9). С. 37–40.

Виноградова К. Л. Ульвовые водоросли (Chlorophyta) морей СССР. Л.: Наука, 1974. 166 с.

Виноградова К. Л. Видовой состав морских водорослей архипелага Франца-Иосифа // Новости систематики низших растений. 1986. Т. 23. С. 27–37.

Виноградова К. Л. Некоторые особенности флоры бентосных водорослей архипелага Земля Франца-Иосифа // Ботан. журн. 1987. № 9. С. 1203–1206.

Виноградова К. Л. Проблема жизненных форм у морских бентосных водорослей // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 4. С. 454–461.

Виноградова К. Л., Шошина Е. В. Водоросли // Среда обитания и экосистемы Земли Франца-Иосифа (архипелаг и шельф). Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1994. С. 100–106.

Виноградова П. С., Литвин В. М. Исследование рельефа дна и грунтов в Баренцевом и Норвежском морях // Советские рыбохозяйственные исследования в морях европейского Севера. М.: Рыбное хоз-во, 1960. С. 101–110.

Витамины / Под ред. М. И. Смирнова. М.: Агропромиздат, 1974. 495 с.

Витамины в кормлении сельскохозяйственных животных и птиц / Н. Г. Емелина, В. С. Крылова, Е. А. Петрухова, Н. В. Бромлей. М.: Колос, 1970. 310 с.

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.

Внутривековые флуктуации климата Азовского моря (по термохалинным данным за 120 лет) / Г. Г. Матишов, Д. Г. Матишов, С. В. Бердников, В. В. Сорокина, С. Левитус, И. В. Смоляр // Докл. РАН. 2008. Т. 442, № 1. С. 106–109.

Водообмен Баренцева моря с сопредельными районами / В. А. Потанин, В. И. Турчанинов, Т. А. Эрштадт, В. В. Терешенко // Тезисы докладов научно-практической конференции по методам промыслового прогнозирования. Мурманск: Изд. ПИНРО, 1983. С. 84.

Войков А. И. Климат земного шара, в особенности России. СПб.: Картограф. заведение А. Ильина, 1884. 640 с.

Войнов В. Б. Феномен аритмии в поведении, дыхании и ЭКГ гренландских и серых тюленей // Вестн. Южного науч. центра РАН. 2010. Т. 6, № 2. С. 60–69.

Войнов В. Б., Вербицкий Е. В. Параметры физиологической реактивности морских млекопитающих как важный компонент экологических исследований // Экологическая безопасность приморских регионов (порты, берегозащита, рекреация, марикультура): Матер. Междунар. конф., посвященной 150-летию Н. М. Книповича (Ростов-на-Дону, 5–8 июня 2012 г.). Ростов н/Д.: Изд. ЮНЦ РАН, 2012. С. 80–82.

Воскобойников Г. М., Макаров М. В., Рыжик И. В. Распределение, биомасса и видовой состав бурых водорослей Грэн-фьорда (Западный Шпицберген) // Комплексные исследования природы архипелага Шпицберген. Вып. 4. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2004. С. 237–240.

Галанцев В. П. О функциональном обеспечении некоторых поведенческих реакций полуводных и водных млекопитающих // Механизмы поведения: Матер. III Всесоюз. конф. по поведению животных. Т. 1. М.: Наука, 1983. С. 189–190.

Галанцев В. П. Экологическая обусловленность темпов онтогенетического развития морфофункциональной адаптации кровеносной системы ластиногих // Тезисы докладов IV съезда Всесоюзного териологического общ-ва (Москва, 27–31 января 1986 г.). Т. 2. М., 1986. С. 22–23.

Генцин Г. Непротиворечивость чистой теории чисел // Математическая теория логического вывода. М.: Наука, 1967. С. 77–90.

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

Герасимова Н. А., Кочанов М. А. Трофические взаимоотношения камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в Баренцевом море // Исследования промысловых беспозвоночных в Баренцевом море. Мурманск: Изд. ПИНРО, 1997. С. 35–38.

Гете Й. В. Учение о цвете. Теория познания. Пер. с нем. Изд. 3-е. М.: Либроком, 2011. 200 с.

Гидробиологические индикаторы циклических изменений климата Западной Арктики в XX–XXI веках / 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.

Гидрологические, гидрохимические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана в 1956 г. и причины изменений в распределении промысловых рыб / М. М. Камшилов, Н. В. Миронова, Е. Н. Черновская, Э. А. Зеликман, В. В. Герасимов, Е. Ф. Кондрацова, Ю. Ф. Поздняков, М. И. Роухийянен, Ю. А. Свиридов, Р. Я. Цеиб, А. Д. Чинарина // Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Восточного Мурмана. Мурманск: Кн. изд-во, 1961. С. 3–38.

Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. I. Баренцево море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия Л.: Гидрометеиздат, 1990. 280 с.

Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. Х. Берингово море. Вып. 2. Гидрохимические и океанологические основы формирования биологической продуктивности. СПб.: Гидрометеиздат, 2001. 235 с.

Гирс А. А. Многолетние колебания атмосферной циркуляции и долгопериодные метеорологические процессы. Л.: Гидрометеиздат, 1971. 480 с.

Глобальное загрязнение цезием-137 и стронцием-90 и дозы внешнего облучения на территории СССР / Л. И. Болтнева, Ю. А. Израэль, В. А. Ионов, И. М. Назаров // Атомная энергия. 1977. Т. 42, вып. 5. С. 355–360.

Гоби Хр. Я. Флора водорослей Белого моря и прилегающих к нему частей Северного Ледовитого океана // Тр. Санкт-Петербург. общ-ва естествоиспытателей. 1878. Т. IX. 85 с.

Голиков А. Н., Аверинцев В. Г. Биоценозы верхних отделов шельфа архипелага Земля Франца-Иосифа // Исследования фауны морей. 1977. Вып. 14(22). С. 5–54.

Голицын Г. С. И все-таки потепление неизбежно! // Знание — сила. 1987. № 7. С. 9–12.

Голубева Н. И., Матишов Г. Г., Бурцева Л. В. Результаты исследования загрязнения тяжелых металлов атмосферного воздуха в открытых районах Баренцева и Белого морей // Докл. РАН. 2002 Т. 387, № 4. С. 537–540.

Гренландский тюлень: современный статус вида и его роль в функционировании экосистем Белого и Баренцева морей. Мурманск: МИП-999, 2001. 220 с.

Григорьев В. А., Ковалева А. В., Корчунов А. А. Влияние солености воды на рост и развитие гибридных форм осетровых рыб // Осетровые рыбы и их будущее: Тез. докл. Междунар. конф. (7–19 июня 2011 г., Бердянск, Украины). Бердянск, 2011. С. 109–112.

Гринталь А. Р. Состав и распределение сообществ водорослей на литорали губ Ярнышной и Подпахты (Восточный Мурман) // Тр. Мурман. мор. биол. ин-та АН СССР. 1965. Т. 8(12). С. 23–40.

Громова О. А., Гоголева И. В. Селен — впечатляющие итоги и перспективы применения // Медицина неотложных состояний. Практические рекомендации. 2010. Т. 6(31). С. 124–128.

Гудимов А. В. Измерение скорости потребления кислорода мидиями в аквариальных условиях // Трофические взаимоотношения организмов бентоса и донных рыб Баренцева моря. Апатиты: Изд. КНЦ АН СССР, 1989. С. 96–103.

*Гудимов А. В. Действие буровых растворов лигносульфонатного типа на двигательную активность мидий (*Mytilus edulis* L.) // Экология, воспроизводство и охрана биоресурсов морей Северной Европы: Тез. докл. III Всесоюз. конф., Мурманск, 25–29 июня 1990 г. Апатиты: Изд. КНЦ АН СССР, 1990. С. 116–118.*

Гудимов А. В. Эколого-физиологическое биотестирование буровых жидкостей по их влиянию на донных беспозвоночных // Арктические моря: биоиндикация состояния среды, биотестирование и технология деструкции загрязнений. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1993. С. 36–44.

Гудимов А. В. Поведенческие реакции мидий в условиях колебаний факторов среды побережья Восточного Мурмана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2004. 20 с.

Гудимов А. В. Биоиндикация состояния окружающей среды по поведенческим реакциям мидий // Наукові записки. Сер. Біологія. 2005. № 4(27) С. 58–60.

Гудимов А. В. Новая технология биомониторинга на основе оперативной биоиндикации // Северные территории России: проблемы и перспективы развития (Архангельск, 23–26 июня 2008 г.): Матер. Всерос. конф. с междунар. участием. Архангельск, 2008. С. 365–368.

Гудимов А. В., Гайденок Н. Д. Ритмическая двигательная активность мидий и ее исследование методом спектрального анализа // Экология, биологическая продуктивность и проблемы марикультуры Баренцева моря: Тез. докл. II Всесоюз. конф. Мурманск, 1988. С. 93–94.

Гудимов А. В., Гудимова Е. Н. Биотестирование и непрерывный контроль качества вод по экофизиологическим реакциям гидробионтов // Современное состояние и перспективы исследований экосистем Баренцева, Карского морей и моря Лаптевых: Тез. докл. Междунар. конф. (Г. Мурманск, 10–15 октября 1995 г.). Мурманск: Русская Лапландия, 1995. С. 26–27.

Гудимов А. В., Гудимова Е. Н. Непрерывный биологический мониторинг приповерхностных вод в районах добычи и транспортировки нефти и газа // Методология и процедура оценки воздействия морской нефтегазовой индустрии на окружающую среду Арктики: Тез. докл. Междунар. конф., Мурманск, 19–21 марта 1996 г. Мурманск: Русская Лапландия, 1996. С. 21–23.

Гудимов А. В., Гудимова Е. Н., Павлова Л. В. Влияние камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* на макробентос Мурманского побережья, первая оценка на примере морских ежей рода *Strongylocentrotus* // Докл. РАН. 2003. Т. 393, № 2. С. 281–283.

Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В. Литораль Восточного Мурмана // Исследования морей СССР. 1929а. Вып. 10. С. 5–40.

Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В. Литораль Кольского залива. Часть II. Сравнительное описание литорали Кольского залива на всем его протяжении // Тр. Ленингр. общ-ва естествоиспытателей. 1929б. Т. 59, № 2. С. 47–71.

Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В. Литораль Западного Мурмана // Исследования морей СССР. 1930а. Вып. 2. С. 47–52.

Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В. Литораль Кольского залива. Часть III. Условия существования на литорали Кольского залива // Тр. Ленингр. общ-ва естествоиспытателей. 1930б. Т. 60, № 2. С. 17–107.

Даувальтер В. А. Загрязнение донных отложений бассейна реки Пасвик тяжелыми металлами // Геоэкология. 1997. № 6. С. 43–53.

Даувальтер В. А. Тяжелые металлы в донных отложениях озерно-речной системы оз. Инари — р. Пасвик // Водные ресурсы. 1998. Т. 25, № 4. С. 494–500.

Даутов С. Ш., Карпенко А. А. Некоторые особенности поведения двух видов гребешков Японского моря, связанные с местом их обитания // Поведение водных животных: Матер. 2-го Всесоюз. симп. (Борок, октябрь 1975 г.). Борок, 1975. С. 17–19.

Дашкевич Л. В., Бердников С. В. Применение модели трофодинамики Баренцева моря для оценки допустимых промысловых нагрузок на экосистему // Проблемы биологической океанографии XXI века: Матер. Междунар. науч. конф., посвященной 135-летию ИнБЮМ (Украина г. Севастополь, 19–21 сентября 2006 г.). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. С. 119.

Дашкевич Л. В., Бердников С. В., Голубев В. А. Применение модели трофодинамики Баренцева моря для анализа динамики промысловых популяций и оценки допустимых нагрузок на экосистему // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-Европейского бассейна. Вып. 2. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2007. С. 64–103.

Дворецкий А. Г. Предварительные результаты аквариальных наблюдений над молодью камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* // Материалы XXII конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института. Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2004. С. 24–32.

Дворецкий А. Г. Особенности биологии камчатского краба Восточного Мурмана // Биология и физиология камчатского краба в побережье Баренцева моря. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2008. С. 22–60.

Дворецкий А. Г. Вселение камчатского краба в Баренцево море и его воздействие на экосистему (обзор). 1. Выедание бентоса // Вопросы рыболовства. 2012. № 1(49). С. 18–34.

Дворецкий А. Г. Вселение камчатского краба в Баренцево море и его воздействие на экосистему (обзор). 2. Конкуренция с местными видами // Вопросы рыболовства. 2013. № 1(53). С. 16–25.

- Дворецкий А. Г., Дворецкий В. Г.* Аутогамия конечностей камчатского краба в прибрежье Баренцева моря // Докл. РАН. 2009. Т. 429. С. 701–704.
- Дворецкий А. Г., Дворецкий В. Г.* Динамика популяционных показателей камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в губе Дальнезеленецкая Баренцева моря в 2002–2008 гг. // Вопросы рыболовства. 2010а. Т. 11, № 1(41). С. 100–111.
- Дворецкий А. Г., Дворецкий В. Г.* Межвидовые взаимоотношения симбиотических амфипод на камчатском крабе в Баренцевом море // Докл. РАН. 2010б. Т. 433, № 5. С. 715–717.
- Дворецкий А. Г., Дворецкий В. Г.* Межвидовая конкуренция симбионтов и обрастателей камчатского краба в Баренцевом море // Докл. РАН. 2011. Т. 440, № 3. С. 283–285.
- Дворецкий А. Г., Дворецкий В. Г.* Сообщество обрастателей камчатского краба в губе Дальнезеленецкая (Восточный Мурман, Баренцево море): сравнительный анализ сезонных особенностей // Тр. КарНЦ РАН. 2013. Т. 13, № 2. С. 78–85.
- Дворецкий В. Г., Дворецкий А. Г.* Распределение зоопланктона Баренцева моря в августе 2006 г. // Океанология. 2010а. Т. 50, № 6. С. 964–972.
- Дворецкий В. Г., Дворецкий А. Г.* Распределение биомассы зоопланктона в Баренцевом море в 2007 г. // Изв. ТИНРО. 2010б. Т. 161. С. 162–171.
- Дворецкий В. Г., Дворецкий А. Г.* Биология и роль *Oithona similis* в зоопланктоне морей Арктики. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2011. 349 с.
- 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.
- Денисов В. В., Ильин Г. В.* Районирование акваторий как инструмент оптимизации природопользования на Арктическом шельфе // Проблемы Арктики и Антарктики. 2008. № 2(79). С. 134–144.
- Державин А. И.* Воспроизводство запасов осетровых рыб. Баку: Изд-во АН АзССР, 1947. 248 с.
- Джус В. Е.* Распределение и запасы промысловых бурых водорослей Мурманского побережья Баренцева моря. Апатиты: Изд. КФ АН СССР, 1984. 89 с.
- Дзердзеевский Б. Л., Курганская В. М., Витвицкая З. М.* Типизация циркуляционных механизмов в Северном полушарии и характеристика синоптических сезонов // Тр. науч. исслед. учрежд. Гл. упр. гидрометеорол. службы при Совете Министров СССР. Сер. 2. Синоптическая метеорология. Вып. 21. М.; Л.: Гидрометеоиздат, 1946. 80 с.
- Динамика функционального состояния молоди гибрида русского и ленского осетров при моделировании условий выращивания в установке замкнутого водоснабжения / Е. Н. Пономарева, Г. Ф. Металлов, В. А. Григорьев, А. В. Ковалева, С. В. Пономарев, О. А. Левина // Изв. вузов Сев.-Кав. региона. 2012. № 5. С. 72–77.*
- Добровольский А. Д., Залогин Б. С.* Моря СССР. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982. 192 с.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2008 году.* Мурманск: Кн. изд-во, 2009. 152 с.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2010 г.* Мурманск: Изд. Комитета промышленного развития экологии и природопользования Мурманской области, 2011. 160 с.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2011 г.* Мурманск: Изд. Комитета промышленного развития экологии и природопользования Мурманской области, 2012. 160 с.
- Доклад по охране окружающей среды и рациональному использованию природных ресурсов Мурманской области в 2004 г.* Апатиты: Изд. Комитета промышленного развития экологии и природопользования Мурманской области, 2005. 99 с.
- Донная фауна Мотовского залива / Е. А. Фролова, Н. А. Анисимова, А. А. Фролов, О. С. Любина, Е. А. Гарбуль, А. В. Гудимов // Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белого морей (информатика, экология, биогеография). Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2003. С. 218–240.*

Донные сообщества и биоценозы губы Ярнышной Баренцева моря и их сезонная динамика / А. Н. Голиков, Н. А. Анисимова, А. А. Голиков и др. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1993. 57 с.

Дружков Н. В. Сезонные циклические явления в прибрежной пелагической экосистеме Центрального Мурмана (Баренцево море): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1997. 22 с.

Дружков Н. В., Макаревич П. Р. Пространственно-временная организация фитопланктона в открытых шельфовых водах Западной Арктики // Экосистемы пелагиали морей Западной Арктики. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1996. С. 37–72.

Ежегодник качества поверхностных вод Российской Федерации за 1996 г. СПб.: Гидрометеоздат, 1997. 737 с.

Елецкая М. В., Штрик В. А. Питание молоди камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в прибрежной зоне Баренцева моря // Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами: Матер. Междунар. конф. (26–29 сентября 2006 г.). Мурманск: Север, 2006. С. 29–32.

Есинов В. К. О рыбах, собранных экспедицией на ледокольном пароходе «Садко» в 1935 г. // Зоол. журн. 1939. Т. 18, вып. 5. С. 877–887.

Живоглядова Л. А. Паразиты и эпibiонты равношипного краба *Lithodes aequispinus*, Benedict Курильских островов // Тезисы докладов IX съезда Гидробиологического общества при РАН (г. Тольятти, Россия, 18–22 сентября 2006 г.). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. С. 158.

Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты: Изд. КФ АН СССР, 1985. 220 с.

Жирков И. А. Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2010. 453 с.

Житний Б. Г. Биологические ресурсы Белого моря. Теоретические и прикладные основы их восстановления и рационального использования: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2005. 48 с.

Жичкин А. П. Атлас российского промысла трески в Баренцевом море (1977–2006 гг.). Мурманск: Радица, 2009. 212 с.

Жичкин А. П. География рыболовства как индикатор изменчивости состояния большой морской экосистемы Баренцева моря (на примере промысла трески): Дис. ... канд. геогр. наук. Мурманск, 2008. 254 с.

Жичкин А. П. Климатические колебания ледовых условий в разных районах Баренцева моря // Метеорология и гидрология. 2012. № 9. С. 69–79.

Журавель В. И., Мансуров М. Н., Маричев А. В. Риск возникновения и организация ликвидации разлива нефти при танкерных перевозках в Баренцевом море // Труды 7-й Международной конференции по освоению ресурсов нефти и газа российской Арктики и континентального шельфа СНГ «RAO/CIS OFFSHORE 2005», г. Санкт-Петербург, 13–15 сентября 2005 г. СПб., 2005. С. 449–454.

Завалко С. Е., Шошина Е. В. Многоуровневая морфофизиологическая оценка состояния фукусовых водорослей в условиях антропогенного загрязнения (Кольский залив, Баренцево море) // Вестн. МГТУ. 2008. Т. 11, № 3. С. 423–431.

Закономерности экосистемных процессов в Азовском море. М.: Наука, 2006. 304 с.

Закора Л. П. К вопросу о ритмике питания осетровых рыб в Волгоградском водохранилище // Осетровые СССР и их воспроизводство. М.: Пищевая пром-сть, 1971. С. 146–153 (Тр. ЦНИОРХ. Т. 3).

Закс И. Г. Биология и промысел крабов (*Paralithodes*) в Приморье // Вестн. Дальневосточного филиала АН СССР. 1936. Т. 18. С. 49–79.

Залогин Б. С., Косарев А. Н. Моря. М.: Мысль, 1999. 400 с.

Зацепин В. И. Сообщества фауны донных беспозвоночных Мурманского побережья Баренцева моря и их связь с сообществами Северной Атлантики // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва АН СССР. 1962. Т. 12. С. 245–344.

- Зеленков В. М.* Ранний гаметогенез и половая дифференцировка у беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* // Вопросы ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 6. С. 957–962.
- Зеликман Э. А.* Сообщества арктической пелагиали // Океанология. Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977. С. 43–55.
- Зензеров В. С., Типисова Е. В.* Первые данные об уровнях тиреоидных гормонов (тироксин, трийодтиронин) и тиреотропного гормона гипофиза в гемолимфе камчатского краба Баренцева моря // Докл. РАН. 2009. Т. 428, № 6. С. 835–837.
- Зенкевич Л. А.* Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых (для рыб) беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки // Бюл. МОИП. 1940. Т. 49(1). С. 19–32.
- Зенкевич Л. А.* Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 739 с.
- Зенкевич Л. А.* Избранные труды. Т. 1. Биология северных и южных морей СССР. М.: Наука, 1977. 340 с.
- Зинова А. Д.* Определитель бурых водорослей северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 224 с.
- Зинова А. Д.* Определитель красных водорослей северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 220 с.
- Зинова А. Д.* Состав и фитогеографическое деление арктической водорослевой флоры // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974. С. 12–13.
- Зинова Е. С.* Водоросли Мурмана. Введение. Зеленые и красные водоросли // Тр. Санкт-Петербург. общ-ва естествоиспытателей. 1912. Т. 23, вып. 23, ч. 1. С. 170–343.
- Зинова Е. С.* Водоросли Мурмана. Часть II. Бурые водоросли // Тр. Санкт-Петербург. общ-ва естествоиспытателей. 1914. Т. 44–45, вып. 3, № 4. С. 212–326.
- Зинова Е. С.* Водоросли Новой Земли // Исследования морей СССР. 1929. Вып. 10. С. 41–128.
- Злобин В. С.* Моделирование гидрохимических процессов и циклического воспроизводства первичного органического вещества в европейском бассейне Северного Ледовитого океана // Океанология. 1971. Т. 11, вып. 6. С. 1033–1040.
- Золотарев П. Н.* Молодь камчатского краба в Воронке Белого моря // Вопросы рыболовства. 2010. Т. 11, № 1(41). С. 60–64.
- Золотов А. О.* Камбалы западной части Берингова моря: динамика численности и особенности биологии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2010. 20 с.
- Зонтова Н. К.* Некоторые материалы о бокоплавах (Amphipoda) и десятиногих раках (Decapoda) прибрежной зоны Восточного Мурмана // Тр. Мурман. биол. ст. АН СССР. 1958. Т. 4. С. 130–140.
- Зубакин Г. К.* Крупномасштабная изменчивость состояния ледяного покрова Северо-Европейского бассейна. Л.: Гидрометеиздат, 1987. 160 с.
- Зув А. Н., Ильин Г. В.* Оценка вероятности загрязнения акватории и побережья юго-восточной части Баренцева моря при разливе нефти в районе Приразломного месторождения // Экосистемы, биоресурсы и антропогенное загрязнение Печорского моря. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1996. С. 136–145.
- Иванов В. П.* Паразитофауна осетровых рыб при естественном и искусственном воспроизводстве в измененной Волге: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Волгоград, 1968. 20 с.
- Иванов Г. И., Грамберг И. С., Крюков В. Д.* Уровни концентраций загрязняющих веществ в придонной морской среде Западно-Арктического шельфа // Докл. АН РАН. 1997. Т. 355. № 3. С. 365–368.
- Иванов Г. И., Грамберг И. С., Пономаренко Т. В.* Уровни концентраций загрязняющих веществ в придонной морской среде Печорского моря // Докл. РАН. 1999. Т. 365, № 5. С. 689–693.
- Изменения у макрофитов Баренцева моря под влиянием нефтепродуктов / Г. М. Воскобойников, М. В. Макаров, И. В. Рыжик, О. В. Степаньян // Материалы Международ-*

ной конференции «Нефть и газ Арктического шельфа», Мурманск, 17–19 ноября 2004 г. Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2004. С. 67–73.

Изменения климата Арктики и Антарктики — результат естественных причин / И. Е. Фролов, З. М. Гудкович, В. П. Карклин, В. М. Смоляницкий // Проблемы Арктики и Антарктики. 2010а. № 2(85). С. 52–61.

Изменения климата в морской Арктике в начале XXI века / Г. В. Алексеев, Н. Е. Иванов, А. В. Пнюшков, А. А. Балакин // Проблемы Арктики и Антарктики. 2010б. № 3(86). С. 22–34.

Изменчивость природных условий в шельфовой зоне Баренцева и Карского морей / Под ред. А. И. Данилова, Е. У. Миронова, В. А. Спичкина. СПб.: Изд. ААНИИ, 2004. 432 с.

Ильин А. В. Рельеф дна Камчатского залива // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1961. Т. 50. С. 21–28.

Ильин Б. С. Акклиматизация рыб в морях в связи с гидростроительством // Труды совещания по проблемам акклиматизации рыб и кормовых беспозвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 27–31.

Ильин Г. В. Распространение загрязняющих веществ в шельфовых морях российской Арктики // Геология и геоэкология континентальных окраин Евразии. М.: ГЕОС, 2009. Вып. 1. С. 124–163.

Ильин Г. В., Шавыкин А. А. Освоение северных маршрутов транспортировки нефтегазового сырья и связанные с этим экологические проблемы // Учен. зап. Мурман. гос. пед. ун-та. Географ. науки. 2007. Вып. 2. С. 72–91.

Ильин Г. В., Налбандов Ю. Р., Савинова Т. В. Гидрологическая характеристика водных масс прибрежной зоны Восточного Мурмана // Закономерности биопродукционных процессов в Баренцевом море. Апатиты: Изд. КФ АН СССР, 1978. С. 3–27.

Ильичев В. Г. Технологии построения имитационных моделей экологических систем. Механизмы адаптации // Математическое моделирование. 1992. Т. 4, № 3. С. 11–19.

Ильичев В. Г. Вычислительные эксперименты в поиске причин возникновения дисбаланса азота и фосфора в Азовском море // Математическое моделирование. 2006. Т. 18, № 2. С. 89–100.

Ильичев В. Г. Устойчивость, адаптация и управление в экологических системах. М.: Физматлит, 2009. 192 с.

Ильичев В. Г. Эволюционная устойчивость биологических сообществ // Журн. общей биологии. 2010. Т. 71, № 1. С. 63–74.

Ильичев В. Г., Сурков Ф. А. Возможные преобразования в экологической системе Азовского моря при сужении гирла Таганрогского залива. Нижние трофические уровни // Гидробиол. журн. 1987. Т. 23, № 2. С. 16–22.

Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2001. 291 с.

Интегрированное управление ресурсами и безопасностью в бассейне Азовского моря / Под ред. Б. В. Буркинського, В. Н. Степанова, С. В. Бердникова. Одесса: Изд. ИПРЭУ НАН Украины, 2010. 672 с.

Информационные технологии в задаче ведения кадастра особо охраняемых природных территорий / О. Е. Архипова, П. А. Бирюков, Ю. М. Сладкова, Н. С. Лисунова // Геоинформатика. 2009. № 4. С. 48–51.

Источники, эффекты и опасность ионизирующей радиации. М.: Мир, 1992. 552 с.

Казарникова А. В., Шестаковская Е. В. Методы поддержания здоровья осетровых рыб при заводском получении и товарном выращивании в современных условиях // Проблемы патологии, иммунологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов. М.: Изд. Межведом. ихтиол. комиссии, 2004. С. 1–9.

Казарникова А. В., Шестаковская Е. В. Сравнительный анализ фауны паразитов осетровых рыб Азовского и Каспийского бассейнов // Экосистемные исследования среды и биоты Азовского бассейна и Керченского пролива. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2006. С. 252–263.

- Календарь* промысла сайки в Баренцевом море в 1972–2002 гг. / Сост. Т. А. Ахтарина, В. В. Гузенко. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2004. 138 с.
- Калякин В. Н. Редкие виды животных на крайнем северо-западе Сибири // Редкие наземные позвоночные Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. С. 97–107.
- Калякин В. Н. Фауна птиц и млекопитающих Новоземельского региона и оценка ее состояния // Труды Морской арктической комплексной экспедиции. Вып. 3. Новая Земля. Т. 2. М.: РосНИИКПН, 1993. С. 23–90.
- Камчатский краб в Баренцевом море / Отв. ред. Б. И. Беренбойм. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2003. 383 с.
- Канаев В. Ф. Рельеф дна Кроноцкого залива // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1959. Т. 36. С. 5–20.
- Карамушко Л. И. Биоэнергетика рыб северных морей. М.: Наука, 2007. 253 с.
- Карамушко Л. И., Христиансен Й. Ш. Биоэнергетика арктического вида — сайки *Boreogadus saida* (Lepeschin, 1974) // Тезисы докладов IV Международной научной конференции, посвященной памяти проф. Г. Г. Винберга «Современные проблемы гидроэкологии», 11–15 октября 2010 г., Россия. СПб., 2010. С. 79.
- Карамушко О. В. Видовой состав и структура ихтиофауны Баренцева моря // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48, № 3. С. 291–308.
- Кардиореспираторная функция и электрическая активность мозга кольчатой нерпы при переходе от бодрствования ко сну / Г. Г. Матишов, В. Б. Войнов, Е. В. Вербицкий, А. Л. Михайлюк // Докл. РАН. 2012. Т. 442, № 3. С. 413–418.
- Карневич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая пром-сть, 1975. 432 с.
- Карневич А. Ф., Горелов В. К. Некоторые теоретические аспекты и результаты акклиматизации гидробионтов // Результаты работ по акклиматизации водных организмов. СПб., 1995. С. 5–15.
- Карпович В. И., Коханов В. Д., Татаринкова И. П. Серый тюлень на Мурмане // Тр. ПИНРО. 1967. Вып. XXI. С. 28–32.
- Карпович В. Н., Коханов В. Д. Фауна птиц острова Вайгач и северо-востока Югорского полуострова // Тр. Кандалакшского заповедника. 1967. Вып. 5. С. 268–338.
- Карсаков А. Л. Океанографические исследования на разрезе «Кольский меридиан» в Баренцевом море за период 1900–2008 гг. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2009. 139 с.
- Карсаков А. Л., Пинчуков М. А. Расселение и условия обитания камчатского краба в российских водах Баренцева моря // Вопросы промысловой океанологии. 2009. Вып. 6, № 1. С. 150–163.
- Катцов В. М., Порфирьев Б. Н. Изменения климата и их воздействие на окружающую среду и экономику Арктики // Арктика: зона мира и сотрудничества / Отв. ред. А. В. Загорский. М.: ИМЭМО РАН, 2011. С. 7–26.
- Качество морских вод по гидрохимическим показателям. Ежегодник 2002 г. СПб.: Гидрометеоздат, 2005. 126 с.
- Качество поверхностных вод Российской Федерации. СПб.: Гидрометеоздат, 2004. 427 с.
- Кашкин Н. И. Материалы к экологии *Phaeocystis pouchetii* (Harriot) Lagerheim, 1893 (Chrysothyceae). II. Ареал и уточнение биогеографической характеристики // Океанология. 1963. Т. 3, вып. 4. С. 697–705.
- Киреева М. С., Щанова Т. Ф. Темпы роста, возраст и спороношение *Laminaria saccharina* и *L. digitata* Кольского залива // Тр. ВНИРО. 1938. Т. 7. С. 24–49.
- Климат морей Западной Арктики в начале XXI века / Г. Г. Матишов, С. Л. Дженюк, А. П. Жичкин, Д. В. Моисеев // Изв. РАН. Сер. геогр. 2011. № 3. С. 17–32.
- 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.

Клитин А. К. Камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus*) у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала. М.: Изд-во ФГУП «Нацрыбресурсы», 2003. 253 с.

Клумов С. К. Сайка *Boreogadus saida* (Lepesch.) и ее значение для некоторых жизненных процессов Арктики // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1937. № 1. С. 175–195.

Ковалева А. В. Эффективность использования цианокобаламина для повышения резистентности объектов аквакультуры на разных этапах онтогенеза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 2006. 24 с.

Козак Н. В. Базовые характеристики электрокардиограммы перелинявших шенков гренландского тюленя // Современное состояние и перспективы исследований экосистем Баренцева, Карского морей и моря Лаптевых: Тез. докл. Междунар. конф., Мурманск, 10–15 октября 1995 г. Мурманск: Русская Лапландия, 1995. С. 43–44.

Кольский залив: океанография, биология, экосистемы, поллютанты / Отв. ред. Г. Г. Матишов. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1997. 256 с.

Кольский залив: освоение и рациональное природопользование / Под ред. Г. Г. Матишова. М.: Наука, 2009. 381 с.

Комплексные исследования больших морских экосистем России / Под ред. Г. Г. Матишова. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2011. 516 с.

Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-Европейского бассейна. Вып. 1. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2004. 557 с.

Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-Европейского бассейна. Вып. 2. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2007. 633 с.

Комплексный экологический мониторинг в губе Дальнезеленцкая (Баренцево море): зимне-весенний период 1987–1988 г. / С. И. Бардан, Н. В. Дружков, Ю. А. Бобров, В. А. Байтаз: Препр. Апатиты: Изд. КНЦ АН СССР, 1989. 42 с.

Комплексный экологический мониторинг в губе Дальнезеленцкая (Баренцево море): летне-осенний период 1989 г. Структурные характеристики / С. И. Бардан, Н. В. Дружков, В. А. Байтаз, С. А. Челейкин, А. В. Крымский: Препр. Апатиты: Изд. КНЦ АН СССР, 1990. 37 с.

Кононова Н. К. Классификация циркуляционных механизмов Северного полушария по Б. Л. Дзердзевскому. М.: Воентехиздат, 2009. 372 с.

Кононова Н. К. Сезонные особенности колебаний циркуляции атмосферы и температуры воздуха на европейской территории России в XXI веке // Региональные эффекты глобальных изменений климата (причины, последствия, прогнозы): Матер. Междунар. науч. конф. (г. Воронеж, 26–27 июня 2012 г.). Воронеж: Научная книга, 2012. С. 58–62.

Кононский А. И. Гистохимия. Киев: Вища школа, 1976. 278 с.

Концепция развития Северного морского пути [Электронный ресурс]. 2006. Режим доступа: www.rosmorport.ru.

Коренников С. П., Гемп К. П. О видовом составе сублиторальных водорослей в районе полуострова Канин // Ботан. журн. 1976. Т. 64, № 4. С. 155–159.

Коренников С. П., Шошина Е. В. Состав и распределение водорослей в юго-восточной части Баренцева моря от мыса Микулкин до мыса Русский Заворот // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 56. С. 855–859.

Крапивин В. Ф., Потапов И. И. Методы экоинформатики. М.: Изд-во ВИНТИ РАН, 2002. 496 с.

Краснов Ю. В. Позднелетние наблюдения 2002 г. за птицами прибрежных районов западного побережья о. Вайгач // Орнитология. 2004. Вып. 31. С. 228–231.

Краснов Ю. В. Летние орнитологические наблюдения 2007 г. на западном побережье о. Вайгач // Наземные и морские экосистемы. М.; СПб.: Паулсен, 2011. С. 336–343.

Краюшкина Л. С. Развитие эвригалинности на ранних этапах онтогенеза у осетра различных видов и экологических форм // Осетровые СССР и их воспроизводство. М.: Пищевая пром-сть, 1967. С. 181–195 (Тр. ЦНИОРХ. Т. 1).

- Криксунов Е. А.* Теория пополнения и интерпретация динамика популяций рыб // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35, № 3. С. 302–321.
- Крушинская Н. Л., Лисицына Т. Ю.* Поведение морских млекопитающих. М.: Наука, 1983. 336 с.
- Кудло Б. П.* Многолетние изменения температуры воды у побережья Мурмана // Тр. ПИНРО. 1970. Вып. 16, ч. I. С. 39–53.
- Кузнецов А. П.* Фауна донных беспозвоночных прикамчатских вод Тихого океана и северных Курильских островов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 272 с.
- Кузнецов В. В.* Скорость роста красной водоросли *Rhodymenia palmata* на литорали Восточного Мурмана // Докл. АН СССР. 1953. Т. 61, № 3. С. 663–666.
- Кузнецов В. В.* Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. М.: Наука, 1964. 244 с.
- Кузнецов Л. Л., Шошина Е. В.* Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики). Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2003. 308 с.
- Кузьмин С. А.* Питание камчатского краба в Баренцевом море // Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2002а. С. 120–126.
- Кузьмин С. А.* Распределение камчатского краба в Баренцевом море // Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2002б. С. 52–69.
- Кузьмин С. А.* Биология камчатского краба в новом ареале обитания // Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2002в. С. 70–118.
- Кузьмин С. А.* Хищники и конкуренты камчатского краба // Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2002г. С. 136–138.
- Кузьмин С. А.* Автогамия конечностей крабов и их регенерация // Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2002д. С. 138–142.
- Кузьмин С. А.* Паразиты и комменсалы камчатского краба // Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2002е. С. 142–156.
- Кузьмин С. А.* Проблемы рационального использования камчатского краба в Баренцевом море // Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2002ж. С. 157–208.
- 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.
- Куликов В. Н.* Морские перевозки нефтеналивных грузов в Арктике: проблемы и решения. М.: Экономика, 2001. 251 с.
- Кулыгин В. В.* Моделирование сценариев развития эколого-экономических систем (на примере Нижнего Дона) // Интегрированное управление ресурсами и безопасностью в бассейне Азовского моря. Одесса: Изд. ИПРЭЭ НАН Украины, 2010. С. 96–111.
- Кулыгин В. В., Сорокина В. В.* Структура программного комплекса оценки сценариев развития эколого-экономических систем // ИнтерКарто/ИнтерГИС-16. Устойчивое развитие территорий: теория ГИС и практический опыт: Матер. Междунар. науч. конф. (Ростов-на-Дону, Россия; Зальцбург, Австрия, 3–4 июля 2010 г.). Ростов н/Д.: Изд. ЮНЦ РАН, 2010. С. 537–543.

Купинский С. В., Баранов С. А., Резников В. Ф. Радужная форель — предварительные параметры стандартной модели массонакопления // Индустриальное рыбководство в замкнутых системах. М.: Изд. ВНИИПРХ, 1985. Вып. 46. С. 109–115.

Лабораторный практикум по болезням рыб / Под ред. В. А. Мусселиус. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1983. 296 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.

Ланкин В. З., Тихазе А. К., Беленкова Ю. Н. Свободнорадикальные процессы в норме и при патологических состояниях. М.: РК НПК МЗ РФ, 2001. 78 с.

Ларионов В. В., Макаревич П. Р. Общие закономерности развития пелагических экосистем эстуарных зон и прилежащих областей северо-восточной части Карского моря // Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белого морей (информатика, экология, биогеография). Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2003. С. 50–67.

Левин В. С. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*. Биология, промысел, воспроизводство. СПб.: Ижица, 2001. 198 с.

Лепехин И. И. Дневные записки путешествия доктора и Академии Наук адъюнкта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства, 1768 и 1769 году. СПб.: Изд-во Имп. Акад. наук, 1771. 537 с.

Лили Р. Патогистологическая техника и практическая гистохимия. М.: Мир, 1969. 645 с.

Лоция Баренцева моря. Часть 2. (№ 1112) От реки Ворьема до пролива Карские Ворота. Л.: ГУНиО МО, 1983. 283 с.

Лукьяненко В. И., Касимов Р. Ю., Кокоза А. А. Возрастно-весовой стандарт заводской молоди каспийских осетровых. Экспериментальное обоснование. Волгоград: Изд. Ин-та биологии внутренних вод, 1984. 229 с.

Лысенко В. Н., Селин Н. И., Федотов П. А. Аутономия и регенерация конечностей у самцов синего краба *Paralithodes platypus* из Берингова и Охотского морей // Биология моря. 2000. Т. 26, № 5. С. 346–348.

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

Макаревич П. Р. Планктонные альгоценозы эстуарных экосистем. Баренцево, Карское и Азовское моря. М.: Наука, 2007. 224 с.

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

Макаров В. Н., Шошина Е. В. Рациональное использование водорослей-макрофитов побережья Кольского полуострова (современное состояние и перспективы исследования): Препр. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1993. 52 с.

Макаров В. Н., Макаров М. В., Шошина Е. В. Размерно-возрастная структура поселений ламинариевых в условиях Арктики (Земля Франца-Иосифа) и Субарктики (Мурманское побережье, Баренцево море) // Тезисы докладов Международной альгологической конференции (Ботанический институт). СПб., 1996. С. 15.

Макаров В. Н., Макаров М. В., Шошина Е. В. Современное состояние зарослей ламинарии сахаристой Баренцева моря, методы прогнозирования запасов и паспортизация ее коммерческой ценности: Препр. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1997. 44 с.

Макаров М. В., Рыжик И. В., Воскобойников Г. М. Восстановление зарослей фукусовых водорослей на литорали Баренцева моря // Морские промысловые беспозвоночные и водоросли: биология и промысел. К 70-летию со дня рождения Бориса Георгиевича Иванова. М.: Изд-во ВНИРО. 2007. С. 376–380. (Тр. ВНИРО. Т. 147).

Макеева А. П. Эмбриология рыб. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1992. 216 с.

Максимович Н. В., Погребов В. Б. Анализ количественных гидробиологических материалов: Учеб. пособие. Л.: Изд. Ленингр. ун-та, 1986. 97 с.

Малавенда С. С., Малавенда С. В. Черты деградации в фитоценозах южного и среднего колен Кольского залива Баренцева моря // Вестн. МГТУ. 2012. Т. 15, № 4. С. 794–802.

Малавенда С. В., Воскобойников Г. М., Матишов Г. Г. Роль интенсивности движения воды и солености в формировании структуры популяции *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyta) Баренцева моря // Докл. РАН. Сер. общая биол. 2007. Т. 413, № 3. С. 424–426.

Малкин Е. М. Репродуктивная и численная изменчивость промысловых популяций рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 1999. 146 с.

Манушин И. Е. Характеристика потребления пищи камчатским крабом в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 2-е, перераб. и доп. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2003. С. 189–202.

Матвеева Т. А. Сезонные изменения литорального населения на каменистой фации в губе Дальнезеленецкой // Тр. Мурман. биол. ст. АН СССР. 1948. Т. 1. С. 123–145.

Матишов Г. Г. Геоморфология дна в экосистемах моря // Жизнь и условия ее существования в бентали Баренцева моря. Апатиты: Изд. КФ АН СССР, 1986. С. 5–26.

Матишов Г. Г. Большие морские экосистемы России в условиях климатических и антропогенных изменений // Большие морские экосистемы России в эпоху глобальных изменений (климат, ресурсы, управление): Матер. Междунар. науч. конф. Ростов н/Д.: Изд. ЮНЦ РАН, 2007. С. 14–44.

Матишов Г. Г. Вклад Мурманского морского биологического института в экосистемные исследования и рациональное природопользование // Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки: Тез. докл. Междунар. науч. конф. (г. Мурманск, 10–12 марта 2010 г.). Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2010. С. 5–17.

Матишов Г. Г., Дробышева С. С. Общие закономерности структуры и развития морских экосистем европейской Арктики // Эволюция экосистем и биогеография морей европейской Арктики. СПб.: Наука, 1994. С. 9–30.

Матишов Г. Г., Дженюк С. Л. Научные изыскания в Арктике // Вестн. РАН. 2007. № 1. С. 11–21.

Матишов Г. Г., Дженюк С. Л. Арктические вызовы и проблемы полярной науки // Вестн. РАН. 2012. Т. 82, № 10. С. 921–929.

Матишов Г. Г., Жичкин А. П. Опыт создания базы данных по географии рыболовства как интегрального показателя пространственно-временной изменчивости состояния больших морских экосистем // Вестн. Южного науч. центра РАН. 2008. Т. 4, № 4. С. 31–37.

Матишов Г. Г., Жичкин А. П. Влияние климатических флуктуаций на промысловую икhtiофауну экосистемы Баренцева моря // Вестн. Южного науч. центра РАН. 2013. Т. 9, № 1. С. 61–70.

Матишов Г. Г., Ильичев В. Г. О конкуренции фитоценозов в водохранилищах // Докл. РАН. 2012. Т. 443, № 4. С. 504–506.

Матишов Г. Г., Павлова Л. Г. Общая экология и палеогеография полярных океанов. Л.: Наука, 1990. 224 с.

Матишов Г. Г., Балыкин П. А., Пономарева Е. Н. Рыболовство и аквакультура России // Вестн. РАН. 2012. Т. 82, № 1. С. 35.

Матишов Г. Г., Гаргопа Ю. М., Чикин А. Л. Моделирование ледостава в Азовском море с учетом климатического тренда в начале XXI века // Докл. РАН. 2012. Т. 445, № 5. С. 590–593.

Матишов Г. Г., Голубев В. А., Жичкин А. П. Температурные аномалии вод Баренцева моря в летний период 2001–2005 годов // Докл. РАН. 2007. Т. 412, № 1. С. 112–114.

Матишов Г. Г., Гудимов А. В., Денисов В. В. Многоуровневая биоиндикация в системе современной технологии мониторинга: на примере зообентоса эстуарной зоны Кольского залива // Докл. РАН. 2008. Т. 418, № 1. С. 134–137.

Матишов Г. Г., Денисов В. В., Дженюк С. Л. Интегрированное управление природопользованием в шельфовых морях // Изв. РАН. Сер. географ. 2007. № 3. С. 27–40.

Матишов Г. Г., Денисов В. В., Жичкин А. П. География промысла трески как индикатор экосистемы Баренцева моря // Изв. РАН. Сер. геогр. 2010. № 1. С. 112–119.

Матишов Г. Г., Макаревич П. Р., Ильин Г. В. Структура и современное функционирование баренцевоморской экосистемы // Комплексные исследования больших морских экосистем России. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2011. С. 91–116.

Матишов Г. Г., Матишов Д. Г., Бердников С. В. Состояние воспроизводства рыбы и пути возрождения биоресурсов Азовского моря // Вестн. Южного науч. центра РАН. 2005. Т. 1, № 4. С. 30–37.

Матишов Г. Г., Никитин Б. А., Соцнев О. Я. Экологическая безопасность и мониторинг при освоении месторождений углеводородов на Арктическом шельфе. М.: Газоил-пресс, 2001. 232 с.

Матишов Г. Г., Яицкая Н. А., Бердников С. В. Особенности внутривекового режима солености Каспийского моря // Докл. РАН. 2012. Т. 444, № 5. С. 549–553.

Матишов Д. Г., Матишов Г. Г. Радиационная экологическая океанология. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2001. 418 с.

Матюшкин В. Б. Ранняя молодь камчатского краба в районах Западного Мурмана // Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 2-е, перераб. и доп. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2003. С. 140–152.

Матюшкин В. Б. Репродуктивные параметры самок камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*, Tilesius) губы Ура Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 2005. Т. 144. С. 212–221.

Мацковский В. В., Кононова Н. К. Исследование флуктуаций циркуляции атмосферы Северного полушария методом цифрового картирования // Изв. РАН. Сер. геогр. 2011. № 6. С. 100–114.

Медников Б. М. Термолабильность развития пойкилотермных организмов и ее молекулярный механизм // Успехи соврем. биол. 1973. Т. 76, вып. 2(5). С. 279–295.

Меерсон Ф. З. Адаптация сердца к большой нагрузке и сердечная недостаточность. М.: Наука, 1975. 263 с.

Методология и опыт разработки климатических атласов / Г. Г. Матишов, Д. Г. Матишов, Ю. М. Гаргопа, Л. В. Дашкевич, С. В. Бердников, В. В. Кульгин, О. Е. Архипова // Моделирование гидрологических процессов в Азовском море. Ростов н/Д.: Изд. ЮНЦ РАН, 2009. С. 21–48 (Тр. Южного науч. центра РАН. Т. 4).

Милославская Н. М. Температурный фактор в распределении двусторчатых моллюсков Восточного Мурмана // Тр. Мурман. биол. ст. АН СССР. 1958. Т. 4. С. 140–151.

Мильштейн В. В. Осетроводство. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1982. 154 с.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

Миронов Е. У. Ледовые условия в Гренландском и Баренцевом морях и их долгосрочный прогноз. СПб: ГНЦ РФ ААНИИ, 2004. 320 с.

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

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

Михайлюк А. Л. Техногенное шумовое загрязнение Баренцева моря и его влияние на биологию кольчатой нерпы: Дис. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2012. 194 с.

Моисеев Н. Н. Математические задачи системного анализа. М.: Наука, 1981. 488 с.

Моисеев С. И. Некоторые особенности биологии камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря // Тезисы докладов VII Всероссийской конференции по промысловым беспозвоночным (памяти Б. Г. Иванова), Мурманск, 9–13 октября 2006 г. М.: Изд-во ВНИРО, 2006. С. 101–104.

Моисеев С. И. Промыслово-биологические исследования камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в январе–марте 2002 г. в прибрежной зоне Варангер-фьорда (Баренцево море) // Тр. ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 151–177.

Морозов В. В. Материалы к познанию фауны птиц острова Вайгач // Орнитология. 2001. Вып. 29. С. 29–44.

Морфологические и физиолого-биохимические особенности радужной форели, выращиваемой на кормах с добавками селена и токоферола (препарата «эсвекс») / Ю. И. Есавкин, Г. Т. Панченков, В. П. Панов, Н. П. Базутко // Тепловодная аквакультура и биологическая продуктивность водоемов аридного климата (международный симпозиум). Астрахань: Изд. АГТУ, 2007. С. 458–460.

Мохова О. Н. Сравнительный анализ фукоидов естественных зарослей и зарослей, восстановившихся после экспериментального кошения // Материалы отчетной сессии СевПИПРО по итогам НИР 2002–2003 гг. Архангельск, 2005. С. 356–365.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 180 с.

Мясников Г. Г. Кормление карпа: Курс лекций. Горки: Изд. УО БГСХА, 2007. 76 с.

На арктическом форуме в Архангельске обсудили перспективы развития Северного морского пути [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.belomortrana.ru/news/104/> (23.09.2011).

Науменко Н. И. Динамика численности сельди западной части Берингова моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Петропавловск-Камчатский: Изд. КамчатНИРО. 2010. Вып. 16. С. 140–145.

Научные исследования в Арктике. Т. 2. Климатические изменения ледяного покрова морей Евразийского шельфа / И. Е. Фролов, З. М. Гудкович, В. П. Карклин, Е. Г. Ковалев, В. М. Смоляницкий. СПб.: Наука, 2007. 136 с.

Некоторые аспекты биологии основных промысловых видов рыб в 1993–1998 гг. / О. В. Карамушко, Е. Г. Берестовский, Л. И. Карамушко, О. Ю. Юначева // Экология промысловых видов рыб Баренцева моря. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2001. С. 13–138.

Непомнящих В. А., Гремячих В. А., Подгорный К. А. Цикличность и оптимизация поведения животных // Успехи современной биологии. 1995. Т. 115, вып. 4. С. 432–438.

Несис К. Н. Изменения донной фауны Баренцева моря под влиянием колебаний гидрологического режима (на разрезе по Кольскому меридиану) // Советские рыбохозяйственные исследования в морях европейского Севера. М.: Рыбное хоз-во, 1960. С. 129–137.

Новицкий В. П. Постоянные течения северной части Баренцева моря // Тр. ГОИН. 1961. Вып. 64. С. 3–32.

Новые технологии архивирования данных и построения компьютерных морских климатических и биологических атласов / Г. Г. Матишов, Л. В. Дашкевич, И. В. Смоляр, А. Н. Зуев, В. А. Голубев, С. В. Бердников // Современные информационные и биологические технологии в освоении ресурсов шельфовых морей. М.: Наука, 2005. С. 9–35.

Новые технологии мониторинга природных процессов в зоне взаимодействия пресных и морских вод (биологическая индикация) / Отв. ред. Г. Г. Матишов. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2009. 262 с.

О содержании цезия-137 в поверхностных водах суши / Л. П. Бочков, С. М. Вакуловский, А. И. Никитин, Э. Г. Тертышник, В. Б. Чумичев // Метеорология и гидрология. 1983. Т. 8. С. 79–83.

Об устойчивости морских макрофитов к нефтяному загрязнению / Г. М. Воскобойников, Г. Г. Матишов, О. Д. Быков, Т. Г. Маслова, А. И. Усов // Докл. РАН. 2004. Т. 397. С. 841–844.

Обзор загрязнения природной среды в Российской Федерации за 2000 г. М.: Росгидромет, 2001. 238 с.

Овчинникова Т. М. Селен: и яд и противоядие // Животноводство России. 2005. № 4. С. 45.

Оганин И. А., Терещенко Е. С. Популяционная плодовитость как индикатор благополучия популяции сайки Баренцева моря // Тезисы докладов X Всероссийской конференции по проблемам рыбопромыслового прогнозирования (6–8 октября 2009 г., Г. Мурманск). Мурманск: Изд. ПИПРО, 2009. С. 100–101.

Океанографическая база данных Азовского моря за 100 лет наблюдений / Г. Г. Матишов, С. В. Бердников, В. В. Кульгин, А. В. Шишкина // Азовского море, Керченский пролив и предпроливные зоны в Черном море: проблемы управления прибрежными территориями для обеспечения экологической безопасности и рационального природопользования. Ростов н/Д.: Изд. ЮНЦ РАН, 2012. С. 72–81.

Определитель паразитов пресноводных рыб. Т. 1. Паразитические простейшие / Под ред. О. Н. Бауера. Л.: Наука, 1984. 428 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб. Т. 2, ч. 1. Паразитические многоклеточные / Под ред. О. Н. Бауера. Л.: Наука, 1985. 424 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб. Т. 3, ч. 2. Паразитические многоклеточные / Под ред. О. Н. Бауера. Л.: Наука, 1987. 580 с.

Оптические характеристики вод Карского моря по судовым и спутниковым наблюдениям / В. И. Буренков, Ю. А. Гольдин, В. А. Артемьев и др. // Океанология. 2010. Т. 50, № 5. С. 716–729.

Органическое вещество донных отложений полярных зон Мирового океана / А. И. Даюшевская, В. И. Петрова, Д. С. Яшин и др. Л.: Недра, 1990. 280 с.

Орлов Ю. И. Акклиматизация промысловых крабов: обзор опубликованных материалов за 1936–1996 гг. // Рыбное хозяйство. Сер. аквакультура. М.: Изд-во ВНИЭРХ, 1996. Вып. 3. 57 с.

Орлов Ю. И. О проблеме акклиматизации промысловых крабов в Баренцевом море // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. 1962. Т. 12. С. 400–409.

Основы гистологии и гистологической техники. М.: Медицина, 1967. 267 с.

Основы осетроводства в условиях замкнутого водообеспечения для фермерских хозяйств / Г. Г. Матишов, Д. Г. Матишов, Е. Н. Пономарев, М. Н. Сорокина, А. В. Казарникова, М. В. Коваленко. Ростов н/Д.: Изд. ЮНЦ РАН, 2008. 112 с.

*Особенности динамики сердечного ритма при произвольном нырянии каспийского тюленя (*Phoca caspica*) / А. Г. Купин, В. П. Галанцев, В. А. Протасов, В. И. Шерешков // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих: Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. (Астрахань, 5–8 сентября 1982 г.). Астрахань, 1982. С. 194–196.*

Особенности распределения и состояния ламинариевых водорослей залива Грэнфьорд (Шпицберген) в сравнении с Мурманским побережьем Баренцева моря / М. В. Макаров, Г. М. Воскобойников, Е. Д. Облучинская, В. А. Шахвердов // Комплексные исследования природы архипелага Шпицберген, Мурманск, 27–28 февраля 2002 г.: Тез. докл. Междунар. конф. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2002. С. 146.

Особенности распределения водорослей и птиц залива Грен-фьорд (Шпицберген) / Г. Г. Матишов, Г. М. Воскобойников, М. В. Макаров, С. Ф. Марасаев // Арктика и Антарктика. 2004. № 3(37). С. 85–101.

Особенности распределения зообентоса в прибрежной зоне Кольского полуострова / О. С. Любина, О. Л. Зимица, Е. А. Фролова, А. А. Фролов, И. О. Нехаев, Д. Р. Дикаева // Вестн. МГТУ. 2012. Т. 15, № 4. 2012. С. 776–785.

Оценка влияния радиоактивных отходов атомного флота на радиационную обстановку в территориальных водах России / Н. И. Кваша, С. А. Лавковский, В. И. Кобзев и др. // Рос. хим. журн. 2001. Т. XLV, № 5–6. С. 142–148.

Оценка интегральной уязвимости акватории Баренцева моря к нефтяному загрязнению / А. А. Шавыкин, О. П. Калинин, Г. Н. Духно, В. В. Сапрыгин, С. В. Зырянов // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. 2008. № 3. С. 13–22.

Павлов С. Д., Шарманкин В. А., Габаев Д. Д. Опыт перевозки живого камчатского краба в Баренцево море // Рыбное хозяйство. 2011. № 6. С. 61–62.

Павлова Л. В. Влияние молоди камчатского краба на зообентос Кольского залива (Баренцево море) // Докл. РАН. 2008а. Т. 422, № 1. С. 138–141.

Павлова Л. В. Влияние молоди камчатского краба на прибрежные бентосные сообщества Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2008б. 27 с.

Павлова Л. В. Трофические связи камчатского краба и его воздействие на донные биоценозы // Биология и физиология камчатского краба побережья Баренцева моря. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2008в. С. 77–104.

Павлова Л. В. Оценка выедания морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinoidea: Echinoidea) камчатским крабом *Paralithodes camtschaticus* (Malacostraca: Decapoda) в побережье Баренцева моря // Биология моря. 2009. Т. 35, № 3. С. 191–198.

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., Зуев Ю. А. Видовой состав и распределение иглокожих (Echinodermata) в верхней сублиторали Кольского залива (Баренцево море) // Биология моря. 2010. Т. 36, № 2. С. 79–87.

Павлова Л. В., Бритаев Т. А., Рожавский А. В. Выедание бентоса молодью камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815)) в побережье Баренцева моря по данным экспериментальных исследований // Докл. РАН. 2007. Т. 414, № 4. С. 566–569.

Пантелеева Н. Н. Гидроиды (Cnidaria, Hydroidea) в обрастании камчатского краба из прибрежной зоны Баренцева моря // Роль климата и промысла в изменении структуры зообентоса шельфа (камчатский краб, исландский гребешок, северная креветка и др.): Тез. докл. Междунар. семинара, г. Мурманск, 19–21 марта 2003 г. Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2003. С. 69–70.

Паразиты и заболевания осетровых рыб на рыбоводных хозяйствах Азовского бассейна / Е. В. Шестаковская, Т. В. Стрижакова, А. В. Казарникова, Г. М. Хотева // Рыбное хозяйство. Сер. Болезни гидробионтов в аквакультуре. М.: Изд. ВНИЭРХ, 2000. С. 25–32.

Патин С. А. Нефть и экология континентального шельфа. М.: Изд-во ВНИРО, 2001. 247 с.

Пельтихина Т. С. Ламинариевые водоросли Баренцева моря и их рациональное использование. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2005. 123 с.

Переладов М. В. Некоторые особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на прибрежных мелководьях Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 103–119.

Переладов М. В. Особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus* Tilesius) в прибрежной зоне Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 24 с.

Перестенко Л. П. Водоросли, новые для Мурмана // Ботанические материалы отдела споровых растений Ботанического института АН СССР. 1963. Т. 16. С. 69–72.

Перестенко Л. П. Распределение водорослей на литорали губ Плохие и Большие Чевры (Восточный Мурман) // Тр. ММБИ АН СССР. 1965а. Вып. 8(12). С. 13–22.

Перестенко Л. П. Род *Acrosiphonia* J. Ag. на Мурманском побережье (Баренцево море) // Новости систематики низших растений. 1965б. Т. 2. С. 50–64.

Перестенко Л. П. Список водорослей литорали губ Плохие и Большие Чевры (Восточный Мурман) // Новости систематики низших растений. 1964. Т. 17. С. 139–146.

Персов Г. М. Дифференцировка пола у рыб. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1975. 148 с.

Персов Г. М. Надежность функционирования воспроизводительной системы рыб // Вопросы ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 2(73). С. 258–272.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

Пинчуков М. А. Аутономия конечностей камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Decapoda: Anomura, Lithodidae) в Баренцевом море // Тезисы докладов VII Всероссийской конференции по промысловым беспозвоночным (памяти Б. Г. Иванова), Мурманск, 9–13 октября 2006 г. М.: Изд-во ВНИРО, 2006. С. 121–123.

Пинчуков М. А. Утрата конечностей камчатским крабом в Баренцевом море в 2001–2006 гг. // Тр. ВНИРО. 2007. Т. 147. С. 131–143.

Пинчуков М. А., Павлов В. Я. Состав пищи и его пространственная изменчивость у камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*, Tilesius) в Баренцевом море // VI Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным: Тез. докл. М.: Изд-во ВНИРО, 2002. С. 59–61.

Пинчуков М. А., Баканев С. В., Павлов В. А. Камчатский краб // Современное состояние биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2011. С. 50–53.

Пинчуков М. А., Баканев С. В., Павлов В. А. Камчатский краб // Состояние биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2012 г. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2012. С. 47–50.

Побережье Восточного Мурмана: экологические исследования районов реализации Штокмановского проекта. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2009. 236 с.

Поведенческие и физиологические признаки адаптации серых и гренландских тюленей к ныряющему образу жизни / В. Б. Войнов, Н. Н. Кавцевич, А. Л. Михайлюк, А. С. Зотов // Докл. РАН. 2008. Т. 420, № 2. С. 271–274.

Погодно-климатические особенности 2012 г. в Северном полушарии [Электронный ресурс] / ФГБУ «Гидрометцентр России». М., 2012. Режим доступа: <http://meteoinfo.ru/climate/climat-tab13/-2012->.

Погребов В. Б., Филиппов А. А. Распределение зообентоса на скалистой литорали в губах Баренцева моря при различных амплитудах приливных колебаний // Гидробиологические исследования в заливах и бухтах северных морей России. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1994. С. 116–138.

Подушка С. Б. Ремонтно-маточные стада в осетроводстве // Проблемы современного товарного осетроводства: Тез. докл. Первой науч.-практ. конф., 24–25 марта 1999 г. Астрахань: Изд. КаспНИИРХ, 2000. С. 78–83.

Позднякова Л. Е., Виноградов В. И. Некоторые особенности распределения гидрохимических элементов в юго-восточной части Баренцева моря в августе–сентябре 1959 г. // Состав и распределение планктона и бентоса в южной части Баренцева моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1966. С. 140–156.

Пономарева Е. Н. Оптимизация методов выращивания объектов индустриальной аквакультуры на ранних этапах онтогенеза: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2003. 50 с.

Постельс А., Рунрехт Ф. Изображения и описания морских растений, собранных в Северном Тихом океане. СПб.: Тип. Э. Праца, 1840. 76 с.

Потанин В. А. Географические аспекты исследований по оценке возможных изменений природных условий северных морей при переброске части стока северных рек на юг // Природа и хозяйство Севера. 1981. Вып. 9. С. 56–60.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.

Практическая аквакультура (разработки ЮНЦ РАН и ММБИ КНЦ РАН) / Г. Г. Матишов, Е. Н. Пономарева, Н. Г. Журавлева и др. Ростов н/Д.: Изд. ЮНЦ РАН, 2011. 284 с.

Пределы физиологического колебания в периферической крови метаболитов, гормонов, лимфоцитов, цитокинов и иммуноглобулинов у жителей Архангельской области / Е. В. Типисова, А. В. Ткачев, Л. В. Поскотинова и др. Архангельск, 2005. С. 19–24, С. 46–47.

Привальский В. Е. Климатическая изменчивость. М.: Наука, 1985. 156 с.

Проблемы Северного морского пути. М.: Наука, 2006. 213 с.

Проектирование территориальных мер охраны морской среды с использованием математических моделей и правовые аспекты управления (на примере лоботено-баренцево-морской трески *Gadus morhua morhua* L.) / С. В. Бердников, Л. В. Дашкевич, Н. С. Лисунова, М. М. Каленченко, В. В. Селютин // Рыбное хозяйство. 2010. № 6. С. 58–66.

Пропп М. В. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря. Л.: Наука, 1971. 128 с.

Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1967. 766 с.

Радиационная обстановка на территории России и сопредельных государств в 1994 г. Ежегодник / Под ред. С. М. Вакуловского. Обнинск: НПО «Тайфун», 1995. 60 с.

Радиационная обстановка на территории России и сопредельных государств в 2008 г. Ежегодник / Под ред. С. М. Вакуловского. Обнинск: НПО «Тайфун», 2009. 297 с.

Радиоактивное загрязнение Северного Ледовитого океана по результатам наблюдений в 1985–1987 гг. / А. И. Никитин, И. Ю. Катрич, А. И. Кабанов, В. Б. Чумичев, В. М. Смагин // Атомная энергия. 1991. Т. 71, вып. 2. С. 169–172.

Разработка методов комплексного использования современных информационных технологий и математического моделирования для исследования процессов, характеристик и ресурсов Баренцева и Белого морей в условиях влияния климатических процессов и антропогенных факторов: Отчет о НИР (заключ.) / С. В. Бердников, А. Е. Цыганкова, Ю. И. Инжебейкин, О. Е. Архипова, В. В. Кулыгин, В. В. Сапрыгин, П. А. Бирюков, Ю. М. Лычагина (Сладкова), Н. А. Яицкая, Н. С. Лисунова. ВНИИЦ. № ГР 01.2008.53313; Инв. № 02201153033. 2010. 313 с.

Разработка интегрированной математической модели большой морской экосистемы Баренцева и Белого морей в целях оценки природных рисков и эффективного использования биологических ресурсов / С. В. Бердников, А. Е. Цыганкова, О. Е. Архипова, В. В. Селютин, В. В. Сорокина, П. А. Бирюков, В. В. Кулыгин, Н. С. Лисунова, Ю. М. Лычагина, Л. Д. Немцева, Е. П. Пономаренко, В. В. Сапрыгин, А. В. Шишкина, Н. А. Яицкая. ВНИИЦ. № ГР 01.2011.65651; Инв. № 02201355152. 2012. 210 с.

Регулирование нереста осетровых рыб при поддержании оптимального температурного режима и использовании витаминов / Е. Н. Пономарева, А. В. Ковалева, М. Н. Сорокина, А. А. Корчунов // Естественные науки. 2010. № 4. С. 68–74.

Реков Ю. И., Агапов С. А., Тихонова Г. А. Изменение величины запаса и проблемы оптимизация промысла азовских осетровых // Тезисы докладов VI Всероссийской конференции по проблеме промыслового прогнозирования. Мурманск: Изд. ПИНРО, 1995. С. 129–130.

Ржавский А. В., Переладов М. В. Питание камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на мелководьях Варангер-фьорда (Баренцево море): изучение содержимого пищеварительного тракта и визуальные наблюдения // Тр. ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 120–130.

Родин В. Е. Пространственная и функциональная структура популяции камчатского краба // Изв. ТИНРО. 1985. Т. 110. С. 86–97.

Роль обского фитопланктона в формировании продуктивности Обь-Енисейского мелководья / П. Р. Макаревич, В. В. Ларионов, Н. В. Дружков, Е. И. Дружкова // Экология. 2003. № 2. С. 96–100.

Романкевич Е. А., Ветров А. А. Цикл углерода в арктических морях России. М.: Наука, 2001. 302 с.

Роухияйнен М. И. Характер развития фитопланктонного сообщества в мае–июне 1958 г. в южной части Баренцева моря // Тр. Мурман. мор. биол. ин-та АН СССР. 1960. Т. 2(6). С. 59–67.

Роухияйнен М. И. Закономерности развития фитопланктона в южной части Баренцева моря // Вопросы биоокеанографии. Киев: Наукова думка, 1967. С. 84–94.

Руководство по гидробиологическим работам в океанах и морях. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 724 с.

Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей / В. Е. Родин, А. Г. Слизкин, В. И. Мясоедов и др. Владивосток: Изд. ТИНРО, 1979. 60 с.

Рыжик И. В., Воскобойников Г. М. Видовой состав и размерно-весовые характеристики морских макрофитов Западного Шпицбергена // Комплексные исследования природы архипелага Шпицберген. Вып. 3. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2003. С. 173–177.

Рязанова Т. В. Гистопатологические изменения при панцирной болезни у камчатского краба // Биология моря. 2005. Т. 31, № 6. С. 421–428.

Саати Т. Л. Принятие решений. Метод анализа иерархий. М.: Радио и связь, 1993. 314 с.
СанПиН 2.3.2.1078-01. Санитарно-эпидемиологические правила и нормативы [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://ozpp.ru/consumer/useful/sanip.html>.

Сезонные циклические процессы в североевропейских прибрежных пелагических экосистемах (на примере Центрального Мурмана) / Н. В. Дружков, Л. Л. Кузнецов, О. Н. Байтаз, Е. И. Дружкова // Планктон морей Западной Арктики. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1997. С. 145–178.

Селен. Биологические свойства и применение в животноводстве и ветеринарии / С. В. Шабунин, В. И. Беляев, И. И. Дубовской, Н. Ф. Курило, Ю. П. Балым, Ю. Н. Алевин. Воронеж: Ориган, 2007. 140 с.

Селютин В. В., Бердников С. В. Системный анализ и математическое моделирование в задачах управления водными ресурсами юга России // Экол. вестн. НЦ ЧЭС. 2005. № 3. С. 52–59.

Селютин В. В., Бердников С. В., Кулыгин В. В. Сравнительный анализ сценариев водопользования на примере водохозяйственной системы Нижнего Дона // Водные ресурсы. 2009. Т. 36, № 2. С. 240–252.

Семенов В. Н. Типология краевых морских бассейнов умеренной, субарктической и арктической зон гумидного климатического пояса // Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей Советского Союза. М.: Наука, 1990. С. 7–20.

Семенова-Тян-Шанская А. Г. Первичные половые клетки зародышей человека в период миграции к зачаткам гонад // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1969. Т. 56, вып. 6. С. 3–8.

Сенников А. М., Матюшкин В. Б. Распределение и трофическое значения камчатского краба на ранних стадиях онтогенеза в прибрежье Мурмана // Биопромышленные и экономические вопросы мирового рыболовства. М.: Изд-во ВНИЭРХ, 1996. Вып. 3–4. С. 20–26.

Сенников А. М., Шацкий А. В. Промыслово-биологическая характеристика урагубской группировки камчатского краба // Биоресурсы и аквакультура в прибрежных районах Баренцева и Белого морей. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2002. С. 98–109.

Сергеева Н. Т. О влиянии добавок витамина Е, селена и кальмарового жира в составе комбикорма РГМ-5В на обмен веществ и темп роста форели (*Salmo gairdneri* Rich.) // Вопросы разработки и качества комбикормов. М.: Изд. ВНИИПРХ, 1989. Вып. 57. С. 27–31.

Серпунин Г. Г. Биологические основы рыбоводства. М.: Колос, 2009. 384 с.

Слатина Л. Н. Динамика суточных ритмов метаболизма и сократительной активности мускулатуры створок мидий Черного моря на протяжении годового цикла: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1989. 19 с.

Современное состояние донных сообществ и поселений макрозообентоса на мелководье Баренцева моря и роль антропогенного фактора в их динамике / Т. А. Бритаев, А. В. Ржавский, Л. В. Павлова, С. А. Кузьмин, А. Г. Дворецкий // Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России. Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 314–356.

Современные климатические тенденции в Баренцевом море / Г. Г. Матишов, В. В. Денисов, А. П. Жичкин, Д. В. Моисеев, М. С. Громов // Докл. РАН. 2011. Т. 441, № 3. С. 395–398.

Содержание поллютантов в снежном покрове Карского и Печорского морей / Г. Г. Матишов, Н. И. Голубева, М. И. Афанасьев, Л. В. Бурцева // Докл. РАН. 1998. Т. 361, № 5. С. 715–718.

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. 2006а. Т. 85. С. 158–170.

Соколов В. И., Милютин Д. М. Повреждения ног у камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в российской части Баренцева моря // Современное состояние популяций

крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами: Матер. Междунар. конф. (26–29 сентября 2006 г.). Мурманск: Север, 2006б. С. 98–100.

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. Современное состояние популяции камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*, Decapoda, Lithodidae) в Баренцевом море // Зоол. журн. 2008а. Т. 87, № 2. С. 141–155.

Соколов В. И., Милютин Д. М. Статистические закономерности травматизма конечностей камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в районе интродукции (Баренцево море) // Зоол. журн. 2008б. Т. 87, № 6. С. 158–170.

Соколов В. И., Штрик В. А. Биоценотический анализ донного населения прибрежной зоны губы Териберка Баренцева моря и возможность его применения для оценки воздействия камчатского краба на экосистемы // Тр. ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 6–24.

Соловьева А. А., Чурбанова И. В. Суточная динамика фитопланктонного сообщества в прибрежье Баренцева моря // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16, № 2. С. 15–26.

Сорокин А. Л., Пельтихина Т. С. Ламинариевые водоросли Баренцева моря. Мурманск: Изд. ПИНРО, 1991. 187 с.

Сорокина М. Н. Эффективность использования α -токоферола и аскорбиновой кислоты при подготовке самок осетровых рыб к нересту: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 2004. 23 с.

Состояние мирового рыболовства и аквакультуры 2012. Рим: ФАО, 2012. 237 с.

Состояние окружающей природной среды Мурманской области в 2000 г. Мурманск: МИП-999, 2001. 186 с.

Сравнительная характеристика изменения сердечной деятельности у ларги, каспийского тюленя и байкальской нерпы в связи с нырянием / В. П. Галанцев, С. Г. Коваленко, Е. З. Коваль, А. А. Кузьмин, А. Г. Купин, А. Е. Петров, В. А. Пимакин, В. И. Шерешков // Физиология морских животных: Тез. докл. Всесоюз. конф., Мурманск, 1989 г. Апатиты: Изд. КНЦ АН СССР, 1989. С. 121.

Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2001. 413 с.

Стандартная модель массонакопления рыбы / В. Ф. Резников, С. А. Баранов, Е. А. Стариков, Г. И. Толчинский // Механизация и автоматизация рыболовства и рыболовства во внутренних водоемах. М.: Изд. ВНИИПРХ, 1978. Вып. 22. С. 182–196.

Степаньян О. В. Морфофункциональные перестройки у водорослей-макрофитов Баренцева моря под влиянием нефти и нефтепродуктов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2003. 29 с.

Степаньян О. В., Воскобойников Г. М. Влияние нефти и нефтепродуктов на морфофункциональные особенности морских макроводорослей // Биология моря. 2006. Т. 32, № 4. С. 241–248.

Суханов В. В., Жуков В. Е. Закономерности в изменчивости видовой структуры прибрежного сообщества водорослей-макрофитов: модельный анализ // Журн. общей биол. 2003. Т. 64, № 3. С. 248–262.

Сыроватка Н. И. Паразиты и болезни осетровых рыб Азовского бассейна: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1985. 24 с.

Сыч Ю. Г. Радиоэкологическая обстановка на архипелаге Новая Земля // Арктика: экология и экономика. 2012. № 1(5). С. 48–59.

Тарвердиева М. И. О питании молоди камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в губе Териберка Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 92–102.

Тарко А. М. Антропогенные изменения глобальных биосферных процессов. Математическое моделирование. М.: Физматлит, 2005. 232 с.

Тен В. С. О трофическом взаимодействии примитивных пар хищник—жертва у водных организмов // Структура и динамика водных сообществ и популяций. Киев: Наук. думка, 1967. С. 16—43.

Тенденции и динамика загрязнения природной среды Российской Федерации на рубеже XX—XXI веков / Под ред. Ю. А. Израэля. М.: Росгидромет, 2007 65 с. Режим доступа: <http://downloads.igce.ru/publications/dynamic.pdf>.

Терещенко В. В. Сезонные и межгодовые изменения температуры и солености воды основных течений на разрезе «Кольский меридиан» в Баренцевом море. Мурманск: Изд. ПИНРО, 1997. 71 с.

Техногенные радионуклиды в морях, омывающих Россию: радиоэкологические последствия удаления радиоактивных отходов в арктические и дальневосточные моря / Ю. В. Сивинцев, С. М. Вакуловский, А. П. Васильев и др. М.: ИздАТ, 2005. 624 с.

Технологии выращивания и кормления объектов аквакультуры юга России / С. В. Пономарев, Е. А. Гамыгин, С. И. Никоноров, Е. Н. Пономарева, Ю. Н. Грозеску, А. А. Бахарева. Астрахань: Нова плюс, 2002. 264 с.

Тимофеев С. Ф. Зоопланктон Баренцева моря // Планктон морей Западной Арктики. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1997. С. 166—215.

Тимофеев С. Ф. Экология морского зоопланктона. Мурманск: Изд. МГПИ, 2000. 216 с.

Тимофеев С. Ф. Влияние климатических факторов на изменчивость биомассы зоопланктона в различных частях Баренцева моря // Вековые изменения морских экосистем Арктики. Климат, морской перигляциал, биопродуктивность. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2001. С. 33—49.

Титры эндогенных гормонов линьки камчатского краба Баренцева моря / Г. Г. Матишов, С. А. Кузьмин, В. В. Володин, С. О. Володина, В. С. Зензеров, А. Г. Дворецкий // Докл. РАН. 2007. Т. 412, № 5. С. 716—717.

Тиховская З. П. Первичная продуктивность фукоидов в губах Восточного Мурмана // Тр. Мурман. биол. ст. АН СССР. 1948. Т. 1. С. 164—189.

Тиховская З. П. Циклы жизни *Fucus vesiculosus* на берегах Восточного Мурмана // Тр. Мурман. биол. ст. АН СССР. 1955. Т. 2. С. 93—107.

Тиховская З. П. Последствие температуры на фотосинтез, дыхание и продуктивность *Fucus vesiculosus* L. в Баренцевом море // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 8. С. 1147—1160.

Транспорт нефти. Информационно-аналитический портал [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.transport-nefti.com/news/356/> (09.08.2012).

Трифонов Г. А., Евсеева О. П. Влияние селенсодержащих препаратов и витамина Е на показатели крови и яйценоскость кур родительского стада // Вестн. Алтайского гос. аграр. ун-та. 2008. № 6(44). С. 55—59.

Троян П. Факториальная экология / Пер. с польского. Киев: Выща школа, 1989. 232 с.

Удинцев Г. Б., Бойченко И. Г., Канаев В. Ф. Рельеф дна Берингова моря // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1959. Т. 29. С. 17—64.

Усачев П. И. Фитопланктон Карского моря // Планктон Тихого океана. М.: Наука, 1968. С. 6—28.

Усягина И. С. Распределение и пути миграций искусственных радионуклидов в экосистеме Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Мурманск, 2012. 21 с.

Усягина И. С., Бердников С. В. Моделирование динамики ¹³⁷Cs в воде и донных отложениях Баренцева и Белого морей в период 1960—2010 гг. // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера: Тез. докл. XXIX Междунар. конф., 27—29 марта 2013 г., г. Мурманск, Россия [Электронный ресурс]. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2013 (CD).

Ухтомский А. А. Избранные труды / Под ред. Е. М. Кремса. Л.: Наука, 1978. 371 с.

Ушаков П. В. Мурманская биологическая станция Академии наук СССР в губе Дальне-Зеленецкой и ее первые научные работы // Тр. Мурман. биол. ст. АН СССР. 1948. Т. 1. С. 10—33.

Фадеев Н. С. Промысловые рыбы северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984. 272 с.

Физиолого-биохимические механизмы эколого-адаптационной пластичности осморегулирующей системы осетровых рыб / Г. Ф. Металлов, С. В. Пономарев, В. П. Аксенов, П. П. Гераскин. Астрахань: Изд. АГТУ, 2010. 192 с.

Филатова З. А. Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1938. Вып. 2. С. 3–59.

Филиппович Ю. Б., Егорова Т. А., Севастьянова Г. А. Практикум по общей биохимии. М.: Просвещение, 1975. 318 с.

Флуктуация климата Азовского моря (анализ термохалинных данных за 120 лет) / С. В. Бердников, В. В. Сорокина, С. Левитус, И. В. Смоляр // Моделирование гидрологических процессов в Азовском море. Ростов н/Д.: Изд. ЮНЦ РАН, 2009. С. 88–91. (Тр. Южного науч. центра РАН. Т. 4).

Фомин О. К. Некоторые динамические характеристики зоопланктона в прибрежье Мурмана // Закономерности биопродукционных процессов в Баренцевом море. Апатиты: Изд. КФ АН СССР, 1978. С. 72–91.

Фомин О. К. Качественный состав зоопланктона // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты: Изд. КФ АН СССР, 1985. С. 128–134.

Ходоревская Р. П., Рубан Г. И., Павлов Д. С. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2007. 242 с.

Цимлянское, водораздельные и Маньчские водохранилища / Под ред. В. А. Знаменского, В. М. Гейтенко. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 203 с.

Цыганкова А. Е., Бердников С. В. Ледовитость Белого моря в период 1940–2010 гг. по результатам математического моделирования и спутникового мониторинга // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера: Тез. докл. XXIX Междунар. конф., 27–29 марта 2013 г., г. Мурманск, Россия [Электронный ресурс]. Мурманск: Изд. ПИНРО, 2013 (CD).

Цыганкова А. Е., Бердников С. В. Масс-балансовый подход к изучению крупномасштабного водообмена и его влияния на формирование гидрохимического режима в Белом море // Изв. вузов Сев.-Кав. региона. Естест. науки. Прил. 2003. № 12. С. 31–44.

Цыганкова А. Е., Бердников С. В. Моделирование переноса и седиментации взвешенного вещества в Белом море // Изучение зообентоса шельфа. Информационное обеспечение экосистемных исследований. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2004. С. 316–330.

Чебанов С. М. Некоторые данные о биологии камчатского краба *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) в Бристольском заливе // Тр. ВНИРО. 1965. Т. 58. С. 91–94.

Чернов Ю. И. Экология и биогеография. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 580 с.

Чернова Н. В. Липаровые рыбы евроазиатской Арктики. Апатиты: Изд. КНЦ АН СССР, 1991. 112 с.

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.

Шавыкин А. А., Ильин Г. В. Оценка интегральной уязвимости Баренцева моря от нефтяного загрязнения. Мурманск, 2010. 110 с.

Шакина Н. П., Иванова А. Р. Блокирующие антициклоны: современное состояние исследований и прогнозирования // Метеорология и гидрология. 2010. № 11. С. 5–18.

Шаронов И. В. Сублиторальные бентонические группировки губы Ярнышной // Тр. Мурман. биол. ст. АН СССР. 1948. Т. 1. С. 155–164.

Шатуновский М. И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 288 с.

Шатуновский М. И., Рубан Г. И., Акимова Н. В. О популяционных и онтогенетических механизмах регуляции воспроизводства рыб // Успехи соврем. биол. 2007. Т. 127, № 1. С. 87–96.

Шевченко В. П. Влияние аэрозолей на среду и морское осадконакопление в Арктике. М.: Наука, 2006. 226 с.

Шейко Б. А., Федоров В. В. Рыбообразные и рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор, 2000. С. 7–79.

Шелухин Г. К. Физиолого-биохимическая характеристика осетровых Северо-Каспийской популяции в морской период жизни // Актуальные вопросы осетрового хозяйства. Астрахань: Изд. ЦНИОРХ, 1971. С. 214–216.

Шелухин Г. К., Металлов Г. Ф., Гераскин П. П. Влияние температурно-солевого режима каспийской воды на молодь русского осетра *Acipenser güldenstädti* // Вопросы ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 2. С. 296–304.

Шеннон К. Работы по теории информации и кибернетике. М.: Изд-во иностр. лит., 1963. 830 с.

Шигин А. А., Шагаева В. Г., Протасова Е. Н. Глазные аномалии молоди осетровых рыб паразитарного и непаразитарного происхождения на рыбоводных заводах Нижнего Поволжья // Болезни рыб. М.: Компания Спутник+, 2004. С. 194–199.

Шикломанов И. А., Линз Г. Влияние изменений климата на гидрологию и водное хозяйство // Метеорология и гидрология. 1991. № 4. С. 51–66.

Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.

Шошина Е. В. Динамика ростовых и репродуктивных процессов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2001. 30 с.

Шошина Е. В., Аверинцева С. Г. Распределение водорослей в губе Ярнышной Баренцева моря // Гидробиологические исследования в заливах и бухтах северных морей России. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1994. С. 38–61.

Шошина Е. В., Макаров В. Н., Макаров М. В. Особенности ламинариевых Земли Франца-Иосифа // Современное состояние и перспективы исследований экосистем Баренцева, Карского морей и моря Лаптевых: Тез. докл. Междунар. конф., 10–15 октября 1995 г. Мурманск, Россия. Мурманск: Русская Лапландия, 1995. С. 96–98.

Шошина Е. В., Макаров В. Н., Макаров М. В. Биологические особенности ламинариевых Земли Франца-Иосифа // Биология моря. 1997. № 5. С. 286–292.

Штрик В. А., Возжинская В. Б., Вехов Н. В. Морские водоросли побережья Новой Земли и пролива Югорский Шар // Морские гидробиологические исследования. М.: Изд-во ВНИРО, 2000. С. 88.

Шульман С. С., Добровольский А. А. Паразитизм и смежные с ним явления // Паразитол. сборник. 1977. Т. 24. С. 230–249.

Шунтов В. П. Биологические ресурсы дальневосточных морей. Т. 1. Владивосток: Изд. ТИНРО, 2001. 580 с.

Экологическая безопасность и снижение рисков транспортировки нефтепродуктов морским транспортом в арктической зоне России / В. В. Минин, Н. А. Вальдман, А. М. Вишневецкий, А. Б. Разлетова // Труды 7-й Международной конференции по освоению ресурсов нефти и газа российской Арктики и континентального шельфа СНГ «RAO/CIS OFFSHORE 2005», г. Санкт-Петербург, 13–15 сентября 2005 г. СПб., 2005. С. 454–458.

Экология промысловых видов рыб Баренцева моря / Отв. ред Г. Г. Матишов. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2001. 461 с.

Экосистемы Новосибирского мелководья и некоторые закономерности их распределения и функционирования / А. Н. Голиков, О. А. Скарлато, В. Г. Аверинцев, Т. В. Меншуткина, О. К. Новиков, А. М. Шереметьевский // Экосистемы Новосибирского мелководья и фауна моря Лаптевых и сопредельных вод. Л.: Наука, 1990. С. 4–79.

Abello P., Villanueva R., Gili J.M. Epibiosis in deep-sea crab populations as indicator of biological and behavioral characteristics of the host // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1990. Vol. 70. P. 687–695.

A comparison of community and trophic structure in five marine ecosystems based on energy budgets and system metrics / S. Gaichas, G. Skaret, J. Falk-Petersen, J.S. Link, W. Overholtz, B.A. Megrey, H. Gjørseter, W.T. Stockhausen, A. Dommasnes, K.D. Friedland, K. Aydin // Progress in Oceanography. 2009. Vol. 81. P. 47–62.

Activity ratios of ^{137}Cs , ^{90}Sr and $^{239+240}\text{Pu}$ in environmental samples / P. Bossew, H. Lettner, A. Hubmer, C. Erlinger, M. Gastberger // J. Environ. Radioactivity. 2007. Vol. 97, iss. 1. P. 5–19.

Addicott J.F. Mutualistic interactions in population and community processes // A new ecology. Novel approaches to interactive systems / P.W. Preece (Ed.). New York: Wiley-Interscience, 1984. P. 438–453.

A Guide to contingency planning for oil spills on water // IPIECA Report Series. 2000. Vol. 2. 103 p.

Akberali H. B., Black J. E. Behavioural responses of the bivalve *Scribicularia plana* (Da Costa) subjected to short-term copper (Cu II) concentrations // Mar. Environ. Res. 1980. Vol. 4. P. 97–107.

Alboni P., Alboni M., Gianfranchi L. Diving bradycardia: a mechanism of defence against hypoxic damage // J. Cardiovasc. Med. (Hagerstown). 2011. Vol. 12(6). P. 422–429.

Andersen H. T. Physiological adaptations in diving vertebrates // Physiol. Rev. 1966. Vol. 46. P. 212–243.

An ecopath model for the Norwegian and Barents Sea / A. Dommasnes, V. Christensen, B. Ellertsen, C. Kvamme, W. Melle, L. Nøttestad, T. Pedersen, S. Tjelmeland, D. Zeller // Fish. Centre Res. Rep. 2002. Vol. 9(4). P. 213–239.

Anon. IMR/PINRO Joint Report Series 3. Survey report from the joint Norwegian–Russian ecosystem survey in the Barents Sea August–October 2004. 2004. Vol. 1. 97 p.

Arctic Pollution. Oslo, Norway: AMAP, 2009. 83 p.

Arthun M., Ingvaldsen R. B., Schrum C. Dense water formation and circulation in Barents Sea // Deep-Sea Res. I. 2011. Vol. 58. P. 801–817.

Assessment of radiological contamination from the dumpsites in the Kara Sea / G.I. Ivanov, Yu. K. Bordukov, L. Polyak et al. // Environmental radioactivity in the Arctic. Osters, 1993. P. 162–163.

Astall C. M., Taylor A. C., Atkinson R.J.A. Notes on some branchial isopods parasitic on upogebiid mud-shrimps (Decapoda: Thalassinidea) // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1996. Vol. 76. P. 821–824.

Baikov A. D. How to estimate the daily food, consumption of fish under natural condition // Trans. Amer. Fish. Soc. 1935. Vol. LXV. P. 326–345.

Bakunov N. A., Makeyev V. M. Global strontium run — off into basins and their differentiation according to Sr-90 accumulation in fish // Thesis the 5th international conference on environmental radioactivity in the Arctic end Antarctic St. Peterburg, Russia 16–20 June 2002. St. Peterburg, 2002. P. 165–166.

Bambulyak A., Frantzen B. Oil transport from the Russian part of the Barents region. Status per January 2009 / The Norwegian Barents Secretariat and Akvaplan-Niva. Tromsø, 2009. 107 p.

Barents Sea multidecadal variability / S. Levitus, G. Matishov, D. Seidov, I. Smolyar // Geophys. Res. Lett. 2009. Vol. 36. L19604. DOI: 10.1029/2009GL039847.

Bartnicki J., Saltbones J. Modelling atmospheric dispersion of radioactive debris released in case of nuclear explosion using the norwegian SNAP model // Materials of 12th Intern. Conf. on Harmonisation within Atmospheric Dispersion Modelling for Regulatory Purposes. Cavtat, 6–9 October 2008. DOI: http://www.harmo.org/conferences/Proceedings/_Cavtat/publishedSec-tions/O_S1-24.pdf.

Bartnicki J., Saltbones J., Foss A. Performance of the SNAP model in an ENSEMBLE exercise of simulating real-time dispersion from a nuclear accident // Intern. J. Environment and Pollution. 2003. Vol. 20, №. 1–6. P. 22–32.

Beaugrand G. Monitoring pelagic ecosystems using plankton indicators // ICES J. Mar. Sci. 2005. Vol. 62. P. 333–338.

Behavioral sleep in the walrus / J. P. Pryslova, O. I. Lyamina, J. M. Siegel, L. M. Mukhame-tova // Behavioural Brain Res. 2009. Vol. 201. P. 80–87.

Bell Y. G., Cowey C. B., Adron I. W. Some effect of vitamin and selenium deprivation on tissue enzyme levels and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // British. J. Nutrition. 1985. № 53. P. 149–157.

Biodiversity and abundance of the zooplankton of the Northeast Shelf ecosystem / K. Sherman, A. Solow, J. Jossi et al. // ICES J. Mar. Sci. 1998. Vol. 55. P. 730–738.

Biological atlas of the arctic seas 2000: Plankton of the Barents and Kara seas. NOAA Atlas NESDIS 39 / G. Matishov, P. Makarevich, S. Timofeev, L. Kuznetsov, N. Druzhkov, V. Larionov, V. Golubev, A. Zuyev, N. Adrov, V. Denisov, G. Iliyn, A. Kuznetsov, S. Denisenko, V. Savinov, A. Shavikyn, I. Smolyar, S. Levitus, T. O'Brien, O. Baranova. Washington, D. C.: U. S. Government Printing Office, 2000. 356 p. (+CD).

Biological indicators and their use in the measurement of the condition of the marine environment: Rep. Stud. / GESAMP. Paris, 1995. № 55. 56 p.

Biostatistics: a methodology for the health sciences. Second Edition / G. Van Belle, L. D. Fisher, P. J. Heagerty, T. Lumley. New Jersey: John Wiley and Sons, 2004. 888 p.

Blanchard J. L., Pinnegar J. K., Mackinson S. Exploring marine mammal-fishery interactions using «Ecopath with Ecosim» modelling the Barents Sea ecosystem // Sci. Ser. Tech. Rep., CEFAS Lowestoft. 2002. Vol. 117. 52 p.

Blix A. S., Folkow B. Cardiovascular adjustment to diving in mammals and birds // Handbook of Physiology. 1983. Vol. 3, sec. 2. P. 917–945.

Borchering J. Ten years of practical experience with the Dreissena-monitor, a biological early warning system for continuous water quality monitoring // Hydrobiologia. 2006. Vol. 556. P. 417–426.

Bouget J.-F., Mazurie J. Biological monitoring of water quality in an estuarine shellfish area, using a biosensor recording valve movements of oysters and mussels // Tech. Sci. Methodes. Genie Urbain-Genie Rural. 1997. № 11. P. 71–75.

Bouldakov V. V., Kryshev I. I., Rissanen K. Dose estimation for the population due to consumption of foodstuff from the Barents Sea // Thesis the 5th International conference on environmental radioactivity in the Arctic end Antarctic St. Peterburg, Russia 16–20 June 2002. St. Peterburg, 2002. P. 21–23.

Bray J. R., Curtis J. T. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin // Ecol. Monogr. 1957. Vol. 27. P. 325–349.

Breathing frequencies of northern elephant seals at sea and on land revealed by heart rate spectral analysis / R. D. Andrews, D. P. Costa, B. J. Le Boeuf, D. R. Jones // Respir. Physiol. 2000. Vol. 123(1–2). P. 71–85.

Breen P. A., Mann K. H. Destructive grazing of kelp by sea urchin in eastern Canada // J. Fish. Res. Bd. Can. 1976. Vol. 33. P. 1278–1283.

Brierley A. S., Kingsford M. J. impacts of climate change on marine organisms and ecosystems // Current Biol. 2009. Vol. 19 (Spec. Issue). P. R602–R614.

*Bryozoan fouling of the blue crab *Callinectes sapidus* at Beaufort, North Carolina / M. M. Key, J. E. Winston, J. W. Volpe, W. B. Jeffries, H. K. Voris* // Bull. Mar. Sci. 1999. Vol. 64. P. 513–533.

Burns J. M., Castellini M. A. Physiological and behavioral determinants of the aerobic dive limit in Weddell seal (*Leptonychotes weddellii*) pups // J. Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic and Environmental Physiology. 1996. Vol. 166, № 8. P. 473–483.

Butler P. J., Jones D. R. Physiology of diving birds and mammals // Physiol. Rev. 1997. Vol. 77. P. 837–899.

Castell J. D., Tiaws K. Report of the EIFAC, IUNS and ICES Working Group on the standardization of the methodology in fish nutrition research // EIFAC Tech. Pap. Hamburg, 1979. P. 1–24.

Cek S. Early gonadal development and sex differentiation in rosy barb (*Pundus conchonius*) // Animal Biol. 2006. Vol. 56, № 3. P. 335–350.

Chernobyl — Assessment of radiological and health impacts. 2002 Update of Chernobyl: Ten Years On. Paris, France: NEA OECD, 2002. 155 p.

Christensen V., Walters C. J., Pauly D. Ecopath with Ecosim: A user's Guide, Fisheries Centre, November 2005. Vancouver: University of British Columbia, 2005. 154 p. DOI: www.ecopath.org.

Classification of Weddell seal dives based on 3-dimensional movements and video-recorded observations / R. W. Davis, L. A. Fuiman, T. M. Williams, M. Horning, W. Hagey // Mar. Ecol. Prog. 2003. Ser. 264. P. 109–122.

Climate and oceanographic processes in the Barents Sea / G. G. Matishov, S. L. Dzhenyuk, V. V. Denisov, A. P. Zhichkin, D. V. Moiseev // Berichte zur Polar- und Meeresforschung. 2012a. Vol. 640. P. 63–73.

Climate and cyclic hydrobiological changes of the Barents Sea from the twentieth to twenty-first centuries / G. Matishov, D. Moiseev, O. Lyubina, A. Zhichkin, S. Dzhenyuk, O. Karamushko, E. Frolova // Polar Biol. 2012b. Vol. 35, iss. 12. P. 1773–1790.

Climatic atlas of the arctic seas 2004: Part I. Database of the Barents, Kara, Laptev and White seas — oceanography and marine biology. NOAA Atlas NESDIS 58 / G. Matishov, A. Zuyev, V. Golubev, N. Adrov, S. Timofeev, O. Karamusko, L. Pavlova, A. Braunstein, O. Fadyakin, A. Buzan, D. Moiseev, I. Smolyar, R. Locarnini, R. Tatusko, T. Boyer, S. Levitus / World Data Center for Oceanography. Washington, D. C.: U. S. Government Printing Office, 2004. 356 p. (+DVD).

Climatic atlas of the Azov Sea 2006. NOAA Atlas NESDIS 59 / G. Matishov, D. Matishov, G. Gargopa, L. Dashkevich, S. Berdnikov, O. Baranova, I. Smolyar. Washington, D. C.: U. S. Government Printing Office, 2006. 148 p. (CD-ROM).

Climatic atlas of the Barents Sea 1998: Temperature, salinity, oxygen. NOAA Atlas NESDIS 26 / G. Matishov, A. Zuyev, V. Golubev, N. Adrov, V. Slobodin, S. Levitus, I. Smolyar. Washington, D. C.: U. S. Government Printing Office, 1998. 130 p.

Climatic atlas of the north pacific seas 2009: Bering Sea, Sea of Okhotsk, and Sea of Japan. NOAA Atlas NESDIS 67 / V. Luchin, A. Kruts, O. Sokolov, V. Rostov, N. Rudykh, T. Perunova, E. Zolotukhin, V. Pischalnik, L. Romeiko, V. Hramushin, V. Shustin, Y. Udens, O. Baranova, I. Smolyar, E. Yarosh. Washington, D. C.: U. S. Government Printing Office, 2009. 380 p. (CD).

Climatic atlas of the Sea of Azov 2008. NOAA Atlas NESDIS 65 / G. Matishov, D. Matishov, Yu. Gargopa, L. Dashkevich, S. Berdnikov, V. Kulygin, O. Archipova, A. Chikin, I. Shabas, O. Baranova, I. Smoylar. Washington, D. C.: U. S. Government Printing Office, 2008. 148 p. (CD-ROM).

Cowey C. B., Adron J. W., Joungson A. The vitamin E requirement of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) given diets containing polyunsaturated fatty acids derived from fish oil // Aquaculture. 1983. Vol. 30, № 1–4. P. 85–93.

Dalpadado P., Ingvaldsen R., Hassel A. Zooplankton biomass variation in relation to climatic conditions in the Barents Sea // Polar Biol. 2003. Vol. 26. P. 233–241.

Davies J. Guidance for establishing monitoring programmes for some Annex II species // Marine Monitoring Handbook. March 2001. UK Marine. SACs Project. 2011. P. 119–132.

De Kleer V. The electrocardiogram of the harp seal *Pagophilus groenlandicus* // Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. 1975. Mer. 169. P. 145–153.

Developmental changes in cardiorespiratory patterns associated with terrestrial apnoeas in harbour seal pups / J. L. Lapierre, J. F. Schreer, J. M. Burns, M. O. Hammill // J. Exp. Biol. 2004. Vol. 207(Pt. 22). P. 3891–3898.

Developmental changes in cardiorespiratory patterns of sleep-associated apnea in northern elephant seals / M. A. Castellini, L. D. Rea, J. L. Sanders, J. M. Castellini, T. Zenteno-Savin // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 1994. Vol. 267. P. R1294-R1301.

Diving development in nursing harbour seal pups / C. Jorgensen, C. Lydersen, O. Brix, K. M. Kovacs // *J. Exp. Biol.* 2001. Vol. 204. P. 3993–4004.

*Diving heart rate development in postnatal harbour seals, *Phoca vitulina** / D. K. Greaves, J. F. Schreer, M. O. Hammill, J. M. Burns // *Physiol. Biochem. Zool.* 2005. Vol. 78(1). P. 9–17.

Dodgson R. V. Report on mussel purification // *Fishery Investigations. Ser. II.* London: Min. Agr. and Fish., 1928. Vol. 10, № 1. 498 p.

Donaldson W. E., Byersdorfer S. E. Biological field techniques for Lithodid. Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska, 2005. 82 p.

Donskoy S. Hydrocarbon resources on the Russian continental shelf and state policy of the Russian Federation in the Arctic region. Report and presentation. *Arctic Frontiers* 2009. Tromsø, 2009. P. 10–21.

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 Group. Rep. B13. 1997. P. 41–52.

Dvoretzky A. G., Dvoretzky V. G. Epifauna associated with the northern stone crab *Lithodes maia* in the Barents Sea // *Polar Biol.* 2008. Vol. 31. P. 1149–1152.

Dvoretzky A. G., Dvoretzky 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.

Dvoretzky A. G., Dvoretzky 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.

Dvoretzky V. G., Dvoretzky A. G. Summer mesozooplankton structure in the Pechora Sea (south-eastern Barents Sea) // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2009. Vol. 84. P. 11–20.

Edwards J. S. Limb loss and regeneration in two crabs: the king crab *Paralithodes camtschatica* and the tanner crab *Chionoecetes bairdi* // *Acta Zool.* 1972. Vol. 53. P. 105–112.

*Effect of varying levels of macro-nutrients and continuous light on growth, energy deposits and maturation in farmed Atlantic cod (*Gadus morhua* L.)* / O. Karlsen, G. I. Hemre, K. Tveit, G. Rosenlund // *Aquaculture.* 2006. Vol. 255. P. 242–254.

Elsner R., Gooden B. Diving and asphyxia: A comparative study of animals and man. Cambridge: Cambridge University Press, 1983. 175 p.

Falabella V., Lewis M., Campagna C. Development of cardiorespiratory patterns associated with terrestrial apneas in free-ranging southern elephant seals // *Physiol. Biochem. Zool.* 1999. Vol. 72(1). P. 64–70.

Fedak M. A., Pullen M. R., Kanwisher J. Circulatory responses of seals to periodic breathing: heart rate and breathing during exercise and diving in the laboratory and open sea // *Can. J. Zool.* 1988. Vol. 66. P. 53–60.

Feder H. M., Jewett S. C. Distribution, abundance, community structure and trophic relationships of the nearshore benthos of the Kodiak shelf: Report № R81-1. *Inst. Mar. Sci. Univ. of Alaska.* Fairbanks, 1981a. 185 p.

Feder H. M., Jewett S. C. Feeding interactions in the eastern Bering Sea with emphasis on the benthos // *The eastern Bering Sea shelf: oceanography and resources.* NOAA, Dist. by Univ. Seattle WA: Wash. Press, 1981b. Vol. II. P. 1229–1261.

Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: Models and analyses / S. Guénette, V. Christensen, D. Pauly (Eds.) // *Fish. Centre Res. Rep.* 2001. Vol. 9, № 4. 344 p.

Food webs and carbon flux in the Barents Sea / P. Wassmann, M. Reigstad, T. Haug et al. // *Prog. Oceanogr.* 2006. Vol. 71. P. 232–287.

Foreman R. E. Benthic community modification and recovery following intensive grazing by *Strongylocentrotus droebachiensis* // *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 1977. Vol. 30. P. 468–484.

Fraser K. P. P., Clarke A., Peck L. S. Growth in the slow lane: protein metabolism in the Antarctic limpet *Nacella concinna* (Strebel, 1908) // J. Exp. Biol. 2007. Vol. 210, iss. 15. P. 2691–2699.

Gannon A. T., Wheatly M. G. Physiological effects of an ectocommusal gill barnacle, *Octolasmis muelleri*, on gas exchange in the blue crab *Callinectes sapidus* // J. Crustacean Biol. 1992. Vol. 12. P. 11–18.

Gannon A. T., Wheatly M. G. Physiological effects of a gill barnacle on host blue crabs during short-term exercise and recovery // Mar. Behav. Physiol. 1995. Vol. 24. P. 215–225.

Gas exchange of freely diving grey seals (*Halichoerus grypus*) / J. Z. Reed, C. Chambers, M. A. Fedak, P. J. Butler // J. Exp. Biol. 1994. Vol. 191. P. 1–18.

Gascuel D., Guénette S., Pauly D. The trophic-level based ecosystem modeling approach: theoretical overview and practical uses // ICES J. Mar. Sci. 2011. Vol. 68, № 7. P. 1403–1416.

Gerasimova O. V. Analysis of king crab (*Paralithodes camtschatica*) trophic links in the Barents Sea // ICES J. Mar. Sci. C. M. 1997. GG:03. 21 p.

Godø O. R., Moksness E. Growth and maturation of Norwegian coastal cod and Northeast Arctic cod under different conditions // Fisheries Res. 1987. Vol. 5. P. 235–242.

Gray G. W., Powell G. C. Sex ratios and distribution of spawning king crabs in Alitak Bay, Kodiak Island, Alaska (Decapoda, Anomura, Lithodidae) // Crustaceana. 1966. Vol. 10. P. 303–309.

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 Group. Rep. B13. 1997. P. 15–28.

Gudimov A. V. Mussel aquaculture for nutrient recycling and wastewater treatment: physiological abilities and limits in cold environment // Environ. Res. Forum. 1996. Vol. 5–6. P. 123–130.

Gudimov A. V., Gudimova E. N. Behavioural and physiological responses of two benthic invertebrates in bioassay of the sublethal effects of coastal pollution // Natural Wetlands for wastewater treatment in cold climates. Boston: WITpress, 2002. P. 225–248.

Gulland J. A. The fish resources of the Ocean. West Byfleet, Surrey. England: Fishing News (Books) Ltd., 1971. 255 p.

Hagen N. T. Destructive grazing of kelp beds by sea urchin in Vestfjorden, Northern Norway // Sarsia. 1983. Vol. 68. P. 177–190.

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. 2001. Vol. 4(1). P. 9–15.

Hartnoll R. G. The determination of relative growth in Crustacea // Crustaceana. 1978. Vol. 34. P. 281–293.

Heart rate and behavior of fur seals: implications for measurement of field energetics / I. L. Boyd, I. L. Bevan, A. J. Woakes, P. J. Butler // Am. J. Physiol. Heart Circ. Physiol. 1999. Vol. 276. P. 844–857.

Heart rate and body temperature during free diving of Weddell seals / R. D. Hill, R. C. Schneider, G. C. Liggins, A. H. Schuette, R. L. Elliott, M. Guppy, P. W. Hochachka, J. Qvist, K. J. Falke, W. M. Zapol // Am. J. Physiol. 1987. Vol. 253 (Pt. 2). P. R344–351.

Heart rates of northern elephant seals diving at sea and resting on the beach / R. D. Andrews, J. D. Jones, P. H. Williams et al. // J. Exp. Biol. 1997. Vol. 200. P. 2083–2095.

Hendry C. I., Martin-Robichaud D. J., Benfey T. J. Gonadal sex differentiation in atlantic halibut // J. Fish Biol. 2002. Vol. 60. P. 1431–1442.

High aerobic capacities in the skeletal muscles of pinnipeds: adaptations to diving hypoxia / S. B. Kanatous, L. V. DiMichele, D. F. Cowan, R. W. Davis // J. Appl. Physiol. 1999. Vol. 86, № 4. P. 1247–1256.

Hindell M. A., Lea M. A. Heart rate, swimming speed, and estimated oxygen consumption of a free-ranging southern elephant seal // Physiol. Zool. 1998. Vol. 71. P. 74–84.

Hochachka P. W., Mottishaw P. D. Evolution and adaptation of the diving response: phocids and otariids / H. O. Portner, R. C. Playle (Eds.) // Cold Ocean Symposia. 1998. P. 391–431.

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

Hognestad P.T. Polar cod *Boreogadus saida* Lepechin in Norwegian waters // Astarte by the Zoological Department Tromsø Museum. 1968. № 31. P. 1–3.

Hooff R.C., Peterson W.T. Copepod biodiversity as an indicator of changes in ocean and climate conditions of the northern California current ecosystem // Limnol. Oceanogr. 2006. Vol. 51. P. 2607–2620.

Hoyle G., Lowy J. The paradox of *Mytilus muscle*. A new interpretation // J. Exp. Biol. 1956. Vol. 33, № 2. P. 295–310.

Hung S.O., Cho C.Y., Slinger S.Y. Effect of oxidized fish oil DL- α -tocopherol acetate and ethoxyquin supplementation on the vitamin E nutrition of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) fed practical diets // Nutrition. 1981. V. 111. P. 648–657.

IAEA, 12 April 2011. Briefing on Fukushima Nuclear Accident. DOI: www.iaea.org/newscenter/news/tsunamiupdate01.html/

Ilyin G.V., Luchtta 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 Polar- und Meerforschung. 1998. № 287. P. 19–30.

Impact of climatic change on the biological production in the Barents Sea / I.H. Ellingsen, P. Dalpadado, D. Slagstad et al. // Climat. Change. 2008. Vol. 87. P. 155–175.

Impact of declining Arctic sea ice on winter snowfall / J. Liua, J.A. Currya, H. Wangb, M. Songb, R.M. Hortonc // PNAS. 2012. Vol. 109, № 11. P. 4074–4079. DOI: 10.1073/pnas.1114910109/-/DCSupplemental.

Ingleby B., Huddleston M. Quality control of ocean temperature and salinity profiles — Historical and real-time data // J. Mar. Syst. 2007. Vol. 65. P. 158–175.

Introduction to the Barents Sea / V.K. Ozhigin, R.B. Ingvaldsen, H. Loeng, V.D. Boitsov, A.L. Karsakov // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation. Trondheim, Norway: Tapir Academic Press, 2011. P. 39–76.

Jewett S.C., Feder H.M. Food and feeding habits of the red king crab *Paralithodes camtschatica* near Kodiak Island, Alaska // J. Mar. Biol. 1982. № 66. P. 243–250.

Joint PINRO/IMR Report on the state of the Barents Sea ecosystem in 2007. Murmansk: Publ. PINRO, 2007. P. 84–86.

Jørgensen L.L. Impact scenario for an introduced decapod on Arctic epibenthic communities // Biol. Invas. 2005. Vol. 7, № 6. P. 949–957.

Jørgensen L.L., Primicerio R. Impact scenario for the invasive red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Reptantia, Lithodidae) on Norwegian, native, epibenthic prey // Hydrobiologia. 2007. Vol. 590. P. 47–54.

Juanes F., Smith L.D. The ecological consequences of limb damage and loss in decapod crustaceans: a review and prospectus // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1995. Vol. 193. P. 197–223.

Juntto S., Munthe J., Jalkanen L. Atmospheric transport and deposition of heavy metals in northern Fennoscandia // The AMAP International Symposium on Environmental Pollution in the Arctic: Extended abstracts, Tromsø, Norway, June 1–5 1997. Tromsø, 1997. P. 329–330.

Karamushko O.V. Structure of ichthyofauna in the Arctic seas off Russia // Berichte zur Polar- und Meeresforschung. 2012. Vol. 640. P. 129–136.

Kautsky H., Murray C. Artificial radioactivity in the North Sea // Atom. Energy Rev. 1981. Suppl. № 2. P. 63–105.

Kershaw P.J., Baxter A.J. The transfer of reprocessing wastes from North-West Europe to the Arctic // Deep-Sea Res. II. 1995. Vol. 42, № 6. P. 1413–1448.

Kittredge J.S. Behavioural bioassay: the range of response thresholds. Biological effects of marine pollution and the problems of monitoring // Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Exp. Mer. 1980. Vol. 179. P. 152–153.

- Kjellman F. R.* The algae of the Arctic Sea // Bih. Kongl. Sv.-Vet. Acad. Handl. 1883. Bd. 20(5). 350 p.
- Knight J., Anderson S., Rawle J.* Chemical basis of the sulfo-phospho-vanillin reaction for estimating total serum lipids // Clin. Chem. 1972. Vol. 18. P. 199–202.
- Kooyman G. L., Ponganis P. J.* The physiological basis of diving to depth: birds and mammals // Ann. Rev. Physiol. 1998. Vol. 60. P. 19–32.
- Kramer K. G. M., Jenner H. A., de Zwart D.* The valve movement response of mussel: a tool in biological monitoring // Hydrobiology. 1989. Vol. 188. P. 433–443.
- Kuznetsov L. L., Makarevich P. R., Makarov M. V.* Structural and production indices of marine phytocenoses // Environment and ecosystems of the Franz Josef Land (Archipelago and shelf). Apatity: Publ. KSC RAS, 1993. P. 98–104.
- Larionov V. V., Makarevich P. R.* The taxonomic and ecological descriptions of the phytoplankton assemblages from the Enisei Bay and adjacent waters of the Kara Sea on September 2000 // Berichte zur Polar- und Meerforschung. 2001. Vol. 393. P. 48–62.
- Levitus S., Antonov J. I., Boyer T. P.* Warming of the World Ocean, 1955–2003 // Geophys. Res. Lett. 2005. Vol. 32. L02604. DOI: 10.1029GL021592.
- Lund S.* The marine algae of East Greenland. I. Taxonomical part // Medd. Greenland. 1959. Vol. 156, № 1. P. 1–247.
- Luning K.* Seaweeds, their environment, biogeography and ecophysiology. New York: John Wiley, 1990. 527 p.
- Maack G., Segner H.* Morphological development of the gonads in zebrafish // J. Fish Biol. 2003. Vol. 62, № 4. P. 895–906.
- Magurran A. E.* Ecological diversity and its measurement. Princeton: Princeton University Press, 1998. 179 p.
- Makarevich P. R., Larionov V. V.* Florist composition and productivity of the microalgal communities of the Ob Bay and the Enisei Bay in the summer 1999 // Berichte zur Polar- und Meerforschung. 2001. Vol. 393. P. 34–47.
- Mantelatto F. L., O'Brien J. J., Biagi R.* Parasites and symbionts of crabs from Ubatuba Bay, São Paulo state, Brazil // Compar. Parasitol. 2003. Vol. 70. P. 211–214.
- Marques J. C., Bellan-Santini D.* Biodiversity in the ecosystem of the Portuguese coastal shelf: distributional ecology and the role of benthic amphipods // Mar. Biol. 1993. Vol. 115. P. 555–564.
- Matishov G. G., Matishov D. G., Moiseev D. V.* Inflow of Atlantic-origin waters to the Barents Sea along glacial troughs // Oceanologia. 2009a. Vol. 51(3). P. 293–312.
- Matishov G., Dashkevich L., Kulygin V.* Atlases of oceanographic observations as the tool of climatic analysis // 6th European Congress on Regional Geoscientific Cartography and Information Systems Earth and Man EUREGEO (Munich, June 9–12, 2009) Proceedings. Vol. II. Munich: Printed by Landesamt für Vermessung und Geoinformation. 2009b. P. 105–107.
- Matishov G., Dashkevich L., Kulygin V.* Quality control of oceanographic data with the Sea of Azov database being exemplified // International Marine Data and Information Systems Conference IMDIS 2010, 29–31 March 2010, Paris, France: Book of abstracts. Ifremer: Plouzane, 2010. P. 13–14.
- McLaughlin P. A., Hebard J. F.* Stomach contents of Bering Sea king crab // Int. North Pacific Fish. Com. 1961. № 5. P. 5–8.
- Melentyev V., Chernook V., Melentyev K.* Stationary spiraling eddies and self-cleaning processes in the white sea in presence of climate change and their relationship with ecology of the Greenland seal: results of airborne-satellite-in situ study // Mitigation and adaptation strategies for global change. 2005. Vol. 10. P. 115–126.
- «Meteor» — reise № 71 Juni–August 1985 Norwegen-Groenlandsee investigation of distribution of artificial radionuclides data report / C. Wedekind, H. Gabriel, I. Goroncy, G. Framcke, H. Kautsky. Hamburg; Rostock, 1997. 132 p.

Miller A., Inglis G.J., Poulin R. Comparison of the ectosymbionts and parasites of an introduced crab, *Charybdis japonica*, with sympatric and allopatric populations of a native New Zealand crab, *Ovalipes catharus* (Brachyura: Portunidae) // N. Z. J. Mar. Freshwater Res. 2006. Vol. 40. P. 369–378.

Mitochondrial proliferation in the permanent vs. temporary cold: enzyme activities and mRNA levels in Antarctic and temperate zoarcid fish / M. Lucassen, A. Schmidt, L. G. Eckerle, H. O. Pörtner // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2003. Vol. 285, № 6. P. 1410–1420.

Modelling the effects of fishing on the biomass of the world's oceans from 1950 to 2006 / L. Tremblay-Boyer, D. Gascuel, R. Watson, V. Christensen, D. Pauly // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2011. Vol. 442. P. 169–185.

Moiseev D.V., Kulygin V.V., Berdnikov S.V. Joint MMBI, SSC RAS and NODC NOAA approach to oceanographic and hydro-biological database organization for the Arctic and Southern Seas of Russia // Berichte zur Polar- und Meeresforschung. 2012. № 640. P. 137–151.

Moore G.W.K., Renfrew I.A. Cold European winters: interplay between the NAO and the East Atlantic mode // Atmos. Sci. Let. 2012. Vol. 13. P. 1–8. DOI: 10.1002/asl.356.

Mortola J.P., Limoges M.-J. Resting breathing frequency in aquatic mammals: A comparative analysis with terrestrial species // Respiratory Physiology and Neurobiology. 2006. Vol. 154. P. 500–514.

Natural and artificial radionuclides as a tool for sedimentation studies in the Arctic region / R. A. Aliev et al. // J. Radioanal. Nucl. Chem. 2007. Vol. 274, № 2. P. 315–325.

Nekhaev I.O. Two species of parasitic molluscs new for Russian seas // Ruthenica. 2011. Vol. 21, № 1. P. 69–72.

NERH (nuclear emergency response headquarters), government of Japan, 2011. Report of Japanese government to the IAEA ministerial conference on nuclear safety — the accident at TEPCO's Fukushima nuclear power stations. DOI: http://www.kantei.go.jp/foreign/kan/topics/201106/iaea_houkokusho_e.html.

Newman L.A., Robinson P.R. Cone visual pigments of aquatic mammals // Visual Neuroscience. 2005. Vol. 22(6). P. 873–882.

Nord-News [Электронный ресурс]. DOI: <http://nord-news.ru/news/2012/10/17/?newsid=38608> (15.10.2012).

Norway's Report on implementation of PARCOM recommendation 91/4 on radioactive discharges / OSPAR Commission. Monaco, 2006. 13 p.

Otto R.S. Management and assessment of eastern Bering Sea king crab stock // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1986. Vol. 92. P. 83–106.

Overland J.E., Wang A. Large-scale atmospheric circulation changes are associated with the recent loss of Arctic sea ice // Tellus. 2010. Vol. 62A. P. 1–9. DOI: 10.1111/j.1600-0870.2009.00421.x.

Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited / A.O. Bush, K. D. Lafferty, J. M. Lotz, A. W. Shostak // J. Parasitol. 1997. Vol. 83. P. 575–583.

Päsche A., Krog J. Heart rate in resting seals on land and in water // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology. 1980. Vol. 67(1). P. 77–83.

Paul A.J., Paul J.M. A note on energy costs of molting and egg production for female red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) // High latitude crabs: biology, management, and economics, Alaska Sea Grant College Program Report № 96-02. Fairbanks: University of Alaska, 1996a. P. 355–363.

Paul J.M., Paul A.J. A note of mortality and injury rates of male *Chionoecetes bairdi* (Decapoda, Majidae) competing for multiparous mates // High latitude crabs: biology, management, and economics, Alaska Sea Grant College Program Report № 96-02. Fairbanks: University of Alaska, 1996b. P. 343–353.

Pearce C. A new deterministic model for the interaction between predator and prey // Biometrics. 1970. Vol. 26, № 3. P. 387–392.

- Peichl L., Behrmann G., Kröger 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.
- Phytoplankton distribution in the inner Kara Sea: A comparison of three summer investigations / E.-M. Nöthig, Y. Okolodkov, V. V. Larionov, P. R. Makarevich // Proc. Mar. Sci. 2003. Vol. 6. P. 163–185.
- Pielou E. C. The measurement of diversity in different types of biological collections // J. Theor. Biol. 1966. Vol. 13. P. 131–144.
- Pollution Issues: a state of the Arctic environment report. Oslo, Norway: AMAP, 1997. 120 p.
- Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels / R. A. Myers, N. J. Barrowman, J. A. Hutchings, A. A. Rosenberg // Science. 1995. Vol. 269, № 5227. P. 1106–1108.
- Pörtner H. O., Peck L., Somero G. Thermal limits and adaptation in marine Antarctic ectotherms: an integrative view // Phil. Trans. R. Soc. B. 2007. Vol. 362, № 1488. P. 2233–2258.
- Post-bloom grazing by *Calanus glacialis*, *C. finmarchicus* and *C. hyperboreus* in the region of Polar Front, Barents Sea / B. Hansen, U. C. Berggreen, K. S. Tande, H. C. Eilertsen // Mar. Biol. 1990. Vol. 104. P. 5–14.
- Powell G. C., James K. E., Hurd C. L. Ability of male king crab, *Paralithodes camtschatica*, to mate repeatedly, Kodiak, Alaska, 1973 // Fish. Bull. 1974. Vol. 72. P. 171–179.
- Preston A., Jefferies D., Mitchell N. The impact of cesium-134 and -137 on the marine environment from Windscale // Seminar on radioactive effluents from nuclear fuel reprocessing plants. Karlsruhe, 1977. Luxemburg, 1978. P. 401–420.
- Rafter K., Nilssen E. M., Sundet J. H. Stomach content, life history, maturation and morphometric parameters of red king crab, *Paralithodes camtschaticus* from Varangerfjord area, North Norway // ICES CM. 1996. K10. 25 p.
- Rasmussen T. H., Jespersen A., Korsgaard B. Gonadal morphogenesis and sex differentiation in intraovarian embryos of the viviparous fish *Zoarces viviparus* (Teleostei, Perciformes, Zoarcidae): A histological and ultrastructural study // J. Morphol. 2006. Vol. 267, № 9. P. 1032–1047.
- Raymont J. E. G. Plankton and productivity in the oceans. 2nd Edition. Vol. 2. Southampton: Pergamon Press, 1983. 824 p.
- Reaka M. L. The effects of an ectoparasitic gastropod, *Caledoniella montrouzieri*, upon molting and reproduction of a stomatopod crustacean, *Gonodactylus viridis* // Veliger. 1978. Vol. 21. P. 251–254.
- Salzwedel H., Rachor E., Gerdes D. Benthic macrofauna communities in the German Bight // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 1985. Bd. 20. P. 199–267.
- Scholander P. F. Experimental investigations on the respiratory function in diving mammals and birds // Hvalråd. Skr. 1940. Vol. 22. P. 1–131.
- Seasonality in the Arctic fjord ecosystem: Hornsund, Spitsbergen / J. M. Weslawski, M. Zajaczkowski, S. Kwasniewski, J. Jezierski, W. Moskal // Polar Res. 1988. Vol. 6. P. 185–189.
- Sediment distribution coefficients and concentration factors for biota in the marine environment // Technical report series. № 422. Vienna: International atomic energy agency, 2004. 95 p.
- Sedimentation and mixing rates of radionuclides in Barents Sea sediments off Novaya Zemlya / J. N. Smith, K. M. Ellis, K. Naes, D. Matishov, S. Dahle // Deep-Sea Res. 1993. № 6. P. 1471–1493.
- Simpson G. G. Mammals and nature of continents // Amer. J. Sci. 1943. Vol. 241. P. 1–31.
- Simulating transport of non-Chernobyl ¹³⁷Cs and ⁹⁰Sr in the North Atlantic–Arctic region / Y. Gao, H. Drange, M. Bentsen, O. Johannessen // J. Environ. Radioactivity. 2004. Vol. 71, iss. 1. P. 1–16.
- Slagstad D., Ellingsen I. H., Wassmann P. Evaluating primary and secondary production in an Arctic Ocean void of summer sea ice: An experimental simulation approach // Progress in Oceanography. 2011. Vol. 90. P. 117–131.

- Somerton D. A.* A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1980. Vol. 37. P. 1488–1494.
- Sparling C. E., Fedak M. A.* Metabolic rates of captive grey seals during voluntary diving // *J. Exp. Biol.* 2004. Vol. 207(Pt. 10). P. 1615–1624.
- Steele D. H., Hooper R. G., Keats D.* Two corophioid amphipods commensal on spider crabs in Newfoundland // *J. Crustacean Biol.* 1986. Vol. 6. P. 119–124.
- Stephenson R.* Physiological control of diving behaviour in the Weddell seal *Leptonychotes weddelli*: a model based on cardiorespiratory control theory // *J. Exp. Biol.* 2005. Vol. 208. P. 1971–1991.
- Stevens B. G.* Hardening of red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) shells after molting // *J. Crustacean Biol.* 2009. Vol. 29. P. 157–160.
- Stevens B. G., Munk J. E.* A temperature-dependent growth model for juvenile red king crab, *Paralithodes camtschatica*, in Kodiak, Alaska // *Proceedings of International Symposium on King and Tanner Crabs, Alaska Sea Grant College Program.* Fairbanks: University of Alaska, 1990. P. 293–304.
- Studies on impact of the alien red king crab (Paralithodes camtschaticus) on the shallow water benthic communities of the Barents Sea / T. A. Britayev, A. V. Rzhavsky, L. V. Pavlova, A. G. Dvoretzkij // J. Appl. Ichthyol.* 2010. Vol. 26 (Suppl. 2). P. 66–73.
- Sundet J. H., Rafter E. E., Nilssen E. M.* Stomach content of the red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) (Tilesius, 1815) in the southern Barents Sea // *Crustacean iss. 12. The biodiversity crisis and Crustacea: Proceedings of the forth international crustacean congress, Amsterdam, Netherlands, 20–24 July 1998.* Amsterdam, 2000. Vol. 2. P. 193–201.
- Swan J. M., Neff J. M., Young P. C.* Environmental implications of offshore oil and gas development in Australia. Sydney, 1994. 696 p.
- Scheuring L.* Untersuchungsfahrt des Reichsforschungsdamfers «Poseidon» in das Barents Meer im Juni und Juli 1913. Die Hydroides // *Wiss. Meersunt. N. F. Kiel; Leipzig, 1922.* Bd. 13, № 2. S. 159–183.
- Takahashi T., Matsuura S.* Laboratory studies on molting and growth of the shore crab, *Hemigrapsus sanguineus* de Haan, parasitized by a rhizocephalan barnacle // *Biol. Bull.* 1994. Vol. 186. P. 300–308.
- Takehita K., Fujita H., Matsuura S.* A note on population structure in the eastern Bering Sea adult red king crab, *Paralithodes camtschatica* // *Proceedings of International Symposium on King and Tanner Crabs, Alaska Sea Grant College Program.* Fairbanks: University of Alaska, 1990. P. 427–434.
- Technologies and techniques for early warning systems to monitor and evaluate drinking water quality. A state of the art review // U. S. environmental protection agency office of water; office of science and technology; health and ecological criteria division (Washington, Decemder, 2005).* Washington, DC, 2005. P. 1–20.
- The NCEP climate forecast system reanalysis / S. Saha, S. Moorthi, P. Hua-Lu et al. // Bull. Am. Meteorol. Soc.* 2010. Vol. 91. P. 1015–1057.
- The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project / E. Kalnay, M. Kanamitsu, R. Kistler et al. // Bull. Am. Meteorol. Soc.* 1996. Vol. 77. P. 437–470.
- Tourpali K., Zanis P.* Anticyclonic blocking effects over Europe from an ensemble of regional climate models in recent past winters // *Advances in Meteorology, Climatology and Atmospheric Physics Springer Atmospheric Sciences.* 2013. P. 773–778.
- Trinder P.* Determination of glucose in blood using glucose oxidase with an alternative oxygen acceptor // *Ann. Clin. Biochem.* 1969. Vol. 6. P. 24–27.
- Trophic structure of zooplankton in the Fram Strait in spring and autumn 2003 / K. Blachowiak-Samolyk, S. Kwasniewski, K. Dmoch et al. // Deep-Sea Res. II.* 2007. Vol. 54. P. 2716–2728.
- Trophodynamic model of the Black and Azov Sea pelagic ecosystem: consequences of the comb jelly, Mnemiopsis leydi, invasion / S. V. Berdnikov, V. V. Selyutin, V. V. Vasilchenko, J. F. Caddy // Fish. Res.* 1999. Vol. 42, № 3. P. 261–289.

Vadas R. L., Wright W. A., Miller S. L. Recruitment of *Ascophyllum nodosum*: wave action as a source of mortality // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1990. Vol. 61. P. 263–272.

Vader W. Amphipoda as associates of other Crustacea // Second European Crustacean Conference, Liege (Belgium), September 2–6. Liege: Ocean Press, 1996. P. 67.

Van Kampen E. J., Zijlstra W. G. Standardization of hemoglobinometry. II. The hemoglobincyanide method // Clin. Chim. Acta. 1961. Vol. 6. P. 538–545.

Vinje T. Anomalies and trends of sea-ice extent and atmospheric circulation in the Nordic Seas during the period 1864–1998 // J. Clim. 2001. Vol. 14(3). P. 255–267.

Vinogradova K. L. The checklist of the marine algae from Spitsbergen // Bot. J. 1995. № 80. P. 50–61.

Wassmann P. Arctic marine ecosystems in an era of rapid climate change // Progress in Oceanography. 2011. № 90. P. 1–17.

Weslawski J. M., Kwasniewski S., Wiktor J. Winter in a Svalbard fjord ecosystem // Arctic. 1991. Vol. 44. P. 115–123.

When does physiology limit the foraging behaviour of freely diving mammals? / D. P. Costa, C. E. Kuhn, M. J. Weise, S. A. Shaffer, J. P. Y. Arnould // International Congress Series. 2004. Vol. 1275. P. 359–366.

Williams J. D., McDermott J. J. Hermit crab biocoenoses; a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2004. № 305. P. 1–128.

Williams R., Bryden M. M. Observations of blood values, heart-rate and respiratory rate of leopard seals (*Hydrurga-Leptonyx*) (Carnivora, Phocidae) // Australian J. Zool. 1993. Vol. 41, № 5. P. 433–439.

Williams T. M., Kooyman G. L., Croll D. A. The effect of submergence on heart rate and oxygen consumption of swimming seals and sea lions // J. Comp. Physiol. 1991. Vol. 160(6). P. 637–644.

World Ocean Database 2009 Documentation. NODC Internal Report 20 / D. R. Johnson, T. P. Boyer, H. E. Garcia, R. A. Locarnini, O. K. Baranova, M. M. Zweng. Silver Spring, MD: NOAA Printing Office, 2009. 175 p.

Zhou S., Shirley T. C., Kruse G. H. Feeding and growth of red king crab *Paralithodes camtschaticus* under laboratory conditions // J. Crust. Biol. 1998. Vol. 18, № 2. P. 337–345.

Zolner N., Kirch K. Z. Über die quantitative Bestimmung von Lipoiden (micromethode mittels die vieles natürlichen Lipoiden allen Bekannten plasmolipoiden) gemeinsamen sulfophosphovanilin-reaction // Ztschr. für die gesamte experimentelle Medizin. 1962. Vol. 135, № 6. P. 545–561.

Zuev A. N., Ilyin G. V. Estimation of probability of coastal and open sea zone contamination in the south-eastern part of the Barents Sea during the oil spill in the Prerazlomnoe oil deposit // Maritime Operations and the Environment. Espoo, 2001. № 3. P. 1–10.

*Ваши пожелания и замечания
направляют по электронному адресу:
timofeeva@mmbi.info*

Научное издание

**МОРСКИЕ ЭКОСИСТЕМЫ И СООБЩЕСТВА
В УСЛОВИЯХ СОВРЕМЕННЫХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ**

Утверждено к печати Мурманским морским биологическим институтом
Кольского научного центра Российской академии наук

Книга издана в авторской редакции

*В оформлении обложки использованы фото NASA Goddard Space Flight Center и Arnold Paul,
а также фото, предоставленные авторами*

Технический редактор *А. Б. Левкина*
Дизайн обложки *А. В. Самойлова*
Корректор *Л. А. Брисовская*
Оригинал-макет *С. В. Красильнюк*

Подписано в печать 24.11.2014. Формат 70 × 100¹/₁₆.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 36,95. Тираж 200 экз.
Заказ № 232Р.

Отпечатано в типографии
издательско-полиграфической фирмы «Реноме»,
192007, Санкт-Петербург, наб. Обводного канала, д. 40.
Тел./факс (812) 766-05-66
E-mail: renome@comlink.spb.ru
www.renomespb.ru